



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA  
ECOLOGÍA**

**REDES DE INTERACCIÓN PLANTA-LEPIDÓPTERO EN  
PAISAJES AGROFORESTALES DE LA SELVA LACANDONA,  
CHIAPAS, MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. PAULINA CORONA TEJEDA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**DRA. KARINA BOEGE PARE**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO 2022

**AGOSTO**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA  
ECOLOGÍA**

**REDES DE INTERACCIÓN PLANTA-LEPIDÓPTERO EN  
PAISAJES AGROFORESTALES DE LA SELVA LACANDONA,  
CHIAPAS, MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. PAULINA CORONA TEJEDA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**DRA. KARINA BOEGE PARE**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO 2022



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/531/2022

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, celebrada el día **14 de marzo de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **CORONA TEJEDA PAULINA** con número de cuenta **413008798** con la tesis titulada **“Redes de interacción planta-lepidóptero en paisajes agroforestales de la Selva Lacandona, Chiapas, México”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. EK DEL VAL DE GORTARI** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ALEJANDRO CORDOBA AGUILAR  
Vocal: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO  
Vocal: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS  
Vocal: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI  
Secretario: DRA. KARINA BOEGE PARE

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 02 de junio de 2022

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## Agradecimientos institucionales

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM**, por brindarme múltiples herramientas y facilidades para poder continuar con mis estudios de posgrado. Por sus excelentes profesores cuyos cursos y conocimientos fueron indispensables para ayudarme a comprender diferentes aspectos de la Ecología.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por la beca otorgada durante el periodo en el que cursé mis estudios de maestría (CVU: 919668). Asimismo, por la financiación del proyecto: “Efectos de la deforestación de selvas sobre la biodiversidad en paisajes agroforestales tropicales” (BIOPAS), con número de proyecto SEP-CONACyT 2016-285940, otorgado al **Dr. Miguel Martínez Ramos**.

A mi asesora, la **Dra. Ek del Val de Gortari** por darme la oportunidad de trabajar a su lado y abrirme las puertas de su laboratorio. Por todo su apoyo, confianza y comprensión a través de mi proceso de formación. Así mismo, quiero agradecer a los miembros del **Comité Tutor: Dra. Karina Boege y Dr. Horacio Paz**, por sus valiosos comentarios, sugerencias y orientación que fueron esenciales para desarrollar este proyecto. A los **miembros del jurado**, por sus sugerencias y orientación para concluir este manuscrito.

## Agradecimientos a título personal

Quisiera agradecer enormemente a todas las personas que me ayudaron en campo: Adriana Carrasco Salgado, José Juan Anguiano Torres, Ana María Flores Gutiérrez, Alma García (la “doñita”), Alejandra Godoy León, Roni Fernando Gómez Martínez, Valeria Vázquez Barrios, Ek del Val, Rafael Lombera, Benjamín Lombera, Laura Saldívar y Alonso Cruz. Así mismo, a Alan Pastor Suárez López por su apoyo en el laboratorio. Muchísimas gracias por toda su ayuda, por tolerar el sol, la lluvia, el lodo, los sustos con las vacas, las caminatas interminables y millones de garrapatas. También por su compañía y buen humor que sin duda hicieron el trabajo de campo más ameno.

A todos los ejidatarios de las comunidades que muy amablemente nos dieron permiso para realizar este estudio en sus propiedades. Igualmente quiero agradecer a todas las personas que con mucho esfuerzo han logrado la conservación de selvas en México.

A la Dra. Ek del Val por su guía, confianza y comprensión durante todo este proceso. Por darme la oportunidad de aprender de ella, de este gran proyecto y de esta experiencia.

Al Laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados por alojarme y darme todas las facilidades para que pudiera continuar con mis estudios. A todos sus integrantes por su buena compañía.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos y a todo el equipo de trabajo detrás del proyecto BIOPAS.

Al Dr. Guillermo Ibarra, Rafael Lombera y Santiago Sinaca por su ayuda en la identificación de las especies de plantas. Al Dr. Alejandro Zaldívar Riverón y su equipo de trabajo por su apoyo en la identificación de orugas por medio de la técnica de código de barras.

A Rafael Lombera no sólo por su invaluable apoyo como guía de campo, sino también por su gran hospitalidad, por la amistad que nos brindó y por sus múltiples enseñanzas sobre la selva.

A Brenda por su gran amistad y momentos de alegría que hemos pasado juntas a lo largo de todos estos años. A Karen por brindarme su amistad aún en la distancia y el tiempo.

A mi mamá y a mi papá: muchas gracias por darme las bases para continuar con mi vida profesional. Siempre los amaré y les agradeceré todo lo que hicieron por mí.

A todas las oruguitas cuyas vidas fueron sacrificadas para que yo lograra hacer esta tesis.

A mi Loso: gracias por ser, estar y existir. Tiamo.

# Índice

<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>Abstract</b>	<b>2</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>3</b>
<b>2. Hipótesis y predicciones</b>	<b>10</b>
<b>3. Objetivos</b>	<b>11</b>
<b>4. Antecedentes</b>	<b>12</b>
<b>5. Metodología</b>	<b>13</b>
5.1. Zona de estudio . . . . .	13
5.2. Sitios de estudio . . . . .	13
5.3. Colecta de orugas y de sus plantas hospederas . . . . .	16
5.4. Rasgos funcionales de la vegetación . . . . .	17
5.5. Daño por herbívoros . . . . .	18
5.6. Análisis de datos . . . . .	18
<b>6. Resultados</b>	<b>26</b>
6.1. Abundancia, composición y diversidad de especies . . . . .	26
6.2. Redes de interacción planta-herbívoro . . . . .	29
6.3. Rasgos funcionales foliares . . . . .	33
6.4. Daño por herbívoros . . . . .	35
<b>7. Discusión</b>	<b>38</b>
7.1. Diversidad . . . . .	38
7.2. Estructura de las redes de interacción planta-herbívoro . . . . .	40
7.3. Rasgos funcionales foliares (RFF) y daño por herbívoros . . . . .	44
7.4. Consideraciones finales . . . . .	47
<b>8. Conclusiones</b>	<b>50</b>
<b>9. Referencias bibliográficas</b>	<b>51</b>
<b>Anexo 1</b>	<b>64</b>
<b>Anexo 2</b>	<b>67</b>
<b>Anexo 3</b>	<b>71</b>

# Resumen

La expansión de la ganadería y la agricultura a expensas de los bosques tropicales húmedos ha dado lugar a los paisajes agroforestales, los cuales poseen remanentes de bosque maduro y secundario inmersos en una matriz agropecuaria. Este cambio de uso de suelo altera la interacción entre las plantas y sus insectos herbívoros no sólo al modificar la composición vegetal, sino también al cambiar los atributos funcionales que dominan en esta y, por lo tanto, el nivel de recursos asignados para defensas anti-herbívoros. En el presente trabajo se estudiaron los cambios en la diversidad, las métricas de las redes de interacción planta-herbívoro (orugas) y el daño foliar por herbívoros en 18 paisajes agroforestales que representan un gradiente de pérdida de cobertura de bosque (de 0 a 100 %) en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. Además, se examinaron los cambios en dos rasgos funcionales (contenido foliar de materia seca y grosor foliar) y su posible relación con la selectividad y la fuerza de las especies de plantas (métricas de las redes), así como con el daño por herbívoros. Los resultados muestran que: 1) existen diferencias significativas en la diversidad, tanto de herbívoros como de plantas interactuantes, de manera que estos valores tienden a disminuir a medida que se reduce la cobertura de bosque. 2) Respecto a las métricas de las redes, los paisajes con menor cobertura de bosque remanente presentaron bajos valores de modularidad, de número de compartimentos y de diversidad de interacciones, así como una alta conectividad, las cuales son características de redes frágiles. Por otro lado, los paisajes con mayor cobertura de bosque presentaron patrones contrarios. 3) No se encontró relación entre el contenido foliar de materia seca y el porcentaje de bosque remanente, pero sí una relación negativa entre este último y el grosor foliar. No obstante, no hubo relación entre los rasgos funcionales foliares y la selectividad ni la fuerza de las especies. 4) Finalmente, en el caso del daño por herbívoros sólo se encontró una relación débil y negativa con el grosor foliar por especie, así como una relación positiva curvilínea con la abundancia de lepidópteros. Se concluye que la pérdida de bosque afecta negativamente a la diversidad y a las interacciones planta-herbívoro, ya que esto conlleva a una reducción de la estabilidad de dichas redes, sin embargo no es claro si este efecto es mediado por los atributos funcionales foliares evaluados.

**Palabras clave:** herbivoría, paisajes agroforestales, redes de interacción, agropecuario, insectos, Lepidoptera, rasgos funcionales foliares.

# Abstract

The expansion of livestock and agricultural areas at the expense of tropical rainforest has led to the creation of agro-forest landscapes, which possess remnants of mature and secondary forest immersed in an anthropogenic matrix. This land-use change can alter the interactions between plants and herbivorous insects not only by changes on the composition of the plant communities, but also by changing the foliar functional traits that dominate and thus the investment of resources for anti-herbivores defenses. Here, we studied the changes in the diversity, as well as the plant-herbivore (caterpillar) interaction networks and the foliar damage by herbivores across 18 agro-forest landscapes, which encompass a gradient of forest cover loss (from 0 to 100%) within the Selva Lacandona region, in Chiapas, Mexico. Furthermore, we studied the changes in two functional traits (leaf dry matter content and leaf thickness) and their possible relationships with the selectiveness and the plant species strength (as network metrics), and the leaf damage by herbivores. The results show that: 1) there are significant differences in the diversity of caterpillars and the interacting plants species, so their values are reduced as forest cover does. 2) In regard to the ecological network metrics, landscapes with less forest cover showed lower values of modularity, number of compartments and diversity of interactions, and higher values of connectivity, which are characteristics of fragile networks. On the other hand, landscapes with higher forest cover showed contrary patterns. 3) There was no relationship between leaf dry matter content and the percentage of remnant forest cover, but there was a significant and negative relationship between the last one and leaf thickness. However, we found no relationship between the foliar functional traits and the selectiveness or species strength. 4) Leaf damage by herbivores showed a weak and negative relationship with the leaf thickness per species, and an inverse hump-shaped relationship with the abundance of caterpillars. We conclude that forest loss have negative impacts on the diversity and the plant-herbivore interactions, since this leads to the reduction of the stability of the networks, however it is not clear if this effect is mediated by the foliar functional traits evaluated.

**Key words:** herbivory, agro-forest landscapes, ecological network, insects, Lepidoptera, caterpillar, foliar functional traits.

# 1. Introducción

A nivel mundial, se ha identificado que los bosques tropicales están siendo sometidos a una intensa deforestación y degradación dirigida por la expansión de las actividades agropecuarias (Curtis et al., 2018). En México, los bosques tropicales perennifolios (sensu Rzedowski, 1978) o selvas húmedas siguen esta tendencia, lo cual ha provocado que de los 18 millones de hectáreas que abarcaban originalmente, actualmente sólo se mantenga cerca del 17.5% de bosque maduro, mientras que el 35% corresponde a vegetación secundaria bajo distintos grados de perturbación (Challenger y Dirzo, 2009; Sánchez-Colón et al., 2009; Bonilla-Moheno y Aide, 2020). Este escenario de cambio de uso de suelo ha dado lugar a los paisajes agroforestales, los cuales se caracterizan por presentar remanentes de bosque maduro y secundario inmersos en una matriz de pastizales ganaderos y/o campos agrícolas (Dunning et al., 1992; Laurance et al., 2014; Martínez-Ramos et al., 2016).

Dentro del contexto ecológico, los paisajes agroforestales tienen gran relevancia por sus numerosos efectos sobre las comunidades vegetales y, por ende, sobre las interacciones que éstas mantienen con otros organismos. Un ejemplo de dichas interacciones es la herbivoría por insectos, cuyo estudio resulta importante por sus implicaciones sobre la adecuación de las plantas (Coley y Barone, 1996; Garcia y Eubanks, 2019) y sobre el flujo de energía hacia otros niveles tróficos (Futuyma y Agrawal, 2009). Asimismo, es de interés por su capacidad para moldear la composición de las comunidades vegetales (del Val, 2012; Kempel et al., 2015), y por ser considerada como uno de los factores que mantienen gran parte de la biodiversidad (Futuyma y Agrawal, 2009; López-Carretero et al., 2018). Por ello, para tener un mejor conocimiento de los paisajes agroforestales no sólo es necesario estudiar el ensamblaje de ciertos grupos taxonómicos; también es fundamental analizarlos bajo una visión que incorpore sus relaciones ecológicas.

Tanto en los ecosistemas naturales como en los modificados por el ser humano, los factores que regulan el ensamblaje de insectos herbívoros y su interacción con las plantas son múltiples pero no mutuamente excluyentes. En los paisajes agroforestales, algunos de estos factores son:

- *El porcentaje de bosque remanente.* Diferentes estudios han reportado que ante la reducción de bosque maduro y secundario, el daño foliar por herbívoros incrementa, debido al aumento en la abundancia de insectos herbívoros (Morante-Filho et al., 2016) o la falta de un control descendente, es decir, de depredadores de insectos (Peter et al., 2015). No obstante, en algunos casos el incremento del daño foliar no parece estar relacionado con estas dos explicaciones (Dodonov et al., 2016). Por otro lado, la reducción de bosque remanente puede impactar de manera negativa los ensamblajes de insectos herbívoros nativos, debido a que la pérdida de plantas nativas propicia la desaparición de éstos insectos, sobre todo si éstos se alimentan de un espectro reducido de especies (de Araújo et al., 2015).
- *La presencia de actividades ganaderas.* De acuerdo con diferentes estudios (ver van Klink et al., 2015; Filazzola et al., 2020), existe una tendencia general hacia la reducción de la diversidad de artrópodos herbívoros en presencia de actividades ganaderas. Dicha tendencia puede ser consecuencia de efectos directos, como son el pisoteo y la ingesta accidental por el ganado (en particular para los artrópodos de poca vagilidad), o bien, por efectos indirectos, tal como cambios en la estructura de la vegetación (altura y complejidad) y en la disponibilidad de recursos, así como el aumento de la temperatura de los microhábitats y la reducción de lugares para pupar, ovipositar o refugiarse de depredadores (van Klink et al., 2015).
- *Diversidad de plantas.* Una mayor biodiversidad de plantas puede promover la abundancia y diversidad de insectos herbívoros, posiblemente porque se crea un hábitat heterogéneo que aumenta la disponibilidad de alimento para diferentes especies de herbívoros (Haddad et al., 2011; Moreira et al., 2016).
- *Rasgos funcionales de la vegetación.* Los rasgos funcionales son características fisiológicas, morfológicas o fenológicas que afectan el desempeño de los individuos y/o los procesos ecosistémicos (Violle et al., 2007; Salgado Negret y Paz, 2016). En particular, los “rasgos funcionales de respuesta” permiten a los organismos adaptarse ante cambios en el ambiente, y sus diferentes valores (denominados atributos) determinan en gran medida qué especies son favorecidas ante dichos cambios (Violle



et al., 2007; Salgado Negret y Paz, 2016). Por ejemplo, en los paisajes agroforestales, dos de los principales cambios que experimenta la vegetación son el aumento de la radiación solar y de la temperatura. Esto contribuye a que sólo las especies con atributos funcionales adaptados a estas nuevas condiciones puedan establecerse y sobrevivir, mientras que las especies cuyos atributos no estén adaptados tendrán menores posibilidades de lograrlo.

Algunos de los rasgos funcionales de respuesta de las plantas son el grosor foliar y el contenido foliar de materia seca (CFMS) (Salgado Negret et al., 2016). El grosor foliar es una característica que se relaciona con la cantidad de luz absorbida por la hoja y con su capacidad para tolerar bajas temperaturas (Salgado Negret et al., 2016). De igual manera, este rasgo puede funcionar la vez como una barrera física para los insectos herbívoros, lo cual en algunos casos hace que disminuya el daño por herbívoros (Peeters 2002; Caldwell et al., 2016). Por otro lado, el contenido foliar de material seca es un rasgo que indica la densidad de los tejidos foliares y la tasa de fijación de carbono, y que está relacionado con la inversión en defensas cuantitativas contra herbívoros (Kirk et al., 2012; Salgado Negret et al., 2016).

Generalmente, los rasgos funcionales están relacionados entre sí y organizados de tal manera que ha sido posible identificar diferentes estrategias de adquisición y uso de recursos ante variaciones ambientales (Violle et al., 2007; Salgado Negret et al., 2016). En este contexto se ha reportado que, en las regiones tropicales húmedas, el incremento de las actividades agropecuarias promueve el establecimiento de especies vegetales con “estrategia adquisitiva”, es decir, son especies que adquieren rápidamente recursos, los cuales invierten principalmente en crecimiento y en menor medida en defensas anti-herbívoros (Coley et al., 1985; Carreño-Rocabado et al., 2016). Por ello, estas especies se caracterizan por tener altas tasas de crecimiento y fotosíntesis, por ser demandantes de luz, con hojas de alta calidad nutricional para los herbívoros (altos contenidos de nitrógeno y fósforo, y bajas defensas) y bajos valores de CFMS (Fig. 1) (Coley et al., 1985; Joern et al., 2012; Salgado Negret et al., 2016). Asimismo, estas especies pueden tener hojas con un menor grosor foliar, ya que en algunos casos este rasgo se ha correlacionado negativamente con las tasas fotosintéticas y positivamente

con el contenido foliar de materia seca (Vile et al., 2005; Salgado Negret et al., 2016). Por el contrario, se ha encontrado que el bosque maduro se caracteriza por mantener especies con una “estrategia conservativa”, esto es, especies cuyos recursos los invierten principalmente a mantener sus tejidos y a las defensas anti-herbívoros, y en menor medida al crecimiento. Esto hace que sean especies con bajas tasas de crecimiento, tolerantes a la sombra, con bajas concentraciones de nutrientes foliares y un alto CFMS (Coley et al., 1985; Garnier et al., 2007; Carreño-Rocabado et al., 2016; Fig. 1). En el caso de los bosques tropicales húmedos en sucesión, se ha reconocido que hay una tendencia al cambio de especies adquisitivas a conservativas conforme avanza este proceso, lo cual posiblemente está dirigido por diferencias en la disponibilidad de luz (Lohbeck et al., 2013, 2015; Carreño-Rocabado et al., 2016).



