



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

REDES DE INTERACCIÓN PLANTA –HERBÍVORO EN PAISAJES TROPICALES

MODIFICADOS POR ACTIVIDADES HUMANAS.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BRENDA RAMÍREZ GARCÍA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CD.MX. AGOSTO DE 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

OFICIO CPCB/515/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 26 de febrero de 2018, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** a la alumna **RAMÍREZ GARCÍA BRENDA**, con número de cuenta **411004770**, con la tesis titulada, "**Redes de interacción planta-hervívoro en paisajes tropicales modificados por actividades humanas**", realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**:

Presidente: Dra. Karina Boege Paré
Vocal: Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla
Secretaria: Dra. Ek del Val de Gortari
Suplente: Dr. Juan Servando Núñez Farfán
Suplente: Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de junio de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA

AGRADECIMIENTOS

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** por la oportunidad de seguir aprendiendo con una educación de excelencia, siempre estaré agradecida y orgullosa de pertenecer a esta gran institución.

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas** por la oportunidad de realizar mis estudios de maestría y por el apoyo económico recibido a través del PAEP para asistir a eventos.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** por el apoyo concedido estos dos años que me permitieron dedicarme de tiempo completo a la realización de este proyecto.

Al **Programa Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica** (PAPIIT-DGAPA) IN212617 otorgado al Dr. Miguel Martínez Ramos y (PAPIIT-DGAPA) IN211916 otorgado a la Dra. Ek del Val por el apoyo económico para la realización de este proyecto.

Al **Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad** y todas las personas que hacen de ésta, una de las más prestigiosas instituciones en ecología del país.

A mi tutor, **Dr. Miguel Martínez Ramos** y a los miembros de mi Comité, **Dra Ek del Val** y **Dr. Juan Fornoni**, por todo su apoyo, comentarios y sugerencias que fortalecieron de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A **mi madre y a mi padre** por siempre apoyarme y confiar en mi.

A los miembros del Jurado: **Dra. Ek del Val, Dr. Juan Fornoni, Dr. Luis Daniel Cabadilla, Dr. Juan Nuñez Farfán y Dra. Karina Boegé** por sus valiosas observaciones que contribuyeron al desarrollo de éste trabajo.

Al **Dr. Francisco Mora Ardila** (Pacho) por todo el apoyo en los análisis estadísticos y sus comentarios que han enriquecido considerablemente este trabajo y a mi formación.

A **Audón Jamangape y Gilberto Jamangape** por el apoyo en el trabajo de campo y las enseñanzas. A **la familia Jamangape** por ser una gran compañía y apoyo. A **Jorge Rodriguez** por el apoyo durante mi estancia en el LEMBT.

Al **Dr. Alejandro Zaldivar Riverón** del Laboratorio de Sistemática Molecular, Instituto de Biología, UNAM por su valioso apoyo en las determinaciones genéticas de los lepidópteros.

Al Sr. **Adolfo Ibarra Vázquez** de la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM. Por el apoyo en el montaje e identificación de las mariposas.

A todos los miembros del **Laboratorio de Ecología y Manejo de Bosques Trópicales y amigos del IIES** por los consejos, apoyo y compañía. **Lau, Martín, Muench, Lili, Brindis, David, Maria del Mar, Iván** por hacer los días más divertidos y todo el tiempo que he tenido el gusto de compartir con ustedes.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
INTRODUCCIÓN	7
HIPÓTESIS	13
OBJETIVOS	14
MÉTODOS	15
Sitio de estudio	15
Sistema experimental.....	16
Análisis de datos	18
Diversidad.....	18
Composición	19
Estructura de las redes de interacción.....	20
Estructura a nivel de paisaje.....	20
Estructura a nivel de tipo de vegetación	21
RESULTADOS.....	26
Diversidad	26
Composición	28
Estructura de las redes de interacción	30
Efectos del paisaje sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro.....	30
Efectos del tipo de vegetación dentro de UPs sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro.....	33
Efectos del tipo de UP e sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro por tipo de vegetación.....	42

DISCUSIÓN	48
Diversidad	49
Efectos de tipos de uso de suelo y pérdida de bosques en el paisaje sobre la composición de las redes de interacción planta-herbívoro	50
Estructura de las redes de interacción	51
Efectos del paisaje.....	51
Efectos del tipo de vegetación dentro y entre las UPs	52
Efectos del tipo de vegetación sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro por UP	52
Efectos de la configuración del paisaje sobre la estructura de la red de interacción plant-herbívoro en función del tipo de uso del suelo.....	54
CONCLUSIONES E IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN	56
LITERATURA CITADA.....	57
ANEXOS	63
Anexo 1	63
Anexo 2.....	86

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Localización geográfica de las unidades de paisaje de estudio a) UP Conservada b) UP conversión ligera c) UP conversión intermedia y d) UP conversión severa. Imagen tomada de Google Earth, 2017. 17

Figura 2 Curvas de acumulación de diversidad (según números de Hills) en función del número acumulado de registros para especies de plantas, especies de lepidópteros y de interacciones planta herbívoro en unidades de paisaje con diferentes porcentajes de bosque maduro remanente en Marqués de Comillas, Chiapas. Conservado: 100% bosque maduro (líneas rojas), conversión ligera: 70% bosque maduro (líneas azules), conversión intermedia: 25 % bosque maduro (líneas verdes), conversión severa: 17% bosque maduro (líneas púrpuras); para A) plantas hospederas B) lepidópteros e C) interacciones en cada orden de diversidad N_0 , N_1 y N_2 . En cada curva la parte de línea continua fue construida a partir de los datos obtenidos en el campo mientras que la parte discontinua corresponde a extrapolaciones basadas en modelos ajustados a los datos de campo. La parte sombreada representa los intervalos de confianza y la línea discontinua vertical el valor mínimo observado entre las UPs, donde se hicieron las comparaciones. 27

Figura 3 Escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) para A: plantas, B: lepidópteros y C: interacciones en función de las similitudes de comunidades de cada tipo de vegetación dentro de cada UP. Donde grupos verdes pertenecen a bosque primario, grupos azules a bosque secundario y grupos anaranjados a campos agropecuarios. 29

Figura 4 Redes de interacción planta-herbívoro (lepidópteros) en unidades de paisaje (UP) con distinto grado de conversión por actividades humanas de la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Cada red representa una UP A) conservado B) conversión ligera c) conversión intermedia d) conversión severa. Las barras verdes representan las especies de plantas y las barras anaranjadas a las especies de herbívoros. El tamaño de cada barra

indica la cantidad de interacciones encontradas entre pares de especies y las líneas cada interacción. Los números representan a las especies núcleo las cuales se encuentran enlistadas en el Anexo 2. 32

*Figura 5 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función del tipo de composición vegetal en la unidad de paisaje con conversión ligera. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), dónde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero). *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001. 36*

*Figura 6 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función del tipo de composición vegetal en la unidad de paisaje con conversión intermedia. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001. 38*

*Figura 7 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función del tipo de composición vegetal en la unidad de paisaje con conversión severa. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001. 40*

Figura 8 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función de la unidad de paisaje para bosque primario. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican

los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$ 42

Figura 9 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función de la unidad de paisaje para los campos agropecuarios. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$ 46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada tipo de composición vegetal en el paisaje de conversión ligera. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$ 36

Tabla 2 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado con el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencia significativas en cada tipo de composición vegetal en el paisaje de conversión intermedia. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$ 39

Tabla 3 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada tipo de

*composición vegetal en el paisaje de conversión severa. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001. 41*

Tabla 4 Valores de X², P y %. Donde % representa la proporción de eventos de encontrar diferencias significativas (P<0.05) entre tipos de cobertura dentro de las unidades de paisaje. En números sombreados aparecen los parámetros estructurales que fueron significativos dentro de los tipos de vegetación de cada UP. Para todos los casos los grados de libertad son igual a uno..... 41

*Tabla 5 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada unidad de paisaje en el tipo de vegetación de bosque primario. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. Donde *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001..... 43*

*Tabla 6 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada unidad de paisaje en la cobertura de campos agropecuarios. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. Donde *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001..... 47*

Tabla 7 Valores de X², P y %. Donde % representa la proporción de eventos donde se encuentran diferencias significativas (P<0.05) entre unidades de paisaje por tipo de cobertura. En números sombreados aparecen los parámetros estructurales que fueron significativos dentro de las coberturas de cada UP. Para todos los casos los grados de libertad son igual a uno. Valores de X², P y %..... 47

RESUMEN

Las comunidades biológicas se desarrollan bajo una trama de complejas redes de interacciones entre especies y el análisis de estas redes puede contribuir a entender cómo se ensamblan las comunidades y evaluar cuáles son los efectos de los disturbios antrópicos sobre estas redes y sus consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas. En particular, las interacciones planta-herbívoro son críticas en el flujo de energía y materiales del ecosistema. La conversión de bosques para las actividades agropecuarias altera la composición del primer nivel trófico y, por lo tanto, se espera que afecte la composición y estructura de la red trófica que depende de la vegetación. Sin embargo, a la fecha ha sido escasamente estudiado cómo los disturbios humanos (e.g. la fragmentación de los bosques y la conversión de bosques a campos agrícolas) afectan la estructura y composición de las redes complejas de interacción biótica entre plantas y sus consumidores.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto del cambio de uso de suelo de bosque a campos agropecuarios en la estructura de redes de interacción planta-herbívoro. Con lo cual se buscó contestar las siguientes preguntas ¿Cuál es el efecto del cambio en composición del paisaje sobre la diversidad y composición de especies e interacciones? ¿En qué grado la estructura de las redes planta-herbívoro son influenciadas por la composición de paisajes modificados por actividades humanas?

Para responder a estas preguntas, se usó un sistema de unidades de paisaje (UP, 1 km²) que representan diferentes niveles del proceso de conversión de

bosque a campos agropecuarios (100%, 75%, 25% y 19% de bosque maduro remanente) en la región de Marqués de Comillas (La Selva Lacandona), Chiapas. En cada UP establecimos nueve parcelas (40x50 m), dentro de las que se trazaron cinco transectos paralelos (50x2 m, seprados cada 8 m). Excepto en la UP con 100% de cobertura de boque primario, se establecieron al azar tres parcelas dentro de cada uno de tres tipos de vegetación: parches de bosque primario, bosque secundario y campos agropecuarios. En cada transecto, todas las orugas (lepidópteros inmaduros) encontrados a nivel de sotobosque ($\leq 2\text{m}$ de altura) en helechos, plantas herbáceas terrestres y trepadoras, lianas, arbustos y árboles fueron colectados a lo largo de seis censos bimestrales entre mayo 2016 y abril 2017. Todas las plantas fueron identificadas taxónomicamente y los lepidópteros fueron identificados usando técnicas moleculares de código de barras. Para evaluar la diversidad de especies e interacciones se emplearon índices de diversidad verdadera (i. e. números de Hills). Los cambios en composición fueron observados construyendo ordenamiento escalar multidimensional no paramétrico y las diferencias fueron evaluadas con análisis multivariante de la varianza. La estructura de las redes de interacción entre plantas y herbívoros a nivel de paisaje se comparó mediante el tamaño de la red y las especies clave. A nivel de tipo de vegetación cuantificamos los parámetros estructurales más empleados en estudios de interacciones planta-herbívoro y evaluamos los cambios en estas métricas por medio de una novedosa propuesta que utiliza residuos de parámetros estructurales observados y aleatorios, creados por modelos nulos para construir análisis de varianza.

En general, se observaron diferencias en diversidad de especies e interacciones entre la UP conservada y las UPs de conversión agropecuaria. El efecto del tipo de vegetación sobre la composición de especies e interacciones fue mayor que por la conversión del paisaje. Así, la composición de especies de plantas y lepidópteros difirió en mayor medida por el tipo de vegetación. La estructura de las redes de interacción planta-herbívoro varió significativamente en el tipo de vegetación de uso agropecuario comparada entre UPs, siendo más simple en los paisajes con mayor nivel de conversión. Esto es consistente con los efectos observados entre los tipos de vegetación en cada UP, donde únicamente difiere la vegetación de uso agropecuario.

En general, las redes de interacción planta-herbívoro presentaron estructuras robustas a través de las UP estudiadas y el mayor efecto en la estructura de las interacciones fue debido a la conversión de bosques a campos agropecuarios. Estudios futuros deberían identificar la estructura del paisaje que permita conservar especies clave que ayuden a mantener la estructura de las redes de interacción incluso en paisajes con alto grado de conversión, promoviendo los niveles más amplios de biodiversidad en los ecosistemas modificados por actividades humanas.

