



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**  
**ECOLOGÍA**

**PROYECTO**

**Efectos de la diversidad filogenética de las plantas sobre las comunidades de  
artrópodos**

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical  
restoration plantations**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**FARIDE UGALDE FERNÁNDEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Karina Boege Paré**

**Instituto de Ecología, UNAM Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma de México**

**COMITÉ TUTOR: Dra. Ana Laura Wegier Briuolo**

**Instituto de Biología, Jardín Botánico, Universidad Nacional Autónoma de México**

**COMITÉ TUTOR: Dra. Rocío Santos Gally**  
**Instituto de Ecología, UNAM Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad Nacional**

**Autónoma de México**

Ciudad de México, noviembre de 2023



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**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**PROYECTO**

**Efectos de la diversidad filogenética de las plantas sobre las comunidades  
de artrópodos**

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical  
restoration plantations**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**FARIDE UGALDE FERNÁNDEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:** Dra. Karina Boege Paré

Instituto de Ecología, UNAM Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma de México

**COMITÉ TUTOR:** Dra. Ana Laura Wegier Briuolo

Instituto de Biología, Jardín Botánico, Universidad Nacional Autónoma de México

**COMITÉ TUTOR:** Dra. Rocío Santos Gally

Instituto de Ecología, UNAM Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma de México

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
OFICIO: CGEP/CPCB/ IE /0782/2023  
ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM

**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **19 de junio del 2023**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **UGALDE FERNÁNDEZ FARIDE** con número de cuenta: **414067273** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical restoration plantations”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“EFECTOS DE LA DIVERSIDAD FILOGENÉTICA DE LAS PLANTAS SOBRE LAS COMUNIDADES DE ARTRÓPODOS”**, ambos realizados bajo la dirección la **DRA. KARINA BOEGE PARÉ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO  
Vocal: DR. ZENÓN CANO SANTANA  
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI  
Vocal: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI  
Secretario: DRA. ANA LAURA WEGIER BRIULO

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de septiembre de 2023

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/ERR/EARR/err



## **Agradecimientos institucionales**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por permitirme continuar mis estudios a nivel posgrado, donde crecí de manera personal y profesional. Gracias por tantas experiencias y apoyo brindado durante mis estudios.

Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional Autónoma de México (subsidio PAPIIT IN202419 a KB) y CONACyT (ID-133 a RSG).

Agradezco infinitamente a la Dra. Karina Boege Paré por abrirme las puertas al Instituto de Ecología, así como por su invaluable apoyo a lo largo del desarrollo del proyecto y el artículo científico. De igual forma agradezco también a la Dra. Rocío Santos Gally, a la Dra. Ana Laura Wegier Briuolo, por toda su comprensión, empatía y generosidad a lo largo de mi proceso de maestría, los cuales hicieron la diferencia para poder finalizar esta etapa.

## **Agradecimientos a título personal**

Agradezco a mis padres por acompañarme a lo largo de este camino, desde la búsqueda de un tutor y los exámenes de admisión, hasta cuando pudimos celebrar que ya había sido aceptada e iba a iniciar clases. No tengo palabras para describir cuánto los quiero a ambos, este logro es tan mío como lo es suyo, y a pesar de que no pudimos celebrarlo los tres juntos, sé que la satisfacción y felicidad que sentimos trasciende. También agradezco a mi abuela Conchita por cuidarnos a mi papá y a mí, eres una persona fuerte, generosa y resiliente.

Agradezco a mi familia, especialmente a Susana, Ligia, Armando y Titi, por su ayuda, comprensión y escucha, siempre les tendré una eterna gratitud y cariño.

Agradezco a mis amigos, Ramiro, Isaac S., Rodrigo, Fer, Gera, Isaac Z. y Kenny por su apoyo, consuelo, risas y ánimo. También agradezco a mis amigos y compañeros del laboratorio Vero, Paco, Marisol, Ceci y Lina porque sin ustedes no habría logrado ni siquiera correr un script de R. Gracias infinitas por sus comentarios, consejos y por sobre todo las risas, me encantó trabajar en el mismo espacio que ustedes.

Agradezco al jurado evaluador de mi tesis, Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Zenón Cano Santana, Dra. Ek Del Val De Gortari y al Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli por todo su tiempo y apoyo.

Agradezco al al M. en C. José Rubén Pérez Ishiwara, por su gran apoyo y disposición a lo largo de mi proceso de maestría. Al Técnico Académico Fidel Serrano, por su colaboración al diseñar los mapas de las parcelas de restauración y a Graciela García por su valioso apoyo en el trámite de permisos de colecta.

Agradezco también a Raúl Gutiérrez por la separación, toma de fotografías de las morfoespecies de artrópodos y técnica de extracción de ADN, por tu tiempo y apoyo.

Finalmente agradezco a Javier Pérez por su invaluable apoyo con el desarrollo de los scripts utilizados a lo largo del proyecto.

## ÍNDICE

Resumen .....	9
Abstract .....	10
Introducción .....	11
Artículo enviado a revista <i>Biotropica</i> .....	15
ABSTRACT.....	1
INTRODUCTION .....	2
METHODS.....	6
Study site .....	6
Experiment design.....	6
Arthropod sampling .....	7
Arthropod guild classification .....	9
Statistical analyses.....	9
Species richness and diversity and evenness .....	9
Species composition .....	10
RESULTS .....	11
Predators.....	11
Herbivores.....	12
Pollinators and detritivores .....	12
Species composition .....	12
DISCUSSION .....	13
Arthropod abundance.....	13
Species richness and diversity .....	14
Predator diversity .....	14
Herbivore diversity.....	15
Pollinators and Detritivores.....	16
Contrasting morphological vs molecular methods.....	17
CONCLUDING REMARKS .....	17
TABLES.....	19
Table.1 .....	19
FIGURE LEGENDS .....	20
ACKNOWLEDGEMENTS .....	29
4.10 DATA AVAILABILITY STATEMENT .....	29
4.11 REFERENCES .....	29
4.13 Appendix 1 .....	37
4.14 SUPPLEMENTARY INFORMATION.....	39
Discusión .....	44
<b>Resumen de los resultados</b> .....	<b>44</b>

<b>Aporte general en el campo de ecología de las interacciones planta herbívoro .....</b>	<b>45</b>
<b>Restauración ecológica considerando la diversidad filogenética de las plantas .....</b>	<b>46</b>
<b>Restauración en agroecosistemas.....</b>	<b>47</b>
<b>Contraste métodos morfológicos y moleculares y sus implicaciones para la restauración.....</b>	<b>48</b>
Conclusiones .....	50
Referencias.....	51

## Resumen

La diversidad filogenética (PD, por sus siglas en inglés) puede ser una herramienta fundamental en la restauración ecológica, ya que las comunidades con una mayor PD tienen el potencial de respaldar la preservación de redes de interacción biótica, lo que lleva a un aumento en la función ecosistémica. Por otro lado, la PD puede proporcionar información sobre cómo se ensamblan las comunidades y contribuir al funcionamiento del ecosistema, ya que se relaciona con rasgos funcionales, nichos e interacciones ecológicas. La PD en las plantaciones de restauración puede aumentar las dimensiones de la diversidad funcional, los nichos y las interacciones ecológicas, lo que puede aumentar las funciones ecosistémicas, influir y afectar al resto de la red trófica, especialmente con diferentes grupos funcionales de artrópodos. En este estudio, nuestro objetivo fue probar esta hipótesis al examinar cómo responden los grupos funcionales de artrópodos a la diversidad filogenética alta y baja en 12 plantaciones de restauración. Realizamos este estudio dentro de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México, donde se establecieron 12 plantaciones de restauración en una finca ganadera. La mitad de las parcelas tenían una alta diversidad filogenética de plantas (HPD, por sus siglas en inglés), mientras que la otra mitad tenía una baja diversidad filogenética de plantas (LPD, por sus siglas en inglés). Ambos tratamientos representan un total de 42 especies de árboles tropicales. Recopilamos en todas las parcelas especímenes de artrópodos utilizando varios métodos de captura y los categorizamos por tamaño y método de captura. Para identificar las unidades taxonómicas operativas (OTU, por sus siglas en inglés) de los especímenes, empleamos metabarcoding, específicamente la secuenciación del gen COI. En general, nuestro experimento proporcionó evidencia de la influencia positiva de la diversidad filogenética de las plantas en las comunidades de artrópodos. Observamos un impacto significativo en su abundancia y detectamos cambios en la diversidad de especies, especialmente en tre especies comunes y dominantes. Estos hallazgos resaltan la importancia de la selección de especies al diseñar plantaciones de restauración ecológica. Revela que, incluso con el mismo número de especies, los resultados para niveles tróficos superiores pueden variar según las relaciones filogenéticas entre las especies seleccionadas.

## Abstract

Phylogenetic diversity (PD) can be a fundamental tool in ecological restoration, because communities with higher PD have the potential to support the preservation of biotic interaction networks, leading to an increase in ecosystemic function. Otherwise, PD can provide information on how communities are assembled and contribute to ecosystem functioning, as it relates to functional traits, niches, and ecological interactions. PD in restoration plantings can increase dimensions of functional diversity, niches, and ecological interactions which can increase ecosystemic functions, influencing and affect the rest of the trophic web, particularly with different arthropod functional groups. In this study, we aim to test this hypothesis by examining how arthropod functional groups responds to high- and low-phylogenetic diversity in 12 restoration plantings. We conducted this study within the Biosphere Reserve Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico, where 12 restoration plantings were established in a cattle ranch. Half of the plots had high phylogenetic diversity (HPD), while the other half had low plant phylogenetic diversity (LPD), both treatments represent a total of 42 tropical tree species. We collected arthropod specimens using various capture methods and categorized them by size and capture method. To identify operational taxonomic units (hereafter OTU) of the specimens, we employed metabarcoding, specifically COI gene sequencing. Overall, our experiment provided evidence of the positive influence of plant phylogenetic diversity on arthropod communities. We observed a significant impact on their abundance, and detected changes in species diversity, particularly among common and dominant species. These findings highlight the importance of species selection when designing ecological restoration plantings. It reveals that even with the same number of species, the outcomes for higher trophic levels can vary depending on the phylogenetic relationships among the selected species.

## Introducción

La transformación del paisaje debido a los efectos de la agricultura y de la ganadería, afecta a más del 40% de la superficie del planeta, y es la causa más importante de pérdida de biodiversidad y servicios ecosistémicos a nivel mundial (Barral *et al.*, 2015). A lo largo de los últimos 50 años, el suministro de servicios ecosistémicos ha disminuido, incluyendo el control de plagas y polinización (MEA, 2005). Por consiguiente, esto resalta la importancia de encontrar alternativas de manejo para reconciliar la producción agrícola con el mantenimiento o mejoramiento de los niveles de biodiversidad y servicios ecosistémicos (Barral *et al.*, 2015).

Notablemente, los enfoques experimentales se han convertido en el estándar para realizar la evaluación de los méritos de cualquier práctica de conservación (Christie *et al.*, 2020). Sin embargo, los experimentos de campo que comparan estrategias de restauración en agroecosistemas tropicales son escasos (Cooke *et al.*, 2018; Gellie *et al.*, 2018) a pesar de que su restauración ofrece beneficios socio-ecológicos particularmente prometedores relativos al costo de su implementación (Pashkevich *et al.*, 2022). Esta problemática es particularmente desafiante debido a las numerosas estrategias contrastantes que son utilizadas (Benayas y Bullock, 2012), y aún no es claro cuál es la mejor alternativa para lograr recuperar la función de los ecosistemas (Fagan, 2020).

Dentro de estas estrategias, la restauración activa implica acciones como añadir especies de plantas deseadas o modificar el suelo para impulsar el desarrollo de la sucesión secundaria (Barral *et al.*, 2015). Estudios recientes han indicado que las funciones del ecosistema se ven mejoradas cuando la diversidad de las plantas es alta, no exclusivamente el número de especies, sino también en términos genéticos, funcionales y filogenéticos (Navarro-Cano *et al.*, 2016). Así, al guiar esfuerzos de restauración para promover una amplia distribución de atributos dentro de una comunidad que promuevan estrategias de adquisición de recursos más eficientes y una amplia variedad de nichos ecológicos, comunidades funcionalmente diversas en espacios de restauración pueden proveer nichos disponibles con mayor diversidad funcional y un aumento en las interacciones ecológicas (Funk *et al.*, 2008). Esta diversidad de nichos, a su vez, puede generar un uso más eficiente del amplio rango de recursos disponibles por un gran número de especies (; (Dinnage *et al.*, 2012; Lind *et al.*, 2015; Navarro-Cano, 2016) y a su vez potencialmente aumentar su contribución a distintas funciones ecológicas. Sin embargo, uno de los retos más importantes es determinar la manera en que las comunidades de plantas se ensamblan y su efecto en interacciones bióticas o conocer la redundancia de diferentes especies en estas comunidades para los procesos de restauración (Verdú *et al.*, 2012). Enfocarse en maximizar la diversificación de nichos para grupos de interés es una de las principales estrategias en la restauración, lo que cambia el foco de conservación de las especies a la de redes ecológicas, ya que éstas últimas son las que garantizan

la integridad y el funcionamiento de los ecosistemas (Wardle *et al.*, 2004; Ohgushi, 2016; Harvey *et al.*, 2017).

Un concepto clave para lograr una maximización de nichos ecológicos en esfuerzos de restauración es el de diversidad filogenética, que es una métrica que permite cuantificar la biodiversidad al tomar como referencia las relaciones evolutivas entre las especies (Rivera-Martínez, 2020), y ha permitido comprender el papel que la historia evolutiva y los atributos de cada especie juegan en los ecosistemas (Lean y Mclaurin 2016; Miller *et al.*, 2018; Mazel *et al.*, 2018). A pesar de que los roles de la diversidad filogenética son variados, sus principales usos pueden categorizarse en tres grupos distintos (Lean y Mclaurin, 2016). Primero, como una herramienta para la predicción y la explicación de las dinámicas de comunidades y ecosistemas, al considerar a la evolución como un importante factor contribuyente que ayuda a distinguir cómo trabajan estos componentes. De igual forma, la diversidad filogenética ha sido utilizada como sustituto para una gran variedad de características ecológicas. Por ejemplo, al determinar las interacciones entre especies, predecir la cascada de extinciones a través de redes ecológicas y por lo tanto la manera en que estas extinciones impactan la función del ecosistema (Srivastava *et al.*, 2012). Finalmente, la diversidad filogenética también ha sido tomada como una meta de restauración, al ser sumada a herramientas de planeación y conservación (Lean y Mclaurin, 2016). Esto resulta fundamental en las estrategias que pretenden recuperar diversos nichos ecológicos y el restablecimiento de interacciones bióticas, como la polinización, la depredación o la herbivoría, mientras a su vez se restaura la funcionalidad ecosistémica, al incluir flujos, bienes y servicios.

Por otro lado, la explícita consideración de interacciones bióticas clave como la polinización, dispersión de semillas, o depredación, pueden incrementar el éxito de la restauración, además de representar un puente entre enfoques basados en la reintroducción de plantas o animales (McAlpine *et al.*, 2016). Particularmente, diferentes gremios de artrópodos que mantienen una relación muy estrecha con comunidades de plantas pueden ser influenciados por mecanismos como: la variación en la calidad y cantidad de tejidos vegetales; la disponibilidad de nichos y refugios propiciados, la fenología de floración, así como las condiciones micro-climáticas que ofrece la arquitectura y estructuras vegetales (Price, 2002; Hertzog, 2017). Importantes cuestiones a considerar incluyen el conocimiento de qué herbívoros específicos que son atraídos a especies particulares de plantas, así como qué depredadores podrán consumirlos. En conjunto, es importante también considerar los efectos que estos grupos de animales tendrán sobre el desarrollo de la comunidad de plantas, por sus efectos directos en la reproducción y desempeño sobre el primer nivel trófico (McAlpine *et al.*, 2016). En este contexto y por el papel fundamental que juegan dentro de los ecosistemas para su función y resiliencia (Peterson *et al.*, 1998; Scherber *et al.*, 2010; Montoya *et al.*, 2012; Cadotte, 2013), los artrópodos representan un excelente grupo modelo para responder a estas importantes interrogantes que surgen a lo largo de ejercicios de restauración.

Esta información resalta la relevancia de la selección de especies al momento de diseñar modelos de restauración ecológica basados en plantaciones, ya que el mismo número de especies con distintas relaciones evolutivas puede propiciar diferentes resultados para los niveles tróficos superiores en función de sus estrategias funcionales y el número de nichos ecológicos que promueven (Navarro-Cano *et al.*, 2016). Las metas de restauración frecuentemente incluyen el recuperar especies que históricamente eran encontradas en la región, pero evaluar la composición funcional y filogenética de las especies y las comunidades históricas puede proporcionar mejores estimados de restauración ecológica (Srivastava *et al.*, 2012). Este potencial va más allá de la reintroducción de una o más especies, ya que puede utilizarse para restaurar las dinámicas de una comunidad y distintos procesos ecosistémicos. No obstante, a pesar de que ha sido frecuentemente confirmado que la diversidad filogenética mejora el funcionamiento de los ecosistemas, los esfuerzos de restauración no han tomado ventaja de este conocimiento (Navarro-Cano *et al.*, 2016). Con base en esto, existe una limitada evidencia experimental que demuestre explícitamente la influencia de la diversidad filogenética de las plantas sobre las comunidades de distintos gremios de artrópodos para poder entender los beneficios tentativos que esto tendría en la restauración ecológica (Novotny *et al.*, 2010; Scherber *et al.*, 2010; Moreira *et al.*, 2016; Kostenko *et al.*, 2017; Vaca-Sánchez *et al.*, 2021) y dado que, al aumentar la diferenciación de nichos mediante la diversidad filogenética, tanto para artrópodos como para plantas puede potencialmente promover la coexistencia de un gran número de especies, esta información se convertiría en una excelente herramienta para restaurar la diversidad taxonómica y funcional (Becerra, 2015; Navarro-Cano *et al.*, 2019).