Figura 1: Perfil general de los componentes de un paisaje agroforestal. La flecha verde señala que, hacia la derecha, incrementa el impacto de las actividades humanas sobre el bosque maduro. Asimismo, refleja que en los bosques tropicales húmedos hay una tendencia al cambio de especies con estrategias conservativas a adquisitivas conforme incrementan dichas actividades. CFMS=contenido foliar de materia seca. Elaboración propia con base en la información de Coley et al., 1985; Carreño-Rocabado et al., 2016 y Salgado Negret et al., 2016.

Una forma de analizar la relación planta-herbívoro y la manera en que es afectada por los rasgos funcionales de la vegetación es bajo el enfoque de la teoría de redes complejas, cuya representación gráfica muestra las interacciones entre especies por medio de aristas y nodos, respectivamente (Blüthgen et al., 2008; Dehling, 2018). En particular, el uso de redes bipartitas ha sido de gran utilidad para estudiar la herbivoría, ya que permite examinar las relaciones entre dos niveles tróficos (Dehling, 2018).

Por medio de la teoría de redes no sólo es posible identificar qué especies interactúan entre sí, sino que también permite reconocer las propiedades emergentes del sistema (o métricas de la red; Tabla 1) y los posibles factores que las moldean. En particular, el análisis de dichas métricas es de gran utilidad para evaluar si existen patrones en la organización de las comunidades, y si éstas son estables ante disturbios (Blüthgen et al., 2008; Dehling, 2018). De manera general se ha identificado que, en los ecosistemas naturales, las redes de interacciones antagonistas tienden a presentar un bajo nivel de anidamiento, a ser muy especializadas y a tener un arreglo modular (López-Carretero et al., 2018), siendo estas últimas dos características las que le confieren una mayor estabilidad ante disturbios (Thébault y Fontaine, 2010).

Tabla 1: Descripción e implicaciones ecológicas de algunas de las principales métricas de las redes de interacciones ecológicas, con énfasis en la herbivoría.

<b>Métrica</b>	<b>Descripción</b>	<b>Implicación ecológica</b>
Tamaño ( $S$ )	Número total de nodos (Antoniazzi et al., 2018; Delmas et al., 2019).	Representa la riqueza de la comunidad estudiada (plantas e insectos) (Delmas et al., 2019).
Conectancia ( $C$ )	Proporción de interacciones registradas con respecto al total de interacciones posibles (Jordano, 1987).	Altos valores de conectancia pueden tener fuertes efectos negativos sobre la modularidad de la red y, por lo tanto, afectar su estabilidad (Thébault y Fontaine, 2010).

Tabla 1: (Continúa)

Métrica	Descripción	Implicación ecológica
Modularidad	Mide la tendencia de la red a organizarse en módulos o subgrupos, donde las interacciones dentro de éstos son más frecuentes que entre módulos (Olesen et al., 2007; Grilli et al., 2016).	Una alta modularidad le confiere estabilidad a la comunidad, ya que disminuye el riesgo de que las perturbaciones o extinciones escalen y afecten a todas las especies de la red (May, 1972; Stouffer y Bascompte, 2011; Robinson y Strauss, 2020). Así mismo, la estructura modular permite retener los efectos de la competencia (Robinson y Strauss, 2020).
Anidamiento	Patrón de interacciones en el cual, tanto las especies generalistas como las especialistas de un nivel trófico, tienden a interactuar con las especies generalistas del otro nivel trófico, en tanto que las interacciones entre especies especialistas son poco frecuentes (Burgos et al., 2007).	Se refiere al nivel de interacciones compartidas entre las especies (Thébault y Fontaine, 2010).
Robustez ( $R$ )	Mide la resistencia de la red ante la remoción de nodos (Bascompte y Jordano, 2007). Se calcula con base en el área bajo una “curva de tolerancia al ataque”, generada por extinciones secundarias (Burgos et al., 2007; Memmott et al., 2004). Sus valores varían de 0 a 1, donde 0 indica que se trata de una red frágil cuya curva decrece abruptamente, mientras que valores cercanos a 1 señalan que se trata de una red robusta, con una curva que disminuye muy suavemente (Burgos et al., 2007).	Evalúa la vulnerabilidad de la comunidad de herbívoros ante la extinción de especies de plantas (Villa-Galaviz et al., 2012; Welti et al., 2017).
Especialización ( $H^{2'}$ )	Mide el grado de especialización (o selectividad) de toda la red. Su valor varía entre 0 y 1 (especialización completa) (Dormann et al., 2009, 2020).	Un alto valor de especialización refleja una baja amplitud de la dieta de los herbívoros (López-Carretero et al., 2018).
Diversidad de interacciones ( $H_2$ )	Calcula la diversidad de interacciones de toda la red con base en el índice de Shannon (Antoniazzi et al., 2018; Dormann et al., 2020).	
Especies núcleo y periféricas	Se refiere a los nodos que albergan la mayor o menor cantidad de enlaces de toda la red (Dáttilo et al., 2013).	Las especies núcleo (o clave) mantienen el mayor número de interacciones en comparación con el resto de las especies del mismo nivel trófico. Por el contrario, las especies periféricas poseen el menor número de interacciones (Dáttilo et al., 2013).

Tabla 1: (Continúa)

<b>Métrica</b>	<b>Descripción</b>	<b>Implicación ecológica</b>
Selectividad ( $d'$ )	Cuantifica la selectividad (especialización) de cada especie en relación con los recursos disponibles (Blüthgen et al., 2006). Los valores de esta métrica varían de 0 a 1 (López-Carretero et al., 2016).	Desde la perspectiva del nivel trófico inferior, las especies de plantas con un alto valor de $d'$ son consumidas por un reducido número de especies de herbívoros, los cuales a su vez están asociados a un reducido número de especies hospederas. Para valores de $d'$ cercanos a 0 la interpretación es la opuesta (López-Carretero et al., 2016).
Fuerza de las especies	Se refiere a la suma de las dependencias de las especies de cierto nivel trófico hacia determinada especie $i$ del otro nivel trófico (Bascompte et al., 2006).	Señala qué tan importante es cada especie de planta para la supervivencia de las especies de herbívoros con las que interactúa. Altos valores de este índice indican que cierta especie de planta $i$ es de gran importancia para las especies de herbívoros de la red, ya que estos dependen fuertemente de dicha planta hospedera (Bascompte et al., 2006; López-Carretero et al., 2016).

Por lo anterior, el presente trabajo busca estudiar el efecto de los paisajes agroforestales sobre el ensamblaje, diversidad y redes de interacción planta-herbívoro, y la relación entre dos rasgos funcionales de las hojas (contenido de materia seca y grosor foliar) y las métricas de las redes de interacción. En particular, se consideraron a las orugas como modelo de estudio por tratarse de un grupo mega diverso, ya que los lepidópteros son el segundo orden de insectos con el mayor número de especies conocidas (Goldstein, 2017), además de que al pertenecer al gremio de los insectos herbívoros masticadores pueden llegar a ser responsables de aproximadamente el 75 % del consumo anual de hojas en las selvas húmedas (Coley y Barone, 1996). Por otro lado, debido a la poca movilidad que presentan, estos organismos son muy susceptibles a los cambios que ocurren en las comunidades de plantas, ya sea por cuestiones naturales o antrópicas, lo cual los hace vulnerables ante los paisajes agroforestales. Finalmente, dado que en etapas posteriores de su desarrollo ontogenético se convierten en polinizadores de distintas especies, los cambios que ocurran en sus comunidades eventualmente tendrán repercusiones sobre los servicios ecosistémicos que estos organismos ofrecen.

## 2. Hipótesis y predicciones

1. Dado que la conversión de bosques a paisajes agroforestales modifica la composición taxonómica de la vegetación y tiende a disminuir su diversidad, se espera que a) las diferencias en la composición de plantas y herbívoros sean mayores entre los paisajes con porcentajes contrastantes de bosque remanente, y que estas diferencias sean menores entre los paisajes con porcentajes similares de bosque remanente. b) Por otro lado, se espera que la diversidad, tanto de herbívoros como de plantas interactuantes, disminuya a medida que se reduce la cobertura de bosque remanente en el paisaje.
2. Dado que las especies de plantas de los campos agropecuarios tienden a tener estrategias adquisitivas y, por lo tanto, bajas defensas anti-herbívoros (Coley et al., 1985; Carreño Rocabado et al., 2016), se espera que los paisajes dominados por actividades agropecuarias estén caracterizados por herbívoros generalistas. Esto contribuirá a que las redes de dichos paisajes presenten bajos valores de especialización, modularidad y robustez, y altos valores de conectividad, en comparación con los paisajes sin actividades agropecuarias.
3. Ya que se ha reconocido que en las comunidades vegetales de las selvas húmedas predomina una estrategia conservativa, se espera que: a) los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente estén caracterizados por especies con altos valores de CFMS y mayor grosor foliar, en contraste con los paisajes donde dominan las actividades agropecuarias. b) Dado que dichos atributos funcionales pueden indicar una mayor inversión de recursos para defensas anti-herbívoros, se espera que las especies de plantas de los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente sean menos atractivas para los insectos herbívoros, incrementando así la especialización de los insectos (selectividad) y su dependencia hacia estas (fuerza de las especies de plantas).
4. Dado los puntos anteriores, se espera que el porcentaje de daño foliar por herbívoros incremente a medida que disminuye el porcentaje de bosque remanente.

### 3. Objetivos

El objetivo general del presente trabajo fue evaluar la posible asociación entre diferentes indicadores de deterioro en paisajes agroforestales y los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro en la región de La Selva Lacandona, Chiapas, México. Los objetivos particulares son:

1. Determinar y comparar la abundancia, composición y diversidad taxonómica de orugas y de sus plantas interactuantes entre paisajes agroforestales con distinto porcentaje de cobertura de bosque remanente (bosque maduro + bosque secundario).
2. Determinar y comparar los parámetros de las redes de interacción planta-herbívoro entre distintos paisajes agroforestales.
3. Evaluar dos rasgos funcionales de las plantas (contenido foliar de materia seca y grosor foliar) y su cambio a través de los distintos paisajes agroforestales. Asimismo, evaluar su potencial efecto sobre dos métricas de las redes: la selectividad de los herbívoros y la fuerza de las especies de plantas.
4. Determinar y comparar el porcentaje de daño foliar ocasionado por herbívoros en diferentes paisajes agroforestales, y su posible relación con los rasgos funcionales foliares.

## 4. Antecedentes

En 2018, Ramírez-García estudió las redes de interacción planta-oruga en cuatro paisajes agroforestales (con el 100, 76, 50 y 28 % de bosque remanente) en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. En este trabajo encontró que la composición de especies y las interacciones difirieron más por el tipo de vegetación en el que se encontraban que por el nivel de conversión del paisaje. Además, reporta que los valores de diversidad de los paisajes modificados fueron significativamente menores que el del paisaje conservado, y que las redes de los campos agropecuarios presentaron una mayor conectividad y fueron menos modulares que las redes del bosque maduro y secundario.

Actualmente, el campo de investigación enfocado a conocer la manera en que las métricas de las redes de interacción planta-herbívoro son afectadas por los rasgos funcionales de las comunidades vegetales es casi inexplorado. Únicamente se tiene documentado el trabajo de López-Carretero y colaboradores (2016) sobre el papel de la dureza de la hoja, la densidad de tricomas y el contenido de fenoles sobre la especialización y fuerza de las interacciones entre especies de orugas. En dicha investigación se encontró que ambas métricas fueron influenciadas por las características de defensa de las hojas y, en particular, la selectividad de los herbívoros estuvo relacionada con su habilidad para lidiar con la dureza de las hojas.



## 5. Metodología

### 5.1. Zona de estudio

El estudio se realizó en la región de la Selva Lacandona al sureste de Chiapas, México (Fig. 2A). La zona posee un clima cálido húmedo, con una temperatura anual promedio de 24°-26°C y una precipitación media anual que va de 1500 a 3500 mm (Instituto Nacional de Ecología, 2000). El tipo de vegetación característica es selva alta perennifolia, y es considerada una zona de alta prioridad para la conservación debido a su gran biodiversidad y productividad (Arriaga et al., 2000). Desafortunadamente, esta región ha perdido cerca del 66 % de sus ecosistemas naturales debido a la deforestación y al cambio de uso de suelo para formar potreros y zonas agrícolas (Fig. 3) (Tejeda-Cruz, 2009; Carabias et al., 2016).

### 5.2. Sitios de estudio

Se seleccionaron 18 paisajes de 1 km<sup>2</sup> cada uno (1 x 1 km), los cuales se distribuyeron entre los municipios de Marqués de Comillas, Benemérito de las Américas y Ocosingo, siendo este último el que alberga gran parte de la Reserva de la Biósfera “Montes Azules” (Fig. 2B). En conjunto, estos paisajes representan un gradiente de conversión de bosque maduro a paisajes agroforestales, los cuales presentaron distintos tipos de uso de suelo y manejo (Fig. 3). Este gradiente de conversión se estableció con base en el porcentaje de cobertura de bosque maduro de cada paisaje en agosto de 2019 (Tabla 2). Cada paisaje se subdividió en nueve cuadrados (11.11 ha. cada uno) para después seleccionar cuatro de estos al azar, de manera que se contaron con parcelas con distintos tipos de vegetación. Posteriormente, en la parte central de cada cuadrado se trazó un transecto de 125 x 2 m, con dirección norte-sur, sobre el cual se realizaron dos muestreos: el primero durante febrero-marzo, y el segundo en octubre-noviembre.

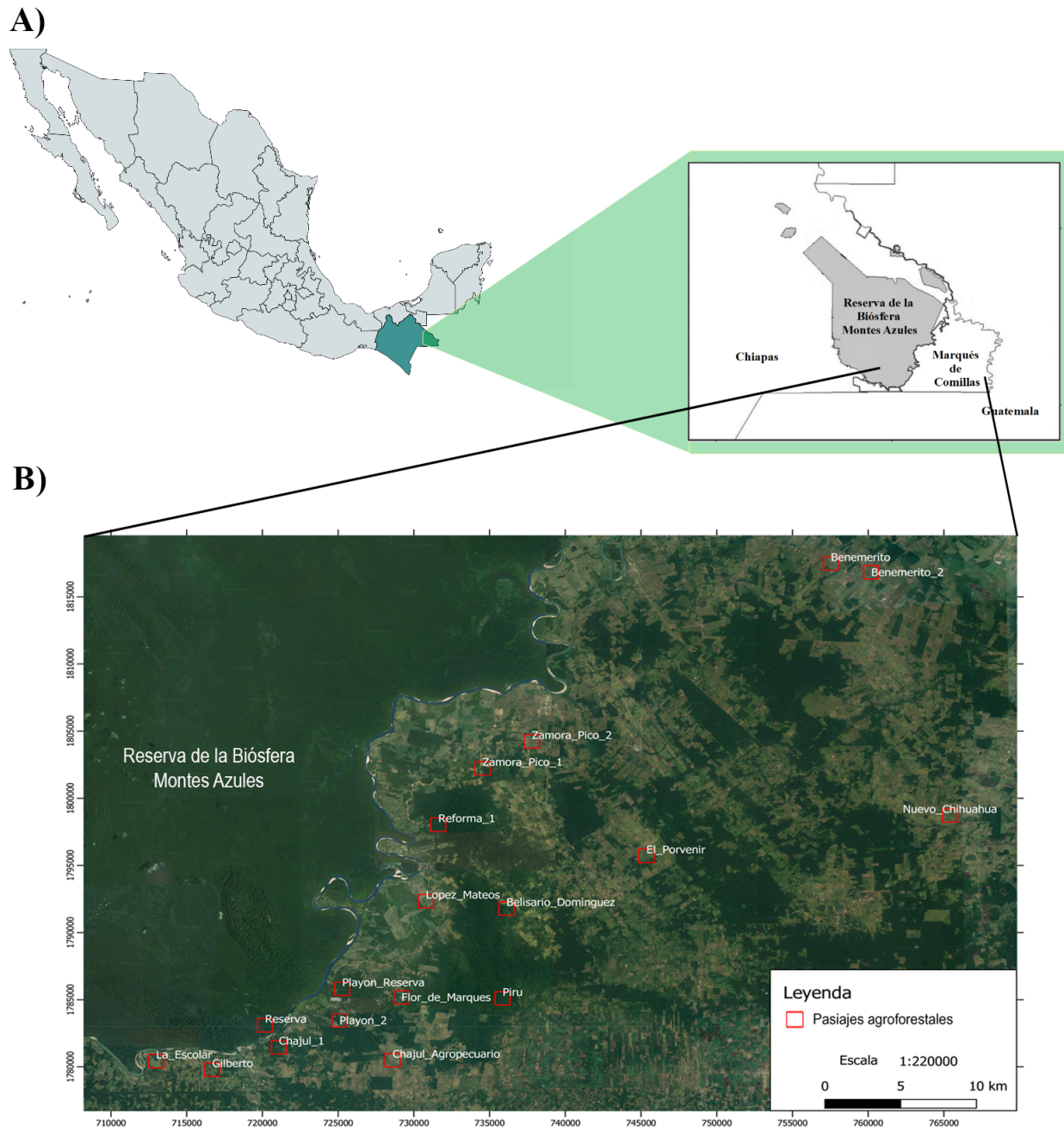


Figura 2: A) Zona de estudio; B) Ubicación de los 18 paisajes agroforestales en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Mapa de los sitios elaborado por Jonathan Solórzano y Alberto Gallardo.