Palabras clave: Lepidoptera, composición del paisaje, Lacandona, bosque tropical

ABSTRACT

Biological communities are developed under a web of complex networks of interactions between species and the analysis of these networks can contribute to understand how communities are assembled and to evaluate what are the effects of anthropic disturbances about these networks and their consequences for the functioning of ecosystems. In particular, plant-herbivore interactions are critical in the flow of energy and ecosystem materials. The conversion of forest for agricultural activities alters the composition of the first trophic level and, therefore, is expected to affect the composition and structure of the trophic network that depends on the vegetation. However, to date, it has been scarcely studied how human disturbances (e. g. the fragmentation of forests and the conversion of forests to agriculture) affect the structure and composition of complex biotic interaction networks of biotic interaction between plants and their consumers.

The objective of the present study was to evaluate the effect of the change of forest land use to agricultural fields in the structure of plant-herbivore interaction networks. With this, we sought to answer the following questions: What is the effect of the change in composition of the landscape on the diversity and composition of species and interactions? To what extent is the structure of the plant-herbivore networks influenced by the composition of landscapes modified by human activities?

To answer these questions and hypotheses, a system of landscape units (LU, 1km²) that represent different levels of the forest conversion process to agricultural

fields (100%, 75%, 25% and 19% of old growth forest) in the region of Marques de Comillas (La Selva Lacandona), Chiapas. In each LU we established nine plots (40x50 m), each consisting of five parallel transects (50x20 m). Except in the LU with 100% coverage of old growth forest, three plots were randomly established within each of three types of vegetation: patches of old growth forest, secondary forest and agricultural fields. In each transect, all the caterpillars (immature lepidoptera) found at the understory level ($\leq 2\text{m}$ high) in ferns, herbs, herbaceous vines, woody climbers, shrubs and trees were collected during six bimonthly censuses between May 2016 and April 2017. All plants were identified taxonomically and the lepidoptera were identified using molecular barcode techniques. In order to evaluate the diversity of species, true diversity indices (i. e. Hills numbers) were used. Changes in composition were observed by constructing non-metric multidimensional scaling and differences were evaluated with multivariate analysis of variance. The structure of the interaction networks between plants and herbivores at the landscape level was compared by the size of the networks and the key species. At the vegetation type level, we quantified the most used structural parameters in studies of plant-herbivore interactions and evaluated the change in these parameters through a novel proposal that uses residuals of observed and random structural parameters, created by null models to construct analysis of variance.

In general, differences in species diversity and interactions between the conserved LU and the conversion LUs were observed. The effect of the type of vegetation on the composition of species and interactions was greater than that by the

conversión of the landscape. Thus, the composition of species plant and lepidoptera differed to a greater extent by the type of vegetation. The structure of the plant-herbivore interaction networks varied significantly in the type of vegetation of the agricultural use compared between LUs, being simpler in the landscapes with the highest level of conversion. This is consistent with effects observed among the types of vegetation in each LU, where only the vegetation of agricultural use differs.

In general, the plant-herbivore interaction networks presented robust structures through the LUs studied and the greatest effect on the structure of the interactions was due to the conversion to agricultural fields. Future studies should identify the structure of the landscape that allows conserving key species that help maintain the structure of interaction networks even in landscapes with a high degree of conversion, promoting the broader levels of biodiversity in ecosystems modified by human activities.

Keys words: Lepidoptera, landscape composition, Lacandona, tropical rainforest

INTRODUCCIÓN

La expansión de la agricultura, entre otras actividades humanas, ha conducido a un fuerte proceso de pérdida y degradación de los bosques a nivel global (Fao, 2016; Gibbs et al., 2010). La magnitud y tasas de deforestación continúan siendo alarmantes, sin embargo, éstas varían según la región geográfica. Varios estudios coinciden en que particularmente las regiones tropicales experimentan las mayores tasas de deforestación y éstas se mantienen en aumento (Aide et al., 2013; Fao, 2016; Hansen et al., 2013; Kim et al., 2015; Schmitt et al., 2009). Únicamente la pérdida de bosque en las regiones tropicales húmedas representa el 32% de la pérdida de cobertura forestal global (Hansen et al., 2013). Los bosques tropicales cuentan con una tercera parte de la productividad y evapotranspiración global y se estima que albergan la mitad de la biodiversidad terrestre del planeta (Myers et al., 2000). Por lo cual, la deforestación y degradación de estos bosques está promoviendo la extinción de especies (Dirzo et al., 2014; Mendoza y Dirzo, 1999) y vulnerando los esfuerzos de conservación en áreas naturales protegidas (Laurance et al., 2012; Martínez-Ramos et al., 2016).

La composición del paisaje se refiere a las proporciones o porcentajes de los diferentes tipos de cobertura vegetal encontradas en un paisaje mientras que la configuración se refiere a la disposición espacial de dichas coberturas (Dunning et al., 1992). Los paisajes modificados por actividades humanas están cambiando rápidamente, por lo tanto, es común encontrar una composición y configuración particular de diferentes tipos de vegetación, incluyendo fragmentos de bosque,

campos de cultivo, pastizales ganaderos y parches de vegetación en diferentes estados sucesionales (Wright, 2005). Se ha sugerido que los cambios en la composición del paisaje (v.gr. la conversión de bosques a campos de cultivo) son la principal causa de pérdida de especies (Carrara et al., 2015; Tylianakis et al., 2007). Sin embargo, se ha observado que conservar ciertas características de la estructura de los paisajes (v.gr. heterogeneidad de tipos de cobertura, incluyendo remanentes de bosques) puede promover niveles importantes de biodiversidad (Hawes et al., 2008; Macfadyen et al., 2009; Norden et al., 2009; Thornton et al., 2011).

El verdadero potencial de la persistencia de la biodiversidad en los paisajes modificados permanece poco clara y controversial, particularmente en relación a qué tanto y por cuanto tiempo la biodiversidad tropical puede persistir en paisajes modificados bajo el presente uso de los paisajes para fines agropecuarios (Melo et al., 2013). En este contexto, una teoría interesante de evaluar es la hipótesis de disturbio intermedio, la cual sugiere que la diversidad es maximizada donde los niveles intermedios de disturbios son experimentados (Connell, 1978; Wilkinson, 1999).

Para explicar la coexistencia de las especies y el mantenimiento de la biodiversidad en los paisajes modificados es fundamental analizar el papel que juega la estructura del paisaje (Chazdon et al., 2009) y su influencia en los procesos y mecanismos de ensamblaje de las comunidades bióticas (Lewinsohn et al., 2006). Diferentes especies experimentan los cambios en el paisaje a escalas espaciales diferentes, incluso tal influencia puede variar a lo largo de la

historia de vida de los organismos de una misma especie. Por lo tanto, el uso de los recursos y hábitats, así como la respuesta de las especies a los cambios en el paisaje, es diferencial entre especies y entre estados de desarrollo dentro de las especies (Gardner et al., 2009). Se requiere de una perspectiva de paisaje para entender la contribución de cada componente del paisaje y la interrelación entre éstos en la dinámica demográfica de las especies y, en última instancia, en la posibilidad de mantener a las especies en los ambientes modificados por actividades humanas (Dunning et al., 1992). En este contexto, el enfoque de paisaje puede ayudar a crear medidas de conservación que lleven a prevenir o contrarrestar los efectos de las actividades humanas sobre la biodiversidad.

Los cambios en la cobertura forestal afectan a todos los componentes de la biodiversidad, desde la diversidad genética hasta la disposición espacial de las unidades de paisaje (Díaz et al., 2006). En este contexto, un aspecto de estudio importante es el de entender los efectos que tienen los cambios en la estructura del paisaje sobre las redes de interacciones bióticas que se forman entre especies del mismo o diferente nivel trófico. Las comunidades ecológicas están caracterizadas por redes complejas de interacciones tróficas y no tróficas, las cuales moldean la dinámica de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema (Lewinsohn et al., 2006).

El análisis de las redes complejas de interacciones bióticas parte de la teoría de grafos (que nos permite interpretar las interacciones entre especies por medio de representaciones de gráficos que conjuntan vértices y aristas) y provee un enfoque robusto y eficiente para evaluar las consecuencias de disturbios naturales y antropogénicos a nivel de comunidades (Delmas et al., 2017,

Bascompte, 2009). Este análisis ha promovido el desarrollo de modelos ecológicos que evalúan la vulnerabilidad de las especies a disturbios (Montoya et al., 2006) y a la pérdida de especies (Burgos et al., 2007; Villa-Galaviz et al., 2012). Sin embargo, el empleo de redes de interacción en estudios ecológicos con fines aplicados aún es escaso.

Las interacciones entre especies pueden producir diferentes dinámicas de depredación-presa, patógeno-hospedero y exclusión competitiva entre pares de especies, o bien dinámicas complejas resultantes de interacciones múltiples (Lewinsohn et al., 2006; Sander et al., 2017). La estructura de las redes de interacción son medidas abstractas propuestas para describir y comparar las propiedades de una red y el modo de organización de sus partes (Banza et al., 2015). En particular, el análisis sobre la estructura de redes de interacciones tróficas tiene alto potencial de contribuir a entender cómo se ensamblan las comunidades y sus implicaciones para el funcionamiento del ecosistema en ambientes perturbados por actividades humanas (Lohbeck et al., 2014; Villa-Galaviz et al., 2012). Las relaciones depredador-presa involucran interacciones tales como la herbivoría (interacción entre plantas y animales que consumen sus partes, también conocida como interacción planta-fitófago) que son particularmente interesantes de estudiar ya que vinculan temas de biodiversidad, productividad y estabilidad de los ecosistemas (Valladares et al., 2006).

Las redes tróficas planta-fitófago representan más del 40% de la biodiversidad terrestre global (Price, 2002) y la mayoría de las especies interactuantes se concentran en los bosques tropicales (Novotny and Basset, 2005). Dentro de los grupos de insectos herbívoros, las larvas de mariposas y

palomillas (lepidópteros) son uno de los grupos que se encuentran mayormente representado en los bosques tropicales (Novotny and Basset, 2005; Ramos et al., 1999). Incluso Ramos et al. (1999) han especulado que la herbivoría (% de área foliar) por lepidópteros constituye de un tercio a un quinto de la herbivoría total causada por insectos en las regiones boscosas tropicales. Por lo tanto, estas larvas son modelos interesantes para evaluar procesos ecológicos en paisajes tropicales modificados por actividades humanas.

Se sabe que la pérdida y fragmentación de la cobertura forestal por deforestación puede causar fuertes cambios en la diversidad y composición de especies con repercusiones importantes para la estructura de las redes tróficas (Tylianakis et al., 2007). Sin embargo, son contados los estudios que han analizado los efectos de diferentes niveles de modificación del paisaje sobre la estructura de las redes de interacción planta-herbívoro. Se ha demostrado que el grado de complejidad del hábitat y la disponibilidad de plantas hospederas tienen efectos en la estructura de las redes de interacción planta-herbívoro al favorecer el incremento de especialización y la modularidad (López-Carretero et al., 2014). Otros estudios han documentado que la fragmentación de los bosques provoca cambios en la composición de las especies interactuantes y en la estructura de la red al perderse especies de plantas y/o herbívoros que tienen una relación especie-específica (Ximenes Pinho et al., 2017; Cagnolo et al., 2009), aunque las redes pueden mantener su robustez al efecto del aislamiento del hábitat (Karttinen and Roslin, 2011). Así, en el caso de la sucesión secundaria, el estudio de Villa-Galaviz et al. (2012) evidenció en bosques tropicales estacionalmente secos que las propiedades de las redes de interacción entre plantas y larvas de

lepidópteros se reestablecen después de unos cuantos años de iniciarse el proceso de sucesión en pastizales ganaderos abandonados; la riqueza y la composición de especies, así como el tamaño y la conectancia de estas redes converge a aquella observada en los bosques maduros a medida que la estructura de los bosques secundarios aumenta en complejidad.

En el caso de los lepidópteros, la diversidad taxonómica aumenta con la heterogeneidad en la composición del paisaje (Perović et al., 2015). A nivel de redes de interacción, se ha observado que la reducción en la calidad de hábitat y la heterogeneidad del paisaje pueden causar la pérdida de especies y la reducción de la resiliencia de las redes de interacción planta-polinizador, debido a la pérdida de estabilidad de organización de la comunidad (Moreira et al., 2015).

Actualmente, los paisajes modificados por actividades humanas son predominantes en las regiones tropicales, principalmente por el proceso de conversión de bosque a campos agrícolas. Este es el primer estudio en explorar cómo se modifica la estructura de la red de planta-herbívoro a medida que el proceso de conversión de bosques a campos agrícolas va avanzando. En este contexto exploramos: i) si el nivel intermedio de conversión mantiene niveles similares o incluso más altos de diversidad de especies o interacciones en comparación con paisajes conservados, ii) si la composición de especies e interacciones es parecida entre tipos de vegetación y paisajes similares es posible que incremente la disimilitud en composición conforme aumentan el contraste en conversión del paisaje y iii) si el grado de conversión del paisaje puede mantener la estructura de las interacciones y si existe algún punto crítico en el que se pierda la estabilidad de ésta.

