



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**Caracterización de redes de interacción planta – herbívoro en cultivos de maíz
(*Zea mays*) con distinto grado de intervención en Vicente Guerrero, Tlaxcala.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BENITO FRANCISCO VÁZQUEZ QUESADA

Tutor principal: Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli¹

Comité tutor: Dra. Mariana Benítez Keinrad^{2, 3}, Dr. Carlos Martorell Delgado⁴

¹Instituto de Ecología, UNAM.

²Laboratorio Nacional de Ciencias de Sostenibilidad, Instituto de Ecología, UNAM.

³Centro de Ciencias de la Complejidad, UNAM.

⁴Facultad de Ciencias, UNAM.



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/751/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, del día 07 de junio de 2021, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **(Biología Evolutiva)**, del estudiante **VÁZQUEZ QUESADA BENITO FRANCISCO** con número de cuenta **305502144** con la tesis titulada **“Caracterización de redes de interacción planta–herbívoro en cultivos de maíz (Zea mays) con distinto grado de intervención en Vicente Guerrero, Tlaxcala”**, bajo la dirección del Tutor Principal **DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Vocal: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA
Vocal: DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO
Secretario: DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 17 de agosto de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A CONACyT por la beca otorgada con CVU 632928.

A mi comité tutor: Juan Enrique Fornoni Agnelli, Mariana Benítez Keinrad y Carlos Martorell Delgado por su apoyo y cuidado para encausar esta tesis.

Agradecimientos personales

A los campesinos que me compartieron su palabra y me permitieron conocer sus parcelas. Gracias por su confianza y apertura para llevar a cabo este trabajo. A Pánfilo Hernández y a Emiliano Juárez por su calidez y guía durante el trabajo de campo. Gracias por procurar que la estadía en Vicente Guerrero fuera siempre placentera. A todas y todos los integrantes del Grupo Vicente Guerrero. Su camino andado es fuente de inspiración y esperanza.

A Luz, Brenda y Juan por su gran apoyo en los muestreos en campo, por todo ese trabajo compartido. A Estefanía, Axel, Lalo y Marie por su compañía y esfuerzo en los muestreos. Con ustedes disfruté mucho Vicente Guerrero, las milpas, sus paisajes, sus insectos y sabores.

A Yoselín y Miguel por su ayuda en la identificación de plantas. A Viri por su apoyo en la identificación de coleópteros y a todos los que se involucraron del Laboratorio de Entomología del IB-UNAM.

A todos los integrantes del Laboratorio de Interacciones Planta-Animal con quienes coincidí en mi paso por la maestría, por sus atenciones y pláticas. A Lupita, por siempre animarme a seguir y terminar.

A todos los integrantes de La Parcela, por estar siempre dispuestos a compartir y retroalimentar en los seminarios, por hacer de estos espacios momentos de disfrute y profundo aprendizaje. A Rafa, por las pláticas para pensar la milpa.

A Mariana Benítez por acompañar todo este proceso y acogerme en La Parcela. Por su guía para internarme en la agroecología y en la búsqueda de otras formas de hacer ciencia.

A Carlos Martorell por sus consejos que me dieron aliento cuando lo necesitaba.

A Juan Fornoni por la confianza que depositó en mí para la realización de esta tesis.

A Ek del Val, Julieta Rosell, Ana Wegier y Karina Boege quienes con su revisión y comentarios enriquecieron de manera importante esta tesis.

Al personal del Posgrado en Ciencias Biológicas por su apoyo y a los miembros del Consejo Académico por su comprensión.

A Ine y Chapi, por su paciencia y apoyo al comienzo de este camino. A Luci y Thijs por las porras y el ánimo para seguir y a Tiago por llenarme de alegría.

A mis padres por acompañarme siempre, motivarme y confiar en este proceso.

A Itzel por habitar y poblar mi corazón.

Resumen

Este estudio busca entender cómo se relaciona el grado de intervención de parcelas de maíz y milpa con parámetros de sus redes de interacción planta-herbívoro, en la comunidad de Vicente Guerrero, Tlaxcala. Con el apoyo del Grupo de Desarrollo Rural Integral Vicente Guerrero A.C. seleccionamos 20 parcelas que posteriormente se categorizaron con un índice de intervención. A estas parcelas se les evaluó su riqueza y diversidad de plantas y herbívoros (*Coleóptera* y *Ortóptera*) al interior y en sus bordos. Con esta información y con observaciones dirigidas se construyeron redes de interacción cualitativas planta-herbívoro por parcela y se determinaron los parámetros topológicos (grado medio y conectividad), estructurales (modularidad y anidación), de complejidad (vulnerabilidad y generalidad) y fragilidad (robustez) de cada una. Además, analizamos la relación entre el índice de intervención y los parámetros de las redes con variables relevantes para los campesinos y campesinas de la localidad, asociadas a la producción de maíz, la herbivoría y las especies nativas presentes en los bordos de cultivo.

Los resultados no mostraron relaciones significativas entre las categorías del índice de intervención y los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro. Sin embargo, se realizaron regresiones lineales para todas las variables incluidas en el índice y cada una de las variables de respuesta. Esto, permitió identificar variables que pueden servir para inferir atributos de las redes de interacción. En este sentido, el área de vegetación distinta al cultivo podría ser útil para diagnosticar la presencia de herbívoros y plantas con mayor grado de especificidad ya que tendió a relacionarse negativamente con los parámetros topológicos, la anidación y la vulnerabilidad, y se relacionó positivamente con la riqueza de herbáceas. Asimismo, el porcentaje de plantas nativas se relacionó negativamente con la conectividad, lo que indica que esta variable es útil para diagnosticar redes de interacción más específicas que podrían contribuir a incrementar la biodiversidad a escala de la parcela y, de esta manera, al control biológico de plagas.

Las redes de interacción planta-herbívoro son sensibles a las acciones y decisiones que se toman a escala de la parcela. Debido a la tendencia de disminución de la heterogeneidad de hábitats y diversidad de plantas y herbívoros a medida que aumentan sus años de trabajo, sería interesante integrar acciones que mejoren la calidad de los hábitats remanentes de vegetación y los bordos de cultivo con la agrobiodiversidad de plantas nativas. Esto podría fortalecer las estrategias de manejo campesino agroecológico que se llevan a cabo en Vicente Guerrero.

Abstract

This study seeks to understand how the degree of intervention of corn and milpa plots is related to parameters of their plant-herbivore interaction networks in the community of Vicente Guerrero, Tlaxcala. With the support of the Grupo de Desarrollo Rural Integral Vicente Guerrero A.C. we selected 20 plots that were subsequently categorized with an intervention index. These plots were evaluated, inside and in their borders for their richness and diversity of plants and herbivores (Coleoptera and Orthoptera). With this information and directed observations, we constructed qualitative plant-herbivore interaction networks per plot and determined the topological (average degree and connectivity), structural (modularity and nesting), complexity (vulnerability and generality), and fragility (robustness) parameters of each one. In addition, we analyzed the relationship between the intervention index and the parameters of the networks with variables relevant to local farmers, associated with maize production, herbivory, and native species present in the cultivation borders.

The results showed no significant relationships between the categories of the intervention index and the parameters of the plant-herbivore interaction networks. However, linear regressions were performed for all the variables included in the index and each of the response variables. This made it possible to identify variables that can be used to infer attributes of the interaction networks. In this sense, the area of vegetation other than cultivation could be useful to diagnose the presence of herbivores and plants with a higher degree of specificity since it tended to be negatively related to topological parameters, nesting, and vulnerability, and was positively related to herbaceous richness. Likewise, the percentage of native plants was negatively related to connectivity, indicating that this variable is useful for diagnosing more specific interaction networks that could contribute to increasing biodiversity at the plot scale and, thus, to biological pest control.

Plant-herbivore interaction networks are sensitive to actions and decisions made at the plot scale. Due to the trend of decreasing habitat heterogeneity and plant and herbivore diversity as their working years increase, it would be interesting to integrate actions that improve the quality of remnant vegetation habitats and crop edges with native plant agrobiodiversity. This could strengthen the agroecological farmer management strategies being carried out in Vicente Guerrero.

Índice de contenidos

1. INTRODUCCIÓN	6
1.1 ECOSISTEMAS AGRÍCOLAS	6
1.2 AGROECOLOGÍA Y REDES ECOLÓGICAS EN AGROECOSISTEMAS: EL CASO DE LA MILPA.	8
1.3 PARÁMETROS DE LAS REDES DE INTERACCIÓN ECOLÓGICA Y AGROECOSISTEMAS.	11
1.5 HIPÓTESIS	15
1.6 OBJETIVOS	16
2. MÉTODOS	17
2.1 SITIO DE ESTUDIO. VICENTE GUERRERO, TLAXCALA Y BREVE HISTORIA DEL PROYECTO DE DESARROLLO RURAL INTEGRAL VICENTE GUERRERO A.C.	17
2.2 PARCELAS DE ESTUDIO	18
2.3 TRABAJO DE CAMPO	18
2.3.1 CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD VEGETAL Y DE HERBÍVOROS (COLEÓPTERA Y ORTÓPTERA)	18
2.3.2 CONSTRUCCIÓN DE LAS REDES DE INTERACCIÓN	20
2.3.3 CARACTERIZACIÓN DE LA HERBIVORÍA EN <i>SIMIA AMPLEXICAULIS</i>	21
2.3.4 CÁLCULO INDIRECTO DE LA PRODUCTIVIDAD POR PARCELA	21
2.4 ÍNDICE DE INTERVENCIÓN	22
2.5 ANÁLISIS DE VARIABLES	24
3. RESULTADOS	26
3.1 MUESTREO DE VEGETACIÓN, HERBÍVOROS E INTERACCIONES	26
3.2 ÍNDICE DE INTERVENCIÓN	26
3.3 DIFERENCIAS DE VARIABLES ECOLÓGICAS, DE SUELO Y PARÁMETROS DE LA RED ENTRE CATEGORÍAS DEL IN	30
3.4 RELACIÓN ENTRE CARACTERÍSTICAS ESPACIALES Y DE MANEJO CON VARIABLES ECOLÓGICAS	31
3.6 DIFERENCIAS ENTRE TENDENCIAS ESPERADAS Y OBSERVADAS SEGÚN EL SIGNO DEL COEFICIENTE DE REGRESIÓN.	37
4. DISCUSIÓN	39
5. CONCLUSIONES	54
6. REFERENCIAS	55
ANEXO 1.	62
ANEXO 2.	63
ANEXO 3.	64
ANEXO 4.	65
ANEXO 5.	70
ANEXO 6	73
ANEXO 7	74

1. Introducción

1.1 Ecosistemas agrícolas

Una de las principales causas de la actual crisis ambiental se debe al cambio de uso de suelo destinado a la agricultura (Tilman et al. 2001). Específicamente, la forma de producción agroindustrial que se basa en el uso continuo y exhaustivo de la tierra, en la siembra en monocultivos y en el uso y dependencia de insumos externos (Vandermeer et al. 2007) es la actividad que más aporta a la transformación, fragmentación y simplificación de los ecosistemas. A su vez, es la causa principal de pérdida de biodiversidad, de servicios y de funcionalidad de los ecosistemas (Vandermeer y Perfecto 2007; Tilman et al. 2001; Vandermeer et al. 2007).

La siembra de grandes extensiones en monocultivos, la reducción o nulo descanso de la tierra (barbecho), el uso de fertilizantes, herbicidas e insecticidas sintetizados químicamente (agroquímicos), de semillas comerciales, de sistemas de irrigación y de maquinaria agrícola, propios de la agricultura industrial, reducen la diversidad planeada y asociada¹ a las parcelas de cultivo y, en consecuencia, crean dependencia del uso de agroquímicos para sustituir las funciones ecosistémicas que antes la biodiversidad sustentaba (Perfecto et al. 2009). Por ejemplo, los monocultivos disminuyen drásticamente la complejidad estructural y diversidad de la vegetación y con esto, se reduce la disponibilidad de hábitats para depredadores y parasitoides (Tylianakis et al. 2007; Fabian et al. 2013) y, con ello, se promueve el uso de insecticidas de amplio espectro para el control de plagas (Poveda et al. 2012). Asimismo, al reducir los periodos de descanso de la tierra, la remoción de nutrientes se acelera a una tasa mayor a la que el agroecosistema² puede sostener. Esto conduce a la pérdida de fertilidad del suelo por la disrupción de los sistemas microbiales (Neher y Barbercheck 1999) y por la dependencia en fertilizantes químicamente para mantener el crecimiento del cultivo.

Las consecuencias negativas de la agricultura industrial no sólo afectan a nivel de la parcela, sino que, a través de la bioacumulación y la aplicación de agroquímicos (plaguicidas, herbicidas y fertilizantes) y su dispersión por viento y escorrentía los impactos negativos fluyen fuera de la parcela afectando la biodiversidad y los ecosistemas adyacentes (Tilman et al. 2002). Así, se favorece la homogeneización y simplificación de los agroecosistemas a nivel local, regional y del paisaje (Swift

¹ La diversidad planeada se refiere a aquellas plantas que el agricultor siembra de manera deliberada. La diversidad asociada se refiere a aquellas plantas que el agricultor tolera dentro del sistema, así como aquella que crece de manera natural en los bordos del cultivo y sus alrededores (Vandermeer et al. 2007).

² El agroecosistema es una conceptualización holística del sistema productivo (Gliessman 1998) Involucra mirar y considerar las interacciones entre los aspectos ecológicos, económicos, políticos, sociales y culturales de los sistemas productivos para transitar hacia una agricultura sostenible (Altieri 2004).

et al. 1996; Vandermeer et al. 2007; Perfecto et al. 2009) y se compromete su productividad y rendimiento en el largo plazo (Loreau et al. 2001; Tilman et al. 2001; Perfecto et al. 2009; Poveda et al. 2012; Thompson et al. 2012) así como su resiliencia a cambios ambientales y perturbaciones (Holt-Giménez 2002; Tylianakis et al. 2010). A los efectos adversos de la agricultura industrial sobre los agroecosistemas también se suman los efectos socio - ecológicos que son especialmente agudos en productores de pequeña escala (Chapell et al. 2011).

Sin embargo, no toda la agricultura se realiza bajo esta lógica y existen ejemplos donde utilizado prácticas de la agricultura tradicional y ecológica, que en el presente estudio se denominará como agricultura agroecológica (siembra en policultivos, rotación de cultivos, uso de cobertura vegetal para retención de la humedad, para producir sombra y evitar la erosión del suelo, así como la siembra de árboles maderables o frutales en los bordos de la parcela) se permite la coexistencia de la agricultura con una amplia biodiversidad (Perfecto y Armbrecht 2003; Perfecto et al. 2009). Las prácticas propias de este tipo de agricultura promueven el descanso de la tierra, la presencia de sistemas microbiales que permiten un adecuado ciclaje de nutrientes, mayor presencia de hábitats distintos al cultivo (en forma de reservas o bordos de cultivo³) que proveen recursos para herbívoros, depredadores, parasitoides y polinizadores que, en conjunto, mantienen la biodiversidad e interacciones bióticas que dan funcionalidad y permiten el flujo de servicios ecosistémicos en los agroecosistemas (Bianchi et al. 2006; Mitchell et al. 2014; Bagchi et al. 2018). Además, los hábitats distintos al cultivo y los mismos agroecosistemas diversificados con manejo agroecológico permiten la migración y el establecimiento de plantas y animales a escala del paisaje, favoreciendo su dinámica metapoblacional y su persistencia a través del tiempo (Perfecto y Vandermeer 2015:54 - 91).

Para analizar qué tanto las prácticas de la agricultura agroecológica promueven o se benefician de la biodiversidad y de sus servicios ecosistémicos se puede pensar en un gradiente de intervención⁴ en cuanto a la diversidad planeada, las prácticas de manejo, los años de uso de la parcela, el área de bordos, así como el área de vegetación remanente distinta al cultivo en el cual están inmersas las parcelas. Un gradiente de intervención puede abarcar desde los sistemas agrícolas industriales basados en monocultivos e insumos externos (agroquímicos,

³ Los bordos de cultivo pueden variar mucho en diversidad y estructura. En Vicente Guerrero, es común que sean manejados para incrementar la captación de agua, evitar la erosión del suelo así como para diversificar la parcela con la siembra de árboles frutales, maderables, plantas forrajeras y cómo hábitats para la reproducción y captura de *Sphenarium purpurascens*, el chapulín, para su consumo y comercialización (Merçon 2013).

⁴ En este trabajo se utilizará el término intervención, en virtud de que las prácticas de manejo asociadas a cada parcela afectan su grado de independencia y autorregulación a través de la adición de energía y materia en forma de trabajo o insumos agrícolas, la fragmentación y la historia de uso así como características de la vegetación dentro y adyacentes a cada parcela (Machado 2003; Fanfarrillo et al. 2018). Esto nos permitirá establecer un gradiente que permita clasificar a las parcelas según sus prácticas de manejo y características espaciales.

maquinaria, riego y semillas mejoradas) hasta los sistemas agroecológicos basados en policultivos, trabajo familiar y mínimo o nulo uso de insumos externos (Fanfarrillo et al. 2018). El gradiente integra la variación observada en las prácticas de manejo y características espaciales en virtud del grado de intervención humana (Machado 2003). Aunque los efectos positivos y negativos de la agricultura industrial y agroecológica han sido ampliamente explorados desde diversas aristas entender qué tanto es posible movernos en el gradiente de intervención sin perder la estructura y la funcionalidad de los agroecosistemas y los servicios ecosistémicos que brinda la biodiversidad es aún una pregunta poco explorada. En este sentido, el estudio de los agroecosistemas desde una perspectiva ecológica surge como un enfoque conceptual útil y necesario (Letourneau et al. 2011; Thompson et al. 2012; Bohan et al. 2013).

1.2 Agroecología y redes ecológicas en agroecosistemas: el caso de la milpa.

La agroecología como disciplina científica propone que es posible lograr una producción autosostenible de alimentos que minimice el impacto negativo sobre los ecosistemas y ayude a revertir las tendencias ligadas a la pérdida de biodiversidad, de funciones y de servicios ecosistémicos (Tilman et al. 2002; Tixier et al. 2012; Tixier et al. 2013; Benítez et al. 2014). Para lograr este tipo de producción es necesario generar conocimiento científico, en diálogo con el conocimiento tradicional, acerca de los procesos ecológicos que intervienen en la regulación y el funcionamiento de los ecosistemas con el fin de generar nuevas estrategias de manejo que ayuden a conservar y reestablecer los servicios ecosistémicos (Tilman et al. 2002; Perfecto et al. 2009; Shennan 2007).

Uno de los sistemas agroecológicos con mayor arraigo cultural y mayor superficie de tierra cultivada en nuestro país es la milpa (Sánchez-Morales y Hernández -Ortíz 2014; Benítez y Fornoni, 2013). La milpa es un policultivo que tiene múltiples expresiones en el territorio nacional que varían según las condiciones edafológicas, ecológicas, sociales y culturales de cada región en donde se practica (Moreno-Calles et al. 2013; CEMDA 2017). Sin embargo, se caracteriza por la presencia y sinergia entre el maíz, el frijol y la calabaza (Ebel et al. 2017); aunque también es común que además se asocie con chile, jitomate, tomate verde, algunas hortalizas y plantas arvenses semi-domesticadas (quelites) (Bartra 2013). Sin embargo, estas distintas expresiones de hacer milpa se encuentran amenazadas por presiones económicas, sociales, culturales y ambientales que son el resultado —entre otros— de la adopción e impulso del modelo económico neoliberal y de producción agroindustrial en monocultivos orientada a la exportación (Turrent et al. 2014; Bartra 2013, 2014; CEMDA 2017).

En conjunto, estas presiones han generado una milpa erosionada, que depende de insumos externos y que, en el corto y largo plazo, no es rentable debido a los altos costos de producción y al bajo precio de los productos agrícolas (Bartra

2013). De esta manera, las presiones económicas y sociales impulsadas a través de políticas neoliberales que favorecen la producción y las ganancias económicas por encima de cualquier otro criterio (como la salud o la alimentación adecuada y culturalmente pertinente), han orillado al campesinado a abandonar de manera paulatina el campo y las prácticas de manejo que han hecho que la milpa sea considerada un modelo de agricultura sustentable culturalmente adecuado (Benítez et al. 2014; CEMDA 2017; FAO 2017). De hecho, en muchos casos, la milpa se ha visto reducida a la siembra de maíz en coexistencia con algunas plantas arvenses o haciendo uso de sólo algunas prácticas tradicionales en detrimento de la espiritualidad, alimentación, salud, biodiversidad, pero también de la autonomía y soberanía alimentaria de los pueblos y comunidades indígenas y campesinas (CEMDA 2017).

La relación entre las especies planeadas y asociadas que conforman la milpa se ha desarrollado y promovido desde hace miles de años en el campo mexicano (Rosenthal y Dirzo 1997; Boege 2008; Benítez y Fornoni, 2013) y, por ello, este agroecosistema es ideal para explorar principios ecológicos que contribuyan a diseñar estrategias productivas que puedan coexistir y beneficiarse de la biodiversidad local, contribuir a su mantenimiento y asegurar la producción sostenible de alimentos.

Los servicios ecosistémicos que proveen los agroecosistemas como la milpa dependen, en buena medida, de conservar una red de interacciones bióticas diversa entre las plantas cultivadas (planeadas) y asociadas en los bordos del cultivo y parches de vegetación remanente, con especies de herbívoros, depredadores y parasitoides (Bianchi et al. 2006; Letourneau et al. 2011; Poveda et al. 2012; Thompson et al. 2012; Bohan et al. 2013). Por obvio que parezca, para que las redes de interacción en los agroecosistemas se mantengan y provean de un flujo constante de servicios ecosistémicos es necesario que las especies coexistan y permanezcan el tiempo suficiente en un mismo espacio para interactuar (Pellissier et al. 2017). La distribución y tamaño de los bordos y parches de vegetación remanente así como la composición y diversidad de la vegetación son factores de los que depende que los niveles tróficos superiores encuentren condiciones y recursos suficientes y adecuados para su alimentación y reproducción (Bianchi et al. 2006; Mitchell et al. 2014; Begachi et al. 2018), sitios propicios para su anidación (Dennis et al. 2000), microclimas y condiciones ambientales favorables para su hibernación (Landis et al. 2000), así como condiciones que permitan su permeabilidad y migración a través del paisaje agrícola (Tscharntke y Brandl 2004; Tscharntke et al. 2007).

El arreglo y la estructura de las redes de interacciones están determinados, por un lado, por los atributos de las especies interactuantes y, por el otro, por el contexto ecológico en el que se encuentran (Letourneau et al. 2011; Poveda et al. 2012). La diversidad, abundancia y nivel de especialización son atributos relacionados a las especies, mientras que el grado de fragmentación, la distribución y tamaño de los hábitats remanentes o bordos de cultivo, así como las prácticas de manejo son

variables relacionadas con el contexto ecológico. Estas últimas afectan de manera directa la dinámica poblacional y persistencia de las especies al interior del agroecosistema (Shennan 2007; Fabian et al. 2013), así como la permeabilidad y migración de las especies a través del paisaje agrícola (Tschardt et al. 2007; Perfecto et al. 2009). Por ello, conocer los atributos de las especies y el contexto ecológico en el que se encuentran es central para entender bajo qué condiciones se mantiene una red de interacción ecológica capaz de proveer un flujo constante de servicios ecosistémicos (Fabian et al. 2013).

El manejo en los agroecosistemas implica frecuentes disturbios que pueden limitar la diversidad, abundancia y permanencia de especies de niveles tróficos basales y

Tabla 1. Principales parámetros de redes utilizados en estudios ecológicos.