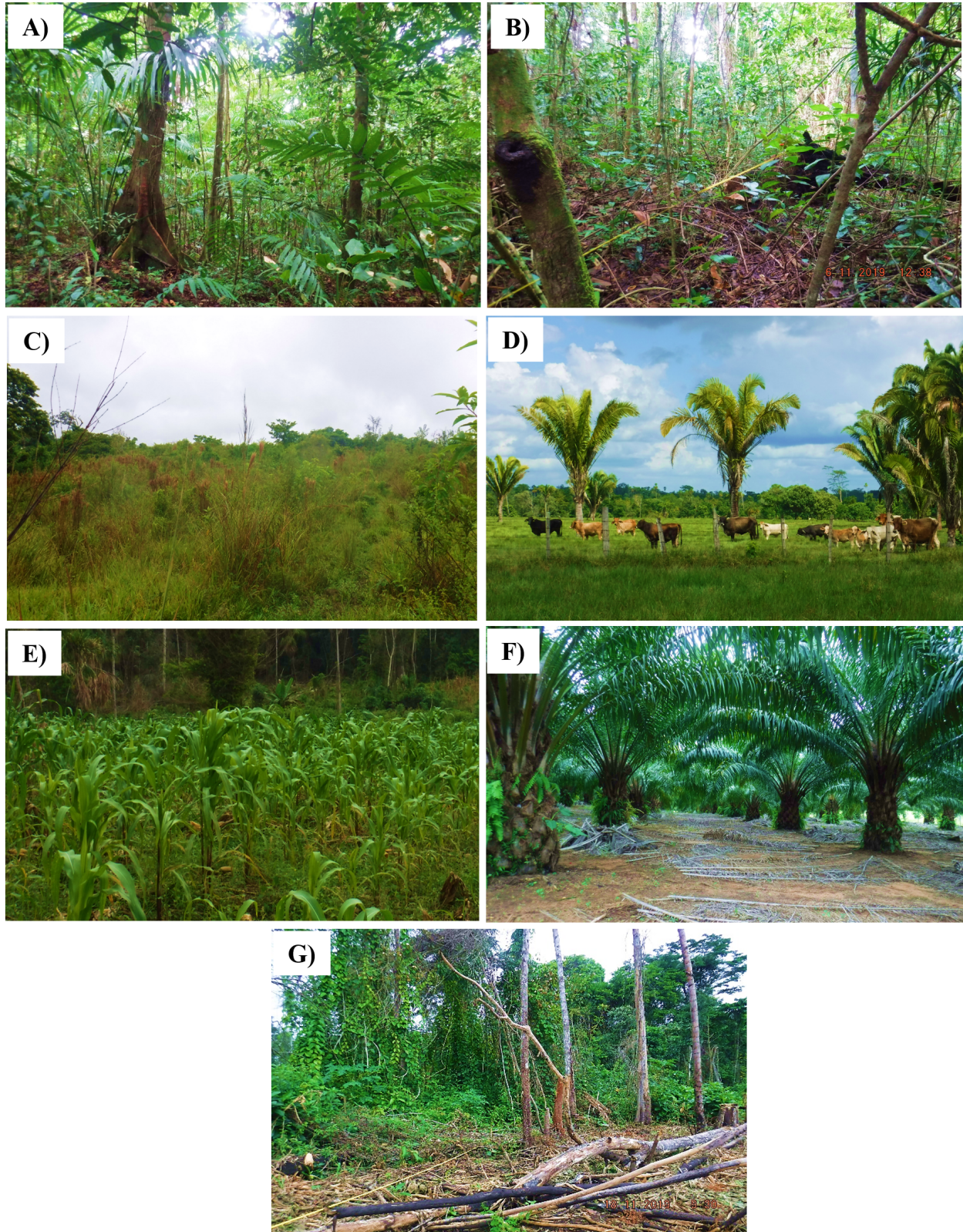


Figura 3: Tipos de uso de suelo de los paisajes agroforestales evaluados. A) Bosque maduro; B) bosque secundario; C) pastizal con arbustos; D) potrero activo; E) cultivo de maíz; F) cultivo de palma de aceite y G) parcela recién deforestada. Fotografías: P. Corona-Tejeda.

Tabla 2: Cobertura total de bosque remanente (maduro y secundario) de cada sitio de estudio.

<b>Sitio</b>	<b>Bosque remanente</b>
Reserva	100
El Pirú	99.90
Reforma 1	98.40
Playón Reserva	95.70
Chajúl	70.30
Belisario Domínguez	64.50
Playón	57.30
Flor de Marquéz	51.50
Gilberto	47.00
La Escolar	42.80
Pico de Oro 1	42.10
López Mateos	33.90
El Porvenir	12.60
Benemérito 1	9.00
Chajúl Agropecuario	4.60
Benemérito 2	1.30
Pico de oro 2	0.80
Nuevo Chihuahua	0.10

### 5.3. Colecta de orugas y de sus plantas hospederas

En los transectos de cada paisaje se utilizó el método de colecta directa para localizar a las orugas folívoras que se encontraran sobre la vegetación, hasta una altura máxima de 2 m. Las orugas fueron colectadas y criadas en recipientes individuales hasta su muerte o la eclosión del adulto. Durante su crianza, cada oruga fue fotografiada y alimentada con hojas de la misma especie vegetal en la que fue encontrada, para así verificar su relación trófica con la planta (es decir, de que existiera interacción entre ambos organismos). Las orugas fueron identificadas con ayuda de la guía fotográfica de un estudio previo realizado en zonas adyacentes (ver Ramírez-García, 2018), y en los casos donde esto no fue posible, las orugas se identificaron por medio de la técnica de código de barras (DNA barcoding; Valentini et al., 2009). Los ejemplares de las plantas que se encontraron interactuando con las orugas fueron

etiquetados y prensados. Posteriormente, estos ejemplares fueron identificados al máximo nivel taxonómico posible con ayuda del Dr. Guillermo Ibarra-Manríquez, Rafael Lombera y Santiago Sinaca-Colín. Los casos en los que no se logró identificar a las especies, ya sean vegetales o animales, fueron tratados como morfoespecies.

#### **5.4. Rasgos funcionales de la vegetación**

Para este trabajo se eligieron dos rasgos funcionales a evaluar: el grosor foliar y el contenido foliar de materia seca (CFMS). El primer rasgo fue elegido porque puede reducir el daño por herbívoros (Caldwell et al., 2016), mientras que el CFMS fue elegido porque se ha reportado que funciona como buen indicador de las estrategias de adquisición y uso de recursos de las plantas (Wilson et al., 1999).

*Grosor foliar.* Durante el primer muestreo, en cada planta en la que se encontró alguna oruga, se seleccionaron 20 hojas maduras y se midió su grosor foliar (0.1 mm) con un micrómetro digital marca Beta. La medida se tomó en la parte media de la hoja, evitando la vena principal y las secundarias.

*Contenido foliar de materia seca.* Durante el segundo muestreo, de cada planta donde se encontró alguna oruga se seleccionaron seis hojas que cumplieran con las siguientes condiciones: a) que fueran hojas maduras (es decir, no jóvenes ni senescentes); b) que no presentaran ningún tipo de daño aparente, ya sea por herbívoros o por patógenos y c) en medida de lo posible, que estuvieran expuestas al sol. Las hojas seleccionadas fueron almacenadas en bolsas resellables de plástico y con humedad, para así evitar la deshidratación del tejido. Después de cada muestreo, se midió la masa fresca de cada hoja (0.0001 g) con una balanza analítica marca Ohaus. Finalmente, las hojas se secaron en un horno a 60 °C y, justo después de sacarlas del horno, se registró su masa seca.

## 5.5. Daño por herbívoros

Para calcular el porcentaje de daño por herbívoros se tomaron al azar 10 hojas de cada planta en la que se registró alguna oruga. Estas hojas se tomaron cada tres ramas, comenzando a partir de la tercera rama basal. Dichas hojas fueron prensadas y debidamente etiquetadas. Posteriormente las hojas fueron secadas en un horno y fotografiadas sin peciolo sobre un fondo blanco con escala, ubicando la cámara a una distancia de 28 cm y perpendicular a las hojas. Cada fotografía fue procesada utilizando la aplicación profesional LeafByte (Getman-Pickering et al., 2020).

## 5.6. Análisis de datos

*Composición taxonómica de las comunidades.* Con los datos de abundancia de las especies de cada paisaje, se usó el paquete “vegan” para construir matrices de disimilitud basadas en el índice de Horn-Morisita (1-HM). Los valores del índice varían de 0 a 1, donde 0 representa a comunidades con una composición semejante (0% de disimilitud) y 1 a comunidades diferentes (100% de disimilitud). Se empleó el índice Horn-Morisita debido a que éste es capaz de manejar diferentes tamaños de muestra (Oksanen et al., 2019). Posteriormente se construyeron dendrogramas utilizando la unión por promedio (también llamada “average link” o “UPGMA”) como método de agrupamiento.

*Diversidad de especies.* Para calcular la completitud (o cobertura) del muestreo se empleó la fórmula propuesta por Chao y Jost (2012):

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[ \frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

donde  $\hat{C}_n$  es la completitud,  $f_1$  es el número total de especies con un solo individuo (singletons),  $f_2$  corresponde al número de especies con dos individuos (doubletons) y  $n$  es el número total de individuos en la muestra. La completitud del muestreo se calculó con el paquete “SpadeR” (Chao et al., 2016) para las orugas y las plantas de cada paisaje. Debido

a que los valores de completitud fueron muy variables entre paisajes y, en algunos casos, bajos (ver Tabla 3), sus valores se estandarizaron a un 60% por medio de curvas de rarefacción y extrapolación con el paquete “iNEXT” (Chao y Jost, 2012). Posteriormente, con dicho porcentaje de completitud se evaluó la diversidad con base en los números de Hill (1973), de acuerdo con la fórmula:

$${}^qD = \left( \sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

donde  ${}^qD$  es la diversidad de orden  $q$ ,  $S$  es el número de especies y  $p_i$  es la abundancia relativa de cada especie. El parámetro  $q$  determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies, de manera que a bajos valores es poco sensible a éstas, y a medida que incrementa el valor de  $q$  el índice se vuelve más sensible a las especies dominantes (es decir, con altas abundancias relativas). Por ello, los valores de este índice están definidos para  ${}^0D$  como el número total de especies (riqueza), para  ${}^1D$  como el exponencial del índice de entropía de Shannon (i.e., número efectivo de especies comunes) y para  ${}^2D$  como el inverso del índice de dominancia de Simpson (i.e., número efectivo de especies dominantes) (Hill, 1973; Moreno et al., 2011; Chao et al., 2014). Los números de Hill poseen diferentes ventajas sobre los índices de entropía generalmente usados para medir la biodiversidad. Entre éstas, destaca el hecho de que obedecen al principio de duplicación y que todos sus valores son expresados en las mismas unidades (número efectivo de especies) (Chao et al., 2014). Finalmente, los valores de diversidad estimada se graficaron en función del porcentaje de bosque remanente, y se emplearon regresiones lineales para analizar la relación entre éstos.



Tabla 3: Valores de completitud de los muestreos de orugas ( $\hat{C}$  herbívoros) y de las plantas interactuantes ( $\hat{C}$  plantas) de cada sitio de estudio. En negritas se indican los valores de completitud que, por su bajo valor, no fueron considerados para realizar las extrapolaciones de diversidad.

Nombre del paisaje	$\hat{C}$ herbívoros (%)	$\hat{C}$ plantas (%)
Reserva	32.9	57.3
El Pirú	42.7	35.2
Reforma 1	39.4	39.4
Playón Reserva	30.2	19
Chajúl	48.7	36
Belisario Domínguez	<b>0</b>	<b>0</b>
Playón	44.7	18.4
Flor de Marqués	50.5	45.1
Gilberto	40.2	<b>8.3</b>
La Escolar	67.4	22.6
Pico de Oro 1	71.2	48.5
López Mateos	89.6	17.4
El Porvenir	86	39.8
Benemérito 1	70.5	80.6
Chajúl Agropecuario	<b>15.4</b>	46
Benemérito 2	63.3	48.6
Pico de oro 2	47.2	73.9
Nuevo Chihuahua	79.5	52.1

*Redes de interacción.* Se utilizó el paquete “bipartite” (Dormann et al., 2020) para construir las redes de interacción planta-herbívoro de cada paisaje y las siguientes métricas (para una descripción general de cada métrica, ver Tabla 1 en Introducción):

1. Métricas a nivel de red:

- **Tamaño.** Calculado como  $S = S_1 + S_2$ , donde  $S_1$  se refiere al número de nodos (riqueza) de uno de los niveles tróficos y  $S_2$  al número de nodos del otro nivel trófico (Antoniazzi et al., 2018).
- **Conectancia.** En redes bipartitas, esta métrica se calcula como  $C = \frac{L}{S_1 \times S_2}$ ,



donde  $L$  representa el número de enlaces (o interacciones) realizados,  $S_1$  la riqueza de uno de los niveles tróficos y  $S_2$  la riqueza del otro nivel trófico (Blüthgen et al., 2008; Delmas et al., 2019). Sus valores varían de 0 a 1 (Delmas et al., 2019).

- **Robustez ( $R$ )**. Esta métrica fue calculada para el nivel trófico superior (herbívoros), de manera que el valor obtenido se refiere a la robustez del grupo de herbívoros ante extinciones del nivel trófico inferior (plantas). Esta medida varía de 0 a 1; valores cercanos a 1 hacen referencia a un sistema muy robusto, donde la mayoría de las especies de herbívoros permanecen aun cuando una gran fracción de plantas es eliminada. Por el contrario, valores cercanos a 0 indican que se trata de un sistema frágil, donde la mayor parte de las especies de herbívoros desaparece ante la extinción de una pequeña fracción de especies de plantas (Dormann et al., 2020).
- **Anidamiento**. Para este caso se utilizó la medida conocida como “NODF”, la cual se basa en dos propiedades principales, que son el relleno decreciente y el traslape pareado (Almeida-Neto et al., 2008). Para obtener el anidamiento de una red, esta medida calcula primero el anidamiento por cada par de columnas y por cada par de filas. Posteriormente, el anidamiento total de las columnas (o filas) se calcula como el valor promedio de todos los pares de columnas o filas, según sea el caso. Por último, el anidamiento de toda la red es calculado como la suma de todos los valores de anidamiento pareados divididos entre el número total de pares (Almeida-Neto et al., 2008). Dado lo anterior, la medida de anidamiento para toda la red está dada por la fórmula:

$$NODF = \frac{\sum N_{pareada}}{\left[ \frac{n(n-1)}{2} \right] + \left[ \frac{m(m-1)}{2} \right]}$$

Para comparar el anidamiento entre redes y probar la significancia de cada uno,

estos valores se estandarizaron usando el valor de  $z$  ( $z$ -score) generado a partir de 1000 modelos nulos para cada red, con base en la fórmula:

$${}_zNODF = \frac{NODF_{obs} - NODF_{AL_{prom}}}{DESVEST_{NODFAL}}$$

donde  $NODF_{obs}$  es el anidamiento observado de la matriz original,  $NODF_{AL_{prom}}$  es el valor promedio del anidamiento de los modelos nulos y  $DESVEST_{NODFAL}$  se refiere a la desviación estándar del anidamiento de los modelos nulos (Ulrich et al., 2009). El estandarizar los valores de anidamiento permite hacer comparaciones después de controlar las variaciones en los valores de riqueza, conectancia y número de interacciones entre redes (de Assis Bomfim et al., 2018). Se considera que un valor de anidamiento es significativamente mayor a lo esperado por azar cuando el valor absoluto de  $z$  es dos veces mayor a la desviación estándar.

- **Modularidad.** Esta métrica se obtuvo con el algoritmo “DIRTLPAwb+” de Beckett (2016). Para hacer comparaciones entre redes y probar la significancia de cada valor, se generaron 100 modelos nulos usando el método 4 (“shuffle.web”), el cual mantiene constantes los valores de conectancia y la frecuencia de las interacciones (Dormann et al., 2020). Posteriormente, estos datos se estandarizaron con el valor de  $z$ , calculado con la fórmula presentada en el punto anterior.
- **Número de módulos.** Son calculados con base en técnicas de ordenación multivariante (Dormann et al., 2020).
- **Especialización ( $H'_2$ ).** Esta medida se calcula con base en la forma estandarizada del índice bidimensional de entropía de Shannon ( $H_2$ ) (Blüthgen et al., 2006, 2007). La medida de especialización de una red ( $H'_2$ ) se acota a valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a 0 indican que se trata de una

generalización extrema, mientras que valores cercanos a 1 hacen referencia a una especialización extrema (Blüthgen et al., 2006). Esta medida se obtiene con la fórmula:

$$H'_2 = \frac{H_{2max} - H_2}{H_{2max} - H_{2min}}$$

- **Diversidad de interacciones.** Medida derivada del índice de entropía de Shannon (Antoniazzi et al., 2018).

2. Métricas a nivel de las especies:

- **Especies núcleo.** Se calcularon con base en la fórmula:

$$G_c = \frac{k_i - k_{prom}}{\sigma_k}$$

donde  $k_i$  es el número promedio de links para la especie  $i$ ,  $k_{promedio}$  es el número promedio de links de todas las especies del mismo nivel trófico, y  $\sigma_k$  es la desviación estándar del número de links para la especie  $i$ . Si  $G_c > 1$  = especie núcleo; si  $G_c < 1$  = especie periférica (Dáttilo et al., 2013).

- **Selectividad ( $d'$ ).** Se calculó con base en la distancia estandarizada de Kullback-Leibler (Blüthgen et al., 2006, 2007), definida como

$$d' = (d_i - d_{min}) / (d_{max} - d_{min})$$

Este índice se calculó para cada una de las especies del nivel trófico inferior (plantas), de manera que nos permite tener una medida para conocer qué especies son consumidas por un menor o mayor número de especies de herbívoros. Valores de  $d'$  cercanos a 1 indican que la selectividad de los herbívoros hacia dicha especie de planta es alta (es decir, que es consumida por sólo unas cuantas especies especialistas). Por el contrario, valores de  $d'$  cercanos

a 0 señalan que dicha especie de planta es consumida por un mayor número de especies de herbívoros, los cuales tienden a ser menos selectivos (López-Carretero et al., 2016).

- **Fuerza de las especies.** Se calculó para cada especie de planta hospedera, utilizando la medida de Bascompte et al., (2006).

*Rasgos funcionales foliares.* Para analizar el contenido foliar de materia seca (CFMS) de las especies de plantas interactuantes, primero se obtuvo el valor de este rasgo por cada hoja pesada. Para esto, se siguió la fórmula:

$$CFMS = \frac{Masa\ seca\ al\ horno\ (mg)}{Masa\ fresca\ (g)}$$

Posteriormente, se obtuvo el CFMS promedio de cada especie de planta y se calculó la media ponderada (“community-weighted mean” o “CWM”) de cada paisaje con la fórmula:

$$CWM = \sum_{i=1}^n (p_i \times x_i)$$

donde  $p_i$  se refiere al valor del CFMS para la especie  $i$ , y  $x_i$  a la abundancia relativa de la especie  $i$  en determinado paisaje (Garnier et al., 2004; Lavorel et al., 2008). Finalmente, se hicieron regresiones para evaluar la relación entre 1) la media ponderada de cada paisaje (variable dependiente) y el porcentaje de bosque remanente en los paisajes, y 2) la abundancia total de orugas (variable dependiente) y el CFMS (por paisaje y por especie). Dado que tres de los paisajes analizados contaban con menos del 80 % de la abundancia relativa acumulada con valores de CFMS, estos no fueron considerados para hacer las regresiones.