HIPÓTESIS

- Se espera que en paisajes con niveles intermedios de conversión se encuentre la mayor diversidad debido a que coocurre una mezcla de especies de hábitats conservados y perturbados
- Dado que los ensambles de plantas varían con el tipo de vegetación (bosque primario, bosque secundario y campos agropecuarios) Se espera que la composición de especies de plantas, lepidópteros e interacciones este determinado mayormente por el tipo de vegetación, más que por el nivel de conversión.
- Dado que al aumentar la conversión en los paisajes se pierden especies y en consecuencia las interacciones entre estas, se espera mayor vulnerabilidad en la estabilidad de la estructura de las interacciones planta-herbívoro conforme incrementan los cambios en composición del paisaje.

OBJETIVOS

General:

- Evaluar el efecto del cambio en la composición del paisaje, debido al proceso de conversión del bosque a campos agropecuarios, sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro (lepidópteros).

Particulares:

- Determinar la diversidad de especies de plantas, lepidópteros e interacciones que conforman las redes planta-herbívoro en unidades de paisaje con crecientes niveles de conversión de bosques a campos agropecuarios.
- Identificar a los grupos taxonómicos de plantas y lepidópteros que soportan una mayor diversidad de interacciones a lo largo del proceso de conversión en la composición del paisaje.
- Caracterizar el recambio de especies de plantas y herbívoros a lo largo del proceso de conversión en composición del paisaje.
- Evaluar el grado de conversión de la estructura de la red de interacción planta-herbívoro a medida que el porcentaje de cobertura de bosques se reduce en el paisaje como un todo.
- Analizar cambios en la estructura de las redes de interacción planta-herbívoro entre tipos de vegetación (bosque maduro, bosque secundario, campos agropecuarios) en paisajes con diferentes porcentajes de cobertura de bosque remanente.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El proyecto se llevó a cabo en la región de La Selva Lacandona, al sureste del estado de Chiapas, en Marqués de Comillas localizada al sur del río Lacantún y en la frontera con Guatemala ($16^{\circ} 19' 50.03''$ N, $90^{\circ} 45' 42.32''$ W, Fig. 1). El clima de la región es cálido y húmedo con temperatura media mensual de 24°C y una precipitación promedio anual de 2881mm. El tipo de vegetación predominante de la región es el de selva alta perennifolia (sensu Miranda y Hernández-X 1967). La elevada diversidad de especies de la vegetación (más de 250 en 7 hectáreas, Martínez-Ramos 2006) está asociada en parte a la gran diversidad de suelos y la compleja red fluvial de la zona. Se estima que los ecosistemas presentes en el área de La Selva Lacandona albergan alrededor del 20% de la diversidad biológica del país en tan sólo el 0.16% de su extensión territorial terrestre (Medellín, R., 1966).

La colonización humana en la región de Marqués de Comillas empezó en el año de 1960 y resultó en una rápida conversión de los bosques en sistemas agropecuarios (de Vos and Marion, 2015; Mendoza and Dirzo, 1999). Actualmente, esta región alberga paisajes agroforestales compuestos por parcelas con diferentes usos agrícolas, pastizales para la cría de ganado vacuno, parches de bosques secundarios y fragmentos de bosque maduro remanente (Fernández-Montes de Oca et al., 2015).

Sistema experimental

Para evaluar el efecto de la conversión de la composición del paisaje por actividades agropecuarias, se caracterizó el tipo de cobertura en tres grandes categorías: bosque maduro, bosque secundario (arbustivo o arbóreo) y campos de uso agropecuario. En un estudio previo se estableció un sistema de doce unidades de paisaje (UP, 1 x 1 km). Para esto, se utilizaron imágenes de satélite SPOT-5 de marzo 2013, sin nubes y con 10 m de resolución. Se caracterizó la cobertura del uso de suelo y vegetación empleando un método de clasificación híbrido, este método se basa en la segmentación de imágenes y la interpretación visual de alta resolución para generar objetos espectralmente homogéneos. Con el apoyo del sistema de información geográfica, los objetos espectralmente homogéneos se caracterizan con base en los valores espectrales derivados de la variable de varianza de textura de la banda infrarroja cercana (NIRVA). Esta variable tienen una relación negativa con el contenido de biomasa aérea de la vegetación, y esto permite discernir entre distintos estadios sucesionales en bosques tropicales húmedos (Pingarroni, 2017). Este estudio previo fue la base para seleccionar cuatro unidades de paisaje, cada una representó un nivel diferente de conversión del bosque a campos agropecuarios: conservado (100% de cobertura de bosque maduro), conversión ligera (CL, 70% bosque maduro, 6% bosque secundario, 24% campos agropecuarios), conversión intermedia (CI, 25% bosque maduro, 25% bosque secundario y 50% campos agropecuarios) y conversión severa (CS, 19% bosque maduro, 9% bosque secundario y 72% campos agropecuarios).

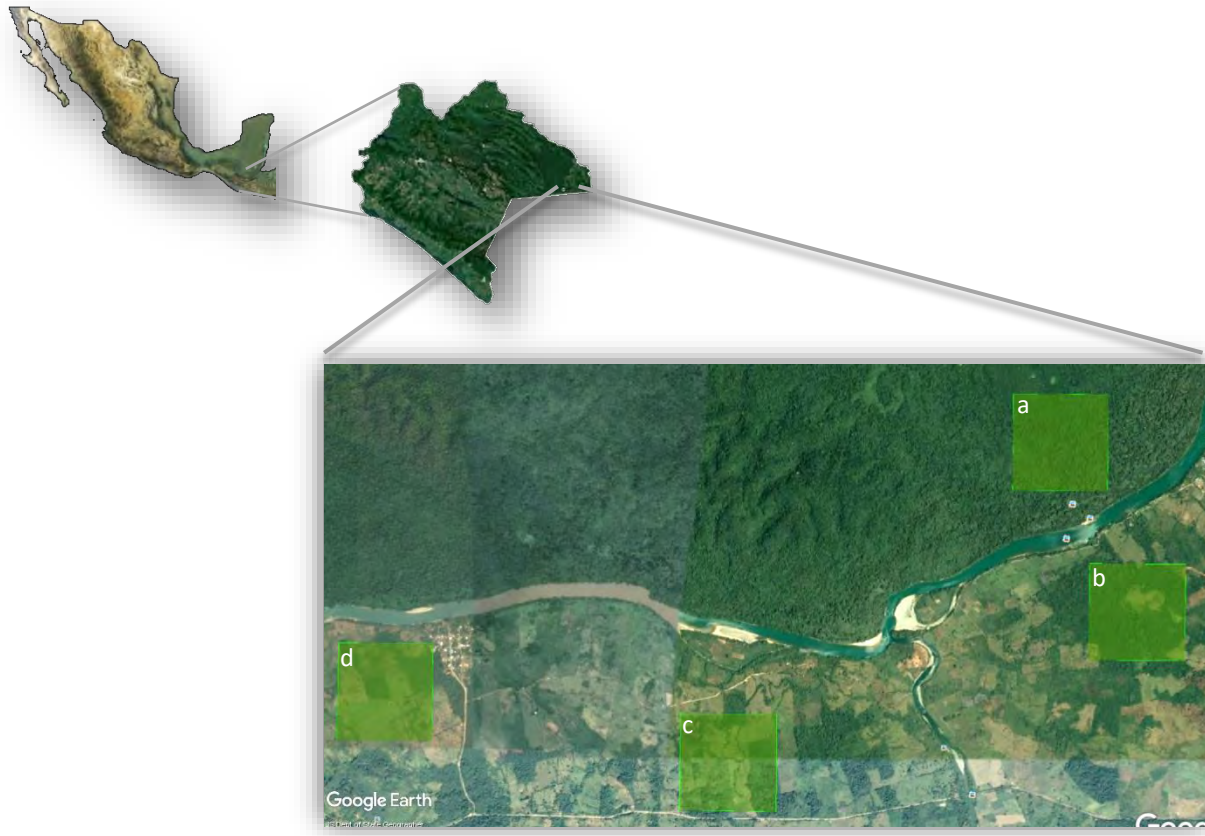


Figura 1 Localización geográfica de las unidades de paisaje de estudio a) UP Conservada b) UP conversión ligera c) UP conversión intermedia y d) UP conversión severa. Imagen tomada de Google Earth, 2017.

En cada UP se seleccionaron 9 parcelas de muestreo, distribuidas equitativamente en cada tipo de vegetación (bosque maduro, bosque secundario y uso agropecuario). En cada parcela se establecieron cuadrantes de 40 x 50 m, dentro de los que se trazaron cinco transectos perpendiculares de 50 x 2 m, separados por 8 m cada uno. En cada transecto se realizaron censos y colectas de todas las orugas folívoras (excluyendo a los minadores) y sus plantas hospederas (herbáceas, lianas, arbustos, bejucos, helechos y árboles) a nivel de sotobosque (< 2m de altura). En total, se realizaron 6 muestreos bimestrales entre mayo 2016 y abril 2017. Todas las orugas fueron colectadas y criadas en invernadero hasta que emergió el adulto o murieron. Se determinaron taxonómicamente a todas las

plantas a nivel de especie, género o morfo-especie. Los lepidópteros adultos fueron depositados y determinados en la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM. Además, se delimitaron unidades taxónomicas operacionales de los lepidópteros por medio de técnicas moleculares de secuenciación de código de barras (Hebert et al., 2004) en el Laboratorio de Sistemática Molecular, Instituto de Biología UNAM.

Análisis de datos

Diversidad

Los análisis se llevaron a cabo a nivel de las UP y por tipos de vegetación dentro de las UPs. Para cuantificar la diversidad de especies a nivel de paisaje, se combinaron los datos de las 9 parcelas de cada UP. Se estimó la diversidad alfa (número de especies e interacciones) para las especies de plantas hospederas, lepidópteros y las interacciones (pares de especies) utilizando índices de diversidad verdadera (*i.e.* números de Hills; Chao et al., 2014; Jost, 2007). Estos índices dependen del llamado “orden de diversidad q ”, el cual se relaciona con el peso que da el índice a la abundancia de las especies. Cuando $q=0$, el índice cuantifica el número de especies en la comunidad, independientes de la abundancia de las especies, por lo que da mayor peso a las especies raras, es $N_0 = S$, donde S es el número de especies. Cuando $q=1$, el índice cuantifica el número de las especies comunes o típicas dentro de la comunidad, usando la formula $N_1 = e^{H'}$, donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Winner ($H = \sum p_i$

$\times \ln(p_i)$, donde p_i es la abundancia relativa de la especie i y $\ln(p_i)$ es el logaritmo natural de p_i y e es la base de los logaritmos naturales (2.7182) o neperianos. Cuando $q=2$ el índice dan un peso mayor a las especies dominantes dentro de la comunidad y el índice se calcula como $N_2 = 1/D$, donde D es el índice de diversidad de Simpson ($D = \sum p_i^2$, Hill, 1973; Jost, 2007).

Para evaluar diferencias entre las UPs en diversidad de especies de plantas, lepidópteros e interacciones planta-lepidóptero se calcularon los índices de diversidad para N_0 , N_1 y N_2 con respecto al tamaño de la muestra por medio de rarificación. Para ello, se empleó el paquete “iNEXT” (Hsieh et al., 2016) del programa R (R Core Team, 2016). El proceso consistió en calcular las curvas de acumulación de especies para cada índice y por medio del método de remuestreo intensivo (bootstrap) se contruyeron los intervalos de confianza alrededor de cada índice (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016). Los valores de diversidad e intervalos de confianza fueron empleados para evaluar diferencias entre las UPs, comparando los valores en el registro mínimo observado entre las UPs. Estas diferencias fueron establecidas cuando los intervalos de confianza no se sobrelapanan.

Composición

Para determinar el efecto del tipo de vegetación en función de cada UP para la composición de plantas, lepidópteros e interacciones (pares de especies) se construyeron ordenaciones usando escalamiento multidimensional no

paramétrico (NMDS), con la función “metaMDS” del paquete estadístico “vegan” (Oksanen et al., 2013) en el programa R, basados en matrices de disimilitud de Bray-Curtis. Se realizó un análisis multivariante de la varianza (MANOVA) con los valores de los puntajes (scores) del eje x (NMDS1) y eje y (NMDS2), a los cuales previamente se les probó normalidad con un test de Shapiro y fueron transformados a logaritmos. Con este análisis se evaluó la significancia de los grupos formados por el MANOVA, y el efecto de cada eje (NMDS1 y NMDS2).

Estructura de las redes de interacción

Estructura a nivel de paisaje

Para identificar las especies que albergan la mayor cantidad de interacciones a lo largo del proceso de conversión del paisaje se generaron matrices de incidencias (A_{ij}) para cada una UP, agrupando las 9 parcelas de cada una. En estas matrices A_{ij} representa el número de interacciones entre plantas hospederas j y lepidópteros i (Bascompte et al., 2003).

