



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

“Efecto de la deforestación en niveles de herbivoría en paisajes modificados por actividades humanas”

T E S I S

Que para obtener el título de:

BIÓLOGO

Presenta:

DAVID SAMUEL SERVÍN CÓRDOBA

Director de tesis:

Dr. Miguel Martínez Ramos

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2021



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.

Agradecimientos

Al Dr. Miguel Martínez Ramos por todo el apoyo durante todo momento. Las palabras no sirven para expresarle lo mucho que aprecio cada cosa que ha hecho por mí.

A mi familia, por la comprensión incondicional y total durante el largo proceso de la licenciatura.

No podría haber llegado a este punto sin ustedes.

A mis compañeros de laboratorio, por proveerme de la mejor compañía durante todo el proceso que conlleva este manuscrito. Son los biólogos y agrónomos más extrañamente geniales que he conocido. Ha sido un honor trabajar con ustedes.

A mis amigos, a los que llegaron y a los que se fueron. Gracias por estar ahí siempre.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser mi casa durante 5 años y formarme como profesionista. Les garantizo que la responsabilidad depositada en mí exclamará un “¡Goya!” a cada momento siendo Biólogo.

Dedicatoria

“Cada día encuentra el hombre más interés en las cosas y con mayor facilidad el lado instructivo, el objeto que llena una laguna de sus pensamientos. De este modo va desapareciendo el hastío.

El hombre circula entre sus semejantes observándose a sí mismo como un animal curioso” Nietzsche, F.W. (1898)

Índice

Resumen.....	1
Introducción	3
Objetivo general.....	7
Objetivos particulares	7
Hipótesis y predicciones.....	8
Sitio de estudio.....	8
Resultados	17
Conclusiones	37
Bibliografía.....	38

Índice de tablas

Cuadro 1. Valores de métricas de composición y configuración del paisaje calculados para cada una de las cinco unidades de paisaje estudiadas.....	11
Cuadro 2. Diversidad de especies de arbustos y árboles registrados en cinco unidades de paisaje con diferente nivel de cobertura de selva madura.....	17
Cuadro 3. Variación del nivel promedio de herbivoría entre paisajes.....	21
Cuadro 4. Diversidad de tipos de daño foliar causados por herbívoros.....	24
Cuadro A1. Tipos de daño registrados en las localidades	Anexo 1
Cuadro A2. Listado de especies vegetales registradas en las localidades.....	Anexo 1

Índice de figuras

Figura 1. Localización de la región de estudio en el territorio nacional mexicano.....	9
Figura 1. Localización y estructura de las unidades de paisaje en la región de estudio....	10
Figura 2. Los seis tipos de daño foliar (DT) más frecuentes causados por insectos herbívoros.....	13
Figura 4. Porcentaje de plantas tolerantes a la sombra y demandantes de luz registradas en las muestras.....	18
Figura 5. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico aplicado a la comunidad vegetal muestreada de cada uno de los paisajes.....	19
Figura 6. Resultados del ANOSIM aplicado a las comunidades vegetales muestreadas en los paisajes.....	20
Figura 7. Variación de la magnitud de herbivoría en función de la cobertura de selva madura remanente en el paisaje y el gremio regenerativo de las plantas.....	22
Figura 8. Distribución de frecuencias de tipos de daño en función de los grupos taxonómicos y tipos de aparatos bucales asociados a éstos.....	23
Figura 9. Distribución de frecuencias de diferentes tipos de daño registrados en cinco paisajes con diferente nivel de deforestación en la región de Marqués de Comillas, Chiapas.....	24
Figura 10. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico aplicado a la fracción de tipos de daño poco frecuentes dentro de los paisajes muestreados.....	26
Figura 11. Resultados del ANOSIM aplicado a la categoría de tipos de daño “poco frecuentes”.....	27
Imagen A. Localización de las unidades de paisaje dentro de la región de Marqués de Comillas, Chiapas.....	Anexo 2
Figura S1. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico aplicado a la comunidad total de tipos de daño muestreada de cada uno de los paisajes.....	M.S. pag.1

Resumen

El presente estudio exploró el efecto de la deforestación sobre el nivel de herbivoría (porcentaje de área foliar removida) y la diversidad de tipos de daños causados por herbívoros en árboles y arbustos de especies demandantes de luz (pioneras) y tolerantes a la sombra (no pioneras) en remanentes de selva húmeda. La investigación se desarrolló en cuatro paisajes sujetos a actividades agropecuarias y en un paisaje conservado (sin deforestación), encontrados en la región de la Región Selva Lacandona, Chiapas. Se escogieron cinco unidades de paisaje (1 x 1 km) que difirieron en el porcentaje de deforestación entre el 0% y el 85%. En cada paisaje se eligieron tres parches de selva madura y en cada uno de ellos se estableció una parcela de 50 m de largo x 2 m de ancho. De cada planta de 10-150 cm de altura incluida en cada parcela, se colectaron cinco hojas simples o compuestas, bien desarrolladas, anotando la especie de procedencia y el gremio regenerativo (pionera, no pionera) de la especie. En total, se colectaron 35,000 hojas, de las cuales se seleccionaron al azar 1,500 hojas por paisaje (500 hojas por transecto en cada paisaje) para el presente estudio. Las hojas fueron digitalizadas para cuantificar, a través del paquete LeafArea en R, el porcentaje de herbivoría, así como para identificar tipos de daño producidos por diferentes grupos de herbívoros. Finalmente, se evaluó si el nivel de herbivoría y la diversidad de tipos de daño variaron con la cantidad de hábitat remanente en los paisajes y en función del gremio regenerativo de las especies de plantas. Un análisis de NMDS mostró que la composición de especies de plantas no varió significativamente entre los paisajes. Los resultados indican que los daños foliares fueron producidos por insectos, sin que hubiera evidencia de defoliación por mamíferos herbívoros. En general, considerando todas las hojas colectadas, el promedio de herbivoría fue de 4.0% ($\pm 0.2\%$ e.s.) y varió entre el 2.9% ($\pm 0.7\%$ e.s.) y el 4.0% ($\pm 0.4\%$ e.s.) en los paisajes con deforestación y fue de 5.7% ($\pm 0.9\%$ e.s.) en el paisaje sin deforestación. El porcentaje de la herbivoría no se correlacionó con la cantidad de hábitat remanente. Sin embargo, la herbivoría fue significativamente mayor en el paisaje sin deforestación que el promedio de herbivoría en los paisajes deforestados ($3.4 \pm 0.3\%$). En general considerando todos los paisajes, el nivel de herbivoría no varió entre especies pioneras ($4.0\% \pm 0.3\%$) y no pioneras ($3.8\% \pm 0.3\%$). Sin embargo, en el paisaje sin deforestación el nivel de herbivoría de especies pioneras ($7.5\% \pm 1.1\%$) fue mayor que el de especies no pioneras ($5.2\% \pm 0.5\%$), además de que la herbivoría fue significativamente menor para ambos gremios regenerativos en el los paisajes

deforestados. En total se identificaron 54 tipos de daños, todos relacionados con insectos, de los cuales 6 abarcaron 80% de los registros de daños detectados. La diversidad de tipos de daños (número de Hill $q = 1$, exponencial del índice de diversidad de Shannon) no se correlacionó con el nivel de deforestación. Sin embargo, esta diversidad fue mayor (promedio = 10.4) en el paisaje sin deforestación que el promedio en los paisajes deforestados (8.3 ± 0.3). En general, los resultados de este estudio muestran que la deforestación disminuye el nivel de herbivoría y la diversidad de tipos de daño causados por insectos herbívoros, considerando tanto a la comunidad total de plantas del sotobosque, como separando ensambles de especies pioneras y no pioneras. La reducción del nivel de herbivoría y de la diversidad de tipos de daño no se debió a cambios en composición florísticas del sotobosque entre paisajes. Los paisajes deforestados estudiados están sujetos a un activo manejo agrícola, que incluye el uso de agroquímicos. Los fragmentos de selva madura en estos paisajes se encuentran embebidos entre campos agrícolas. Se discute que la reducción en la herbivoría puede estar asociada al impacto negativo de los agroquímicos sobre la abundancia y diversidad de insectos herbívoros. También se discute que un aumento en la depredación de insectos, por la fauna asociada a los campos agrícolas, podría resultar en la disminución de herbivoría en los fragmentos de selva madura en los paisajes sujetos a actividad agrícola.

Introducción

La deforestación de selvas y sus efectos en interacciones bióticas

Durante el siglo pasado y el presente la actividad humana ha escalado de manera profunda y amplia, alterando a los ecosistemas del planeta en tal magnitud que se considera que ha dado lugar a la llamada época del Antropoceno (Malhi *et al*, 2014). Una manifestación de esta época es la extensa y fuerte deforestación que están sufriendo los bosques tropicales o selvas. Esta es formalmente definida por la Organización de las Naciones Unidas como “la pérdida del dosel por debajo del límite del 10%” (FAO, 2019). Las consecuencias biológicas y sociales de este proceso son enormes. Las selvas concentran más del 50% de la biodiversidad terrestre conocida (Koleff *et al*, 2012), desempeñan múltiples funciones ecosistémicas y aportan un sinnúmero de beneficios de gran relevancia global, regional y local para las sociedades humanas (Balvanera, 2012).

La deforestación tiene una amplia gama de consecuencias socioecológicas (Díaz *et al*, 2006). Desde una perspectiva biológica, estas consecuencias se manifiestan en la pérdida de especies y la alteración de poblaciones de plantas y animales silvestres en las áreas naturales remanentes, la modificación de las interacciones bióticas y la simplificación de redes tróficas (Cagnolo *et al*, 2009). Estas consecuencias tienen a su vez impactos sobre el funcionamiento del ecosistema (Lewis, 2009). Para elucidar el papel que juega la deforestación en la modificación del funcionamiento del ecosistema, se han adoptado diferentes enfoques teóricos y metodológicos. Uno de ellos se centra en el análisis de las interacciones bióticas (Araújo & Miska, 2007).

Se ha propuesto que la deforestación reduce las interacciones bióticas de manera proporcional a la cantidad de especies que se pierden en el ecosistema afectado (Valiente-Banuet *et al*, 2015). Sin embargo, esta suposición ha llevado a conceptualizar de forma sesgada el estudio de las consecuencias de la deforestación sobre el funcionamiento de los ecosistemas, tomando como base sólo el cambio en la diversidad de especies (Lewis, 2009). Para lograr un mejor entendimiento del tema es necesario profundizar en el estudio de los efectos de la deforestación sobre las interacciones bióticas. En este contexto, un reto a entender es si existen umbrales de deforestación por encima de los cuales ocurren efectos cascada de pérdida de interacciones bióticas, con el potencial de llevar al ecosistema a un colapso, como lo predicen modelos

computacionales (Kondoh, 2003).

Dentro de las interacciones bióticas, aquellas que involucran a especies animales y vegetales, tales como la polinización y la herbivoría, son posiblemente las más afectadas por la deforestación. El estudio de este tipo de interacciones bióticas, en selvas sujetas al proceso de deforestación, puede proveer conocimiento novedoso que ayude a identificar indicadores de degradación funcional del ecosistema (Didham, *et al*, 1996).

Se propone a la herbivoría causada por insectos como uno de los modelos con mayor potencial para estudiar los efectos de la deforestación sobre las interacciones bióticas (Novotny *et al*, 2012). Esto se debe a que en las selvas existe una gran riqueza de especies de insectos herbívoros (muchas con densidades poblacionales elevadas) y a que, en general, es fácil identificar los daños (e.g., perforaciones, minaciones, muecas, etc.) que producen herbívoros particulares en sus plantas hospederas (Carvalho *et al*, 2014). Cambios en la magnitud del daño (i.e., área foliar afectada), en la diversidad de tipos de daño y en la frecuencia que se presentan cada uno de estos tipos podrían ser indicadores del efecto de la deforestación sobre las interacciones bióticas que determinan el funcionamiento del ecosistema (Noss, 1990; Novotny *et al*, 2007).

Deforestación y efectos en la interacción planta-herbívoro

El estudio de la interacción planta-herbívoro ha sido un campo tradicionalmente activo de investigación de la ecología tropical (e.g., Johnson, 2011) y del campo de la ecología evolutiva (Berenbaum & Zangerl, 2008). Desde una perspectiva fitocéntrica, estos estudios se han orientado a entender el papel que juegan diferentes atributos físicos y químicos de las plantas como defensas a la herbivoría (Gong & Zhang, 2014), la variación de los niveles de herbivoría en función de la historia de vida (Kursar & Coley, 2003), atributos funcionales (Silva, *et al*, 2015), estrategias regenerativas de las plantas (Poorter, *et al*, 2004) y la especificidad de las relaciones entre especies de plantas y sus especies herbívoras a través del análisis de redes complejas de interacción (Valladares, *et al*, 2006; Cagnolo, *et al*, 2011), entre otros temas. Gran parte de estos estudios se han desarrollado a escala de poblaciones (e.g., Ballina-Gómez, *et al*, 2009) y comunidades (e.g., De La Cruz & Dirzo, 1987), de plantas locales e invasoras (Dawson, *et al*, 2008), pero raramente han enfocado su atención a entender el efecto de la deforestación sobre la interacción planta-herbívoro.

El estudio de la herbivoría en ecosistemas modificados por la deforestación ha adoptado el enfoque de la ecología de la fragmentación (e.g., Ruíz-Guerra, *et al*, 2010;

Leal *et al*, 2014; Rossetti, *et al*, 2014). En los trópicos el proceso de deforestación se da primordialmente debido a la conversión de las selvas a campos agropecuarios, conformando los llamados paisajes modificados por actividades humanas (PMAH) (Melo, *et al*, 2013). Dentro de estos paisajes se pueden ubicar áreas que varían en el nivel de deforestación (o en el porcentaje de bosque remanente). Estas áreas, o unidades de paisaje, se pueden conceptualizar como un mosaico compuesto por fragmentos de bosque (maduros y/o secundarios) embebidos en una matriz de diferentes tipos de usos agrícolas del suelo (Arroyo-Rodríguez, *et al*, 2015). Estas unidades son modelos idóneos para estudiar cómo la deforestación afecta a las interacciones bióticas.

Marco conceptual para el estudio de la herbivoría en PMAH

Al abordar la ecología de estas comunidades a escala de paisaje existen al menos dos corrientes epistemológicas que postulan distintos enunciados teóricos y metodológicos. Por un lado se encuentran los derivados teóricos de la teoría de biogeografía de islas de (MacArthur & Wilson, 1967), que actualmente se aplica al estudio de la dinámica de PMAH por medio del análisis de la configuración del paisaje (tamaño de parche y efectos de aislamiento asociados). Por otro lado, se encuentra la hipótesis de la cantidad de hábitat, una teoría relativamente joven cuya principal propuesta es la omisión de las características individuales de cada parche en favor de la cantidad total de hábitat a escala de paisaje (Fahrig, 2013).