Para el caso del grosor foliar, los pasos que se siguieron fueron los mismos descritos previamente. En el caso del grosor foliar, las especies cuyos valores no se lograron obtener en campo fueron tomadas de la base de datos proporcionada por el Dr. Miguel Martínez-Ramos (del total de especies registradas en este trabajo, los valores del 1.35 % de las especies se tomaron de la base de datos ya mencionada).

Dado que el grosor foliar y el contenido de materia seca podrían afectar la palatabilidad de las plantas ante los insectos herbívoros, se seleccionaron dos métricas de las redes a nivel de especie para evaluar esta posible relación: la selectividad ( $d'$ ) y la fuerza de las especies. Ambas métricas se eligieron porque, desde la perspectiva del nivel trófico inferior, brindan información sobre qué tan selectivos son los herbívoros hacia cierta especie de planta, así como de la importancia de éstas para sus herbívoros asociados. Por lo anterior, se realizaron GLMs con distribución gamma con los valores del grosor foliar, contenido de materia seca y porcentaje de bosque remanente como variables predictivas, y la selectividad y la fuerza de las especies como variables de respuesta. Dado que la información del grosor foliar se restringía a las especies del primer muestreo, y la del CFMS a las del segundo muestreo, este análisis se realizó para cada temporada y de manera global. En este último caso, se unieron los datos de ambos muestreos para obtener una red global, después se calcularon los valores de selectividad y fuerza de las especies, y finalmente se seleccionaron las especies correspondientes a cada temporada para realizar los GLMs. Para el caso particular de la selectividad, a cada valor se le sumó 0.1 para eliminar los valores enteros (0 y 1).

*Porcentaje de daño por herbívoros.* Para cada paisaje, primero se calculó el promedio del porcentaje de daño por herbívoros por especie y posteriormente se calculó el promedio por paisaje. Dado que los valores promedio se encontraban expresados en porcentaje, estos datos se convirtieron a proporción y después se les aplicó la transformación “logit”, recomendada para analizar proporciones no binomiales:  $\log(y/[1-y])$  (Warton y Hui, 2011). Posteriormente, con estos datos transformados se hicieron regresiones para evaluar las posibles relaciones entre el daño por herbívoros (variable de respuesta) y 1) el porcentaje de bosque remanente, 2) el CFMS, 3) el grosor foliar y 4) la abundancia total de herbívoros. Estos análisis se realizaron tanto por especie como por paisaje, con excepción de la abundancia de herbívoros que sólo se hizo a nivel de paisaje. Para el caso de los análisis realizados por especie, los datos fueron separados por paisaje, de manera que si una especie se encontró en tres paisajes diferentes, se consideraron tres valores diferentes de daño. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R v. 3.6.2 (R Development Core Team, 2019).

## 6. Resultados

En total se encontraron 366 orugas de las cuales 114 se identificaron hasta el nivel de especie, 23 hasta el nivel de género y 45 sólo al nivel de familia. Se desconoce la identidad de 184 individuos. En total, las orugas colectadas pertenecen a 163 especies (51 especies y 112 morfoespecies), 47 géneros y 17 familias (ver Anexo I). Las especies más abundantes fueron *Palpita flegia* (Crambidae; 33 individuos), Lepidoptera 104 (20 individuos) y Lepidoptera 99 (13 individuos). Estas mismas especies fueron las que se encontraron en un mayor número de sitios, siendo Lepidoptera 104 la más frecuente (presente en nueve sitios), seguida por *P. flegia* (siete sitios) y Lepidoptera 99 (seis sitios). Del total de especies registradas, el 66 % (108 especies) fueron singletons, es decir, especies representadas por un solo individuo.

Respecto a las plantas interactuantes, en total se encontraron 267 individuos, de los cuales 151 fueron identificados al nivel de especie, 44 hasta el nivel de género y 8 sólo hasta el nivel de familia. Se desconoce la identidad de 64 individuos. Las plantas están distribuidas en 142 especies (88 especies y 54 morfoespecies) de 73 géneros y 42 familias (ver Anexo II). Las especies más abundantes fueron *Vernonia patens* (Asteraceae; 16 individuos) y *Thevetia ahouai* (Apocynaceae; 15 individuos). De igual manera, las especies que se presentaron en un mayor número de sitios fueron *V. patens* y *T. ahouai*, ambas presentes en ocho paisajes, seguidas por *Croton schiedeanus* (encontrada en seis sitios). De la riqueza total de plantas interactuantes, el 67 % (95 especies) corresponden a singletons.

### 6.1. Abundancia, composición y diversidad de especies

No se encontró relación entre el porcentaje de bosque remanente y la abundancia de orugas. De acuerdo con los análisis de conglomerados, la composición de orugas y de plantas fue muy variable entre los sitios (Fig. 4). No obstante, en el caso de las orugas, los sitios que fueron más similares entre sí son los que presentan menores coberturas de bosque remanente (Fig. 4).

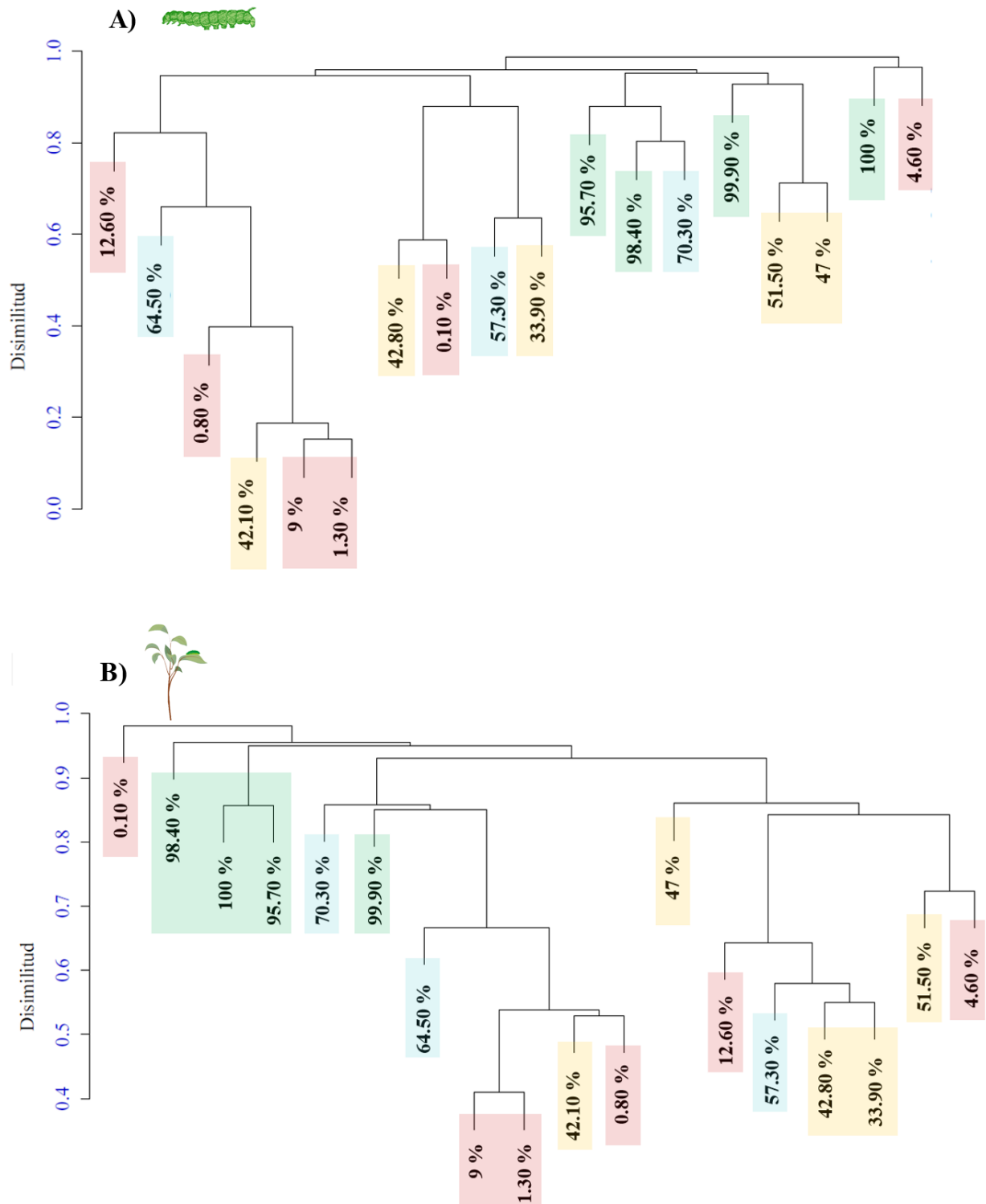


Figura 4: Dendrogramas de disimilitud. A) Orugas; B) Plantas interactuantes. En cada rama terminal se muestra el porcentaje de bosque remanente (maduro y secundario) de cada sitio de estudio. De manera general, en rectángulos se señalan cuatro grupos de acuerdo con el porcentaje de bosque remanente: de 0 al 12 % (rectángulos rojos), del 33 al 51 % (amarillo), del 57 al 70 % (azul) y del 95 al 100 % (verde).

Se encontraron relaciones significativas entre los porcentajes de cobertura de bosque remanente y la diversidad taxonómica, tanto de herbívoros como de plantas interactuantes (Fig. 5). En el caso de los herbívoros, los tres índices de diversidad analizados (riqueza, Shannon y Simpson) mostraron una relación lineal positiva y significativa con el porcentaje de cobertura de bosque remanente, de manera que los valores de diversidad de herbívoros aumentan conforme se incrementa la cobertura de bosque remanente (Fig. 5A). En el caso de las plantas interactuantes, para la riqueza y el índice de Shannon la relación fue curvilínea, siendo los paisajes con coberturas intermedias de bosque remanente los que presentaron los valores más altos, en tanto que para el índice de Simpson, la relación fue lineal (Fig. 5B).

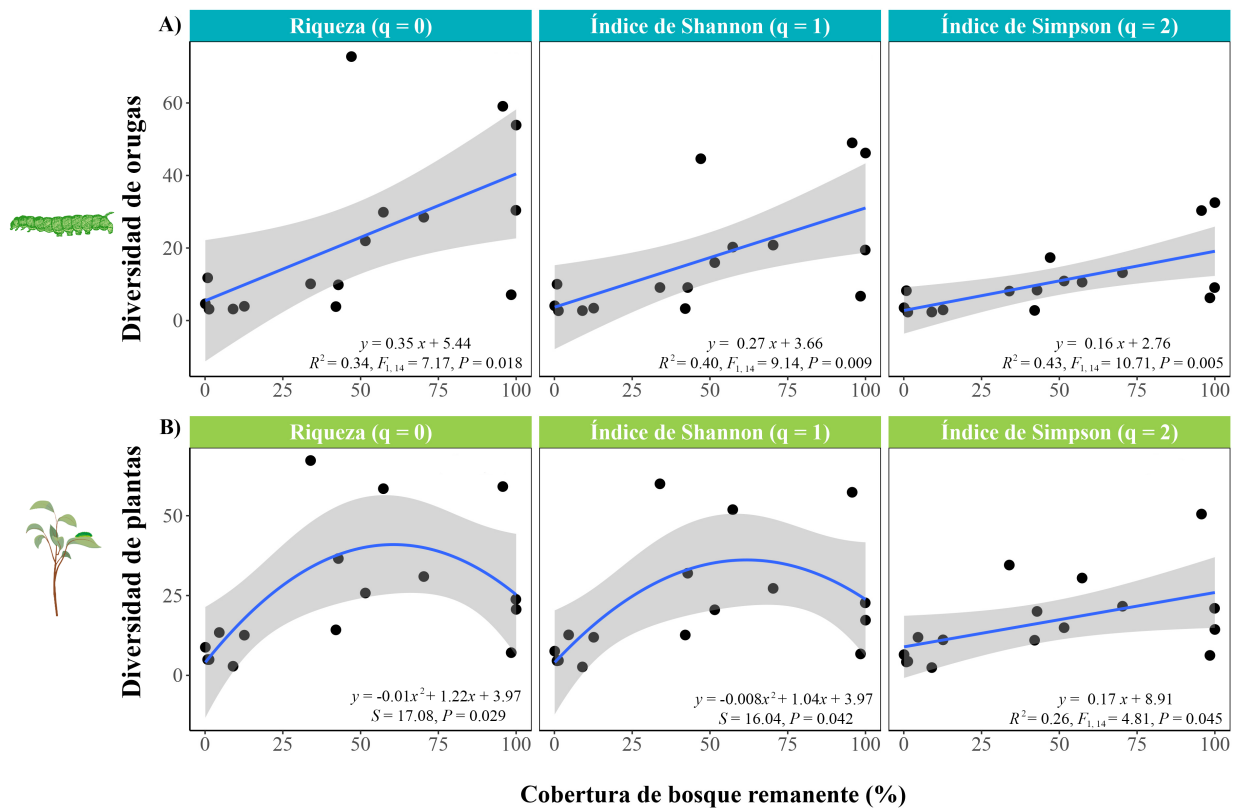


Figura 5: Cambios en los valores de diversidad estimada en función del porcentaje de bosque remanente (maduro y secundario) en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. Cada punto representa un paisaje. A) Datos correspondientes a las orugas (herbívoros; cuadros azules); B) Datos correspondientes a las plantas interactuantes (cuadros verdes).



## 6.2. Redes de interacción planta-herbívoro

Al analizar las redes de interacción planta-herbívoro de los distintos paisajes agroforestales (Fig. 6), se detectaron un total de 34 especies núcleo (Tabla 4). En el caso de los herbívoros, se identificaron 15 especies núcleo pertenecientes a las familias Crambidae, Notodontidae y Lasiocampidae (el resto de las familias no cuentan con identificación). Para el caso de las plantas hospederas, se detectaron 19 especies núcleo de 11 familias, siendo las más frecuentes Euphorbiaceae y Piperaceae.

Tabla 4: Listado de las especies núcleo (plantas y herbívoros) de los distintos paisajes agroforestales. C. B. R. = Cobertura de bosque remanente (maduro y secundario); x = sin especies núcleo. Entre paréntesis se muestra el número con el que cada especie puede ser identificada en la red (ver Fig. 6).

Paisaje	C.B.R. (%)	Especies núcleo	
		Plantas	Orugas
Reserva	100	<i>Tectaria heracleifolia</i> (1)	<i>Pileosoma thialis</i> (4)
		<i>Calathea lutea</i> (2)	Lepidoptera 23 (5)
		<i>Acalypha diversifolia</i> (3)	Lepidoptera 2 (6)
El Pirú	99.90	x	<i>Ginaldia</i> Janzen03 (7)
Reforma	98.40	<i>Piper</i> sp2 (9)	Lepidoptera 47 (8)
Playón Reserva	95.70	<i>Spondias mombin</i> (10)	x
		Morfoespecie 12 (11)	
Chajúl	70.30	<i>Costus</i> sp. (12)	x
		<i>Piper</i> sp3 (13)	
Playón	57.30	<i>Vernonia patens</i> (14)	x
		Morfoespecie 1 (15)	
Flor de Marqués	51.50	<i>Sida rhombifolia</i> (16)	Lepidoptera 99 (18)
		<i>Spondias mombin</i> (17)	
		Lepidoptera 99 (20)	
Gilberto	47.00	<i>Tournefortia hirsutissima</i> (19)	<i>Eulepte</i> Janzen07 (21)
		Lepidoptera 104 (23)	
Escolar y Loma	42.80	<i>Vernonia patens</i> (22)	Lepidoptera 104 (23)
Pico de Oro 1	42.10	<i>Croton schiedeanus</i> (24)	x
		Lepidoptera 96 (26)	
López Mateos	33.90	<i>Vernonia patens</i> (25)	Lepidoptera 100 (27)
		Lepidoptera 102 (28)	
		Lepidoptera 99 (31)	
Chajúl Agropecuario	4.60	<i>Sida rhombifolia</i> (29)	x
		<i>Vismia baccifera</i> (30)	
Pico de Oro 2	0.80	x	Lepidoptera 99 (31)
Nuevo Chihuahua	0.10	Lepidoptera 97 (33)	
		<i>Guettarda combsii</i> (32)	Lepidoptera 90 (34)