En este contexto, el objetivo de este trabajo fue evaluar si la diversidad filogenética de plantas de árboles jóvenes en parcelas de restauración tiene un efecto sobre la diversidad, abundancia y distribución de comunidades de artrópodos de diferentes gremios funcionales. Para ello, se establecieron parcelas de restauración con dos tratamientos de diversidad filogenética vegetal (alta y baja) en las que se utilizaron especies arbóreas de la selva tropical. Se esperaba que las comunidades de plantas filogenéticamente diversas tuvieran comunidades de artrópodos con mayor abundancia y riqueza de especies, en contraste con comunidades de plantas menos diversas. Debido a que tales diferencias tienden a aumentar con el tiempo, gracias a que la variación interespecífica en los rasgos funcionales incrementa a medida que las plantas envejecen, el comparar el efecto de esta diferenciación de nichos para niveles tróficos más altos fue un objetivo particular de este proyecto. A su vez, al evaluar la diversidad de artrópodos mediante el uso de herramientas tanto morfológicas como moleculares, nos permitió apreciar y discutir las ventajas y limitaciones en el uso de cada método.

El estudio se llevó a cabo en el rancho ganadero “Los Amigos” (18°32'56” N 94°59'58” O) ubicado en el municipio de Catemaco, Veracruz, México, dentro de la Reserva de la Biosfera de Los

Tuxtlas. Llanura y región del Golfo de México. La zona tiene un clima cálido húmedo con lluvias invernales prominentes. Las temperaturas medias oscilan entre 24 y 26 °C y la precipitación total oscila entre 2.000 y más de 4.000 (Soto, 2004; Conanp-Semarnat, 2006). La vegetación presente es bosque tropical perennifolio (CONANP, 2006; INEGI, 2010;), pero con un alto grado de fragmentación dentro de una matriz de agricultura y pastos inducidos para campos ganaderos, y áreas con vegetación secundaria (Von Thaden *et al.*, 2018). Con las prácticas agropecuarias en Los Tuxtlas, las áreas de bosque han sufrido un proceso de transformación cuyo resultado es un paisaje heterogéneo caracterizado por mosaicos de remanentes de bosque y campos de cultivo inmersos en grandes extensiones de pastizales utilizados como potreros. Particularmente, el rancho ganadero ha extendido áreas de pastizales y remanentes de bosques húmedos tropicales circundantes.

**Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical restoration plantations**

**Artículo enviado a revista *Biotropica***

1 **Title:** Plant phylogenetic diversity influences arthropod communities in tropical restoration plantations

2

3 **Authors:** Faride Ugalde<sup>1,2</sup>, Rocío Santos-Gally<sup>1,3</sup>, Rubén Pérez-Ishiwara<sup>1</sup>, Nancy Gálvez-Reyes<sup>1</sup>, Ana

4 Wegier<sup>4</sup> and Karina Boege<sup>1\*</sup>

5 **Affiliations**

6 <sup>1</sup> Instituto de Ecología, Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma

7 de México C.P. 04510 Mexico City, Mexico.

8 <sup>2</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, C.P. 04510

9 Mexico City, Mexico.

10 <sup>3</sup> CONAHCYT-Instituto de Ecología, Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad

11 Nacional Autónoma de México C.P. 04510 Mexico City, Mexico.

12 <sup>4</sup> Instituto de Biología, Jardín Botánico, Universidad Nacional Autónoma de México C.P. 04510

13 Mexico City, Mexico.

14 **Running head:** Arthropods and plant phylogenetic diversity.

15 **Submission and Acceptance Dates:**

16 Received: ; Revised: (optional); Accepted:

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

## ABSTRACT

27 The concept of phylogenetic diversity can be a fundamental tool in ecological restoration, because  
28 communities with greater evolutionary overdispersion have the potential to support the preservation  
29 of larger species-interaction networks, leading to an increase in ecosystemic function. Moreover, as  
30 it relates to the diversity of functional traits and ecological niches, phylogenetic diversity of plants  
31 is likely to influence the rest of the trophic web, particularly influencing different arthropod  
32 functional groups. In this study, we assessed how arthropod communities were affected by  
33 phylogenetic diversity of tropical tree species. We performed an experiment in which 12 restoration  
34 plots (15×15m) were established either with high or low plant phylogenetic diversity while  
35 maintaining the same number of planted species. After one and three years of planting, we collected  
36 arthropod specimens with different feeding habits (herbivores, predators, pollinators, and  
37 detritivores) utilizing color pan traps, Van Someren-Rydon traps, sweep nets, manual surveys and  
38 pitfall traps. Arthropods were identified to morphospecies and/or as operational taxonomic units  
39 using metabarcoding techniques. Overall, we provide evidence of the positive influence of plant  
40 phylogenetic diversity on arthropod abundance and species diversity, which augmented their  
41 incidence within the high phylogenetic diversity treatment. These findings highlight the importance  
42 of considering not only species richness, but also their evolutionary histories when designing  
43 ecological restoration strategies, given that using the same number of plant species can result in  
44 different outcomes for higher trophic levels, as a function of the phylogenetic relationships within  
45 plant communities.

46 **Keywords:** Arthropods, ecosystemic functions, phylogeny, herbivores, predators, pollinators,  
47 trophic webs.

48  
49  
50  
51  
52  
  
53  
54

## INTRODUCTION

55 The concept of phylogenetic diversity has enhanced our understanding of how the evolutionary  
56 history of species, along with its associated functional diversity, influences communities and  
57 ecosystems. Hence, it represents a fundamental tool for ecological restoration, as the conservation  
58 and/or recovery of plant phylogenetic diversity in natural and managed environments can promote  
59 the maintenance of trophic interaction networks based on biotic interactions such as pollination,  
60 predation or herbivory (Srivastava *et al.*, 2012). This is particularly significant considering the  
61 current global scenario in which nearly 35 % of the original vegetation on cover forests has been  
62 lost in the world (Watson *et al.*, 2018), alongside the decline of vertebrate and insect populations  
63 (Dirzo *et al.*, 2014) and the endangered status of numerous tree species, particularly in the tropics  
64 (Steege *et al.*, 2015).

65 Numerous ecological restoration efforts have underscored the relevance of employing native  
66 species with diverse ecological strategies. For instance, fast-growing rates (Funk *et al.*, 2008) or  
67 animal dispersal syndromes (Ozinga *et al.*, 2005; Martínez-Garza *et al.*, 2013) have been proven to  
68 be valuable traits for restoring specific ecosystem functions. Additionally, certain experiments have  
69 highlighted the benefits of incorporating high genetic variation within species (Moreira *et al.* 2016)  
70 and have advocated for the use of polycultures instead of monocultures to enhance plant survival  
71 and growth in restoration and commercial plantings (Jactel *et al.* 2021). However, an area that  
72 remains relatively unexplored relates to the influence of evolutionary history and functional  
73 diversity of plant communities on the success of restoration efforts aimed at recovering diverse  
74 ecological niches and the reestablishment of species interaction networks (Verdú *et al.* 2012).

75 Because estimates of phylogenetic diversity can be linked to the diversity of functional  
76 traits, ecological niches and biotic interactions (Webb *et al.*, 2002, Cavender-Bares *et al.*, 2011;  
77 Chaves *et al.*, 2021), the increasing availability of information on phylogenetic diversity holds  
78 potential to serve as a tool to guide ecological restoration strategies. Particularly, it can provide  
79 information on how communities are assembled and contribute with ecosystem function, depending

80 on the species re-introduced from a regional species pool (Verdú *et al.*, 2012). Whereas closely  
81 related species in clustered communities tend to share functional traits and ecological niches, more  
82 widely dispersed phylogenetic communities with independent evolutionary histories have a wider  
83 variation in functional traits, capturing different relevant aspects for ecosystem functioning  
84 (Srivastava, 2012). Thus, more phylogenetically diverse communities in restoration plantings could  
85 provide increased dimensions of functional diversity and ecological niches, leading to a more  
86 efficient utilization of available resources by a greater number of coexisting species (Dinnage *et al.*,  
87 2012; Navarro-Cano, 2016). Consequently, this could increase ecosystemic functions such as  
88 carbon, nitrogen, and phosphorus cycling (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2019), primary productivity  
89 (Crutsinger *et al.*, 2008), decomposition rates (Schweitzer *et al.*, 2018), invasion resistance  
90 (Crutsinger *et al.*, 2008) and resilience to disturbances (Rykiel, 1985) and climate change  
91 (Srivastava, 2012; Navarro-Cano *et al.*, 2016, Chavez *et al.*, 2021).

92 The diversity of resources provided by plant traits, many of which exhibit significant  
93 phylogenetic signals (Srivastava, 2012), can influence the rest of the trophic web through various  
94 mechanisms. These mechanisms include variations in the quality and quantity of plant tissues  
95 available to herbivores and pollinators, the availability of niches and refuges, and the  
96 microclimatic conditions resulting from specific plant architectures (Price, 2002). All these factors,  
97 ultimately impact the survival and performance of higher trophic levels, particularly of different  
98 arthropod functional groups including herbivores, pollinators, predators, and decomposers. In  
99 particular, variation in food resources (i.e., leaves, stems, flowers, seeds, fruits, roots, as well as  
100 bark and wood) at both intra- and interspecific levels can have profound impact on the performance  
101 of herbivores and pollinators (Price, 2002). Additionally, the quality and availability of refuges can  
102 directly affect the abundance and diversity of these arthropods (Navarro-Cano *et al.*, 2019),  
103 influencing their predation rates. Moreover, different plant assemblages can also vary in their  
104 associated holobiomes, particularly in their rhizospheres, potentially influencing organic matter  
105 decomposition rates (Schweitzer *et al.*, 2018; Navarro-Cano, 2019). Hence, arthropods from

106 different guilds represent an excellent model group to assess the impacts of restoration efforts due  
107 to their sensitivity to ecological changes at small scales (Maleque *et al.*, 2009), and given their role  
108 in ecosystems as primary and secondary consumers, and detritivores (Scherber *et al.*, 2010).

109 The influence of plant phylogenetic diversity on different arthropod guilds is expected to vary  
110 as plant communities age, given that numerous functional traits change throughout plant development,  
111 including plant reproductive traits and anti-herbivore defenses (Ochoa, *et al.*, 2015). Thus, the various  
112 stages of development of plant communities could cause changes in trait differentiation among plant  
113 species, and in turn may influence tri-trophic interactions between plants, herbivores and their natural  
114 enemies, depending on their predation risk, specialization degree on particular resources and foraging  
115 strategies (Boege and Marquis, 2005). various stages of development of plant communities.

116 The relevance of plant phylogenetic diversity has been extensively documented in various  
117 ecological contexts, including nurse-plant interactions (Navarro-Cano, *et al.*, 2017; Navarro- Cano, *et*  
118 *al.*, 2019), soil erosion control (Bochet *et al.*, 2000) and the spread of pest and pathogens (Gilbert &  
119 Webb, 2007). Nonetheless, there is limited experimental evidence on the relationship between  
120 phylogenetic distance among plant species and arthropod communities. Particularly, this experimental  
121 gap is highlighted in highly diverse ecosystems such as tropical forests (Scherber, *et al.*, 2010; Moreira,  
122 *et al.*, 2016; Vaca-Sánchez, *et al.*, 2021), which are crucial for comprehending community's  
123 assemblages during ecological restoration efforts (Navarro-Cano, *et al.*, 2019).

124 In this study, we assessed the impact of phylogenetic distance among plant species in  
125 restoration plantings on the diversity and abundance of various arthropod guilds. To accomplish  
126 this, we established restoration plots using tropical rainforest trees and implemented two treatments:  
127 low phylogenetic diversity (LPD), consisting in communities of closely related species, and high  
128 phylogenetic diversity (HPD), comprising communities of phylogenetically over-dispersed species.  
129 Given the relationship between plant structural complexity and the number of ecological niches, we  
130 expected that phylogenetically over-dispersed plant communities, likely with greater morphological

131 and functional diversity (Webb *et al.*, 2002), would exhibit arthropod communities with higher  
132 abundance and species richness than phylogenetically clustered plant communities. We anticipated  
133 that these differences would intensify over time as plants matured, given an increased interspecific  
134 variation in functional traits, including enhanced anti-herbivore defenses and more complex  
135 architectures, as plants age (Boege and Marquis 2005).

## 136 **METHODS**

### 137 *Study site*

138 The study was conducted within the Biosphere Reserve Los Tuxtlas (18°32'56" N 94°59'58" W),  
139 Veracruz, México. The climate in this area is warm and humid with mean temperatures ranging  
140 from 24 to 26°C, and total precipitation ranging from 2,000 to 4,000 mm (Soto, 2004). The  
141 vegetation in this region consists of an evergreen tropical forest which exhibits a high level of  
142 fragmentation within an agricultural matrix. This matrix includes agriculture and established  
143 pastures for cattle-ranching, areas with secondary vegetation, and remnants of primary forest (Von  
144 Thaden *et al.*, 2018).

### 145 *Experiment design*

146 In September 2018, we established 12 restoration plantings (15 ×15 m) with an overall 30 cm  
147 planting spacing, and a 50 m distance between each parcel, within “Los Amigos” cattle ranch  
148 (18°32'56" N 94°59'58" W). The ranch has induced grasslands surrounded by remnants of tropical  
149 wet forest (Supplementary information Fig. S1). To manipulate the phylogenetic diversity of the  
150 experimental plant assemblages, we used a total of 42 tropical tree species, considering their life  
151 history and its proclivity to be pioneers or non-pioneers. In half of the plots, we established  
152 plantings with high phylogenetic diversity (HPD), incorporating 27 phylogenetically diverse  
153 species from 23 families, in the regional pool species’ phylogeny. In the remaining plots, we  
154 established plantings with low plant phylogenetic diversity (LPD), with 27 species from 10  
155 families, phylogenetically clustered with more recent common ancestors (Supporting information  
156 Table S1). To assess the level of phylogenetic relatedness within each treatment, we reconstructed a

157 phylogeny with the 290 tree species in the regional pool, using the global angiosperm phylogeny  
158 (GBOTB.extended.tre) in V.PhylMaker (Jin and Qian, 2019). We first calculated the mean  
159 pairwise distance among the species within each treatment (MPD). This measure quantifies the  
160 average relatedness between pairs of species in a community (Webb *et al.*, 2002). Subsequently,  
161 we calculated a standardized index of this measure (SES.MPD), which was compared to 1000 null  
162 assemblages generated from a subset of species from the regional species pool. The SES.MPD  
163 values for the LPD plots were negative ( $\geq -4.5$ ), indicating that the mean pairwise distance was  
164 more clustered compared to the null assemblages. In contrast, the MPD values for the species in the  
165 HDP plots were always positive ( $\geq 1.8$ ), indicating phylogenetic overdispersion relative to the null  
166 assemblages. We used the ape (Paradis *et al.*, 2004) and picante (Kembel *et al.*, 2010) packages in  
167 R 3.3.0 (R Development CoreTeam 2021). Depending on plant survival within each plot, there were  
168 between 15–19 non-pioneer species and 10–12 pioneer species in each treatment.

#### 169 *Arthropod sampling*

170 In September of 2019 and 2021, we quantified arthropods within the experimental plots, using  
171 different methods for each arthropod guild. To capture pollinators attracted to certain spectrums of  
172 light, we employed pan traps consisting of three plastic containers painted in the colors blue, yellow  
173 and white, filled with 200 mL soapy water. Two sets of traps were placed at each plot, one in the  
174 middle of the upper right quadrant and the other at the plot's center. To collect lepidopteran adults,  
175 we placed one Van Someren-Rydon trap at the center of the plot, using a mixture of pineapple  
176 fermented with beer as bait. Herbivores and predators were gathered from sapling canopies and  
177 surrounding vegetation. We used sweep nets and conducted manual surveys along four  
178 perpendicular transects located every two meters across the whole plot length, with one stroke per  
179 step taken and sampling every plant along the transect. For detritivores and other crawling  
180 arthropods, we used pitfall traps consisting of a plastic container of approximately 20cm with 70%  
181 undenatured ethanol. Thus, two pitfall traps were used inside the plot placed both in the center and  
182 in the lower left corner of the lower left quadrant. All arthropod traps were monitored for 72 hours

183 and subsequently removed and specimens stored with 70% undenatured ethanol, except for the Van  
184 Someren-Rydon traps, which were left in place for only 24 hours to reduce damage of adult  
185 Lepidoptera specimens. These specimens were frozen and stored in glassine paper bags.

186 We sorted all collected organisms according to their order, family and when possible, by  
187 genus and species. When taxonomic identification was not feasible, we assigned specimens to  
188 morphospecies. Two groups were sorted out per plot: i) pollinators (specimens collected with color  
189 and Van Someren-Rydon traps) and ii) crawling arthropods (specimens collected from pitfall traps,  
190 manual surveys and sweep nets). For the molecular analyses, for each previous group per plot a  
191 piece or a complete specimen was placed in a falcon tube, sorting them in different falcon tubes  
192 according to their size following Gálvez-Reyes *et al.* (2021) criteria: small ( $< 3$  mm), medium ( $\geq 3$   
193 mm and  $\leq 15$  mm) and finally large organisms ( $> 15$ mm). Entire bodies were used for small  
194 arthropods, while medium-sized arthropods were divided into the thorax (including the head), and  
195 for large arthropods only two legs were selected. We extracted DNA from the mix of all arthropods  
196 in each size category and group to latter perform metabarcoding (i.e. sensu Yu *et al.*, 2012),  
197 following a modified protocol by Galvez-Reyes, *et al.* (2021) using a DNeasy® Blood and Tissue  
198 Kit (Qiagen). We used the primers B\_F 5'  
199 CCIGAYATRGCITTYCCICG 3' (Shokralla *et al.*, 2015) and Fol-degen-R 5'  
200 TANACYTCNGGRTGNCCRAARAAYCA 3' (Yu *et al.*, 2012) to amplify a 418-base pair region  
201 located at the 5' end of the mitochondrial COI gene. This region is part of the standard barcode  
202 region for metazoan. For metabarcoding library construction, each sample (n =104) was performed  
203 and pooled together with equimolar amounts depending on the specified grouping (pollinators or  
204 crawling arthropods), thus the final number of libraries retrieved was 60 (one library per sample).  
205 DNA samples and negative control were sequenced on a lane of Illumina Miseq 2 × 300 bp at the  
206 Illumina (RTL Genomics). Details of bioinformatic read processing is described in the  
207 Supplementary information A1.