Para entender las dinámicas que operan a escala de paisaje en la interacción planta-herbívoro es necesario entender cómo tal interacción se ve modificada a medida que avanza el proceso de deforestación. Actualmente se sabe que los posibles efectos de la deforestación sobre la herbivoría dependen primariamente de: *i*) el grado de la especificidad de la interacción entre las especies de plantas y sus especies herbívoras, *ii*) la susceptibilidad de las especies interactuantes a desaparecer de los fragmentos de bosque remanentes a medida que avanza la deforestación y *iii*) la incorporación de especies favorecidas por ambientes perturbados (i.e., plantas con estrategias regenerativas demandantes de luz, herbívoros oportunistas/generalistas, y/o depredadores de los herbívoros). Existen contados estudios que indican un alto grado de especificidad en la red de interacciones planta-herbívoro en selvas maduras conservadas y que tal especificidad disminuye en los fragmentos (Bagchi *et al*, 2018). También existe evidencia de que el número de especies de plantas, de especies herbívoras o el número de interacciones entre estas especies disminuyen en los fragmentos respecto a lo

observado en el bosque continuo (Barbosa, *et al*, 2005; Novotny & Basset, 2000). En los bordes de los fragmentos y en los claros de selva se establecen especies pioneras, fuertemente demandantes de luz, las cuales tienen bajos niveles de defensas anti-herbivoría y sufren mayor daño foliar. En contraste, al interior del bosque se desarrollan en la sombra especies persistentes, tolerantes a la sombra, que tienen mayores niveles de defensas anti-herbívoros y sufren menores daños foliares (Poorter, *et al*, 2004). También existe evidencia de que en los fragmentos, los insectos herbívoros sufren mayores niveles de depredación (Fowler, *et al*, 1993). La combinación de todos estos factores puede determinar que el nivel de herbivoría y la diversidad de interacciones planta-herbívoro se modifiquen a medida que la deforestación avanza y la cobertura de la selva se fragmenta y reduce. En la región de selva atlántica en Brasil, se ha encontrado que en PMAHs la remoción de área foliar por insectos herbívoros disminuye a medida que la fragmentación aumenta (Morante-Filho, *et al*, 2016).

Además, se ha encontrado que la composición florística de los paisajes que han sufrido el proceso de deforestación tiende a homogeneizarse espacialmente con especies demandantes de luz, a medida que este proceso se intensifica (Arroyo-Rodríguez, *et al*, 2013), lo cual podría afectar a las interacciones planta – herbívoro. Se ha encontrado, por ejemplo, que la herbivoría que ocurre en dosel es totalmente distinta a la que ocurre en sotobosque dentro de paisajes conservados (Neves *et al*, 2014), y frente a la deforestación, los trabajos concernientes a herbivoría, se han centrado en los estadíos de plántula con la finalidad de evaluar la mortalidad de las mismas (Souza *et al*, 2018). Debido a esto, la comunidad vegetal de sotobosque presenta un interés de estudio particular, ya que resulta la primera en verse estructurada tras el estadio de plántula de las especies arbóreas y arbustivas, lo que tiene implicaciones en la composición de los organismos asociados a ésta. (Vera *et al*, 2011).

Existen formas de clasificar la herbivoría ocasionada por los herbívoros, a través de la caracterización de los tipos de daño que producen sobre el tejido foliar, se pueden establecer diferentes grupos de herbívoros (Carvalho, *et al*, 2014; Anexo 1). Incluso, si no es posible distinguir los daños producidos a nivel de especie, el análisis de los tipos de daño puede ser un buen indicador de la diversidad de especies herbívoras que se encuentran en un área determinada. Algunos estudios han explorado la variación de los tipos de daño en comunidades de plántulas de selva húmeda (De La Cruz & Dirzo, 1987; Souza *et al*, 2018), pero no existen antecedentes que hayan usado el análisis de los tipos

de daño para evaluar los efectos de la deforestación sobre la interacción planta-herbívoro en fragmentos de bosque en los PMAH. Al evaluar los atributos (abundancia, diversidad, composición de especies) de las comunidades de plantas y las evidencias de la interacción con sus herbívoros (niveles y tipos de daño ocasionado por herbívoros) a escala de paisaje, se puede explorar cómo operan las dinámicas de interacción planta - herbívoro (Novotny, *et al*, 2010).

En el contexto anterior, el presente trabajo constituye una aportación al conocimiento de los efectos de la deforestación de selvas húmedas sobre la herbivoría ocasionada por insectos, utilizando como sistema de estudio una serie de unidades de paisaje con distinto grado de deforestación. Este sistema se encuentra en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, que a su vez es parte de la denominada región Selva Lacandona, uno de los reductos con mayor extensión de selva húmeda en México.

Objetivo general

Analizar el efecto de niveles crecientes de deforestación sobre la magnitud de herbivoría (porcentaje de área foliar removida) y la diversidad de tipos de daños causados por herbívoros en hojas de especies arbustivas y arbóreas del sotobosque de selva madura en paisajes modificados por actividades humanas.

Objetivos particulares

- Analizar el cambio de la abundancia, diversidad y composición de especies arbustivas y arbóreas, presentes en el sotobosque de fragmentos de selva madura a través de paisajes con niveles crecientes de deforestación (porcentaje del paisaje sin cobertura de selva madura).
- Analizar el cambio de la abundancia de plantas de gremios regenerativos contrastantes (demandantes de luz vs. tolerantes a la sombra) a lo largo de paisajes con niveles crecientes de deforestación.
- Analizar el cambio en la diversidad y composición de gremios de herbívoros, identificados a través de los tipos de daño causados por diferentes herbívoros (succionadores, masticadores, formadores de agallas, minadores, entre otros), a través de paisajes con niveles crecientes de deforestación.
- Evaluar la relación entre la magnitud y diversidad de herbivoría (magnitud y tipos de daño) y el nivel de deforestación, considerando a todas las especies de plantas y separándolas por gremio regenerativo.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1. Con la reducción de la selva madura en el paisaje se establecen condiciones ambientales que favorecen a especies de plantas demandantes de luz y reducen la abundancia de especies tolerantes a la sombra. Por lo tanto, se espera que al aumentar la deforestación disminuya la diversidad de especies tolerantes a la sombra y aumente la similitud taxonómica de especies arbustivas y arbóreas en los fragmentos de selva madura remanentes (hipótesis de homogenización florística). A lo largo de esta tendencia, se espera que en los fragmentos de selva madura que quedan en los paisajes con mayor deforestación dominen las especies demandantes de luz.

Hipótesis 2. Si a medida que avanza la deforestación la diversidad de especies de plantas tolerantes a la sombra disminuye, y la abundancia de especies demandantes de luz aumenta, se espera que a lo largo de este proceso el nivel de herbivoría aumente y la diversidad de tipos de daños disminuya.

Hipótesis 3. Si la reducción del hábitat de selva madura determina un cambio en la composición de los tipos de daños, se puede esperar que en los paisajes más deforestados dominen los tipos de daño producidos por herbívoros generalistas.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El presente estudio se desarrolló en la región de Marqués de Comillas, la cual se localiza en el estado de Chiapas, al sur de la Reserva Integral de la Biósfera de Montes Azules (N 16.118637°, W -90.942092°). Específicamente, se trabajó en los terrenos de los ejidos de Loma Bonita ("Escolar"; N 16.095276°, W -91.008272°), Boca de Chajul ("Chajul"; N 16.102358°, W -90.934396°), Flor de Marqués de Comillas ("Flor de Marqués"; N 16.136164°, W -90.857307°), Playón de la Noria ("Playón"; N 16.121620°, W -90.895558°) y de la Reserva de la Biosfera Montes Azules ("Montes Azules"; N 16.118637°, W -90.942092°).

La región de estudio se ubica en el extremo suroriental de la región Selva Lacandona. Se encuentra delimitada físicamente por los ríos Lacantún y Salinas y por la línea fronteriza con Guatemala (Figura 1).

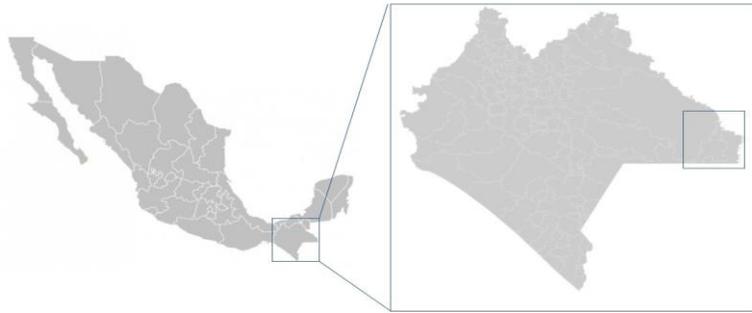


Figura 3. Localización de la región de estudio en el territorio nacional mexicano.

El territorio presenta un relieve irregular, dominado por lomeríos bajos con variaciones en altitud de entre 100 a 150 m snm, e incluye áreas aluviales a lo largo de los márgenes del río Lacantún (Martínez-Ramos, 2006). En las áreas de lomeríos dominan suelos pobres de areniscas y lutitas, mientras que en las áreas aluviales son profundos de buen drenaje y fértiles (Navarrete-Segueda, *et al*, 2018). El área de estudio abarca un total de 2,085.7 km², lo que representa aproximadamente el 11.47% del total de la superficie regional (Muench, 2015). La vegetación natural en el área de estudio corresponde a selva alta perennifolia (en las áreas aluviales) y de selva alta-mediana subperennifolia (en los sitios de lomeríos bajos) con cambios importantes en la estructura y composición del bosque (Martínez-Ramos, 2006; Navarrete-Segueda, *et al*, 2017).

Debido a que en la década de los setenta del siglo pasado Marqués de Comillas fue planeada como una zona de terrenos nacionales para la colonización y considerada una alternativa a la resolución de conflictos agrarios de otros estados de la República (De Vos, 2002), la actividad agropecuaria, que se ha llevado desde entonces en la región, resultó en una tasa de deforestación estimada en 2.1% anual (Couturier, *et al*, 2012). Así, se estima que se perdieron 881 km² de selva durante el periodo 1993 – 2007. Estas tendencias de deforestación se han mantenido con el paso del tiempo, de tal forma que se estima que durante el periodo 1990 – 2000 se perdieron 45.6 km² anuales, mientras que en el periodo 2000 – 2010 se perdieron 42.5 km² por año (Couturier, *et al*, 2012).

Sistema de estudio

Unidades de paisaje

Se seleccionaron cinco unidades de paisaje, cada una con un área de 1 km² (1 km x 1 km), que variaron en el porcentaje de cobertura de selva madura de la siguiente manera: Reserva de Montes Azules = 100%, Chajul = 33%, Playón = 26%, Flor de Marqués = 24%, Escolar = 15%. La selección de estas unidades se basó en una exploración de diferentes unidades de paisaje con proporciones contrastes de selva madura remanente a través de imágenes de satélite LANDSAT (correspondientes al año de 2017) y un sistema de información geográfica (Wies, *et al*, 2021). Las coberturas de las unidades de paisaje seleccionadas se obtuvieron por medio del trazado de polígonos sobre las imágenes satelitales mediante el programa QGIS (Figura 2). La localización de las unidades de paisaje empleadas se puede apreciar con mayor detalle en el Anexo 2.



Figura 4. Localización y estructura de las unidades de paisaje en la región de estudio.

Posteriormente, las imágenes se analizaron a través del programa FRAGSTAT para cuantificar la cobertura de remanentes de selva madura, parches de selvas secundarias y áreas con pastizales y campos de cultivo, así como métricas de la configuración del paisaje (Wies, *et al*, 2021; Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores de métricas de composición y configuración del paisaje calculados para cada una de las cinco unidades de paisaje (UP) estudiadas en Marqués de Comillas, Chiapas. En la columna “Sitio” se proporciona el nombre de la UP. Métricas de composición del paisaje: %SM = porcentaje de cobertura selva madura, %SM+SS = porcentaje de cobertura de selva madura y selva secundaria. Métricas de configuración de paisaje: NP = número de parches, TE = longitud total de los bordes del parche (metros), ENN_MN = distancia media euclidiana entre fragmentos de selva más cercanos. Datos modificados de (Wies, Nicasio-Arzeta, & Martínez-Ramos, 2021)

<i>Sitio</i>	<i>%SM</i>	<i>%SM+SS</i>	<i>NP</i>	<i>TE</i>	<i>ENN_MN</i>
<i>La Escolar</i>	<i>15</i>	<i>34.9</i>	<i>3</i>	<i>9,015</i>	<i>2.8</i>
<i>Flor de Marqués</i>	<i>24</i>	<i>61.5</i>	<i>2</i>	<i>11,859</i>	<i>3.3</i>
<i>Playon 2</i>	<i>26</i>	<i>49.0</i>	<i>3</i>	<i>8,778</i>	<i>1.9</i>
<i>Chajul</i>	<i>33</i>	<i>80.1</i>	<i>1</i>	<i>9,036</i>	<i>2.7</i>
<i>Reserva</i>	<i>100</i>	<i>100</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>0.0</i>

Muestreo de la vegetación, cuantificación y tipificación de los daños foliares por herbívoros

En cada una de las unidades de paisaje se eligieron tres sitios de selva madura. En cada sitio se estableció al azar un transecto lineal de 50 x 2 m, considerando una distancia mínima de separación de más de 150 m entre los transectos. A lo largo de cada transecto, se colectaron cinco hojas del extremo caulinar de cada arbusto o árbol encontrado dentro del transecto. Las hojas se colectaron indistintamente de ramas expuestas a una altura no mayor a 1.5 m, sin distinguir entre hojas simples o compuestas. Con la ayuda de parataxónomos, se anotó la especie o morfoespecie de cada arbusto o árbol muestreado y se colectó material vegetativo para la posterior identificación de estas últimas. Utilizando el acervo informativo generado por el Laboratorio de Ecología y Manejo de Bosques Tropicales del Instituto de Ecosistemas y Sostenibilidad de la UNAM, fue posible identificar la mayoría de las morfoespecies a nivel de especie, género o familia y clasificar

a las especies en dos grandes gremios regenerativos: demandantes de luz y tolerantes a la sombra (Anexo 1).

Las hojas colectadas de cada planta se pusieron por separado en bolsas de papel secante para evitar que fueran dañadas por hongos. Se etiquetó cada bolsa para el procesamiento de las hojas en el laboratorio. En el laboratorio, cada una de las láminas foliares colectadas se digitalizaron por medio de un escáner, obteniendo imágenes de alta resolución. Para obtener el área foliar removida, cada imagen foliar con herbivoría fue reconstruida a su forma original, utilizando Photoshop v6Cs y el patrón de la hoja completa (Valois-Cuesta & Castaño, 2009). El porcentaje de área foliar removida [$H(l)$] se calculó por medio del software ImageJ v2.2 y el paquete LeafArea de R v3.1 (Katabuchi, 2017), con la siguiente fórmula:

$$H(l) = \frac{(AFR - AFO) \times 100}{AFR}$$

Dónde: AFR = área foliar reconstruida y AFO = área foliar original.

Para cada uno de los transectos, se seleccionaron al azar 104 muestras (cada una compuesta de cinco hojas, provenientes de una planta, en total 520 hojas por transecto). Este tamaño de muestra representó adecuadamente la varianza existente en el porcentaje de herbivoría, según el método de varianza acumulada (Gie Yong & Pearce, 2013)

Se registró como daño foliar por herbívoros cuando la lámina de la hoja mostraba pérdida de tejido atribuible a la forma de consumo de insectos herbívoros. Estos daños fueron tipificados con base en la clasificación propuesta por el Instituto Smithsonian (Labandeira, *et al*, 2007; Figura 3). Los tipos de daño registrados en cada hoja muestral se asociaron con la identidad taxonómica de los herbívoros siguiendo el estudio de (Carvalho, *et al*, 2014). El registro de las cicatrices foliares dentro de la muestra se basó en el criterio de presencia/ausencia, únicamente registrando la incidencia de cada tipo en las cinco hojas muestreadas por planta. Utilizando las cicatrices foliares identificadas como evidencia de una interacción planta–herbívoro y tomando la frecuencia de aparición fue posible estimar la diversidad de interacciones planta – herbívoro de cada uno de los paisajes. En total, considerando todas las muestras, se identificaron 54 tipos de daño diferentes causados por herbívoros. El 80% de los daños registrados fue causado por insectos con aparato bucal masticador, agrupadas bajo seis patrones de defoliación asociados a diferentes grupos taxonómicos (Figura 3). Dada la prevalencia de estos seis tipos de daño en la vegetación muestreada, se infirió que son causados por herbívoros generalistas. El 20% restante comprendió 48 tipos de daño poco frecuentes,

pertenecientes a insectos con formas de alimentación variable (agalladores, minadores, succionadores, etc.). Dada la rareza de estos tipos de daño en la vegetación muestreada, se infirió que son producidos por herbívoros que muestran preferencia en consumir el tejido foliar de ciertas especies de plantas (i.e., herbívoros especialistas).