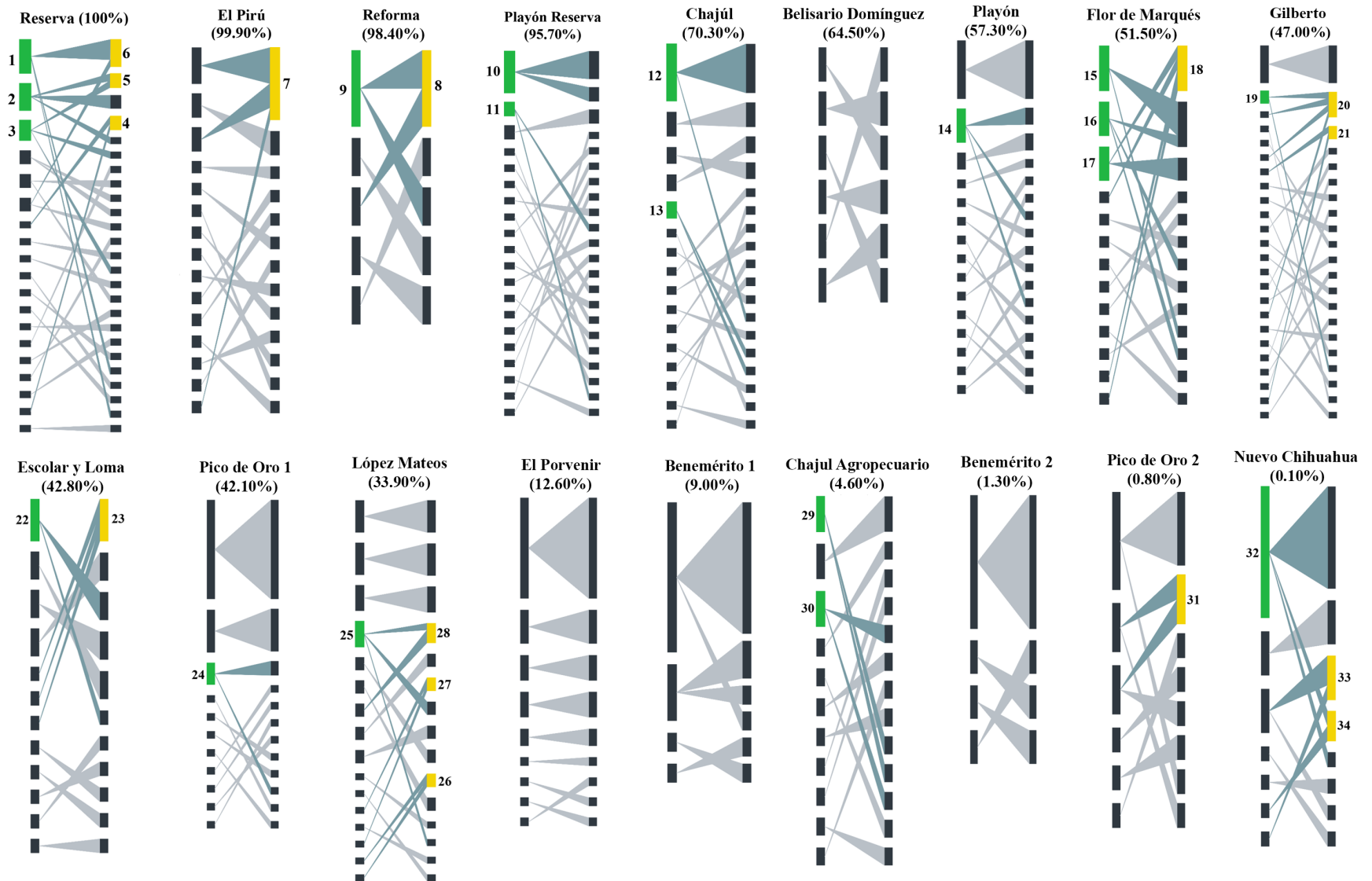
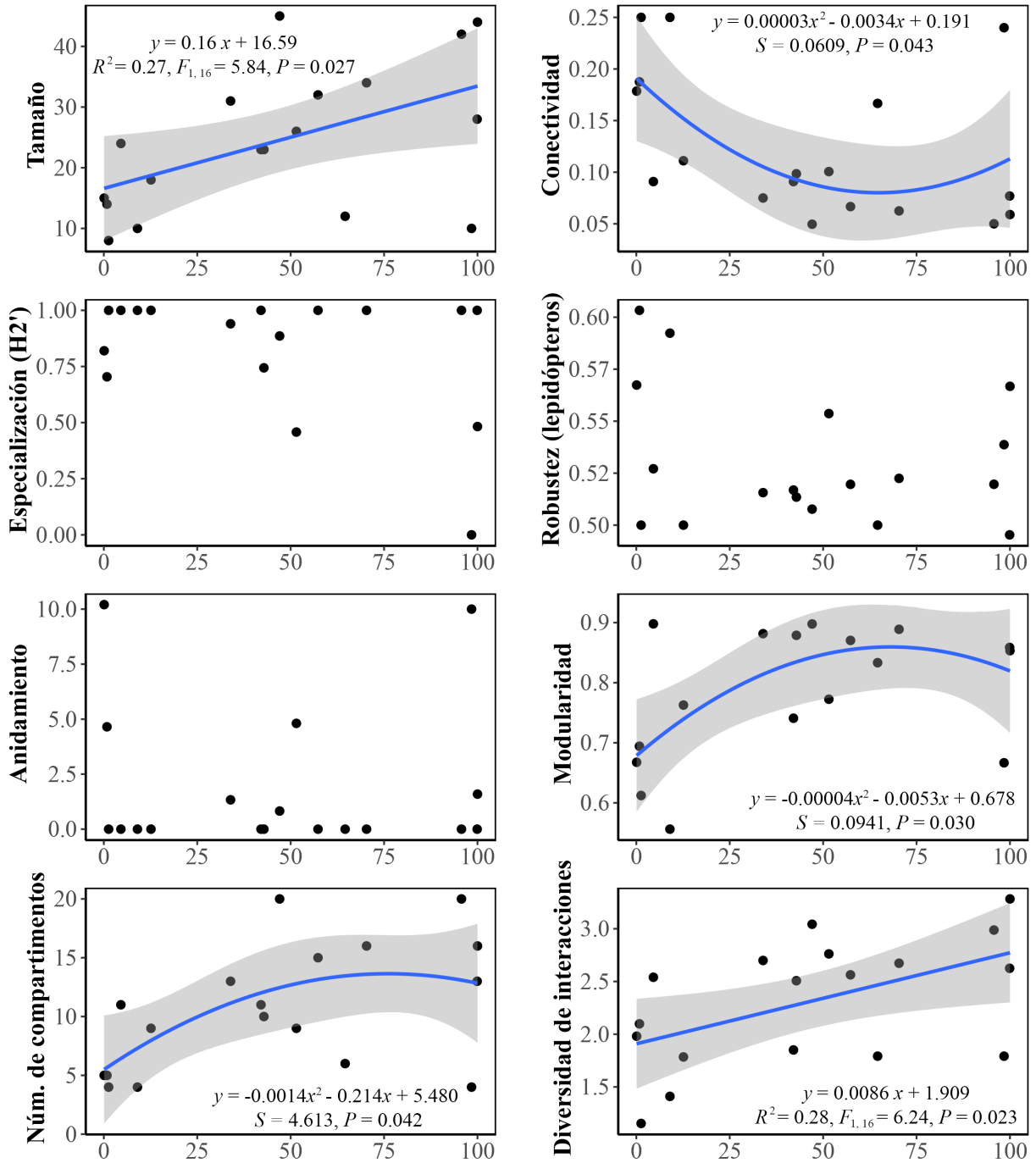


Figura 6: Redes de interacción planta-herbívoro (oruga) de diferentes paisajes agroforestales en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. En cada red se presenta el nombre del paisaje y su cobertura de bosque remanente (%). Los nodos de lado izquierdo muestran a las especies de plantas y los de lado derecho a las de orugas. Los números señalan a las especies núcleo de plantas (verde) o de herbívoros (amarillo), mientras que las interacciones donde participan estas especies se muestran en azul. El grosor de cada enlace equivale a la frecuencia de las interacciones.

Se encontraron relaciones significativas entre el tamaño, la conectividad, modularidad, el número de compartimentos y la diversidad de interacciones de las redes, con el porcentaje de bosque remanente (Fig. 7). Para el tamaño de las redes, existe una relación lineal positiva y significativa entre ambas variables ( $R^2 = 0.27$ ,  $P = 0.027$ ), la cual muestra que el tamaño de la red tiende a disminuir conforme se reduce el porcentaje de bosque remanente. Por otro lado, los paisajes con menor cobertura de bosque remanente presentaron los valores más altos de conectividad, los cuales disminuyen a medida que incrementa la cobertura de bosque (modelo cuadrático,  $R^2 = 0.34$ ,  $P = 0.0438$ ). Respecto a la modularidad de los paisajes, se encontraron valores que difieren significativamente de lo esperado por azar (Tabla 5). Asimismo, existe una relación significativa entre el porcentaje de bosque remanente y los valores de modularidad (modelo cuadrático,  $R^2 = 0.37$ ,  $P = 0.0307$ ) y el número de compartimentos (modelo cuadrático,  $R^2 = 0.34$ ,  $P = 0.0424$ ), de manera que ambas métricas siguen el mismo patrón y tienden a incrementar en los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente (Fig. 7). Por último, se encontró que la diversidad de interacciones y el porcentaje de bosque remanente mantienen una relación lineal positiva y significativa ( $R^2 = 0.28$ ,  $P = 0.0236$ ), de modo que los valores de diversidad de interacciones fueron más bajos en los paisajes con menor cobertura de bosque remanente. No se encontraron diferencias significativas en los valores de anidamiento de los diferentes paisajes (Tabla 5), ni relaciones significativas entre la especialización total, la robustez del grupo de lepidópteros ni el anidamiento de las redes, con la cobertura de bosque remanente (Fig. 7).



**Cobertura de bosque remanente (%)**

Figura 7: Métricas de las redes de interacción planta-herbívoro en paisajes agroforestales con distinto porcentaje de bosque remanente (maduro y secundario) en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. Cada punto representa un paisaje.

Tabla 5: Valores observados de anidamiento (NODF) y modularidad de las redes de interacción planta-herbívoro, y sus respectivos valores de  $z$  ( $z$ -scores). En negritas se señalan los valores que difieren significativamente de lo esperado por azar.

Bosque remanente (%)	Paisaje	Anidamiento		Modularidad	
		Observado	Valor de $z$	Observado	Valor de $z$
100	Reserva	1.59	0.39	<b>0.85</b>	-2.81
99.91	El Pirú	0.00	NA	<b>0.86</b>	-5.17
98.41	Reforma 1	10.00	-1.26	<b>0.67</b>	-0.80
95.71	Playón Reserva	0.00	NA	<b>0.92</b>	-4.97
70.31	Chajúl	0.00	NA	<b>0.89</b>	-0.85
64.58	Belisario	0.00	NA	0.83	NA
	Domínguez				
57.32	Playón 2	0.00	NA	<b>0.87</b>	-0.23
51.53	Flor de Marques	4.81	0.60	<b>0.77</b>	-1.37
47.05	Gilberto	0.82	-0.23	<b>0.90</b>	0.21
42.84	Escolar y Loma	0.00	-4.20	<b>0.88</b>	1.81
42.06	Pico de Oro 1	0.00	NA	<b>0.74</b>	0.31
33.92	López Mateos	1.33	-1.13	<b>0.88</b>	0.57
12.62	El Porvenir	0.00	NA	<b>0.76</b>	-1.41
9.00	Benemérito 1	0.00	NA	0.56	-0.03
4.57	Chajúl	0.00	NA	<b>0.90</b>	0.70
	Agropecuario				
1.29	Benemérito 2	0.00	NA	0.61	NA
0.84	Pico de Oro 2	4.65	-0.96	<b>0.69</b>	0.31
0.09	Nuevo Chihuahua	10.20	1.17	0.67	0.01

### 6.3. Rasgos funcionales foliares

Los valores del contenido foliar de materia seca (CFMS) de las especies estudiadas variaron entre  $91 \pm \text{d.e. } 2.98$  y  $434 \pm 135.94$  mg/g, mientras que los valores promedio de CFMS de cada paisaje fueron de  $210.60 \pm 40.56$  a  $318.40 \pm 67.26$  mg/g. No se encontró relación entre los valores promedio del CFMS y el porcentaje de bosque remanente (Fig. 8A), ni entre la abundancia de orugas y el CFMS, ya sea por paisaje o por especie.

En el caso del grosor foliar, los valores de las especies analizadas variaron de  $0.10 \pm 0.01$  a  $0.63 \pm 0.72$  mm, en tanto que los valores promedio por paisaje fueron de  $0.11 \pm 0.004$  a  $0.37 \pm 0.12$  mm. Al analizar los cambios de los valores promedio entre paisajes, se

encontró que el grosor foliar se relacionó de manera negativa y significativa con el porcentaje de bosque remanente (modelo lineal:  $R^2 = 0.58$ ,  $P = 0.00022$ ), de manera que las plantas presentaron un mayor grosor foliar en los paisajes dominados por actividades agropecuarias, en comparación con los paisajes conservados (Fig. 8B). Por otro lado, no se encontró relación entre la abundancia de herbívoros y el grosor foliar, ya sea por paisaje o por especie.

No se encontraron relaciones significativas entre ambos rasgos funcionales foliares (CFMS y grosor) y las métricas de las redes de interacción (selectividad y fuerza de las especies; Tabla 6).

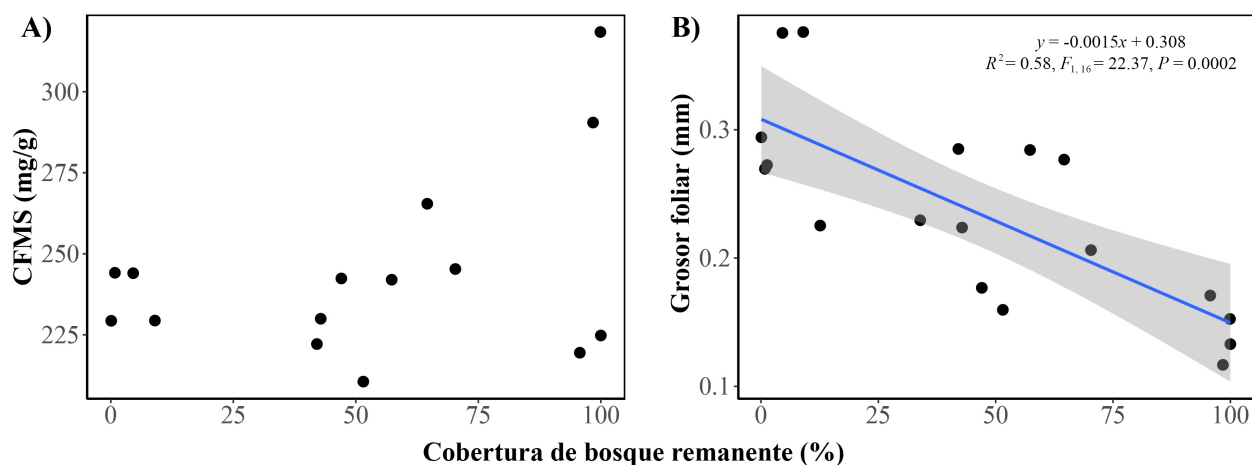


Figura 8: Media ponderada de los rasgos funcionales foliares en paisajes agroforestales con distinto porcentaje de bosque remanente (maduro y secundario) en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. Cada punto representa un paisaje. A) Valores correspondientes al contenido foliar de materia seca (CFMS); B) Valores del grosor foliar.

Tabla 6: Resultados de los análisis de GLM de los distintos modelos utilizados para analizar la relación entre los RFF y las métricas de las redes (selectividad y fuerza de las especies). T1 = temporada 1; T2 = temporada 2; CFMS = contenido foliar de materia seca.

Métrica (variable dependiente)	Variable explicativa	Error estandar	$P$	AIC
Selectividad (T1)	Porcentaje de bosque remanente	0.001	0.484	78.914
	Grosor foliar	0.404	0.324	
Selectividad (T2)	Porcentaje de bosque remanente	0.0007	0.929	-20.718

Tabla 6: (Continúa)

Métrica (variable dependiente)	Variable explicativa	Error estandar	<i>P</i>	AIC
	CFMS	0.0002	0.397	
Selectividad (Global T1)	Porcentaje de bosque remanente	0.001	0.617	39.95
	Grosor foliar	0.401	0.792	
Selectividad (Global T2)	Porcentaje de bosque remanente	0.0008	0.656	-0.547
	CFMS	0.0002	0.795	
Fuerza de las especies (T1)	Porcentaje de bosque remanente	0.002	0.708	128.38
	Grosor foliar	0.891	0.967	
Fuerza de las especies (T2)	Porcentaje de bosque remanente	0.002	0.338	181.41
	CFMS	0.0008	0.562	
Fuerza de las especies (Global T1)	Porcentaje de bosque remanente	0.003	0.560	177.28
	Grosor foliar	1.036	0.928	
Fuerza de las especies (Global T2)	Porcentaje de bosque remanente	0.002	0.479	217
	CFMS	0.0007	0.832	

## 6.4. Daño por herbívoros

Los valores de daño por herbívoros de las especies de plantas analizadas variaron del  $0.05 \pm 0.11$  al  $46.84 \pm 18.59\%$ , en tanto que el daño promedio por paisaje fue de  $4.50 \pm 7.17$  a  $22.45 \pm 20.48\%$ . Las especies que mostraron el mayor porcentaje de daño por herbívoros fueron, en orden descendente, Morfoespecie 19 (Melastomataceae,  $46.84 \pm 18.59\%$ ), Morfoespecie 54 ( $43.10 \pm 39.11\%$ ) y *Ardisia* sp. 54 (Primulaceae,  $33.81 \pm 26.96\%$ ). No se encontraron relaciones significativas entre el porcentaje de daño por herbívoros y: i) la cobertura de bosque remanente (Fig. 9A) o por especie en cada paisaje (Fig. 9B); ii) el CFMS por paisaje (Fig. 9C) o por especie (Fig. 9D) y iii) el grosor foliar por paisaje (Fig. 9E). No obstante, sí existe una relación significativa entre el daño por herbívoros y el grosor foliar por especie (modelo cuadrático:  $R^2 = 0.18$ ,  $P = 0.008$ , Fig. 9F), así como entre el

daño por herbívoros y la abundancia de orugas por paisaje (modelo cuadrático:  $R^2 = 0.44$ ,  $P = 0.012$ , Fig. 9G), de manera que el daño por herbívoros es mayor en ambos extremos del eje, y tiende a disminuir a valores intermedios.

Del total de especies con valores registrados de daño por herbívoros, 24 especies se compartieron entre paisajes. De estas, *Vernonia patens* y *Thevetia ahouai* se encontraron en un mayor número de paisajes (siete y cinco, respectivamente), mientras que el resto de las especies se registraron sólo de dos a cuatro sitios. Al evaluar los valores del daño promedio por herbívoros por paisaje de ambas especies, se encontró que no existe relación entre sus valores y el porcentaje de bosque remanente.