208 *Arthropod guild classification*

209 Following the morphospecies and molecular identification processes, we performed a guild  
210 classification by initially seeking ecological information available at the most specific taxonomic  
211 level on digital web resources such as Naturalista or article guides, ranging from species to genus  
212 and families. Based on feeding habits, we categorized organisms that consumed any plant part  
213 (including seeds) as herbivores, with the exception of adult Lepidoptera specimens and other floral  
214 visitors, which were classified as pollinators. Organisms displaying predatory behavior or acting as  
215 parasitoids were classified as predators, and those involved in the consumption of decomposing  
216 organic matter or associated with the cycling of soil nutrients were categorized as detritivores.  
217 Organisms that defied classification were excluded from subsequent analyses.

218 *Statistical analyses*

219 To compare the abundance of arthropods between HPD and LPD treatments, after testing for data  
220 normality, we employed linear mixed models using the lme function of the statistical software R  
221 4.1.1 (R Core Team, 2021). To account for spatial landscape heterogeneity, we paired closely  
222 located plots, one from each treatment. The model incorporated arthropod abundance as the  
223 response variable, phylogenetic diversity treatment as a fixed explanatory variable and block as  
224 random variable. Additionally, to account for the repeated measures of both censuses conducted on  
225 the same plots across two years, we included year into the model as a random variable. We  
226 performed one analysis to assess the abundance of all arthropods, and subsequently conducted a  
227 separate analysis to assess treatment differences in the abundance of each individual guild.

Furthermore, we performed a Post hoc power analysis with the help of the program G\*power  
(Faul, et al., 2007) utilizing the function f test, ANOVA: repeated measures between factors,  
which led to a power (1- $\beta$  err prob) of 0.5161.

228

229

### *Species richness and diversity and evenness*

230 To analyze species richness and diversity of the different arthropod guilds within each treatment,  
231 we first created two matrices: one including the abundance of all morphospecies, and another with  
232 the presence or absence of molecularly identified OTU in plots from each treatment. We calculated  
sample completeness curves, plotting the sample coverage with respect to double the reference  
233 sample size, with an associated bootstrap method to obtain 95% confidence intervals (Hsieh *et al.*,  
234 2016). We further calculated species richness and diversity with rarefaction extrapolated curves of  
235 Hill numbers, which are a mathematically unified family of diversity indices ( $q$ ) that incorporate  
236 relative abundance and species richness to depict the effective number of species within a sample  
237 (Chao *et al.*, 2014). We used INEXT package (Hsieh *et al.*, 2016; Chao *et al.*, 2020), in R to  
238 calculate three measures of Hill numbers:  $q = 0$ , which represents species richness considering all  
239 species regardless of their abundances;  $q = 1$ , corresponding to the exponential of Shannon's  
240 entropy index, commonly known as Shannon diversity and can be interpreted as the effective  
241 number of "common" species; and  $q = 2$ , the inverse of Simpson's concentration index, which  
242 relates to the effective number of dominant species (Chao *et al.* 2014). We estimated Hill numbers  
243 for each treatment and year for all arthropods, as well as for each of the four guilds, using both  
244 morphospecies and OTU independently. We used "Abundance" data type was used for  
245 morphospecies and "incidence raw" for OTU. For each diversity measure INEXT uses the observed  
246 sample of individuals to compute diversity estimates and the associated 95% (default) confidence  
247 intervals, guaranteeing a significant difference at a level of 5% if they do not overlap (Hsieh *et al.*,  
248 2016; Chao *et al.*, 2020). To assess species evenness in both phylogenetic diversity treatments and  
249 between years, we calculated rank abundance curves using the program GraphPad Prism on log<sub>10</sub>  
250 transformed morphospecies abundance data.

251 *Species composition*

252 We used abundance and presence/absence matrices of morphospecies and OTU respectively to  
253 evaluate the differences in species composition of arthropod communities between treatments and  
254 years, with a multi-dimensional non- metric scaling (NMDS) using the function metaMDS from the  
255 R package vegan, using Bray- Curtis index to calculate the distance between each of the treatment's  
256 and year's communities. To assess differences in species composition among treatments and years,  
257 a permutational multivariate analysis was performed by the function *adonis*.

## 258      **RESULTS**

259      We collected a total of 6,617 organisms representing 17 orders, 83 families, 75 subfamilies, 108  
260      genera and 553 morphospecies. Among these, 201 were identified to the species level using the  
261      metabarcoding information (Supplementary Information, Table S2, A2). The most abundant orders  
262      where overall Hemiptera (270), Hymenoptera (269), Araneae (193), Coleoptera (189) and  
263      Orthoptera (183). For Abundance of all arthropods was almost two-fold in HPD (N = 4264) than in  
264      LPD (N = 2365) plots, particularly during the second sampling ( $F = 0.037$ ,  $p < 0.05$ ; Table 1,  
265      Fig.1). Predators were the most abundant guild, followed by herbivores, pollinators and detritivores  
266      (Table 1).

267              Sample completeness curves showed that sampling in both treatments and years reached a  
268      stabilized state, fulfilling the criteria established by Chao (2020). Rarefaction extrapolated curves  
269      showed similar morphospecies richness of all arthropods for both treatments in 2019 and 2021 (Fig.  
270      2a,  $q = 0$ ). Interestingly, we observed a reduction of the effective number of common (Fig. 2a  $q = 1$ )  
271      and dominant morphospecies (Fig. 2a  $q = 2$ ) from 2019 to 2021. When comparing species identified  
272      with molecular data (OTU), the three levels of diversity were greater in 2019 than in 2021, with no  
273      differences between treatments (Fig. 2b).

274              Rank abundance graphics suggest changes in evenness within both experimental treatments  
275      from 2019 to 2021. During the first census in 2019, both treatments exhibited similar abundance of  
276      dominant species, with curves with comparable steepness (Fig. 3). By 2021, HPD had highest  
277      dominance value for its top ranked species, resulting in a steeper rank abundance curve. On the  
278      contrary, LPD plots displayed a more staggered pattern, indicating greater evenness among less  
279      dominant morphospecies (Fig. 3).

### 280      *Predators*

281      Rarefaction curves of predators indicated that morphospecies richness was higher in 2019 compared  
282      to 2021 for all levels of diversity (Fig.4a). Interestingly, only in 2019 we observed greater effective

number of common ( $q = 1$ ) and dominant ( $q = 2$ ) morphospecies in the LPD compared to HPD  
283 plots. However, in terms of OTU, no difference in the effective number of predator species ( $q = 0$ ,  
284  $q = 1$ ,  $q = 2$ ) was found between treatments and years.

#### 285 *Herbivores*

286 The effective number of total herbivores morphospecies did not differ significantly between  
287 treatments ( $q = 0$ ; Fig. 5a). However, in 2021 we observed a slight differentiation in HPD plots,  
288 with a reduced number of common and dominant morphospecies compared to LPD plots (Fig. 5a,  $q$   
291  $= 1$ ;  $q = 2$ ). Surprisingly, the patterns were quite different for herbivore OTU, as morphospecies  
292 richness ( $q = 0$ ) was higher in 2021 compared to 2019 in both treatments. Additionally, for the three  
293 Hill indexes, HPD plots in 2021 exhibited greater diversity values compared to LPD plots in 2019  
294 (Fig. 5b).

#### 295 *Pollinators and detritivores*

296 Morphospecies richness of pollinators in LPD plots was higher compared to HPD plots in 2019  
297 (Fig. 6a,  $q = 0$ ), although these differences were not evident for common and dominant species (Fig.  
298 6a,  $q = 1$ ;  $q = 2$ ). For OTU, however, the three numbers of Hills did not differ between treatments  
299 or years (Fig. 6b). It's worth noting that the rarefaction curves for order  $q \geq 1$  did not reach a  
300 stabilized state. As a result, this estimator only represents a lower bound, indicating that there were  
301 unregistered rare species (Fig. 6a; Chao *et al.*, 2020). Last, we did not find any significant difference  
302 among morphospecies of OTU corresponding to arthropods with detritivores feeding habits  
303 (Supplementary Information Fig. S3).

#### 304 *Species composition*

305 Arthropod species assemblages changed over the course of two years Permanova: ( $R^2 = 0.98$ ,  $p =$   
306  $0.001$ ), for both morphospecies and OTU. Although each treatment didn't exhibit differences within  
307 each other, the NMDS graphic suggests that communities started to be less alike in 2021 than they  
308 were in 2019, at least for the morphospecies data (Fig. 7).

## 309 DISCUSSION

310 Plant phylogenetic diversity had various effects on arthropod community assemblages, particularly  
311 on their abundance and the number of common and dominant species within certain functional  
312 guilds. Specifically, we found a notable increase in predator and herbivore abundance in plots with  
313 phylogenetically over-dispersed plant species (HPD plots), which also exhibit a higher evenness of  
314 morphospecies, compared to plots with phylogenetically clustered species (LPD plots). Moreover,  
315 we noticed a decline in the effective number of common and dominant morphospecies over time,  
316 irrespective of the phylogenetic diversity treatments. The only significant differences between  
317 treatments were found for herbivore and pollinators, although the patterns for morphospecies  
318 differed from those using OTU. Regarding species composition in all arthropod communities, we  
319 observed a distinct variation between sampling years but not between treatments, although there  
320 was greater variation among morphospecies in 2021, suggesting the initial of the differentiation of  
321 arthropod communities between the treatments.

### 322 *Arthropod abundance*

323 The increased arthropod abundance found in plots with phylogenetically over-dispersed plant  
324 species (HPD), compared to communities with clustered species (LPD), provides support for the  
325 Plant Species Richness Hypothesis. This hypothesis suggests that higher plant phylogenetic  
326 diversity should promote increased availability of resources, niches, shelter, and  
327 microenvironments, potentially facilitating the colonization by a greater number of organisms of  
328 higher trophic levels (Egorov *et al.*, 2017). Previous studies have also demonstrated a positive  
329 response of arthropod communities to a gradient of plant species diversity in terms of abundance  
330 and species richness. For instance, Dinnage, *et al.* (2012) report that the influence of evolutionary  
331 history of plants communities on arthropods becomes more pronounced when phylogenetic  
332 diversity is high, explaining predator, parasitoid and herbivore richness. Similarly, Staab *et al.*  
333 (2021), describe that increasing phylogenetic diversity of trees led to higher species diversity of

334 predatory arthropods, but decreased the diversity of herbivorous arthropods. Other studies have also  
335 reported that phylogenetic diversity of woody plants can positively impact the biomass and  
336 abundance of herbivores and predators (Schuldt *et al.*, 2014; Staab *et al.*, 2016.) Our study  
337 contributes to the limited experimental evidence available on the positive influence of phylogenetic  
338 diversity of tropical trees on higher trophic levels, suggesting a strong bottom-up control, likely  
339 driven by increased resource diversity (Dinnage *et al.*, 2012; Egorov *et al.*, 2017), on functionally  
340 important herbivores and their natural enemies, mediated by the evolutionary history of plants.

### 341 *Species richness and diversity*

342 Our results indicated an overall decrease in the effective number of common and dominant  
343 morphospecies from 2019 to 2021, even though both treatments had the same number of total  
344 arthropod morphospecies across both censuses. This suggests that experimental plantings were  
345 initially dominated by a group of common and dominant species in 2019, and that rarer species  
346 gradually colonized the restoration plantings over the two-year study period. This trend was  
347 supported by the rank accumulation species curves, which showed an increase in evenness from  
348 2019 to 2021, especially in HDP plots (Fig. 3). We propose the following mechanisms to explain  
349 the observed patterns: i) species that rely on herbaceous plants may have been lost during the  
350 transition from herbaceous to woody plant dominance in the restoration plots, leading to a reduced  
351 number of common and abundant species capable of colonize and persist in the area and/or ii)  
352 specialist species associated with the planted seedlings may have gradually colonized the  
353 experimental plots over time. The relationship between arthropod composition and plant succession  
354 in grasslands have been explored in various studies. For example, Pérez-Moreno *et al.* (2016) found  
355 an increase in arthropod diversity along a successional gradient from grasslands to secondary  
356 forests.

357

358 *Predator diversity*

359 Previous studies have reported varying effects of plant diversity on predators, depending on the  
360 specific system and the level of plant diversity being studied. Some studies have shown no effects  
361 (Schuldt *et al.*, 2012, Moreira *et al.*, 2016), while others have found a positive impact of plant  
362 species richness on the spatial and temporal dynamics of predator assemblages (Haddad *et al.*,  
363 2011). Because most studies have primarily focused on plant species diversity, the range of trait  
364 variation among genotypes within a species may not be sufficient to influence higher trophic levels.  
365 In contrast, phylogenetic diversity may provide a wider range of structural and functional plant  
366 traits influencing predators (Staab *et al.*, 2016, 2020). In our study, we showed that in 2019, lower  
367 plant phylogenetic diversity promoted a greater number of common and dominant predator  
368 morphospecies compared to planting with high phylogenetic diversity, although this effect  
369 disappeared by 2021 (Fig. 4). This may be attributed to the increase in plant biomass and diversity  
370 of habitats over time in both treatments, as plants grew and aged, becoming structurally more  
371 complex. The greater variation in plant architecture and productivity associated with structurally  
372 complex plant communities can propagate through the food web, providing attractive resources for  
373 predators, and thereby increasing their abundance and richness (Haddad 2001; Funk *et al.*, 2008;  
374 Abdala *et al.*, 2015).

375 *Herbivore diversity*

376 Recruitment of herbivores to plant patches largely depends on the relative density of target and  
377 nontarget plant species (Moreira *et al.*, 2016), which influences the availability and quality of their  
378 food plants (Scherber, 2010). However, the effects of such factors may vary depending on  
379 herbivore's diet breadth. Generalist herbivores tend to be the least responsive to variation in plant  
380 diversity and can benefit from mixed diets (Dinnage, 2012). In contrast, specialist herbivores tend  
381 to be associated with host plants sharing similar functional and phylogenetic traits, such as leaf  
382 nitrogen content and particular secondary metabolites (Moreira *et al.*, 2016). In our study, whereas  
383 the total number of herbivores morphospecies had no significant differences between treatments

384 and sampling dates, we observed a slight decrease in the effective number of common and  
385 dominant morphospecies in the HDP censused in 2021, suggesting the arrival of rare, probably  
386 specialist species. When analyzing OTU however, we found increased levels of diversity from 2021  
387 to 2019, particularly in the HDP plots (Fig. 5), suggesting that both common and rarer species  
388 benefited from a greater functional and structural diversity. Further studies should investigate the  
389 degree of specialization in herbivore communities colonizing our experimental plots and assess if  
390 different morphospecies correspond to several stages from the same OTU, to sort out the  
391 discrepancies of the two assessments of herbivore diversity (by morphospecies vs OTU).  
392 Nevertheless, both methods highlight the relevance of considering functional and phylogenetic  
393 traits to understand the dynamics of plant-herbivore interactions.

#### 394 *Pollinators and Detritivores*

395 Pollinators represent a specialized group that depends on the availability of floral resources, and  
396 their presence is limited by plant phenology and ontogeny (Haddad *et al.*, 2009, Junker *et al.*,  
397 2015). Because in this study most saplings and young trees had not yet flowered, the experimental  
398 plots had limited resources for pollinators, resulting in no differences between treatments. Hence,  
399 the effects of plant phylogenetic diversity are expected to be more apparent in later stages of  
400 community succession, when most plants reach maturity, exhibiting a wider range of pollination  
401 syndromes and floral phenologies that influence pollinators (Junker *et al.*, 2015). For this guild,  
402 genetic diversity within plant species is also important, as it increases heterogeneity in blooming  
403 periods, as well as the quantity and quality of floral resources available for pollinators (Gilpin *et al.*,  
404 2022).

405 Because detritivores are generalist organisms largely controlled by productivity processes  
406 and not plant diversity or animal species identity *per se* (Cook-Patton *et al.*, 2011), it is not  
407 surprising that we found no differences in species richness and diversity between treatments for this  
408 guild. However, the interactive effects of plant holobiomes with soil properties, associated with

409 changes in root production or exudates, microbiomes and the amount of dead biomass and of litter  
410 input, are likely to change between treatments over longer periods, and subsequently influence  
411 arthropod detritivore communities (Scherber *et al.*, 2010).

#### 412 *Contrasting morphological vs molecular methods.*

413 The association of the molecular data and the taxonomic identification of specimens can enable  
414 better-informed ecological analyses when surveying diverse and unknown arthropod communities.  
415 Whereas sorting morphological samples allows the quantification of the relative abundance of  
416 species, their functional diversity, and the assessment of different biological indexes (Fusheng,  
417 2021), molecular data can resolve phenotypic variation associated with different developmental  
418 stages and/or polymorphisms of the same species, a constraint for an accurate discrimination of  
419 species. We were able to obtain significant information from both methods, nonetheless, with some  
420 disparities on the observed trends for some guilds, as has been also found in other studies (Serrana  
421 *et al.*, 2019, Martoni *et al.*, 2021). Such disparities could be related to the phenotypic variation of  
422 different instars of the same species, representing ecological and functional diversity of the  
423 collected individuals, information that is lost when using molecular species identification. This is  
424 particularly relevant for species changing guilds as they develop, such as lepidopteran individuals,  
425 and by the lack of DNA sequences in public databases, particularly in poorly studied and  
426 megadiverse communities such as tropical forests. Hence, although DNA metabarcoding can  
427 supplement biodiversity monitoring methods (Fusheng, 2021), considering alternative  
428 methodologies is always important.

#### 429 430 **CONCLUDING REMARKS**

431 We present experimental evidence regarding the impact of plant phylogenetic diversity on  
432 arthropod communities, demonstrating its significant influence on their abundance, and the  
433 diversity of common and dominant species. This information highlights the importance of species  
434 selection when designing ecological restoration plantings, as the outcomes for higher trophic levels

435 can vary depending on the phylogenetic relationships of the selected species, even when the number  
436 of species is the same. Based on this evidence, we propose that the design of restoration plantings  
437 should include not only consider species diversity, but also include over-dispersed species within  
438 the phylogenies of regional species pool.