Parámetro	Definición	Abreviación	Referencia
Topología			
Número de nodos	Número de especies en la red	N	Dormann et al. 2009
Número de interacciones	Número de interacciones registradas	I	Dormann et al. 2009
Grado medio	Número promedio de interacciones por nodo	Gm	Dormann et al. 2009
Conectividad	Proporción entre el número de interacciones realizadas dividido entre el número de interacciones posibles	C	Dunne et al. 2006; Tylianakis et al. 2010; Blüthgen, 2010; Bohan et al. 2013.
Estructura			
Anidación	Una red estará anidada cuando las especies especialistas de un nivel trófico interactúen con especies generalistas de otro nivel trófico	NODF	Almeida-Neto et al. 2007.
Modularidad	Cuando las especies dentro de un subconjunto o módulo interactúan con mayor frecuencia entre ellas y, en menor medida, con especies fuera de él o en otros módulos	M	Lewinshon et al. 2006; Tylianakis et al. 2010; Thébault y Fontaine 2010.
Complejidad			
Vulnerabilidad (plantas)	Promedio del número de herbívoros (insectos) por hospederos (plantas). Cuanto más herbívoros tiene una especie de planta, mayor es el grado, más vulnerable se vuelve a la depredación.	V	Schoener 1989; Bersier et al. 2002; Fabian et al. 2013.
Generalidad (herbívoros)	Promedio del número de hospederos (plantas) por herbívoro (insectos) Cuanto más especies de plantas hay de las que se alimenta un herbívoro, mayor es el grado, más generalista se vuelve.	G	Schoener 1989; Bersier et al. 2002; Fabian et al. 2013.
Fragilidad			
Robustez	Curva generada por la proporción de especies remanentes del segundo nivel jerárquico (Y) en función de la proporción de extinciones aleatorias del primer nivel jerárquico (X)	R	Memmott et al. 2004.

superiores (Chaplin-Kramer et al. 2011; Fabian et al. 2013). Por ello, conocer el estado de las variables espaciales y de manejo que constituyen un gradiente de intervención, puede ayudar a entender cómo estas afectan la estructura y estabilidad de la red de interacción ecológica en los agroecosistemas y, con ello, identificar aquellas que son más importantes para mantener su funcionalidad (Bianchi et al. 2006; Haddad et al. 2011; Chaplin-Kramer et al. 2011).

1.3 Parámetros de las redes de interacción ecológica y agroecosistemas.

Para visualizar, entender y analizar el arreglo y la estructura de la red de interacciones en los agroecosistemas el uso de modelos matemáticos de redes ha probado ser de mucha utilidad (Tixier et al. 2012; Tixier et al. 2013; Fabian et al. 2013). Las redes representan de manera gráfica a las especies (nodos) y sus interacciones (aristas) y, al representarlas, es posible obtener información acerca de sus parámetros topológicos, estructurales, de complejidad y fragilidad (Tabla 1). Relacionar estos parámetros de la red con cambios en las variables ambientales, biológicas, espaciales y prácticas de manejo es necesario para lograr un mejor entendimiento del conjunto y estado de las variables que le confieren estabilidad a la red de interacciones y promueven, con ello, su permanencia y funcionalidad (Tylianakis et al. 2010; Thompson et al. 2012; Bohan et al. 2013, Tixier et al. 2013).

Los parámetros topológicos de las redes nos brindan información de cómo se organizan los nodos (especies) y las aristas (interacciones) en la red. Las medidas más utilizadas son el número de nodos, el número de aristas, el grado medio y la conectividad (Araújo et al. 2015; Tabla 1). El número de nodos y aristas nos dan información del tamaño de la red en cuanto a especies e interacciones, mientras que el grado medio se refiere al número promedio de interacciones por nodo en la red. La conectividad, por otro lado, indica el nivel de saturación de la red de interacciones y se calcula dividiendo el número de interacciones registradas entre las interacciones posibles (Dunne et al. 2002; Dorman et al. 2009; Tylianakis et al. 2010; Bohan et al. 2013).

La estructura de la red comúnmente se evalúa a través de los parámetros de anidación (Almeida-Neto et al. 2007) y modularidad (Mello et al. 2011) que están relacionados con el grado de especificidad de las interacciones bióticas. La red tendrá una estructura anidada cuando las especies especialistas de un nivel trófico interactúan con especies generalistas de otro nivel trófico (Almeida-Neto et al. 2007; Tylianakis et al. 2010). Por otro lado, la modularidad ocurre cuando el patrón de interacciones se da en subconjuntos de especies dentro de la red, es decir, cuando las especies dentro de un subconjunto o módulo interactúan con mayor frecuencia entre ellas y, en menor medida, con especies fuera de él o en otros módulos (Lewinshon et al. 2006). También se ha observado que las redes de interacción ecológica pueden mostrar patrones compuestos (Lewinshon et al. 2006) en el caso de que los módulos muestren una estructura anidada.

En cuanto a las medidas de complejidad de la red, los parámetros de vulnerabilidad y generalidad indican el promedio de interacciones entre especies de distintos niveles tróficos (planta y herbívoro respectivamente; Schoener 1989; Bersier et al. 2002; Fabian et al. 2013) que esta asociado con el nivel de especificidad de las interacciones, así como con el efecto de la calidad y tamaño del hábitat, en cuanto este permite que las especies de ambos niveles tróficos coexistan e interactúen (Fabian et al. 2013).

Finalmente, la fragilidad de las redes ecológicas puede evaluarse a través del parámetro de robustez. La robustez nos permite visualizar qué tan cohesiva es la red a la remoción de nodos. La medida se obtiene a partir de la curva generada por la proporción de especies remanentes en el segundo nivel trófico (herbívoros) en función de la proporción de extinciones del nivel trófico inferior (plantas) (Araújo et al. 2015) y, en este sentido, mide la redundancia ecológica (Blüthgen 2010).

La relación entre los parámetros de las redes de interacción y las variables ecológicas y de manejo han sido poco evaluados en agroecosistemas (Chaplin-Kramer et al. 2011; Mitchell et al. 2014; Welty et al. 2014) y, en este sentido, a continuación profundizamos en la información e interpretación ecológica que estos parámetros nos pueden brindar.

La conectividad nos brinda información indirecta acerca del grado de especialización de las redes de interacción ecológica, ya que, a medida que la proporción de especies especialistas aumenta (en comparación a especies generalistas), el número de interacciones registradas y la conectividad disminuyen (Araújo et al. 2015). Este parámetro está relacionado con la disponibilidad de recursos y hábitats en los agroecosistemas y, más específicamente, con la heterogeneidad ambiental que los hábitats de vegetación distintos al cultivo propician (Fabian et al 2013; Kortsch et al. 2019; Batáry et al. 2020). Por ello, las condiciones de manejo de los bordos afectan la diversidad y abundancia de la comunidad vegetal en los agroecosistemas y, por lo tanto, también la presencia de herbívoros con distinto grado de especialización (Fabian et al. 2013; Batáry et al. 2020). Si bien la especificidad de los herbívoros comúnmente es alta, esto ocurre a nivel de género e incluso de familia de plantas (Pinheiro et al. 2019). Por ello, en los agroecosistemas, el grado de especialización puede quedar enmascarado por la baja diversidad de plantas a nivel de familias y géneros en los bordos y hábitats de vegetación distintos al cultivo y, con ello, propiciar un menor grado de especialización de las redes de interacción.

En ecología, el ensamblaje de las comunidades bióticas y los mecanismos que permiten la coexistencia de especies continúa siendo un debate importante y, el caso de las redes de interacción, no es la excepción. Las interacciones bióticas son la base de los servicios ecosistémicos como la polinización o el control biológico de plagas (Fontaine et al. 2011). Por ello, entender cómo se ensamblan las redes de interacción y que arreglos estructurales favorecen su estabilidad son

aspectos que podrían ayudar a predecir la coexistencia de especies y sus respuestas a cambios ambientales y perturbaciones (Fontaine et al. 2011). La estructura de las redes de interacción suelen presentar arreglos bien definidos según el tipo de interacción que se esté modelando. Así, se ha encontrado que las redes mutualistas se asocian con arreglos anidados que favorecen su estabilidad, mientras que en redes antagonistas la estabilidad se asocia con un arreglo modular (Thébault y Fontaine 2010).

Otros autores proponen que los patrones estructurales no se deben a mecanismos que favorecen la estabilidad de las redes de interacción, sino a procesos involucrados en la interacción entre pares de especies y a sus características particulares (Valverde et al. 2018; Maynard et al. 2018). En este sentido, la heterogeneidad de los recursos presentes en el agroecosistema, el grado de especialización de las especies interactuantes, las disyuntivas adaptativas asociadas a la especialización o a la eficiencia de consumo de distintos recursos son variables que, en conjunto, pueden explicar el patrón de estructura de las redes de interacción ecológica (Araújo et al. 2015; Pinheiro et al. 2016, 2019).

Pinheiro y colaboradores (2019), utilizando simulaciones computacionales de comunidades bióticas, encontraron que en redes que contienen subconjuntos reducidos de especies el arreglo de las interacciones generalmente produce un patrón anidado mientras que, cuando las redes son diversas y heterogéneas el patrón generalmente es modular. La disyuntiva que enfrentan los consumidores respecto a la eficiencia de consumo en escenarios de poca o mucha diversidad y heterogeneidad de recursos podría ayudar a entender estos patrones estructurales. En ambientes diversos y heterogéneos, los consumidores generalistas presentan una baja eficiencia de consumo y tienden a desaparecer, mientras que los consumidores especialistas se incrementan y dan lugar a estructuras de red modulares. En estos casos, la disimilitud en la abundancia y distribución de los recursos y la eficiencia diferencial en la capacidad de consumo entre especies cercanas y lejanamente emparentadas podrían ayudar a explicar la estructura de las redes de interacción. De esta manera, las medidas topológicas y estructurales de las redes de interacción y las características propias de las especies interactuantes nos pueden brindar información acerca de las variables que guían el ensamblaje de las interacciones ecológicas. A su vez, el ensamblaje de las redes de interacción se puede caracterizar por una mayor vulnerabilidad (promedio del número de herbívoros por planta) o generalidad (promedio del número de plantas por herbívoro) que nos habla del grado de especialización de redes bipartitas planta-herbívoro (Fabian et al. 2013). Por ello, estas herramientas son cada vez más utilizadas para evaluar la capacidad que tienen las actividades humanas de afectar la funcionalidad de los ecosistemas a través de la modificación de la estructura de las redes de interacción (Pinheiro et al. 2019; Keyes et al. 2021).

La robustez, por otro lado, es una medida útil para evaluar la redundancia ecológica y visualizar, con experimentos computacionales de remoción de

especies, en qué medida se ve afectada la red de interacciones a estas perturbaciones (Memmott et al. 2004; Pocock et al. 2012).

Así, explorar relaciones entre la variabilidad de los parámetros de las redes de interacción con el estado de variables de manejo o espaciales podría ayudar a entender procesos ecológicos que guían su ensamblaje al interior de los agroecosistemas para entender mejor la vulnerabilidad de los servicios ecosistémicos que estas redes de interacción proveen (Keyes et al. 2021).

1.4 Relación entre los parámetros de las redes de interacción y variables relevantes en agroecosistemas.

En los agroecosistemas, los cambios en los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro están relacionados con la capacidad del paisaje agrícola de proveer hábitats adecuados para ambos organismos (Pinheiro et al. 2019). La disponibilidad de hábitats es afectada, a su vez, por el grado de disturbio y transformación de la vegetación natural y por el tipo de manejo al que están sujetas las parcelas, sus bordos y áreas adyacentes (Fabian et al. 2013). Relacionar variables espaciales que capturen la disponibilidad de hábitats, así como variables de manejo que capturen el grado de intervención de las parcelas con los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro podría ser útil para identificar patrones espaciales de la biodiversidad y de las prácticas de manejo que pueden ser relevantes para entender cómo se estructuran las redes de interacción planta-herbívoro en los agroecosistemas, algo que ha sido poco evaluado (Chaplin-Kramer et al. 2011; Mitchell et al. 2014; Welty et al. 2014; Batáry et al. 2020).

Analizar la relación entre las prácticas de manejo y el contexto ecológico con la variación de los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro en distintas parcelas a escala local involucra considerar una amplia diversidad de variables (Álvarez et al. 2014). En este sentido, trabajar con tipologías puede ayudar a resumir el universo de variables y tratar con su heterogeneidad (Álvarez et al. 2014) de manera que sea posible establecer relaciones más robustas entre prácticas de manejo, el contexto ecológico y los parámetros de las redes de interacción (Tylianakis et al. 2010; Bohan et al. 2013).

Asimismo, la clasificación de las parcelas según su grado de intervención permitiría explorar relaciones con otras variables relevantes para las y los campesinos como, por ejemplo, la relación con los nutrientes en el suelo (%C, %N, ppm P), la diversidad de herbívoros (coleópteros y ortópteros) y plantas nativas, el grado de herbivoría por parcela y su producción. Estos análisis podrían

ayudar a entender si las redes de interacción se ven afectadas en alguna medida por estas variables y brindar información útil para el manejo campesino⁵.

1.5 Hipótesis

Las prácticas de manejo, el contexto espacial de cada parcela y la matriz de hábitats de vegetación natural adyacente determinan elementos clave del agroecosistema a nivel de la parcela y su vecindario inmediato. Por lo tanto, las redes de interacción ecológica y la abundancia y diversidad de especies de coleópteros, ortópteros y plantas se verán afectadas en distinto grado, según el tipo de manejo al que estén sujetas. Debido a la variación en el manejo y en el vecindario inmediato entre parcelas de estudio se espera que en un gradiente de intervención, las redes de interacción ecológica planta-herbívoro varíen en sus parámetros topológicos, estructurales, de complejidad y fragilidad.

Las hipótesis y predicciones particulares para cada parámetro de la red de interacciones planta-herbívoro se muestran en la tabla 2.

Tabla 2. Hipótesis y mecanismos acerca de cómo se espera que varíen los parámetros de la red de interacción planta - herbívoro a medida que disminuye el grado de intervención. Las abreviaciones se pueden consultar en la tabla 1.

Las predicciones están formuladas considerando una disminución en el grado de intervención, es decir, mayor grado de independencia de insumos externos y menor grado de disturbio, así como mayor proporción de hábitats distintos al cultivo (bordos y áreas de vegetación adyacente).

Parámetro	Predicción	Mecanismo	Referencia
N I	El número de especies e interacciones aumentará.	A mayor extensión de áreas de vegetación natural o bordos de cultivo, habrá mayor diversidad y heterogeneidad de hábitats y recursos para más especies, promoviendo, a su vez, mayor número de interacciones.	Fabian et al. 2013
Gm C	El grado medio y la conectividad disminuirán en la medida en que dentro de la red se conserven especies especialistas.	A mayor diversidad de especies de plantas y menor grado de disturbio hay mayores recursos y hábitats para especies de insectos donde es más probable que prevalezcan especies nativas asociadas a herbívoros especialistas.	Bagchi et al. 2018; Araújo et al. 2015
NODF	La red tendrá una estructura menos anidada.	A medida que se incremente la heterogeneidad de hábitats y diversidad de especies adyacentes a la parcela es más probable que la topología tenga menor anidación por el aumento de especies especialistas.	Pinheiro et al. 2016; 2019

⁵ Varios de los campesinos con los que trabajamos en Vicente Guerrero mostraron interés en reconocer si la biodiversidad presente en sus bordos de cultivo tenía alguna repercusión en los nutrientes en el suelo, el nivel de herbivoría de las parcelas, con interés particular por el chapulín *Sphenarium purpurascens* (que también se utiliza como alimento) o en la productividad de maíz. Por ello, estas variables se incluyeron en el análisis.

Las predicciones están formuladas considerando una disminución en el grado de intervención, es decir, mayor grado de independencia de insumos externos y menor grado de disturbio, así como mayor proporción de hábitats distintos al cultivo (bordos y áreas de vegetación adyacente).

Parámetro	Predicción	Mecanismo	Referencia
M	La red tendrá una estructura más modular.	A medida que se incremente la heterogeneidad de hábitats y diversidad de especies adyacente a la parcela es más probable que las interacciones se agrupen entre especies con necesidades similares, debido a que los herbívoros se desempeñan mejor cuando consumen especies con características similares, por lo que la modularidad aumentará.	Pinheiro et al. 2019
V G	La vulnerabilidad y generalidad disminuirán a medida que dentro de la red se conserven herbívoros especialistas.	Si la diversidad de hábitats y baja frecuencia de disturbio promueve la presencia de herbívoros especialistas a escala de las parcelas, entonces disminuirá la vulnerabilidad y generalidad debido al aumento de la especificidad de las interacciones. Sin embargo, es importante considerar que los herbívoros especialistas no son muy específicos e incluso pueden actuar como generalistas en contextos de poca diversidad, por lo que el cambio esperado dependerá del grado de especificidad.	Chaplin-Kramer et al. 2011
R	La robustez disminuirá en aquellas parcelas que, debido al manejo y contexto ecológico favorezcan la presencia de herbívoros especialistas.	A medida que hay más herbívoros especialistas el efecto de complementariedad ecológica disminuye y se incrementa el riesgo de extinciones secundarias.	Blüthgen 2010, Bagchi et al. 2018

1.6 Objetivos

El objetivo general de este estudio es caracterizar la red de interacciones planta-herbívoro en 20 parcelas de maíz y milpa y sus bordos de cultivo con el fin de conocer sus parámetros y establecer cómo cambian con relación al gradiente de intervención y a variables relevantes en el contexto agrícola. Los objetivos particulares son:

- A. Caracterizar a las parcelas de estudio según su diversidad de plantas y herbívoros (coleóptera y ortóptera), así como a través de los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro.
- B. Caracterizar a las parcelas de cultivo según su grado de intervención según su tipo de manejo y contexto espacial adyacente.
- C. Identificar si existe alguna relación entre el grado de intervención de las parcelas con su biodiversidad, nutrientes en el suelo, herbivoría y la producción de maíz.
- D. Generar información que ayude a guiar acciones que fomenten una red de interacciones capaz de mantener una alta diversidad de especies e interacciones.

2. Métodos

2.1 Sitio de estudio. Vicente Guerrero, Tlaxcala y breve historia del Proyecto de Desarrollo Rural Integral Vicente Guerrero A.C.

La comunidad de Vicente Guerrero se encuentra en la altiplanicie central mexicana a 2520 m s.n.m., el clima es templado sub-húmedo con lluvias en verano, de mayor humedad C(w2) con una temperatura media anual que varía entre 12 - 14 °C y precipitación media anual de entre 700 - 800 mm al año. El tipo de suelo es leptosol derivado de roca ígnea basáltica (INEGI 2009). El paisaje de Vicente Guerrero esta dominado por parcelas en donde se han implementado zanjas, bordos, o la combinación de ambas prácticas (Merçon 2013). En el ejido se tiene un área de bosque destinada para la conservación (70 ha) más 27 ha comunales para la captación de agua. El 65% de los/as productores siembra en los bordos de cultivo o terrazas árboles frutales, maderables, magueyes o nopales para retener el suelo y evitar su erosión (Boege y Carranza 2009; Merçon 2013).

En esta comunidad se encuentra el Proyecto de Desarrollo Rural Integral Vicente Guerrero A.C., mejor conocido como Grupo Vicente Guerrero (GVG). Esta organización tiene una historia de más de 30 años en la formación y promoción de técnicas agroecológicas como la rotación, asociación e incorporación de materia orgánica a los cultivos, manejo biológico de plagas y enfermedades, construcción de zanjas, construcción de terrazas, construcción de bordos, establecimiento de barreras vivas, reforestación, jagüeyes, así como ferias de semillas nativas (Merçon et al. 2013). El GVG busca mejorar la productividad a partir de la conservación del agua y suelos, la diversificación de la producción y el establecimiento de circuitos de distribución y comercialización para beneficio de los productores (Merçon 2013). A través de estas acciones se busca reducir los costos de producción, incrementar la independencia a insumos externos, fomentar el conocimiento y cuidado de los recursos naturales, la conservación del agua, el suelo y la biodiversidad con resultados favorables para la alimentación, economía y salud de las familias campesinas. Su larga historia⁶ de organización los ha llevado a trabajar en 23 comunidades rurales distribuidas en 5 municipios de Tlaxcala (Españita, Mariano Arista, Ixtenco, Tepetitla e Ixtacuixtla) y un municipio de Puebla (Santa Rita Tlahuapan). El GVG es ahora un referente nacional e internacional en cuanto a organizaciones campesinas que impulsan la agroecología, la soberanía alimentaria y el comercio justo.

⁶ Página oficial del Grupo Vicente Guerrero donde se puede consultar su trabajo con mayor amplitud: <https://gvgtlaxcala.org/>. Además se puede consultar Boege y Carranza (2009) y Holt-Gimenez (2008) para profundizar en su historia de trabajo y organización.

2.2 Parcelas de estudio

En Vicente Guerrero predomina el cultivo de maíz, ya sea asociado con calabaza, frijol y en algunos casos haba (cultivo tradicional de milpa) o en una versión simplificada de esta (maíz-frijol, maíz-calabaza y maíz solo). Estos cultivos se observan intercalados entre los surcos de una parcela o entre hileras de arbustos y/o árboles (callejones); además también se observan parcelas de trigo y tomate verde, que también son los principales cultivos que se utilizan en la rotación. La presencia de terrazas, bordos de cultivo con árboles frutales y maderables es común (Merçon 2013). En Vicente Guerrero también se observan prácticas de manejo que responden a una tendencia de simplificación y mayor uso de insumos externos que podríamos identificar como un gradiente entre el manejo tradicional y la adopción de prácticas que reflejan presiones económicas, sociales y culturales. Para el presente estudio, con el apoyo y colaboración del GVG se eligieron 20 parcelas (Figura 1) con un gradiente en términos de su diversidad planeada: a) siete parcelas con monocultivo de maíz, b) cuatro parcelas con policultivo de maíz y frijol (*Phaseolus vulgaris*) y c) nueve parcelas con policultivo de maíz y calabaza (*Cucurbita pepo*). En los bordos de estas parcelas (Figura 2) se realizó el trabajo de campo.

2.3 Trabajo de campo

2.3.1 Caracterización de la diversidad vegetal y de herbívoros (coleóptera y ortóptera)

En cada parcela se realizó un muestreo sistemático de la vegetación presente en dos de los bordos en agosto de 2014. Para ello se trazaron dos transectos de 50 m (uno por cada bordo) y se midió la riqueza y abundancia de plantas en 10 cuadrantes de 1 m² que se colocaron cada 5 m en ambos transectos. También se realizó un muestreo de la vegetación al interior de la parcela y para ello se eligieron 10 cuadros al azar de 1 m² en los cuales también se analizó la riqueza y abundancia. Las plantas fueron clasificadas tomando en cuenta el hábito, el tipo de crecimiento y la longevidad, por lo que se establecieron las categorías de: i) hierba (crecimiento primario y anuales, bi anuales o perennes con bulbos) que distinguimos de las hierbas de la familia Poaceae, ii) pastos (crecimiento macollado y vegetativo por estolones y perennes), iii) arbustos (crecimiento secundario y perennes, estrato medio) y iv) árboles (crecimiento secundario y perennes, estrato alto) con la finalidad de analizar la diversidad agrupando las plantas según características que les confieren un papel funcional similar dentro del agroecosistema (Blüthgen 2010; Bohan et al. 2013; Wood et al. 2015). Dentro de cada unidad de muestreo se midió también la altura de la planta más alta y de la más baja para tener un promedio de la estructura y apariencia de la vegetación por parcela. Las plantas también se clasificaron con base a su lugar de procedencia, siguiendo la información de la base de malezas de México de la

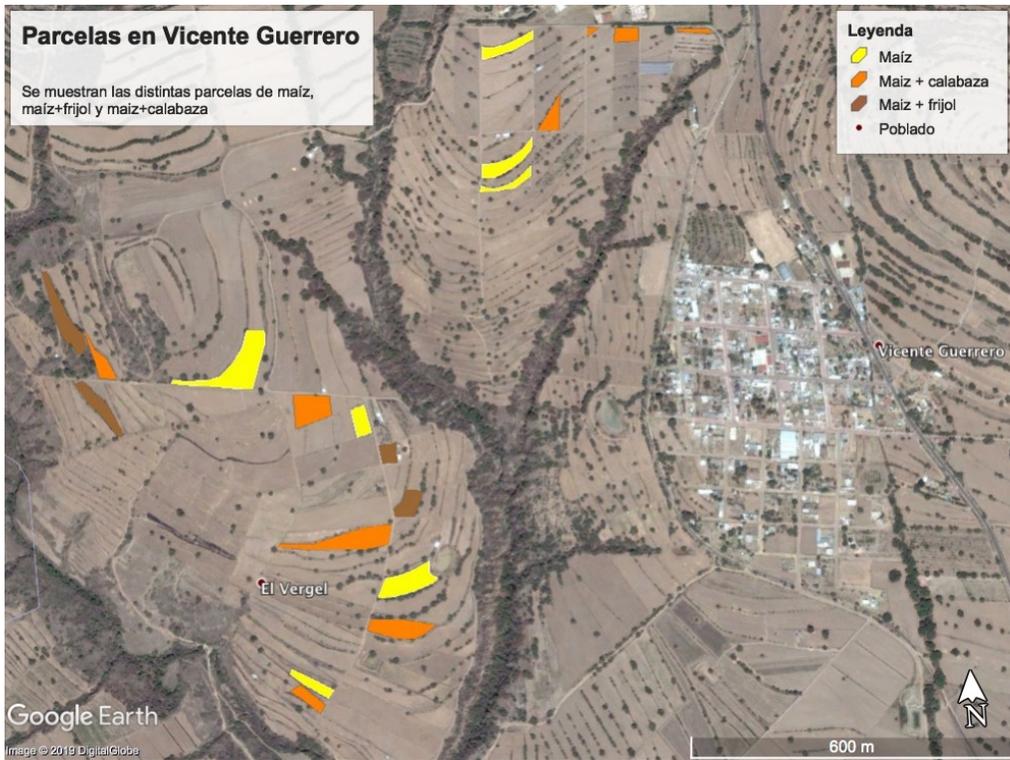


Figura 1. Ubicación de las parcelas analizadas en Vicente Guerrero.