Se obtuvieron las especies clave de plantas hospederas y lepidópteros por UP definidas con la ecuación:

$$GC = \frac{(k_i - k_{\text{promedio}})}{\sigma_k}$$

Donde: k_i es el número promedio de enlaces para una especie dada. k_{promedio} es el número promedio de enlaces para todas las especies del mismo nivel trófico. σ_k es la desviación estándar del número de enlaces para las especies de un nivel trófico. Por lo tanto, cuando $G_c > 1$ hace referencia a especies que tienen mayor cantidad de interacciones que el promedio del mismo nivel trófico y son denominadas especies clave (Dáttilo et al., 2013).

Estructura a nivel de tipo de vegetación

Para evaluar efectos de las UPs y los tipos de vegetación (bosque primario, bosque secundario y campos agropecuarios) sobre la estructura de las redes de interacción planta-herbívoro se generaron matrices de incidencias (A_{ij}) para cada una de las 36 parcelas de estudio.

Para cada red, se estimaron los siguientes parámetros estructurales: tamaño de la red, conectancia, especialización, número de módulos, generalidad, vulnerabilidad, modularidad y robustez que fueron estimados con el paquete “bipartite” (Dormann et al., 2008) en el programa R (R Core Team, 2016). El significado de cada uno de estos parámetros es el siguiente:

- **Tamaño de la red:** Número total de especies de ambos niveles tróficos.
- **Conectancia (C):** Proporción real de posibles enlaces: suma de enlaces observados dividido por el número de celdas en la matriz (Dunne et al., 2002).

- **Especialización (H2):** Es un índice que va de 0 a 1, utiliza datos de frecuencia donde 0 representa un alto grado de generalización y 1 representa un alto grado de especialización. Se define como la desviación de una distribución de probabilidad esperada de las interacciones (evaluada por la entropía bidireccional estandarizada (Blüthgen et al., 2007).
- **Modularidad (Q):** Mide el nivel en el cuál las especies tienden a estar organizadas en subgrupos (módulos) de especies que interactúan más frecuentemente entre ellas que con otros miembros de la red. Varía de valores de 0 a 1, donde los valores pequeños son atribuidos a patrones aleatorios y valores cercanos a 1 son redes perfectamente modulares (Dormann et al., 2008)
- **Número de módulos (NM):** Mide el número de compartimientos, o subconjuntos de la red, que no están conectados entre si.
- **Robustez (R):** Mide la solidez de un sistema a través de una curva que se puede llamar curva de tolerancia al ataque (CTA). Esta curva se basa en el hecho de que si una determinada fracción de especies de un gremio (plantas) se eliminan, varias especies del otro gremio (lepidópteros) que dependen de sus interacciones se extinguen. La solidez o robustez se refiere al área bajo la CTA generada por la extinción secundaria de lepidópteros. Los valores van de 0 a 1, donde $R=1$ corresponde a un sistema muy robusto, debido que la curva disminuye muy suavemente hasta el punto que casi todas las especies de lepidópteros sobreviven incluso si se elimina gran parte de las especies de plantas. Por el contrario

$R=0$ corresponde a una CTA que disminuye muy abruptamente y es consistente con un sistema frágil (Burgos et al., 2007)

- **Vulnerabilidad (V):** Número efectivo de especies del nivel trófico superior (herbívoros) por especie del nivel trófico inferior (planta) ponderado por los totales marginales (suma de las filas). Es una medida relacionada a la asimetría de la red que representa el número de consumidores por presas (Bersier et al., 2002).
- **Generalidad (G):** Número efectivo de especies del nivel trófico inferior (planta) por especie del nivel trófico superior (herbívoros) ponderado por los totales marginales (suma de las filas). Es una medida relacionada a la asimetría de la red que representa el número de presas por consumidores (Bersier et al., 2002).
- **Uniformidad de interacción (UI):** Indica que tan homogéneamente están distribuidas las interacciones planta-lepidópteros a través de la red. Las redes cuya distribución de frecuencias de interacción es altamente heterogénea tendrá valores cercanos a 0. Por el contrario, valores cercanos a 1 indica que las interacciones dentro de la red tienen frecuencias similares. Este índice se cuantifica con el índice de equitatividad de Shannon (Tylianakis et al., 2007).

Para evaluar diferencias entre UPs y tipos de vegetación en estos parámetros se construyeron modelos nulos. El proceso de construcción consistió en:

1) Generar 1000 matrices de incidencias aleatorias para cada una de las 36 matrices de incidencias A observadas (ver arriba). Las matrices de incidencia fueron creadas por medio de la función “permatfull” en el paquete estadístico “vegan” (Oksanen et al., 2013). Esta función conserva las características de la matriz original (suma de columnas y filas y total de la matriz). Las matrices aleatorias corresponden a redes de interacción hipotéticas en las que se han removido los efectos de los posibles mecanismos ecológicos determinantes de la estructura de la red.

2) Para cada matriz de interacción observada y aleatoria se calcularon los parámetros estructurales de la red antes mencionados.

3) Se estimó la diferencia (residuos) entre el valor observado y cada valor generado al azar. Este modelo supone que cuando el valor observado es igual al aleatorio, el valor de la métrica está dado por azar y cuando son diferentes, es mayor el peso dado por los efectos de los mecanismos ecológicos subyacentes.

4) Para determinar si los valores observados diferían de los valores aleatorios se emplearon pruebas de t de una muestra, usando como muestra los residuales y probando si estos diferían de cero.

5) Para evaluar las diferencias entre los distintos parámetros estructurales, los residuos se agruparon en función del nivel: efectos de las UPs y efectos de los tipos de vegetación (bosque primario, bosque secundario y campos agropecuarios).

6) Se realizaron pruebas de varianza para los residuos en cada aleatorización, donde la H_0 de este modelo supone que los residuos en todos los grupos son iguales. Por el contrario, la H_a dice que los residuos de al menos un grupo son diferentes a los demás grupos.

7) Cuando los datos presentaron sobredispersión se procedió a corregirla por medio de mínimos cuadrados generalizados ponderando las varianzas de los grupos con la función “gls” en el paquete estadístico “nlme” (José Pinheiro et al., 2017) del programa R (R Core Team, 2016).

8) De cada prueba de varianza se obtuvo el valor de P y se generó la distribución de frecuencia de las 1000 repeticiones.

9) Se construyeron matrices de frecuencia de los valores de $P > 0.05$ y los $P < 0.05$. La significancia de la frecuencia de casos donde la $P < 0.05$ difiere de una frecuencia de hipótesis de 50-50 fue evaluada con pruebas de X^2 . De esta forma el valor de X^2 expresa la probabilidad de que las diferencias entre los casos ($P > 0.05$ y $P < 0.05$) no sean dados por el azar.

10) Se graficaron los valores observados y los residuales en función de la UP o tipo de vegetación con el paquete “ggplot2” (Hadley Wickham, 2009) en el programa estadístico R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

Diversidad

Se registraron un total de 1,869 interacciones entre 282 especies de plantas y 485 especies de lepidópteros, de las cuales 761 interacciones fueron distintas (es decir, descontando aquellas interacciones que se repitieron entre las mismas especies a través de todos los muestreos). Del total de plantas registradas 211 fueron determinadas hasta nivel de especie, 42 a nivel de género, 3 a familia y 26 a morfo-especie. Respecto a las especies de lepidópteros, 255 se identificaron a nivel de especie, 21 a nivel de género y a nivel de 209 a morfo-especie.

La UP conservada (100% bosque maduro) presentó la mayor diversidad de especies de plantas hospederas ($N_0 = 136$, $N_1 = 91$, $N_2 = 60$), de lepidópteros herbívoros ($N_0 = 182$, $N_1 = 136$, $N_2 = 85$) y de interacciones planta-herbívoro ($N_0 = 245$, $N_1 = 185$, $N_2 = 110$) en comparación con todas las UPs modificadas. Considerando sólo a las UPs modificadas, el paisaje de CS (19% bosque maduro remanente) mostró los menores niveles de diversidad de N_0 y N_1 de plantas, lepidópteros e interacciones. El número de especies dominantes (N_2) fue similar en todas las UP modificadas (Fig. 2).

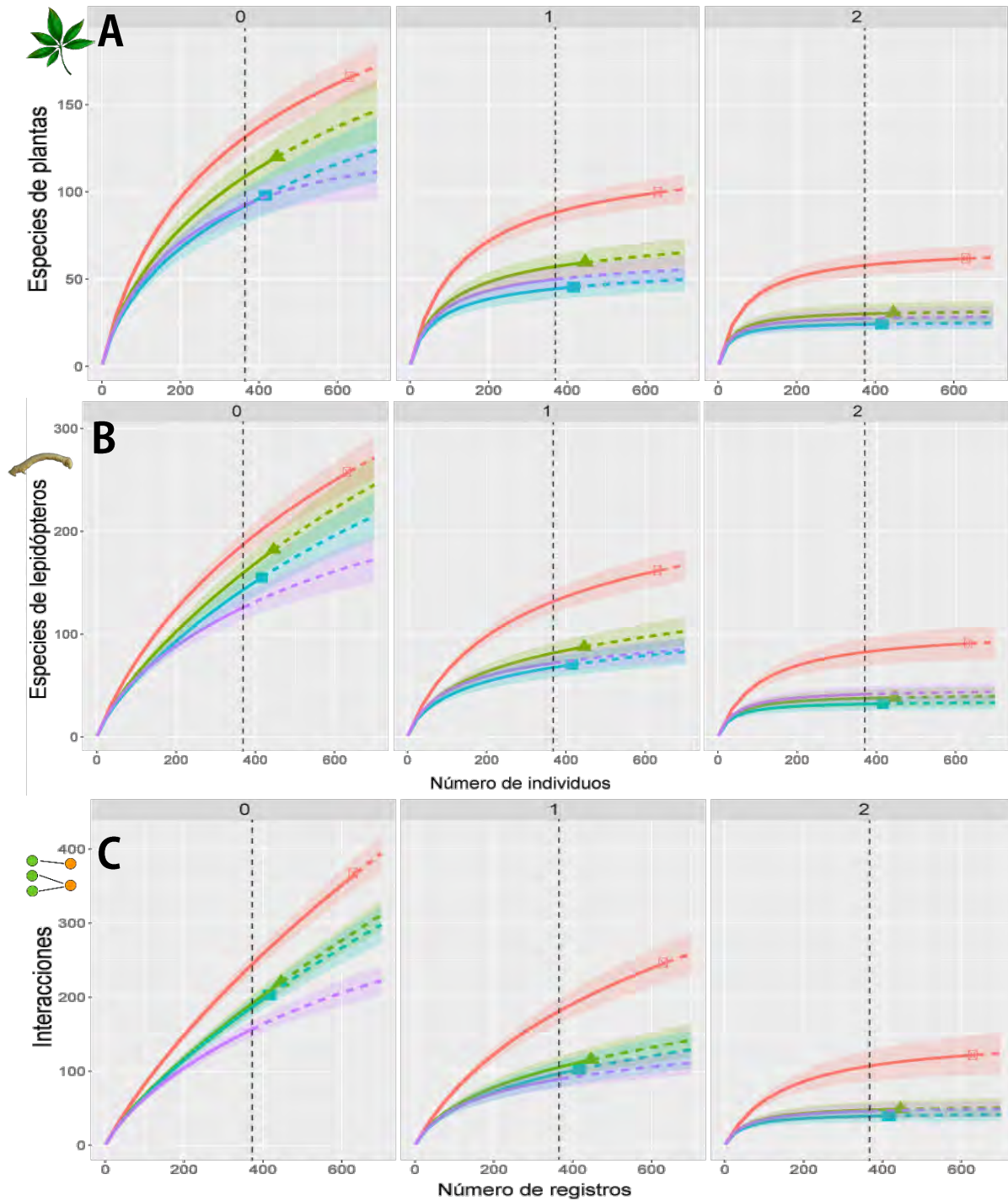


Figura 2 Curvas de acumulación de diversidad (según números de Hills) en función del número acumulado de registros para especies de plantas, especies de lepidópteros y de interacciones planta herbívoro en unidades de paisaje con diferentes porcentajes de bosque maduro remanente en Marqués de Comillas, Chipas. Conservado: 100% bosque maduro (líneas rojas), conversión ligera: 70% bosque maduro (líneas azules), conversión intermedia: 25 % bosque maduro (líneas verdes), conversión severa: 17% bosque maduro (líneas púrpuras); para A) plantas hospederas B) lepidópteros e C) interacciones en cada orden de diversidad N_0 , N_1 y N_2 . En cada curva la parte de línea continua fue construida a partir de los datos obtenidos en el campo mientras que la parte discontinua corresponde a extrapolaciones basadas en modelos ajustados a los datos de campo. La parte sombreada representa los intervalos de confianza y la línea discontinua vertical el valor mínimo observado entre las UPs, donde se hicieron las comparaciones.