439

440

441

442

443

444

445

446

447

448

449

450

451

452

453

454 **TABLES**  
455

456 *Table.1* Total abundance obtained by the morphological samples for each of the six guilds. Mean  
457 values and SD are shown.

458  
459

	Abundance	Mean	SD	Abundance	Mean	SD
	<b>HPD</b>			<b>LPD</b>		
<b>Predators</b>	2571	214.25	201.18	1689	140.75	120.42
<b>Herbivores</b>	1889	157.41	155.65	1924	160.33	19.16
<b>Detritivores</b>	198	16.5	18.72	184	15.33	235.4
<b>Pollinators</b>	281	23.41	31.6	381	31.75	38

460  
461  
462  
463

## FIGURE LEGENDS

**Fig. 1.** Absolute abundance per year and treatment for plots with High (HPD) and Low (LPD)

Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021. Mean, median and standard error bars are shown ( $\pm 1$  SE) ( $p < 0.05$ ).

**Fig. 2.** Diversity Hill indices of arthropods a) morphospecies and b) OTU. Sample-size based (solid line segments) and extrapolation (dotted line segments) sampling curves with 95% confidence intervals (shaded areas) for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021. The three orders of  $q$  correspond to the effective number of total species ( $q=0$ ), common species ( $q=1$ ) and dominant species ( $q=2$ ).

**Fig.3** Rank abundance curves for morphospecies transformed into log<sub>10</sub>, for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021.

**Fig. 4.** Diversity Hill indices of predators a) morphospecies and b) OTU. Sample-size based (solid line segments) and extrapolation (dotted line segments) sampling curves with 95% confidence intervals (shaded areas) for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021. The three orders of  $q$  correspond to the effective number of total species ( $q=0$ ), common species ( $q=1$ ) and dominant species ( $q=2$ ).

**Fig. 5** Diversity Hill indices of herbivores a) morphospecies and b) OTU. Sample-size based (solid line segments) and extrapolation (dotted line segments) sampling curves with 95% confidence intervals (shaded areas) for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021. The three orders of  $q$  correspond to the effective number of total species ( $q=0$ ), common species ( $q=1$ ) and dominant species ( $q=2$ ).

**Fig. 6.** Diversity Hill indices of pollinators a) morphospecies and b) OTU. Sample-size based (solid line

segments) and extrapolation (dotted line segments) sampling curves with 95% confidence intervals (shaded areas) for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021. The three orders of  $q$  correspond to the effective number of total species ( $q=0$ ), common species ( $q=1$ ) and dominant species ( $q=2$ ).

**Fig.7.** Ordination NMDS diagram for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021 for a) morphospecies and b) OTU. Ellipses indicate the ordination with significant grouping for year with the PERMANOVA test.

Figure 1.

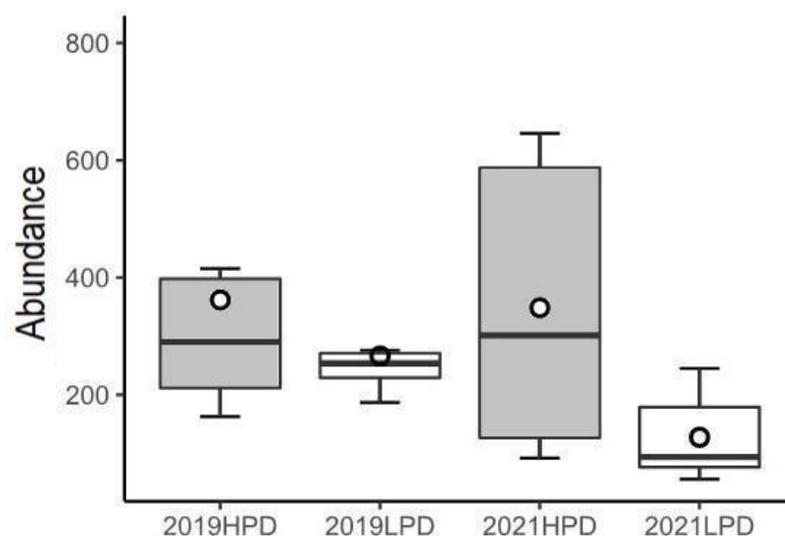


Figure 2.

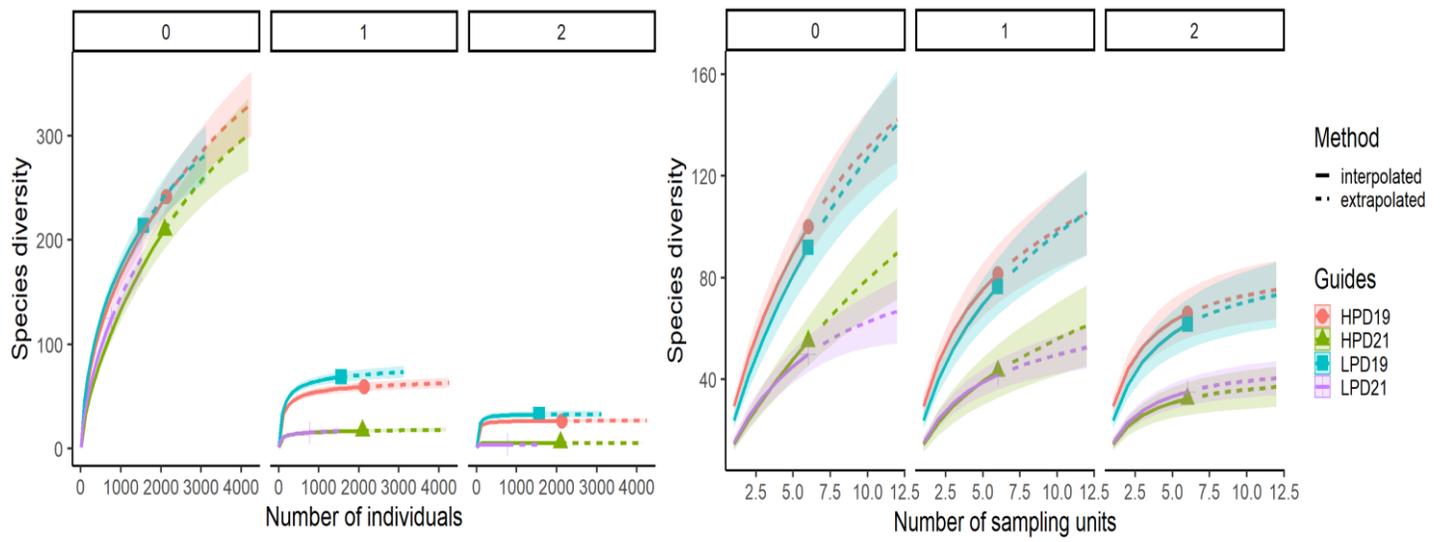


Figure 3.

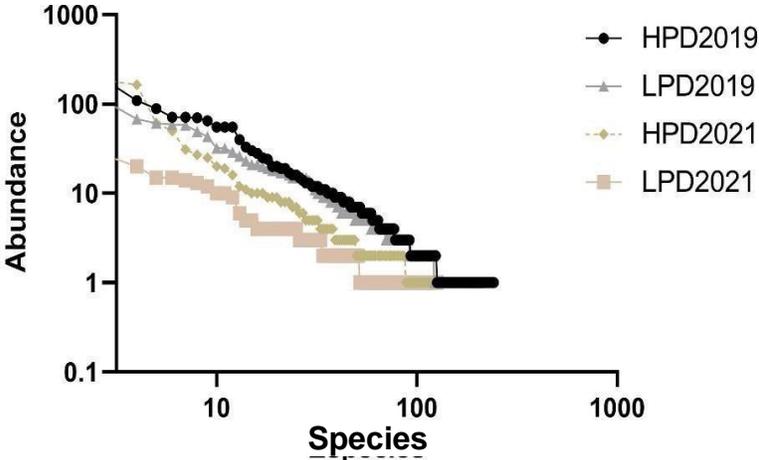


Figure 4.

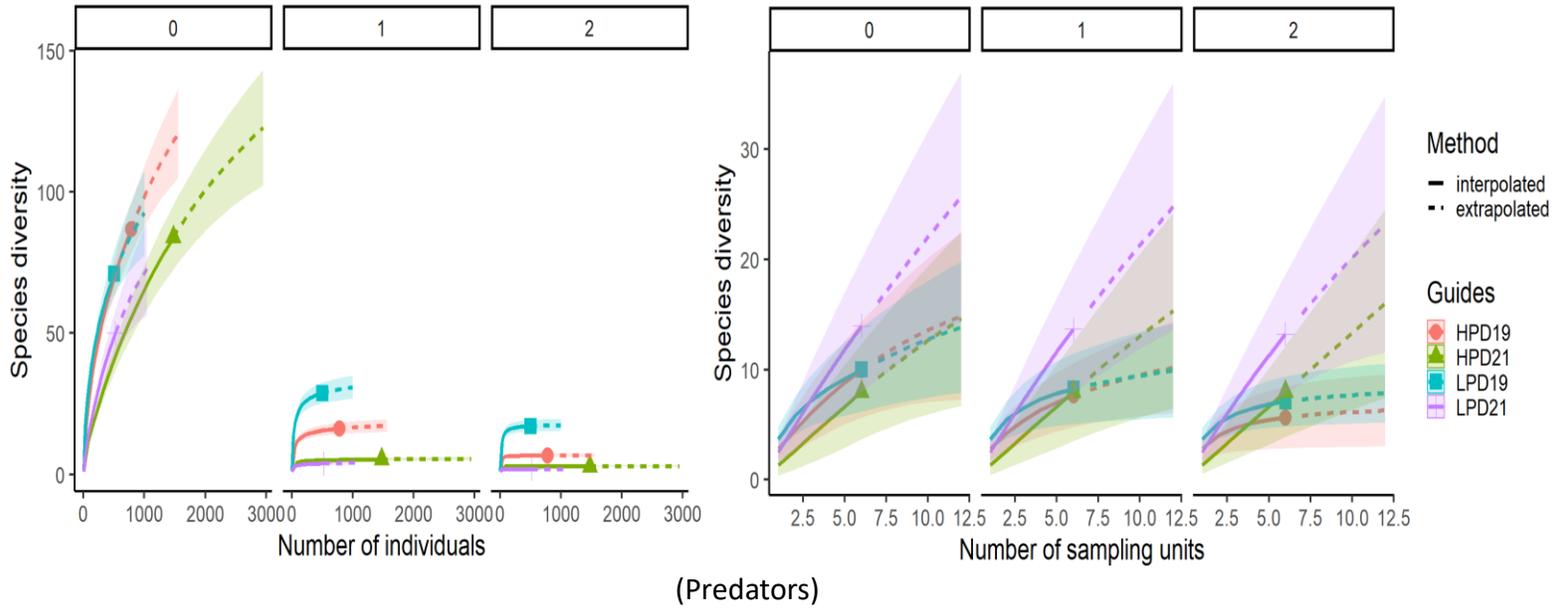


Figure 5.

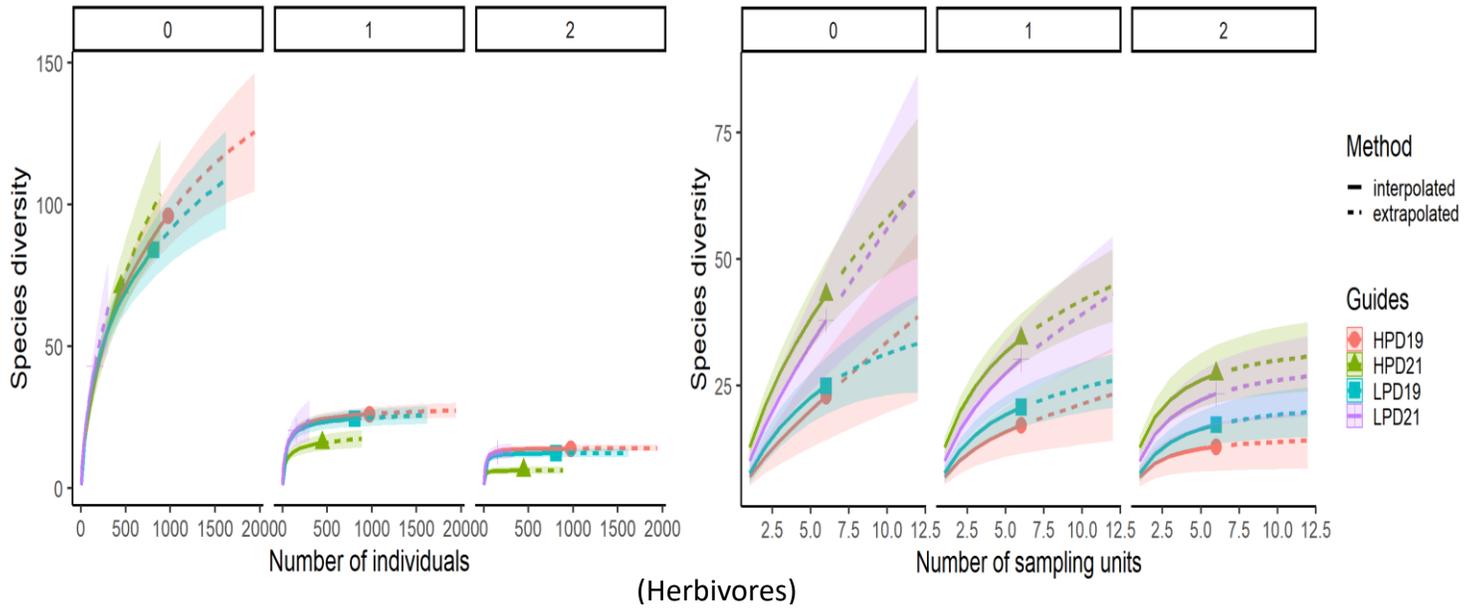


Figure 6.

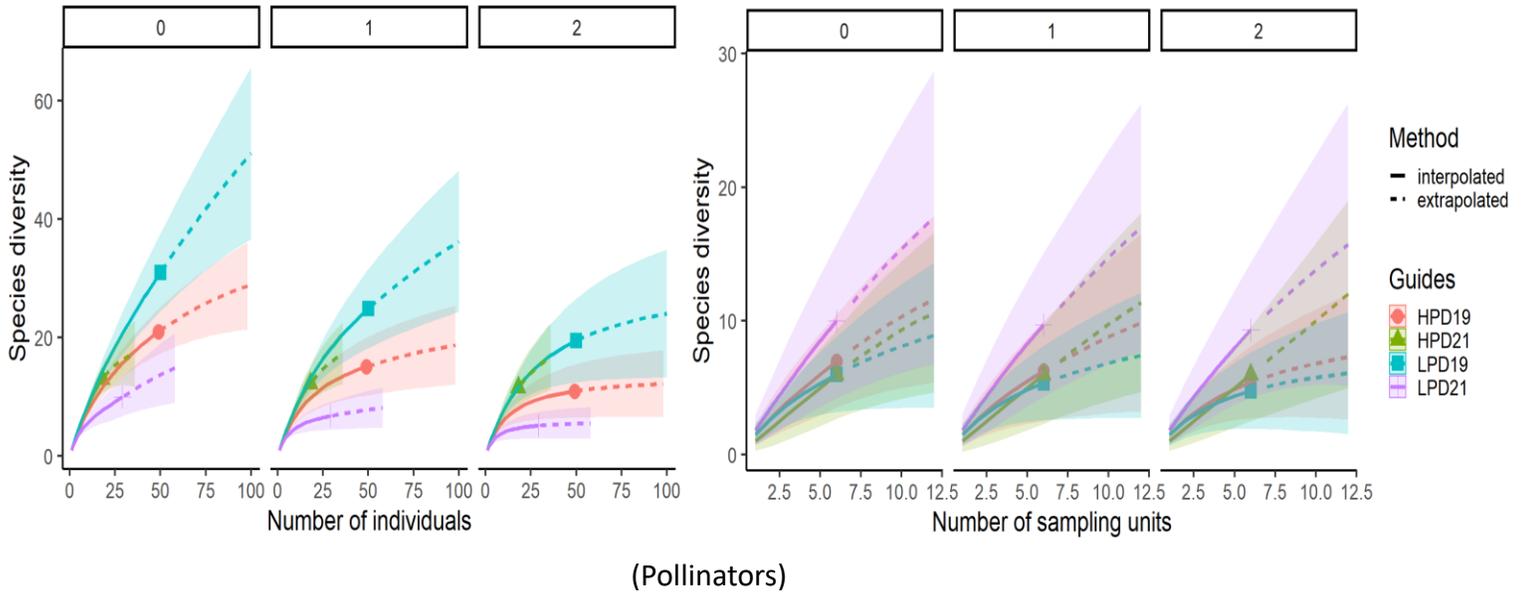
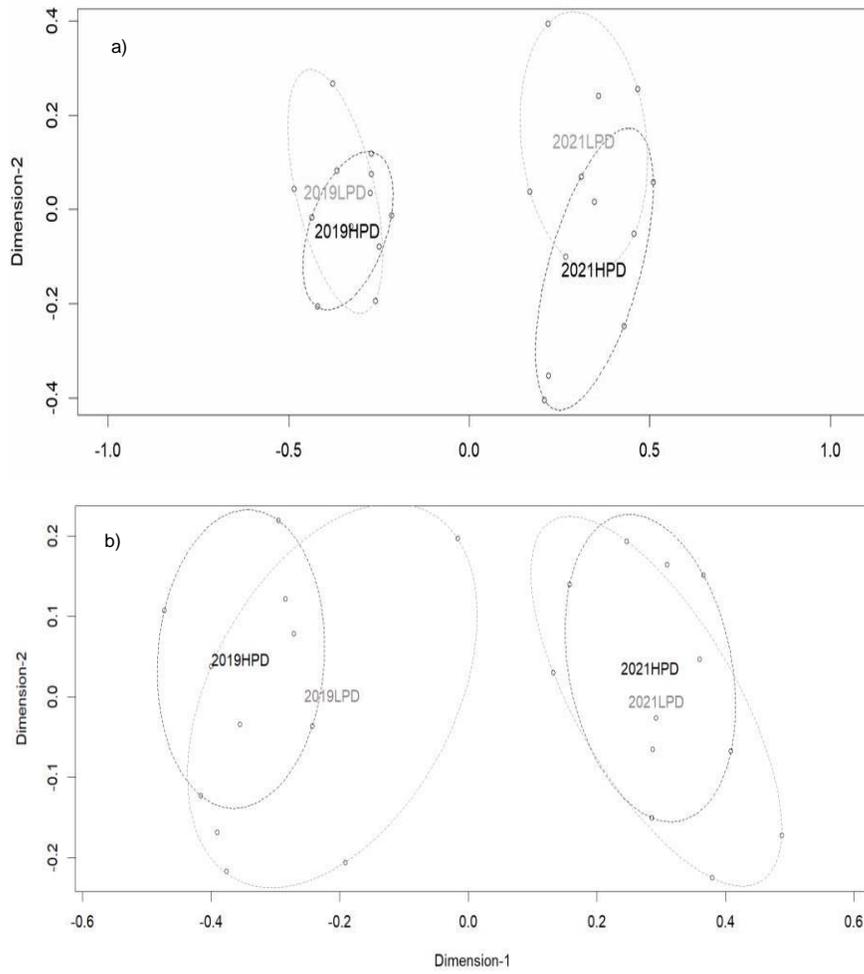


Figure 7



## ACKNOWLEDGEMENTS

Special thanks to S. Sinaca-Colin for seeds collecting and sowing, and sapling planting in the field, and for F. Serrano of LANCIS- IE-UNAM for the development of tools for plant mapping within the vegetation islands. Experimental set up was possible also thanks to the invaluable help of P.