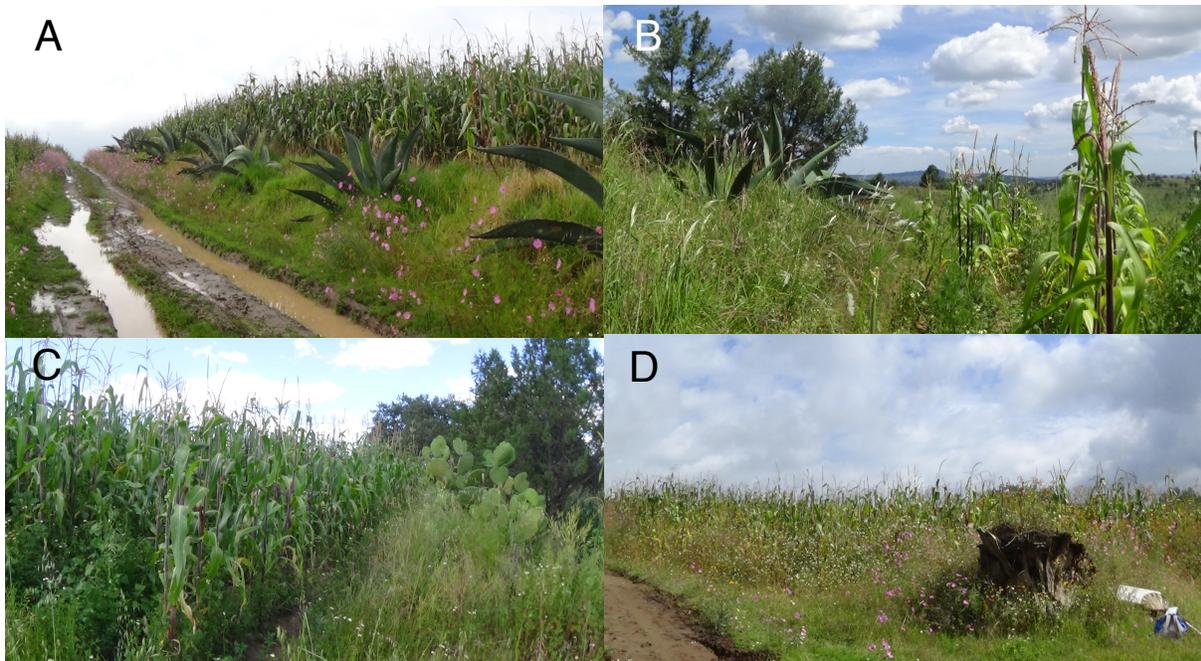


Figura 2. Bordos de cultivo de algunas parcelas analizadas. Se muestra el uso de agave (A,B), árboles (B,C) y nopales (C) en los bordos, así como un borde solo con vegetación herbácea (D).

CONABIO⁷ para obtener un porcentaje de especies nativas por parcela.

El muestreo de insectos se realizó cada mes de julio a octubre de 2014. Con red entomológica se hicieron golpes sobre la vegetación en ambos bordos del cultivo. El número de golpes varió entre bordos debido a la presencia de arbustos, agaves, nopales y árboles, sin embargo, en conjunto y por muestreo se realizaron 30 golpes sobre la vegetación por parcela. Los organismos colectados se clasificaron por orden para posteriormente hacer la identificación a nivel de familia y morfo-especie. Para el análisis de diversidad se utilizó la diversidad de Shannon-Wiener (H') y únicamente se utilizaron los órdenes coleóptera y ortóptera. A los datos de vegetación y herbívoros se les aplicó un análisis de rarefacción para saber si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para tener una buena representación de la comunidad de insectos y plantas en cada parcela, para ello se utilizó el paquete *vegan* de R (Development Core Team 2017).

A todas las parcelas se les tomó una muestra de suelo de 0 a 30 cm de profundidad para analizar su contenido de carbono (gC/kg suelo; %C), nitrógeno (gN/kg suelo; %N), fósforo (mgP/Kg suelo; Pppm) y pH. Para el carbono se utilizó el procedimiento de carbono total que mide tanto el carbono orgánico como el inorgánico. Para el nitrógeno se utilizó el método de Kjeldahl que mide la suma del nitrógeno orgánico y amoniacal. Mientras que para el fósforo se utilizó el método de Olsen que mide el fósforo asimilable. Estas muestras se analizaron en el Laboratorio de fertilidad de suelos y química ambiental del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo (Anexo 2), con lo cual se buscó establecer alguna relación con el tipo de manejo y los parámetros de las redes de interacción.

2.3.2 Construcción de las redes de interacción

El registro de las interacciones planta-herbívoro se obtuvo a partir de observaciones dirigidas en parches de las especies de plantas que resultaron más abundantes en el muestreo de diversidad en los bordos de cultivo (Pellissier et al. 2017). Las observaciones se realizaron por un tiempo aproximado de 20 min en los cuales se registraron y se colectaron los herbívoros para su posterior identificación hasta nivel de familia y a los cuales se les asignó una morfo-especie. Para la construcción de las redes de interacción planta-herbívoro por parcela se corroboró la co-presencia en el muestreo de diversidad de plantas y herbívoros, para asociar cada interacción por parcela. En el caso del maíz, al ser el cultivo central en todas las parcelas de estudio se realizaron observaciones dirigidas a 20 plantas por parcela que presentaran daño visible en las mazorcas y se colectaron ejemplares de los herbívoros presentes para su posterior identificación. Con esta información se construyeron las redes de interacción planta-herbívoro por parcela. Además, se colectaron 20 mazorcas seleccionadas al azar de 19 de las 20

⁷ H. Vibrans (ed) 2009; <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>

parcelas analizadas debido al interés del GVG de evaluar si los herbívoros que se alimentan de los granos de maíz arriban a la planta en las parcelas o durante el almacenamiento del grano o mazorcas. Las mazorcas fueron almacenadas durante 6 meses en envases de plástico para darle seguimiento al surgimiento o presencia de insectos que se alimentan de los granos de maíz ya que las pérdidas económicas más importantes asociadas a la herbivoría del maíz en Vicente Guerrero se dan en el almacenamiento (P. Hernández comb. pers). Estas pérdidas incluso pueden representar cerca del 10 - 20 % de la producción en regiones sub-tropicales (García-Lara y Bergvinson 2007).

Para reconocer si el muestro de interacciones fue representativo se realizó un análisis de rarefacción para las interacciones utilizando el paquete *VEGAN* de R (Development Core Team 2017).

2.3.3 Caracterización de la herbivoría en *Simia amplexicaulis*

Para obtener una variable aproximada (*proxy*) de la herbivoría en cada parcela analizada se realizó un análisis de la herbivoría sobre la planta con mayor presencia y abundancia en todas las parcelas de cultivo (*Simia amplexicaulis*; acahual). Para ello se eligieron 5 plantas al azar que tuvieran más de 30 hojas para después coleccionar todas sus hojas desde la base hasta el ápice de la planta. Las hojas fueron digitalizadas y las imágenes se analizaron con el programa *Image J*. La rutina en el programa consistió en: 1) cerrar el perímetro de las hojas, 2) dividir los colores RGB con la herramienta *split channels* para trabajar sólo con la capa RGB azul, 3) establecer la escala de píxeles a cm, 4) establecer un umbral de color para contrastar la imagen y 5) con la función *ROI manager* obtener el área consumida en cm² para cada hoja. Con esta información se obtuvo un porcentaje promedio de la herbivoría en cm² de las plantas de *S. amplexicaulis* para cada parcela.

2.3.4 Cálculo indirecto de la productividad por parcela

Una vez terminado el seguimiento de las mazorcas para herbivoría se desgranaron y se pesaron los granos de cada mazorca con el fin de obtener una medida indirecta de su productividad. La productividad de la parcela no pudo ser calculada de manera adecuada ya que el número de surcos por parcela sólo se midió del lado de la parcela que da hacia el camino y no se consideró que el número de surcos varía según la forma y las curvas a nivel de las parcelas. Además, el cálculo de la densidad de plantas se realizó antes de que los campesinos seleccionaran las plantas que darían mazorca, ya que si bien siembran de 3 a 4 semillas de maíz por mata no permiten que todas las plantas produzcan mazorca, sino que las seleccionan dependiendo de su vigor. Debido a esto, la aproximación de productividad estuvo sobre y, en otros, subestimada. Por ello, se utilizó el peso promedio del total de los granos de las 20 mazorcas coleccionadas por parcela (estos datos no se pudieron obtener para la parcela 8) lo que representa una medida de su producción.

2.4 Índice de intervención

Debido a que el manejo de las parcelas en Vicente Guerrero no responde a un *tipo* particular su clasificación se basó en el establecimiento de una tipología de manejo (Álvarez et al. 2014). Para entender cómo las diferencias en el manejo y el contexto ecológico de cada parcela se relacionan con la red de interacciones planta-herbívoro se elaboró un índice de intervención que busca, a partir de las variables espaciales y de manejo (Tabla 3) establecer una clasificación a partir de un gradiente de intervención entre las parcelas analizadas.

Tabla 3. Variables utilizadas para definir el índice de intervención.

Variables	Nombre (abreviatura)	Explicación (unidades)
Espaciales	Distancia al poblado (DistPob)	Distancia (m), de la línea más corta entre cada parcela y un punto central arbitrario al poblado.
	Área de vegetación distinta al cultivo (AVeg)	Porcentaje (%) del área con remanentes de vegetación natural a 50 m del perímetro de cada parcela.
	Área de Borde (ABor)	Área de los bordes (m ²).
Manejo	Años de trabajo en la parcela (ATrab)	Años de trabajo de la parcela.
	Aplicación de herbicida (Herbi)	Aplicación de herbicida (presencia/ausencia)
	Aplicación de insecticida (Insecti)	Aplicación de insecticida (presencia/ausencia)
	Aplicación de abono químico (AboQ)	Aplicación de abono químico (presencia/ausencia)
	Limpieza de bordos (LimBor)	Limpieza de bordos de cultivo (presencia/ausencia)

Las variables espaciales se incluyeron como indicadores de la fragmentación del hábitat natural, así como de la extensión de áreas de vegetación natural o seminatural (bordos) pues éstas representan una buena medida para calcular la disponibilidad de recursos para la flora y fauna silvestres (Landis et al. 2000; Isaacs et al. 2009; Tylianakis et al. 2007; Fabian et al. 2013; Mitchell et al. 2014; Begachi et al. 2018; Bártary et al. 2020). Estas se calcularon utilizando el programa *Google Earth Pro* (GEP) con los datos de geolocalización obtenidos en campo. En el caso de la distancia al poblado (DistPob) se eligió un punto central arbitrario del poblado de Vicente Guerrero para medir la distancia lineal (m) más corta entre este y cada parcela analizada. El porcentaje de área de vegetación distinta al cultivo (AVeg) se obtuvo trazando un polígono de 50 m lineales a partir del perímetro de cada parcela en la plataforma de GEP. Estas imágenes fueron analizadas de manera similar a la herbivoría utilizando el programa *ImageJ*. Mientras que para el área de bordos se utilizaron los datos de geolocalización medidos en campo.

Por otro lado, las variables de manejo que se evaluaron (los años de trabajo de las parcelas, el uso de insecticidas, herbicidas, abono químico y limpieza del bordo), pueden afectar la presencia y supervivencia de especies de plantas y herbívoros, así como la calidad de hábitats y refugios (Tylianakis et al. 2007; Isaacs et al. 2009; Chaplin-Kramer et al. 2011; Fabian et al. 2013; Begachi et al., 2018; Bártary et al. 2020). Por lo tanto, potencialmente pueden afectar la red de interacciones planta-herbívoro. Estas variables se obtuvieron a partir de entrevistas a los campesinos que trabajaron las parcelas seleccionadas (Anexo 3).

Finalmente, para la creación de las categorías se realizó un análisis de componentes principales con las variables espaciales y de manejo de cada parcela, al que posteriormente se le aplicó un análisis de *clusters* con el método de distancia Euclidiana y función de enlace *ward* (Álvarez et al. 2014). Con esto se obtuvieron tres *clusters* y se establecieron las categorías del índice de intervención. Sin embargo, el análisis de Kruskal-Wallis para identificar si las categorías eran estadísticamente distintas entre sí no resultó significativo. Por lo que se optó por adaptar la metodología propuesta por Mas y Dietsch (2003), quienes utilizaron una clasificación cuantitativa para la intensificación del manejo y la estructura de la vegetación en el agroecosistema de café. Para este estudio primero se estandarizaron todas las variables en un intervalo de cero a uno, donde cero es la parcela con menor grado de intervención humana y uno la de mayor. En este sentido, a mayor valor de las variables espaciales, menor valor del índice de intervención (IN), mientras que a más años de trabajo y aplicación de insumos externos, mayor su valor (Tabla 4). Con las variables estandarizadas se calculó el IN al sumar las variables espaciales y de manejo para cada parcela las cuales fueron clasificadas en tres categorías: IN1, IN2 e IN3 (Tabla 4). De esta clasificación resultó que 16 parcelas coincidieron con la categoría y *cluster* del análisis de componentes principales mientras que cuatro no se asociaron al *cluster* correspondiente con su categoría (parcelas 1, 10, 12, 2). Sin embargo, se mantuvieron en la categoría asignada a partir de la sumatoria de los valores de las variables estandarizadas debido a que con esta categorización la prueba de Kruskal-Wallis distinguió diferencias significativas entre las categorías del índice de intervención.

Tabla 4. Variables estandarizadas espaciales y de manejo para la construcción del índice de intervención (IN). Entre más cercano a cero es el valor del IN menor es el grado de intervención antrópica con respecto al contexto espacial y al manejo. En el caso del las variables espaciales a mayor valor, menor aportación al índice. Se muestran los índices para las variables espaciales y de manejo (INe, INm), con su respectiva estandarización (rINe; rINm), lo mismo para el IN y su estandarización (rIN). Se muestra la categoría de intervención asociada a cada parcela (IN1, IN2, IN3).

Parcela	Variables espaciales					Variables de manejo							Intervención		Categoría
	DistPob	AVeg	ABor	INe	rINe	ATrab	Herbi	Insecti	AboQ	LimBor	INm	rINm	IN	rIN	
Max	1323	46.10	3719	2.8	1	65	1	1	1	1	4.9	1	7.5	1.00	
Min	664	2.38	120	0.1	0	9	0	0	0	0	0.1	0	0.6	0.08	

Parcela	Variables espaciales					Variables de manejo							Intervención		Categoría
	DistPob	AVeg	ABor	INe	rINe	ATrab	Herbi	Insecti	AboQ	LimBor	INm	rINm	IN	rIN	
P1	0.5	0.5	0.9	1.9	0.7	0.2	0	0	0	0	0.2	0.0	2.1	0.28	IN1
P2	0.5	0.6	0.8	2.0	0.7	0.2	0	0	1	1	2.2	0.4	4.1	0.56	IN2
P3	0.9	0.7	0.7	2.2	0.8	0.1	0	0	1	0	1.1	0.2	3.3	0.45	IN2
P4	0.9	0.6	0.8	2.3	0.8	0.4	0	0	0	0	0.4	0.1	2.6	0.35	IN2
P5	0.9	0.9	0.7	2.4	0.9	0.0	0	0	1	0	1.0	0.2	3.4	0.46	IN2
P6	1.0	0.8	1.0	2.7	1.0	0.1	0	0	1	0	1.1	0.2	3.8	0.51	IN2
P7	0.9	0.9	1.0	2.8	1.0	0.1	0	1	1	1	3.1	0.6	5.8	0.78	IN3
P8	0.8	0.9	0.9	2.6	0.9	0.2	1	1	1	0	3.2	0.7	5.8	0.78	IN3
P9	0.7	1.0	0.9	2.6	1.0	0.4	0	1	1	1	3.4	0.7	6.0	0.81	IN3
P10	0.5	0.9	0.7	2.1	0.7	0.1	0	0	0	0	0.1	0.0	2.2	0.29	IN1
P11	0.1	0.4	0.0	0.5	0.2	0.1	0	0	0	0	0.1	0.0	0.6	0.08	IN1
P12	0.1	0.7	0.9	1.6	0.6	0.2	0	1	0	1	2.2	0.4	3.8	0.51	IN2
P13	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0	0	1	1	2.0	0.4	2.1	0.28	IN1
P14	1.0	0.8	0.8	2.6	1.0	0.4	0	0	0	0	0.4	0.1	3.0	0.40	IN2
P15	0.9	0.8	0.9	2.7	1.0	0.4	0	0	0	0	0.4	0.1	3.0	0.41	IN2
P16	0.7	0.8	0.9	2.4	0.9	0.9	0	0	1	1	2.9	0.6	5.3	0.71	IN3
P17	0.7	0.7	0.9	2.3	0.8	0.9	1	0	1	1	3.9	0.8	6.2	0.83	IN3
P18	0.8	0.8	1.0	2.6	0.9	0.9	1	1	1	1	4.9	1.0	7.5	1.00	IN3
P19	0.8	0.8	1.0	2.6	0.9	1.0	0	1	1	1	4.0	0.8	6.6	0.89	IN3
P20	0.9	0.6	1.0	2.4	0.9	0.0	0	1	1	1	3.0	0.6	5.4	0.73	IN3

2.5 Análisis de variables

Con la información de las observaciones dirigidas en los bordos y el maíz se modeló una red de interacción para cada parcela con el paquete *bipartite* en R (Development Core Team 2017) (Dormann et al. 2018). A cada red se le calculó el número de nodos, número de interacciones, grado medio, conectividad, anidación, modularidad, vulnerabilidad, generalidad y robustez, correspondientes a los parámetros cualitativos topológicos, estructurales, de fragilidad y complejidad.

Para buscar diferencias entre la riqueza y diversidad de plantas herbáceas y pastos (Riq_herb, Riq_pas, H_herb, H_pas, H_len), el porcentaje de especies nativas (%Nativas), la diversidad de coleópteros y ortópteros (H_col, H_ort), el contenido de nutrientes en el suelo y pH (PC1_Nutr; pH), el peso promedio del grano de 20 mazorcas por parcela (PesoGrano), la herbivoría en *S. amplexicaulis* (Herb_simsia) y los parámetros de la red de interacción planta-herbívoro (conectividad, grado medio, anidación, generalidad, vulnerabilidad y robustez) se realizaron análisis de varianza donde el factor fue la categoría del índice de intervención (IN1, IN2, IN3).

Además, se utilizaron regresiones lineales simples para determinar cómo cada variable explicativa (espaciales: DistPob, AVeg, ABor; de manejo: ATrab, Insecti, Herbici, AboQ; Tabla 3) afecta la diversidad y riqueza de plantas y artrópodos, los parámetros de la red de interacciones, los nutrientes en el suelo (PC1_Nutr), el porcentaje de especies nativas (%Nativas), la herbívora en *S. amplexicaulis* (Herb_simsia) y el peso promedio del grano de 20 mazorcas de maíz (PesoGrano). Para ello, primero todas las variables se estandarizaron. Las variables continuas tuvieron una media de 0 y desviación estándar de 0.5 y las variables binarias una media de 0 y una diferencia de 1 usando la función *standardize* del paquete *arm* en R.

Para la variable de anidación (NODF; *Nestedness as a measure of Overlap and Decreasing Fill*) se comparó el valor observado con una distribución de valores esperados. Para ello, se utilizó el paquete *vegan* y la función *oecosimu* en R para modelar, con el algoritmo *quasiswap* (que reordena la matriz pero mantiene los totales marginales de renglones y columnas; Gotelli y Entsminger 2001) una distribución de valores z estandarizados de la anidación para contrastarlos con el valor observado de cada parcela.

En el caso del porcentaje de especies nativas (%Nativas), la herbivoría en *S. amplexicaulis* (Herb_simsia) y el peso del grano (PesoGrano) se realizaron modelos de regresión lineal simple con todas las variables explicativas espaciales, de manejo y suelo y otros modelos donde los parámetros de la red se utilizaron como variables explicativas.

3. Resultados

3.1 Muestreo de vegetación, herbívoros e interacciones

El muestreo de la vegetación arrojó un total de 107 especies de hierbas, ocho arbustos y siete árboles (Anexo 4). En total se registraron 38 familias de plantas, de las cuales predominó la familia Poaceae con 28 especies y la familia Asteraceae, en segundo lugar, con 20 especies. El 73 % de todas las especies de plantas son nativas y el 27 % exóticas (Anexo 4). En el muestreo de herbívoros se obtuvieron un total de 54 morfo-especies del orden coleóptera donde predominaron las familias Chrysomelidae y Curculionidae con 18 y 11 morfo-especies, respectivamente. El número de registros de coleópteros fue de 3267 individuos en total. Del orden ortóptera se obtuvieron 13 morfo-especies donde predominó la familia Acrididae con ocho morfo-especies. El número de registros de ortópteros fue de 5285 individuos donde los chapulines (*Sphenarium purpurascens*) representaron el 98.9 % (Anexo 5). Los resultados del análisis de rarefacción para la vegetación y herbívoros muestran que aún hace falta un mayor esfuerzo de muestreo en el caso de los herbívoros (coleópteros y ortópteros) pues las curvas no alcanzan la asíntota. Sin embargo, el muestreo fue suficiente en la mayoría de las parcelas para las hierbas. Las gráficas con las curvas de rarefacción por parcela se encuentran en el Anexo 1.

Por otro lado, en el muestreo para construir las redes de interacción planta - herbívoro se registraron un total de 198 interacciones. La curva de acumulación de interacciones muestra que se alcanzó una buena representación (Anexo 6). Las redes de interacción cualitativas por parcela y agrupadas según su índice de intervención se muestran en el Anexo 7.

3.2 Índice de intervención

En cuanto a las categorías del índice de intervención (IN), en la Figura 3 se muestra el análisis de PCA (Figura 3A), *cluster* (Figura 3B) y las contribuciones de los tres primeros componentes principales (Figura 3C) que sirvieron para crear la categorización del índice de intervención. La categoría IN1 (*cluster* 1) se relaciona positivamente con una mayor heterogeneidad espacial (DistPob, AVeg, ABor), aunque esta relación se muestra invertida en el PCA (Figura 3A), debido a que para las variables espaciales, un mayor valor resulta en una menor aportación al índice. La categoría IN2 (*cluster* 2) se relacionó negativamente con la limpieza del borde y la aplicación de insecticida y abono químico (LimBor, Insecti, AboQ), mientras que la categoría IN3 (*cluster* 3) se relacionó positivamente con la limpieza del borde, la aplicación de insecticida, herbicida y abono químico, así como con los años de trabajo de la parcela (LimBor, Insecti, Herbi, AboQ y ATrab) y, en general, con valores bajos de las variables espaciales (Métodos 2.4, Tabla 4; Figura 3A). Sin embargo, la clasificación creada en el análisis de *clusters* no identificó diferencias significativas entre categorías después de realizar un análisis

de modelos lineales generalizados. Por ello, la categorización se realizó utilizando la sumatoria de las variables estandarizadas del índice de intervención. Esta sumatoria mostró un gradiente que va de 0.6 a 7.5 entre las parcelas de estudio (Tabla 4) y, a partir de la categorización propuesta en el PCA y *cluster*, se delimitaron tres categorías de intervención según el valor del índice en: IN1 (< 2.5) que muestra un grado de intervención bajo con mayor disponibilidad de hábitats; IN2 (2.5 - 5.0) con un grado de intervención medio relacionado a un contexto especial más simple e IN3 (> 5.0) con un grado de intervención alto, relacionado con un contexto espacial simple y aplicación de insumos externos. Esta clasificación encontró diferencias estadísticamente significativas con base en un análisis de modelos lineales generalizados glm ($F = 69.01$, $g. l. = 2$, $p < 0.001$) y una prueba post-hoc de Turkey HSD de las tres categorías propuestas (IN1-IN2, $p = 0.002$; IN1-IN3, $p < 0.001$, e IN2-IN3, $p < 0.001$; Figura 4). Con esta clasificación, las parcelas 1 y 10 que se asociaron al *cluster* 2 se asignaron a la categoría IN1, mientras que las parcelas 12 y 2 que se asociaron al *cluster* 3 se asignaron a la categoría IN2 (Tabla 4).