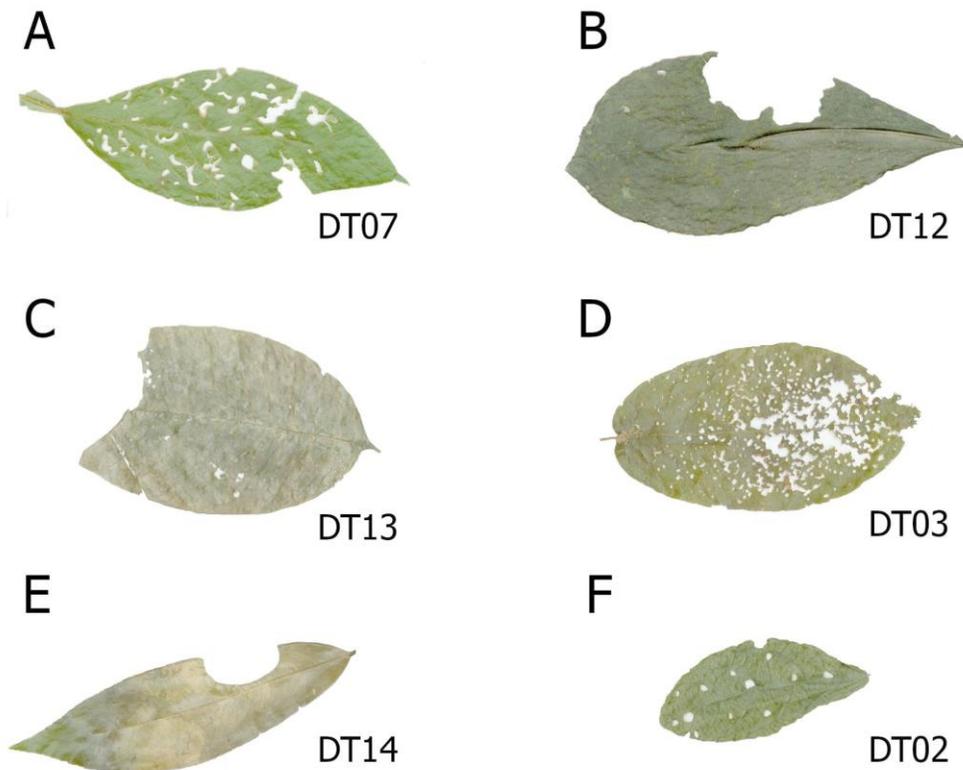


Figura 5. Los seis tipos de daño foliar (DT) más frecuentes causados por insectos herbívoros. Descripción de las categorías en Anexo 1.

Análisis de datos

Para estimar la diversidad de especies de plantas por transecto se empleó la serie de números de Hill q_0 , q_1 y q_2 (Chao, *et al*, 2014). El estimador q_0 corresponde al número total de especies, q_1 al número de especies comunes, calculado como el exponencial del índice de Shannon [$H' = -\sum p_i \times \log(p_i)$] y q_2 al número de especies dominantes (calculado como el inverso del índice de Simpson, $D = 1/\sum p_i^2$), donde p_i es la proporción de plantas de la especie i del total de plantas registradas en un transecto dado. El mismo

procedimiento se realizó para cuantificar la diversidad de tipos de daño por herbívoros por transecto. En este caso p_i es la proporción del tipo de daño i del total de daños registrados por transecto. Los estimadores de diversidad fueron calculados a través del paquete *Vegan* en R v3.1 (Oksanen, *et al*, 2018).

Posteriormente, por medio del método de media acumulada (Gie Yong & Pearce, 2013), se identificaron los tipos de daño más comunes que representaron el 80% del total de los daños registrados. El 20% de los tipos de daño restantes se conjuntaron como un grupo de “poco frecuentes”. El cambio en la frecuencia de los tipos de daños más comunes fue considerado como un indicador de los efectos de la deforestación sobre las interacciones planta–herbívoro.

Para evaluar la parte de la hipótesis 1, que propone que al aumentar el nivel de deforestación disminuye la diversidad de especies de plantas, se emplearon modelos lineales generalizados con efectos mixtos (MLGEM). En estos modelos la variable de respuesta fue el índice q_0 (número de especies totales), q_1 (número de especies comunes) o q_2 (número de especies dominantes) de diversidad (números de Hill), la variable independiente (factor fijo) fue el porcentaje de cobertura de selva madura. Con el fin de emplear toda la información disponible, en los modelos se incluyeron los 15 transectos realizados como un factor aleatorio. Los valores de diversidad se transformaron en logaritmos para cumplir con las condiciones de normalidad que requieren los MLEM. Para corroborar que los datos transformados cumplieren con las condiciones de normalidad fue realizada la prueba de Shapiro – Wilk a cada una de las variables de respuesta. ($q_0 - W=0.95$ y $p=0.56$, $q_1 - W=0.91$ y $p=0.17$, $q_2 - W=0.93$ y $p=0.32$).

Para evaluar la parte de la hipótesis 1, que propone que al aumentar la deforestación aumenta la similitud taxonómica de arbustos y árboles en los fragmentos de selva madura remanentes (hipótesis de homogenización florística), se empleó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés). Para ello, se creó una matriz de n columnas por m renglones, donde las columnas correspondieron a los 15 transectos (tres por cada uno de los cinco paisajes) y los renglones a las especies registradas en todos los transectos. Con esta matriz se calcularon valores de similitud de especies entre los transectos, empleando el índice de Morisita-Horn. Este índice se ha recomendado para evitar sesgos debido al tamaño de la muestra (Chao *et al*, 2014). Posteriormente, se aplicó un análisis de similitud (ANOSIM) para evaluar

diferencias significativas entre los paisajes con diferente porcentaje de cobertura de selva madura (n = 3 transectos por paisaje; Clarke, 1993; Anderson & Walsh, 2013)

Para evaluar la parte de la hipótesis 1, que propone que al aumentar el nivel de deforestación aumenta la dominancia de las especies demandantes de luz, se calculó el porcentaje de plantas de especies tolerantes a la sombra y demandantes de luz, respecto al total de registros en cada transecto. Se empleó un MLGEM para evaluar el efecto del porcentaje de selva madura en el paisaje (factor fijo) sobre la proporción de plantas demandantes de luz. En este modelo, aquellas plantas tolerantes a la sombra se etiquetaron con un 0 y las demandantes de luz con un 1. En el modelo se empleó un error binomial y una función de unión logit, considerando a los transectos como un factor aleatorio.

Para evaluar la parte de la hipótesis 2, que propone que el nivel de herbivoría es afectado por la deforestación en función del gremio regenerativo de las plantas, se empleó un MLGEM. En este modelo el porcentaje de cobertura de selva madura en el paisaje y el gremio regenerativo de las plantas (tolerantes a la sombra vs demandantes de luz) se establecieron como factores fijos (con 5 y 2 niveles, respectivamente), mientras que los 15 transectos se incluyeron como un factor aleatorio. La variable de respuesta (porcentaje de área foliar removida por herbivoría por planta) fue normalizada mediante la transformación $\ln(x+1)$ para su evaluación como variable de respuesta. En el modelo se empleó la totalidad de las muestras de 5 hojas por planta, cuya identidad taxonómica y gremio regenerativo fueran conocidos con certeza (n = 1491). Finalmente, se evaluaron los efectos independientes e interactivos de los dos factores fijos.

Para evaluar la parte de la hipótesis 2, que propone que la diversidad de tipos de daños disminuye al aumentar el nivel de deforestación, se usó un modelo GLMEM. En este caso la variable de respuesta fue la frecuencia de los 7 tipos de daños (los seis más frecuentes a través de todos los paisajes y una categoría de “poco frecuentes”; ver sección anterior). El porcentaje de selva madura en el paisaje se consideró un factor fijo y a los transectos realizados en todos los paisajes como un factor aleatorio. Dado que la variable de respuesta es de conteo, se empleó un error Poisson y una función de unión logarítmica.

Para evaluar la hipótesis 3, que propone que al aumentar el nivel de deforestación aumenta la frecuencia de los tipos de daño producidos por herbívoros generalistas, se realizó un análisis de tabla de contingencia (prueba de X^2), con la cual se evaluó si las frecuencias observadas de los tipos de daño, asociados a diferentes grupos de insectos,

varió en función de las unidades de paisaje con diferente nivel de cobertura de selva madura. Finalmente, para evaluar la idea de que en los paisajes más deforestados dominan los tipos de daño producidos por herbívoros generalistas se empleó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés). Para ello, se creó una matriz de n columnas por m renglones, donde las columnas correspondieron a los 15 transectos (tres por cada uno de los cinco paisajes) y los renglones a los 48 tipos de daño registrados en todos los transectos. Cada celda contenía la frecuencia de un tipo de daño en un transecto dado. Con esta matriz se calcularon valores de similitud de tipos de daño entre los transectos, empleando el índice de Morisita-Horn. Posteriormente, se aplicó un análisis de similitud (ANOSIM) para evaluar diferencias significativas entre los paisajes con diferente porcentaje de cobertura de selva madura ($n = 3$ transectos por paisaje).

Resultados

Diferencias en la diversidad y composición de especies de plantas con el nivel de deforestación.

Cambios de la diversidad de especies. En el Anexo 1 se muestra una lista de las especies registradas en todos los paisajes. El número de especies (totales, comunes y dominantes) fue similar entre las unidades de paisaje (Cuadro 1). Los paisajes con 24-26% de cobertura de selva madura mostraron una mayor diversidad de especies que el resto de los paisajes. Sin embargo, esta diferencia no fue significativa ($X^2 = 5.6$, g.l.= 4, $P > 0.10$).

Cuadro 2. Diversidad de especies de arbustos y árboles registrados en cinco unidades de paisaje con diferente nivel de cobertura de selva madura. Entre paréntesis se indica la cobertura total de selva en el paisaje. Se muestran los tres índices de diversidad de Hill (q_0 , q_1 , q_2) calculado juntando los tres transectos por cada paisaje.

Paisaje	Cobertura de selva madura (%)	Número total de especies (q_0)	Especies comunes (q_1)	Especies dominantes (q_2)
Montes Azules	100(100)	48	25.4	15.2
Chajul	33 (80)	41	21.1	12.7
Playón	26 (49)	60	35.2	22.8
Flor de Marqués	24 (62)	59	33.9	22.7
Escolar	15 (35)	45	26.0	18.5

Cambios en la abundancia relativa de plantas con diferente gremio regenerativo. El porcentaje de plantas tolerantes a la sombra fue máximo (87%) en el paisaje con el 100% de cobertura de selva madura (Figura 4). En contraste, en los paisajes deforestados el porcentaje de plantas demandantes de luz fue significativamente mayor ($34.2 \pm 2.8\%$; $t = 5.3$, g.l. = 1, $P < 0.001$) que en el paisaje sin deforestación (13%). Los máximos del

porcentaje de plantas demandantes de luz (33-37%) se encontraron en los paisajes con el menor porcentaje de cobertura de selva madura (Escolar) y con el mayor porcentaje de selva secundaria (Chajul; Figura 4). No se encontró una interacción significativa entre el gremio regenerativo y el porcentaje de cobertura de los paisajes. En promedio, a través de todos los paisajes, la riqueza de especies de plantas tolerantes fue mayor (17.2 ± 1.2) que la de especies demandantes de luz (8.5 ± 0.5 ; $X^2 = 44.7$, g.l. = 1, $P < 0.0.001$).

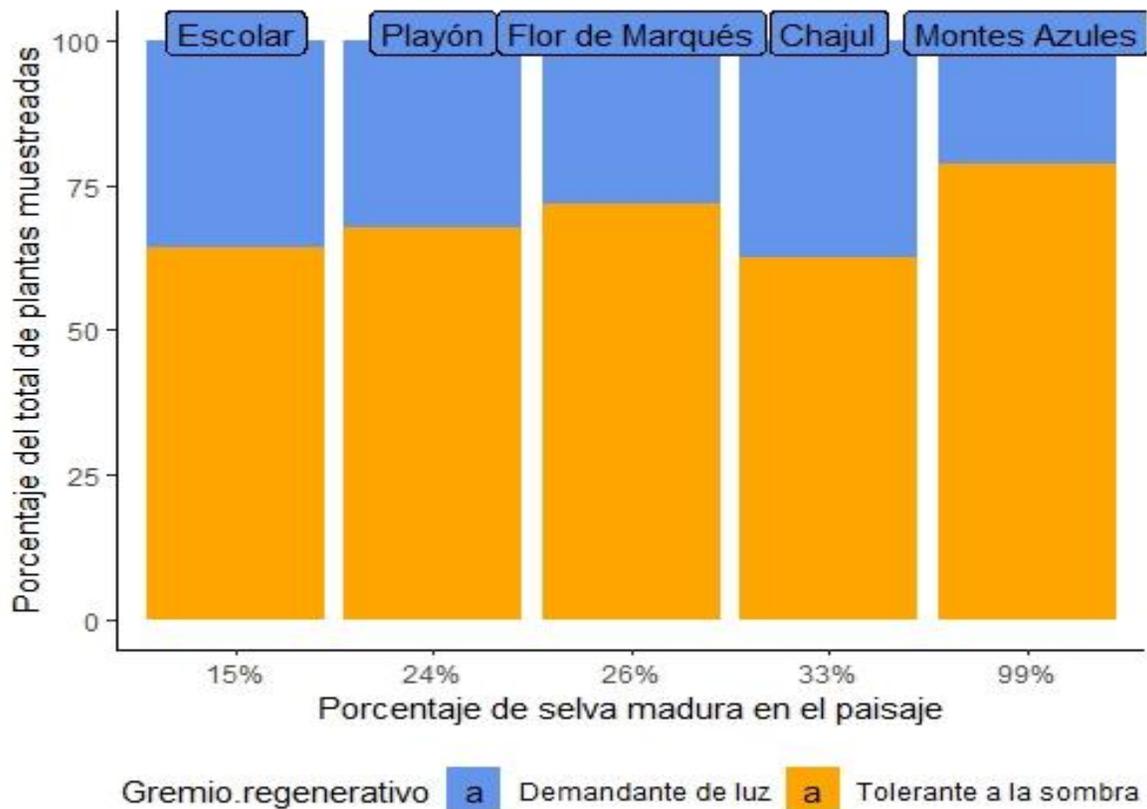


Figura 6. Porcentaje de plantas tolerantes a la sombra y demandantes de luz registradas en las muestras foliares obtenidas de paisajes con diferentes porcentajes de selva madura en la región de Marqués de Comillas, Chiapas.

Cambios en la composición de especies de plantas con la deforestación. El análisis NMDS (Figura 5) mostró una tendencia a la diferenciación en la composición de especies entre el paisaje con 100% de cobertura de selva madura (Montes Azules) y el paisaje más deforestado (Escolar, 15% de cobertura de selva madura) y el paisaje con más cobertura

de selva secundaria (Chajul, 33% selva madura y 47% selva secundaria). Por otro lado, los paisajes Flor de Marqués (24% selva madura) y Playón (26% selva madura) no difirieron del paisaje de Montes Azules (Figura 4). El análisis de ANOSIM mostró una diferencia marginal en la similitud de especies entre los paisajes (Figura 6), debido a que los paisajes Escolar y Chajul fueron menos similares en su composición de especies a los demás. La dimensión-1 de la ordenación se correlacionó negativamente con la abundancia de plantas de especies tolerantes a la sombra ($r = -0.62$, $P < 0.01$) y positivamente con la abundancia ($r = 0.73$, $P < 0.01$) y la riqueza de especies ($r = 0.66$, $P < 0.01$) de plantas demandantes de luz. La dimensión-2 se correlacionó de manera positiva con la riqueza de especies de plantas tolerantes a la sombra ($r = 0.45$, $P < 0.05$).