Composición

Los resultados del análisis de ordenación NMDS (Fig. 4) mostraron diferencias significativas en composición de especies para plantas (F: 10.72, gl: 9, P: 9.08×10^{-12}), lepidópteros (F: 8.58, gl: 9, P: 5.31×10^{-10}) e interacciones (F: 8.21, gl: 9, P: 1.14×10^{-9}). Las diferencias de los tres tipos de vegetación estudiados (bosque maduro, bosque secundario, campos agropecuarios) estuvieron representados en el eje del NMDS1 y las diferencias en tipos de UP estuvieron representados en el eje de NMDS2. Para ambos se observaron diferencias significativas para plantas (NMDS1 F: 18.32, gl: 9, P: 4.09×10^{-9} y NMDS2 F: 7.12, gl: 9, P: 3.81×10^{-5}), lepidópteros (NMDS1 F: 36.19, gl: 9, P: 1.81×10^{-12} y NMDS2 F: 4.60, gl: 9, P: 0.001) e interacciones (NMDS1 F: 14.62, gl: 9, P: 4.44×10^{-8} y NMDS2 F: 7.12, gl: 9, P: 3.83×10^{-5} , Fig. 4).

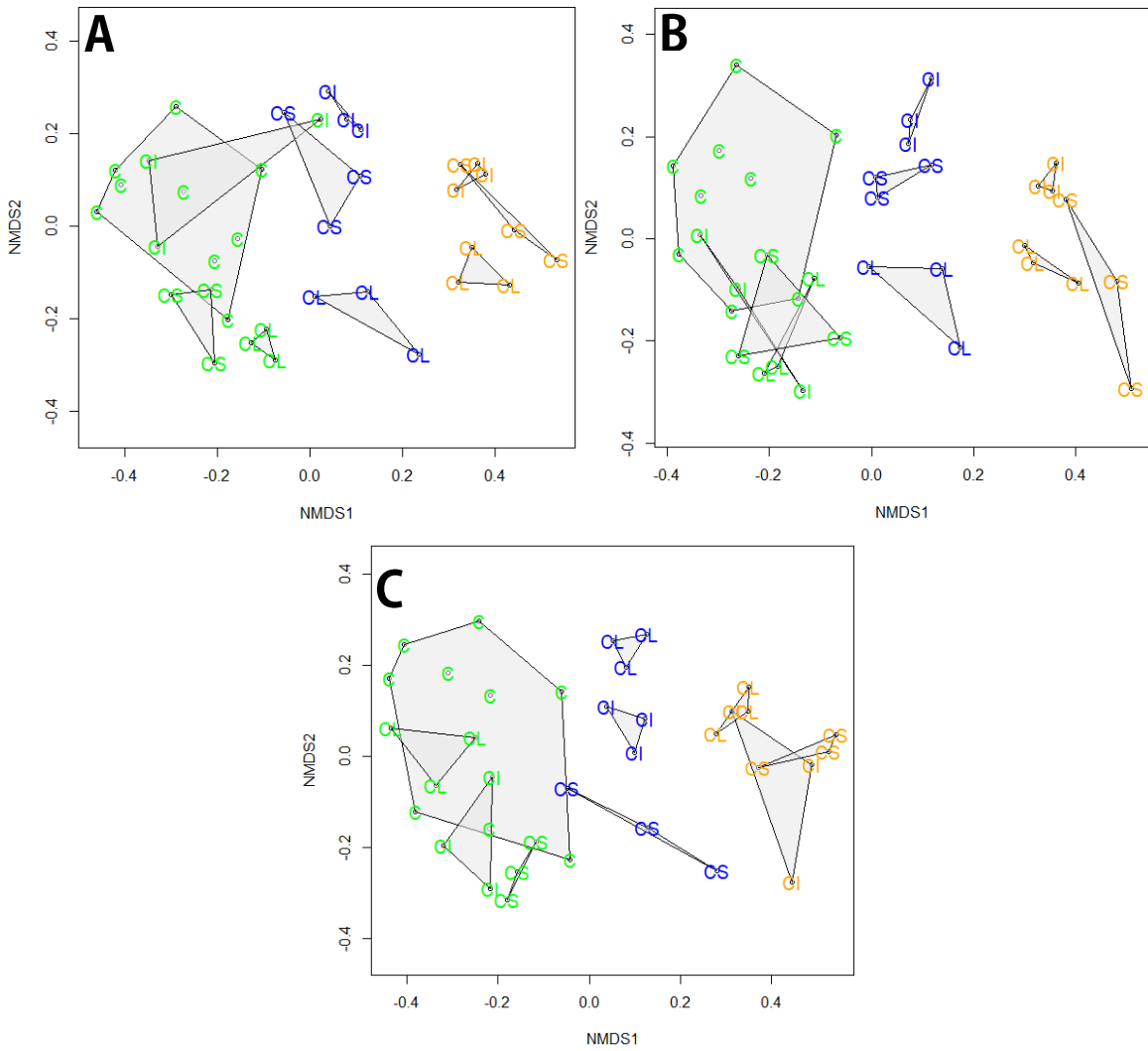


Figura 3 Escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) para A: plantas, B: lepidópteros y C: interacciones en función de las similitudes de comunidades de cada tipo de vegetación dentro de cada UP. Donde grupos verdes pertenecen a bosque primario, grupos azules a bosque secundario y grupos anaranjados a campos agropecuarios. Los puntos marcados con la letra C corresponden a la unidad de paisaje (UP) conservada), CL a la UP de conversión ligera, CI a la UP de conversión intermedia y CS a la UP de conversión severa.

Estructura de las redes de interacción

Efectos del paisaje sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro

El tamaño de la red de interacciones (número total de especies en ambos niveles tróficos) difirió considerablemente entre las UPs modificadas (CL: 218, CI: 302, CS: 252) y la UP conservada (C: 424, Fig. 3). Es de hacerse notar que, entre UPs modificadas, el paisaje CI tuvo el mayor tamaño de la red mientras que las UP de CL y CS tuvieron tamaños de red menores y similares.

Las especies clave comprendieron desde un mínimo del 53% de las interacciones planta-herbívoro en la UP conservada, hasta un máximo del 69% de estas interacciones en la UP de conversión ligera. Estas especies pertenecieron a 30 familias de plantas y a 17 familias de lepidópteros (Fig. 3, Anexo 2). La comunidad de plantas y lepidópteros en cada UP difirió en la identidad taxonómica de las especies núcleo y en la cantidad de especies de estas. En la UP conservada las familias de especies núcleo pertenecieron a las familias Euphorbiaceae, Leguminosae, Polypodiaceae y Apocynaceae, mientras que en la UP con conversión ligera pertenecieron a las familias Melastomataceae y Vochysiaceae, en la UP con conversión intermedia a las familias Asteraceae y Euphorbiaceae y en la UP con conversión severa las familias Asteraceae, Melastomataceae y Piperaceae. En el caso de los lepidópteros las especies núcleo pertenecieron principalmente a las familias Erebidae, Choreutidae y Geometridae en la UP conservada, a las familias Crambidae, Erebidae y Pterophoridae en la UP de conversión ligera, a las familias Crambidae,

Notodontidae y Tortricidae en la UP de conversión intermedia y a las familias Crambidae, Hesperidae y Erebidae en la UP de conversión severa.

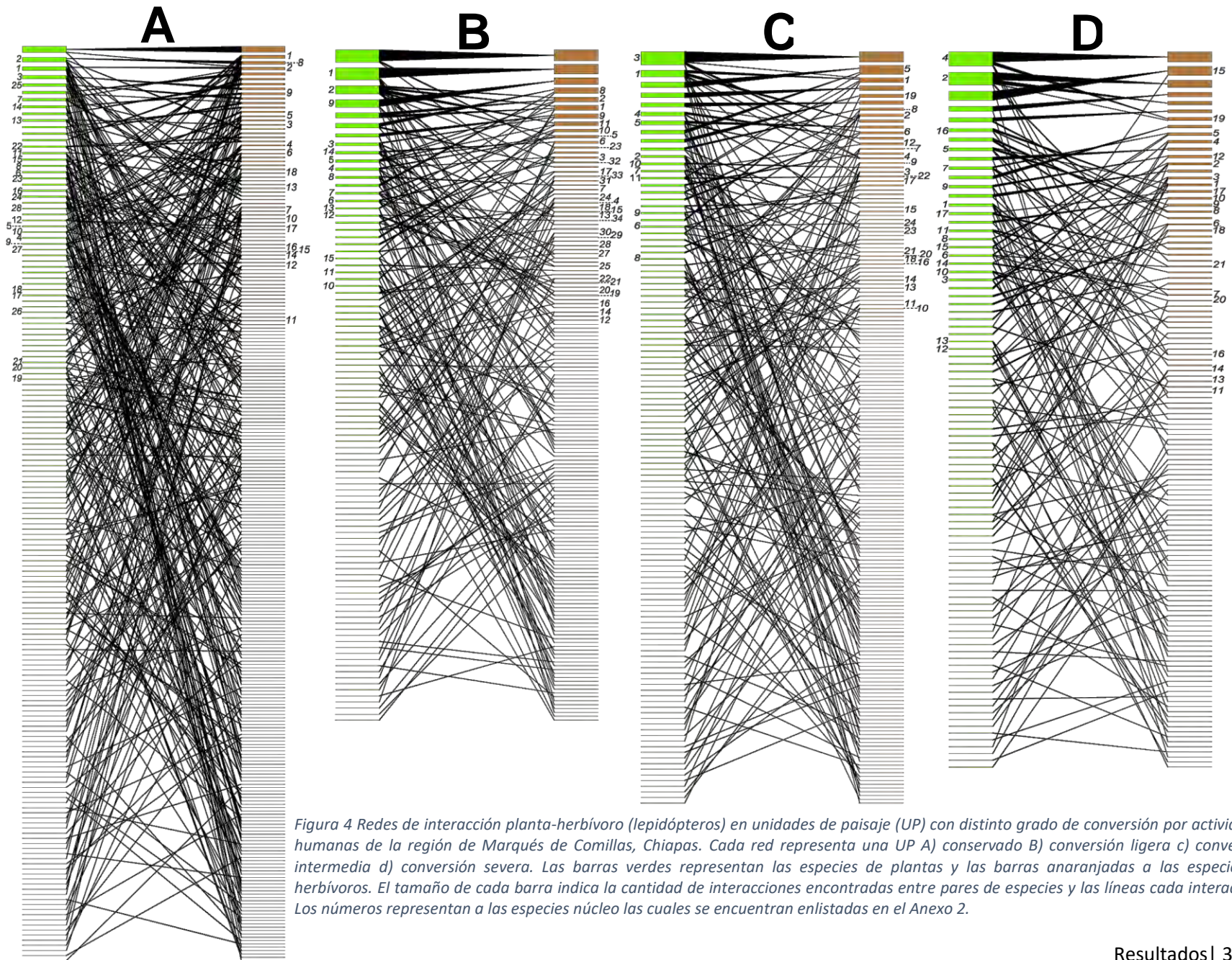


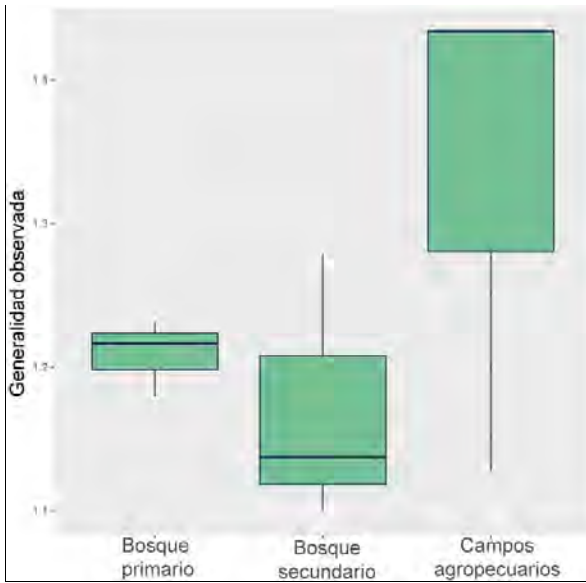
Figura 4 Redes de interacción planta-herbívoro (lepidópteros) en unidades de paisaje (UP) con distinto grado de conversión por actividades humanas de la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Cada red representa una UP A) conservado B) conversión ligera c) conversión intermedia d) conversión severa. Las barras verdes representan las especies de plantas y las barras anaranjadas a las especies de herbívoros. El tamaño de cada barra indica la cantidad de interacciones encontradas entre pares de especies y las líneas cada interacción. Los números representan a las especies núcleo las cuales se encuentran enlistadas en el Anexo 2.