Para verificar el poder explicativo del índice de intervención, se le realizó una regresión lineal simple entre el valor estandarizado del índice (rIN) y el primer componente principal que describe la variación de las variables espaciales y de manejo, el cual mostró una fuerte relación ($R^2 = 0.894$, $F = 161.7$, $g. l. = 18$, $p < 0.001$). El mismo procedimiento se siguió para cada grupo de variables (espaciales: $rLNe$; manejo: $rLNm$) y con cada variable individual. Los resultados de estas regresiones se muestran en la Tabla 5, donde podemos observar que tanto los componentes espaciales como de manejo y todas las variables individuales del índice resultaron significativas, a excepción de la limpieza de los bordos de cultivo (LimBor).

De las parcelas agrupadas en IN1 (P1, P10, P11 y P13) sólo las parcelas 11 y 13 presentaron los valores más altos de las tres variables espaciales (DistPob, AVeg y ABor). En cuanto a las variables de manejo todas las parcelas en esta categoría tuvieron relativamente pocos años de trabajo (15 años en promedio), ninguna parcela aplicó insecticidas ni herbicidas (Insecti, Herbi) y sólo en el caso de la parcela 13 se aplicó abono químico y limpieza del bordo (AboQ, LimBor) (Tabla 4, Métodos 2.4). Por la similitud de años de trabajo y de las prácticas de manejo empleadas las parcelas 10 y 1 fueron asignadas a la categoría IN1 aunque en el análisis de *cluster* quedaron agrupadas en el *cluster* 2 (Figura 3B).

Las parcelas agrupadas en IN2 ($n = 8$) e IN3 ($n = 8$) (P2, P3, P4, P5, P6, P12, P14, P15 y P7, P8, P9, P16, P17, P18, P19, P20, respectivamente) no presentaron un patrón claro de variación que permitiera separar ambos grupos respecto al conjunto de variables espaciales. Estas parcelas difirieron principalmente en las variables de manejo (Figura 3A). Las parcelas categorizadas como IN2 se caracterizaron por un uso de insumos externos moderado, ya que no se aplicó ni herbicida ni insecticida en estas parcelas con la única excepción de la parcela 12 que aplicó insecticida (Tabla 4; Métodos 2.4). Las parcelas 2 y 12

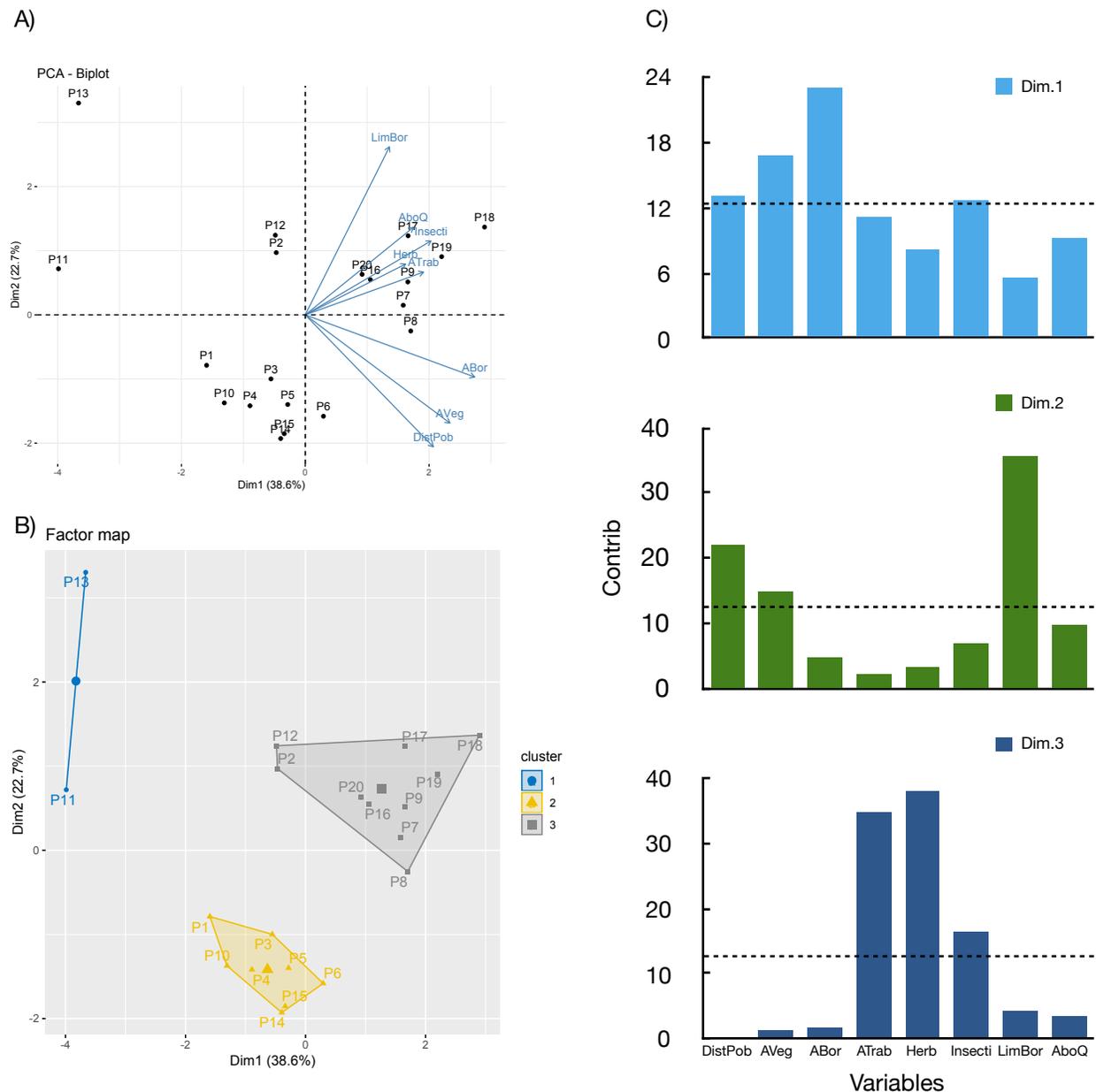


Figura 3. Análisis para la creación del índice de intervención. **3A)** Análisis de componentes principales (PCA) para las variables espaciales y de manejo. Los valores fueron estandarizados de cero a uno, donde cero significa menor grado de intervención y uno mayor. Para las variables espaciales a mayor valor menor aportación al índice, lo que invierte el sentido de las relaciones de estas variables en la ordenación. **3B)** PCA y *cluster* que se utilizó para crear la clasificación del índice de intervención que distinguió tres *clusters*. El *cluster* 1 se asoció a la categoría de menor intervención (IN1); el *cluster* 2 se asoció a la categoría de intervención media (IN2) y *cluster* 3 a la categoría de mayor intervención (IN3). No todas las parcelas coinciden con esta clasificación de índice de intervención y *cluster*. La P1 y P10 (*cluster* 2) se categorizaron como IN1 y las parcelas P12 y P2 (*cluster* 3) como IN2 (ver texto). **3C)** Contribución de las variables espaciales y de manejo a la explicación de la varianza de las tres primeras combinaciones lineales (Dim 1, Dim 2 y Dim 3) del PCA. La línea punteada muestra la contribución esperada si la explicación de la varianza se distribuyera de manera uniforme en todas las variables. Las abreviaturas de cada variable se pueden consultar en la Tabla 3.

Tabla 5. Regresión lineal simple entre el valor estandarizado de los componentes espaciales (rINe) y de manejo (rINm) con el primer componente principal que describe la variación de las variables espaciales y de manejo en conjunto, así como para cada variable individual. Los resultados significativos se denotan con un asterisco.

Índice	R ²	Grados de libertad	p
rINe	0.6074	18	< 0.0001*
rINm	0.5905	18	< 0.0001*
Variables			
DistPob	0.4055	18	0.00254*
Aveg	0.5178	18	0.000348*
ABor	0.7102	18	< 0.0001*
ATrab	0.3461	18	0.00636*
Herbi	0.2493	18	0.025*
Insecti	0.3912	18	0.00318*
AboQ	0.2887	18	0.01455*
LimBor	0.1755	18	0.066

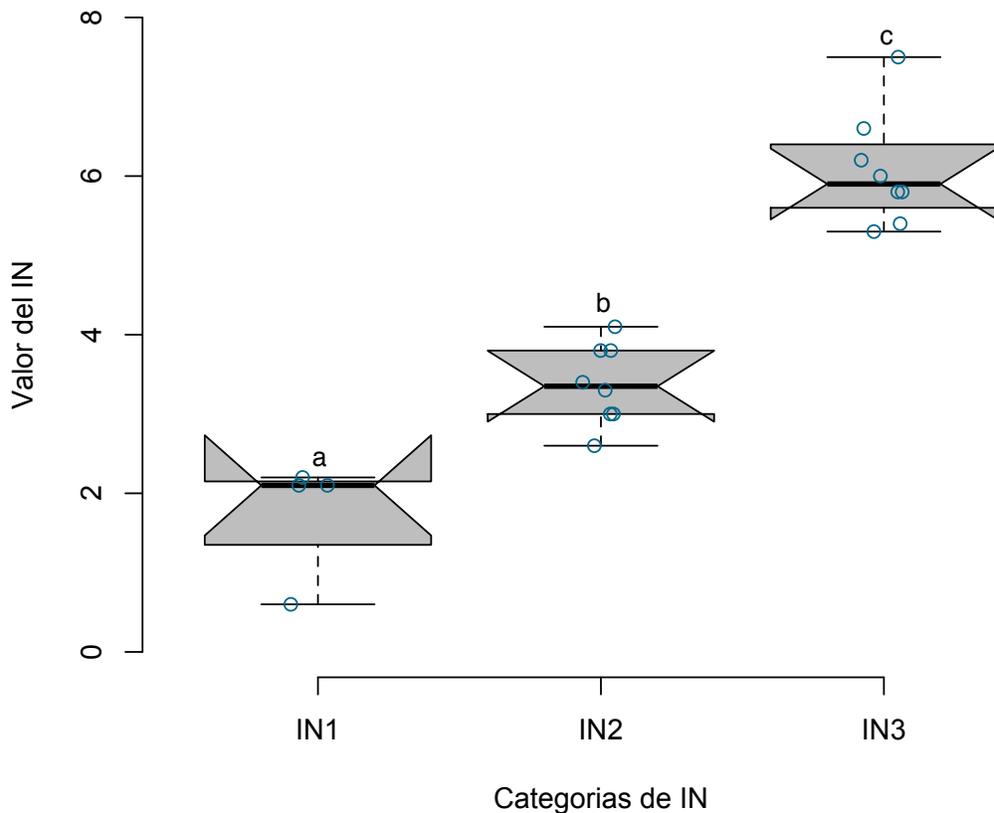


Figura 4. Gráfica de caja (mediana, rango intercuartil e intervalo de confianza para la mediana al 95%) y bigotes (valor máximo y mínimo del valor estandarizado del índice de intervención). Se muestran los valores para cada parcela (círculos azules). Letras distintas denotan diferencias significativas entre las categorías del índice de intervención (IN).

fueron asignadas a la categoría IN2 aunque en el análisis de *cluster* se agruparon en el *cluster* 3. Si bien a la explicación de la varianza del primer componente principal contribuyen más las variables espaciales (Figura 3C, Dim1), para el segundo componente la limpieza de los bordos de cultivo es la variable que más aporta para explicar la variación (Figura 3C, Dim 2). El hecho de que la limpieza de bordos se registró en las parcelas P2 y P12 explica su agrupación en el *cluster* 3 pero, en términos de las variables espaciales y los años de trabajo, estas parcelas coinciden más con la categoría IN2 (Tabla 4; Métodos 2.4) por lo que se decidió mantenerlas en dicha categoría.

Finalmente, las parcelas IN3 se caracterizaron por la aplicación de abono químico en todas las parcelas y con limpieza de bordos en el 87.5% (Figura 3A). En promedio, los años de trabajo de las parcelas en IN2 e IN3 fue de 21 y 40 años respectivamente, por lo que esta categorización refleja un incremento en la intervención a medida que aumentan los años de trabajo de las parcelas.

3.3 Diferencias de variables ecológicas, de suelo y parámetros de la red entre categorías del IN

Las relaciones entre las categorías del IN y las variables ecológicas de diversidad y riqueza de herbáceas (H_herb) y pastos (H_pas), de diversidad de coleópteros (H_col) y ortópteros (H_ort), de nutrientes en el suelo (PC1_Nutr), del peso promedio del grano (PesoGrano), de la herbivoría en *Simsia amplexicaulis* (Herb_simsia), del porcentaje de especies nativas (%Nativas) y los parámetros de las redes de interacción sólo se encontraron diferencias significativas para la riqueza y diversidad de plantas herbáceas (Riq_herb, $F = 4.996$, $g. l. = 18$, $p = 0.020$; H_herb, $F = 6.392$, $g. l. = 18$, $p = 0.009$), la diversidad de coleópteros (H_col, $F = 4.005$, $g. l. = 18$, $p = 0.038$) y el peso del grano (PesoGrano, $F = 5.762$, $g. l. = 18$, $p = 0.013$) (Tabla 6).

La mayor riqueza y diversidad de herbáceas la presentaron las parcelas de la categoría IN1. Las diferencias para estas variables se observaron entre las categorías IN1 e IN3 (Tukey HSD, $p = 0.015$; $p = 0.049$; respectivamente) e incluso la diversidad de herbáceas también difirió entre las categorías IN2 e IN1 (Tukey HSD, $p = 0.006$).

En cuanto a la diversidad de coleópteros, esta fue mayor en las parcelas IN2. Las diferencias para esta variable se observaron únicamente entre las categorías IN2 - IN3 (Tukey HSD, $p = 0.037$). Por otro lado, el PesoGrano fue mayor en las parcelas IN3 y mostró diferencias significativas con la categoría IN1 (Tukey HSD; $p = 0.01$). Respecto a todas las demás variables de riqueza y diversidad (Riq_pas, H_pas, H_ort) al porcentaje de especies nativas, a la herbivoría en *S. amplexicaulis* y a los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro (grado medio, conectividad, vulnerabilidad, generalidad y robustez) no se encontraron diferencias significativas entre las distintas categorías del IN después

de aplicar una prueba de ANOVA. Sin embargo, la generalidad fue marginalmente significativa ($p = 0.076$; Tabla 6). Debido a que ninguno de los parámetros de las redes de interacciones difirió entre categorías de manejo se realizaron modelos de regresión lineal simple para todas las variables de respuesta y cada una de las variables explicativas.

Tabla 6. ANOVA para las diferencias entre categorías de manejo y variables ecológicas, de suelo, peso de grano, herbivoría en *Sismsia amplexicaulis*, porcentaje de especies nativas y los parámetros de las redes de interacción de las 20 parcelas de estudio en Vicente Guerrero, Tlaxcala. Las diferencias significativas se muestran en negritas. Las pruebas post hoc de Tukey HSD muestran las diferencias entre categorías del índice de intervención. Las abreviaciones se pueden consultar en el texto.

Variable	ANOVA			Tukey HSD					
	<i>F</i>	Grados de libertad	<i>p</i>	IN2 - IN1	<i>p</i> adj	IN3 - IN1	<i>p</i> adj	IN3 - IN2	<i>p</i> adj
Riq_herb	4.996	18	0.020	-7.500	0.086	-10.375	0.015	-2.875	0.545
Riq_pas	2.037	18	0.161						
H_herb	6.392	18	0.009	-0.638	0.006	-0.4606	0.049	0.1776	0.461
H_pas	1.618	18	0.227						
H_col	4.005	18	0.038	0.066	0.923	-0.3141	0.188	-0.3797	0.037
H_ort	0.640	18	0.540						
PC1_Nutr	0.866	18	0.438						
PesoGrano	5.762	18	0.013	41.143	0.134	69.8568	0.010	28.7143	0.241
Herb_simsia	0.684	18	0.518						
%Nativas	0.806	18	0.463						
Nodos	1.325	18	0.292						
Interacciones	1.236	18	0.315						
Grado medio	0.865	18	0.439						
Conectividad	0.55	18	0.587						
Anidación (NODF)	0.479	18	0.628						
Vulnerabilidad	1.423	18	0.268						
Generalidad	3.011	18	0.076						
Robustez	0.519	18	0.604						

3.4 Relación entre características espaciales y de manejo con variables ecológicas

Para entender como se relacionan las variables espaciales y de manejo que conforman el IN con las variables de riqueza y diversidad de las plantas y herbívoros que participan en la red de interacciones, se ajustaron regresiones lineales simples entre los valores estandarizados de cada variable de respuesta (Riq_herb, Riq_pas, H_herb, H_pas, H_col y H_ort) y cada variable explicativa incluida en el IN, así como con el primer componente principal de la ordenación de los datos de suelo (PC1_Nutr) que no mostró diferencias significativas entre categorías del IN ($F = 0.866$, $g. l. = 18$, $p = 0.438$). Los resultados de estas regresiones lineales se muestran en la figura 5 donde destaca que la riqueza y diversidad de herbáceas muestran una tendencia positiva con las variables espaciales (Riq_herb: DistPob, $F = 9.424$, $g.l. = 18$, $p = 0.006$; AVeg, $F = 16.84$, $g.$

$l. = 18, p < 0.001$; ABor, $F = 19.88, g. l. = 18, p < 0.001$; H_herb: DistPob $F = 7.796, g. l. = 18, p = 0.012$; ABor, $F = 6.303, g. l. = 18, p = 0.022$) y negativa con las variables de manejo, aunque sólo la aplicación de herbicidas mostró una relación significativa con la riqueza de herbáceas (Herbi, $F = 4.704, g. l. = 18, p = 0.044$). En general, la riqueza de herbáceas fue más sensible que su diversidad con relación a las tendencias negativas con las prácticas de manejo (Figura 5). En cuanto a la relación entre la riqueza y diversidad de pastos, observamos tendencias similares que con la riqueza y diversidad de herbáceas. Los pastos fueron menos sensibles a los cambios de las variables espaciales y prácticas de manejo, ya que solo el área de bordos (ABor) fue significativa con la riqueza de pastos (ABor, $F = 5.384, g. l. = 18, p = 0.032$), mientras que, a diferencia de lo que sucedió con las herbáceas, una mayor concentración de nutrientes en el suelo (PC1_Nutr) les favoreció (Figura 5). Para la diversidad de coleópteros (H_col) ninguna variable espacial resultó significativa. Sin embargo, a diferencia de todas las demás variables de riqueza y diversidad, se observó una tendencia negativa con el área de vegetación distinta al cultivo (AVeg).

Por otro lado, de las variables de manejo, solo los años de trabajo de las parcelas mostraron una relación negativa y significativa con la diversidad de coleópteros (ATrab, $F = 8.768, g. l. = 18, p = 0.008$). Para la diversidad de ortópteros, aunque ninguna relación fue significativa, mostró tendencias distintas a las de los coleópteros ya que, en este caso, el incremento en los años de trabajo y la aplicación de herbicidas mostraron una relación positiva.

En cuanto a las regresiones lineales de los parámetros de la red de interacciones con las variables de respuesta los resultados se observan en la figura 6. En este caso, además se midió el número de nodos en la red de manera independiente y como co-variable en cada modelo de regresión lineal debido a que el tamaño de la red afecta directamente sus propiedades (Walti y Joern 2014). De los resultados de cada modelo lineal se puede observar que la única variable que resultó significativa fue el número de nodos, mostrando una relación positiva con el grado medio ($F = 6.025, g. l. = 18, p = 0.024$) y la generalidad ($F = 23.2, g. l. = 18, p < 0.001$) y negativa con la conectividad ($F = 41.62, g. l. = 18, p < 0.001$).

En el caso de la anidación la comparación por parcela con los modelos nulos se muestra en la tabla 7. En ella se observa que la anidación fue positiva y significativamente distinta de un patrón al azar en siete parcelas. Estas parcelas pertenecen a las tres categorías del índice de intervención (IN1: P1, P11; IN2: P4, P5, P15, P16; IN3: P9).

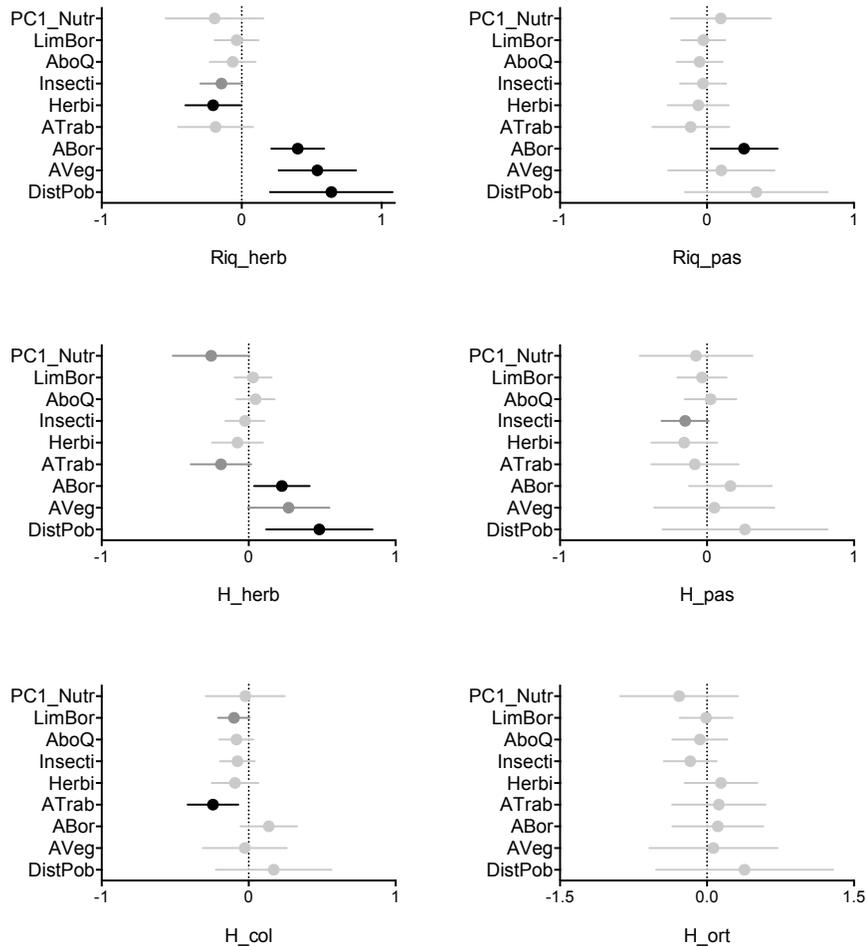


Figura 5. Regresión lineal simple entre las variables de riqueza de herbáceas (Riq_herb) y pastos (Riq_pas) y diversidad de herbáceas (H_herb), pastos (H_pas), coleópteros (H_col) y ortópteros (H_ort) y las variables espaciales y de manejo asociadas a cada parcela. Se muestran los coeficientes de regresión (puntos) \pm 95% IC (bigotes). Los puntos a la izquierda de la línea punteada denotan relaciones negativas y a la derecha positivas. Los puntos y bigotes negros indican una relación significativa $p < 0.05$, los gris oscuro denotan relaciones marginalmente significativas $p < 0.1$ y los gris claro denotan relaciones con $p > 0.1$ y no significativas.