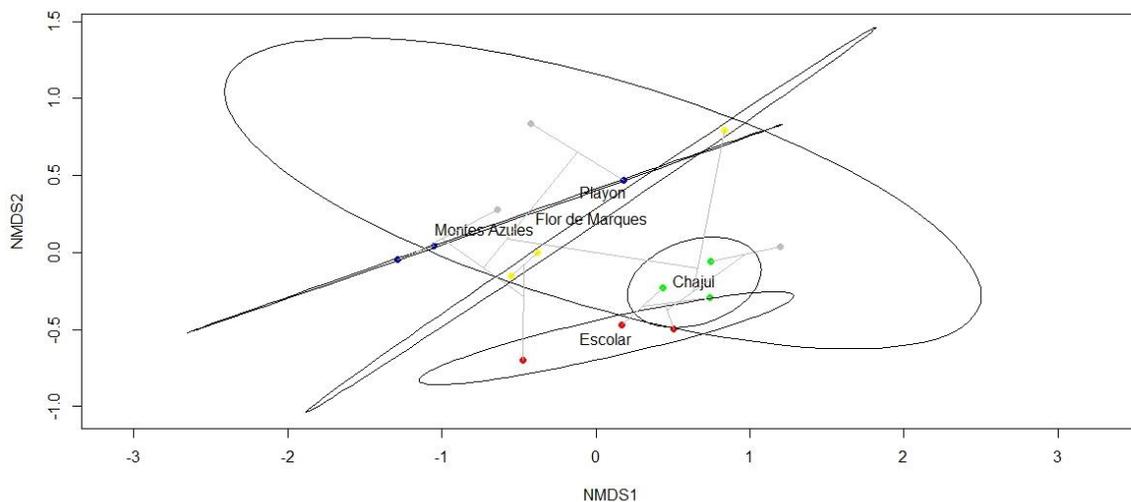


Figura 7. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico aplicado a la comunidad vegetal muestreada de cada uno de los paisajes. La ordenación incluye 3 transectos por paisaje de la siguiente manera: puntos azules = Reserva de la Biosfera de Montes Azules (100% cobertura de selva madura), puntos verdes = Chajul (33%), puntos amarillos = Playón (26%), puntos anaranjados = Flor de Marqués (24%), puntos rojos = Escolar (15%). Las líneas conectan a los transectos más similares de composición y el tamaño de los óvalos ilustran la variación entre transectos de un mismo paisaje en las dos dimensiones principales del NMDS y reflejan intervalos de confianza. La ordenación resultó con alto nivel de ajuste a la variación de los transectos (non- metric fit $R^2=0.983$, linear fit $R^2=0.898$, estrés = 0.086).

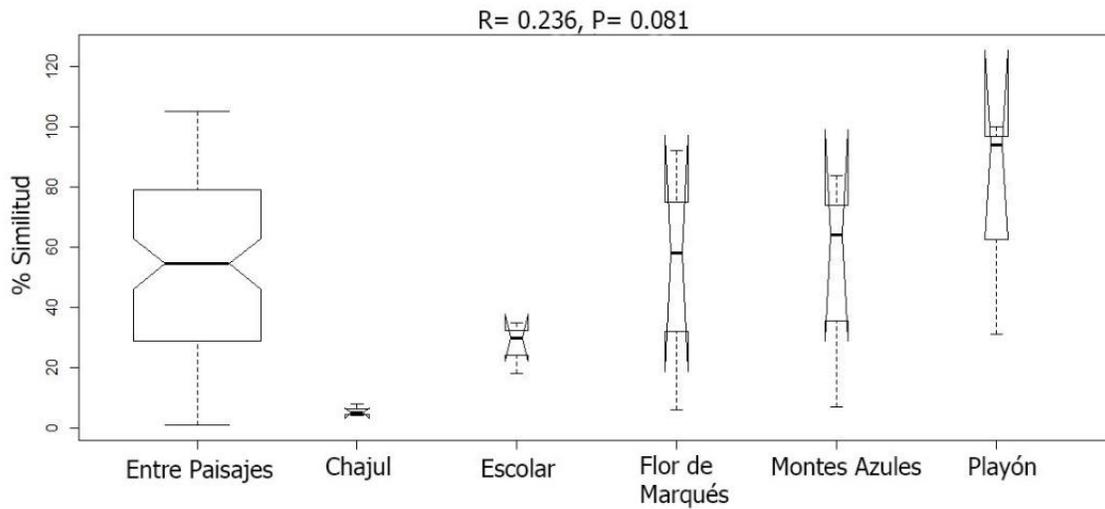


Figura 6. Resultados del ANOSIM aplicado a las comunidades vegetales muestreadas en los paisajes. Nótese el menor valor promedio (y su variación) de similitud de especies para los paisajes Chajul y Escolar. “Entre sitios” corresponde a la comparación de la similitud de especies de plantas entre los 15 transectos estudiados (3 transectos x 5 paisajes). Para cada tratamiento (“Entre sitios” y paisajes), la línea horizontal gruesa indica el valor medio del porcentaje de similitud, las cajitas incluyen el 50% de los datos y las líneas punteadas, con sus extremos en líneas horizontales continuas, indican el rango de variación total de los datos de similitud. El nivel de significancia en la diferenciación entre los tratamientos se indica en la parte superior del panel (R=0.236, P=0.081).

Efectos de la deforestación sobre la magnitud del daño y la composición de los tipos de daños causados por herbívoros.

Nivel de herbivoría. El nivel promedio de herbivoría (porcentaje de área foliar removida) fue significativamente mayor ($t = 11.5$, g.l. = 1, $P < 0.0001$) en el paisaje con 100% de cobertura de selva madura (5.7%) que en los paisajes deforestados ($3.4 \pm 0.2\%$ error estándar, $n = 4$). Sin embargo, no se observó tendencia alguna en el cambio del nivel de herbivoría al disminuir el porcentaje de cobertura de selva madura remanente en el paisaje (Cuadro 3). El nivel mínimo de herbivoría se observó en el paisaje con el mayor porcentaje de cobertura de selva secundaria (Chajul).

Cuadro 3. Variación del nivel promedio de herbivoría (área foliar removida; error estándar en paréntesis) entre paisajes con diferente cobertura de selva madura remanente en Marqués de Comillas, Chiapas.

Paisaje	Porcentaje de cobertura selva madura remanente	Porcentaje de área foliar removida
Montes Azules	100%	5.7 (6.8)
Chajul	33%	2.9 (2.8)
Playón	26%	3.6 (4.2)
Flor de Marqués	24%	4.0 (4.3)
Escolar	15%	3.1 (4.4)

Variación del nivel de herbivoría en función del gremio regenerativo de las plantas. En general, las especies demandantes de luz mostraron mayor nivel de herbivoría (ver listado de especies en Anexo 1). El nivel promedio de la herbivoría varió con el gremio regenerativo de las plantas dependiendo del nivel de deforestación ($X^2 = 9.8$, $df = 4$, $p = 0.044$). El factor aleatorio (los transectos de muestreo) tuvo un efecto significativo ($X^2 = 37.8$, $df = 9$, $p < 0.001$), indicando una importante variación espacial en el nivel de herbivoría tanto dentro como entre los paisajes. En general, el nivel de herbivoría fue significativamente mayor en las plantas demandantes de luz, sobre todo en el paisaje con 100% de cobertura de selva madura (Figura 6). Sin embargo, en el paisaje con mayor porcentaje de cobertura de selva secundaria (Chajul), las plantas tolerantes a la sombra mostraron mayor herbivoría que las demandantes de luz (Figura 7).

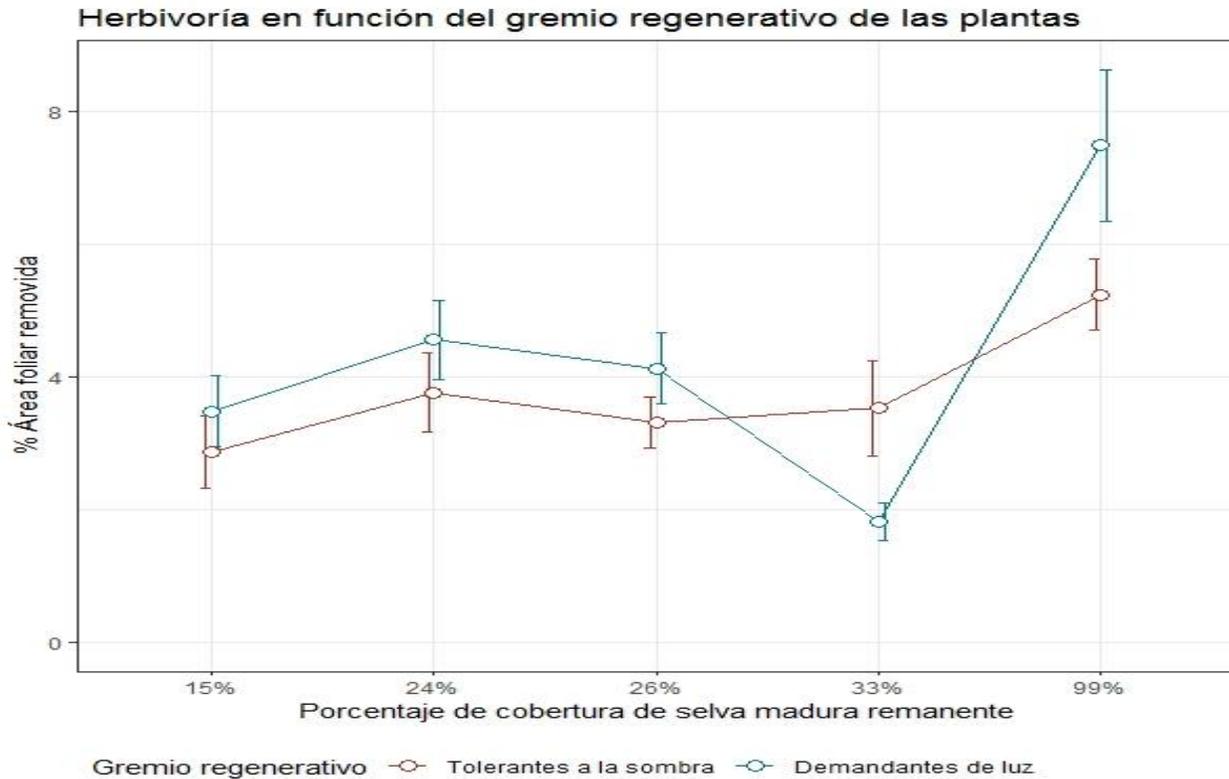


Figura 7. Variación de la magnitud de herbivoría en función de la cobertura de selva madura remanente en el paisaje y el gremio regenerativo de las plantas en Marqués de Comillas, Chiapas.

Tipos de daños causados por herbívoros. En el anexo 1 se muestra una lista de los tipos de daño registrados. La figura 8 muestra la frecuencia absoluta de los principales tipos de daño registrados en los paisajes estudiados. Los tipos más comunes estuvieron asociados a escarabajos crisomélidos (subfamilias Eumolpinae y Cassidinae) y ortópteros (familia Tettigoniidae). Estos tipos corresponden a los herbívoros que consideramos como generalistas. Un conjunto diverso de taxones (48 tipos de daño) conformó el grupo de “poco frecuentes”, correspondientes a los herbívoros que consideramos como especialistas. Mientras que en el paisaje de Montes Azules (100% cobertura de selva madura) predominaron los tipos de daño presumiblemente causados por herbívoros especialistas (grupo de “poco frecuentes”) mientras que en el paisaje más deforestado (Escolar, 15%) predominaron los causados por herbívoros generalistas (Figura 9; $X^2=111.84$, g.l.=24, $p < 0.001$)

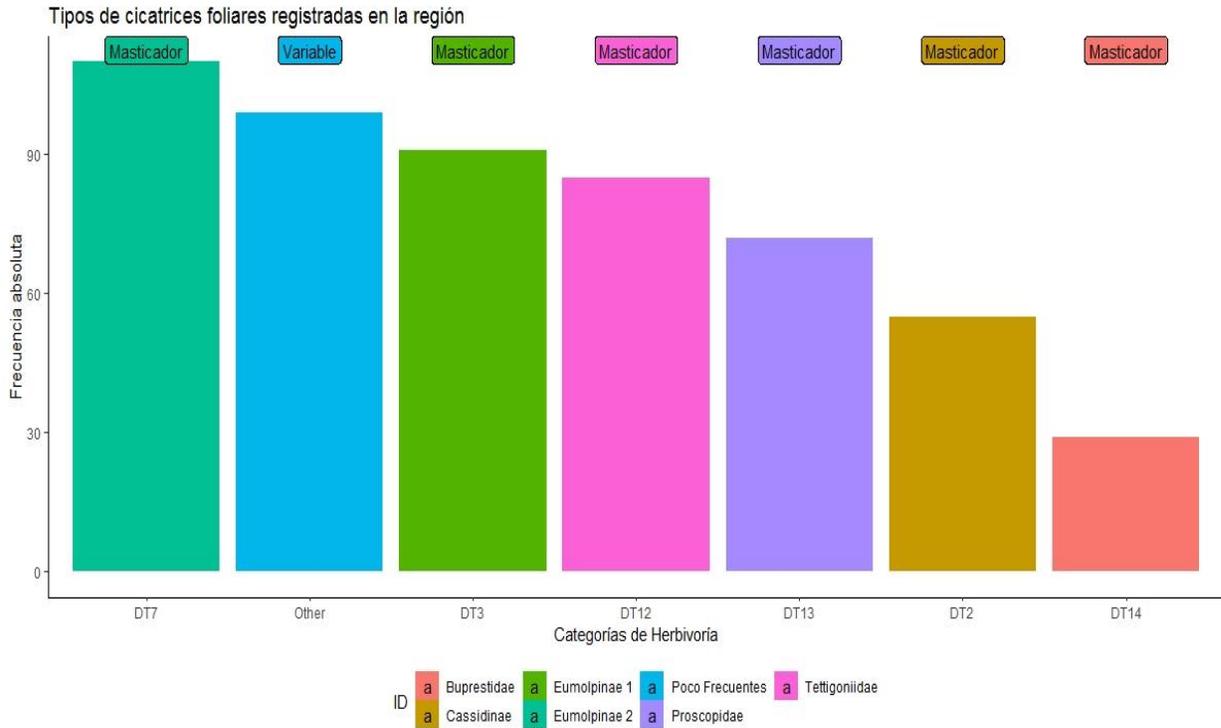


Figura 8. Distribución de frecuencias de tipos de daño en función de los grupos taxonómicos y tipos de aparatos bucales asociados a éstos (etiqueta en la parte superior de cada barra). Se encontró que el 48% de los daños registrados están dados por coleópteros (Buprestidae, Chrysomelidae: Cassidinae, Chrysomelidae: Eumolpinae spp), mientras que el 32% está mediada por ortópteros (Proscopidae, Tettigoniidae).