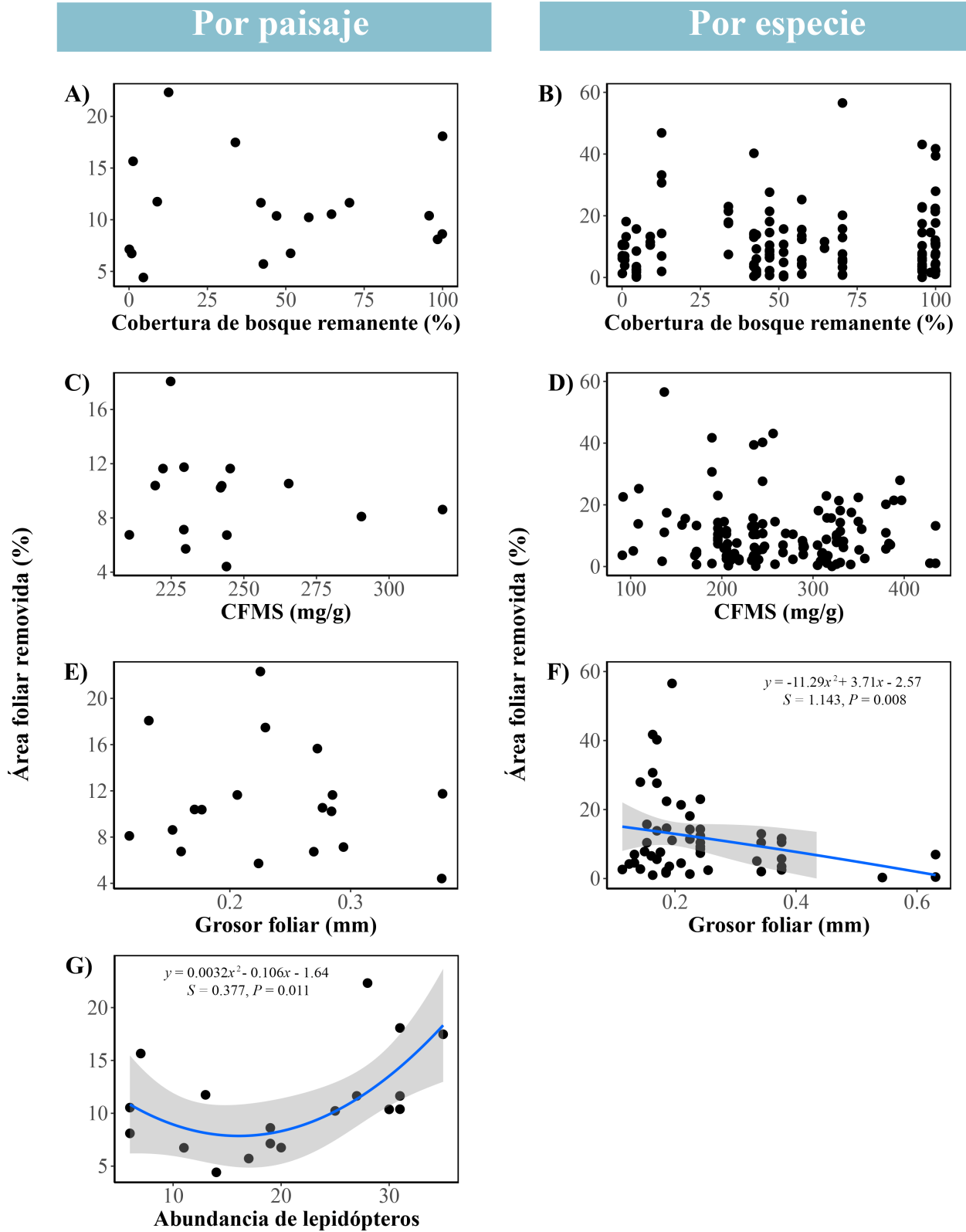


Figura 9: Cambios en el área foliar removida (%) en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, en función de: A) la cobertura de bosque remanente por paisaje y B) por especie en cada paisaje, C) el CFMS por paisaje y D) por especie, E) el grosor foliar por paisaje y F) por especie, y G) la abundancia total de orugas por paisaje.

## 7. Discusión

La pérdida de la cobertura de bosques tropicales ocasionada por actividades agropecuarias ha sido reconocida como una de las principales amenazas que enfrentan estos ecosistemas (Zakaria et al., 2016; França et al., 2020). Debido a que este escenario de cambio de uso de suelo avanza rápidamente, resulta fundamental estudiar los factores subyacentes y sus consecuencias tanto en la biodiversidad como en las interacciones entre especies, tal como las que mantienen las orugas con sus plantas hospederas. En el caso de la región de la Selva Lacandona, en este trabajo se encontró que la reducción de la cobertura de bosque remanente tiene efectos negativos sobre la diversidad y las redes de interacción planta-oruga, ya que tanto la diversidad taxonómica como de interacciones disminuye a medida que se reduce la cobertura de bosque remanente. De manera similar, las redes de interacción de los paisajes agroforestales con bajos porcentajes de bosque presentaron propiedades características de redes frágiles ante disturbios, contrario a las redes de los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente.

### 7.1. Diversidad

Los efectos de la conversión de selvas a campos agropecuarios sobre la diversidad pueden variar de acuerdo con diferentes factores, como son la escala, el grupo taxonómico, los índices utilizados y el tiempo transcurrido desde el disturbio (Alroy, 2017; Macedo-Reis et al., 2019). No obstante, existen numerosos reportes y predicciones sobre considerables pérdidas de la biodiversidad como consecuencia de dicha transformación (Dirzo y Raven, 2003; Gibson et al., 2011; Newbold et al., 2015; Alroy, 2017). En el caso de los insectos, se han detectado reducciones en la diversidad de herbívoros masticadores, succionadores y xilófagos (Forkner et al., 2006; Macedo-Reis et al., 2019), así como de coleópteros (Sánchez-de-Jesús et al., 2016) y potenciales pérdidas de especies endémicas (Hanski et al., 2007). En este contexto, los resultados del presente trabajo concuerdan con este patrón y con la primera hipótesis planteada, ya que en general, los valores de diversidad fueron más altos en los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente, y estos tendieron a

disminuir a través del gradiente de pérdida de bosque (Fig. 5). Estos datos coinciden parcialmente con lo reportado previamente por Ramírez-García (2018), quien al estudiar la interacción planta-herbívoro (orugas) en paisajes agroforestales con el 100, 76, 50 y 28 % de bosque (maduro y secundario) en Marqués de Comillas, Chiapas, encontró que el paisaje con mayor cobertura de bosque albergó los valores más altos de diversidad. No obstante, los paisajes con menor porcentaje de bosque no difirieron en cuanto a estos valores. Es probable que las diferencias observadas en ambos estudios se deban a que, por un lado, el rango de variación y el número de paisajes fue más amplio en este trabajo, lo cual permitió detectar mejor los cambios que hay entre los distintos paisajes. Por otro lado, estas diferencias también podrían deberse a la alta variabilidad que existe en la estructura de los paisajes, es decir, en cuanto a su composición y a la configuración espacial de cada tipo de cobertura. Por ejemplo, existen parcelas con porcentajes similares de bosque remanente, sin embargo, pueden estar compuestas por distintos tipos de uso de suelo (e. g. potreros o tipos de cultivos presentes), o bien, éstos pueden presentarse en distintas proporciones. Por otro lado, la configuración espacial de estos tipos de coberturas es altamente variable entre paisajes, de manera que pueden existir paisajes cuya composición y configuración espacial sea más homogénea que la de otras parcelas, lo cual se ha reportado que tiene efectos negativos sobre la diversidad de distintos grupos taxonómicos (Stein et al., 2014), como por ejemplo de insectos polinizadores (Moreira et al., 2015). Asimismo, la distancia de los sitios muestreados a los parches de bosque o a la matriz puede afectar la diversidad de herbívoros (Marquis et al., 2002), provocando cambios entre paisajes aún con valores similares de bosque remanente. No obstante, este es un tema para el cual existen pocas investigaciones y, en particular, no se evaluó en este trabajo, por lo que los futuros estudios acerca de esto pueden ayudarnos a entender mejor cómo se relacionan las características del paisaje con la biodiversidad.

Los valores de diversidad de orugas encontradas en este trabajo y sus cambios a través del gradiente de pérdida de bosque pueden estar asociados tanto con la biodiversidad de plantas hospederas como con la especialización de estos insectos. Por un lado, numerosos estudios han detectado una relación positiva entre la diversidad de plantas y la de insectos

herbívoros (Basset et al., 2012; Zhang et al., 2016), ya que estos dependen fuertemente de las plantas por ser su fuente de alimento y porque gran parte de su ciclo de vida necesita de este recurso. Aunque el muestreo de esta investigación no fue dirigido a evaluar la diversidad vegetal, un análisis previo en las mismas unidades de paisaje que aquí se estudiaron mostró que la diversidad vegetal disminuye de manera lineal a medida que se reduce la cobertura de bosque remanente (Pingarroni, 2017), de forma que estos altos valores de diversidad detectados previamente en los paisajes sin actividades agropecuarias pudieron favorecer una mayor diversidad de insectos herbívoros. Por otro lado, la especialización ecológica ha sido reconocida como uno de los factores que permiten la coexistencia de especies y, por lo tanto, el mantenimiento de una alta biodiversidad (Hutchinson, 1959; Dyer et al., 2007). En el caso particular de las orugas que habitan en las regiones tropicales, se ha detectado que estos tienden a presentar una dieta altamente especializada, ya que pueden llegar a alimentarse de los miembros de sólo uno o dos géneros de especies vegetales (Dyer et al., 2007). Por lo anterior, la alta especialización de los herbívoros en conjunto con la gran diversidad de especies vegetales en los paisajes con mayor cobertura de bosque podría estar promoviendo la existencia de una alta diversidad de insectos. Sin embargo, esto también puede fomentar la pérdida de dichos herbívoros, ya que al depender fuertemente de las especies vegetales, la desaparición local de sus fuentes de alimento a causa de la deforestación compromete su permanencia.

## **7.2. Estructura de las redes de interacción planta-herbívoro**

El estudio de las interacciones entre las plantas y sus herbívoros ha sido investigada por numerosos trabajos, sin embargo, su análisis bajo el enfoque de la teoría de redes aún es reciente (Villa-Galaviz et al., 2012; López-Carretero et al., 2018). Esto ha provocado que actualmente sean escasos los estudios en donde se evalúan sus cambios a través de un gradiente de pérdida de bosque en paisajes agroforestales. Además, en caso de existir, éstos se enfocan en analizar las redes de interacciones, ya sea dentro de los campos agropecuarios o de los remanentes de bosque, de manera independiente y aislada (p. ej. Ramírez-García, 2018; Neff et al., 2021). Aunque sin duda dicho enfoque es de gran utilidad para conocer en

qué aspectos difieren las interacciones que ocurren en cada tipo de uso de suelo, esto nos impide tener una visión de cómo estos elementos se integran y caracterizan a cada paisaje. Por ello, en el presente trabajo se analizan los cambios en las redes de interacción planta-herbívoro de cada uno de los 18 paisajes, integrando la información de los distintos tipos de coberturas que se encontraron en cada paisaje.

En general, los resultados aquí obtenidos muestran que el tamaño, la diversidad de interacciones, la modularidad y el número de compartimentos de las redes tendieron a disminuir conforme se redujo la cobertura de bosque remanente, en tanto que la conectividad incrementó, y la especialización, la robustez y el anidamiento no mostraron tendencia alguna (Fig. 7). Para el caso del tamaño de las redes (es decir, el número total de especies interactuantes), el patrón es consistente con los resultados mostrados en la sección previa, donde se observa que la riqueza de plantas y de herbívoros por separado se redujo a medida que disminuía el porcentaje de bosque remanente (ver Fig. 5). Asimismo, estos datos coinciden con otras investigaciones en donde se reportan reducciones en el tamaño de las redes de interacciones entre plantas e insectos herbívoros (Ramírez-García, 2018) o insectos polinizadores (Ferreira et al., 2020) a medida que se reduce la cobertura total de bosque, o bien, con trabajos donde se registran redes con tamaños significativamente menores en pastizales, en comparación con las redes de bosque maduro y secundario (Villa-Galaviz et al., 2012).

El análisis de las métricas de las redes de interacciones nos permite inferir diferentes propiedades de las comunidades, como por ejemplo, su estabilidad ante disturbios. Así, para el caso particular de las redes de interacciones antagonistas, diferentes estudios han identificado que una alta modularidad y bajos valores de conectividad les confieren estabilidad y resiliencia ante disturbios (May, 1972; Allesina y Pascual, 2008; Thébault y Fontaine, 2010; Grilli et al., 2016). Esto se debe a que, por un lado, la estructura modular ayuda a retener los efectos negativos de los disturbios (p. ej. la extinción local de especies vegetales), ya que de presentarse, es muy probable que los efectos se mantengan dentro de unos cuantos módulos focales, reduciéndose el impacto sobre la red global (Krause et al.,

2003; May, 1972; Robinson y Strauss, 2020; Thébault y Fontaine, 2010). Por otro lado, los bajos valores de conectividad pueden promover la estabilidad de una red al reducir la conexión entre módulos, ya que en caso contrario, las perturbaciones se propagarían a un mayor número de módulos y posiblemente a toda la red. Dado lo anterior, los resultados de este trabajo sugieren que los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente tienden a presentar interacciones planta-herbívoro más resistentes a disturbios, ya que presentaron una alta modularidad y un alto número de módulos, así como una baja conectividad (Fig. 7). No obstante, estas características cambian en el sentido opuesto en los paisajes con menor cobertura de bosque remanente, de manera que la conectividad aumenta mientras que la modularidad y el número de módulos disminuyen (ver Fig. 7). Estos resultados coinciden con lo reportado previamente por otras investigaciones. Por ejemplo, Ramírez-García (2018) detectó que los campos agropecuarios mantienen redes con una baja modularidad y alta conectividad en comparación con el bosque primario y secundario, los cuales no difirieron entre sí. De manera similar, Villa-Galaviz y colaboradores (2012) analizaron este mismo tipo de redes en pastizales, bosque maduro y diferentes estadios de bosque secundario en una selva caducifolia en Chamela, México, y encontraron que las redes de los pastizales presentaron un número de módulos significativamente menor que el del bosque maduro y secundario, así como valores de conectividad significativamente mayores que estos últimos. Por lo anterior, el patrón encontrado en el presente trabajo podría deberse a que, en los paisajes con menor porcentaje de bosque remanente, los campos agropecuarios dominan tanto en cobertura como en el tipo de interacciones que albergan, confiriéndole así dichas características a las redes y haciendo que estas sean poco estables ante disturbios.

Para el caso del anidamiento de las redes (donde especies especialistas interactúan sólo con especies generalistas), sólo uno de los paisajes tuvo un valor de anidamiento significativamente diferente a lo esperado por azar, mientras que para el resto de las parcelas estos valores no fueron significativos y no mostraron tendencia alguna con respecto al gradiente de pérdida de bosque (ver Tabla 5; Fig. 7). Dado que una estructura anidada es fomentada tanto por el grupo de los herbívoros como por el grupo de las plantas, la

ausencia de dicha estructura en estas redes puede deberse a que no se encontraron especies de orugas que fueran altamente generalistas, además de que cada especie de planta fue consumida por un reducido número de especies de orugas que a su vez eran especialistas. Aunque otras investigaciones sobre las redes entre plantas e invertebrados herbívoros de hábitats contrastantes en la misma región de estudio sí han encontrado una estructura anidada (Benítez-Malvido et al., 2014; Benítez-Malvido y Dáttilo, 2015), es posible que estas diferencias en los resultados se deban a la amplitud taxonómica con la que se estudiaron las redes: mientras que en este trabajo sólo se analizó la interacción con orugas, en las otras investigaciones se incluyeron distintos órdenes de invertebrados, lo cual pudo hacer que hubiera interacciones compartidas entre distintas especies y se promoviera el anidamiento. No obstante, es importante continuar investigando el origen y el papel del anidamiento en la interacción entre plantas y los insectos herbívoros, para así saber si efectivamente en el caso de las orugas sus redes no tienden a ser anidadas.

Tomando en cuenta que, en conjunto, la conectividad y la modularidad brindan información acerca de la estabilidad de una red ante perturbaciones, y que en este caso los paisajes con mayor cobertura de bosque mostraron características que les brinda estabilidad, resalta el hecho de que la robustez de las redes (es decir, su resistencia ante la extinción de especies) no siguió la misma tendencia (ver Fig. 8). En este caso, dicha métrica no se relacionó con el porcentaje de bosque remanente, lo cual contrasta con una de las hipótesis planteadas en la cual se esperaba que sus valores disminuyeran a medida que se reducía la cobertura de bosque. En este aspecto, existen estudios que han reportado resultados similares a este; por ejemplo, Ramírez-García (2018) encontró que los valores de robustez de bosques primarios, bosques secundarios y campos agropecuarios de una selva húmeda en México, no difieren significativamente entre sí, sin embargo, en dicho trabajo no se discute sobre las posibles causas de este patrón. Por el contrario, Villa-Galaviz et al., (2012) encontraron que el estadio sucesional inicial de una selva seca (dominado por pastizales) presentó una red con valores de robustez significativamente menores que los del resto de los estadios sucesionales y el bosque maduro, en tanto que Araújo (2016) reporta que uno de los patrones generales de las redes entre plantas e insectos herbívoros es la tendencia a la

reducción de la robustez a medida que se incrementa la intensificación de uso de suelo.

Considerando que diferentes estudios han encontrado que la robustez de una red es más sensible a la extinción local de las especies altamente conectadas (es decir, generalistas) que de especialistas (Bascompte y Stouffer, 2009; Nuwagaba et al., 2017), y que en este trabajo gran parte de las redes analizadas tuvieron valores similares de especialización (ver Fig. 7), es posible que los resultados obtenidos en el presente trabajo se deban a la ausencia de especies de plantas muy generalistas en las redes, lo cual hace que sus valores de robustez no muestren un patrón claro a través del gradiente de pérdida de bosque remanente. Sin embargo, es importante continuar con muestreos más completos que permitan detectar si realmente no existe (o sí) un cambio en la robustez de los paisajes agroforestales, así como para entender mejor los factores biológicos y antrópicos que la afectan y así planear estrategias encaminadas a reducir los posibles efectos negativos de la extinción local de especies.

### **7.3. Rasgos funcionales foliares (RFF) y daño por herbívoros**

Los atributos funcionales de las hojas no sólo brindan información acerca de las estrategias de adquisición y uso de recursos que emplean las plantas, sino que también pueden ser indicadores de su susceptibilidad al ataque por insectos herbívoros debido a la reconocida disyuntiva entre la asignación de recursos para el rápido crecimiento o para defensas anti herbívoros (Coley et al., 1985; Endara y Coley, 2011). Por ello, para conocer si el daño por herbívoros en los distintos paisajes podía relacionarse con esto, se evaluaron dos rasgos funcionales que en otros estudios han estado relacionados con los niveles de daño por insectos herbívoros: el contenido foliar de materia seca (CFMS) y el grosor de las hojas (Kirk et al., 2012; Fornoff y Gross, 2014; Castagnérol et al., 2019; Ruiz-Guerra et al., 2021).