Pérez, V. Martín, C. Rodríguez, J. Zetina, I. Mendoza, G. Martínez, R. Rebollo, M. Maldonado, F. Parraguirre, A. Hernández, M. Streling, G. Martínez, S. Quintero, G. Franco, A. Rubini, M. Baranzelli, M. Mena, A. Bernal and R. Gutierrez. We are especially grateful to the family Vega for their agreement to set up this experiment in their land, for all their support and kindness during our stage at “Los Amigos” lodging. This work was funded by the Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT IN-202419 grant to KB) and CONACyT (ID-133 to RSG). This work is part of the MSc thesis of Faride Ugalde at the Posgrado en Ciencias Biológicas- Universidad Nacional Autónoma de México, and she is thankful to the program for all support provided during her studies.

## 4.10 DATA AVAILABILITY STATEMENT

Upon acceptance, the data that support the findings of this study will be openly available in the Dryad Digital Repository

## 4.11 REFERENCES

- Abdala-Roberts L, Mooney K.A, Quijano-Medina T, Campos-Navarrete M.J, González-Moreno A, and Parra-Tabla V. (2015). Comparison of tree genotypic diversity and species diversity effects on different guilds of insect herbivores. *Oikos*, 124: 1527-1535. <https://doi.org/10.1111/oik.02033>
- Bochet, E., Poesen, J., & Rubio, J. L. (2000). Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 25(8), 847-867. [https://doi.org/10.1002/1096-9837\(200008\)25:8<847::AID-ESP103>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/1096-9837(200008)25:8<847::AID-ESP103>3.0.CO;2-Q)
- Boege, K., & Marquis, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8), 441-448. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.001>
- Cavender-Bares J & Cavender N. (2011). Phylogenetic structure of plant communities provides guidelines for restoration. In:

Greipsson S (ed) Restoration ecology. Jones and Bartlett Learning, LLC, Sudbury/Mississauga/London, pp 119–129. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C., Li, C., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C., Costello, M. J., & Colwell, R. K. (2020). Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research*, 35(2), 292-314. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12102>

Chaves, R. P., Ferrandis, A., Escudero, A., L., Luzuriaga. (2021). Diverse phylogenetic neighborhoods enhance community resistance to drought in experimental assemblages. *Scientific reports* 11.1: 1-12. DOI:10.1038/s41598-021-01991-z

Cook-Patton, S. C., McArt, S. H., Parachnowitsch, A. L., Thaler, J. S., & Agrawal, A. A. (2011). A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology*, 92(4), 915-923. <https://doi.org/10.1890/10-0999.1>

Crutsinger, G. M., Collins, M. D., Fordyce, J. A., Gompert, Z., Nice, C. C., & Sanders, N. J. (2006). Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process. *Science*, 313(5789), 966-968. <https://doi.org/10.1126/science.1128326>

Dinnage, R., Cadotte, M. W., Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., & Tilman, D. (2012). Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters*, 15(11), 1308-1317. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01854.x>

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406.

Egorov, E., Gossner, M. M., Meyer, S. T., Weisser, W. W., & Brändle, M. (2017). Does plant phylogenetic diversity increase invertebrate herbivory in managed grasslands? *Basic and*

Applied Ecology, 20, 40-50. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.03.004>

Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G., & Buchner, A. (2007). G\*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods*, 39, 175-191.

Funk, J., L., E., E., Cleland, K., N., Suding and E., S., Zavaleta. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in ecology and evolution*. 23(12): 695-703. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00011-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00011-6)

Fusheng, Y. A. N. (2021) Environmental DNA Metabarcoding: A Novel Method for Biodiversity Monitoring and More. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*. Vol.35 No.3

Gálvez-Reyes, N., Arribas, P., Andújar, C., Emerson, B. C., Piñero, D., & Mastretta-Yanes, A. (2021). Dispersal limitations and long-term persistence drive differentiation from haplotypes to communities within a tropical sky-island: Evidence from community metabarcoding. *Molecular Ecology*, 30(24), 6611-6626. <https://doi.org/10.1111/mec.16195>

Gilbert, G. S., & Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(12), 4979-4983. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607968104>

Gilpin, A.-M., Kobel, C., Brettell, L. E., O'Brien, C., Cook, J. M., & Power, S. A. (2022). CoFlowering Species Richness Increases Pollinator Visitation to Apple Flowers. *Agriculture*, 12(8), 1246. <https://doi.org/10.3390/agriculture12081246>

Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JM, Tilman D. (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol Lett.*;12(10):1029-39. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x.

Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., & Tilman, D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs: Plant diversity and foodweb stability. *Ecology Letters*, 14(1), 42-46. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01548.x>

Applied Ecology, 20, 40-50. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.03.004>  
Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12),

1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

Jactel, H., Moreira, X., & Castagneyrol, B. (2021). Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms, and prospects. *Annual Review of Entomology*, 66, 277-296.

Jin, Y., & Qian, H. (2019). V.PhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42(8), 1353-1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>

Junker, R. R., Blüthgen, N., & Keller, A. (2015). Functional and phylogenetic diversity of plant communities differently affect the structure of flower-visitor interactions and reveal convergences in floral traits. *Evolutionary Ecology*, 29(3), 437-450. <https://doi.org/10.1007/s10682-014-9747-2>

Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., & Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463-1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>

Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gross, N., Torices, R., Berdugo, M., & Maestre, F. T. (2019). Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(17), 8419-8424. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815727116>

Maleque, M., A., K., Maeto, H., T., Ishii. (2009). Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forest. *Appl. Entomol. Zool.* 44 (1): 1-11. <https://doi.org/10.1303/aez.2009.1>

Martínez-Garza, C., Bongers, F., & Poorter, L. (2013). Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, 303, 35-45.

Martoni, F., I., Valenzuela & M., J., Blacket. (2021). On the complementarity of DNA barcoding and morphology to distinguish benign endemic insects from possible pests: the case of *Dirioxa pornia* and the tribe Acanthonevrini (Diptera: Tephritidae: Phytalmiinae) in Australia. *Insect Science*. 28: 261-270. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12769>

Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K. A. (2016). Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: Current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect*

Science, 14, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.10.003>

Navarro-Cano, J., A., M., Governa, G., González-Barberá, V., & M., Castillo. (2017). Restauración ecológica en ambientes semiáridos. Recuperar las interacciones biológicas y las funciones ecosistémicas.

Navarro-Cano, J. A., Ferrer-Gallego, P. P., Laguna, E., Ferrando, I., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2016). Restoring phylogenetic diversity through facilitation: Restoring phylogenetic diversity. *Restoration Ecology*, 24(4), 449-455. <https://doi.org/10.1111/rec.12350>

Navarro-Cano, J. A., Goberna, M., & Verdú, M. (2019). Plant facilitation as a tool to restore diversity and ecosystem functions. *Ecosistemas*, 28(2), 20-31. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1747>

Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2014) *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.2-0. <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan>

Ozinga, W., A. (2005). Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108, 555-561. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13632.x>

Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>

Pérez-Moreno, J.L., García-Ramírez, M.,L., Castaño-Meneses, G., & Gómez-Anaya, J.,A. (2016). Changes in arthropod composition along a successional gradient in a tropical dry forest in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 25(9), 1743-1761. doi: 10.1007/s10531-016-1162-2.

Price, P., W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-217.

R Core Team (2021) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>

Rykiel, E. J. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Austral Ecology*, 10(3), 361-365. doi:10.1111/j.1442-

9993.1985.tb00897.x

Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Beßler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L. W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., ... Tschardt, T. (2010). Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468(7323), 553-556. <https://doi.org/10.1038/nature09492>

Schweitzer, J. A., Van Nuland, M., & Bailey, J. K. (2018). Intraspecific Plant–Soil Feedbacks Link Ecosystem Ecology and Evolutionary Biology. En T. Ohgushi, S. Wurst, & S. N. Johnson (Eds.), *Aboveground–Belowground Community Ecology* (Vol. 234, pp. 69-84). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_4)

Schuldt, A., Bruelheide, H., Härdtle, W., Assmann, T. (2012), Predator Assemblage Structure and Temporal Variability of Species Richness and Abundance in Forests of High Tree Diversity. *Biotropica*, 44: 793-800. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00876.x>

Schuldt, A., Baruffol, M., Bruelheide, H., Chen, S., Chi, X., Wall, M., & Assmann, T. (2014). Woody plant phylogenetic diversity mediates bottom–up control of arthropod biomass in species-rich forests. *Oecologia*, 176(1), 171-182. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3006-7>

Serrana, J. M., Miyake, Y., Gamboa, M., & Watanabe, K. (2019). Comparison of DNA metabarcoding and morphological identification for stream macroinvertebrate biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*, 101, 963-972. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.008>

Shokralla, S., Hellberg, R. S., Handy, S. M., King, I., & Hajibabaei, M. (2015). A DNA MiniBarcoding System for Authentication of Processed Fish Products. *Scientific Reports*, 5(1), 15894. <https://doi.org/10.1038/srep15894>

Soto, M. (2004). El clima. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra* (pp. 195–198). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Ver. México.

Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G., & Mirotchnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15(7), 637-648. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x>

- Staab, M., Bruelheide, H., Durka, W., Michalski, S., Purschke, O., Zhu, C.-D., & Klein, A.-M. (2016). Tree phylogenetic diversity promotes host–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1834), 20160275. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0275>
- Staab, M., Liu, X., Assmann, T., Bruelheide, H., Buscot, F., Durka, W., Erfmeier, A., Klein, A., Ma, K., Michalski, S., Wubet, T., Schmid, B., & Schuldt, A. (2021). Tree phylogenetic diversity structures multitrophic communities. *Functional Ecology*, 35(2), 521-534. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13722>
- Staab, M., & Schuldt, A. (2020). The Influence of Tree Diversity on Natural Enemies—A Review of the “Enemies” Hypothesis in Forests. *Current Forestry Reports*, 6(4), 243-259. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00123-6>
- Steege, N.C., A. Pitman, T. J. Killeen, W. F. Laurance, C. A Peres., J. E. Guevara, ... and I. Huamantupa-Chuquimaco. (2015). “Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species”. *Science* 1: e1500936
- Vaca-Sánchez, M. S., Maldonado-López, Y., González-Rodríguez, A., Oyama, K., Fernandes, G. W., Fagundes, M., López-Barbosa, E. C., Aguilar-Peralta, J. S., & Cuevas-Reyes, P. (2021). Canopy arthropod diversity associated with *Quercus laurina*: Importance of an oak species diversity gradient on abundance, species richness and guild composition. *Journal of Insect Conservation*, 25(5-6), 859-874. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00352-5>
- Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology letters*, 10(11), 1029–1036. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01100.x>
- Verdú, M., Gómez-Aparicio, L., & Valiente-Banuet, A. (2012). Phylogenetic relatedness as a tool in restoration ecology: A meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1761-1767. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2268>
- Von Thaden, J. J., Laborde, J., Guevara, S., & Mokondoko-Delgadillo, P. (2020). Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas

(2006-2016). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91(0), 913190. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3190>

Watson JEM, Evans T, Venter O et al (2018) The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nat Ecol Evol* 2:599–610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475-505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

Yu, D. W., Ji, Y., Emerson, B. C., Wang, X., Ye, C., Yang, C., & Ding, Z. (2012). Biodiversity soup: Metabarcoding of arthropods for rapid biodiversity assessment and biomonitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 613-623. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00198.x>

Zhang, J., Kobert, K., Flouri, T., & Stamatakis, A. (2014). PEAR: A fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR. *Bioinformatics*, 30(5), 614-620. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt593>

## 4.13 Appendix 1

The resulting paired-end reads for the (n=104) samples were quality filtered following procedures described by RTL Genomics (2019). Briefly, processing included denoising and chimera checking, quality inspection, OTU selection, taxonomic identification, and diversity analysis. The forward and reverse reads were obtained in FASTQ format and merged using the PEAR Illumina paired-end read merger (Zhang *et al.*, 2014). The resulting FASTQ files were converted to FASTA format for sequence and quality files. A quality trimming algorithm was applied to the reads, where each read's average quality score was calculated and trimmed back from the last base where the total average exceeded 25. Prefix dereplication was carried out using the USEARCH (Edgar, 2010) algorithm. This process grouped reads into clusters based on matching prefixes, with the requirement that any sequence of equal or shorter length than the centroid sequence must be a 100% match to it. Clustering with a 4% divergence threshold was performed using the USEARCH (Edgar, 2010) clustering algorithm. This step resulted in consensus sequences for each new cluster, with each sequence tagged to indicate the total number of member sequences (dereplicated + clustered). Clusters that contained < 2 members (singleton clusters) were not included in the output file, effectively removing them from the dataset. OTU (Operational Taxonomic Unit) selection was performed using the UPARSE OTU selection algorithm (Edgar, 2013) to categorize the numerous clusters into OTU. Chimera checking was conducted on the selected OTU using the UCHIME chimera detection software in de novo mode (Edgar *et al.*, 2011). Each centroid was then mapped to its corresponding OTU and marked as either chimeric or non-chimeric. All chimeric sequences were subsequently removed. Next, each read was mapped to its corresponding non-chimeric cluster using the USEARCH global alignment algorithm (Edgar, 2010). To determine the identity of each remaining sequence, quality checks and demultiplexing were performed using the denoised data generated earlier. These sequences were then clustered into OTU using the UPARSE (Edgar, 2013) algorithm. The centroid sequence from each cluster was aligned against either the USEARCH global alignment or the RDP Classifier using a database of high-quality sequences derived from the NCBI database. The output was analyzed using a custom Python program (Cock *et al.*, 2009) that assigned taxonomic information to each sequence and generated the final analysis files.

## References

- Cock, P. J. A., Antao, T., Chang, J. T., Chapman, B. A., Cox, C. J., Dalke, A., Friedberg, I., Hamelryck, T., Kauff, F., Wilczynski, B., & De Hoon, M. J. L. (2009). Biopython: Freely available Python tools for computational molecular biology and bioinformatics. *Bioinformatics*, 25(11), 1422-1423. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp163>
- Edgar, R. C. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26(19), 2460-2461. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461>
- Edgar, R. C., Haas, B. J., Clemente, J. C., Quince, C., & Knight, R. (2011). UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 27(16), 2194-2200. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr381>
- Edgar, R. C. (2013). UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 10(10), 996-998. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2604>
- Zhang, J., Kobert, K., Flouri, T., & Stamatakis, A. (2014). PEAR: A fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR. *Bioinformatics*, 30(5), 614-620. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt593>

#### 4.14 SUPPLEMENTARY INFORMATION

**Title:** Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical restoration plantations

**Authors:** Faride Ugalde<sup>1,2</sup>, Rocío Santos-Gally<sup>1,3</sup>, Rubén Pérez-Ishiwara<sup>1</sup>, Nancy Gálvez-Reyes<sup>1</sup>, Ana Wegier<sup>4</sup> and Karina Boege<sup>1\*</sup>



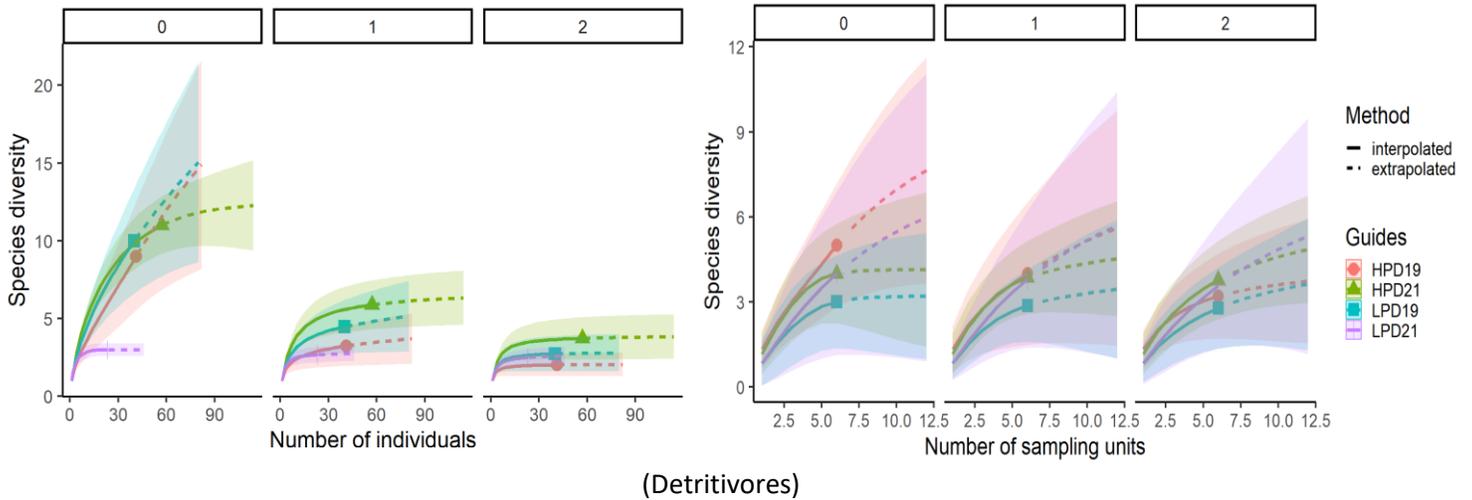
**Fig.S1** Plots location within “Los Amigos” cattle ranch, in Los Tuxtlas, Veracruz Mexico, under two treatments: High (in red) and Low (in blue) plant phylogenetic diversity. Yellow ovals represent blocks used in the statistical analyses to control for landscape heterogeneity.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

**Title:** Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical restoration plantations

**Authors:** Faride Ugalde<sup>1,2</sup>, Rocío Santos-Gally<sup>1,3</sup>, Rubén Pérez-Ishiwara<sup>1</sup>, Nancy Gálvez-Reyes<sup>1</sup>, Ana Wegier<sup>4</sup> and Karina Boege<sup>1\*</sup>

Figure S3.