Efectos del tipo de vegetación dentro de UPs sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro

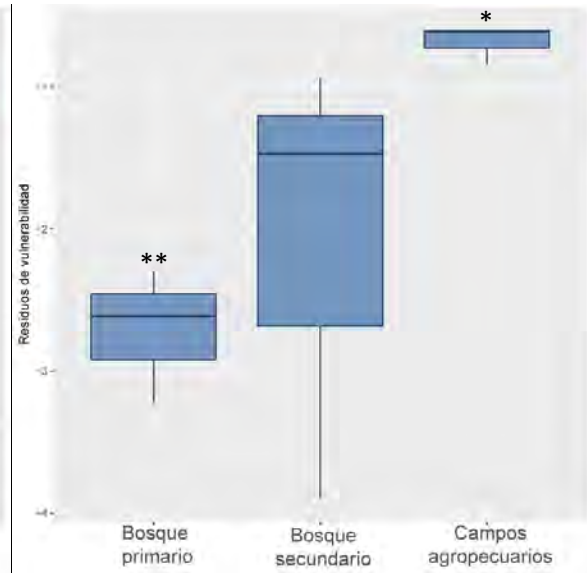
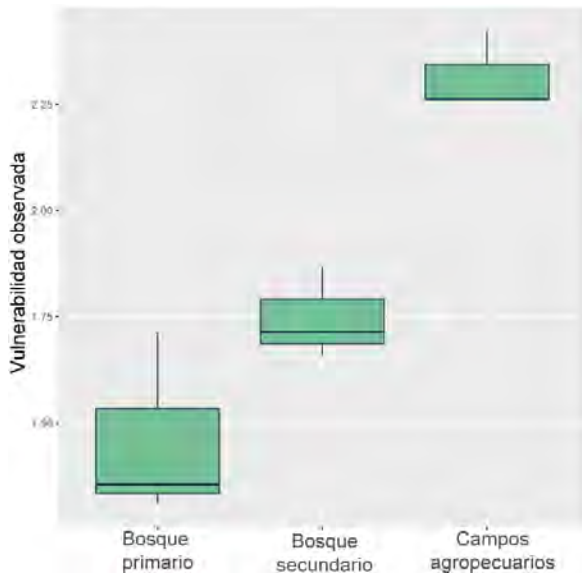
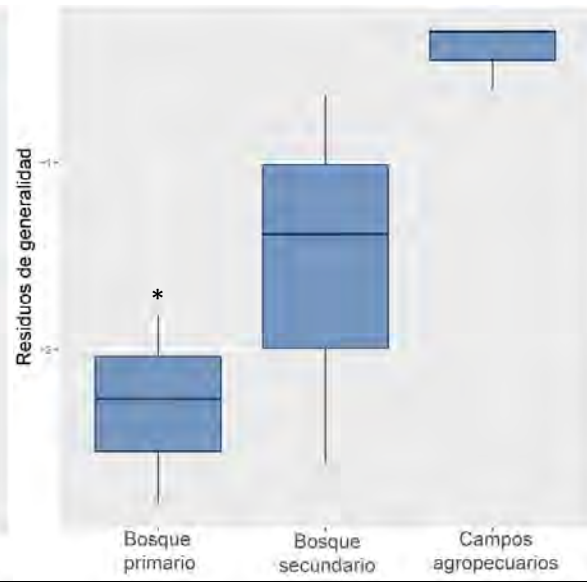
UP con conversión ligera

Se observaron diferencias significativas en los parámetros estructurales de las redes de interacción como generalidad, vulnerabilidad, uniformidad de interacción, número de módulos y modularidad entre los tipos de vegetación (bosque maduro, bosque secundario, campos agropecuarios, Tabla 4). En todas estas variables el bosque maduro y el bosque secundario tuvieron valores de los residuos similares y difieren de los campos agropecuarios. Además, en todos los parámetros del bosque primario los valores observados fueron diferentes de los esperados por azar. Por el contrario, en los bosques secundarios y campos agropecuarios, en este último exepctuando la vulnerabilidad y número de módulos, los valores de todas las métricas analizadas fueron similares a los esperados por azar. En los campos agropecuarios las redes se observan con mayor cantidad de herbívoros, menor cantidad de módulos y una distribución de frecuencias de interacciones heterogénea (Fig. 5, Tabla 1).

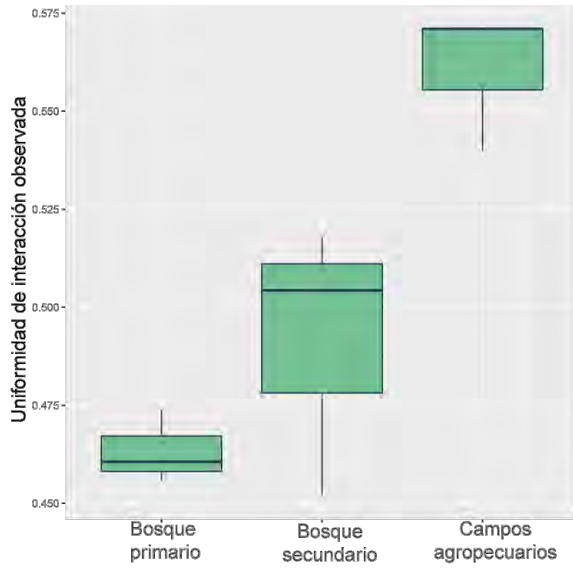
Valores observados



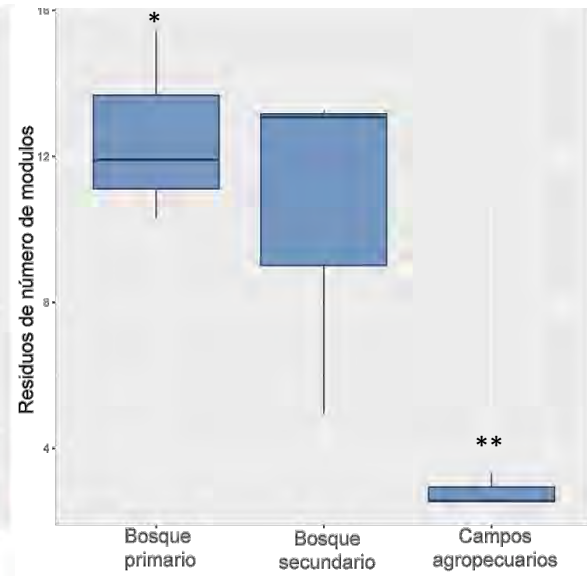
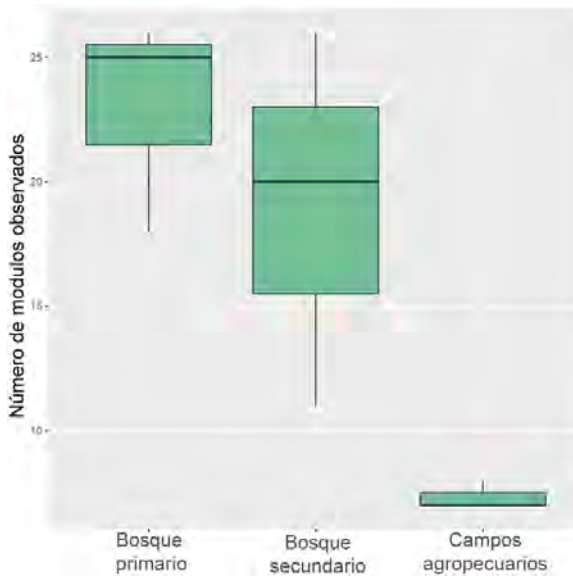
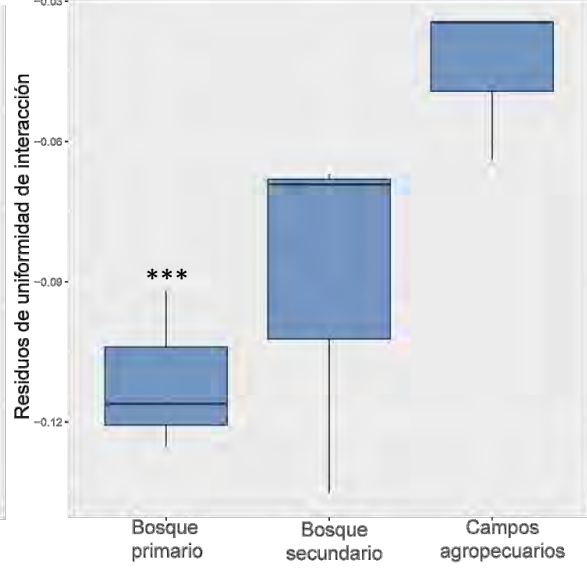
Residuos (valor observado–valores aleatorios)



Valores observados



Residuos (valor observado–valores aleatorios)



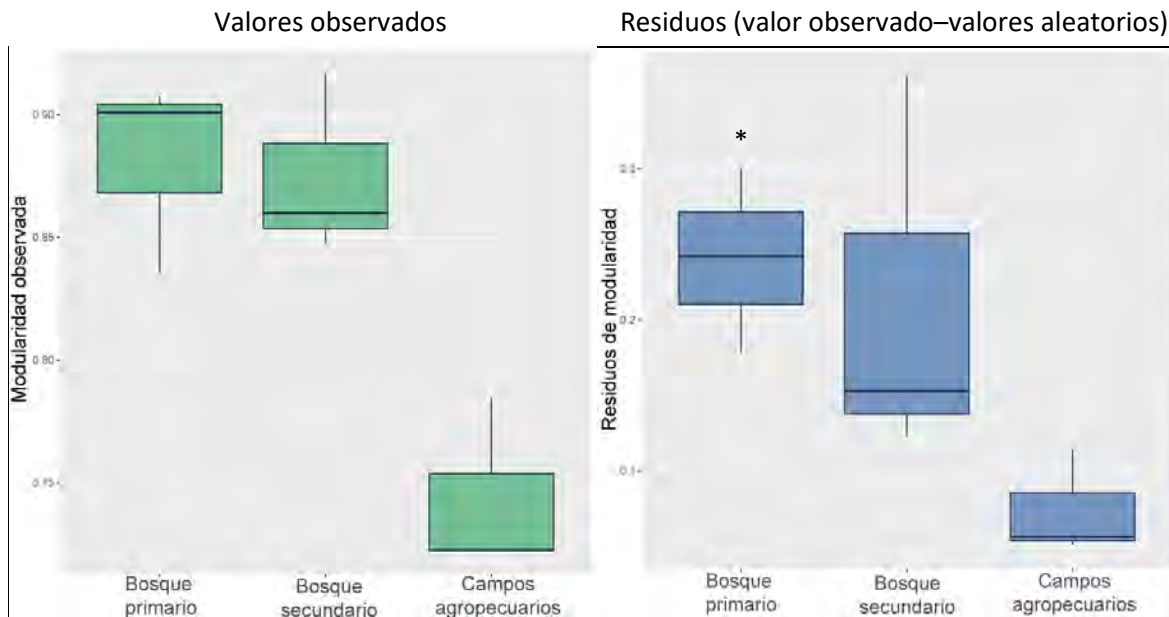


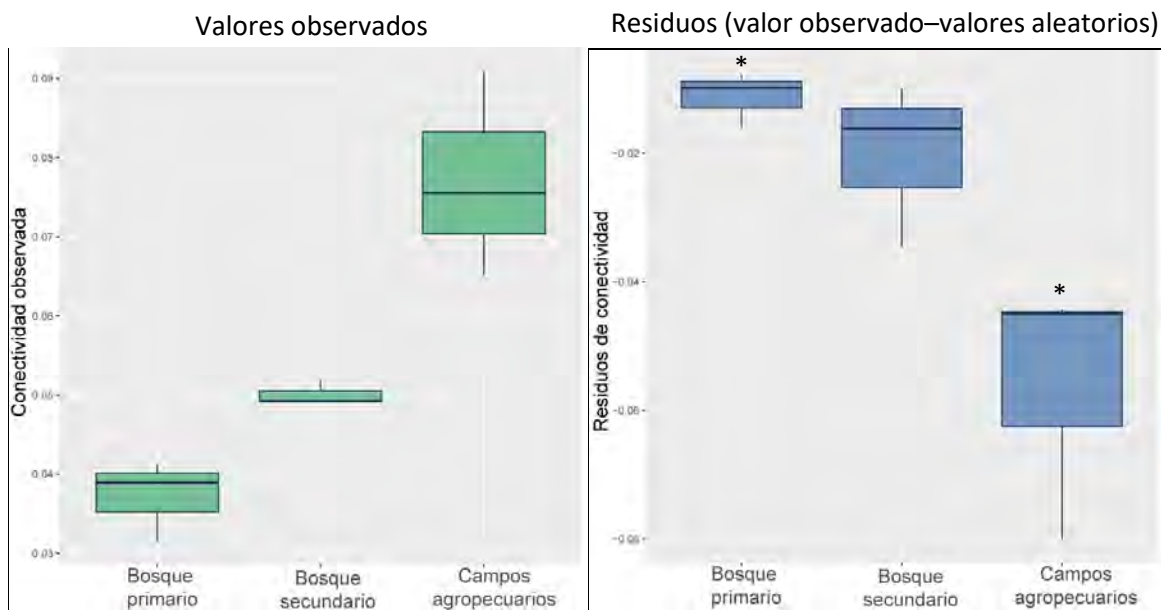
Figura 5 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función del tipo de composición vegetal en la unidad de paisaje con conversión ligera. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado- valores aleatorios), dónde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero). * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

Tabla 1 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada tipo de composición vegetal en el paisaje de conversión ligera. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

	Bosque primario		Bosque secundario		Campos agropecuarios	
	t	P	t	P	t	P
Uniformidad de interacción	-11.14	0.007957***	-4.0355	0.05627	-4.4859	0.04627
Generalidad	-7.827	0.01594*	-2.6954	0.1145	-3.9464	0.5862
Modularidad	6.793	0.02099*	2.8246	0.1058	3.6376	0.06796
Número de módulos	8.282	0.01427*	3.8031	0.06271	10.973	0.008204**
Vulnerabilidad	-9.928	0.009994**	-2.3036	0.1478	-8.5838	0.0133*

UP con conversión intermedia

En esta UP se encontraron diferencias entre los tipos de cobertura en las métricas de conectividad, vulnerabilidad, modularidad y uniformidad de interacción (Fig. 6, Tabla 4). En todas estas métricas, sólo los campos agropecuarios difirieron de los bosques maduros y secundarios, presentando redes de interacción más conectadas, menos modulares y con una distribución de frecuencias de las interacciones más heterogéneas. Únicamente el bosque secundario no presentó diferencias significativas a las esperadas por azar en ninguno de los parámetros (Tabla 2).