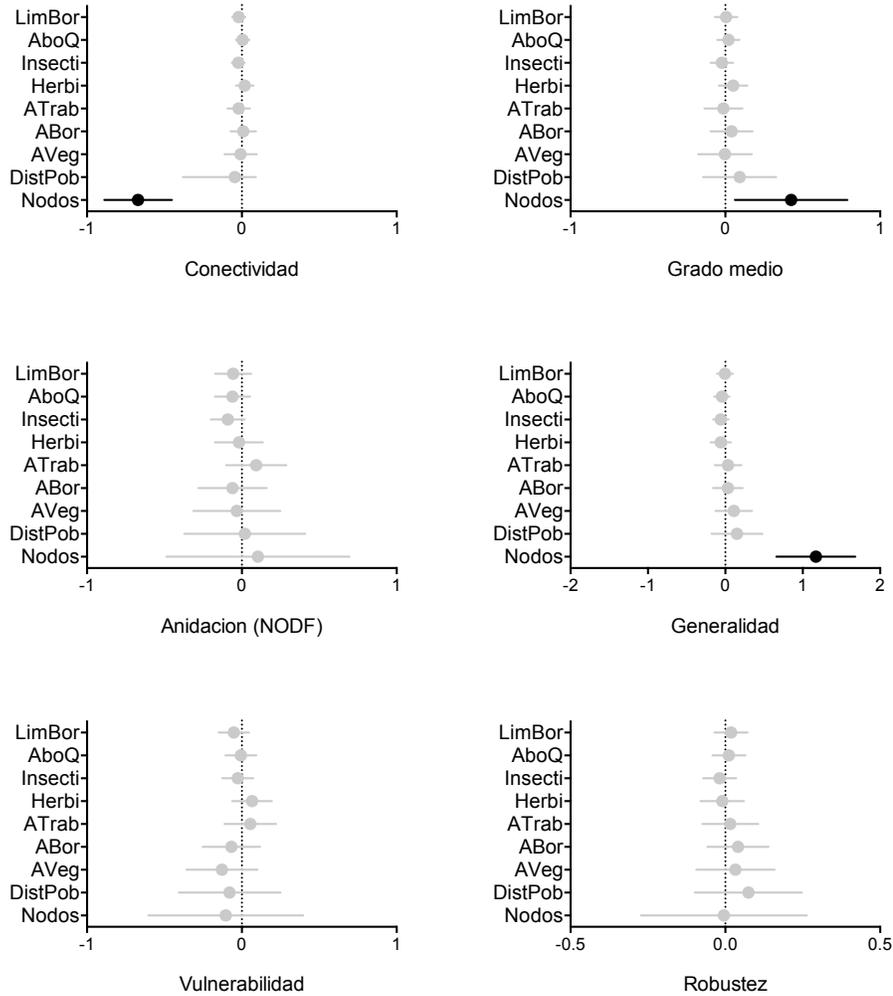


Figura 6. Regresión lineal simple entre los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro y las variables espaciales y de manejo asociadas a cada parcela. Se muestran los coeficientes de regresión (puntos \pm 95% IC (bigotes)). Los puntos a la izquierda de la línea punteada denotan relaciones negativas y a la derecha positivas. Los puntos y bigotes negros indican una relación significativa $p < 0.05$ y los gris claro denotan relaciones con $p > 0.1$ y no significativas.

Tabla 7. Diferencias entre los valores observados de anidación por parcela y el valor esperado por los modelos nulos. Se muestra la categoría del índice de intervención, los valores observados de anidación (NODF), la media esperada así como la transformación a valores z así como el valor de p con una significancia de 0.05. Los asteriscos denotan diferencias significativas

Parcela	Índice de intervención	NODF			
		Observados	Media, valores estimados	Valor de z	p
P1	IN1	42.289	39.606	2.390	0.001**
P2	IN2	32.040	29.957	1.360	0.067
P3	IN2	27.786	26.607	0.929	0.184
P4	IN2	30.818	28.657	1.675	0.038*
P5	IN2	30.987	28.159	2.132	0.008**
P6	IN2	23.577	22.161	1.300	0.086
P7	IN3	25.829	24.220	1.058	0.135
P8	IN3	27.329	25.535	1.505	0.054
P9	IN3	28.592	26.719	1.623	0.038*
P10	IN1	27.358	27.416	-0.048	0.554
P11	IN1	28.331	26.687	1.544	0.046*
P12	IN2	25.972	24.236	1.467	0.061
P13	IN1	23.938	23.000	0.927	0.178
P14	IN2	24.810	23.993	0.708	0.258
P15	IN2	26.153	23.426	2.369	0.003**
P16	IN3	34.247	32.081	1.886	0.017*
P17	IN3	29.560	27.767	1.416	0.055
P18	IN3	24.380	23.786	0.469	0.340
P19	IN3	26.970	26.760	0.193	0.451
P20	IN3	17.863	18.330	-0.387	0.705

Para las variables de porcentaje de especies nativas (%Nativas), herbivoría en *S. amplexicaulis* (Herb_simsia) y el peso promedio del grano de 20 mazorcas por parcela (PesoGrano) se realizaron modelos lineales tomando como variables explicativas las variables espaciales, de manejo y suelo (Figura 7, columna izquierda), así como los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro (Figura 7, columna derecha). En cuanto la relación entre el porcentaje de especies nativas y las variables del índice de intervención cabe resaltar que las variables espaciales muestran una tendencia positiva, mientras que las de manejo y suelo negativa, a excepción de los años de trabajo de la parcela.

Respecto a la relación de los parámetros de la red con el porcentaje de especies nativas (Figura 7, columna derecha), la relación fue positiva y significativa con la generalidad ($F = 13.88$, $g. l. = 18$, $p = 0.001$) y la anidación ($F = 8.56$, $g. l. = 18$, $p = 0.009$) mientras que se relacionó de manera negativa y significativa con la conectividad ($F = 7.063$, $g. l. = 18$, $p = 0.016$) y fue marginalmente significativa con el número de interacciones ($F = 3.793$, $g. l. = 18$, $p = 0.067$).

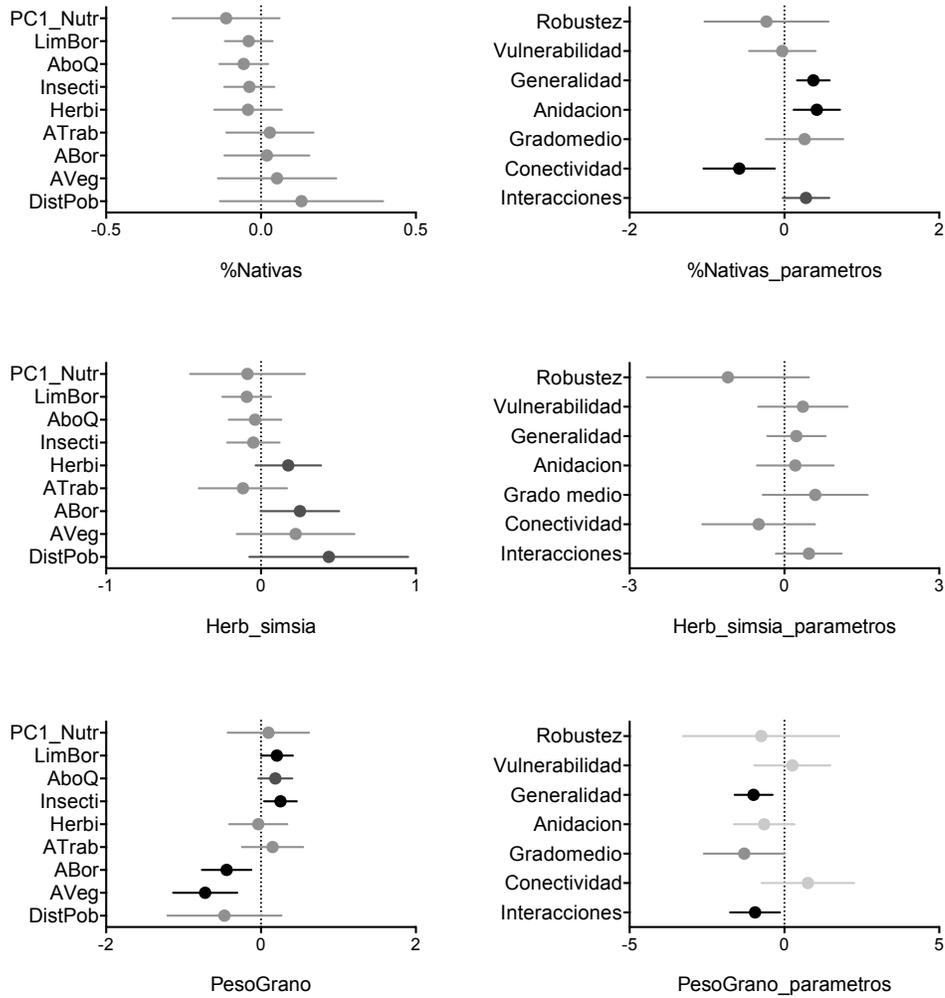


Figura 7. Regresiones lineales simples entre el porcentaje de especies nativas (%Nativas), el porcentaje de herbivoría en *Simsia amplexicaulis* (Herb_simsia) y el porcentaje del peso del grano (PesoGrano) con las variables espaciales y de manejo asociadas a cada parcela (columna izquierda) y los parámetros de la red de interacciones planta - herbívoro (columna derecha). Se muestran los coeficientes de regresión (puntos) \pm 95% IC (bigotes). Los puntos a la izquierda de la línea punteada denotan relaciones negativas y a la derecha positivas. Los puntos y bigotes negros indican una relación significativa $p < 0.05$, los gris oscuro denotan relaciones marginalmente significativas $p < 0.1$ y los gris claro denotan relaciones con $p > 0.1$ y no significativas.

Para la herbivoría en *S. amplexicaulis* ninguna variable del índice de intervención o parámetro de la red de interacciones planta-herbívoro resultó significativa y, sólo en el caso de la distancia al poblado, el área de bordo y aplicación de herbicida se observaron relaciones marginalmente significativas y positivas (DistPob: $F = 3.212$, $g. l. = 18$, $p = 0.089$; ABor: $F = 4.36$, $g. l. = 18$, $p = 0.051$; Herbi: $F = 3.078$, $g. l. = 18$, $p = 0.096$; Figura 7).

En el caso del peso promedio del grano de 20 mazorcas por parcela (PesoGrano), se observó un comportamiento inverso al observado para el porcentaje de especies nativas, ya que el área de vegetación distinta al cultivo y el área de bordo mostraron relaciones negativas y significativas (AVeg: $F = 13.47$, $g. l. = 18$, $p = 0.002$; ABor: $F = 8.541$, $g. l. = 18$, $p = 0.009$), mientras que las variables de manejo mostraron relaciones positivas y significativas con la aplicación de insecticidas y la limpieza de bordos, así como una relación marginalmente significativa con la aplicación de abono químico (Insecti: $F = 6.217$, $g. l. = 18$, $p = 0.023$; LimBor: $F = 4.477$, $g. l. = 18$, $p = 0.049$; AboQ: $F = 3.132$, $g. l. = 18$, $p = 0.095$). Por otro lado, las relaciones con los parámetros de la red fueron significativas y negativas para el número de interacciones y la generalidad (I: $F = 6.125$, $g. l. = 18$, $p = 0.024$; G: $F = 11.74$, $g. l. = 18$, $p = 0.003$), mientras que el grado medio mostró una relación negativa y marginalmente significativa (Gm: $F = 4.42$, $g. l. = 18$, $p = 0.051$) para esta variable.

3.6 Diferencias entre tendencias esperadas y observadas según el signo del coeficiente de regresión.

Con la finalidad de contrastar las hipótesis relacionadas con los parámetros de la red de interacciones y, debido a que no se encontraron relaciones significativas con ninguna variable de riqueza, diversidad, suelo o de manejo en los análisis de regresión (Figura 6) realizamos pruebas de signo con distribución binomial para conocer la probabilidad del ajuste entre el comportamiento de las variables explicativas como de respuesta con relación a las tendencias esperadas en las hipótesis de este estudio. El contraste entre las tendencias esperadas y observadas de los modelos de regresión así como los resultados de la prueba del signo se muestran en la tabla 8. Aunque ninguna de las correlaciones que se describen como positivas o negativas fueron significativas, la descripción cualitativa permitió identificar algunas variables que fueron consistentes en sus respuestas y que, por lo tanto, podrían ayudar a entender cómo afecta el contexto espacial y las prácticas de manejo los parámetros de la red de interacción planta-herbívoro entre parcelas con distinto grado de intervención.

Así, el área de vegetación distinta al cultivo resultó ser la variable espacial más consistente con las hipótesis ya que sólo la generalidad y robustez mostraron una tendencia distinta a la esperada (Tabla 8). El comportamiento de esta variable se complementa con la tendencias para los años de trabajo de las parcelas, ya que, a medida que se incrementan, disminuye la diversidad de plantas y herbívoros, lo

que también explica el incremento en el grado medio y conectividad debido al menor número de especies registradas (Welti y Joern, 2014). Sin embargo, ninguna de estas variables resultó significativa para la prueba del signo.

Por otro lado, el uso de insecticida tuvo un comportamiento opuesto a lo esperado para todos los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro y distinto a lo que podríamos esperar por azar ($p = 0.031$; Tabla 8). La tendencia de disminución de todos los parámetros de las redes de interacción con la aplicación de insecticida y el hecho de que las parcelas que lo aplicaron son también las que presentan menor diversidad de plantas y herbívoros apoya lo mencionado anteriormente acerca de que las plantas y herbívoros fueron caracterizados con un menor número de interacciones debido a la disminución de la diversidad y no a una mayor especificidad de sus interacciones. Esto probablemente también sea producto de la forma en que se construyeron las redes de interacción ya que no se realizó el muestreo en cada parcela, sino en parches de las especies más abundantes en el muestreo de diversidad de los bordos de cultivo.

Tabla 8. Tendencias esperadas y observadas de las correlaciones lineales entre los parámetros de la red de interacciones planta - herbívoro y las variables espaciales y de manejo a medida que el contexto espacial de las parcelas se hace más complejo y disminuye el uso de insumos externos y trabajo. Se muestran los resultados de la prueba del signo con distribución binomial para las variables y parámetros de las redes de interacción. El asterisco denota una respuesta significativa distinta a lo esperado por azar con significancia de 0.05.

Variables/ Parámetros	Valores esperados / observados						Total	p
	Grado medio	Conectividad	Anidación	Vulnerabilidad	Generalidad	Robustez		
DistPob	- / +	- / -	- / +	- / -	- / +	- / +	2/6	0.687
AVeg	- / -	- / -	- / -	- / -	- / +	- / +	4/6	0.687
ABor	- / +	- / +	- / -	- / -	- / +	- / +	2/6	0.687
ATrab	+ / -	+ / -	+ / +	+ / +	+ / +	+ / +	4/6	0.687
Herbi	+ / +	+ / +	+ / -	+ / +	+ / -	+ / -	3/6	1
Insecti	+ / -	+ / -	+ / -	+ / -	+ / -	+ / -	0/6	0.031*
AboQ	+ / +	+ / +	+ / -	+ / -	+ / -	+ / +	3/6	1
LimBor	+ / +	+ / -	+ / -	+ / -	+ / -	+ / +	2/6	0.687
Total	4/8	4/8	3/8	5/8	1/8	3/8		
p	1	1	0.726	0.726	0.070	0.726		

4. Discusión

El análisis de los parámetros de las redes de interacción ecológicas en su mayoría han sido evaluados en gradientes espaciales y altitudinales a escala del paisaje (Tylianakis et al. 2007, 2010; Poveda et al. 2012; Tschartke et al. 2012). El análisis de estos atributos permanece difuso en escalas espaciales pequeñas. En las parcelas al interior de los agroecosistemas, las decisiones de los campesinos relacionadas con las prácticas de manejo y el contexto espacial adyacente influyen en la diversidad, abundancia e interacciones entre plantas y herbívoros y, por lo tanto, en los parámetros de las redes de interacción. Si bien en este estudio no se detectaron diferencias significativas entre las categorías del índice de intervención y los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro, sí se lograron identificar algunas variables relevantes que podrían servir para diagnosticar redes de interacción planta-herbívoro con mayor grado de especificidad, aunque de manera general, se identificó que en todas las parcelas predominaron herbívoros generalistas.

Índice de intervención

En las parcelas de estudio, como comúnmente sucede en la agricultura campesina de temporal de zonas intertropicales (Álvarez et al. 2018; González-González et al. 2020), se documentó una importante diversidad de prácticas de manejo que dificultan la categorización de las parcelas por *tipo* de manejo. En este sentido, el desarrollo del índice de intervención fue útil para crear categorías que permitieron agrupar y analizar su variabilidad y heterogeneidad espacial y de manejo (Álvarez et al. 2018) con el fin de buscar diferencias en los parámetros de la red de interacciones planta-herbívoro. Los análisis multivariados de componentes principales y *clusters* sirvieron como guía para la categorización y coincidieron con la sumatoria de los valores estandarizados de las variables espaciales y de manejo en 16 de las 20 parcelas analizadas (Figura 3). Las categorías mostraron diferencias significativas entre sí, por lo que el índice de intervención resultó ser adecuado para establecer un gradiente de intervención (Figura 4).

Si bien el índice distingue entre categorías de intervención es importante señalar que todas las variables tienen el mismo peso. Pero, presumiblemente, no todas afectan de la misma manera la abundancia y distribución de los herbívoros y plantas (Sosa-Aranda et al. 2018). Esto podría tener consecuencias importantes en cuanto a la capacidad del índice de distinguir diferencias entre las variables analizadas.

El contexto ecológico del agroecosistema en el gradiente de intervención

A pesar de que las categorías de intervención fueron significativamente distintas entre sí, sólo cuatro de las variables de respuesta mostraron diferencias significativas agrupadas en el índice de intervención (Tabla 6).

Las diferencias entre la diversidad y riqueza de herbáceas indican, por un lado, que ambas variables son sensibles a cambios en la complejidad del contexto espacial y la diversidad de herbáceas también lo es a las prácticas de manejo empleadas. Esta última es más sensible para identificar diferencias en todo el gradiente de intervención. Estos resultados son similares a lo observado por González-González et al. (2020) en un agroecosistema basado en maíz en Zaachila, Oaxaca, donde se reportó mayor diversidad de quelites (hierbas no planeadas que son utilizadas en una amplia variedad de formas) en la categoría que se podría asociar al extremo de menor intervención de nuestro índice. Las hierbas asociadas al agroecosistema de milpa son muy diversas y están relacionadas con la estrategia campesina de diversificación de usos y recursos (Bartra 2013; Moreno-Calles et al. 2013). En Vicente Guerrero estas hierbas son toleradas en las parcelas presumiblemente por la diversidad de usos que tienen (Anexo 4). Por número de especies en los bordos de cultivo predominan aquellas que tienen un uso alimenticio (45 especies) y medicinal (34 especies), pero también son importantes aquellas que tienen un uso como forraje (25 especies). De esta manera, las parcelas que se encuentran en el extremo de menor intervención del índice tienen la capacidad de incorporar otros beneficios asociados a la diversidad de plantas en donde, quizás, no se prioriza únicamente la productividad del cultivo central.

Por otro lado, si bien el peso promedio del grano de 20 mazorcas de maíz por parcela (PesoGrano) fue mayor en la categoría IN3 en comparación con la categoría IN1 ($p = 0.01$), es importante destacar que estos cálculos no reflejan el rendimiento o productividad por unidad de área, por lo que las diferencias observadas para esta variable no deben de considerarse como evidencia de una mayor o menor productividad, ya que no se consideró ni la densidad, ni la productividad de otros cultivos (calabaza o frijol), ni de plantas asociadas y toleradas dentro de la milpa o los bordos del cultivo (Badgley et al. 2007; Perfecto y Vandermeer 2010). Comúnmente, la comparación de la productividad de sistemas agroindustriales (monocultivos) y agroecológicos (policultivos) se suele expresar sólo en términos del cultivo central, dejando de lado la diversidad de cultivos que se siembran en la milpa (Ebel et al. 2017) o en cualquiera de los agroecosistemas tradicionales (Moreno-Calles et al. 2013). Ebel et al. (2017) demostró que la siembra de maíz nativo en policultivo incrementa su rendimiento en un 90% si asocia con frijol y en un 60 % si se asocia con calabaza o con frijol y calabaza en comparación a la siembra de los monocultivos correspondientes. Por ello, como aquí no se consideraron los cultivos asociados sería inadecuado plantear diferencias en la productividad entre parcelas, pero sí podemos plantear diferencias en la producción de maíz, con las reservas de que no se evaluó la producción de otros cultivos o plantas asociadas (quelites). Con esto en mente, podemos decir que el PesoGrano se relacionó negativamente con las variables espaciales y positivamente con un mayor uso de insumos externos.

Asimismo, el ANOVA para la diversidad de coleópteros (H_{col}) mostró que ésta variable es más sensible a las prácticas de manejo que al contexto espacial o a la

diversidad y riqueza de herbáceas, pues no se encontraron diferencias significativas entre las categorías IN1 e IN2 pero sí entre las parcelas IN2 e IN3 (Tabla 6). Esto sugiere que una menor aplicación de insumos externos podría beneficiar la diversidad de coleópteros herbívoros (Bagchi et al. 2018; Bártary et al. 2020; González-González et al. 2020) incluso en contextos de menor diversidad de plantas herbáceas. El incremento de la diversidad de coleópteros herbívoros pudo haberse favorecido, en un contexto de poca diversidad de plantas, por una mayor abundancia de pocos recursos en las parcelas IN2, ya que esto facilita el forrajeo a herbívoros generalistas (Weibull et al. 2003; Pinheiro et al. 2019). Por otro lado, el que no se hayan encontrado diferencias significativas entre las categorías IN1 e IN3 podría deberse a que, las primeras, se encuentran a mayor distancia al poblado y tienen mayor diversidad y riqueza de plantas herbáceas en conjunto con una mayor abundancia de depredadores (arañas) para las mismas parcelas de estudio (Ramírez 2015). Los resultados indican que los coleópteros herbívoros, en estas circunstancias, prefieren contextos de abundancia de pocas especies de plantas herbáceas y menor abundancia de depredadores. En este sentido, vincular distintos niveles tróficos podría ser un factor importante a explorar en el estudio de la estructura y ensamblaje de las redes de interacción ecológicas en agroecosistemas. Cada grupo se ve afectado de manera distinta por el manejo y el contexto ecológico de las parcelas y según su capacidad de dispersión, respuesta a perturbaciones y requerimientos ecológicos (Vasseur et al. 2013). Sin embargo, estos resultados coinciden con la menor abundancia de familias de coleópteros herbívoros y mayor presencia de depredadores reportada para parcelas de milpa en Zaachila, Oaxaca, que podrían coincidir con las categorías de menor intervención de nuestro índice (González-González et al. 2020).

Relación entre las variables ecológicas y las características espaciales y de manejo del IN

En el presente estudio las parcelas que se encuentran más lejanas del poblado y que también tienen menos años de trabajo presentan mayor heterogeneidad espacial. Esto influyó positiva y significativamente en la riqueza y diversidad de herbáceas (Resultados, Figura 5). La disponibilidad de hábitats y microclimas propicios para la germinación y establecimiento se incrementan con el área de bordos, así como el movimiento de propágulos se incrementa con la presencia de áreas de vegetación distintas al cultivo (Weibull et al. 2003; Gabriel et al. 2003; Marshall et al. 2003; Tschrantke et al. 2012). La menor diversidad de herbáceas en las parcelas más cercanas al poblado y con más años de trabajo parece indicar que las variables espaciales, relacionadas con una mayor heterogeneidad de hábitats (Weibull et al. 2003; Gabriel et al. 2003; Tschrantke et al. 2012), son las que más influyen en la diversidad de herbáceas, incluso por encima del tipo de manejo empleado o los nutrientes en el suelo que, pese a la diferencia de años de ser trabajadas, no encontramos diferencias entre las categorías de intervención.

En condiciones de mayor concentración de nutrientes (PC1_Nutr) la riqueza y diversidad de herbáceas tendió a disminuir (Figura 5, Resultados), mientras que la

aplicación de abono químico tendió a aumentar la diversidad y disminuir la riqueza de herbáceas (Figura 5). Este comportamiento podría estar relacionado con que, en condiciones de mayor concentración de nutrientes y alta frecuencia de disturbios, como en los bordos de cultivo, se favorece la presencia de plantas ruderales y arvenses (Grime 1979; Marshall y Moonen 2002; Bourgeois et al. 2019) que están mejor adaptadas al pisoteo, poda y aplicación de herbicida y que son especialmente diversas en los agroecosistemas (Gabriel et al. 2003; Sánchez-Reyes 2016).

Los resultados para la riqueza de pastos con relación a las variables espaciales son similares a las tendencias observadas para la riqueza de herbáceas sólo que, en este caso, únicamente el área de bordo resultó significativa ($p = 0.032$). El 60% de los pastos registrados son nativos y tienen características arvenses y ruderales que presumiblemente incrementan su adecuación en condiciones de disturbio y abundancia de nutrientes (Gabriel et al. 2003; Sánchez-Reyes 2016; Anexo 4), por lo que, al incrementarse el área de bordo, hay mayor probabilidad de establecimiento (Gabriel et al. 2003). Algunas de las especies de pasto registradas se utilizan como forraje para el ganado, por lo que la historia de introducción de pastos en los bordos de cultivo también podría haber influenciado esta relación (Deckers et al. 2004). Es importante señalar que ninguna variable de manejo afectó significativamente la riqueza ni la diversidad de pastos (Resultados, Figura 5), por lo que podríamos pensar que su tolerancia a condiciones de disturbio no nos permitió distinguir diferencias significativas entre categorías de intervención. La relación entre el PC1_Nutr fue positiva para la riqueza de pastos y negativa para su diversidad por lo que quizás el contenido de nutrientes en el suelo no sea una buena variable para determinar la riqueza y diversidad de este grupo de plantas (Gabriel et al. 2003).