**Fig.S3.** Diversity Hill indexes of detritivores a) morphospecies and b) OTU. Sample-size based (solid line segments) and extrapolation (dotted line segments) sampling curves with 95% confidence intervals (shaded areas) for High (HPD) and Low (LPD) Phylogenetic Diversity treatments in 2019 and 2021. The three orders of  $q$  correspond to the effective number of total species ( $q=0$ ), common species ( $q=1$ ) and dominant species ( $q=2$ ).

## SUPPLEMENTARY INFORMATION

**Title:** Plant phylogenetic diversity influence on arthropod communities in tropical restoration plantations

**Authors:** Faride Ugalde<sup>1,2</sup>, Rocío Santos-Gally<sup>1,3</sup>, Rubén Pérez-Ishiwara<sup>1</sup>, Nancy Gálvez-Reyes<sup>1</sup>,

Ana Wegier<sup>4</sup> and Karina Boege<sup>1\*</sup>

Table S1. Plant species planted in high (HPD) and low phylogenetic diversity (LHP) restoration plots.

Species	Family	Treatment
<i>Erythroxylum macrophyllum</i>	Erythroxylaceae	HDP
<i>Cestrum racemosum</i>	Solanaceae	HDP
<i>Tabernaemontana litoralis</i>	Appocynaceae	HDP
<i>Couepia polyandra</i>	Chrysobalanaceae	HDP
<i>Miconia argenta</i>	Melastomataceae	HDP
<i>Diospyros nigra</i>	Ebenaceae	HDP
<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae	HDP
<i>Tabernaemontana donnellsmithii</i>	Appocynaceae	HDP
<i>Amphitecna tuxtensis</i>	Bignoniaceae	HDP
<i>Rollinia jimenezii</i>	Annonaceae	HDP
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	HDP
<i>Psychotria limonensis</i>	Rubiaceae	HDP
<i>Trema micranthum</i>	Cannabaceae	HDP
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	HDP
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	HDP
<i>Cordia stellifera</i>	Cordiaceae	HDP
<i>Virola guatemalensis</i>	Myristicaceae	HDP
<i>Eugenia acapulscensis</i>	Myrtaceae	HDP-LPD
<i>Vachellia cornigera</i>	Fabaceae	HDP-LPD
<i>Ceiba pentandra</i>	Malvaceae	HDP-LPD
<i>Inga vera</i>	Fabaceae	HDP-LPD
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae	HDP-LPD
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	HDP-LPD
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	HDP-LPD
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	HDP-LPD
<i>Zanthoxylum limonella</i>	Rutaceae	HDP-LPD
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Malvaceae	HDP-LPD
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae	HDP-LPD
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	HDP-LPD
<i>Ficus yoponensis</i>	Moraceae	LPD
<i>Eugenia colipensis</i>	Myrtaceae	LPD
<i>Omphalea oleifera</i>	Euphorbiaceae	LPD
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	LPD
<i>Sapium nitidum</i>	Euphorbiaceae	LPD

<i>Eugenia aeruginea</i>	Myrtaceae	LPD
<i>Hampea nutricia</i>	Malvaceae	LPD
<i>Croton pyramidale</i>	Euphorbiaceae	LPD
<i>Brosimum allicastrum</i>	Moraceae	LPD
<i>Pseudolmeia glabrata</i>	Moraceae	LPD
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	LPD
<i>Trophis mexicana</i>	Cannabaceae	LPD
<i>Urera rzedowskii</i>	Urticaceae	LPD
<i>Trichilia havanensis</i>	Meliaceae	LPD

---

## SUPPLEMENTARY INFORMATION

Table S2. List of species identified with metabarcoding in restoration plots with high and low plant phylogenetic diversity in Los Tuxtlas, Veracruz, México.

### **Predator Species**

### **Detritivore Species**

### **Pollinator Species**

### **Unclassified species**

<i>Agelaia.pallipes</i>	<i>Drosophila.equinoxialis</i>	<i>Apis.mellifera</i>	<i>Amblyomma.cajennense</i>
<i>Argia.oculata</i>	<i>Drosophila.melanogaster</i>	<i>Drosophila.bromeliae</i>	<i>Blaesoxipha.arizona</i>
<i>Argiope.blanda</i>	<i>Drosophila.nebulosa</i>	<i>Melitoma.segmentaria</i>	<i>Calliphora.vomitorea</i>
<i>Ceraticelus.emertoni</i>	<i>Drosophila.parabipectinata</i>	<i>Toxomerus.bistrigus</i>	<i>Chrysomya.rufifacies</i>
<i>Ceratinops.crenatus</i>	<i>Drosophila.pseudoananassae</i>	<i>Toxomerus.floralis</i>	<i>Chrysops.aff.montanus</i>
<i>Clubiona</i>	<i>Heterotermes.vagus</i>		<i>Cochliomyia.macellaria</i>
<i>Dolomedes.sulfureus</i>	<i>Hirtodrosophila</i> sp		<i>Culex.nigripalpus</i>
<i>Grammonota.gentilis</i>	<i>Leucophenga.meijerei</i>		<i>Culex.taeniopus</i>
<i>Habronattusborealis</i>	<i>Leucophenga.quadripunctata</i>		<i>Cyrtoneurina.alifusca</i>
<i>Hibana.gracilis</i>	<i>Leucophenga.varia</i>		<i>Cyrtoneurina.geminata</i>
<i>Latrodectus.mactans</i>	<i>Paradelia.arctica</i>		<i>Cyrtoneuropsis.pararescita</i>
<i>Leucauge.argyra</i>	<i>Zaphne.divisa</i>		<i>Haematobia.irritans</i>
<i>Micrathena.sagittata</i>	<i>Zaprionus.africanus</i>		<i>Lucilia.coeruleiviridis</i>
<i>Nallachius.americanus</i>	<i>Zaprionus.indianus</i>		<i>Morellia.nigricosta</i>
<i>Neosconas.arabesca</i>			<i>Neobellieria.polistensis</i>
<i>Odontomachus.laticeps</i>			<i>Ochlerotatus.angustivittatus</i>
<i>Pachycondyla</i> sp			<i>Ochlerotatus.taeniorhynchus</i>
<i>Pardosa.distincta</i>			<i>Oxysarcodexia.cingarus</i>
<i>Perilampus.tristis</i>			<i>Oxysarcodexia.thornax</i>
<i>Philoponella.prominens</i>			<i>Oxysarcodexia.ventricosa</i>
<i>Photuris.tremulans</i>			<i>Palaeosepsis.pusio</i>
<i>Polistes.biguttatus</i>			<i>Peckia.chrysostoma</i>
<i>Polistes.instabilis</i>			<i>Polietina.orbitalis</i>
<i>Polybia.belemensis</i>			<i>Psorophora.longipalpus</i>
<i>Rabidosa.rabida</i>			<i>Ravinia.lherminieri</i>
<i>Schizocosa.maxima</i>			<i>Ravinia.pernix</i>
<i>Sinea.diadema</i>			<i>Ravinia.querula</i>
<i>Theridion.differens</i>			<i>Ravinia.stimulans</i>

*Theridula.opulenta*  
*Zygoballus.rufipes*

*Spilogona.denudata*  
*Synthesiomyia.nudiseta*  
*Tricharaea.brevicornis*

***Herbivore Species***

*Adelpha* sp  
*Aidemona.alticola*  
*Alagoasa.lineola*  
*Amphelasma.nigrolineatum*  
*Anartia.fatima*  
*Anaxipha.exigua*  
*Anaxipha.tinnulenta*  
*Ascalapha.odorata*  
*Asphaera.nobilitata*  
*Calycomyza.hyptidis*  
*Celiptera* sp  
*Conga.chydaea*  
*Conocephalus.ictus*  
*Consul.fabius*  
*Cymaenes.odilia*  
*Deltocephalus* sp  
*Draeculacephala.navicula*  
*Draeculacephala.noveboracensis*  
*Draeculacephala.soluta*  
*Dysdercus.evanescens*  
*Eunemobius.carolinus*  
*Euschistus.quadrator*  
*Everes* sp  
*Evergestis.caesialis*  
*Fountainea.eurypyle*  
*Gryllus.pennsylvanicus*  
*Gryllus.veletis*  
*Hamadryas.arinome*  
*Hamadryas.ferentina*  
*Hermeuptychia* sp  
*Hortensia.similis*  
*Incertella.incerta*  
*Lasioderma.serricorne*  
*Lesmone.formularis*  
*Lobiopa.falli*  
*Melanagromyza.virens*  
*Memphis.pithyusa*  
*Microtalis.calva*

*Neoconocephalus.robustus*  
*Neoconocephalus* sp  
*Neonemobius.cubensis*  
*Neopamera.bilobata*  
*Neurocolpus.nubilus*  
*Notozulia.entreriana*  
*Oebalus.ypsilongriseus*  
*Oncometopia.nigricans*  
*Oncopeltus.fasciatus*  
*Ophiomyia.lantanae*  
*Opsiphanes.cassina*  
*Opsiphanes.tamarindi*  
*Orchelimum.gladiator*  
*Pissonotus.rubrilatus*  
*Prosapia.bicincta*  
*Pseudatomoscelis.seriatatus*  
*Pseudopachybrachius.basalis*  
*Schistocerca.americana*  
*Schistocerca.ceratiola*  
*Schistocerca.flavofasciata*  
*Schistocerca.impleta*  
*Schistocerca.literosa*  
*Schistocerca.melanocera*  
*Schistocerca.obscura*  
*Schistocerca.pallens*  
*Schistocerca.piceifrons*  
*Scudderia.furcata*  
*Spangbergiella.viridis*  
*Spilomelinae.gen*  
*Spodoptera.latifascia*  
*Stegasta.variana*  
*Stelidota.geminata*  
*Teleonemia.scrupulosa*  
*Tylozygus.fasciatus*  
*Umbonia.crassicornis*  
*Urania.leilia*  
*Urbanus.dorantes*  
*Virbia.ferruginosa*

*Miogryllus.saussurei*  
*Xyonysius.californicus*

*Xestocephalus.desertorum*      *Mormidea.quinqueluteum*

## **Discusión**

### ***Resumen de los resultados***

La diversidad filogenética de plantas tuvo un impacto significativo en la abundancia de los artrópodos evaluados, con un marcado incremento de organismos en parcelas con diversidad filogenética alta. En contraste, no se encontró una diferencia representativa entre tratamientos tanto para la riqueza como para la diversidad de artrópodos. Lo que si se observó fue una distinción entre años, con una disminución del número efectivo de especies (comunes y dominantes) y la riqueza de organismos del 2019 al 2021, sin importar el tratamiento. La composición de especies tampoco diferenció ambos tratamientos, aunque se observó una mayor dispersión de las morfoespecies en 2021, lo que podría indicar el principio de una separación y diferenciación entre comunidades de artrópodos. Del mismo modo, las gráficas de rango abundancia sugieren cambios en la equitatividad de especies, lo cual confirma que especies más raras llegaron a las parcelas de restauración a lo largo de dos años,

especialmente en el tratamiento de diversidad filogenética alta. Es importante enfatizar que los resultados y patrones obtenidos mediante el método molecular o morfológico fueron distintos entre sí, en particular para el caso de los herbívoros lo que en mayor medida representa un aspecto importante a considerar al momento de evaluar aspectos ecológicos y la recuperación de los componentes del ecosistema después de una intervención de restauración.

### ***Aporte general en el campo de ecología de las interacciones planta herbívoro***

El aporte de este trabajo representa una contribución a la investigación sobre el efecto de la diversidad filogenética de las plantas en un bosque tropical siempre-verde en niveles tróficos superiores, a través de cambios en su abundancia y en la diversidad de especies comunes y dominantes. Los cambios en la abundancia, equitatividad y dispersión de especies ejemplifican que, hasta este momento y tiempo, las comunidades de artrópodos comienzan a separarse y distinguirse entre ambos tratamientos, por lo que las comunidades de plantas si intervinieron en el desarrollo y asentamiento de las mismas. Estos resultados concuerdan con diversos autores que discuten que una selección y establecimiento de las especies adecuadas de plantas puede escalar hacia futuras funciones ecosistémicas o niveles tróficos. Esto, a su vez, puede promover la productividad de las plantas o procesos biogeoquímicos del suelo (Navarro-Cano *et al.*, 2017, 2016). Por ejemplo, estudios en pastizales experimentales han reportado un incremento en los efectos de la diversidad filogenética de las plantas sobre los artrópodos cuando ésta es elevada, influenciando la diversidad y abundancia de los diferentes gremios, lo cual concluye con cambios en procesos ecosistémicos dominados por niveles tróficos superiores como la herbivoría o el ciclaje de nutrientes (Dinnage *et al.*, 2012; Ebeling *et al.*, 2014). Adicionalmente, estos experimentos de campo deben ser impulsados a largo plazo, ya que, por ejemplo, algunos de los diferentes ejercicios de restauración en áreas agrícolas, encontraron cambios dramáticos en los patrones de recuperación a lo largo de un período de 15 años (Holl *et al.*, 2020). Es importante considerar que los efectos benéficos sobre los gremios de artrópodos pueden ser modificados a través del tiempo conforme cambian los atributos de las plantas de acuerdo a sus trayectorias ontogenéticas (Barton y Boege, 2017). En este contexto, la falta de patrones claros observados en este estudio sobre los efectos de la diversidad filogenética de las plantas en la diversidad de artrópodos podría cambiar a través del tiempo. Hipotetizamos que, con el tiempo, las variaciones en la composición de plantas y los cambios asociados a su desarrollo, la influencia de este nivel de diversidad sobre los distintos gremios estudiados será más evidente.

La elección de utilizar artrópodos para evaluar los efectos de la diversidad filogenética de las plantas en niveles tróficos superiores se basó en su estrecha interacción con las mismas; además, este grupo representa un gran porcentaje del total de especies en sistemas tropicales y representan un abundante recurso base para una gran variedad de organismos, por lo que tienen un fuerte impacto en la diversidad de sus consumidores (Becerra, 2015). Adicionalmente, por el papel clave que tienen en funciones ecosistémicas como dispersión de semillas, polinización, depredación, etc., (Didham *et al.*, 2015), los artrópodos han demostrado ser un excelente grupo para evaluar el estado

de conservación de los sistemas tropicales, ya que la información que proporcionan representa una medida indirecta de la resiliencia del ecosistema, además de ser una medida costo eficiente para monitorear la restauración (Peterson *et al.*, 1998; Cadotte, 2013; Montoya *et al.*, 2012). Los resultados obtenidos corroboran que los artrópodos representan un buen indicador de la recuperación de procesos y funciones ecosistémicas, ya que con muestras de dos años se observaron cambios en los diferentes parámetros ecológicos evaluados. La recomendación de utilizar a estos organismos como modelo es aceptada por toda la información que pudimos inferir con ellos, la cual inclusive podría extenderse más allá cambiando el enfoque con que se aborda la información o los objetivos planteados. Por ejemplo, incluyendo la cuantificación de la diversidad de atributos funcionales de los artrópodos que responden a factores ambientales, como el tamaño del cuerpo de micro artrópodos, alimentación, hábitos reproductivos, cantidad de crías, etcétera, se pueden identificar muchas respuestas sutiles pero muy importantes para determinar parámetros relacionados con el estado ecológico (Ostertag *et al.*, 2020). Con base a estos antecedentes del rol que juegan los artrópodos en la cadena trófica, la contribución de comprender de manera más profunda cómo aumentar la diferenciación de nichos para sus diferentes grupos se vuelve un elemento clave. El saber cómo la diversidad filogenética de las plantas potencialmente promoverá la coexistencia de un mayor número de especies (Becerra, 2015), aumentaría nuestro conocimiento de los mecanismos que favorecen la coexistencia de ciertas especies y el ensamblaje de comunidades ecológicas (Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.*, 2004, Kraft *et al.*, 2008), con lo que se generan nuevas ideas o cuestionamientos para plantear a futuro interrogantes y diseños experimentales dinámicos más intrincados.

### ***Restauración ecológica considerando la diversidad filogenética de las plantas***

Al iniciar un proyecto de restauración, deben contemplarse eventos que se desenvolverán a través de la sucesión y establecimiento de especies. En primer lugar, las metas de restauración deben maximizar el establecimiento de plantas, especialmente en espacios donde hay degradación importante del suelo o ambientes ampliamente alterados. Posteriormente, una meta a largo plazo para favorecer la persistencia de las comunidades de plantas restauradas, lo cual implica poblaciones con la capacidad y potencial de responder a distintos cambios y desafíos ambientales. Finalmente, una tercera meta, es restaurar en la mayor medida un ecosistema funcional (Kettering *et al.*, 2014). En el caso de las parcelas experimentales de este estudio, se ha logrado persistencia de comunidades de plantas y de sus artrópodos asociados, incorporando al sistema interacciones como la herbivoría, la polinización y la depredación. A largo plazo, se pretende que se reinstauren diversos servicios ecosistémicos como: redes de interacción locales, mantenimiento de nutrientes, ciclos hidrológicos y la resiliencia ante los disturbios climáticos (Kettering *et al.*, 2014).