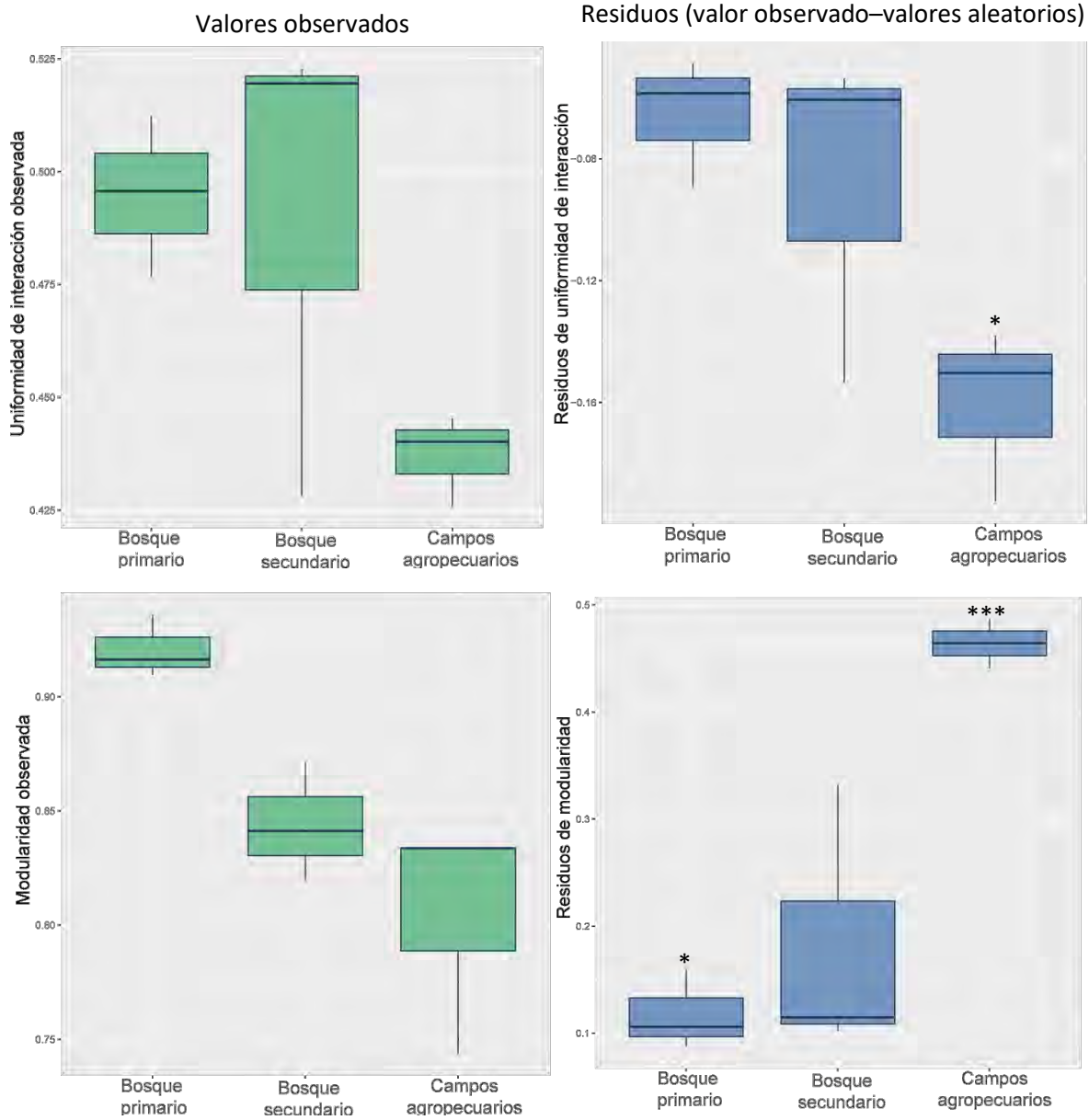


Figura 6 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función del tipo de composición vegetal en la unidad de paisaje con conversión intermedia. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

Tabla 2 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado con el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencia significativas en cada tipo de composición vegetal en el paisaje de conversión intermedia. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001.

	Bosque primario		Bosque secundario		Campos agropecuarios	
	t	P	t	P	t	P
Conectividad	-4.5154	0.04571*	-2.7319	0.1119	-4.7774	0.04113*
Uniformidad de interacción	-5.3253	0.0335*	-2.772	0.1092	-9.7179	0.01042*
Modularidad	5.4216	0.03228*	2.4536	0.1336	34.737	0.000827***

UP con conversión severa

En esta UP sólo las métricas de conectividad y número de módulos difirieron entre los tipos de vegetación. Nuevamente, los campos agropecuarios difirieron de los bosques maduros y secundarios mostrando redes hasta 5 veces más conectadas y con un menor número de módulos (Fig. 7, Tabla 4). Únicamente la conectividad del bosque primario y la modularidad de los campos agropecuarios no presentaron diferencias significativas de lo esperado por el azar (Tabla 3).

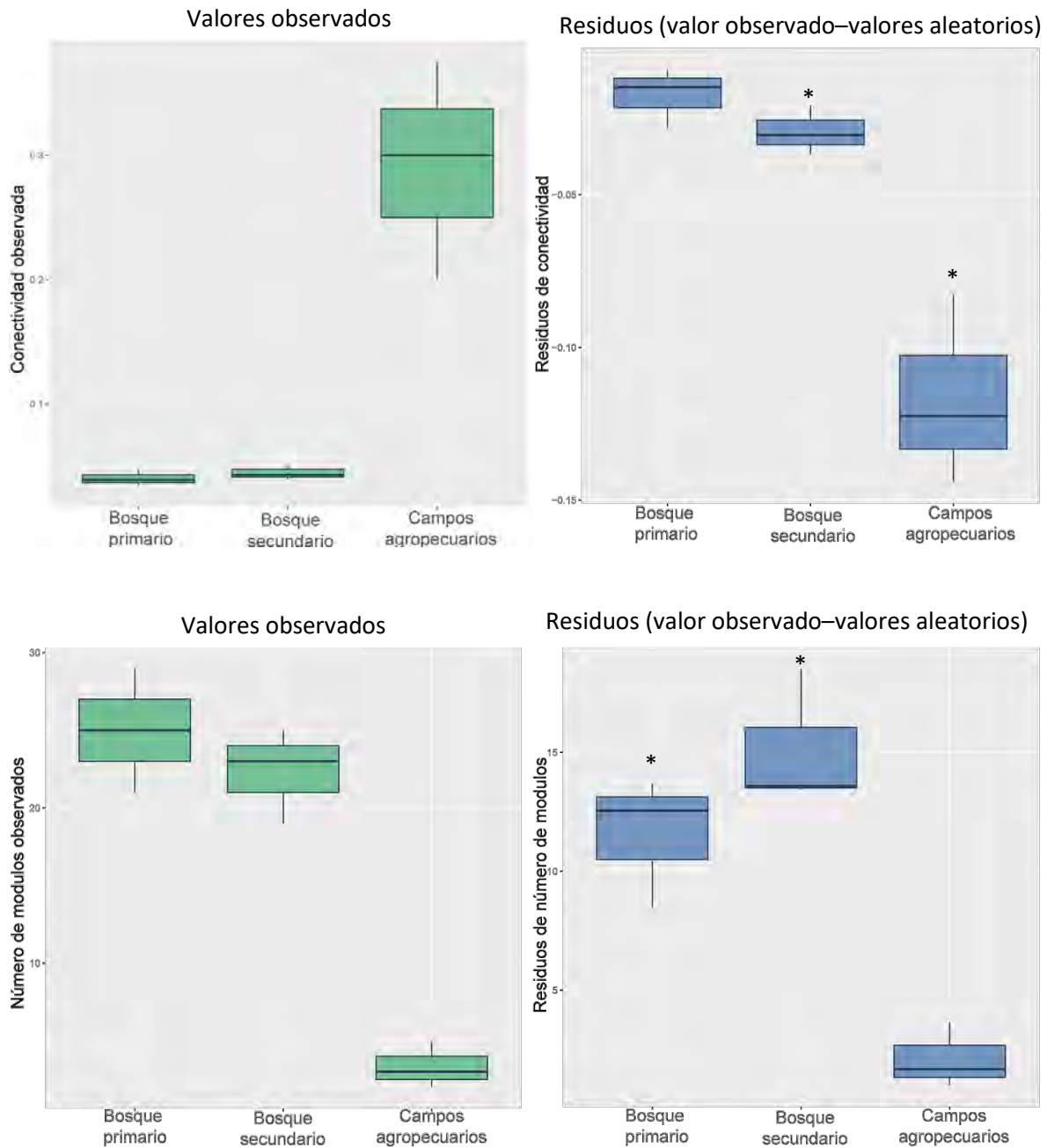


Figura 7 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función del tipo de composición vegetal en la unidad de paisaje con conversión severa. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

Tabla 3 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada tipo de composición vegetal en el paisaje de conversión severa. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. *P<0.05, **P<0.001 y ***P<0.0001.

	Bosque primario		Bosque secundario		Campos agropecuarios	
	t	P	t	P	t	P
Conectividad	-3.0206	0.09434	-6.2961	0.02431*	-6.4666	0.02309*
Número de módulos	7.2166	0.01867*	9.0702	0.01194*	2.6145	0.1204

Tabla 4 Valores de χ^2 , P y %. Donde % representa el número de eventos con respecto a 1000 donde se encuentran diferencias significativas (P<0.05) entre tipos de cobertura dentro de las unidades de paisaje. En números sombreados aparecen los parámetros estructurales que fueron significativos dentro de los tipos de vegetación de cada UP. Para todos los casos los grados de libertad son igual a uno.

	Conversión ligera			Conversión intermedia			Conversión severa		
	χ^2	P	%	χ^2	P	%	χ^2	P	%
H2	104.9	2.2 ⁻¹⁶	338	879.8	2.2 ⁻¹⁶	21	656.1	2.2 ⁻¹⁶	95
Conectividad	968.2	2.2 ⁻¹⁶	8	341.0	2.2⁻¹⁶	792	232.3	2.2⁻¹⁶	741
Uniformidad de interacción	504.1	2.2⁻¹⁶	855	459.6	2.2⁻¹⁶	839	509.8	2.2 ⁻¹⁶	143
Vulnerabilidad	872.3	2.2⁻¹⁶	967	176.4	2.2 ⁻¹⁶	290	695.5	2.2 ⁻¹⁶	83
Generalidad	952.5	2.2⁻¹⁶	988	394.3	2.2 ⁻¹⁶	186	715.7	2.2 ⁻¹⁶	77
Robustez	648.0	2.2 ⁻¹⁶	99	857.4	2.2 ⁻¹⁶	37	988.4	2.2 ⁻¹⁶	3
Número de módulos	980.1	2.2⁻¹⁶	995	980.1	2.2 ⁻¹⁶	5	980.1	2.2⁻¹⁶	995
Modularidad	142.8	2.2⁻¹⁶	689	980.1	2.2⁻¹⁶	995	964.3	2.2 ⁻¹⁶	9

Efectos del tipo de UP e sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro por tipo de vegetación

Bosque primario

La única diferencia significativa en los parámetros de la estructura de las redes de interacción entre las UPs, considerando sólo al bosque primario, se encontró en la uniformidad de interacciones. Destaca que únicamente la UP de conversión ligera presentó mayores diferencias en los residuos (Fig. 8). Por lo que la UP de CL tiene distribuciones de frecuencia de las interacciones más heterogéneas en comparación a las demás UP. Además, únicamente los residuos de la UP de conservación severa no presentaron diferencias significativas de lo esperado por azar (Tabla 4).