Las regresiones entre la diversidad de coleópteros (H_col) y las variables espaciales no fueron significativas y, en el caso del área de vegetación distinta al cultivo (AVeg), se observó una relación negativa (Resultados, Figura 5). Este resultado sugiere que los coleópteros podrían estar beneficiándose de un contexto espacial más simple, con menos diversidad de hábitats pero mayor abundancia de recursos (Weibull et al. 2003), como lo sostiene la hipótesis del disturbio intermedio y de concentración de recursos (Chaplin-Kramer et al. 2011). Por otro lado, los años de trabajo de la parcela sí afectaron de manera negativa y significativa la diversidad de coleópteros ($p = 0.008$), mientras que la limpieza de bordos fue marginalmente significativa ($p = 0.065$). Según los resultados de ANOVA para el IN las diferencias para la diversidad de coleópteros se encontraron entre las categorías IN2 e IN3 (Tabla 6) lo que sugiere que en parcelas con un grado de intervención intermedio (IN2) donde no se aplican herbicidas y casi no se practica la limpieza de bordos (25%; 2 parcelas) o el uso de insecticidas (12.5%; una parcela) se favorece una mayor diversidad de este grupo (Tabla 4). Sin embargo, estos resultados sólo reflejan una parte de la compleja relación entre la abundancia y distribución de los organismos asociada a la disponibilidad de recursos, pues el muestreo de herbívoros se realizó durante la temporada de

lluvias y de crecimiento del cultivo, donde la abundancia de recursos es mayor en los bordos de cultivo.

En cuanto a las regresiones lineales entre las variables del IN y la diversidad de ortópteros (H_ort) ninguna relación resultó significativa. Sin embargo, analizando el signo del coeficiente de regresión podemos observar que los años de trabajo (ATrab) y la aplicación de herbicidas (Herbi) tienden a incrementar la diversidad de ortópteros (Resultados, Figura 5). Esto sugiere que los ortópteros se ven beneficiados con un mayor grado de intervención. Si bien la diversidad de plantas (hierbas y pastos) disminuye con los años de trabajo y la aplicación de herbicidas, también se incrementa la diversidad de herbáceas y pastos arvenses y ruderales (Vibrans 1997; Vyeira-Odilon y Vibrans 2001; Hyvönen, y Salonen 2002) que son especies de rápido crecimiento y alta concentración de nutrientes que se utilizan como forraje. Esto probablemente las hace más atractivas para los ortópteros por su abundancia y contenido de nutrientes. En otros estudios, en sistemas naturales y perturbados, se ha demostrado que los ortópteros y, *S. purpurascens* en particular, evaden plantas perennes y prefieren áreas planas y abiertas con dominancia de herbáceas y pastos para forrajear y ovipositar (Castellanos-Vargas y Cano-Santana 2009; Castellanos-Vargas et al. 2014). En este sistema, las parcelas con más años de trabajo son también las que tienen menor pendiente y complejidad espacial, sus bordos de cultivo son los más simples y abiertos y su manejo promueve la presencia de especies de pastos que se utilizan como forraje por lo que la tendencia observada podría tener relación con las características observadas por Castellanos-Vargas et al. (2014). Sin embargo, las tendencias observadas no permiten concluir en ningún sentido (Figura 5). Ramírez-Méndez et al. (2019) estudiaron la distribución de ortópteros en parcelas de maíz y milpa en Michoacán. Observaron una predominancia de *S. purpurascens* con más del 95% de todos los individuos colectados y, además, no encontraron diferencias entre la comunidad de ortópteros en monocultivos y poli cultivos (milpa) de maíz lo que nos habla de su amplia distribución, dominancia y de un rango muy amplio de plantas hospederas que pueden aprovechar, lo que dificulta nuestra capacidad para identificar diferencias significativas.

Relación entre los parámetros de las redes de interacción y las variables espaciales y de manejo del IN

Los resultados de los análisis de regresión entre las variables del IN y los parámetros de la red de interacciones no fueron significativos para ninguna relación (Resultados, Figura 6). Si bien los parámetros de las redes de interacción mostraron variación, el hecho de que sean parámetros cualitativos (que no se haya registrado la frecuencia de la interacción) probablemente influyó en que no se detectaran diferencias significativas (Tylianakis et al. 2007). El estudio de la variación de los parámetros de las redes de interacción ecológicas a escala de la parcela ha sido poco explorado en agroecosistemas (Chaplin-Kramer et al. 2011; Mitchell et al. 2014; Welty et al. 2014) por lo que entender las tendencias de las relaciones entre variables permitirá profundizar en su conocimiento e identificar

variables que puedan servir para diagnosticar atributos de las redes de interacción planta-herbívoro.

Para las variables topológicas (grado medio y la conectividad), las predicciones solo se cumplieron en cuatro de las ocho variables analizadas (Resultados, Tabla 8). El incremento del área de vegetación (AVeg) coincidió con nuestras hipótesis y tendió a disminuir el grado medio y la conectividad, lo que probablemente este relacionado con el incremento de la diversidad de herbáceas. Cuando se incrementa el área de vegetación distinta al cultivo o semi-natural, se favorece la colonización de hierbas y arbustos que incrementan la heterogeneidad ambiental así como la disponibilidad de hábitats, refugios y recursos en los bordos de cultivo (Gabriel et al. 2003; Tscharrntke et al. 2012; Metcalfe et al. 2019).

Contrario a lo esperado, el área de bordo (ABor) aumentó el grado medio y la conectividad. Este resultado no es del todo contradictorio si consideramos que los bordos de cultivo son hábitats efímeros que sufren disturbios constantes (cíclicos) y que por su estructura lineal se ven afectados directamente por las practicas agrícolas adyacentes (Smart et al. 2001; Deckers et al. 2004; Mercer et al. 1999; Landis y Marino 1999). La estructura espacial y lineal de los bordos podría propiciar la dominancia de plantas ruderales y arvenses que, debido a sus características de historia de vida y alta capacidad competitiva en condiciones adversas (Stein 1995), disminuyan la diversidad de la comunidad vegetal. Incluso, en estas condiciones se podría favorecer la colonización de plantas exóticas que también tienen el efecto de disminuir la especificidad de las interacciones (Araújo et al. 2015). Aunque en bordos de cultivo grandes en otros agroecosistemas se ha registrado mayor diversidad de plantas (Bagchi et al. 2018) las prácticas de manejo que afectan y reducen la diversidad aunado a un contexto espacial simplificado pueden propiciar la presencia de herbívoros generalistas (Novotny et al. 2002). Probablemente, esto tendió a incrementar el valor de las variables topológicas en bordos con mayor área.

En el caso de las respuestas observadas con las variables de manejo sólo la aplicación de herbicidas y abono químico fueron consistentes con la hipótesis para ambas variables topológicas (Resultados, Tabla 8). Ambos agroquímicos pudieron haber incrementado la dominancia de plantas ruderales (Stein 1995; Deckers et al. 2004; Allen et al. 2013; Bagchi et al. 2018) y, al mismo tiempo, propiciar abundancia de recursos similares que tienden a incrementar las variables topológicas (Grime 1979; Ryszkowski y Karg 1991; Kleijn y Verbeek 2000; Marshall y Moonen 2002; Bourgeois et al. 2019). Por otro lado, los años de trabajo y el uso de insecticidas disminuyeron el grado medio y conectividad. Las parcelas en las que se aplicaron insecticidas son también las que tienen menor diversidad de herbáceas y coleópteros, por lo que la disminución del grado medio y conectividad pudo estar relacionado con la disminución de la diversidad y no con la presencia de herbívoros especialistas. Es decir, en estas parcelas los herbívoros pudieron ser modelados como especialistas debido a la baja diversidad y escasez de interacciones (Ryszkowski y Karg 1991; Tscharrntke et al. 2012;

Pinheiro et al. 2019). Por otro lado, la limpieza del bordo presentó tendencias opuestas en cuanto a las variables topológicas ya que incrementó el grado medio y, contrario a lo esperado, disminuyó la conectividad (Figura 7). Una posible explicación de estas tendencias es que en los bordos manejados de manera más intensiva se promueve la presencia de plantas tolerantes al disturbio que pueden llegar a disminuir la diversidad y riqueza de la comunidad vegetal, especialmente en contextos ecológicos simplificados y favorecer la presencia de herbívoros generalistas. Entonces, es posible que se incremente el promedio de interacciones por nodo (grado medio) pero disminuya la proporción entre las interacciones realizadas y las interacciones posibles (conectividad) ya que la limpieza de bordos se aplicó de manera más frecuente en las parcelas IN3.

En cuanto a la estructura de las redes de interacción planta-herbívoro se ha encontrado que éstas son comúnmente modulares (Thébault y Fontaine 2010). Sin embargo, en las redes de interacción analizadas no se encontró modularidad. Esto puede deberse a que, incluso en los escenarios de mayor diversidad, todas las redes son pequeñas y están dominadas por herbívoros generalistas que no permiten que se distingan módulos (Welti y Joern 2014; Pinheiro et al. 2019). Incluso es posible que las redes modeladas representen un módulo de una red de interacciones más amplia (Lewinshon et al. 2006; Pinheiro et al. 2019) anidada en una matriz de usos y de distintos tipos de vegetación. Las zonas de vegetación natural o el área de la reserva comunitaria de Vicente Guerrero probablemente integre elementos presentes en los bordos de cultivo y, su análisis, podría ayudar a confirmar esta hipótesis. La ausencia de módulos también puede deberse al hecho de que, en algunos casos, los patrones relevantes surgen cuando se analiza más de un tipo de interacción y distintos niveles tróficos (Lurgi et al. 2015).

La anidación siguió la tendencia esperada para tres (AVeg, ABor y ATrab) de las ocho variables analizadas. El área de vegetación distinta al cultivo fue consistente con las tendencias esperadas y observadas para la anidación, conectividad y grado medio (Tabla 8) lo que podría indicar que esta variable es sensible a la heterogeneidad ambiental y disponibilidad de hábitats y recursos, así como a la presencia de herbívoros con mayor grado de especificidad (Bagchi et al. 2018). De manera complementaria, el incremento en el área de bordo también tendió a disminuir la anidación (Resultados, Figura 4), probablemente debido al efecto de reducir la abundancia e incrementar la heterogeneidad en la distribución de recursos (Finch y Collier 2012; Bagchi et al. 2018; Pinheiro et al. 2019). Esto podría explicar las tendencias observadas para estas variables. En cuanto a los años de trabajo (ATrab) la tendencia fue positiva y consistente con lo esperado, por lo que esta variable parece ser adecuada para explicar la disminución de la especificidad de las interacciones planta-herbívoro a través de la disminución de la diversidad de plantas, de herbívoros y el aumento en la dominancia de especies de plantas ruderales y generalistas, así como de la simplificación del paisaje (Ryszkowski y Karg 1991; Tschardt et al. 2012).

La aplicación de herbicida, insecticida y limpieza del bordo, contrario a las tendencias esperadas, disminuyeron el grado de anidación de las redes de interacción planta-herbívoro. La disminución de riqueza y diversidad de plantas e insectos que genera la aplicación de estos agroquímicos probablemente haya disminuido el número de interacciones registradas para cada herbívoro o planta (Bianchi et al. 2006). Debido a que las redes de interacción por parcela fueron construidas por co-presencia los herbívoros generalistas, que dominan en los sitios con mayor homogeneidad de recursos (Pinheiro et al. 2019), pudieron ser modelados como especialistas por la menor riqueza de especies de plantas a medida que se incrementa el grado de intervención. Finalmente, esto pudo provocar la disminución en la anidación.

Por otro lado, al comparar la anidación por parcela con una distribución de valores esperados de NODF (modelo nulo) ésta fue mayor y distinta a lo esperado por azar en parcelas pertenecientes a todas las categorías del índice de intervención (IN1: P1, P11; IN2: P4, P5, P15, P16 e IN3: P9; Tabla 7). Esto podría ayudar a explicar la ausencia de módulos en las redes de interacción analizadas y sugiere que las especies con mayor grado de especificidad, tanto de plantas como de herbívoros en el agroecosistema de maíz y milpa en Vicente Guerrero, interactúan con especies generalistas, que son las que predominan en la zona de estudio. Otra posible explicación es que, debido a que el muestreo de las interacciones sólo se realizó durante un corto periodo de tiempo, no haya sido suficiente para registrar especies raras asociadas con requerimientos ecológicos particulares.

Para las variables de complejidad, la vulnerabilidad siguió la tendencia esperada para cinco de las ocho variables analizadas. Conforme a lo esperado, al incrementarse las variables espaciales (DistPob, AVeg, ABor) la vulnerabilidad tendió a disminuir. Esto podría explicarse por la mayor diversidad y heterogeneidad de recursos que favorece la presencia de plantas poco abundantes que se relacionaron con pocos herbívoros (sean generalistas o especialistas) (Bagchi et al. 2018; Pinheiro et al. 2019). En cuanto a las variables de manejo, conforme a lo esperado, la vulnerabilidad se incrementó con los años de trabajo de la parcela y la aplicación de herbicidas. Los años de trabajo están relacionados con un mayor grado de intervención (categoría IN3), mientras que la aplicación de herbicidas pudo haber disminuido la diversidad de plantas e incrementado la dominancia de aquellas tolerantes al disturbio y a su aplicación (Bianchi et al. 2006; Allen et al. 2013). Esto último podría favorecer la presencia de herbívoros generalistas y, con ello, explicar la tendencia observada para la vulnerabilidad (Burghardt et al. 2010; Allen et al. 2013; Pinheiro et al. 2019). Para la aplicación de insecticida, abono químico y limpieza de bordos las tendencias fueron positivas y distintas a lo esperado. En general, estas prácticas fueron implementadas de manera conjunta en las parcelas con mayor grado de intervención (IN3) lo que derivó en una disminución de la diversidad de herbáceas en estas parcelas y, por su contexto espacial, ecológico y sus años de uso (Thies et al. 2008; Tschardt et al. 2012), presentan mayor riqueza de especies arvenses y ruderales (Anexo 4). Así, la disminución de la vulnerabilidad pudo

deberse a un efecto de la forma en la que se construyeron las redes de interacción por parcela ya que, si bien el muestreo fue dirigido para las plantas, las redes se construyeron por la co-presencia de herbívoro y planta en el muestreo de los bordos de cultivo por parcela. Esto ocasionó que en las redes de interacción los herbívoros generalistas se hayan modelado con mayor grado de especificidad en las parcelas que registraron menor diversidad de coleópteros y no a su carácter especialista.

En el caso de la generalidad se observaron tendencias negativas para la relación con las variables espaciales que son opuestas a lo esperado. Es posible que la mayor diversidad de herbáceas y la menor frecuencia de disturbio asociada a las parcelas IN1 no sean suficiente para incrementar la presencia de herbívoros especialistas o, por lo menos, no a la escala espacial y temporal evaluada (Thies et al. 2008; Tscharrntke et al. 2012). El grado de especialización en una comunidad es afectado por múltiples variables ambientales y ecológicas que determinan la distribución de los recursos en el espacio y en el tiempo (Landis 2017; Pinheiro et al. 2019). Este proceso puede ser especialmente complejo en paisajes como los agroecosistemas basados en maíz y milpa de temporal, donde la variación en la distribución y abundancia de recursos es marcadamente estacional y, por temporadas, está restringida a los remanentes de vegetación natural y a los bordos de cultivo (Tscharrntke y Brandl 2004; Tscharrntke et al. 2012). De esta manera, la composición de especies y su distribución en el paisaje podría no favorecer la presencia de herbívoros especialistas incluso en las parcelas con mayor diversidad de plantas (Novotny et al. 2002). Cabe mencionar que la generalidad se relacionó positiva y significativamente con el número de nodos en la red, lo que apoya la observación de que en las redes de interacción prevalecen especies generalistas (Resultados, Figura 6). Por otro lado, todas las variables de manejo tuvieron una tendencia negativa con la generalidad y esto quizás este relacionado, como vimos anteriormente, con que la diversidad de plantas disminuye a medida que se incrementan las prácticas de manejo y el grado de intervención (Tabla 8; Ryszowski y Karg 1991; Fabian et al 2013).

Para la robustez solo tres de las ocho variables analizadas siguieron la tendencia esperada (Tabla 8). La hipótesis plantea que la robustez se incrementaría en aquellas parcelas que, debido al manejo y a su contexto ecológico, favorecieran la presencia de herbívoros generalistas (Tabla 2). En este caso, todas las variables espaciales, los años de trabajo de la parcela, la aplicación de abono químico y limpieza del bordo incrementaron la robustez debido a que disminuyeron el riesgo de extinciones secundarias al incrementar el efecto de complementariedad ecológica (mayor grado de generalidad) (Memmott et al. 2004). Estos resultados concuerdan con los obtenidos para los demás parámetros de la red en el sentido de que los herbívoros son principalmente generalistas, incluso en las parcelas con mayor diversidad de herbáceas y menor grado de intervención.

La tendencia positiva entre la robustez y los años de trabajo podría indicar que en las parcelas con más años persisten los herbívoros más generalistas, como

comúnmente sucede en ecosistemas sujetos a un fuerte disturbio y fragmentación (Fabian et al 2013; Bagchi et al. 2018; Batáry et al. 2020) con prácticas asociadas de limpieza de bordos y aplicación de abono químico. En el caso de la aplicación de insecticidas y herbicidas las tendencias observadas fueron negativas, probablemente debido a que tanto herbicidas como insecticidas se aplicaron más en parcelas categorizadas como IN3 donde la diversidad de herbáceas es baja. Esto pudo tener el efecto de incrementar la dominancia de plantas generalistas y limitar la permanencia de herbívoros especialistas, que son más susceptibles al disturbio (Tscharrntke et al. 2012).

Aunque no hayamos encontrado diferencias significativas entre las categorías del índice de intervención y los parámetros de las redes de interacción (Tabla 6, Figura 6), el análisis de las tendencias esperadas y observadas (Tabla 8) permitió identificar algunas variables que parecen ser útiles para inferir atributos de las redes de interacción. El área de vegetación distinta al cultivo, por ejemplo, parece diagnosticar de manera consistente redes de interacción planta-herbívoro con mayor número de interacciones específicas. Mientras que, el incremento en los años de trabajo parece ser consistente con una tendencia opuesta. A medida que se incrementan los años de trabajo el contexto espacial de las parcelas se tiende a simplificar y, con ello, disminuye la diversidad de plantas asociadas a los bordos (Figura 5). En cuanto a los herbívoros, estos parecen responder de manera distinta a la complejidad del contexto espacial, ya que su diversidad no es distinta entre parcelas IN1 e IN2 (Tabla 6).

Para reconocer qué tanto se han modificado las redes de interacción por el manejo y el contexto agrícola sería necesario tener una red de interacción de áreas de vegetación natural en las inmediaciones de Vicente Guerrero que sirviera como referencia a partir de la cual se podrían establecer comparaciones entre una red que integrara el conjunto regional de especies y las redes por parcela parcela con distinta categoría de intervención. Debido a que las redes de interacción se construyeron a partir de observaciones dirigidas a las plantas más abundantes en todas las parcelas de estudio fue difícil observar interacciones específicas, aunque en agroecosistemas la predominancia de especies generalistas es común (Bagchi et al. 2018). Esto no nos permitió detectar diferencias entre los parámetros de las redes de interacción ni módulos que comúnmente están asociadas a interacciones raras y específicas (Pinheiro et al. 2019).

A su vez, el muestreo para registrar interacciones se realizó solo durante la temporada de crecimiento del cultivo (lluvias), lo que limitó la posibilidad de observar interacciones raras ya que no se incluyó la variabilidad en la disponibilidad de recursos que se observa durante un ciclo agrícola completo, ni la variabilidad inter-anual que se presenta durante la rotación de cultivos, el descanso de las parcelas o la estacionalidad de las áreas de vegetación adyacentes (Perfecto y Vandermeer 2015; González-González et al. 2020). Además, las redes de interacción modeladas son cualitativas (no incluyen la

frecuencia de la interacción) y, por esta razón, es difícil observar diferencias entre los parámetros de las redes de interacción (Tylianakis et al. 2007).

Relación ente el porcentaje de especies nativas, herbivoría en Simia amplexicaulis y peso grano con las variables espaciales y de manejo del IN

El porcentaje de especies nativas es importante en la estructura de redes de interacción ecológica (Isaacs et al. 2009; Tschartnke et al. 2012) ya que, dentro de los agroecosistemas, las especies nativas suelen ser especies raras, poco abundantes que presentan baja adecuación en condiciones de fragmentación (Tschartnke y Brandl 2004) y disturbio cíclico y severo al que están sometidas las especies vegetales en los bordos de cultivo (Tschartnke et al. 2012). Por ello, el porcentaje de plantas nativas puede ser un buen indicador del grado de intervención del agroecosistema (Isaacs et al. 2009).

En este estudio, el porcentaje de especies nativas (%Nativas) no se relacionó de manera significativa con ninguna variable del índice de intervención ni con los nutrientes del suelo (PC1_Nutr). La tendencia de la relación fue positiva para las variables espaciales (distancia al poblado, área de bordos y área de vegetación distinta al cultivo) y los años de trabajo de las parcelas, mientras que fue negativa para todas las demás variables de manejo (Figura 7). En los agroecosistemas, las especies nativas comúnmente se encuentran en mayor proporción en sitios con hábitats semi-naturales o naturales (Vibrans 1997; 1998; 2016) que les permiten escapar del efecto de disturbio de las prácticas de manejo empleadas y, al mismo tiempo, estos espacios funcionan como reservorios para la re-colonización de los bordos de cultivo (Tschartnke et al. 2012). Por otro lado, en los agroecosistemas las especies nativas son tolerantes al disturbio y simplificación espacial (Linares y Bye 2015), ya que han sido promovidas y toleradas por las y los campesinos durante miles de años debido a sus usos tradicionales. A través del tiempo, la tolerancia y uso de estas especies ha llevado a una selección directa o indirecta que ha favorecido su adaptación a las condiciones de los agroecosistemas (Molina-Freaner et al. 2008; Vibrans 2016). Estas características ambivalentes de las especies nativas podrían explicar las tendencias observadas con las variables espaciales y los años de trabajo de las parcelas de estudio. El uso de insumos externos (herbicidas, insecticidas, abono químico y limpieza de bordo) tendió a disminuir el porcentaje de especies nativas (Figura 7), lo que nos indica que las practicas de manejo podrían estar disminuyendo su diversidad y abundancia más allá del alcance que tiene su promoción y tolerancia, pues no todas las plantas nativas son tolerantes a este tipo de disturbios. En este estudio, el criterio de inclusión como planta nativa consistió en identificar si la planta se distribuye de manera natural en México o no. Sin embargo, afinar este criterio a una menor escala o asociarlo a otras variables como tipo de ecosistema, quizás podría ayudar a identificar relaciones significativas entre los distintos grados de intervención.

Por otro lado, la relación entre porcentaje de especies nativas (%Nativas) y los parámetros de las redes de interacción sí mostraron relaciones significativas. En el

caso de la conectividad, la relación negativa ($p = 0.016$) indica que las interacciones que mantienen las especies nativas presentan cierto grado de especificidad ya que la conectividad disminuye al mismo tiempo que se incrementa el número de interacciones. Sin embargo, estas tendencias no fueron suficientes para distinguir módulos y, por el contrario, la anidación ($p = 0.009$) y la generalidad ($p = 0.001$) aumentaron con el %Nativas. Esto sugiere que la comunidad de herbívoros y plantas en las parcelas analizadas son principalmente generalistas y esto es similar a lo observado en otros agroecosistemas (Bagchi et al. 2018; Dainese et al. 2019).

En cuanto a la herbivoría en *Simsia amplexicaulis* (Herb_simsia), esta no fue significativa para ninguna variable del índice de intervención y suelo (PC1_Nutr) ni para ninguno de los parámetros de las redes de interacción (Resultados, Figura 6). Sin embargo, mostró una relación marginalmente significativa ($p < 0.1$) y positiva con el área de bordo ($p = 0.051$), la distancia al poblado ($p = 0.089$). Las parcelas con mayor área de bordo y distancia al poblado también son las que tienen un contexto ecológico más diverso y menor grado de intervención (IN1 e IN2; Tabla 4). Estas parcelas combinaron una abundancia moderada de *S. amplexicaulis* con una abundancia importante de *Sphenarium purpurascens* lo que pudo haber favorecido el incremento de la Herb_simsia en estas parcelas, ya que el chapulín es consumidor de esta especie y es común en campos de cultivo de maíz del valle de Tlaxcala (Cerritos y Cano-Zantana 2008). *S. purpurascens* prefiere lugares planos y abiertos con presencia de gramíneas y hierbas anuales para ovopositar (Castellanos-Vargas 2001), por lo que la mayor ABor y DistPob (IN1 e IN2) pudo haber propiciado ambientes adecuados para su reproducción y consecuente incremento de abundancia, generando valores altos de herbivoría, que en promedio para las parcelas IN1 fue de 15.76% y para las IN2 de 13.45%.