En este trabajo se encontraron elementos que sugieren un proceso de restauración de las comunidades asociadas a una selva tropical perennifolia. A pesar de haber observado una reducción

general del número efectivo de especies comunes y dominantes, la llegada de especies más raras a las parcelas de restauración puede indicar una transición de las interacciones especialistas entre organismos. La diversidad de las plantas no sólo afecta la diversidad de especies de animales (Junker *et al.*, 2013) sino también la manera en que las especies interactúan entre sí (redes de interacción) a través de los diferentes niveles tróficos (Haddad *et al.*, 2009), lo cual modifica la estructura de la interacción que existe entre las plantas, herbívoros, carnívoros, detritívoros y demás gremios (Rzanny and Voigt, 2012; Junker *et al.*, 2013). Se ha teorizado que las redes tróficas en ecosistemas más complejos se encuentran frecuentemente caracterizadas por contener un gran número de interacciones “débiles” y un pequeño número de interacciones “fuertes”, lo cual promueve una alta estabilidad de las redes de interacción, aún con conductancias pequeñas (Mendes *et al.*, 2018). Por ejemplo, se ha identificado que el cambio en la organización y fuerza de las interacciones entre especies tiene importantes consecuencias para el funcionamiento del ecosistema (Montoya *et al.*, 2006; Thébault y Fontaine, 2010), y mediante el uso de simulaciones, varios estudios han determinado que interacciones no aleatorias conducen a comunidades más robustas y estables (Rohr *et al.*, 2014). En el contexto de este estudio, el cambio en la abundancia de especies dominantes en los tratamientos de alta diversidad filogenética, posiblemente promueva un incremento en el número de interacciones bióticas dentro de las parcelas de restauración, y la llegada de especies nuevas, que, aunque menos abundantes, estimulan un spillover de organismos aledaños adicional a las especies ya establecidas dentro de la parcela (Castagneyrol *et al.*, 2014). En un futuro, será de gran relevancia para el proyecto investigar a profundidad las redes de interacción entre la diversidad filogenética de plantas y la complejidad en niveles tróficos superiores, así como incorporar la depredación intra-gremio, y los efectos simultáneos de depredadores o efectos indirectos a través de los demás niveles tróficos (Abdala-Roberts *et al.*, 2015).

### **Restauración en agroecosistemas**

De manera particular, para la restauración de paisajes agrícolas se han encontrado resultados mixtos o ambiguos sobre los efectos de distintas estrategias de restauración ecológica, lo que concuerda con nuestros resultados y a su vez demuestra la dificultad que implica evaluar estos procesos de restablecimiento ecológico. Uno de los retos más importantes es fundamentar la elección de especies de plantas para el diseño de restauración en paisajes agrícolas en función de los rasgos funcionales relevantes, y sus efectos sobre niveles tróficos superiores (Verdú *et al.*, 2012). Por ejemplo, se ha propuesto que la redundancia funcional, donde dos o más especies se consideran redundantes con respecto a un proceso en el ecosistema cuando la ausencia de una o más de estas especies, no afecta significativamente dicho proceso (Mouchet *et al.*, 2010), puede aumentar la estabilidad de un sistema. Esto asegura que al menos algunos miembros de un grupo funcional sobrevivirán a eventos climáticos y perturbaciones severas (Funk *et al.*, 2008), lo cual es un objetivo deseable de la restauración ecológica. La planificación de la restauración también debe considerar las características de otras especies de plantas y animales presentes en las diversas etapas de la

restauración, y su pertinencia dentro de un sistema agropecuario. Es por esto que, a futuro, el entendimiento integral de los componentes e interacciones de los sistemas productivos será determinante para diseñar y manejar la producción sostenible (Gliessman 2002; Hagggar *et al.*, 2011).

### ***Contraste métodos morfológicos y moleculares y sus implicaciones para la restauración***

Comúnmente, los invertebrados son pasados por alto en monitoreos de restauración debido a que son altamente diversos, pobremente descritos, su muestreo consume mucho tiempo, y además se requiere una pericia taxonómica para su identificación, que con mayor frecuencia es cada vez más escasa (Van der Heyde *et al.*, 2021). A pesar de ser excelentes indicadores de los cambios en el ecosistema, la alta biodiversidad de las comunidades de invertebrados vuelve difícil identificar a los especímenes capturados, asimismo, muchos taxones son crípticos, o apenas van a ser identificados (Smith *et al.*, 2005). Consecuentemente, muchos estudios que han examinado las respuestas de los artrópodos a esfuerzos de restauración se han enfocado en taxas particulares, ya sea porque ya habían sido previamente identificados o porque se trata de especies con valor de conservación (Majer, 2009), limitando la información que se puede obtener de los mismos o logrando respuestas sesgadas dependiendo del taxón evaluado (Cristescu *et al.*, 2012).

Ante esta problemática, el análisis genético de un solo marcador molecular ampliamente referido en bases de datos para identificar diferencias entre especies (DNA metabarcoding) es una herramienta relativamente nueva para muestreos rápidos, que es capaz de solucionar las limitaciones antes mencionadas, además de proveer información sobre los distintos taxa con los que los invertebrados interactúan mediante la obtención de secuencias de DNA, ya sea de los mismos organismos o presentes en el hábitat. En comparación con la identificación morfológica, donde cada espécimen tiene que ser evaluado individualmente, usar la técnica de DNA metabarcoding ha probado ser preciso en la identificación, confiable y más rápido que métodos morfológicos convencionales (Ji *et al.*, 2013; Beng *et al.*, 2016). y ha sido utilizados para demostrar las respuestas de artrópodos a la restauración y el cambio de uso de suelo (Beng *et al.*, 2016). De manera particular, para este proyecto con la identificación morfológica se pudieron diferenciar 553 morfoespecies, mientras que utilizando la técnica de metabarcoding se identificaron a especie 201 organismos. Aún con limitada información taxonómica, el DNA metabarcoding de muestras de invertebrados puede ser utilizado para evaluar interacciones biológicas complejas, así como establecer trayectorias de restauración. Por consiguiente, estas evaluaciones en masa representan una manera novedosa y rentable de recabar datos de distintos gremios de artrópodos con diferentes funciones y nichos, lo cual proporciona una descripción del estado del ecosistema en ese tiempo y espacio. A su vez, el uso de primers resulta esencial para el desarrollo de la técnica y la determinación de los organismos blanco (Elbrecht *et al.*, 2019). Particularmente el gen citocromo oxidasa (COI) es frecuentemente utilizado como marcador de elección debido a que ninguna otra región genética puede ser encontrada en bases de datos verificadas taxonómicamente con secuencias que cubran tantos

grupos de organismos (Deagle *et al.*, 2014). COI proporciona diversos beneficios y facilidades, como es el habilitar alcanzar una identidad taxonómica, y no solo permitir obtener esta identificación, sino que también la estructura intraespecífica. COI también posibilita la detección de secuencias erradas, aportando ventajas en el denoising de genes que codifican proteínas (Ándujar *et al.*, 2018). Adicionalmente a la identificación de especies nuevas y ya conocidas, el uso de COI se sugiere como un estándar para el descubrimiento de taxones crípticos, la asociación de diferentes etapas de vida de la misma especie y la genética de conservación de la vida silvestre (Rodrigues *et al.*, 2017). Con esto, la estandarización de este gen dentro de los protocolos de metabarcoding para obtener un “voucher” asociado a una colección biológica curada es de suma importancia para permitir el seguimiento y propuestas de estrategias de corroboración de especies.

Sin embargo, existen algunas limitaciones con el uso de DNA metabarcoding. Por ejemplo, Van der Heyde *et al.* (2021) condujeron un experimento en la etapa óptima del año de crecimiento y floración de plantas, por lo que menciona que sus resultados pudieran ser sesgados por esta característica, ya que no se puede asegurar que estos patrones sean aplicables o repetibles a lo largo del año debido a la variación estacional. La estacionalidad es un factor que afecta fuertemente a las comunidades de artrópodos, comunidades de plantas y especialmente la interacción entre ambos, recalcando la importancia de incluir muestreos no sólo a través del espacio, sino a través del tiempo y estaciones para que tanto el análisis morfológico como el de metabarcoding sean más certeros e integrales. Por otro lado, a pesar de que numerosos estudios han demostrado la utilidad de estos análisis para investigar los cambios en perfiles de comunidades, la identificación de especies a través de las librerías de barcodes de referencia es especialmente retador para el grupo de los artrópodos y otros grupos pobremente estudiados, debido a su alta diversidad, dificultad de identificación (Austin *et al.*, 2004), y baja disponibilidad de secuencias de DNA en bases de datos digitales y públicas de lugares diversos como las selvas tropicales. Otra limitante es que la degradación de DNA puede ocurrir a diferentes tasas dependiendo de las fuentes de muestreo y su manejo. De la misma forma, la identificación de grupos pobremente estudiados representa un reto por la profunda carencia de estas secuencias de DNA, la transportación de DNA por vectores secundarios (como depredadores o heces), poca afinidad a los primers, o similitudes entre especies cercanamente relacionadas (Shaw *et al.*, 2016; Laroche *et al.*, 2017; Serrana *et al.*, 2019; Martoni *et al.*, 2021). El área de estudio muestreada también puede influenciar la selección de objetivos adecuados debido a que los organismos operan a diferentes escalas espaciales, y la selección de un sustrato inadecuado pudiera representar que el DNA se originó de una muestra fuera del área de estudio particular. Por ejemplo, para muestrear una parcela relativamente pequeña de 20 m X 20m, puede ser óptimo enfocarse en organismos sedentarios, en lugar de especies más móviles de invertebrados, ya que los primeros han mostrado mayor fidelidad local y trayectorias más fuertes de restauración (Van der Heyde *et al.*, 2022). De manera interesante y de acuerdo con este planteamiento, los resultados más significativos conforme al tratamiento de diversidad filogenética

alta, fueron obtenidos en las muestras de OTU de herbívoros, y contrastaron con los análisis de morfoespecies. Otra preocupación importante de la aplicación del DNA metabarcoding a procesos de restauración es la poca certeza del método para proveer medidas de abundancia y las dificultades que trae consigo, ya que esta puede ser muy relevante para el estudio, por ejemplo, al momento de evaluar la resiliencia y componentes de reclutamiento de la función del ecosistema (Gann *et al.*, 2019). Tal fue el caso de los resultados obtenidos en este estudio, que fueron evaluados con una matriz de presencia/ausencia. Esta matriz permitió profundizar en la comparación entre tratamientos conforme a los índices evaluados o en el número efectivo de especies de Hill, pero permaneció limitado en los análisis basados en datos de abundancia, por ejemplo, con los análisis estadísticos de modelos lineales mixtos, por lo que no fue posible realizar una comparación completa de ambas metodologías.

No obstante, a futuro, una de las ventajas de utilizar DNA metabarcoding, además de detectar la diversidad y composición de las comunidades de invertebrados, es proveer información de las especies de plantas que están siendo utilizadas como alimento y hábitat (Jurado-Rivera *et al.*, 2009; Pornon *et al.*, 2016). Por ejemplo, en el caso de artrópodos, estudios previos han sugerido que el DNA de muestras obtenidas de polinizadores, podría permitir también identificar qué especies de plantas habían visitado y consumido (Jurado-Rivera *et al.*, 2009). Gracias a que los ecosistemas son dinámicos, determinar qué sitios han sido completamente restaurados, dependerá fuertemente en la selección apropiada de sitios de referencia para capturar la variación natural dentro del ecosistema. A pesar de las limitaciones descritas como la estacionalidad o la falta de información taxonómica en bases de datos.

El conjunto de métodos emergentes de monitoreo rápido como el DNA metabarcoding invita a identificar en dónde son beneficiosas, lo cual es crítico para su incorporación en proyectos de restauración (Van der Heyde *et al.*, 2021). El DNA metabarcoding representa una herramienta novedosa y rentable de recabar datos de distintos gremios de artrópodos con iguales resultados en todo el ciclo de vida, perfilándose como una técnica prometedora para futuros estudios de restauración ecológica.

## **Conclusiones**

Este estudio provee pruebas experimentales de que la diversidad filogenética de plantas tropicales influye significativamente en las comunidades de artrópodos, tanto en su abundancia como en la diversidad de especies comunes y dominantes de distintos gremios de artrópodos. Esta información destaca la importancia de la selección de especies de plantas al diseñar plantaciones para la restauración ecológica, ya que el mismo número de especies puede tener resultados diferentes para los niveles tróficos superiores en función de sus relaciones filogenéticas. Adicionalmente, se destaca la comparación entre ambos métodos de obtención de datos, tanto el DNA metabarcoding como las

técnicas taxonómicas morfológicas tradicionales tienen sus ventajas y desventajas. Por lo que, la elección del método adecuado depende de los objetivos específicos de la investigación y de las características de la muestra en cuestión.

## Referencias

- Abdala-Roberts, L., Mooney, K.A., Quijano-Medina, T., Campos-Navarrete, M.J., González-Moreno, A. y Parra-Tabla, V. (2015), Comparison of tree genotypic diversity and species diversity effects on different guilds of insect herbivores. *Oikos*, 124: 1527-1535. <https://doi.org/10.1111/oik.02033>
- Austin, A. D., Yeates, D. K., Cassis, G., Fletcher, M. J., La Salle, J., Lawrence, J. F., McQuillan, P. B., Mound, L. A., J Bickel, D., Gullan, P. J., Hales, D. F. y Taylor, G. S. (2004). Insects “Down Under” -Diversity, endemism and evolution of the Australian insect fauna: Examples from select orders. *Australian Journal of Entomology*, 43(3), 216–234. <https://doi.org/10.1111/j.1326-6756.2004.00448>.
- Barral, M. P., Rey Benayas, J. M., Meli, P. y Maceira, N. O. (2015). Quantifying the impacts of ecological restoration on biodiversity and ecosystem services in agroecosystems: A global meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 202, 223-231. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.01.009>
- Barton, K., E. y K., Boege. (2017). Future directions in the ontogeny of plant defense: understanding the evolutionary causes and consequences. *Ecology Letters*. 20: 403-411. <https://doi.org/10.1111/ele.12744>
- Beng, K. C., Tomlinson, K. W., Shen, X. H., Surget-Groba, Y., Hughes, A. C., Corlett, R. T. y Slik, J. W. F. (2016). The utility of DNA metabarcoding for studying the response of arthropod diversity and composition to land-use change in the tropics. *Scientific Reports*, 6(1), 24965. <https://doi.org/10.1038/srep24965>
- Cadotte, M., W. (2013). Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:8996–9000. <https://doi.org/10.1073/pnas.1301685110>
- Castagneyrol, B., H., Jactel, C., Vacher, E., G., Brockerhoff y J., Koricheva. 2014. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology*. 51: 134-141.
- Catterall, C. P., Kanowski, J., Wardell-Johnson, G., Proctor, H. y Reis, T. (2004). Quantifying the biodiversity values of reforestation: design issues and outcomes in Australian forest landscapes. En *Conservation of Australia's forest fauna* (pp. 359–393). Royal Zoological Society of New South Wales.
- Cavender-Bares J, Cavender N. (2011). Phylogenetic structure of plant communities provides guidelines for restoration. En: Greipsson S (ed) *Restoration ecology*. Jones and Bartlett Learning, LLC, Sudbury/Mississauga/Londres, pp 119–129. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Christie, A.P. et al. (2020) Quantifying and addressing the prevalence and bias of study designs in the environmental and social sciences. *Nat. Commun.* 11, 6377  
Cooke, S.J. et al. (2018) Evidence-based restoration in the Anthropocene – from acting with purpose to acting for impact. *Restor. Ecol.* 26, 201–205

- Comisión Nacional de Áreas Naturales. (2006). Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biósfera de los Tuxtlas. Dirección General de Manejo para la Conservación y la Dirección Regional Centro y Golfo. México, D.F.
- Conanp-Semarnat (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2006). Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. México, D.F.
- Cristescu, R. H., Frère, C. y Banks, P. B. (2012). A review of fauna in mine rehabilitation in Australia: Current state and future directions. *Biological Conservation*, 149(1), 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.003>
- Deagle, B. E., Jarman, S. N., Coissac, E., Pompanon, F. y Taberlet, P. (2014). DNA metabarcoding and the cytochrome c oxidase subunit I marker: not a perfect match. *Biology letters*, 10(9), 20140562. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0562>
- Didham, R. K., Barker, G. M., Bartlam, S., Deakin, E. L., Denmead, L. H., Fisk, L. M., Peters, J. M. R., Tylianakis, J. M., Wright, H. R. y Schipper, L. A. (2015). Agricultural intensification exacerbates spillover effects on soil biogeochemistry in adjacent forest remnants. *Journal of Applied Ecology*, 52(1), 151-160. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12371>
- Dinnage, R (2013) Phylogenetic diversity of plants alters the effect of species richness on invertebrate herbivory. *PeerJ* 1:e93. doi: 10.7717/peerj.93
- Ebeling, A., S., T., Meyer, M., Abbas, N., Eisenhauer, H., Hillebrand, M., Lange, C., Scherber, A., Vogel, A., Weigelt y W., W., Weisser.2014. Plant diversity impacts decomposition and herbivory via changes in aboveground arthropods. *PLOS ONE*. 9 (9).
- Elbrecht, V. y Leese, F. (2015). Can DNA-based ecosystem assessments quantify species abundance? Testing primer bias and biomass -sequence relationships with an innovative metabarcoding protocol. *PLoS One*, 10(7), e0130324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130324>
- Elbrecht V, Braukmann TWA, Ivanova NV, Prosser SWJ, Hajibabaei M, Wright M, Zakharov EV, Hebert PDN, Steinke D. Validation of COI metabarcoding primers for terrestrial arthropods. *PeerJ*. 2019 Oct 7;7:e7745. doi: 10.7717/peerj.7745. PMID: 31608170; PMCID: PMC6786254.
- Fagan, ME, Reid, JL, Holland, MB, Drew, JG, Zahawi, RA. How feasible are global forest restoration commitments? *Conservation Letters*. 2020; 13:e12700. <https://doi.org/10.1111/conl.12700>
- Funk, J., L., E., E., Cleland, K., N., Suding y E., S., Zavaleta. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in ecology and evolution*. 23(12): 695-703. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00011-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00011-6)
- Gann, G.D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C.R., Jonson, J., Hallett, J.G., Eisenberg, C., Guariguata, M.R., Liu, J., Hua, F., Echeverría, C., Gonzales, E., Shaw, N., Decler, K., Dixon, K.W., 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restor. Ecol.* 27, S1–S46. <https://doi.org/10.1111/rec.13035>
- Gellie, Nick y Breed, Martin y Mortimer, Peter y Harrison, Rhett y Xu, Jianchu y Lowe, Andrew. (2018). Networked and embedded scientific experiments will improve restoration outcomes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 16. 10.1002/fee.1810.
- Gliessman, SR. 2002. Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 359 p.

- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, K., Knops, J.M.H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* 12, 1029–1039.
- Haggard, J; Barrios, M; Bolaños, M; Merlo, M; Moraga, P; Munguia, M; Ponce, A; Romero, S; Soto, G; Staver, C; Virginio, E. 2011. Coffee agroecosystem performance under full sun, shade, conventional and organic management regimes in Central America. *Agroforestry Systems* 82: 285- 301.
- Harvey, E., Gounand, I., Wardle, D. A. y Altermatt, F. (2017). Bridging ecology and conservation: From ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 371-379. doi: 10.1111/1365-2664.12706
- Hertzog LR, Meyer ST, Weisser WW, Ebeling A. (2016). Experimental Manipulation of Grassland Plant Diversity Induces Complex Shifts in Aboveground Arthropod Diversity. *PLOS ONE* 11(2): e0148768. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148768>
- Holl, K.D. et al. (2020) Applied nucleation facilitates tropical forest recovery: lessons learned from a 15-year study. *J. Appl. Ecol.* 57, 2316–2328
- INEGI. Censo de Población y Vivienda 2010. Principales resultados por localidad (ITER), 2010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000296>
- Ji, Y., Ashton, L., Pedley, S. M., Edwards, D. P., Tang, Y., Nakamura, A., Kitching, R., Dolman, P. M., Woodcock, P., Edwards, F. A., Larsen, T. H., Hsu, W. W., Benedick, S., Hamer, K. C., Wilcove, D. S., Bruce, C., Wang, X., Levi, T., Lott, M., Emerson, B. C., ... Yu, D. W. (2013). Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. *Ecology letters*, 16(10), 1245–1257. <https://doi.org/10.1111/ele.12162>
- Jones Holly P., Jones Peter C., Barbier Edward B., Blackburn Ryan C., Rey Benayas Jose M., Holl Karen D., McCrackin Michelle, Meli Paula, Montoya Daniel y Mateos David Moreno 2018Restoration and repair of Earth's damaged ecosystemsProc. R. Soc. B.2852017257720172577 <http://doi.org/10.1098/rspb.2017.2577>
- Junker, R.,R., N., Bluthgen, A., Keller. (2015). Functional and phylogenetic diversity of plant communities differently affect the structure of flower visitor interactions and reveal convergences in floral traits. *Evol. Ecol.* 29: 437-450.
- Jurado-Rivera, J. A., Vogler, A. P., Reid, C. A. M., Petitpierre, E. y Gómez-Zurita, J. (2009). DNA barcoding insect-host plant associations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1657), 639–648. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1264>
- Kettering, K.,M., K., K., Mercer, C., Reinhardt-Adams y J., Hines. (2014). Application of genetic diversity-ecosystem function research to ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*. 51, 339-348. doi: 10.1111/1365-2664.12202
- Kostenko, O., Mulder, P. P. J., Courbois, M. y amp; Bezemer, T. M. (2016). Effects of plant diversity on the concentration of secondary plant metabolites and the density of arthropods on focal plants in the field. *Journal of Ecology*, 105(3), 647–660. <https://doi.org/10.1111/13652745.12700>
- Kraft NJB, Ackerly DD. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecol Monogr* 80:401–422. <https://doi.org/10.1890/091672.1>
- Laroche O, Wood SA, Tremblay LA, Lear G, Ellis JI, Pochon X. 2017. Metabarcoding monitoring analysis: the pros and cons of using co-extracted environmental DNA and RNA data to assess

- Lean, C., Maclaurin, J. (2016). The Value of Phylogenetic Diversity. In: Pellens, R., Grandcolas, P. (eds) Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematics. Topics in Biodiversity and Conservation, vol 14. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-22461-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-22461-9_2)
- Lind, E. M., J. B. Vincent, G. D. Weiblen, J. Cavender-Bares, E. T. Borer. (2015). Trophic phylogenetics: evolutionary influences on body size, feeding, and species associations in grassland arthropods. *Ecology* 94:998–1009. DOI: 10.1890/14-0784.1
- Majaneva, M., Diserud, O. H., Eagle, S. H. C., Hajibabaei, M., y Ekrem, T. (2018). Choice of DNA extraction method affects DNA metabarcoding of unsorted invertebrate bulk samples. *Metabarcoding and Metagenomics*, 2, 1–12. <https://doi.org/10.3897/mbmg.2.26664>
- Majer, J. D. (2009). Animals in the restoration process —Progressing the trends. *Restoration Ecology*, 17(4), 315–319. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00528.x>
- Martin, D.A. et al. (2020) Land-use history determines ecosystem services and conservation value in tropical agroforestry. *Conserv. Lett.* 13, e12740
- Martoni, F., I., Valenzuela y M., J., Blacket. 2021. On the complementarity of DNA barcoding and morphology to distinguish benign endemic insects from possible pests: the case of *Dirioxa pornia* and the tribe Acanthonevrini (Diptera: Tephritidae: Phytalmiinae) in Australia. *Insect Science*. 28: 261-270.
- Mazel, F., Pennell, M.W., Cadotte, M.W. et al. 2018. Prioritizing phylogenetic diversity captures functional diversity unreliably. *Nat Commun* 9, 2888. <https://doi.org/10.1038/s41467-01805126-3>
- McAlpine, C., Catterall, C. P., Nally, R. M., Lindenmayer, D., Reid, J. L., Holl, K. D., ... Possingham, H. (2016). Integrating plant- and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(1), 37–45. <https://doi.org/10.1002/16-0108.1>
- Meli, P. et al. (2017) A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS One* 12, e0171368
- Mendes, H., M., L., C., S., Paterno y A., Wilby. 2018. Stability lies in flowers: plant diversification mediating shifts in arthropod food webs. *PLoS ONE* 13(2).
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Miller, J.T., Jolley-Rogers, G., Mishler, B.D. y Thornhill, A.H. (2018), Phylogenetic diversity is a better measure of biodiversity than taxon counting. *Jnl of Sytematics Evolution*, 56: 663667. <https://doi.org/10.1111/jse.12436>
- Montoya D, Rogers L, Memmott J.(2012). Emerging perspectives in the restoration of biodiversitybased ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 27:666–672. DOI: 10.1016/j.tree.2012.07.004
- Montoya, J.M., Pimm, S.L., Solé , R.V., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 259–264.
- Mouchet, M.A., S. Villéger, N.W.H. Mason y D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.*, 24: 867-876.

- Moreira X, Abdala-Roberts L, Rasmann S, Castagneyrol B, Mooney KA. (2016). Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Curr. Opin. Insect.* 14, 1-7. DOI: 10.1016/j.cois.2015.10.003
- Navarro-Cano, J., A., M., Governa, G., González-Barberá, V., M., Castillo. (2017). Restauración ecológica en ambientes semiáridos. Recuperar las interacciones biológicas y las funciones ecosistémicas.
- Navarro-Cano, J.A., Ferrer-Gallego, P.P., Laguna, E., Ferrando, I., Goberna, M., Valiente-Banuet, A. y amp; Verdú, M. (2016). Restoring phylogenetic diversity through facilitation. *Restor.Ecol.* 24:449-455.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Verdú, M. (2019). La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas* 28(2): 20-31. DOI.:10.7818/ECOS.1747
- Novotny, V., Miller, S. E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., ... y amp; Weiblen, G. D. (2010). Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant–herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1193-1203. DOI:10.1111/j.1365-2656.2010.01728.x
- Ohgushi, T. (2016). Bottom-up and top-down mechanisms in terrestrial ecosystems. *Ecological Research*, 31(6), 819-826. doi: 10.1007/s11284-016-1391-7
- Ostertag, R., E., Sebastian-Gonzalez, R., Peck, T., Hall, J., Kim, N., DiManno, D., Rayome, S., Cordell, P., Banko y A., Uowolo. 2020. Linking plant and animal functional diversity with an experimental community restoration in a Hawaiian lowland wet forest. *Food Webs* 25.
- Pashkevitch, E. (2022). Nine actions to successfully restore tropical agroecosystems. *Agroforestry Systems*, 96(1), 35-45. <https://doi.org/10.1007/s10457-021-00716-5>
- Peterson, G., C. R. Allen, C. S. Holling. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1:6–18. <https://doi.org/10.1007/s100219900002>
- Peterson, G., C. R. Allen, C. S. Holling. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1:6–18. <https://doi.org/10.1007/s100219900002>
- Pornon, A., Escaravage, N., Burrus, M., Holota, H., Khimoun, A., Mariette, J., Pellizzari, C., Iribar, A., Etienne, R., Taberlet, P., Vidal, M., Winterton, P., Zinger, L., y Andalo, C. (2016). Using metabarcoding to reveal and quantify plant-pollinator interactions. *Scientific Reports*, 6, 27282. <https://doi.org/10.1038/srep27282>
- Price, P., W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-217.
- Rey Benayas, J., Bullock, J., 2012. Restoration of biodiversity and ecosystem services on agricultural land. *Ecosystems* 15, 883–899.
- Rivera-Martínez, L. G. (2020). La diversidad filogenética: una métrica para medir la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, 93(1), 7.
- Rodrigues, M.S., Morelli, K.A. y Jansen, A.M. (2017). Cytochrome c oxidase subunit 1 gene as a DNA barcode for discriminating *Trypanosoma cruzi* DTUs and closely related species. *Parasites Vectors* 10, 488. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2457-1>
- Rohr, R. P., Saavedra, S., Bascompte, J., 2014. On the structural stability of mutualistic systems. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1253497>.
- Rzanny, M., Voigt, W., 2012. Complexity of multitrophic interactions in a grassland ecosystem 511 depends on plant species diversity. *J. Anim. Ecol.* 81. 614–627.

- Scherber, C; Eisenhauer, N; Weisser, W W; Schmid, B; Voigt, W; Fischer, M; Schulze, E D; Roscher, C; Weigelt, A; et al., (2010). Bottom-up effects on plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*. 468: 553-556.
- Serrana, J., M., M., Y., Miyake, M., Gamboa, K., Watanabe. (2019). Comparison of DNA metabarcoding and morphological identification for stream macroinvertebrate biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*. 101: 963-972.
- Shaw, J., L., A., L., J., Clarke, S., D., Wedderburn y T., C., Barnes. 2016. Comparison of environmental DNA metabarcoding and conventional fish survey methods in a river system. *Biological Conservation*. 197: 131-138.
- Shoener, S., C., Chisholm y T., J., Davies. (2015). The phylogenetics of succession can guide restoration: an example from abandoned mine sites in the subarctic. *Journal of Applied Ecology*. 52: 1509-1517.
- Smith, M. A., Fisher, B. L. y Hebert, P. D. N. (2005). DNA barcoding for effective biodiversity assessment of a hyperdiverse arthropod group: The ants of Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), 1825–1834. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1714>
- Soto, M. (2004). El clima. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra* (pp. 195–198). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Ver. México.
- Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., Macdonald, A.A.M., Marushia, R.G., Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecol. Lett.* 15, 637–648. DOI:10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x
- Thébault, E., Fontaine, C., 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329, 853–856.
- Vaca-Sánchez, M.S., Maldonado-López Y., González-Rodríguez, A. et al. (2021). Canopy arthropod diversity associated with *Quercus laurina*: importance of an oak species diversity gradient on abundance, species richness and guild composition. *J Insect Conserv* 25, 859–874. DOI: 10.1007/s10841-021-00352-
- Van der Heyde, M., Bunce, M. y Nevill, P. (2020). Key factors to consider in the use of environmental DNA metabarcoding to monitor terrestrial ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 57(6), 1136-1145. doi: 10.1111/1365-2664.13628
- Van der Heyde, M., Leempoel, K., Jacobsen, R. H., De Meyer, T., De Kegel, B. y Honnay, O. (2021). Evaluating restoration trajectories using DNA metabarcoding of ground-dwelling and airborne invertebrates and associated plant communities. *Molecular Ecology*, 30(6), 1437-1452.
- Verdú, M., L., Gómez-Aparicio, A., Valiente-Banuet. (2012). Phylogenetic relatedness as a tool in restoration ecology: a meta-analysis. *Proc.R.Soc.* 279, 1761-1767. doi: 10.1098/rspb.2011.2268
- Von Thaden, J., J., J., Laborde, S., Guevara, P., Mokondoko-Delgadillo. (2020). Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (2006-2016). *Rev.Mex.Biodiv.* 19. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3190>
- Wang, X., Levi, T., Lott, M., ... Yu, D. W. (2013). Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. *Ecology Letters*, 16(10), 1245–1257. <https://doi.org/10.1111/ele.12162>

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677), 1629-1633. doi: 10.1126/science.1094875

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ .(2002). Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505.



**Appendix.** <sup>1</sup> Fotografic identification of viable selected arthropod morphospecies within the induced grasslands surrounded by remnants of tropical wet forest in “Los Amigos” cattle ranch between 2019 and 2021.

**1. Acaridae**



*Amblyomma* sp.



*Amblyomma* sp.



**<sup>1</sup> . Araneae**





*Hyposinga sp.*

*Mycrathena sp.*



*Mycrathena sp.*

*Mycrathena sagittata*



*Zygoballus* sp.





*Argyrodes* sp.



*Microthena* sp.



*Larinia* sp.

*Acanthepeira* sp.







*Gasteracantha cancriformis*



*Nesticodes* sp.





*Acacesia* sp.



*Oxyopes* sp.





*Oxyopes* sp.

## 4. Blattodea







*Lema sp.*



*Omophoita sp.*



*Diabrotica pulchella*



*Longitarsus sp.*



*Calleida punctata*



*Anisostena sp.*





*Walterianella* sp.



*Malacorhinus irregularis*



*Leptinotarsa calceata*



*Colaspis* sp.



*Euplatypus* sp.



*Typophorus* sp.



*Alagoasa* sp.



*Diabrotica dissimilis*



*Stolas punicea*





*Belotus bicolor*



*Deloyala fuliginosa*



*Physonota alutacea*



COL 62



*Rophalapion* sp.





*Colaspis* sp.



*Aeolus* sp.



*Chaetocnema* sp.



*Colaspis* sp.



---

## 6. Dermaptera



*Euborellia* sp.

---

## 7. Diptera



*Melanostoma* sp.





DIP 24



DIP 33





## 8. Hymenoptera



*Odontomachus* sp.





*Leptogenys* sp.



*Odontomachus* sp.

*Neivamyrmex* sp.

*Tetraoponera* sp.

*Pseudomyrmex* sp.





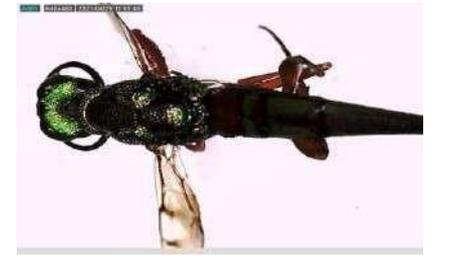
*Camponotus* sp.



*Camponotus* sp.



*Conura* sp.



*Polistes instabilis*



*Conura* sp.



---

## 9. Hemiptera



*Planicephalus* sp.



*Nerthra* sp.



*Plesiommata tripunctata*



*Stirellus* sp.



*Collaria* sp.





*Macunolla* sp.



*Askra* sp.



*Stiretrus* sp.



*Aphrodes* sp.





*Stenocoris* sp.



*Myodocha* sp.



*Dysdercus* sp.



*Pseudopamera* sp.



*Antianthe* sp.



*Mozena* sp.



*Stirellus* sp.



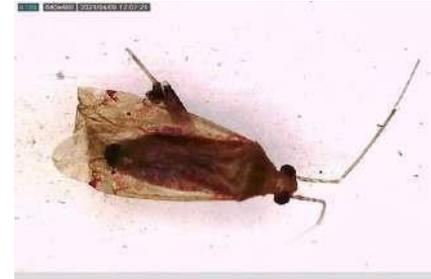
*Zelus* sp.



*Jalysus* sp.



*Mormidea* sp.



*Phytocoris* sp.



*Acinopterus* sp.





*Acinopterus sp.*



*Ascra sp.*



*Macunolla sp.*



*Curtara sp.*



*Pachygrontha sp.*



*Piezogaster* sp.



*Sinea* sp.



*Proxys* sp.



*Hortensia* sp.



---

## 10. Isopoda



## 11. Lepidoptera





*Fountainea halice*

*Opsiphanes tamarindi*

*Prepona lartesi*

*Hamadryas februa*



*Ascalapha odorata*

*Thysania zenobia*

*Opsiphanes cassina*

*Callionima parce*





*Anaea pithyusa*

*Adelpha sp.*



*Junonia genoveva*

*Hermeuptychia sosybius*

*Eurema dina*



*Consul fabius*

*Anartia fatima*

---

## 12. Mantodea



---

## 13. Neuroptera



*Dicromantispa* sp.

---

## 14. Orthoptera





*Oecanthus* sp.





*Schistocerca* sp.

---

## 15. Pseudoscorpionida



---

## 16. Escorpionida



*Centruroides* sp.



*Centruroides* sp.