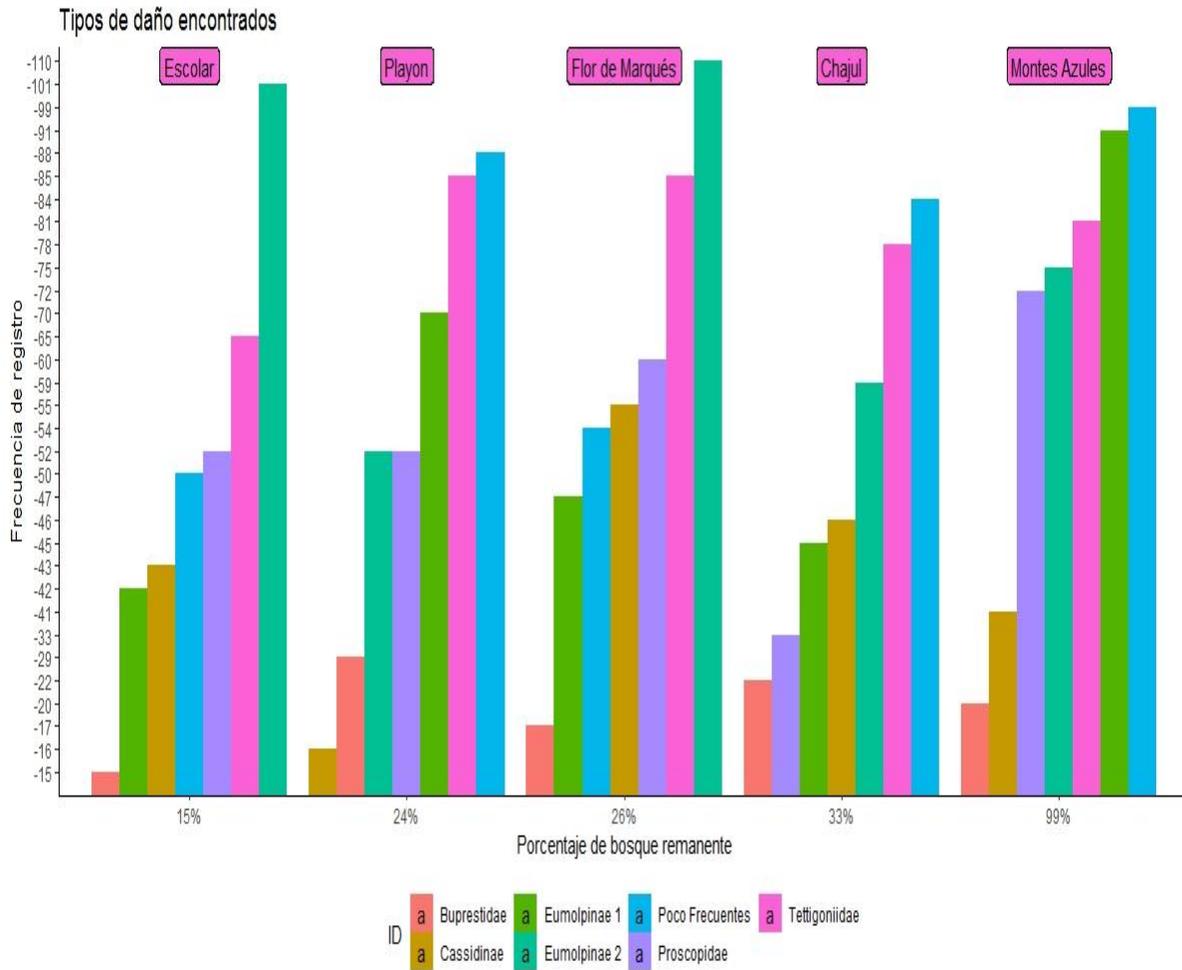


Figura 9. Distribución de frecuencias de diferentes tipos de daño registrados en cinco paisajes con diferente nivel de deforestación en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Los colores indican los tipos de daño más comunes causados por diferentes grupos taxonómicos (a nivel de familia y subfamilia) de acuerdo con Carvalho (2014). El tipo de daño indicado como “poco frecuentes” engloba 48 tipos de daño poco frecuentes.

La riqueza (q_0), el número de tipos de daño más comunes (q_1) y los dominantes (q_2) no variaron de manera significativa entre los paisajes ($P > 0.10$). Sin embargo, q_0 fue significativamente mayor ($t > 3.5$, g.l. = 1, $P < 0.01$) en el paisaje con 100% de cobertura (32 y 11, respectivamente) que el promedio observado en los paisajes deforestados (24 ± 2 y 9.7 ± 0.5 , e.e., respectivamente). Este no fue el caso para el q_1 y q_2 , ya que el número de tipos de daño dominantes no varió significativamente entre los paisajes para estas métricas ($P > 0.10$; Cuadro 4).

Cuadro 4. Diversidad de tipos de daño foliar causados por herbívoros en arbustos y árboles del sotobosque de selva madura en paisajes con diferentes niveles de deforestación (porcentajes de selva madura remanente) en Marqués de Comillas, Chiapas.

Paisaje	Cobertura de selva madura remanente (%)	Total de tipos de daño (q_0)	Tipos de daño comunes (q_1)	Tipos de daño dominantes (q_2)
Montes Azules	100	32	11.1	7.9
Chajul	33	20	10.1	8.0
Playón	26	27	8.8	6.4
Flor de Marqués	24	28	11.0	7.8
Escolar	15	21	8.8	6.4

Variación de la composición de los tipos de daño entre los paisajes. El análisis NMDS realizado considerando los 54 tipos de daño registrados en todos los paisajes no detectó diferencias en la composición de tipos de daño entre los paisajes (Figura S1, información suplementaria). Asimismo, el NMDS no mostró diferencias en la composición de los tipos de daño entre los paisajes cuando se consideraron solamente los seis tipos de daño más frecuentes (dominantes) (Figura S2, información suplementaria). Sin embargo, cuando se hizo la ordenación excluyendo los seis tipos de daño dominantes, la dimensión-1 del NMDS separó el paisaje totalmente cubierto de selva madura (Montes Azules) de los paisajes Escolar y Chajul, mientras que los paisajes Flor de Marqués y Playón mostraron una gran variación y se sobrelaparon con los otros paisajes (Fig. 10). El análisis de ANOSIM confirmó estas diferencias (Figura 8). La dimensión-1 se correlacionó positivamente ($r = 0.50$, $P < 0.05$) con el tipo de daño DT81 causado por hormigas arrieras (*Atta cephalotes*), es decir, este daño se encontró con mayor frecuencia en los paisajes

de Chajul y Escolar. Por otro lado, la dimensión-1 se correlacionó negativamente con los tipos de daño DT5 (causado por larvas de dípteros; $r = 0.68$, $P < 0.01$) y DT10 (causado por larvas de coleópteros; $r = 0.57$, $P < 0.05$), es decir, la mayor frecuencia de estos tipos de daño se encontró principalmente en los paisajes de Montes Azules y Flor de Marqués. La dimensión-2 se correlacionó negativamente con los tipos de daño DT15 (causado por ortópteros; $r = 0.59$, $P = 0.01$) y DT78 (causado por coleópteros; $r = 0.78$, $P < 0.01$). Estos daños se encontraron en menor frecuencia en el paisaje Chajul.

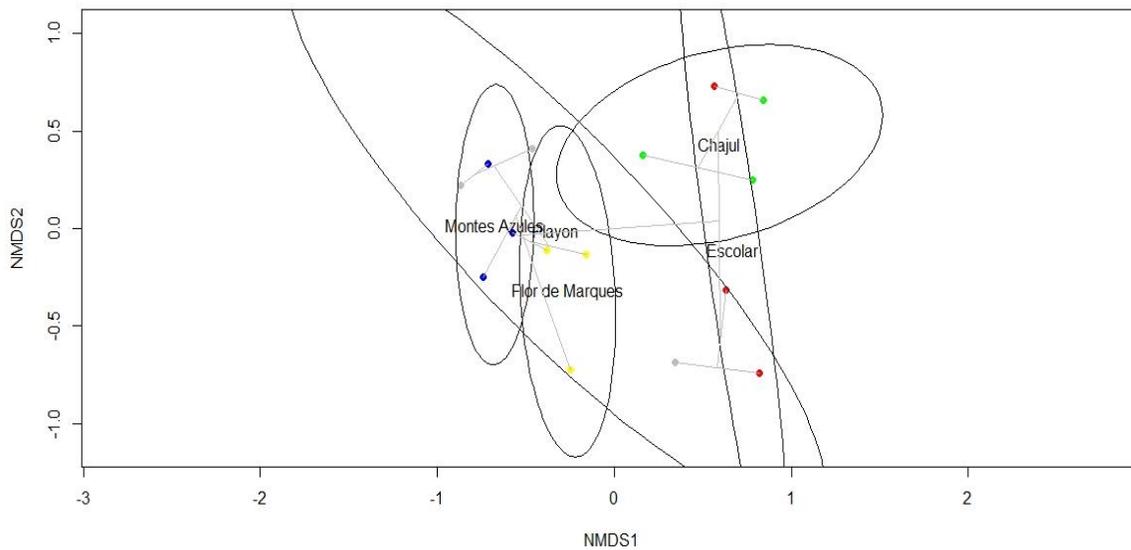


Figura 10. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico aplicado a la fracción de tipos de daño poco frecuentes dentro de los paisajes muestreados. (Non-metric fit $R^2=0.983$, linear fit $R^2=0.899$, estrés = 0.085)

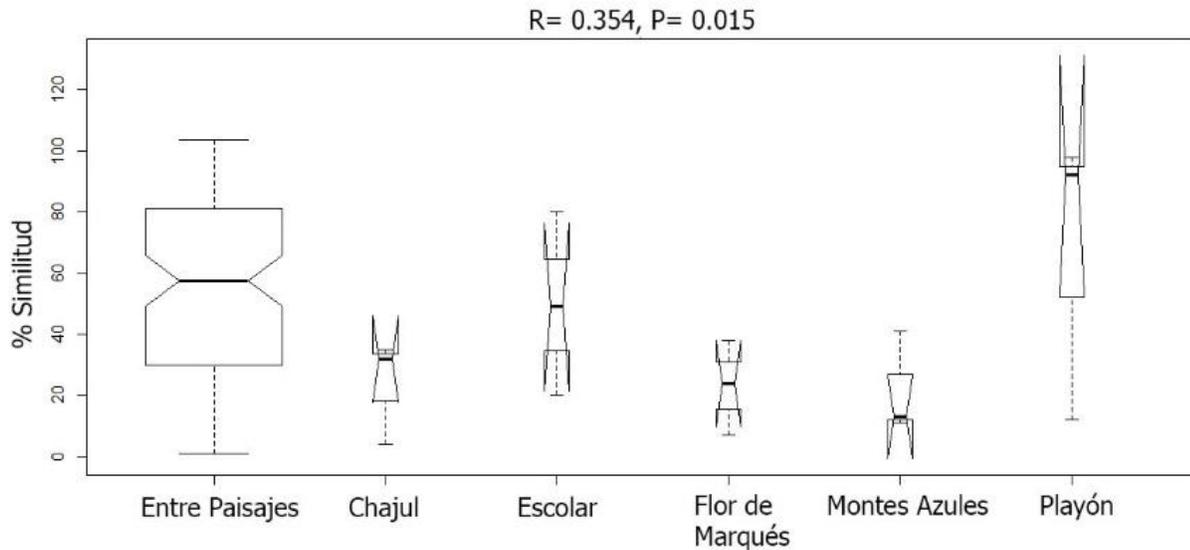


Figura 11. Resultados del ANOSIM aplicado a la categoría de tipos de daño “poco frecuentes” causados por herbívoros en los cinco paisajes estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas. Note que el menor valor medio (y su variación) de similitud de tipos de daño para los paisajes Montes Azules, Flor de Marqués y Escolar. “Entre sitios” corresponde a la comparación de la similitud de especies de plantas entre los 15 transectos estudiados (3 transectos x 5 paisajes). Para cada tratamiento (“Entre sitios” y paisajes), la línea horizontal gruesa indica el valor medio del porcentaje de similitud, las cajitas incluyen el 50% de los datos y las líneas punteadas, con sus extremos en líneas horizontales continuas, indican el rango de variación total de los datos de similitud. El nivel de significancia en la diferenciación entre los tratamientos se indica en la parte superior del panel.

Discusión

Los resultados encontrados en el presente estudio muestran que el cambio en la abundancia y la diversidad de plantas del sotobosque, el gremio regenerativo de las plantas (plantas tolerantes a la sombra vs. demandantes de luz), el porcentaje de selva madura remanente en el paisaje (i.e., nivel de deforestación), así como el porcentaje de selva secundaria en el paisaje son factores que afectan el nivel y la diversidad de daños foliares causados por insectos herbívoros.

Cambios en la comunidad vegetal del sotobosque con la deforestación

¿Al aumentar la deforestación disminuye la diversidad de especies vegetales? ¿Se homogeneizan las composiciones taxonómicas de los sotobosques en los parches de bosque maduro dentro de los paisajes? ¿Qué sucede con las abundancias relativas de especies tolerantes a sombra (y la de plantas demandantes de luz)? La predicción de que al aumentar la deforestación disminuye la diversidad de especies de plantas no fue apoyada por los resultados. Sin embargo, se encontró que las plantas demandantes de luz fueron más abundantes en los paisajes deforestados y las plantas tolerantes a la sombra más comunes en el paisaje sin deforestación.

Esto se debe a que el efecto de borde que favorece la entrada de especies pioneras/demandantes de luz no actúa de forma homogénea en todos los paisajes y en relación exclusiva a la cantidad de hábitat que contiene dentro de sí misma. Es decir, la cantidad de cobertura remanente dentro de un paisaje no determina de forma lineal la diversidad vegetal que alberga (Fahrig, 2013).

Este resultado es consistente con un estudio reciente de gran envergadura (comparando decenas de paisajes en tres regiones diferentes del sureste de México (Arasa-Gisbert, *et al*, 2021), que mostró que plantas regenerativas de especies arbóreas especialistas de selva madura (aquí llamadas tolerantes a la sombra) disminuyen con el grado de deforestación y por el contrario aumentan aquellas de plantas generalistas (que incluyen a muchas de las especies denominadas demandantes de luz en el presente estudio).

Aunado a lo anterior, la composición de especies fue diferente entre el paisaje con la cobertura total de selva madura respecto de varios paisajes deforestados (Figura 5). La segregación en la composición de especies entre los paisajes estuvo acompañada por un aumento en la abundancia y riqueza de especies demandantes de luz en el paisaje más

deforestado y viceversa en el paisaje no deforestado (Montes Azules). Todos estos resultados son consistentes con lo encontrado en estudios que indican que las comunidades que están sujetas a perturbaciones no cambian en su diversidad alfa, pero sí en su diversidad beta (Arroyo *et al*, 2013; Novotny, *et al*, 2007). Es decir, al parecer existe una compensación en el número de especies encontrado en un hábitat a través del reemplazo de especies propias del hábitat con especies de hábitats perturbados.

Por otro lado, se observó una tendencia al aumento en la diversidad de especies vegetales (Cuadro 2) en los paisajes con los valores intermedios de deforestación. Es posible que en los paisajes con deforestación intermedia se mezclen especies con diferentes atributos de historia de vida, demandantes de luz y tolerantes a la sombra, como lo plantea la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1978; Moi, *et al*, 2020). Se requiere aumentar la cantidad de paisajes en los niveles de deforestación entre 10 y 60% para poder evaluar esta idea de manera confiable.

Respecto a la hipótesis de homogeneización, se encontró una tendencia a la diferenciación secuencial en la composición de especies entre el paisaje con 100% de cobertura de selva madura y dos paisajes deforestados que fueron similares en su composición, incluyendo el que tuvo menor cobertura de selva (15%; Figura 5). Esto podría apoyar la hipótesis de homogeneización, pero se tuvo un paisaje deforestado con una gran variación en la composición de especies dentro del mismo (Playón, 26% de selva madura), el cual no difirió en su composición con el resto de los paisajes. Esta gran variación puede estar asociada a una fuerte heterogeneidad espacial en la composición de especies entre los fragmentos de selva madura de este paisaje, debido a variaciones en la topografía y suelo (e.g. algunas áreas dentro del paisaje son inundables, en bajos de lomeríos, y otras no). También podría asociarse a que los fragmentos de selva difieren en el grado con que han sido alterados por actividad humana, lo que podría reflejarse en distintas composiciones de plantas (Hurtado *et al*, 2021). Por el momento, existe poca información disponible al respecto. Estudios futuros deberían incorporar variables de la topografía, suelo y manejo de fragmentos de selva en el análisis de la variación de la composición de especies vegetales dentro y entre los paisajes.