En las parcelas con mayor grado de intervención (IN3) el porcentaje de herbivoría en promedio fue de 12.9%. Sin embargo, la aplicación de herbicidas resultó ser positiva y marginalmente significativa ($p = 0.096$) para la herbivoría en *S. amplexicaulis* y sólo se aplicó en parcelas IN3. En una de las parcelas en las que se aplicó herbicidas (P8) se observó el mayor porcentaje de herbivoría (23.53%). Esto pudo deberse a que la aplicación de herbicidas propicia mayor abundancia de gramíneas (Vibrans 1997; Vyeira-Odilon y Vibrans 2001; Hyvönen, y Salonen 2002) que a su vez genera abundancia de recursos para herbívoros generalistas como *Sphenarium purpurascens* que se alimentan, ovopositan y se refugian preferentemente en estas especies⁸ (Castellanos-Vargas 2001). Por ello, es posible que la Herb_simsia se incrementara de manera indirecta mediada por la mayor abundancia de gramíneas en esta parcela. La cobertura total de gramíneas en los bordos de cultivo de la P8, ascendió al 76.1% (15.22 m²). Asimismo, de las

⁸ Castellanos-Vargas 2001 identificó que *Sphenarium purpurascens* oviposita de manera preferencial en el sistema rizomatozo de *P. clandestinum* y *Muhlebergia robusta*, mientras que también utiliza estas especies para termoregulación y refugio. *P. clandestinum* es una planta común en Vicente Guerrero.

veinte unidades de muestreo en los bordos de cultivo de esta parcela, trece tuvieron una cobertura mayor al 50% de *P. clandestinum* que representó el 45.35% de los 20 m² evaluados (9.07 m²). Este patrón fue similar a lo observado en la P17 donde la cobertura de gramíneas se dividió entre *Bromus sp*, *Cynodum sp* y *P. clandestinum* (5.48, 2.87 y 2.07 m², respectivamente) mientras que la cobertura total de gramíneas fue del 74% (14.8 m²) y su porcentaje de herbivoría del 16.32%. Por lo tanto, podríamos pensar que la cobertura de gramíneas fue un factor que pudo haber incrementado de manera indirecta la Herb_simsia. Ramírez-Méndez et al. (2019) al estudiar la distribución de ortópteros en parcelas de maíz y milpa en Michoacán observaron una predominancia de *S. purpurascens* con más del 98% de todos los individuos colectados. Además, no encontraron diferencias entre la comunidad de ortópteros en monocultivos y policultivos (milpa) de maíz lo que nos habla de su amplia distribución en conjunto con un rango muy amplio de plantas hospederas de este ortóptero generalista.

En cuanto a los parámetros de la red ninguna relación resultó significativa (Figura 6). Por lo que podríamos decir que la Herb_simsia depende de la combinación del estado de las variables de manejo (limpieza de borde, herbicidas) y del contexto ecológico (diversidad, ABor, AVeg) que afectan la abundancia de *S. purpurascens* (el herbívoro más abundante), de *S. amplexicaulis* y la abundancia de gramíneas.

Los resultados de las regresiones lineales simples para el peso promedio del grano de 20 mazorcas de maíz por parcela (PesoGrano) mostraron, de manera general, una relación positiva con los insumos externos y negativa con las variables espaciales. Las parcelas IN3 tuvieron mayor producción, en promedio, que las parcelas IN1 ($p = 0.01$). En las parcelas IN3 se realizó limpieza del borde y uso de insecticida y, en conjunto, son las más cercanas al poblado, tienen más años de trabajo, menor diversidad de herbáceas y coleópteros, un contexto espacial más simple y menor número de interacciones en sus redes de interacción planta-herbívoro. Sin embargo, esto no alcanza para establecer una estructura de causalidad entre la simplificación del contexto ecológico y el uso de insumos externos con la producción de maíz y milpa en la zona de estudio. Ya que, por ejemplo, no controlamos por la variedad de maíz sembrada o por el cultivo acompañante del maíz en milpa (calabaza o frijol). Entonces, es probable que otras variables hayan afectando estos resultados. La intensidad y frecuencia del disturbio en los bordos y en la aplicación de agroquímicos, la asociación en los bordos con árboles asociados o plantas forrajeras, la retención de la humedad y la erosión del suelo, así como el tipo y frecuencia de la rotación de cultivos y descanso de la tierra podrían ser variables relevantes en cuanto a la producción de maíz (Altieri y Trujillo 1987). Incluso las preferencias organolépticas por distintas variedades de maíz podrían jugar un papel importante (CEMDA 2017).

En cuanto a las relaciones entre el PesoGrano y los parámetros de la red de interacciones, se observaron relaciones negativas y significativas para el número de interacciones ($p = 0.024$) y la generalidad ($p = 0.003$) y marginalmente significativas con el grado medio ($p = 0.050$). Estos resultados muestran que, a

medida que se incrementa el PesoGrano disminuye el número de interacciones registradas y, con ello, el grado de generalidad de los herbívoros. Esto podría parecer contradictorio pues la disminución de la generalidad indicaría una mayor especialización. Sin embargo, debido a que el menor número de especies de plantas se registró en las parcelas IN3 (10, Anexo 4) es posible que los herbívoros generalistas hayan sido modelados como especialistas debido al bajo número de especies de plantas de las que se alimentan.

La comunidad de Vicente Guerrero y las y los promotores agroecológicos del GVG en particular se han caracterizado por promover e implementar prácticas para el manejo sustentable del suelo, agua y biodiversidad (asociación, diversificación y rotación de cultivos; resguardo y (re)producción de semillas nativas) (Merçon 2013) que, de alguna manera, podrían estar relacionadas con las tendencias observadas de simplificación del contexto ecológico (AVeg y ABor) y de las redes de interacción a medida que se incrementan los años de trabajo (ATrab) y la aplicación de insumos externos. La implementación de bordos de cultivo y barreras vivas está relacionada con la diversificación de cultivos, en el sentido de incrementar la disponibilidad de alimento a lo largo del ciclo agrícola a través de la siembra y manteniendo de árboles frutales; de obtener forraje para ganado a través de propiciar el crecimiento y expansión de alguna especie de pastos (Anexo 4); o de disminuir la escorrentia y pérdida de humedad y partículas del suelo con la siembra de agaves, pastos y nopales. Por lo tanto, los bordos y las barreras vivas crean ambientes altamente manejados que podrían estar desplazando especies nativas de hierbas (Burghardt et al. 2010; Allen et al. 2013) y de esta manera, contribuir a la ausencia de especies de herbívoros con necesidades ambientales y alimenticias específicas. La implementación de estas prácticas agroecológicas incrementa la biodiversidad planeada de la parcela pero probablemente generan una presión negativa sobre la biodiversidad nativa y sus interacciones.

En paisajes simplificados, una manera de compensar la falta de complejidad y heterogeneidad de hábitats que afecta la robustez de las redes de interacción ecológica es incrementar la diversidad de especies nativas en las áreas de vegetación adyacentes al cultivo (Tscharntke et al. 2012). Estas prácticas, podrían ser útiles para diseñar bordos de cultivo con mayor presencia de plantas nativas y, con ello, herbívoros con mayor grado de especificidad a escala del paisaje agrícola. Diversificar la red de interacciones planta-herbívoro podría incrementar la diversidad de parásitoides y depredadores (Dyer y Letourneau 2003) que, en última instancia, disminuirían la necesidad de aplicar insecticidas y herbicidas, al mismo tiempo que se fortalecería el control biológico de plagas (Bianchi et al 2016).

La diversidad de prácticas agroecológicas que se manifiestan en la comunidad de Vicente Guerrero abordan problemáticas sociales, económicas y ambientales complejas que ponen de manifiesto múltiples caminos hacia la transición

agroecológica, así como la necesidad de estrategias igualmente diversas e integradas que caminen hacia la agricultura sostenible en el largo plazo.

5. Conclusiones

Los resultados de este trabajo muestran que, incluso a escalas pequeñas, la variación en la riqueza y diversidad de plantas y herbívoros es sensible al manejo y al contexto espacial adyacente de las parcelas de estudio. En este sentido, el índice de intervención propuesto logró reflejar esta variación y aportar al conocimiento de las redes de interacción planta-herbívoro en el agroecosistema de maíz y milpa. Si bien los parámetros de las redes de interacción no mostraron diferencias significativas entre categorías del índice de intervención se logró identificar que en la zona de estudio y en el gradiente de intervención prevalecen plantas y herbívoros generalistas. Además se identificaron variables que fueron consistentes con las tendencias esperadas.

El área de bordo fue la variable que mejor explicó la variación de la riqueza y diversidad de plantas entre parcelas de estudio mientras que el área de vegetación distinta al cultivo y el porcentaje de especies nativas podría ser útil para identificar la presencia, en los bordos de cultivo, de herbívoros y plantas con interacciones con mayor grado de especificidad. En conjunto, estas variables son sencillas de medir y pueden servir como guía para diagnosticar redes de interacción planta-herbívoro que potencialmente conserven y promuevan su diversidad y abrobiodiversidad así como con el flujo de servicios ecosistémicos, como el control biológico de plagas, en las parcelas de cultivo.

Sería importante integrar, con un enfoque de conservación de la biodiversidad, acciones que incrementen la biodiversidad y calidad de los hábitats remanentes y bordos de cultivo. El amplio y profundo conocimiento local de la biodiversidad y agrobiodiversidad (Boege y Carranza 2009) de las y los campesinos de Vicente Guerrero es, sin duda, una pieza clave para imaginar y complementar las distintas estrategias de manejo agroecológico.

6. Referencias

- Allen JM., Leininger TJ., Hurd JD., Civco DL., Gelfand AE. y Silander JA. 2013. Socioeconomics drive woody invasive plant richness in New England, USA through forest fragmentation. *Landsc Ecol.* 28:1671–1686. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9916-7>.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR Jr. y Lewinsohn TM. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116: 716-722.
- Altieri M. y Trujillo J. 1987. The agroecology of corn production in Tlaxcala, Mexico. *Human Ecology*, 15(2): 189 - 220.
- Altieri M. 2004. Linking ecologist and traditional farmers in search for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2(1):35-42.
- Álvarez S., Paas W., Descheemaeker K., Tittonell y J. Groot. (2014). *Typology construction, a way of dealing with farm diversity. General guidelines for the humid tropics*. Report for the CGIAR Research Program on Integrated Systems for the Humid Tropics. Plant Sciences Group, Wageningen University, Países Bajos.
- Araújo WS., Vieira MC., Lewinsohn TM. y M. Almeida-Neto. 2015. Contrasting effects of land use intensity and exotic host plants on the specialization of interactions in plant-herbivore networks. *PLoS one* 10(1): e0115606. doi:10.1371/journal.pone.0115606.
- Badgley C, Moghtader J., Quintero E., Zakem E., Chappell MJ., Avilés-Vázquez K., Samilon A., y Perfecto I. 2007. Organic agriculture and the global food supply. *Renew Agric Food Syst*, 22:86-108.
- Bagchi R., Brown LM., Elphick CS., Wagner DL. y Singer MS. 2018. Anthropogenic fragmentation of landscapes: mechanism for eroding the specificity of plant-herbivore interactions, *Oecologia* 187:521-533.
- Bartra A. 2013. Gente de Milpa. *Revista de Análisis Latinoamericano del Medio Rural*, 7:187-200.
- Bartra A. 2014. Campesinos del tercer milenio: aproximaciones a una quimera. *Revista de Análisis Latinoamericano del Medio Rural*, 10: 17-45.
- Batáry P., Rösch V., Dormann C. y T. Tschardtke. 2020. Increasing connectivity enhances habitat specialists but simplifies plant-insects webs. *Oecologia* 195: 539–546.
- Benítez M. y J. Fornoni. 2013. La milpa como modelo en agroecología: nuevas perspectivas hacia la seguridad alimentaria y el desarrollo sostenible. *Oikos*= 9: 5-9.
- Bianchi FJJA., Booji CJH. y T. Tschardtke. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B.*, 273:1715-1727.
- Boege E. 2008. *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrodiversidad en los territorios indígenas*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México.
- Boege E. y T. Carranza. 2009. *Agricultura sostenible campesino-indígena soberanía alimentaria y equidad de género: Seis experiencias de organizaciones indígenas y campesinas en México*. PIDAASSA, Pan para el Mundo (Bröt für die Welt), Xilotl Servicios comunitarios, México.
- Bersier LF., Banasek-Richter C. y Cattin MF. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices, *Ecology*, 83:2394–2407.

- Blüthgen, N., 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic Appl. Ecol.* 11:185–195.
- Bohan DA., Raybould A., Mulder C., Woodward G., Tamaddoni-Nezhad A., Bluthgen N, Pocock MJO., Muggleton S., Evans DM., Astegiano J., Massol F., Loeuille N., Petit S., y S. Macfadyen. 2013. Networking agroecology: Integrating the diversity of agroecosystems interactions. En: Woodward G. y D.A. Bohan Eds. *Advances in Ecological Research vol 49*. Amsterdam. The Netherland Academic Press, pp 1-67.
- Bourgeois B., Munoz F., Fried G., Mahaut L., Armengot L., Denelle P., Storkey J., Gama S., y C. Violle. 2019. What makes a weed a weed? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens. *American Journal of Botany* 106(1): 90–100.
- Burghardt KT., Tallamy DW., Philips C. y KJ. Shropshire. 2010. Nonnative plants reduce abundance, richness, and host specialization in lepidopteran communities. *Ecosphere* 1:1–22. <https://doi.org/10.1890/ES10-00032> .1
- Castellanos-Vargas I. 2001. Ecología de la oviposición de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castellanos-Vargas I. y Z. Cano-Santana. 2009. Historia natural y ecología de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). En: Lot y Cano-Santana (Eds) *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Angel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castellanos-Vargas I., García-García P., y Z. Cano-Santana. 2015. Diversidad ortopterológica de la Reserva Territorial Sureste e la Ciudad Universitaria (UNAM). *Acta Zoológica Mexicana*; 3(1):97-108.
- CEMDA. 2017. *Derechos Humanos y Patrimonio Biocultural. El Sistema Milpa como cimiento de una política de Estado cultural y ambientalmente sustentable*. Centro Mexicano de Derecho Ambiental, A.C., México.
- Cerritos R. y Cano-Santana Z. 2008. Harvesting grasshoppers *Sphenarium purpurascens* in Mexico for human consumption: A comparison with insecticidal control for managing pest outbreaks. *Crop Protection*, 27:473-480.
- Chaplin-Kramer R., O'Rourke E., Biltzel E. y C. Kremen. 2011. A meta analysis of crop pest natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14:922-932.
- Dyer LA. y Letourneau D. 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* 6: 60–68.
- Deckers B., Hermy M. y B. Muys. 2004. Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica* 26: 23–37.
- Dainese M., E.A. Martin, M. A. Aizen, M. Albrecht, et al. ... I. Steffan-Dewenter. 2019. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* 5, eaax0121.
- Ebel R., Pozas JG., Soria F. y J. Cruz. 2017. Manejo orgánico de la milpa: rendimiento de maíz, frijol y calabaza en monocultivo y policultivo, *Terra Latinoamericana*, 35: 149-160.
- Fabian Y., Sandau N., Bruggisser OT., Aebi A., Kehrlí P., Rohr RP., Naisbit RE., y LF Bersier. 2013. The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 82:1203-1214.
- Finch S. y RH. Collier. 2012. The influence of host and non-host companion plants on the behaviour of pest insects in field crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142: 87-96.

- Fontaine C., Guimmarães PR Jr., Kéfi S., Loeuille N., Memmott J., van Der Putten WH., van Veen FJF., y E. Thébault 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters* 14:1170:1181.
- Gabriel, D., Thies, C. y T. Tschardtke. 2003. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(2), 85–93.
- García-Lara S. y Bergvinson D.J. 2007. Integral program to reduce post-harvest losses in maize. *Agricultura Técnica en México*, 33(2):181-189.
- Gliessman, S.R. 1998. *Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture*. Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, EUA.
- González-González C., Lara T., Jardón-Barbolla L. y M. Benítez. 2020. Linking coleopteran diversity with agricultural management of maize-based agroecosystems in Oaxaca, México. *Front. Sustain. Food Syst.* 4:590720. doi: 10.3389/fsufs.2020.590720.
- Gotelli NJ. y GL. Entsminger. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia*, 129:281-291.
- Haddad NM., Crutsinger GM., Gross K., Haarstand J. y D. Tilman. 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters*, 14: 42-46.
- Hyvönen, T. y J. Salonen. 2002. Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels: a six-year experiment. *Plant Ecology*, 159(1): 73-81.
- Holt - Giménez E. 2002. Measuring farmers' agroecological resistance after Hurricane Mitch in Nicaragua: a case study in participatory, sustainable land management impact monitoring, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 93:87–105.
- Holt - Giménez E. 2008. *Campesino a campesino : Voces de Latinoamérica Movimiento Campesino para la Agricultura Sustentable*, Servicio de Información Mesoamericano sobre Agricultura Sostenible (SIMAS), Managua, Nicaragua.
- Isaacs R., Tuell J., Fiedler A., Gardiner M. y DA. Landis. 2009. Maximizing arthropod-mediated ecosystems services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7:196-203.
- INEGI 2009. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Española, Tlaxcala. Cave geoestadística 29012*. Recuperado de: http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/29/29012.pdf el 29 de mayo de 2016.
- Keyes AA., McLaughlin JP., Barner AK. y LE. Dee. 2021. An ecological network approach to predict ecosystem service vulnerability to species losses. *Nature communications*, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21824-x> I.
- Kleijn D. y M. Varbeek. 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation, *Journal of Applied Ecology* 37:256-266.
- Kortsch S., Primicerio R., Aschan M., Lind S., Dolgov AV. y B. Planque. 2019. Food-web structure varies along environmental gradients in a high-latitude marine ecosystem, *Ecography*, 42: 295:308.
- Landis DA., Wratten SD. y GM. Gurr. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45:175– 201.
- Landis DA. 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18:1-12.
- Landis DA. y P. Marino. 1999. Influence of landscape structure on abundance and within-field distribution of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) larval parasitoids in Michigan, *Environmental Entomology*, 21:409-416.

- Lewinshon TM., Prado PI., Jorano P., Bascompte J. y M. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113:174-184.
- Letourneau D.K., Armbrrecht I., Salguero-Rivera B., Montoya-Lerma J., Jiménez-Carmona E., Constanza-Daza M., Escobar S., Galindo V., Gutiérrez C., Duque-López S., López-Mejía J., Acosta-Rangel A.M., Herrera-Rangel J., Rivera L., Saavedra C.A., Torres A.M. y A. Reyes-Trujillo. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, 21: 9-21.
- Linares ME y R. Bye. 2015. Las especies subutilizadas de la milpa. *Revista Digital Universitaria* 16:5.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Begtsson J., Grime JP., Hector A., Hooper DU., Huston MA., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. y DA. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 249: 804-808.
- Lurgi M., Montoya D. y JM. Montoya 2015. The effects of space and diversity of interactions types on the stability of complex ecological networks. *Theoretical Ecology*, 9(1): 3-13.
- Marshall EJP., Brown VK., Boatman ND., Lutman PJW., Squire GR., y LK. Ward. 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43: 77-89.
- Marshall EJP y AC. Moonen. 2002. Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1-2) 5-21. 10.1016/S0167-8809(01)00315-2.
- Mas A. y T. Dietsch. 2003. An index of management intensity for coffee agroecosystems to evaluate butterfly species richness. *Ecological Applications*, 13: 1491-1501.
- Maynard, D. S., Serván C. A., y S. Allesina. 2018. Network spandrels reflect ecological assembly. *Ecology Letters* 21:324-334.
- Mello MAR., Marquitti FMD., Guimarães PR., Kalko EKV., Jordano P. y MAM. de Aguiar. 2011. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 167:131-140.
- Memmott J., Waser NM. y MV. Price. 2004 Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. B*, 271: 2605-2611.
- Mercer C., Cherrill A., Tudor G. y M. Andrews. 1999. Hedgerow plant communities: relationships with adjacent land use and aspect. *Asp. Appl. Biol.*, 54:345-352.
- Merçon J. 2013. *Sistematización de experiencias en soberanía alimentaria y agroecología: Proyecto de Desarrollo Rural Integral Vicente Guerrero A.C.* Observatorio de Soberanía Alimentaria y Agroecología (OSALA).
- Metcalfe H., Hassall KL., Boinot S., y Storkey J. 2019. The contribution of spatial mass effects to plant diversity in arable fields. *J Appl Ecol*, 56(7): 1560-1574.
- Mitchell MGE., Bennett EM. y A. González. 2014. Agricultura landscape structure affects arthropod diversity and arthropod-derived ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 192(20):144-151.
- Molina-Freaner F., Espinosa-García F. y J. Sarhukán. 2008. Weed population dynamics in rain-feed maize field from the Valley of México. *Agrociencia*, 42: 499-511.
- Moreno-Calles AI., Toledo VM. y A. Casas. 2013. Los sistemas agroforestales tradicionales de México: una aproximación biocultural. *Botanical Sciences*, 91(4), 375-398.
- Neher DA. y M. Barbercheck. 1998. Diversity and function of soil mesofauna. En: *Biodiversity and agroecosystems*. Wanda W. Collins y Calvin O. Qualset (Eds). CRC Press. Florida, EUA.

- Novotny V., Basset Y., Miller SE., Weiblen GF., Bremer B., Cizek L., y P. Drozd. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in tropical forest. *Nature*, 416: 841-844.
- Pellissier L., Albouy C., Bascompte J., Farwig N., Graham C., Loreau M., Maglianesi MA., Melián CJ., Pitteloud C., Roslin T., Rohr R., Saavedra S., Thuiller W., Woodward G., Zimmermann NE. y D. Gravel. 2017 Comparing species interactions networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, 000-000.
- Perfecto I. e I. Armbrecht. 2003. The coffee agroecosystem in the Neotropics: Combining ecological and economic goals, En J. Vandermeer (Ed) *Tropical Agroecosystems*, CRC Press, Boca Raton, FL, pp 159–194.
- Perfecto I., Vandermeer J. y A. Wright. 2009. *Nature's Matrix: Linking agriculture, conservation and food sovereignty*. Routledge Earthscan. Reino Unido, Londres.
- Perfecto I. y Vandermeer J. 2010. The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *PNAS*, 107: 5786-5791.
- Perfecto I. y Vandermeer J. 2015. *Coffee Agroecology. A New approach to understanding agricultural biodiversity, ecosystem services and sustainable development*. Routledge Earthscan, Nueva York, EUA.
- Pinheiro RBP., Félix GMF., Chaves AV., Lacorte GA., Santos FR., Braga ÉM., y MAR. Mello. 2016. Trade-offs and resource breadth processes as drivers of performance and specificity in a host–parasite system: a new integrative hypothesis. *International Journal for Parasitology*, 46:115–121.
- Pinheiro RBP., Felix GMF., Dormann CF. y MAR. Mello. 2019. A new model explaining the origin of different topologies in interaction networks. *Ecology*, DOI:10.1002/ecy.2796.
- Pocock MJO., Evans DM., y J. Memmott. 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335: 973–977.
- Poveda K., Martínez E., Kersch-Becker MF., Bonilla MA. y T. Tschardtke. 2012. Landscape simplification and altitude affect biodiversity, herbivory and Andean potato yield. *Journal of Applied Ecology*, 49: 513-522.
- R Development Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.Rproject.org/>.
- Ramírez García B. 2015. *Estructura del Agroecosistema sobre la diversidad de artrópodos depredadores y parasitoides en cultivos de maíz*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-Méndez V, González-Villegas R, Nájera-Rincón M. 2019. Distribución y diversidad de chapulines (Orthoptera: Acridoidea) en agroecosistemas de maíz de la cuenca del lago de Pátzcuaro. *Entomología Agrícola*, 6: 156:162.
- Rosenthal JP. y R. Dirzo. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*, 11: 337-355.
- Ryszkowski L. y J. Karg. 1991 The effect of the structure of agricultural landscape on biomass of insects of the aboveground fauna. *Ekol. Polska* 39:171–179.
- Sánchez-Morales P. y P. Hernández- Ortíz. 2014. *Sistema milpa elemento de identidad campesina e indígena*. Programa de Intercambio, Diálogo y Asesoría Sostenible y Soberanía Alimentaria PIDAASSA. México. 24 pp.
- Sánchez-Reyes GA. 2016. Efecto del uso de herbicidas en la riqueza y composición de arvenses útiles de la milpa. Tesis de Maestría en Biología, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa.
- Schoener, T. W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, 70:1559–1589.