#### *Contenido foliar de materia seca*

Bajo la perspectiva de las estrategias de adquisición y uso de recursos de las plantas en selvas húmedas, se esperaba que las especies de los paisajes con mayor cobertura de bosque



presentaran valores de CFMS más altos que el resto de los sitios, debido a la presencia de especies con estrategias conservativas (Salgado Negret et al., 2016). En este contexto, la ausencia de un patrón claro a través del gradiente de pérdida de bosque contrasta con otros estudios donde se ha reportado que el bosque maduro mantiene valores significativamente mayores que los de campos agrícolas y pastizales (Carreño-Rocabado et al., 2016), o bien, mayores que los de estadios sucesionales tempranos (Lohbeck et al., 2013). El que el CFMS no se haya relacionado con el porcentaje de bosque podría ser por que las variaciones de dicho rasgo no se vieron reflejadas en las especies de plantas con las que interactuaron las orugas, o este fue un rasgo que tiene un papel menor en la selección de plantas hospederas por parte de dichos insectos, de manera que pueden existir otros que sean más importantes para los herbívoros.

Por otro lado, dada la ausencia de una relación entre el CFMS y el daño por herbívoros, tanto entre paisajes como entre especies (Fig. 9), no resulta extraño que dicho rasgo foliar tampoco se haya relacionado con los parámetros de las redes. En este contexto, los datos obtenidos coinciden con lo reportado previamente por Harguindeguy et al. (2003), quienes encontraron que el daño por herbívoros en condiciones silvestres no se relacionó con el contenido de agua de las hojas (calculado a partir del CFMS) pero sí con otras características foliares, como el contenido de nitrógeno. Sin embargo, también se han reportado trabajos donde bajos valores de CFMS contribuyen a que ciertas especies sean más susceptibles a ser atacadas por insectos herbívoros (p. ej. Kirk et al., 2012; Fornoff y Gross, 2014; Castagneyrol et al., 2019), posiblemente por su relación con bajas concentraciones de defensas cuantitativas (Coley et al., 1985; Endara y Coley, 2011). Por lo anterior, es importante continuar explorando el papel del CFMS no sólo en la herbivoría por insectos, sino también en los parámetros de las redes, ya que actualmente no existen estudios que analicen este aspecto y este rasgo es considerado como un buen predictor de las estrategias de uso de recursos en plantas (Wilson et al., 1999).

### *Grosor foliar*

En el caso del grosor foliar, se esperaba que este mantuviera una relación positiva con el

porcentaje de bosque remanente en el paisaje, ya que bajos valores de este rasgo generalmente están asociados con altas tasas de crecimiento, así como con una baja longevidad foliar, las cuales son características que tienden a presentar las especies con estrategia adquisitiva abundantes en sitios con alta incidencia lumínica (Salgado Negret et al., 2016; Vile et al., 2005; Westoby et al., 2002). Además, altos valores de grosor foliar generalmente indican mayores costos de construcción de las hojas (Salgado Negret et al., 2016), por lo que se esperaba que sus valores fueran superiores en los paisajes con mayor cobertura de bosque.

El hecho de que en este trabajo se haya encontrado una relación negativa entre la cobertura de bosque remanente y el grosor foliar (Fig. 8) contrasta con una de las hipótesis planteadas inicialmente. Esto podría deberse a que el grosor foliar no es un rasgo predictor de las tasas de crecimiento (Hodgson et al., 2011) o de la longevidad de las hojas (Kitajima y Poorter, 2010), sino que más bien es un rasgo que varía principalmente con la intensidad de luz, y cuyos altos valores se relacionan con altas tasas fotosintéticas por unidad de área y con la capacidad para prevenir el sobrecalentamiento (Garnier et al., 1999; Terashima et al., 2001; Rozendaal et al., 2006; Hodgson et al., 2011). Por lo anterior, el patrón encontrado puede ser resultado de diferencias en la disponibilidad de luz entre sitios, de manera que en los paisajes donde predominan los campos agropecuarios y la vegetación es abierta, las hojas están más expuestas al sol por lo cual tienden a ser gruesas, mientras que en los sitios con mayor cobertura de bosque donde la vegetación y el dosel cerrado limitan la disponibilidad de luz, las hojas son más delgadas. En este sentido, los datos aquí encontrados concuerdan con lo obtenido por Carreño-Rocabado et al., (2016), quienes reportan que los sitios dominados por pastizales y campos de cultivo presentan valores de grosor foliar más altos que los del bosque maduro.

Respecto a la relación entre el daño por herbívoros y el grosor foliar por especie (Fig. 9), los resultados obtenidos concuerdan con lo reportado previamente por Caldwell y colaboradores (2016), quienes al evaluar los rasgos mecánicos de las hojas que actúan como disuasivos de insectos herbívoros de distintos gremios alimenticios, encontraron que el

grosor foliar sólo presentó una relación débil (y negativa) con el daño provocado por insectos masticadores. En este contexto, el hecho de que esta relación sea débil, o de que no se haya encontrado a nivel de paisaje a pesar de existir una relación entre el grosor y el porcentaje de bosque, puede deberse a que este no es considerado estrictamente como un rasgo de defensa contra herbívoros (Lobregat et al., 2018) ya que, como se mencionó anteriormente, se relaciona principalmente con otros aspectos como son la radiación solar o las tasas fotosintéticas. Esto puede contribuir a que los resultados sean muy variables entre investigaciones, existiendo casos donde no hay relación entre ambos (Harguindeguy et al., 2003; Lobregat et al., 2018) e incluso reportes de que las especies con mayor grosor foliar presentan mayores daños por herbívoros (Ruiz-Guerra et al., 2021). En este contexto, es importante considerar que existen otros rasgos funcionales que pueden tener mayor relevancia para explicar el daño por insectos herbívoros y los patrones en las redes de interacción, tal como la densidad de tricomas foliares (Agrawal y Fishbein, 2006; López-Carretero et al., 2016; Kariyat et al., 2019), la dureza y la densidad de las hojas (Coley, 1983; Onoda et al., 2011; López-Carretero et al., 2016) o el contenido de nitrógeno y fósforo foliar (Coley et al., 2006).

#### **7.4. Consideraciones finales**

Es importante señalar que los resultados obtenidos en este trabajo podrían ser consecuencia de diferentes limitaciones metodológicas que deben ser tomadas en cuenta. Por ello, algunos aspectos que podrían ayudar a resolver los patrones poco claros que aquí se encontraron serían, por un lado, incrementar el esfuerzo de muestreo para obtener conclusiones más robustas. Esto resulta importante porque el esfuerzo de muestreo realizado no fue suficiente para alcanzar altos valores de completitud (ver Tabla 3) y, en el caso particular de las selvas húmedas, esta situación podría acentuarse más en los paisajes con mayor cobertura de bosque remanente debido a su gran diversidad (ver Anexo III). Por lo anterior, sería conveniente hacer muestreos más frecuentes y de ser posible, en un mayor periodo de tiempo.

Debido al mismo esfuerzo de muestreo realizado, es altamente probable que sólo se haya logrado capturar una pequeña parte del total de interacciones posibles entre plantas y orugas, por lo que seguramente existe una gran fracción de especies de plantas hospederas cuyos atributos funcionales no fueron considerados y que, de hacerlo, pueden cambiar los valores promedio de cada paisaje. De igual forma, se debe tomar en cuenta que el muestreo fue dirigido a evaluar únicamente los atributos de las especies de plantas con las cuales interactuaron las orugas. Esto es importante porque, al no considerar a las demás especies vegetales con las cuales coexisten y que son dominantes en cada sitio, se desconoce si los valores aquí reportados representan de manera adecuada el promedio de toda la comunidad. Finalmente, otro aspecto relevante es que los promedios obtenidos integran la información de todos los tipos de uso de suelo encontrados en cada paisaje, de manera que los valores promedio de los remanentes de bosque pueden enmascarar los valores de los campos agropecuarios, o viceversa. La misma situación puede ocurrir con el bosque primario y secundario, ya que sus datos fueron integrados para hacer los análisis, y sus diferencias en las características de la vegetación (especies tolerantes a la sombra vs. especies pioneras demandantes de luz) pueden encubrirse mutuamente y hacer que sea difícil de distinguir el efecto de los rasgos de cada tipo de bosque sobre algunas de las variables estudiadas.

Es necesario profundizar más en el estudio de los RFF aquí evaluados, ya que aunque se ha investigado su relación con el daño por herbívoros (p. ej. Harguindeguy et al., 2003; Kirk et al., 2012; Castagneyrol et al., 2019), el análisis de su rol en las redes de interacción es un campo de estudio relativamente nuevo y la información al respecto es limitada. De igual manera, es importante considerar otros factores que pueden afectar la interacción entre las plantas y sus insectos herbívoros, tal como los patógenos de las plantas (Santos y Benítez-Malvido, 2012) o sus metabolitos secundarios, los cuales pueden cambiar ante un escenario de deforestación o con la edad del bosque (Forkner y Marquis, 2004). Asimismo, se deberán tomar en cuenta otros rasgos funcionales que actúen como defensa ante herbívoros (como la dureza de la hoja y la densidad de tricomas) o que permitan identificar la estrategia de adquisición de recursos predominante (p. ej. la densidad de la madera). Igualmente, en futuros estudios con este

mismo enfoque podría ser relevante estimar no solo los rasgos funcionales de las especies de plantas hospederas, sino también de las especies predominantes en cada parcela. Esto permitiría no sólo reconocer las estrategias de adquisición de recursos, sino también identificar si las preferencias alimenticias de los insectos herbívoros también siguen este mismo patrón, o tienden a seleccionar especies con otras características.

## 8. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos, se concluye que la conversión de la selva húmeda a paisajes agroforestales afecta de manera negativa la interacción planta-oruga, ya que no sólo tiende a reducir la diversidad de éstos sino que también hace que las redes de interacción presenten características que las hacen más frágiles ante disturbios (es decir, con bajos valores de tamaño, de modularidad, de número de compartimentos y de diversidad de interacciones, así como altos valores de conectividad). En este contexto, y dado que actualmente la transformación de las selvas húmedas a campos agropecuarios ocurre rápidamente, resulta relevante incorporar en futuros estudios otros aspectos de la estructura del paisaje (tal como su composición y configuración) que nos permitan entender cómo es que los elementos de los paisajes y sus cambios pueden afectar a estas redes.

Por otro lado, aunque no se encontró una relación entre los dos rasgos funcionales estudiados (contenido foliar de materia seca y grosor de la hoja) con el daño por herbívoros, la selectividad y la fuerza de las especies de plantas, es importante seguir explorando el papel de estos y otros rasgos funcionales en la herbivoría de distintos paisajes agroforestales, y en particular, en las redes de interacción, ya que actualmente la información al respecto es limitada y este enfoque nos ayudaría a entender de manera más puntual una de las maneras en que la conversión de selvas altera la relación entre las plantas y sus herbívoros.

## 9. Referencias bibliográficas

- Agrawal, A. A., y Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87(7 SUPPL.), 132–149. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:pds\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:pds]2.0.co;2)
- Allesina, S., y Pascual, M. (2008). Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1, 55–64. <https://doi.org/10.1007/s12080-007-0007-8>
- Agrawal, A. A., y Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87(7 SUPPL.), 132–149. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:pds\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:pds]2.0.co;2)
- Allesina, S., y Pascual, M. (2008). Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1, 55–64. <https://doi.org/10.1007/s12080-007-0007-8>
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr., P. R., Loyola, R. D., y Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling. *Oikos*, 117, 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Almeida-Neto, M., y Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling and Software*, 26, 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Alroy, J. (2017). Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(23), 6056–6061. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611855114>
- Antoniazzi, R., Dáttilo, W., y Rico-Gray, V. (2018). A Useful Guide of Main Indices and Software Used for Ecological Networks Studies Reuber. En Wesley Dáttilo V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 185–196). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0>
- Araújo, W. S. (2016). Global patterns in the structure and robustness of plant-herbivore networks. *Frontiers of Biogeography*, 26, 217–220. <https://doi.org/10.21425/f58331053>
- Arriaga, L., Espinoza, J., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., y Loa, E. (2000). *Regiones terrestres prioritarias de México*. Ciudad de México, México.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., y Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological*

*Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>

- Bascompte, J., y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P., y Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bascompte, J., y Stouffer, D. B. (2009). The assembly and disassembly of ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1781–1787. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0226>
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa, O., Novotny, V., Ødegaard, F., Roslin, T., Schmidl, J., Tishechkin, A. K., Winchester, N. N., Roubik, D. W., Aberlenc, H. P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J. R., Castaño-Meneses, G., Corbara, B., ... Leponce, M. (2012). Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338, 1481–1484. <https://doi.org/10.1126/science.1226727>
- Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, 3(1). <https://doi.org/10.1098/rsos.140536>
- Benítez-Malvido, J., y Dáttilo, W. (2015). Interaction intimacy of pathogens and herbivores with their host plant influences the topological structure of ecological networks in different ways. *Botanical Society of America*, 102(4), 1–8. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400303>
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Falcón, A. P., Dáttilo, W., y Del Val, E. (2014). Diversity and network structure of invertebrate communities associated to *Heliconia* species in natural and human disturbed tropical rain forests. *Global Ecology and Conservation*, 2, 107–117. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.08.007>
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., y Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89(12), 3387–3399. <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>
- Blüthgen, N., Menzel, F., y Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *Ecology*, 6(9). <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., y Blüthgen, N. (2007). Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17, 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Bonilla-Moheno, M., y Aide, T. M. (2020). Beyond deforestation: land cover transitions in



- Mexico. *Agricultural Systems*, 178. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2019.102734>
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P. J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., y María Delbue, A. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249, 307–313. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>
- Caldwell, E., Read, J., y Sanson, G. D. (2016). Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds? *Annals of Botany*, 117(2), 349–361. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv178>
- Carreño-Rocabado, G., Peñoa-Claros, M., Bongers, F., Díaz, S., Quétier, F., Chuvino, J., y Poorter, L. (2016). Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. *Ecological Applications*, 26(1), 174–189. <https://doi.org/10.1890/14-0340.1/supinfo>
- Castagneyrol, B., Giffard, B., Valdés-Correcher, E., y Hampe, A. (2019). Tree diversity effects on leaf insect damage on pedunculate oak: The role of landscape context and forest stratum. *Forest Ecology and Management*, 433, 287–294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.014>
- Challenger, A., y Dirzo, R. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 37–73). CONABIO.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A., y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C., y Chiu, C.-H. (2016). SpadeR: species-richness prediction and diversity estimation with R. *R package version 0.1.1*.
- Coley, P. D., y Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- Coley, P. D., Bryant, J. P., y Chapin III, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899. <https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6>
- Coley, Phyllis D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland

- tropical forest. *Ecological Monographs*, 53(2), 209–234.
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A., y Hansen, M. C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407), 1108–1111. <https://doi.org/10.1126/science.aau3445>
- D. Coley, P., L. Bateman, M., y A. Kursar, T. (2006). The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 115(2), 219–228. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14928.x>
- Dáttilo, Wesley, Guimarães Jr., P. R., e Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- de Araújo, W. S., Vieira, M. C., Lewinsohn, T. M., y Almeida-Neto, M. (2015). Contrasting effects of land use intensity and exotic host plants on the specialization of interactions in plant-herbivore networks. *PLOS ONE*, 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115606>
- de Assis Bomfim, J., Guimarães Jr., P. R., Peres, C. A., Carvalho, G., y Cazetta, E. (2018). Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks. *Ecography*, 44(11), 1899–1909. <https://doi.org/10.1111/ecog.03592>
- Dehling, D. M. (2018). The Structure of Ecological Networks. En W. Dáttilo y V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics*. (pp. 29–42). Springer.
- del Val, Ek. (2012). Herbivoría. En E. del Val y K. Boege (Eds.), *Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas* (pp. 43–74). Ediciones Científicas Universitarias.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães, P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., y Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Dirzo, R., y Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Dodonov, P., Morante-Filho, J. C., Mariano-Neto, E., Cazetta, E., Andrade, E. R. de, Rocha-Santos, L., Inforzato, I., Gomes, F. S., y Faria, D. (2016). Forest loss increases insect herbivory levels in human-altered landscapes. *Acta Oecologica*, 77, 136–143. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.10.003>
- Dormann, C. F., Fruend, J., Gruber, B., Beckett, S., Devoto, M., Iriondo, J., Opsahl, T.,

- Strauss, R., Vazquez, D., Nils Bluethgen, Clauset, A., y Rodriguez-Girones, M. (2020). *Package "bipartite"*. 1–171.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., y Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., y Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1), 169–175.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A., y Coley, P. D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448(7154), 696–699. <https://doi.org/10.1038/nature05884>
- Endara, M. J., y Coley, P. D. (2011). The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*, 25, 389–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., Lopes, L. E., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., da Rocha, P. L. B., y Viana, B. F. (2020). Forest and connectivity loss simplify tropical pollination networks. *Oecologia*, 192(2), 577–590. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04579-7>
- Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetoom-Heida, I., y Cahil Jr, J. F. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: a meta-analysis. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13527>
- Forkner, R. E., y Marquis, R. J. (2004). Uneven-aged and even-aged logging alter foliar phenolics of oak trees remaining in forested habitat matrix. *Forest Ecology and Management*, 199, 21–37. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.044>
- Forkner, R. E., Marquis, R. J., Lill, J. T., y Corff, J. L. E. (2006). Impacts of alternative timber harvest practices on leaf-chewing herbivores of oak. *Conservation Biology*, 20(2), 429–440. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00346.x>
- Fornoff, F., y Gross, E. M. (2014). Induced defense mechanisms in an aquatic angiosperm to insect herbivory. *Oecologia*, 175(1), 173–185. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2880-8>
- França, F. M., Benkwitt, C. E., Peralta, G., Robinson, J. P. W., Graham, N. A. J., Tylianakis, J. M., Berenguer, E., Lees, A. C., Ferreira, J., Louzada, J., y Barlow, J. (2020). Climatic and local stressor interactions threaten tropical forests and coral reefs. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, 375, 10 pp. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0116>