Finalmente, es interesante notar que los paisajes de “Montes Azules” y “Flor de Marqués” fueron los más similares en composición de especies. Esto es debido a que “Flor de Marqués” es un sitio de recreación ecoturístico que busca conservar una estructura del sotobosque (y en algunos casos del dosel) similar a la de “Montes Azules”

como parte de su esquema administrativo (Rodríguez-Ocaña & López-Hernández, 2005). Posiblemente, esto explique la similitud de especies encontrada entre este paisaje y aquel ubicado en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (Vera *et al*, 2011).

Efectos de la deforestación sobre el nivel de herbivoría

¿Al aumentar la deforestación aumenta el nivel de herbivoría? ¿Al aumentar la deforestación aumenta el nivel de herbivoría dependiendo del gremio regenerativo de las plantas? La expectativa de que al aumentar el nivel de deforestación aumenta el nivel de herbivoría no fue apoyada por los resultados encontrados.

Existen varias posibles razones del porque el nivel de la herbivoría haya sido mayor en el paisaje conservado que en los paisajes deforestados. Una primera posible razón es que la vida media de las hojas de las plantas en el paisaje conservado sea mayor que en los paisajes deforestados, lo que llevaría a que se acumule más herbivoría en el follaje de las plantas en el paisaje conservado. Se sabe que al disminuir los recursos lumínicos la tasa de recambio de hojas disminuye, aumentando la longevidad foliar (Coley & Barone, 1996 ;Silva, *et al*, 2015). En un bosque que no se encuentra fragmentado el dosel es cerrado y el nivel de luz en el sotobosque es muy bajo (Théry, 2001). En los bosques fragmentados el dosel del bosque presenta claros por la caída de ramas y árboles y tienen áreas expuestas en sus bordes (Parker, *et al*, 2019). Esto hace que la luz imperante en el sotobosque de los fragmentos aumente y, con ello, es posible que la dinámica foliar se acelere, disminuyendo la longevidad de las hojas y reduciéndose el nivel acumulado de herbivoría. Además, se ha planteado que una mayor disponibilidad de luz produce un aumento en el nivel de defensas químicas anti-herbívoros (Coley & Barone, 1996), lo que se traduciría en menores niveles de daño por herbívoros en los fragmentos de bosque comparados que el bosque continuo.

Para evaluar las ideas anteriores, sería necesario realizar el seguimiento de tasas de herbivoría en hojas marcadas (e.g., Ruiz-Guerra, 2009) y medir la energía lumínica en el sotobosque, en sitios de bosque en paisajes con diferente nivel de deforestación. En un muestreo estático, como el realizado en este estudio, típicamente reportará 3% – 10% de área foliar removida, mientras que un muestreo longitudinal en el tiempo podría reportar 2 o 3 veces más herbivoría (Lowman, 1984).

Otra posible causa es que la compleja estructura del sotobosque y del dosel (alta densidad de tallos, diversidad de formas de crecimiento y elevada cantidad de follaje)

propios del bosque maduro en el paisaje conservado determina que los herbívoros sean menos aparentes a sus depredadores, que en los fragmentos de selva donde el dosel está más abierto y la estructura del bosque es menos compleja (Cronin, 2005). Además, se ha planteado (y estudiado) que las poblaciones de insectos (entre ellos muchos herbívoros) se encuentran expuestas a una mayor depredación, principalmente por aves insectívoras (con dietas amplias), en los fragmentos de bosque, sobre todo cuando la matriz está cubierta de campos agrícolas donde estos vertebrados abundan (Rand & Louda, 2006; Rand, *et al*, 2006). La mayor actividad de depredación de insectos herbívoros en los fragmentos podría explicar la menor herbivoría observada en los paisajes deforestados.

Otra posibilidad es que las poblaciones de insectos herbívoros, en los fragmentos de selva de los paisajes deforestados, estén disminuidas por la acción de agroquímicos empleados por el manejo de las tierras agrícolas adyacentes a los remanentes de selva (Blitzer *et al*, 2012; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019).

Los resultados indican que existe una diferencia significativa entre la herbivoría que ocurre en sitios deforestados y sitios no deforestados. Esta diferencia ha sido constatada en estudios previos sobre herbivoría en bosques tropicales (Ruíz-Guerra, 2009; Neves *et al*, 2014; Morante – Filho *et al*, 2016), y dicha diferencia puede ocurrir en ambos sentidos; es decir que tanto sitios deforestados como no deforestados pueden presentar mayores valores de herbivoría. Sin embargo, existen pocos estudios que aborden la cantidad de hábitat remanente como el factor determinante en la cantidad de área foliar movilizada dentro de una unidad de paisaje, por lo que los antecedentes sobre los cuales podemos comparar los resultados serían en el mejor de los casos, concernientes a los insectos en sí mismos (Novotny & Weiblen, 2005; Novotny *et al*, 2007), a las plantas (Novotny *et al*, 2006; Morante – Filho *et al*, 2016) o a la interacción de estos (Novotny *et al*, 2010; Novotny *et al*, 2012; Souza *et al*, 2018). Esto puede deberse a que el efecto de borde que presentan estas unidades de paisaje suele ser la principal métrica sobre la cual se plantean hipótesis y objetivos metodológicos, y también sobre la que se crea un paradigma que debe ser evaluado. Es decir, la cantidad de hábitat dentro de un paisaje no se ha considerado un factor importante dentro de la dinámica de la herbivoría causada por insectos.

Es importante poner en perspectiva la importancia que tienen las características individuales de una unidad de paisaje (cantidad de hábitat, efecto de borde, conectividad

entre fragmentos) sobre la diversidad y composición taxonómica de los distintos grupos y la función ecosistémica (para provisión de servicios ecosistémicos) que emana de ellas. Esto debido a que actualmente existe un debate entre dos posturas teóricas que consideran que dicha función ecosistémica está influida en mayor o menor medida por la cantidad de hábitat o la configuración de ese hábitat (e.g. “Land Sharing” vs “Land Sparing”; Fahrig, 2013).

Este trabajo fue planteado con la intención de evaluar únicamente la importancia de la cantidad de hábitat (independientemente de la configuración de éste hábitat) sobre la cantidad de área foliar removida a escala de paisaje. A pesar de que se encontró que la cantidad de hábitat remanente en las unidades de paisaje es un factor de gran peso sobre la herbivoría causada por insectos a escala de paisaje, estudios futuros de éste estilo deberían ser acompañados de análisis poblacionales de los gremios de herbívoros y del tercer nivel trófico. Esto con la finalidad de delimitar qué factores además de la cantidad y calidad de los recursos vegetales determinan la cantidad de área foliar removida dentro de un paisaje.

Aunque la expectativa de que las plantas demandantes de luz reciben mayor nivel de herbivoría que las plantas tolerantes a la sombra si fue apoyada por los resultados (e.g., Coley P. D., 1980; Richards & Coley, 2007; Ruiz-Guerra, 2003), se encontró que las plantas tolerantes a la sombra presentaron un mayor nivel de herbivoría en “Chajul”, siendo este el único sitio donde se observó este fenómeno (Figura 7).

Este sitio en particular presenta un interés generalizado, ya que dentro de los sitios deforestados es el que tiene mayor cantidad de hábitat (considerando porcentaje de selva madura y selva secundaria; Cuadro 1), y a la vez presentó el menor porcentaje de área foliar removida a escala de paisaje; Cuadro 3).

Efectos de la deforestación sobre la diversidad de tipos de daño causados por herbivoría

¿A medida que avanza la deforestación la diversidad de los tipos de daños disminuye? En general, los resultados del presente estudio no apoyan la idea de que la diversidad de tipos de daño disminuye a medida que el nivel de deforestación aumenta.

La diversidad de tipos de daño dentro de un paisaje se encuentra íntimamente relacionada con la diversidad vegetal (Novotny *et al*, 2002) y sigue un comportamiento similar respecto a la cantidad de cobertura remanente en el paisaje (Fahrig, 2013). Pero,

como se ha mencionado anteriormente, la riqueza de especies de herbívoros de la región de estudio hace difícil hablar de una pérdida de tipos de daño. Lo que puede observarse en todos los casos es una diferenciación en comunidades de tipos de daño (específicamente los daños poco frecuentes). Se debe hacer énfasis en el análisis de la diversidad beta entre comunidades de daños poco frecuentes (y/o de herbívoros especialistas) para poder entender mejor qué características tiene esta diferenciación en composiciones (Novotny *et al*, 2007).

Sin embargo, se encontró que el paisaje 100% de cobertura de selva madura (Montes Azules) albergó una mayor riqueza (número) de tipos de daño respecto a los paisajes deforestados, tal como se esperaba y se ha encontrado en otros estudios (Ruiz-Guerra, 2009). Este resultado sugiere que en el bosque conservado existe una amplia gama de insectos herbívoros, parte de los cuales se pierden en los fragmentos de selva. La pérdida de esta riqueza de tipos de daño se debió a la eliminación de los tipos menos frecuentes (Figura 10), presumiblemente producidos por herbívoros especialistas, y no aquellos comunes (dominantes), presumiblemente asociados a herbívoros generalistas (Figura 8). Esta idea se apoya por el hecho de que la cantidad de los tipos de daño más comunes y los dominantes no varió entre los diferentes paisajes (Cuadro 4; Figura 9). En otros estudios se ha documentado que con la fragmentación se tiende a perder principalmente a las especies raras de insectos (muchos de ellos herbívoros; Barbosa, *et al*, 2005).

Dentro de los resultados obtenidos, difícilmente se podría hablar de pérdida de especies. Se podría hablar de la pérdida de tipos de daño causado por estos grupos de insectos, y deben ser entendidos como fenómenos distintos entre sí (Valiente – Banuet *et al*, 2015). La estimación de diversidad de tipos de daños resultaría insuficiente para concluir que existe una pérdida de estas especies. Sin embargo, se puede modelar la composición de especies y sus variaciones. Esto es debido a que el estudio fue realizado en un ecosistema altamente diverso, donde el recambio de especies de herbívoros poco frecuentes es muy rápido y el análisis de diversidad de daños no mostraría diferencias significativas entre sitios (Novotny & Basset, 2000).

Además de esto, las especies de herbívoros generalistas tienden a dominar la movilización de área foliar y aunque estas no entran en competencia con las especies de herbívoros poco frecuentes, si tienden a afectar la forma en que estas se distribuyen de forma natural. (Novotny *et al*, 2002; Lewinsohn *et al*, 2005).

Efectos de la deforestación sobre la composición de los tipos de daño causados por herbivoría

¿La composición de los tipos de daños en los paisajes más deforestados está dominada por aquellos causados por herbívoros generalistas? La respuesta a esta pregunta no es concluyente. Por un lado, usando el análisis NMDS no se encontró que la composición de los tipos de daño dominantes, presumiblemente causados por herbívoros generalistas, cambie entre los paisajes. Más bien se encontró un cambio importante en la composición de los tipos de daño menos frecuentes, presumiblemente causados por herbívoros especialistas. Dentro de este cambio en composición, se encontró por ejemplo, que el daño causado por hormigas arrieras (*Atta cephalotes*) se presentó con mayor frecuencia en los paisajes más deforestados que en el bosque conservado. Este resultado apoya la expectativa de que los herbívoros generalistas aumentan en los remanentes de bosque de paisajes deforestados. Estas hormigas forrajean sobre una amplia variedad de especies de plantas y se concentran en los fragmentos de vegetación, donde son menos selectivas y causan defoliación masiva (Rao, *et al*, 2001). Por el contrario, tipos de daño causados por algunos grupos de dípteros y coleópteros se encontraron significativamente asociados al paisaje con 100% de selva madura. Estudios futuros se requieren para entender si estos grupos son especialistas del bosque maduro conservado.

Como se planteó, el cambio en la composición de los tipos de daños entre paisajes se encontró relacionado con la diferenciación secuencial en la composición de especies vegetales entre los paisajes. Esto sucedió sólo para los tipos de daño menos frecuentes. De hecho, la dimensión-1 de la ordenación NMDS de los paisajes en la vegetación (Figura 5) se correlacionó positivamente ($r = 0.63$, $p < 0.01$) con la dimensión-1 de la ordenación NMDS de los paisajes considerando sólo los tipos de daño menos frecuentes (Figura 10). Esto indica que existe una asociación importante entre las especies herbívoras y las especies de sus plantas consumidas, de modo que al cambiar la composición de especies de plantas también cambia la composición de los tipos de daño menos frecuentes, que asumimos son causados por herbívoros especialistas (Lewinsohn, *et al*, 2005; Novotny, *et al*, 2010; Basset, *et al*, 2012).

Los cambios en la comunidad vegetal asociados con la deforestación favorecieron a herbívoros masticadores de hojas (Figura 9). Estos animales toman ventaja de hojas palatables que, por lo general, son producidas por especies demandantes de luz, y también por el aumento en la fitomasa de hojas jóvenes producida por las plantas (tanto

de especies de bosque maduro como de bosque secundario) que crecen en los bordes de los fragmentos de selva (Richards & Coley, 2007 ;Kursar & Coley, 2003). Sin embargo, en un paisaje deforestado (Chajul), en el que se presentó mayor proporción de especies de bosque secundario, se encontró el menor valor de herbivoría (Cuadro 3; Figura 7). Esto sugiere que factores diferentes a la composición y calidad de follaje (e.g., factores que disminuyen las poblaciones de herbívoros generalistas, tales como agroquímicos o la exposición mayor a depredadores de gran amplitud de dieta) pueden influir en la actividad de herbivoría en los paisajes deforestados (Vinatier *et al*, 2011; Sánchez-Bayo & Wyckhuys,2019)

Otras consideraciones

Como ya se discutió anteriormente, el presente estudio puede estar limitado en el análisis de la herbivoría debido al método estático que se empleó para registrar el nivel de herbivoría. No obstante, el método empleado permitió conocer los perfiles ordinales de los tipos de daño causados por diferentes herbívoros y analizar sus variaciones entre paisajes con diferente grado de fragmentación. Aunque el enfoque empleado no permite el análisis de herbivoría a nivel de especie, si permite identificar grandes grupos de insectos herbívoros involucrados en la red trófica de la interacción planta-herbívoro (McCann, *et al*, 2005; Kitching, *et al*, 2001). Así, se pudo inferir: i) la persistencia de grupos de herbívoros comunes y ii) la pérdida de grupos de herbívoros poco frecuentes a través de paisajes sujetos a niveles crecientes de deforestación. Por un lado, el enfoque adoptado también permitió inferir que los paisajes sujetos a la conservación oficial (“Montes Azules”) y comunitaria (“Flor de Marqués”) presentan similitudes en la diversidad y su composición de especies vegetales y de tipos de daño causados por herbívoros. Esto abre una pregunta para estudios futuros sobre si la conservación comunitaria puede funcionar para mantener no sólo la diversidad de especies de niveles tróficos diferentes sino también las interacciones entre las mismas.