- Shennan C. 2007. Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological*, 363: 717-739.
- Sosa-Aranda I., del-Val E., Hernández-Martínez G., Arroyo-Lamber D., Uscanga A. y K. Boege. 2018. Response of lepidoteran herbivore communities to crop management in coffee plantations. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 256:37-44.
- Stein WI. 1995. *Ten-year development of Douglas-fir and associated vegetation after different site preparation on Coast Range clearcuts*. USDA Forest Service Research Paper No. PNW-RP-473.
- Swift MJ., Vandermeer J., Ramakrishnan PS., Anderson JM., Ong CK. y BA. Hawkins. 1996. Biodiversity and agroecosystem function. En Mooney HA., Cushman JH., Medina E., Sala OE. y ED. Schulze (Eds). *Functional roles of biodiversity: A global perspective*, John Wiley & Sons, New York.
- Thébault E. y C. Fontaine. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329: 853-856.
- Thies C., Steffan-Dewenter I., T. Tscharrntke. 2008. Interannual landscapes changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agriculture Ecosystem and Environment*, 125:266-268.
- Tilman D., Fargoine J., Wolff B., D'Antonio C., Dobson A., Howarth R., Schindler D., Schlesinger WH., Simberloff D. y D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292: 281-2684.
- Tilman D., Cassman KG., Matson PA., Naylor R. y S. Polasky. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418: 671-677.
- Thompson RM., Brose U., Dunne JA., Hall Jr.RO., Hladyz S., Kitching RL., Martínez ND., Rantala H., Romanuk TN., Stouffer DB. y JM. Tylianakis. 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 27:689-697.
- Tixier P., Duyck P.F., Cote FX., Caron-Lormier G. y E. Malézieux. 2012. Food web-based simulation for agroecology. *Agronomy for Sustainable Development*, 33: 663-670.
- Tixier P., Peyrard N., Aubertort JN., Gaba S., Radoszycki J., Caron-Lormier G., Vinatier F., Mollot G. y R. Sabbadin. 2013. Modelling interactions networks for enhanced ecosystems services in agroecosystems. En: Woodward G. y DA. Bohan (Eds.) *Advances in Ecological Research vol 49*. Amsterdam. The Netherland Academic Press, pp 1-67.
- Turrent A., Espinosa-Calderón A., Cortés-Flores JI. y H. Mejía-Andrade. 2014. Análisis de la estrategia MasAgro Maiz. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 8:1531-1547.
- Tylianakis JM., Laliberté E., Nielsen A. y J. Bascompte. 2010. Copnservation of species interactions networks. *Biological Conservation*, 143: 2270-2279.
- Tylianakis JM., Tscharrntke T. y OT. Lewis. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature Letters*, 441:202-205.
- Tscharrntke T., Bommarco R., Clough Y., Crist TO., Kleijn D. y TA. Rand. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control*, 43:294–309.
- Tscharrntke T. y R. Brandl. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annu. Rev. Entomol*, 49:405–30.
- Tscharrntke T., Tylianakis JM., Rand TA., Didham RK., Fahrig L., Batáry P., Bengtsson J., Cough Y., Crist TO., Dormann C., Ewers RM., Fründ J., Holt RD., Holzschuh A., Klein AM., Kleijn D., Kremer C., Landis DA., Laurence W., Lindenmayer D., Scherber C., Sodhi N., Steffan-Dewenter I., Thies C., van der Putten WH. y C. Westhal. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x

- Wolti EA. y A. Joern. 2014. Structure of trophic and mutualistic networks across broad environmental gradients. *Ecology and Evolution*, 5(2): 326-334.
- Weibull AC., Östman O. y SA. Granqvist. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 12:1335–1355.
- Vandermeer J. y Perfecto I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation, *Conservation Biology*, 21: 274–277.
- Vandermeer J., Perfecto I., Philpott S. y J. Chapell. 2007. Reenfocando la conservación en el paisaje: la importancia de la matriz. En Celia A. Harvey y Joel C. Sáenz (Eds) *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Instituto Nacional de Biodiversidad INBio, Costa Rica.
- Valverde S., Piñero J., Corominas-Murtra B., Montoya J., Joppa L. y R. Solé. 2018. The architecture of mutualistic networks as an evolutionary spandrel. *Nature Ecology & Evolution*, 2:94–99.
- Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard JM. y J. Baudry. 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystem & Environment* 166:3-14.
- Vibrans, H. 1997. Lista florística comentada de plantas vasculares silvestres en San Juan Quetzalcoapan, Tlaxcala, México. *Acta Botánica Mexicana*, 38: 21-67.
- Vibrans H. 1998. Native maize field weed communities in south central Mexico. *Weed Res.*, 38: 153-166.
- Vibrans H. 2016. Ethnobotany of Mexican weeds. En: R. Lira, A. Casas y J. Blancas (Eds), *Ethnobotany of Mexico. Interactions of peoples and plants in Mesoamerica*, Springer, Suiza.
- Vieyra-Odilon L. y H. Vibrans. 2001. Weeds as Crops: The Value of Maize Field Weeds in the Valley of Toluca, Mexico, *Economic Botany*, 55(3) 426-443.
- Wood SA., Karp DS., DeClerck F., Kremem C., Naeem S. y CA. Palm. 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in ecology and evolution*, 30: 531-539.

Anexo 1.

Curvas de rarefacción de hierbas e insectos (coleópteros y ortópteros) para las 20 parcelas de estudio en la comunidad de Vicente Guerrero, Tlaxcala.

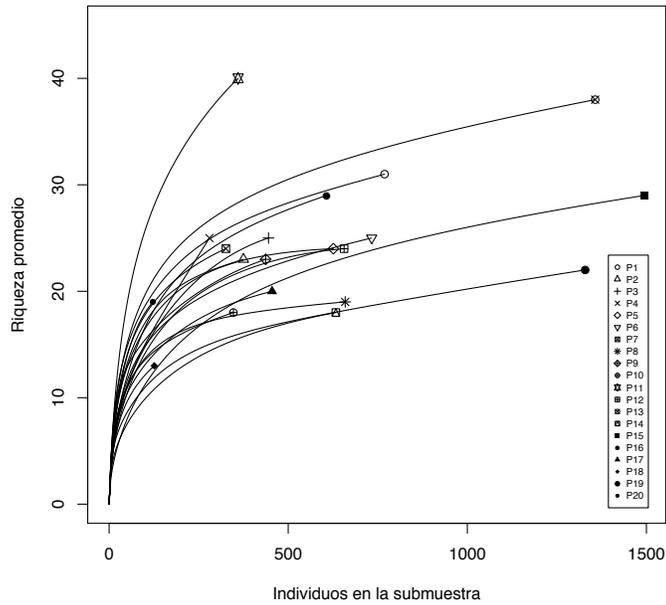


Fig 1. Curva de rarefacción de plantas herbáceas en las 20 parcelas de estudio.

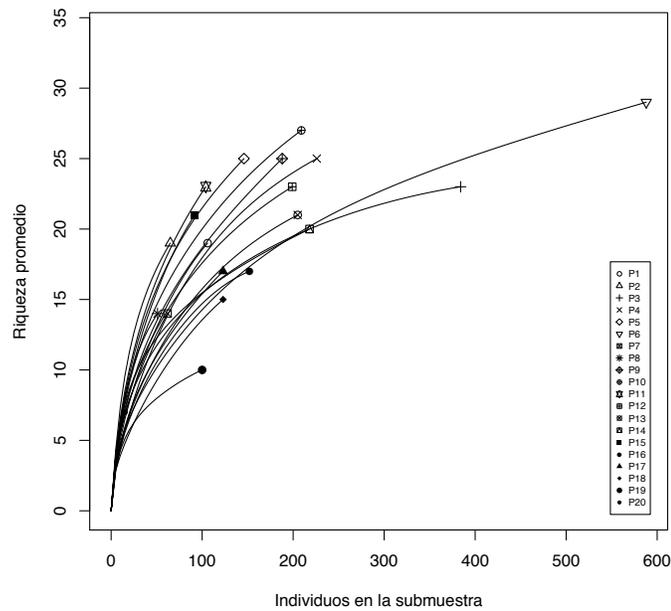


Fig 2. Curva de rarefacción de insectos (coleópteros y ortópteros) para las 20 parcelas de estudio.

Anexo 2.

Análisis de suelo realizados en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental a cargo del Dr Jorge D. Etchevers Barra y M.C. Julia Padilla Cuevas, Colegio de Postgraduados, Camus Montecillo

No. Lab.	Identificación	pH 1:2 * H2O		Nkjeldahl (%)	Ctotal (%)	Polisen ppm
42022	P1	6.1	A	0.071	0.77	16
42023	P2	5.8	A	0.071	0.80	10
42024	P3	5	MA	0.080	0.74	77
42025	P4	6.2	A	0.053	0.60	7
42026	P5	6.3	A	0.100	1.02	23
42027	P6	6.2	A	0.086	0.91	12
42028	P7	6.6	N	0.086	0.90	39
42029	P8	5.8	A	0.077	0.74	17
42030	P9	6	A	0.052	0.46	14
42031	P10	5.2	MA	0.056	0.58	30
42032	P11	5.4	MA	0.074	0.84	14
42033	P12	5.9	A	0.061	0.71	27
42034	P13	5.9	A	0.060	0.57	8
42035	P14	7.1	B	0.121	1.38	76
42036	P15	6.7	N	0.100	0.97	23
42037	P16	6	A	0.094	0.87	13
42038	P17	6.3	A	0.077	0.64	16
42039	P18	5.9	A	0.050	0.47	23
42040	P19	5.8	A	0.033	0.51	23
42041	P20	6.3	A	0.074	0.80	28

Anexo 3.

Entrevista realizada a los campesinos acerca de la historia y manejo de su parcela de cultivo.

Nombre:

Número de parcela:

¿Hace cuánto trabaja la parcela?

¿Deja descansar la tierra? ¿Por cuánto tiempo?

¿Qué sembró el ciclo de cultivo anterior?

¿Hace rotación de cultivos? ¿Entre qué cultivos? ¿Qué determina la elección del cultivo o combinación de cultivos?

¿En qué fecha comenzó a preparar la tierra? ¿Con qué instrumentos? ¿Utiliza maquinaria o tracción animal?

¿Dejó el rastrojo del año/cultivo anterior?

¿En qué fecha sembró?

¿Qué variedad de maíz/frijol/calabaza sembró?

¿Cuánto tiempo tarda para cosechar con esa variedad?

¿Cuánto tiempo tarda para cosechar con esa variedad?

¿Cuánto espacio deja entre cada planta/mata? ¿Cuántas semillas (maíz/frijol/calabaza) en un mismo hoyo?

¿Durante el ciclo cuándo y cuántas veces deshirió?

¿Utilizó algún apoyo químico para controlar las malezas? ¿Cómo lo aplicó (borde), en qué momento y cuántas veces?

¿Ha desmontado el borde? ¿Por qué motivo?

¿Ha sembrado plantas en el borde? ¿Cuáles?

¿Abonó al comienzo del crecimiento? ¿Qué abono utilizó? ¿Cuántas veces? ¿Por alguna razón en particular?

¿Ha notado la presencia de alguna plaga? ¿Cuál? ¿Desde cuándo está presente?

¿Qué insecto (plaga) es el que causa más daño?

¿Las enfermedades o las plagas afectan el rendimiento del cultivo?

¿Qué hace para controlar las plagas?

¿Cree que el borde afecta en la presencia o ausencia de plagas?

¿Dónde y cómo almacena el grano para que se seque?

¿El grano presenta daño por algún insecto?

¿Cuál es el rendimiento de la parcela por ha?

¿El mantenimiento de los cultivos contiguos lo han afectado? ¿En qué sentido?

¿Su vecino usa agroquímicos? ¿Cuál?

¿En qué cultivos se utilizan más agroquímicos?

Anexo 5.

Morfoespecies de herbívoros (Orden: Coleóptera y Ortóptera) registradas en los muestreos de los bordos de cultivo con su respectiva abundancia por parcela.

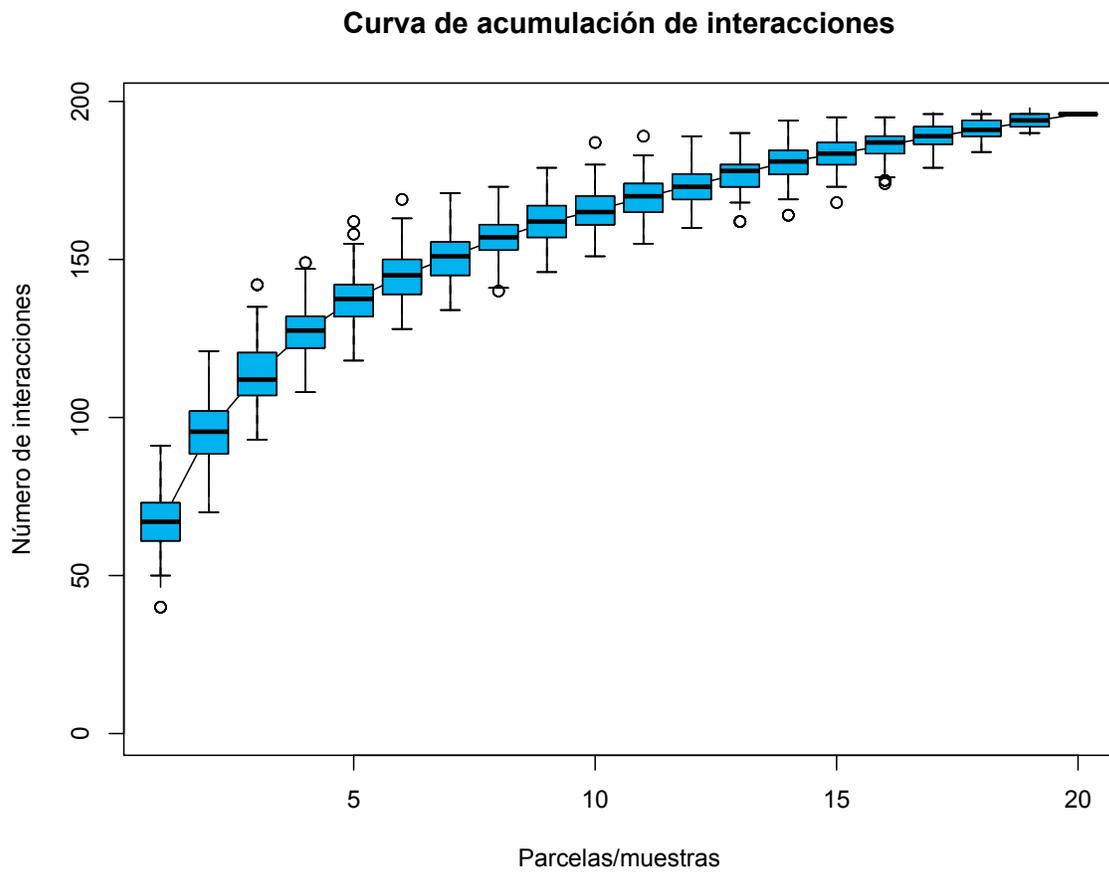
Morfoespecie/especie	Familia	Parcelas																				Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Orden: Coleóptera																						
Cantha 1	Cantharidae	1	3	29	2	3	232	2	1	84	10	14	2	2	22	9	2	1			419	
Cantha 2	Cantharidae	2		9	1	1	1			1	2	1	11		2	3			1		35	
Cantha 3	Cantharidae												1								1	
Cantha 4	Cantharidae																		1		1	
Cantha 5	Cantharidae		1																		1	
Carab 1	Carabidae	3	11	58	5	1	17	15	15	9	82	22	11	46	43	13	39	1	50	22	5	468
Carab 2	Carabidae	16	8	43	136	49	132	15	6	6	21	4	17	24	49	14	1	64	1	2	1	609
Carab 3	Carabidae			2		1	1			1	1	1						1				8
Carab 4	Carabidae	2	1								1				1				1			6
Ceramb 1	Cerambycidae	2		2			1	2	2				1									10
Ceramb 2	Cerambycidae				3																	3
Chry 1	Chrysomelidae; Subfamilia: Bruchinae									4	1	1	1		9		1	2	3			22
Chry 2	Chrysomelidae; Subfamilia: Eumolpinae	1	2			2	5	1	2		2	1	1	2	1	1	2	13				36
Chry 3	Chrysomelidae; Subfamilia: Eumolpinae		4	1	1	1	4			3	4	1	3	1	3	4	2	15			1	48
Chry 4	Chrysomelidae; Subfamilia: Galerucinae		7	2	11	8	4	6	4	1	5		1	3	20	2	5	5	8	6	4	102
Chry 5	Chrysomelidae; Subfamilia: Galerucinae	2			1	10	3			6	3	2	39	2	1			3				72
Chry 6	Chrysomelidae; Subfamilia: Galerucinae	2	2	1	5	3	6		3	18	3	6		6		2		1	1	1		60
Chry 7	Chrysomelidae; Subfamilia: Galerucinae				2	3	3		1	2	1		1		2		8	2				25
Chry 8	Chrysomelidae; Subfamilia: Criocerinae	1	1			5	8			6	9							1	1	1		33
Chry 9	Chrysomelidae; Subfamilia: Hispinae									1												1

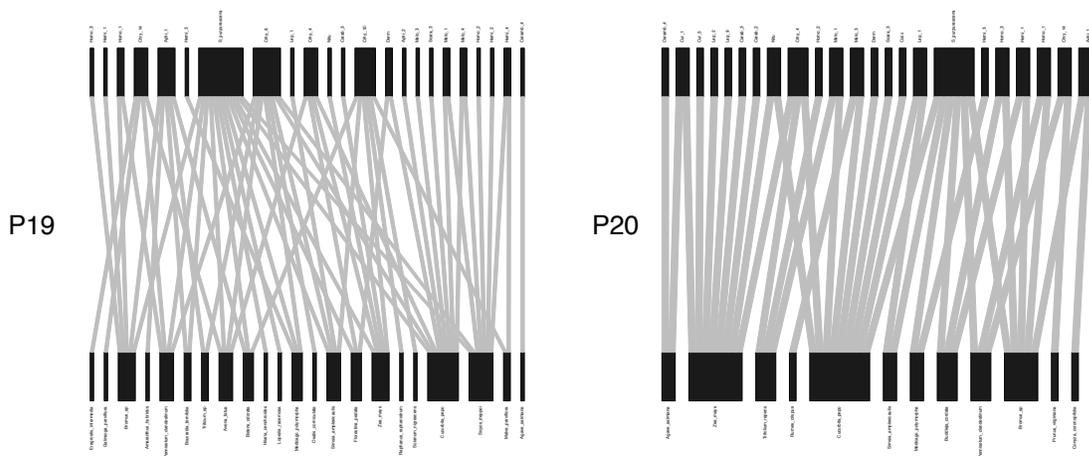
Morfoespecie/especie	Familia	Parcelas																				Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Chry 10	Chrysomelidae	51	6	133	26	20	48	13	8	16	22	22	30	90	30	28	70	4	47	48	712	
Chry 11	Chrysomelidae										1				2	8					11	
Chry 12	Chrysomelidae	1						1							0	2					4	
Chry 13	Chrysomelidae				1										1	2					4	
Chry 14	Chrysomelidae		3	4	4	12	1	1	1	1	13	6	56	3	9	1	10	0	2	11	2	140
Chry 15	Chrysomelidae						5	1	1			2	3									12
Chry 16	Chrysomelidae											1	0	1	0	2	2					6
Chry 17	Chrysomelidae							1								1						2
Chry 18	Chrysomelidae												2									2
Cler 1	Cleridae		3																			3
Cler 2	Cleridae				2																	2
Cler 3	Cleridae			51	5	3					14	2										75
Cur 1	Curculionidae	1	2	1	3	4	7	1	2	16	5	4	4	4	5	2	2	2	2	2		67
Cur 2	Curculionidae						8			1			8			1						18
Cur 3	Curculionidae			10	3	2					1											16
Cur 4	Curculionidae	1					1					1	2							1		6
Cur 5	Curculionidae			2							2		1				1					6
Cur 6	Curculionidae						1			1												2
Cur 7	Curculionidae						1						1									2
Cur 8	Curculionidae										1											1
Cur 9	Curculionidae												1									1
Cur 10	Curculionidae					1																1
Cur 11	Curculionidae; Subfamilia: Cactophagus																			1		1
Mely 1	Melyridae		1				1	1	1						1	2			2			9
Mely 2	Melyridae	2			1	1				3		2										9
Nitu	Nitidulidae	9			3	1	2								1							16
Mor	Mordellidae	4		9	2	1	85	2		1	1	5	2	3	12	1				6		134
Melo 1	Meloideae												3	1								4
Melo 2	Meloideae	1		2		10					1	5		1								20
Scara 1	Scarabaideae; Subfamilia: Macroductylus			8		1	5			1		1										16

Morfoespecie/especie	Familia	Parcelas																				Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Scara 2	Scarabaideae; Subfamilia: Macrodactylus										2											2
Scara 3	Scarabaideae; Subfamilia: Melolonthinae																					-
Teneb 1	Tenebrionidae													1		1						2
Teneb 2	Tenebrionidae									1												1
	Total																					3267
RESUMEN Coleoptera																						
	Índice de intervención	IN1	IN2	IN2	IN2	IN2	IN2	IN3	IN3	IN3	IN1	IN1	IN2	IN1	IN2	IN2	IN3	IN3	IN3	IN3	IN3	
	Morfoespecies	18	15	18	20	23	26	12	13	23	25	19	23	19	17	20	16	16	13	9	7	54
	Familias	8	6	8	9	9	9	6	6	8	7	7	7	6	6	7	5	4	4	4	3	11
Orden : Orthoptera																						
Acri 1	Acriidae				2		1			1	3	2	1					1				11
Acri 2	Acriidae											1	1									2
Acri 3	Acriidae		2		3		1			1	1	1						2				11
Acri 4	Acriidae											1		1								2
Acri 5	Acriidae										1											1
Acri 6	Acriidae	2					3					2					8	1	1			17
Acri 7	Acriidae													1								1
Acri 8	Acriidae																	3				3
Tetti 1	Tettigoniidae	2								1												3
Tetti 2	Tettigoniidae	1				1					2	1	1									6
Tetti 3	Tettigoniidae														1							1
Tetri 1	Tetrigidae									4												4
Sphenarium purpurascens	Pyrgomorphidae	268	112	173	171	110	256	71	167	209	259	412	612	501	279	256	496	232	226	330	83	5223
	Total																					5285
RESUMEN Orthoptera																						
	Índice de intervención	IN1	IN2	IN2	IN2	IN2	IN2	IN3	IN3	IN3	IN1	IN1	IN2	IN1	IN2	IN2	IN3	IN3	IN3	IN3	IN3	
	Morfoespecies	4	2	1	3	2	4	1	1	5	5	7	4	4	1	1	1	5	2	2	1	13
	Familias	2	2	1	2	2	2	1	1	4	3	3	3	3	1	1	1	2	2	2	1	4

Anexo 6

Curva de acumulación de interacciones. Se muestra la mediana, y el rango intercuartil (Q2- Q3).





Algunos de los herbívoros que se incluyen en las redes de interacción no fueron registrados o no fueron contabilizados en los muestreos de los bordos de cultivo y se muestran a continuación:

Morfoespecies de herbívoros presentes en las redes de interacción planta-herbívoro y ausentes de los muestreos de los bordos de cultivo o no contabilizados en los bordos de cultivo en Vicente Guerrero Tlaxcala.

Orden; Familia	Morfoespecie
Coleoptera; Coccinellidae	Cocc
Coleoptera; Buprestidae	Bupre
Coleoptera; Cerambycidae	Ceramb 3
Coleoptera; Meloideae	Melo 3; Melo 4; Melo 5
Hemiptera; Cercopidae	Homo 1, Homo 2, Homo 3
Hemiptera; Pentatomidae	Hemi 1, Hemi 2, Hemi 3, Hemi 4, Hemi 5
Hemiptera; Aphididae	Aphi 1, Aphi 2
Lepidoptera; Erebidae	Lep 1
Lepidoptera; Noctuidae	Lep 2, Lep 3
Lepidoptera	Lep 4, Lep 5, Lep 6, Lep 7, Lep 8

Redes de interacción por categoría del índice de intervención. Las redes se construyeron considerando las observaciones y su frecuencia en cada parcela y categoría de intervención. En verde se identifican las plantas y en azul los herbívoros.