- Futuyma, D. J., y Agrawal, A. A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(43), 18054–18061. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904106106>
- García, L. C., y Eubanks, M. D. (2019). Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology*, 100(3), 1–14. <https://doi.org/10.1002/ecy.2585>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., y Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., ... Zarovali, M. P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*, 99, 967–985. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl215>
- Garnier, E., Salager, J. L., Laurent, G., y Sonié, L. (1999). Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist*, 143(1), 119–129. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00426.x>
- Getman-Pickering, Z. L., Campbell, A., Affitto, N., Grele, A., Davis, J. K., y Ugine, T. A. (2020). LeafByte: A mobile application that measures leaf area and herbivory quickly and accurately. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(2), 215–221. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13340>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., y Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Goldstein, P. Z. (2017). Diversity and Significance of Lepidoptera: A Phylogenetic Perspective. En P. H. Foottit, Robert G. Adler (Ed.), *Insect Biodiversity: Science and Society* (Segunda ed, p. 875). Wiley Blackwell.
- Grilli, J., Rogers, T., y Allesina, S. (2016). Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*, 7, 12031 (2016). <https://doi.org/10.1038/ncomms12031>

- Hanski, I., Koivulehto, H., Cameron, A., y Rahagalala, P. (2007). Deforestation and apparent extinctions of endemic forest beetles in Madagascar. *Biology Letters*, 3, 344–347. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0043>
- Harguindeguy, N. P., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., y Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28, 642–650. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2003.tb00286.x>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Band, S. R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M. C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., De Torres Espuny, L., y Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7), 1337–1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145–159.
- Joern, A., Provin, T., y Behmer, S. T. (2012). Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. *Ecology*, 93(5), 1002–1015. <https://doi.org/10.1890/11-1142.1>
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657–677.
- Kariyat, R. R., Raya, C. E., Chavana, J., Cantu, J., Guzman, G., y Sasidharan, L. (2019). Feeding on glandular and non-glandular leaf trichomes negatively affect growth and development in tobacco hornworm (*Manduca sexta*) caterpillars. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(2), 321–333. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09678-z>
- Kempel, A., Razanajatovo, M., Stein, C., Unsicker, S. B., Auge, H., Weisser, W. W., Fischer, M., y Prati, D. (2015). Herbivore preference drives plant community composition. *Ecology*, 96(11), 2923–2934. <https://doi.org/10.1890/14-2125.1>
- Kirk, H., Vrieling, K., Pelsner, P. B., y Schaffner, U. (2012). Can plant resistance to specialist herbivores be explained by plant chemistry or resource use strategy? *Oecologia*, 168(4), 1043–1055. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2179-6>
- Kitajima, K., y Poorter, L. (2010). Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New*

*Phytologist*, 186(3), 708–721. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03212.x>

- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., y Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- Laurance, W. F., Sayer, J., y Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(2), 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.12.001>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., y Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Lobregat, G., Perilli, M. L. L., de Siqueira Neves, F., y Campos, R. I. (2018). Fluctuating asymmetry, leaf thickness and herbivory in *Tibouchina granulosa*: an altitudinal gradient analysis. *Arthropod-Plant Interactions*, 12, 277–282. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9568-7>
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., y Bongers, F. (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS ONE*, 10(4), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., Pérez-García, E. A., Romero-Pérez, E., Tauro, A., y Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211–1216. <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- López-Carretero, A., Boege, K., Díaz-Castelazo, C., Domínguez, Z., y Rico-Gray, V. (2016). Influence of plant resistance traits in selectiveness and species strength in a tropical plant-herbivore network. *American Journal of Botany*, 103(8), 1436–1448. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600045>
- López-Carretero, A., Del-Val, E., y Boege, K. (2018). Plant-Herbivore Networks in the Tropics. En W. Dáttilo y V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 111–126). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_8)
- Macedo-Reis, L. E., Quesada, M., y de Siqueira Neves, F. (2019). Forest cover drives insect guild diversity at different landscape scales in tropical dry forests. *Forest Ecology and Management*, 443(2019), 36–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.007>
- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., y Bongers, F. (2016). Natural forest regeneration and

- ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*, 48(6), 745–757. <https://doi.org/10.1111/btp.12382>
- May, R. M. (1972). Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413–414. <https://doi.org/10.1038/239137a0>
- Memmott, J., Waser, N. M., y Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Lohbeck, M., Tschardtke, T., y Faria, D. (2016). Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology*, 97(12), 3315–3325. <https://doi.org/10.1002/ecy.1592>
- Moreira, E. F., Boscolo, D., y Viana, B. F. (2015). Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE*, 10(4), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249–1261. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745>
- Neff, F., Brändle, M., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Boch, S., Hölzel, N., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Prati, D., Schall, P., Schäfer, D., Schulze, E.-D., Seibold, S., Simons, N. K., Weisser, W. W., Pellissier, L., y Gossner, M. M. (2021). Changes in plant-herbivore network structure and robustness along land-use intensity gradients in grasslands and forests. *Science Advances*, 7(20). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf3985>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhousseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nuwagaba, S., Zhang, F., y Hui, C. (2017). Robustness of rigid and adaptive networks to species loss. *PLoS ONE*, 12(12), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189086>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., O’hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., y Maintainer, H. W. (2019). Package “vegan”. En *Community ecology package* (Vol. 2, Número 9). <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., y Jordano, P. (2007). The modularity of

- pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P. B., Choong, A. M. F., Clissold, F. J., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Dominy, N. J., Elgart, A., Enrico, L., Fine, P. V. A., Howard, J. J., Jalili, A., Kitajima, K., Kurokawa, H., McArthur, C., Lucas, P. W., Markesteijn, L., Pérez-Harguindeguy, N., ... Yamashita, N. (2011). Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, 14(3), 301–312. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x>
- Peeters, P. J. (2002). Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00091.x>
- Peter, F., Berens, D. G., Grieve, G. R., y Farwig, N. (2015). Forest fragmentation drives the loss of insectivorous birds and an associated increase in herbivory. *Biotropica*, 47(5), 626–635. <https://doi.org/10.1111/btp.12239>
- Pingarrón, A. A. (2017). Diversidad de árboles en un gradiente de paisajes agroforestales tropicales con diferentes niveles de modificación por actividad antrópica. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-García, B. (2018). Redes de interacción planta-herbívoro en paisajes tropicales modificados por actividades humanas. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Robinson, M. L., y Strauss, S. Y. (2020). Generalists are more specialized in low-resource habitats, increasing stability of ecological network structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(4), 2043–2048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820143117>
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., y Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207–216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x>
- Ruiz-Guerra, B., García, A., Velázquez-Rosas, N., Angulo, D., y Guevara, R. (2021). Plant-functional traits drive insect herbivory in a tropical rainforest tree community. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 48. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125587>
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Limusa.
- Salgado Negret, B., y Paz, H. (2016). Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. En B. Salgado Negret (Ed.), *La Ecología*



*Funcional como Aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones* (pp. 12–35). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Salgado Negret, B., Pulido Rodríguez, E. N., Cabrera, M., Ruíz Osorio, C., y Paz, H. (2016). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas. En B. Salgado Negret (Ed.), *La Ecología Funcional como Aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones* (pp. 36–79). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Sánchez-Colón, S., Flores-Martínez, A., Cruz-Leyva, I. A., y Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Vol. II* (pp. 75–129).

Sánchez-de-Jesús, H. A., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., y Escobar, F. (2016). Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*, 31, 843–854. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0293-2>

Santos, B. A., y Benítez-Malvido, J. (2012). Insect herbivory and leaf disease in natural and human disturbed habitats: Lessons from early-successional *Heliconia* herbs. *Biotropica*, 44(1), 53–62. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00765.x>

Stein, A., Gerstner, K., y Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17, 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>

Stouffer, D. B., y Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(9), 3648–3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>

Tejeda-Cruz, C. (2009). Conservación de la biodiversidad y comunidades locales: conflictos en áreas naturales protegidas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Canadian Journal of Latin American and Caribbean Studies*, 34(68), 57–88. <https://doi.org/10.1080/08263663.2009.10816975>

Terashima, I., Miyazawa, S. I., y Hanba, Y. T. (2001). Why are sun leaves thicker than shade leaves? - Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research*, 114(1), 93–105. <https://doi.org/10.1007/pl00013972>

Thébault, E., y Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>

- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., y Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x>
- Valentini, A., Pompanon, F., y Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(2), 110–117. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.011>
- van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C. G. E. T., Wallisdevries, M. F., y Olf, H. (2015). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, 90(2), 347–366. <https://doi.org/10.1111/brv.12113>
- Vile, D., Garnier, É., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M. L., Roumet, C., Lavorel, S., Díaz, S., Hodgson, J. G., Lloret, F., Midgley, G. F., Poorter, H., Rutherford, M. C., Wilson, P. J., y Wright, I. J. (2005). Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 96(6), 1129–1136. <https://doi.org/10.1093/aob/mci264>
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., y Del-Val, E. (2012). Resilience in plant-herbivore networks during secondary succession. *PLoS ONE*, 7(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Warton, D. I., y Hui, F. K. C. (2011). The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1), 3–10. <https://doi.org/10.1890/10-0340.1>
- Welti, E., Helzer, C., y Joern, A. (2017). Impacts of plant diversity on arthropod communities and plant-herbivore network architecture. *Ecosphere*, 8(10). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1983>
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., y Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Wilson, P. J., Thompson, K., y Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Zakaria, M., Nawaz Rajpar, Muhammad Ozdemir, I., y Rosli, Z. (2016). Fauna Diversity in Tropical Rainforest: Threats from Land-Use Change. En J. A. Blanco, S.-C. Chang, Yueh-Hsin Lo (Eds.), *Tropical Forests: The Challenges of Maintaining Ecosystem Services while Managing the Landscape* (pp. 11–50). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/64963>

Zhang, K., Lin, S., Ji, Y., Yang, C., Wang, X., Yang, C., Wang, H., Jiang, H., Harrison, R. D., y Yu, D. W. (2016). Plant diversity accurately predicts insect diversity in two tropical landscapes. *Molecular ecology*, 25(17), 4407–4419. <https://doi.org/10.1111/mec.13770>

## Anexo 1

Listado de las especies de orugas encontradas en distintos paisajes agroforestales de la región de la Selva Lacandona, Chiapas. La taxonomía de las especies y sus respectivas autoridades fueron establecidas con base en la página web oficial del Centro Nacional de Información Biotecnológica <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>> y el Sistema de Datos de Código de Barras de la Vida (BOLD Systems) <<http://v3.boldsystems.org/>>.

Familia	Especie
Apatelodidae	<i>Zanola</i> sp.
Crambidae	<i>Ategumia ebulealis</i> (Guanée) <i>Desmia benealis</i> Schaus <i>Eulepte</i> Janzen07 <i>Omiodes simialis</i> Guanée <i>Palpita flegia</i> (Cramer) <i>Phostria</i> sp. <i>Piletosoma thialis</i> Dyar <i>Spilomela discordens</i> Dyar
Dalceridae	Lepidoptera 10
Depressariidae	<i>Cerconota recurvella</i> (Walker)
Erebidae	<i>Aclytia</i> sp. <i>Agaraea minuta</i> (Schaus) <i>Antiblemma anthea</i> Schaus <i>Antiblemma ceras</i> Druce <i>Autochloris xenodorus</i> (Druce) <i>Deinopa directa</i> <i>Dysschema leucophaea</i> (Walker) <i>Dysschema</i> sp2 <i>Estigmene acrea</i> (Drury) <i>Hypercompe oslari</i> (Rothschild)

Anexo 1: (Continúa)

Familia	Especie
	<i>Hypercompe</i> sp.
	Lepidoptera 6, 21
	<i>Melese asana</i> (Druce)
	<i>Plynteria marginata</i> Druce
	<i>Salia</i> Janzen10
	<i>Selenisa sueroides</i> (Guenee)
	<i>Utetheisa ornatrrix</i> (Linnaeus)
Geometridae	<i>Eois</i> Janzen49
	Lepidoptera 7, 8, 18, 28, 29, 38, 50, 53, 65, 66, 77, 87.
	<i>Opisthoxia</i> sp.
Hesperiidae	<i>Carystus phorcus</i> (Cramer)
	<i>Hyalothyrus neleus</i> (Linnaeus)
	Lepidoptera 74, 75
	<i>Myscelus belti</i> Godman & Salvin
	<i>Urbanus segnestami</i> Burns
Lasiocampidae	Lepidoptera 23
Limacodidae	<i>Acharia sarans</i> (Dyar)
	<i>Euprosterna elaeasa</i> Dyar
	Lepidoptera 24, 25
	<i>Venadicodia caneti</i> Corrales & Epstein
Lycaenidae	<i>Eumaeus childrenae</i> (Gray)
	<i>Pseudolycaena damo</i> (Druce)
Noctuidae	<i>Antiblemma</i> Janzen96
	<i>Callopietria mexicana</i> Druce
	<i>Heterodelta nea</i> (Berio)
	<i>Spodoptera ornithogalli</i> (Guanée)
Notodontidae	Lepidoptera 2, 51, 69

Anexo 1: (Continúa)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
	<i>Ginaldia</i> Janzen03
	<i>Malocampa matralis</i> Schaus
Nymphalidae	<i>Agraulis vanillae</i> (Linnaeus)
	<i>Memphis artacaena</i> (Hewitson)
Saturniidae	<i>Oxytenis</i> sp.
Sphingidae	<i>Enyo ocypete</i> (Linnaeus)
	Lepidoptera 35, 43, 60, 113
	<i>Xylophanes</i> sp.
Tortricidae	<i>Amorbia revolutana</i> Zeller
	<i>Asaphistis protosema</i> Diakonoff
Uraniidae	<i>Erosia</i> BioLep04
Sin dato	Lepidoptera 1, 3-5, 9, 12-17, 19, 20, 22, 26, 27, 30-32, 34, 36, 37, 39-42, 44, 46-49, 52, 54-59, 61-64, 67, 68, 70-73, 76, 78-86, 88-92, 94-112

## Anexo 2

Listado de las especies de plantas que interactuaron con las orugas en distintos paisajes agroforestales de la región de la Selva Lacandona, Chiapas. La taxonomía de las especies y sus respectivas autoridades fueron establecidas con base en el sitio web oficial del Jardín Botánico de Missouri <<http://www.tropicos.org>>.

Familia	Especie
Acanthaceae	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq. <i>Spondias mombin</i> L.
Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.
Aracaceae	<i>Desmoncus ferox</i> Bartlett.
Araceae	<i>Anthurium</i> sp. <i>Philodendron scalarinerve</i> Croat & Grayum. <i>Syngonium</i> sp.
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.
Asteraceae	<i>Emilia fosbergii</i> Nicolson <i>Lasianthaea</i> sp. <i>Melanthera</i> sp. <i>Mikania micrantha</i> Kunth <i>Mikania</i> sp. Morfoespecie 11 <i>Vernonia patens</i> Kunth <i>Vernonia</i> sp.
Boraginaceae	<i>Tournefortia hirsutissima</i> L.
Celastraceae	Morfoespecie 2
Chrysobalanaceae	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch
Combretaceae	<i>Combretum</i> sp2
Connaraceae	<i>Rourea glabra</i> Kunth

Anexo 2: (Continúa)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Costaceae	<i>Costus</i> sp.
Cyperaceae	<i>Rhynchospora cephalotes</i> (L.) Vahl
Dilleniaceae	<i>Davilla kunthii</i> A. St.-Hil. <i>Tetracera volubilis</i> L.
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq. <i>Adelia barbinervis</i> Schltld. & Cham. <i>Caperonia palustris</i> (L.) A. St.-Hil. <i>Croton schiedeana</i> Schltld. <i>Garcia parviflora</i> Lundell
Fabaceae	<i>Clitoria</i> sp. <i>Dalbergia</i> sp. <i>Desmodium axillare</i> (Sw.) DC. <i>Inga pavoniana</i> G. Don <i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell <i>Machaerium falciforme</i> Rudd <i>Machaerium floribundum</i> Benth. <i>Machaerium</i> sp. <i>Mimosa</i> sp. <i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier
Hypericaceae	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.
Lamiaceae	<i>Hyptis verticillata</i> Jacq.
Lauraceae	<i>Licaria capitata</i> (Schltld. & Cham.) Kosterm.
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon ellipticum</i> (Kunth) A. Juss.
Malvaceae	<i>Luehea candicans</i> Mart. <i>Sida rhombifolia</i> L.
Marantaceae	<i>Calathea lutea</i> (Aubl.) Schult.
Melastomataceae	<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don



Anexo 2: (Continúa)

Familia	Especie
	<i>Miconia trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Loudon Morfoespecie 19, 28
Monimiaceae	<i>Mollinedia viridiflora</i> Tul.
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C. C. Berg <i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau
Myrtaceae	<i>Psidium friedrichsthalianum</i> (O. Berg) Nied. <i>Eugenia</i> sp.
Onagraceae	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) H. Hara
Piperaceae	<i>Piper hispidum</i> Sw. <i>Piper</i> sp1, sp2, sp3, sp4
Poaceae	<i>Coix lacryma-jobi</i> L. <i>Setaria</i> sp. Morfoespecie 3
Polygalaceae	<i>Moutabea aculeata</i> (Ruiz & Pav.) Poepp. & Endl.
Primulaceae	<i>Ardisia</i> sp. <i>Parathesis</i> sp.
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. <i>Alseis yucatanensis</i> Standl. <i>Blepharidium mexicanum</i> Standl. <i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich. <i>Guettarda combsii</i> Urb. <i>Ladenbergia</i> sp. <i>Psychotria pseudinundata</i> Wernham <i>Psychotria cuspidata</i> Bredem. ex Schult. <i>Psychotria</i> sp1, sp2, sp3
Salicaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer <i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.

Anexo 2: (Continúa)

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Sapindaceae	<i>Cupania dentata</i> DC. <i>Cupania</i> sp.
Sapotaceae	<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.
Solanaceae	<i>Physalis gracilis</i> Miers <i>Solanum rudepannum</i> Dunal
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp.
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.
Vitaceae	<i>Cissus</i> sp.
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.
Tectariaceae	<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw.
Sin dato	Morfoespecie 1, 4, 6-10, 12-18, 20-24, 26-27, 29-39, 40-55, 57-61.

## Anexo 3

Regresiones evaluando los valores de completitud del muestreo en función de la cobertura de bosque remanente.