Un caso interesante de analizar es el del paisaje “Playón”. Este paisaje presentó una amplia variación espacial (entre transectos) tanto en la composición de la comunidad vegetal como en la de los tipos de daño. Por un lado, este resultado apoya la idea de la cercana asociación entre las especies vegetales y sus posibles herbívoros (Novotny, *et al* 2006). Por otro lado, el resultado muestra que factores adicionales al nivel de deforestación (los cuales pueden estar relacionados con la heterogeneidad topográfica, de suelos e hidrológica del paisaje; en el paisaje pasan varios arroyos, lo cual no ocurre

en los otros paisajes estudiados) afectan la composición de especies vegetales y a su vez la composición de los grupos de herbívoros (Tscharrntke, *et al*, 2002; Zvereva & Kozlov, 2019).

Otro aspecto importante de resaltar es la importancia de mantener interacciones que se generan gracias a especies poco frecuentes de herbívoros. Se pensaba que el reemplazo de estas especies en un bosque tropical ocurre sin implicar una reorganización significativa de las dinámicas tróficas (Brown & Hutchings, 1997). Sin embargo, la diversidad y la estabilidad de un ecosistema dependen de una trama compleja de relaciones entre especies, muchas de ellas de baja frecuencia o raras (McCann, *et al*, 1998). Visto desde esta perspectiva, las interacciones débiles generadas entre especies raras reducen el impacto de fuertes oscilaciones en la dinámica de un ecosistema (por ejemplo, en la movilización de biomasa vegetal) ocasionadas por las interacciones fuertes entre especies comunes (dominantes). Al no estar sujetas a elevadas presiones de depredadores (como lo están las especies que tienen interacciones fuertes), las especies raras pueden tener una función complementaria en el ecosistema (McCann, 2000). Así, un mayor número de interacciones tróficas fuertes requiere de un mayor número de interacciones débiles, lo que confiere al ecosistema estabilidad. Esto se ha documentado para interacciones bióticas mediadas por insectos.

Finalmente, habría que enfatizar que el abordaje de las interacciones planta – herbívoro en los paisajes modificados por actividades humanas requiere de un marco teórico integral, que integre la teoría ecológica clásica de biogeografía de islas, la ecología del paisaje, las teorías sobre diversidad de especies y las teorías sobre la dinámica de interacción planta-herbívoro. El presente trabajo contribuye en este contexto a identificar patrones generales de la interacción que esperan ser analizados por este marco integrador.

Conclusiones

- La diversidad de especies vegetales del sotobosque no varió entre paisajes con diferente grado de deforestación. Sin embargo, como se esperaba, en los paisajes deforestados las plantas demandantes de luz fueron proporcionalmente más frecuentes que en el paisaje conservado (100% de cobertura de selva madura).
- La composición de especies vegetales del sotobosque varió entre los paisajes, diferenciándose entre el paisaje conservado y los de mayor deforestación, excepto un paisaje que mostró una variación espacial amplia en su composición de especies.
- El nivel de herbivoría en plantas de sotobosque no disminuyó con el aumento en el nivel de deforestación a escala de paisaje. Por el contrario, el paisaje conservado mostró mayor herbivoría que los paisajes deforestados.
- Las modificaciones que muestran las comunidades de tipos de daño se presentan de forma independiente al porcentaje de cobertura remanente tras el proceso de deforestación.
- La cantidad de individuos vegetales de bosque primario se correlacionó con la diferenciación en composición de tipos de daño poco frecuentes, lo que indica que las predicciones implicadas en la hipótesis de Janzen – Connell pueden ser aplicables a estos paisajes.
- La diferenciación en la composición vegetal en paisajes severamente deforestados favorece la pérdida de tipos de daño poco frecuentes, reduciendo la diversidad de tipos de daño a escala de paisaje y favoreciendo la ocurrencia de tipos de daño frecuentes.
- La relación entre diversidad de especies, diversidad de tipos de daño y funcionamiento del ecosistema, debe permanecer como tema focal en la conservación de paisajes tropicales modificados por actividades humanas. Se ha explorado escasamente y se debe poner más atención a la misma, ya que se trata de conceptos teóricos diferentes que se encuentran a la vez íntimamente relacionados.

Bibliografía

- Anderson, M. J., & Walsh, D. C. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing?. *Ecological monographs*, 83(4), 557-574.
- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Galán-Acedo, C., Meave, J. A., & Martínez-Ramos, M. (2021). Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests. *Journal of Ecology*, 1-13.
- Araújo, M. B., & Miska, L. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 2007(16), 743-753.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., . . . Tabarelli, M. (2015). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forests successions forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 000-000. doi:10.1111/brv.12231
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Chazdon, R. (2013). Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101(6), 1449-1458.
- Bagchi, R., Brown, L. M., Elphick, C. S., Wagner, D. L., & Singer, M. S. (2018). Anthropogenic fragmentation of landscapes: mechanisms for eroding the specificity of plant-herbivore interactions. *Oecologia*, 187, 521 - 533. doi:doi.org/10.1007/s00442-018-4115-5
- Ballina-Gómez, H. S., Iriarte-Vivar, S., Orellana, R., & Santiago, L. S. (2009). Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie de sotobosque tropical. *Revista de biología tropical*, 56(4), 2055-2067.
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, 21(1-2), 136-147.
- Barbosa, V. S., Leal, I. R., Lannuzzi, L., & Almeida-Cortez, J. (2005). Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*, 34(5), 701 - 711.
- Basset, Y., Cizek, L., Philippe, C., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa, O., . . . Leponce, M. (2012). Arthropod diversity in a Tropical Forest. *Science*, 338(6113), 1481-1484.
- Berenbaum, M. R., & Zangerl, A. R. (2008). Facing the Future of Plant-Insect Interaction Research : Le Retour á la "Raison d'Être". *Plant Physiology*, 146, 804-811.
- Brown, K. S., & Hutchings, R. W. (1997). Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in amazonian forest butterflies. En W. F. Laurance, & R. O. Bierregard, *Tropical Forest Remnants - Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (págs. 91 - 110). Chicago: The University of Chicago Press.

- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A. M., Rand, T. A., & Tscharntke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34-43.
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M., & Zak, M. (2009). Habitat Fragmentation and Species Loss across Three Interacting Trophic Levels: Effects of Life-History and Food-Web Traits. *Conservation Biology*, 23(5), 1167-1175.
- Cagnolo, L., Salvo Adriana, & Valladares, G. (2011). Network topology : patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80, 342-351.
- Carvalho, M. R., Wilf, P., Barrios, H., Windsor, D. M., Currano, E. D., Labandeira, C. C., & Jaramillo, C. A. (2014). Insect Leaf-Chewing Damage Tracks Herbivore Richness in Modern and Ancient Forests. *PLOS One*, 9(5), 1-9.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18(1), 117-143.
- Coley, P. D. (1980). Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, 284, 545 - 546.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27, 305 - 335.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.
- Couturier, S., Núñez, J. M., & Kolb, M. (2012). Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in south-eastern Mexico. En D. P. Sudarshana, *Tropical Forests*.
- Cronin, T. W. (2005). The visual ecology of predator-prey interactions. En P. Barbosa, & I. Castellanos (Edits.), *Ecology of predator-prey interactions* (págs. 105-138). New York: Oxford University Press.
- Dawson, W., Burslem, D. F., & Hulme, P. E. (2008). Herbivory is related to taxonomic isolation, but no to invasiveness of tropical alien plants. *Diversity and Distributions*, 15, 141-147.
- De La Cruz, M., & Dirzo, R. (1987). A Survey of the Standing Levels of Herbivory in Seedlings from a Mexican Rainforest. *Biotropica*, 19(2), 98-106.
- De Vos, J. (2002). *Una tierra para sembrar sueños: Historia reciente de la Selva Lacandona*. Ciesas.
- Díaz, S., Fargione, J., Stuart Chapin, F. I., & Tilman, D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology*, 4(8), e2777.
doi:10.1371/journal.pbio.0040277

- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *TREE*, 11(6), 255-260.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of biogeography*(40), 1649 - 1663.
- FAO. (15 de Febrero de 2019). Obtenido de <http://www.fao.org/docrep/009/j9345e/j9345e07.htm>
- Fowler, H. G., Silva, C. A., & Venticinque, E. (1993). Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in Central Amazonia: Forest edge vs understory. *Rev. Biol. Trop.*, 41(3), 755 - 760.
- Gie Yong, A., & Pearce, S. (2013). A beginner's guide to factor analysis: focusing on exploratory factor analysis. *Tutorials in quantitative methods for psychology*, 9(2), 79-94.
- Gong, B., & Zhang, G. (2014). Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense. *Acta Ecologica Sinica*(34), 325 - 336.
- Johnson, M. T. (2011). Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology*, 25, 305-311.
- Katabuchi, M. (2017). LeafArea: Rapid digital image analysis of leaf area.
- Kitching, R. L., Li, D., & Stork, N. E. (2001). Assessing biodiversity "sampling packages": How similar are arthropod assemblages in different tropical rainforests? *Biodiversity and Conservation*, 10, 793 - 813.
- Koleff, P., Urquiza-Haas, T., & Contreras, B. (2012). Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas*, 21(1-2), 6-20.
- Kondoh, M. (2003). Habitat fragmentation resulting in overgrazing by herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, 225, 453-460. doi:10.1016/S0022-5193(03)00279-0
- Kursar, T. A., & Coley, P. D. (2003). Convergence in defence syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31(2003), 929-949.
- Labandeira, C. C., Wilf, P., Johnson, K. R., & Marsh, F. (2007). Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. *Smithsonian Institution*(3), 25 p.
- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. (2014). The multiple impacts of leaf cutting ants and their novel ecological role in human modified neotropical forests. *Biotropica*, 46(5), 516 - 528.
- Lewinsohn, T. M., Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Insects on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 36, 597-620.
- Lewis, O. T. (2009). Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. *Basic and Applied Ecology*(10), 97-102.
- Lowman, M. D. (1984). An assessment of techniques for measuring herbivory: is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica*, 16(4), 264 - 268.

- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography* (Segunda reimpression (2001) ed.). Princeton University Press.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., & Zelazowski, P. (2014). Tropical Forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 125-159. doi:10.1146/annurev-environ-030713-155141
- Martínez-Ramos, M. (2006). Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación. En K. Oyama, & A. Castillo, *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica* (págs. 279-292). México: Siglo XXI Editores/UNAM.
- McCann, K. S. (2000). The diversity - stability debate. *Nature*, 405, 228 - 233.
- McCann, K. S., Hastings, A., & Gary, H. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794 - 798.
- McCann, K. S., Rasmussen, J. B., & Ulanowicz, R. E. (2005). The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8, 513 - 523.
- Melo, F. P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., & Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(8), 462-468. doi:10.1016/j.tree.2013.01.001
- Moi, D. A., García-Ríos, R., Hong, Z., Daquila, B. V., & Mormul, R. P. (2020, May). Intermediate disturbance hypothesis in ecology: a literature review. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 57, No. 1-6, pp. 67-78). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Lohbeck, M., Tschardt, T., & Faria, D. (2016). Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology*, 97(12), 3315-3325.
- Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-manríquez, G., Cortés-Flores, J., Vázquez-Salem, L., & Siebe, C. (2017). Availability and species diversity of forest products in a Neotropical rainforest landscape. *Forest Ecology and Management*, 406, 242-250.
- Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Vázquez-Salem, L., & Siebe, C. (2018). Variation of main terrestrial caron stocks at the landscape-scale are shaped by soil in a tropical rainforest. *Geoderma*, 313, 57-68.
- Noss, R. F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology*, 4(4), 355-364.
- Novotny, V., & Basset, Y. (2000). Rare species in communities of tropical insect herbivores : pondering the mystery of singletons. *OIKOS*, 89, 564-572.
- Novotny, V., & Weiblen, G. D. (2005). From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici*, 463-475.

- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y., & Weiblen, G. D. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science*, *313*, 1115-1117.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A., Basset, Y., Janda, M., . . . Weiblen, G. D. (2007). Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, *448*, 692-697.
- Novotny, V., Miller, S. E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., . . . Weiblen, G. D. (2010). Guild specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, *79*, 1193-1203.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hrcek, J., Baje, L., Basset, Y., Lewis, T. O., . . . Weiblen, G. D. (2012). Insects on Plants: Explaining the paradox of low diversity within specialist herbivore guilds. *The American Naturalist*, *179*(3), 351-362.
- Oksanen, J., Kindt, R., Simson, G. L., & Oksanen, M. J. (2018). Package "vegan 3d". *R package version*.
- Parker, G. G., Fitzjarrald, D. R., & Goncalvez Sampaio, I. C. (2019). Consequences of environmental heterogeneity for the photosynthetic light environment of a tropical forest. *Agricultural and forest meteorology*, *278*, 107661.
- Poorter, L., van de Plassche, M., Willems, S., & Boot, R. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*(6), 746-754.
- Rand, T. A., & Louda, S. M. (2006). Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Faculty publications in the biological sciences*, *53*, 1270-1279.
- Rand, T. A., Tylianakis, J. M., & Tscharrntke, T. (2006). Spillover edge effects : the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into natural adjacent habitats. *Ecology Letters*, *9*, 603-614.
- Rao, M., Terborgh, J., & Nuñez, P. (2001). Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology*, *15*(3), 624-633.
- Richards, L. A., & Coley, P. D. (2007). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores : a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, *116*, 31 - 40.
- Rodríguez Ocaña, L., & López-Hernández, E. S. (2005). Representaciones sociales de conservación ambiental en la comunidad la Flor de Marqués de Comillas, Chiapas. *Educación Ambiental*, *4*(2), 1-7.
- Rossetti, M. R., González, E., Salvo, A., & Valladares, G. (2014). Not all in the same boat: trends and mechanisms in herbivory responses to forest fragmentation differ among insect guilds. *Arthropod-Plant Interactions*(8), 593 - 603.
doi:10.1007/s11829-014-9342-z

- Ruiz-Guerra, B. (2003). Impacto de la fragmentación sobre los factores del ambiente físico y los patrones de herbivoría en plantas de la selva de los Tuxtlas, Veracruz. *Tesis de pregrado*. Ciudad de México, México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ruiz-Guerra, B. (2009). Efectos del tamaño del fragmento sobre la interacción planta - herbívoro - enemigos naturales, en la selva de "Los Tuxtlas", Ver. *Tesis doctoral*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ruiz-Guerra, B., Guevara, R., Mariano, N. A., & Dirzo, R. (2010). Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos*, 317 - 325. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17614.x
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232, 8-27.
- Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M., & Morais, H. C. (2015). Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. *Basic and Applied Ecology*, 16(2015), 210-219.
- Souza, D. G., Sfair, J. G., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, J. C., & Tabarelli, M. (2018). Depauperation and divergence of plant-specialist herbivore assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Entomology*, 1-10.
- Théry, M. (2001). Forest light and its influence on habitat selection. *Plant Ecology*, 153(1/2), 251-261.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological research*, 17(2), 229-239.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., . . . Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299-307.
- Valladares, G., Salvo, A., & Cagnolo, L. (2006). Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect - plant food webs. *Conservation Biology*, 20(1), 212-217.
- Vera, P., Sasa, M., Encabo, S. I., Barba, E., Belda, E. J., & Monrós, J. S. (2011). Land use and biodiversity congruences at local scale: applications to conservation strategies. *Biodiversity and Conservation*, 20(6), 1287-1317.
- Vinatier, F., Tixier, P., Duyck, P. F., & Lescouret, F. (2011). Factors and mechanisms explaining spatial heterogeneity: a review of methods for insect populations. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(1), 11-22.
- Wies, G., Nicasio-Arzeta, S., & Martínez-Ramos, M. (2021). Critical ecological thresholds for conservation of tropical rainforest in Human Modified Landscapes. *Biological Conservation*, 109023.

Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. (2019). Biases in studies of spatial patterns in insect herbivory. *Ecological Monographs*, 89(3), e01361.

Anexo 1

Cuadro A1. Tipos de daño registrados en las localidades estudiadas

Código	Descripción
DT1	Perforaciones circulares, <1mm diámetro.
DT2	Perforaciones circulares, 1 - 5mm diámetro.
DT3	Perforaciones polilobadas, 1 - 5mm diámetro.
DT5	Perforaciones polilobadas, >5mm diámetro.
DT7	Perforaciones curvilíneas a elongadas.
DT8	Perforaciones de lados paralelos, rectilíneas o curvilíneas. Radio largo/ancho >2.5.
DT9	Perforaciones elípticas esparcidas, cercanas al margen.
DT10	Anillo de tejido escindido con disco central pobremente sostenido.
DT11	Agallas circulares o polilobadas, poco tejido central, rodeadas de un anillo de tejido engrosado.
DT12	Excisión circular del margen ligera o profunda.
DT13	Excisión del apice de la hoja, incluyendo vena 1°.
DT14	Excisión de la lámina sin la vena 1°.
DT15	Excisión profunda o expandida adyacente a vena 1°.

DT16	Tejido intervenal removido sin signos de reacción.
DT17	Tejido intervenal removido con signos de reacción.
DT19	Área rectangular angosta eskeletonizada.
DT21	Eskeletonización con remoción de venas 1° o 2°.
DT24	Eskeletonización ovoidal adyacente a venas 1° o 2°.
DT26	Remoción extensa del tejido intercostal, venas presentes.
DT30	Remoción o abrasión de tejidos superficiales con anillo de reacción polilobado.
DT31	Remoción o abrasión de tejidos superficiales con anillo de reacción circular o elipsoidal.
DT32	Agallas circulares a elipsoidales, evitando venas 1°.
DT34	Agallas circulares a elipsoidales en vena 2°.
DT35	Mancha con margen redondeado y cámara central.
DT36	Mancha sin cámara central.
DT41	Minación serpentina, engrosa gradualmente, margenes suaves.

DT42	Minación lineal con tejido eskeletonizado, expande gradualmente.
DT43	Minación corta y serpentina de margen lineal y sólido.
DT46	Punturas circulares <2mm diámetro, depresion central.
DT47	Punturas circulares <2mm diámetro, domo central.
DT51	Ranuras sobrepuestas formando huecos angulares.
DT54	Oviposición en patrón arqueado en hileras subparalelas.
DT57	Perforaciones localizadas en la divergencia de 1° con 2° venas.
DT61	Eskeletonización elongada, unida o siguiendo venas 1° o 2°.
DT63	Remocion de lamina a ambos lados de la vena principal.
DT64	Patrón lineal de perforaciones adyacente al margen.
DT65	Minación larga, inicialmente lineal, despues serpentina, termina en mancha.
DT68	1° o 2° vena removida.
DT69	Mancha circular o elipsoidal con coprolitos, anillo de reacción externo.

DT75	Área necrótica en forma de V, anillo de reacción se extiende al margen de la hoja.
DT76	Oviposición siguiendo u orientada a vena 1°.
DT78	Áreas intercostales presentan tejido casi removido totalmente.
DT80	Agallas pequeñas, hemiesféricas, .1 - 1mm diámetro, venas evitadas.
DT81	Excisiones circulares de cuspadas a profundas
DT83	Agalla circular, evitando venas, con 1 - 6 hoyos centrales.
DT86	Escama redonda 1 - 2mm diámetro, anillo de reacción rodea área de lóbulos.
DT94	Minación profunda, serpentina, de bordes redondeados, cruza varias venas.
DT101	Cicatrices lenticulares-ovoidales sin patron o difusas.
DT103	Formación de ventanas elongadas (sub)paralelas a vena 1°.
DT110	Agalla grande, en vena 3°, ovoidal - circular, cámara central separada de anillo de reacción.
DT126	Hoyos elipsoidales conectados por tejido necrótico extenso.
DT130	Formación de ventanas elongadas paralelas a vena 2°.

DT142	Alimentación cuspada del margen con pliegues angostos de líneas transversales.
DT143	3 o más excisiones cuspidas del margen separadas por segmentos del margen.

Adaptada de (Labandeira, Wilf, Johnson, & Marsh, 2007)

Cuadro A2. Listado de especies vegetales registradas en las localidades estudiadas

Familia	Especie	Tipo de cobertura
Agavaceae	<i>Dracaena americana</i>	Primaria
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Primaria
Annonaceae	<i>Cymbopetalum mayanum</i>	Primaria
Annonaceae	<i>Guatteria anomala</i>	Primaria
Annonaceae	<i>Malmea sp.</i>	Primaria
Annonaceae	<i>Xylopia frutescens</i>	Secundaria
Apocynaceae	<i>Stemmadenia aggregatum</i>	Secundaria
Apocynaceae	<i>Stemmadenia litoralis</i>	Secundaria
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i>	Secundaria
Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i>	Secundaria
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	Primaria
Bignonaceae	<i>Amphitecna apiculata</i>	Primaria
Bombachaceae	<i>Pachira aquatica</i>	Primaria
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Secundaria
Burseraceae	<i>Protium copal</i>	Primaria
Burseraceae	<i>Protium schippii</i>	Primaria
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Primaria
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella americana</i>	Secundaria
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i>	Secundaria

Chrysobalanaceae	<i>Licania hypoleuca</i>	Secundaria
Chrysobalanaceae	<i>Licania platypus</i>	Primaria
Clusiaceae	<i>Garcinia intermedia</i>	Primaria
Combretaceae	<i>Terminalia amazonica</i>	Primaria
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i>	Secundaria
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i>	Secundaria
Euphorbiaceae	<i>Croton schiedeanus</i>	Secundaria
Fabaceae	<i>Acacia mayana</i>	Secundaria
Fabaceae	<i>Cynometra</i>	Primaria
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	Primaria
Fabaceae	<i>Inga pavoniana</i>	Secundaria
Fabaceae	<i>Inga punctata</i>	Secundaria
Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i>	Secundaria
Fabaceae	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Primaria
Fabaceae	<i>Swartzia guatemalensis</i>	Primaria
Fabaceae	<i>Vatairea lundellii</i>	Primaria
Icacinaceae	<i>Oecopetalum greenmanii</i>	Primaria
Lacistemaceae	<i>Lacistema aggregatum</i>	Primaria
Lauraceae	<i>Nectandra reticulata</i>	Primaria
Lauraceae	<i>Nectandra salicifolia</i>	Secundaria
Lauraceae	<i>Nectandra slenneri</i>	Primaria

Lauraceae	<i>Nectandra sp1</i>	Primaria
Lauraceae	<i>Nectandra sp2</i>	Primaria
Malvaceae	<i>Luehea speciosa</i>	Secundaria
Malvaceae	<i>Quararibea yunckeri</i>	Primaria
Melastomataceae	<i>Miconia argentea</i>	Secundaria
Melastomataceae	<i>Miconia trinerva</i>	Secundaria
Melastomataceae	<i>Mouriri myrtilloides</i>	Primaria
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	Primaria
Meliaceae	<i>Trichilia erythrocarpa</i>	Primaria
Meliaceae	<i>Trichilia sp1</i>	Primaria
Mimosaceae	<i>Pithecellobium arboreum</i>	Primaria
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Primaria
Moraceae	<i>Brosimum costaricanum</i>	Primaria
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i>	Primaria
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	Primaria
Moraceae	<i>Pseudoelmedia</i>	Primaria
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	Primaria
Myristicaceae	<i>Virola koschnyi</i>	Primaria
Myrtaceae	<i>Eugenia capuli</i>	Primaria
Myrtaceae	<i>Eugenia mexicana</i>	Primaria
Myrtaceae	<i>Eugenia nigrita</i>	Secundaria

Myrtaceae	<i>Psidium sp</i>	Secundaria
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	Primaria
Piperaceae	<i>Piper sp.</i>	Secundaria
Piperaceae	<i>Piper aduncun</i>	Secundaria
Piperaceae	<i>Piper aequale</i>	Primaria
Piperaceae	<i>Piper sanguinea</i>	Primaria
Primulaceae	<i>Parathesis gonzatii</i>	Primaria
Primulaceae	<i>Parathesis lenticelata</i>	Secundaria
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea guianensis</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Hamelia patens</i>	Secundaria
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria brachiata</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria cartacea</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria chiapensis</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria deflexa</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria sp1</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria sp2</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria sp3</i>	Primaria
Rubiaceae	<i>Psychotria tomentosa</i>	Primaria

Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	Primaria
Rutaceae	<i>Zanthoxylum procerum</i>	Secundaria
Salicaceae	<i>Casearia nitida</i>	Primaria
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	Primaria
Salicaceae	<i>Zuelania guidonia</i>	Primaria
Sapindaceae	<i>Cupania dentata</i>	Primaria
Sapotaceae	<i>Pouteria glomerata</i>	Primaria
Sapotaceae	<i>Pouteria durlandii</i>	Primaria
Sapotaceae	<i>Sideroxylon nigrum</i>	Primaria
Siparunaceae	<i>Siparuna andina</i>	Secundaria
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i>	Primaria
Urticaceae	<i>Pourouma bicolor</i>	Primaria
Violaceae	<i>Rinorea hummelii</i>	Primaria
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Secundaria

Anexo 2

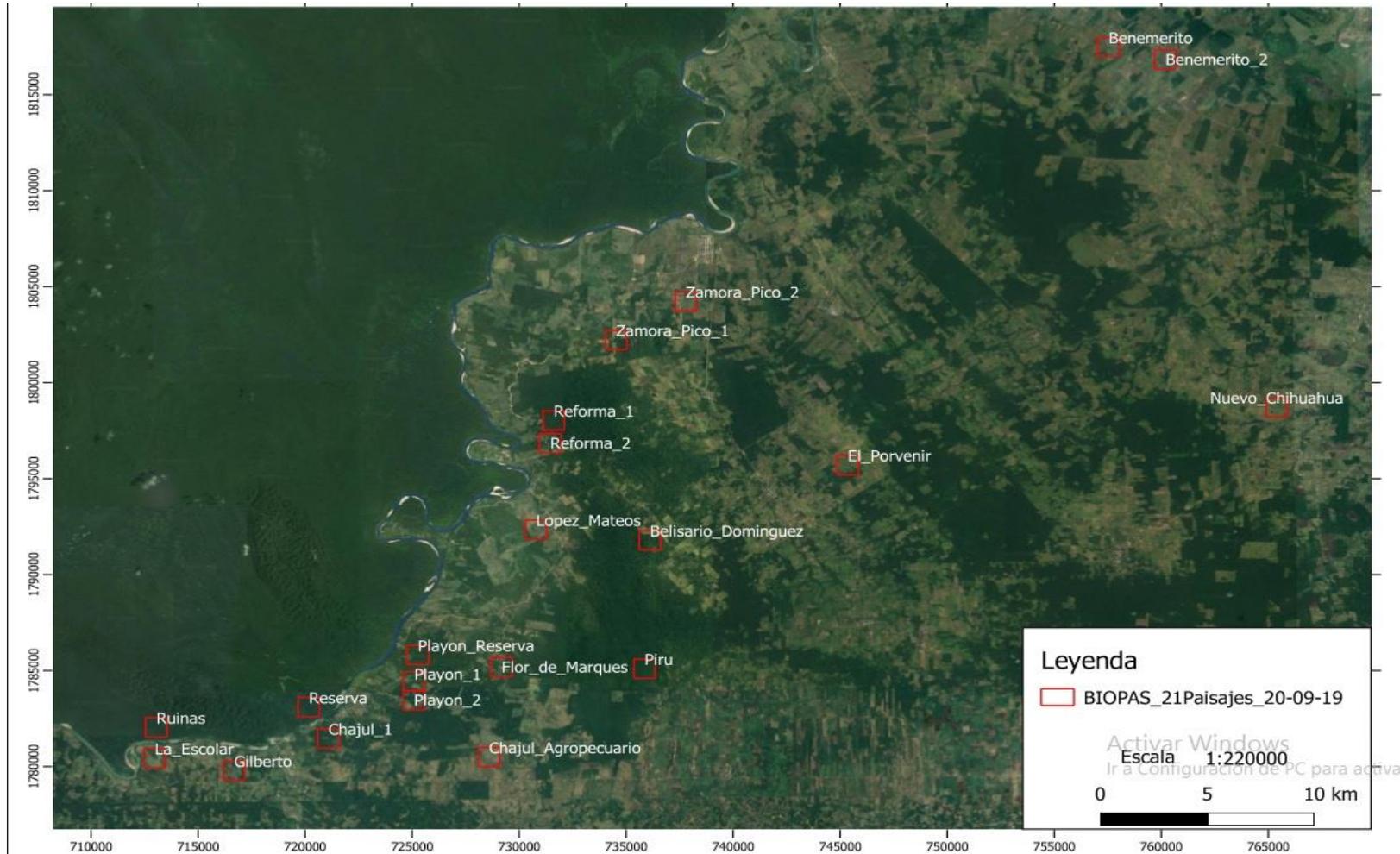


Imagen A. Localización de las unidades de paisaje dentro de la región de Marqués de Comillas, Chiapas: Las unidades analizadas corresponden a “La_Escolar”, “Reserva”, “Chajul_1”, “Playon_2” y “Flor_de_Marques”.

Material suplementario

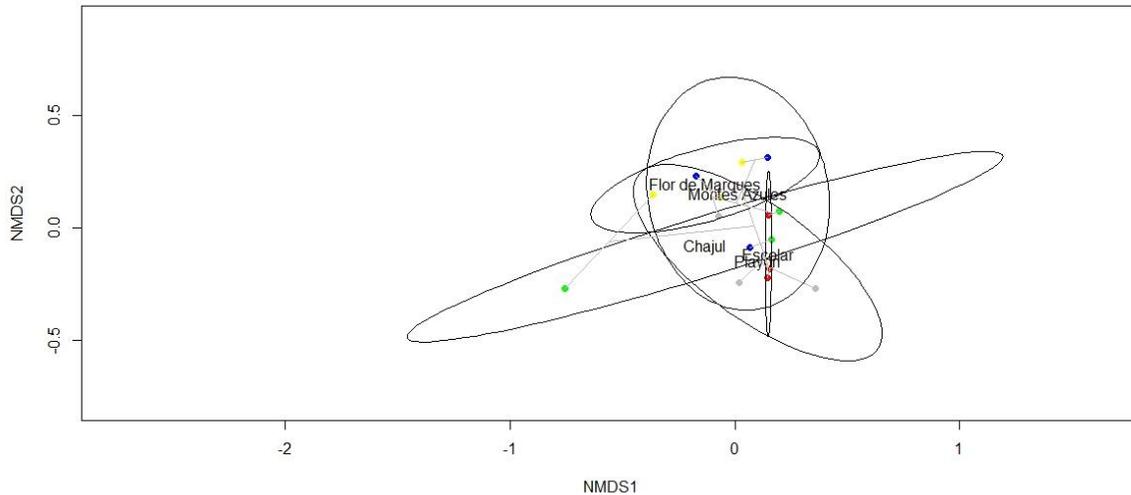


Figura S1. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico aplicado a la comunidad total de tipos de daño muestreada de cada uno de los paisajes. La ordenación incluye 3 transectos por paisaje de la siguiente manera: puntos azules = Reserva de la Biosfera de Montes Azules (100% cobertura de selva madura), puntos verdes = Chajul (33%), puntos amarillos = Playón (26%), puntos anaranjados = Flor de Marqués (24%), puntos rojos = Escolar (15%). Las líneas conectan a los transectos más similares de composición y el tamaño de los óvalos ilustrn la variación entre transectos de un mismo paisaje en las dos dimensiones principales del NMDS y reflejan intervalos de confianza. La ordenación resultó con alto nivel de ajuste a la variación de los transectos (non- metric fit $R^2=1$, linear fit $R^2=1$, estrés = 0).