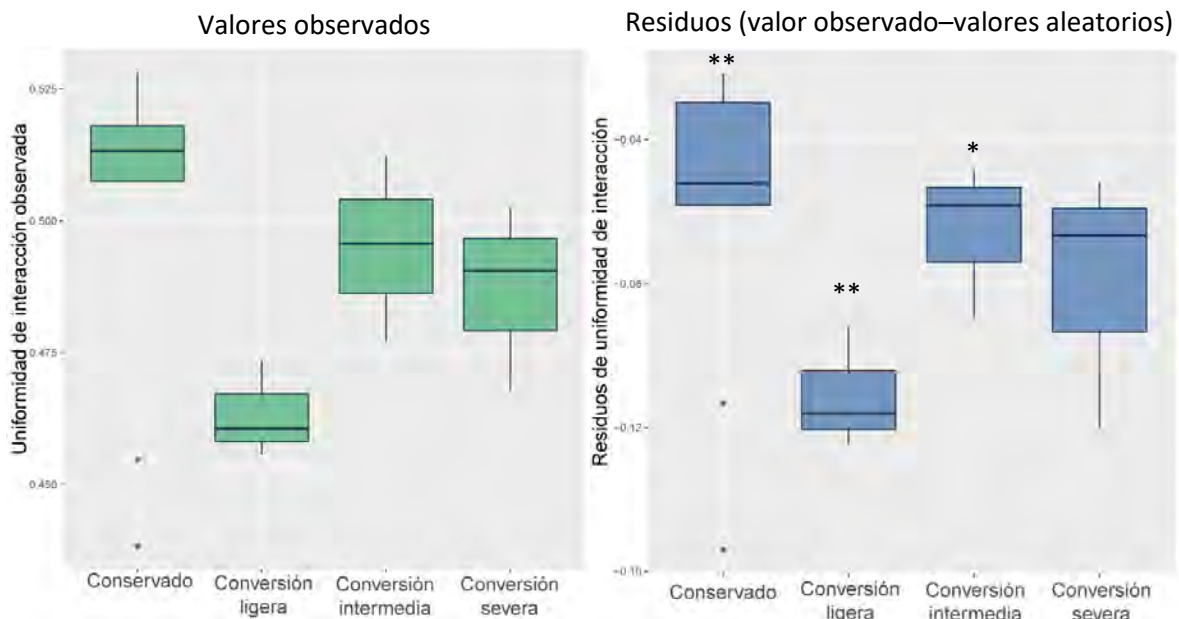


Figura 8 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función de la unidad de paisaje para bosque primario. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

Tabla 5 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada unidad de paisaje en el tipo de vegetación de bosque primario. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

	Conservado		Conversión ligera		Conversión intermedia		Conversión severa	
	t	P	t	P	t	P	t	P
Uniformidad interacción	-4.239	0.002**	-11.31	0.007**	-5.2659	0.0342*	-3.8172	0.0622

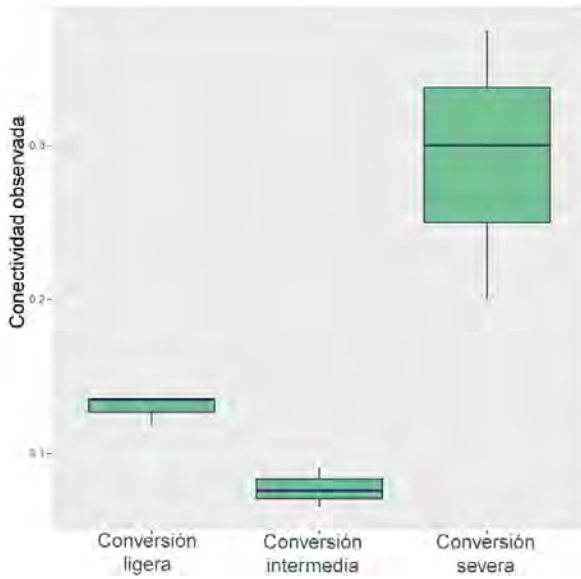
Bosque secundario

Al comparar los parámetros estructurales de las redes de interacción construidas considerando sólo a los bosques secundarios, ninguna métrica difirió significativamente entre las UPs.

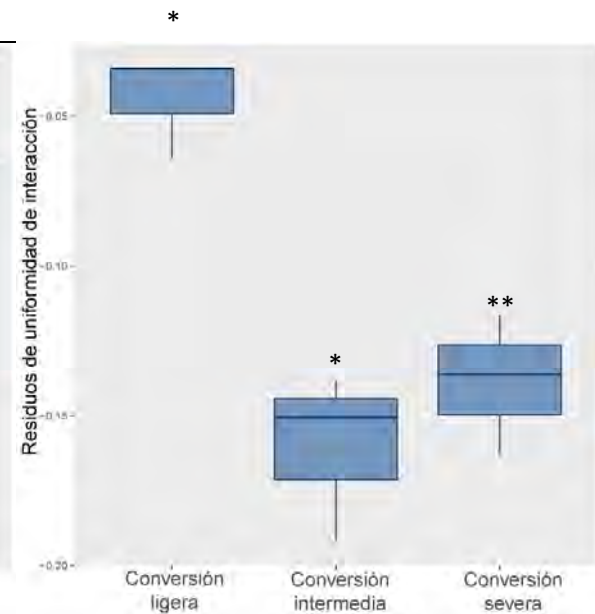
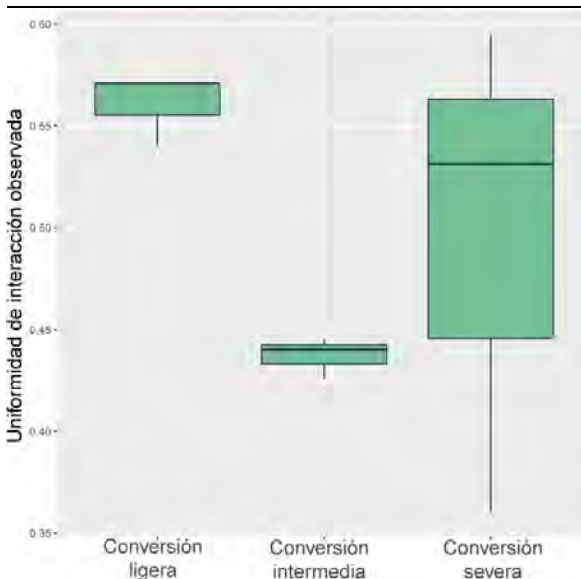
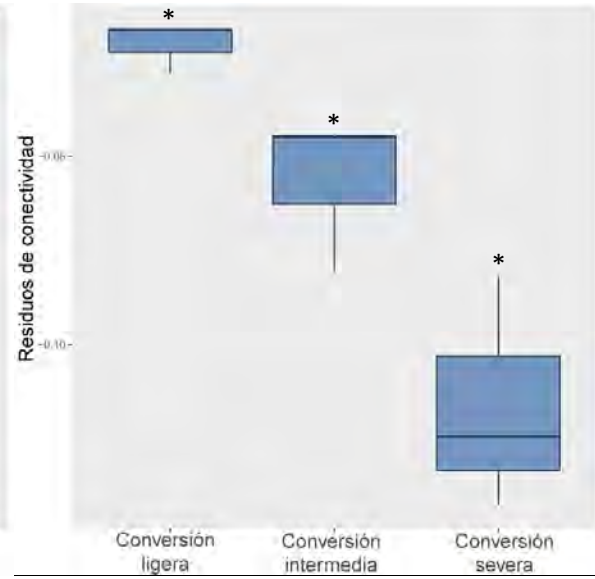
Campos agropecuarios

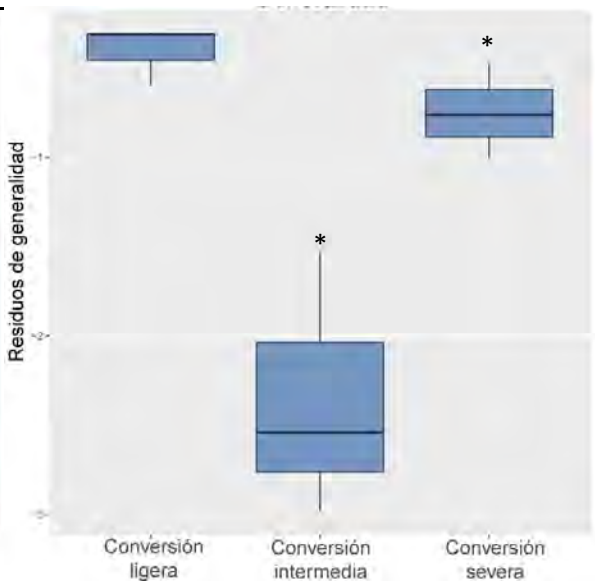
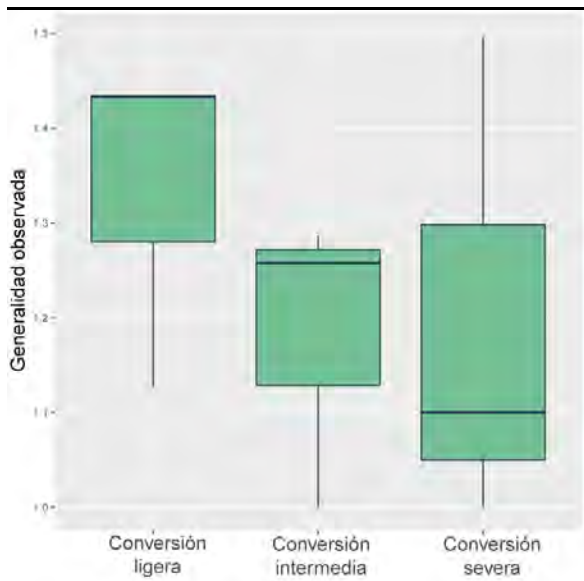
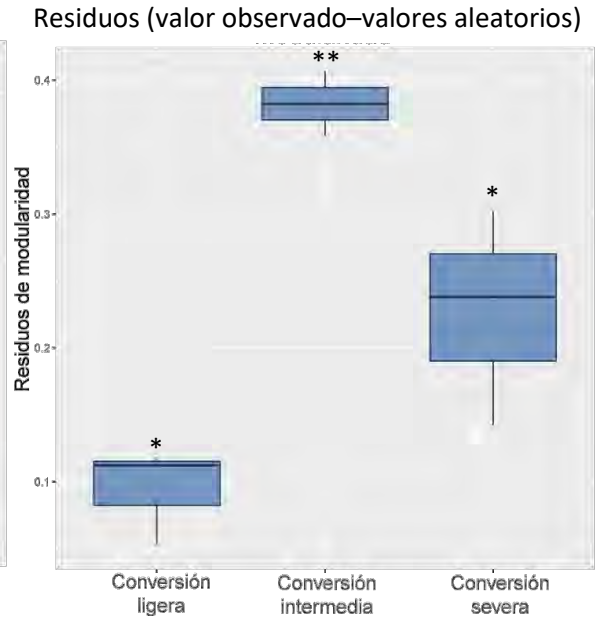
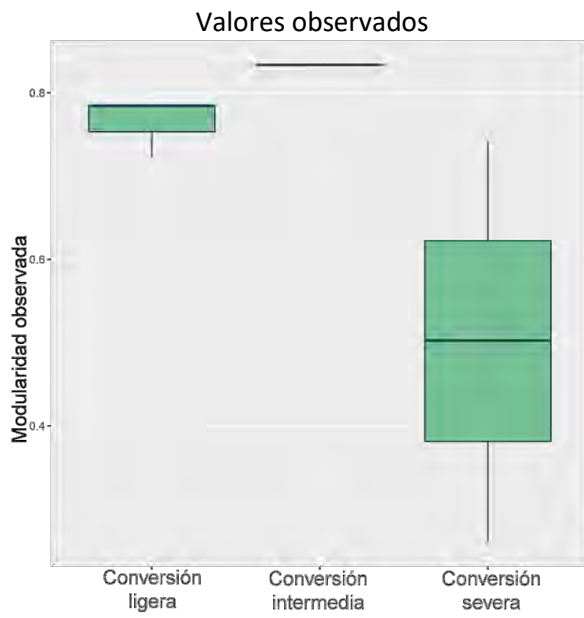
En este caso, los valores de los parámetros de conectividad, uniformidad de interacción y modularidad de la UP con conversión severa difirieron de aquellos registrados en las UPs de conversión intermedia y ligera (Fig. 9). Mientras que los parámetros de modularidad, generalidad, número de módulos y vulnerabilidad fueron diferentes para la UP de conversión intermedia. Exceptuando, generalidad en la UP de CL y número de módulos en la UP de CS, todos los parámetros difirieron de lo esperado por azar (Tabla 5).

Valores observados



Residuos (valor observado–valores aleatorios)





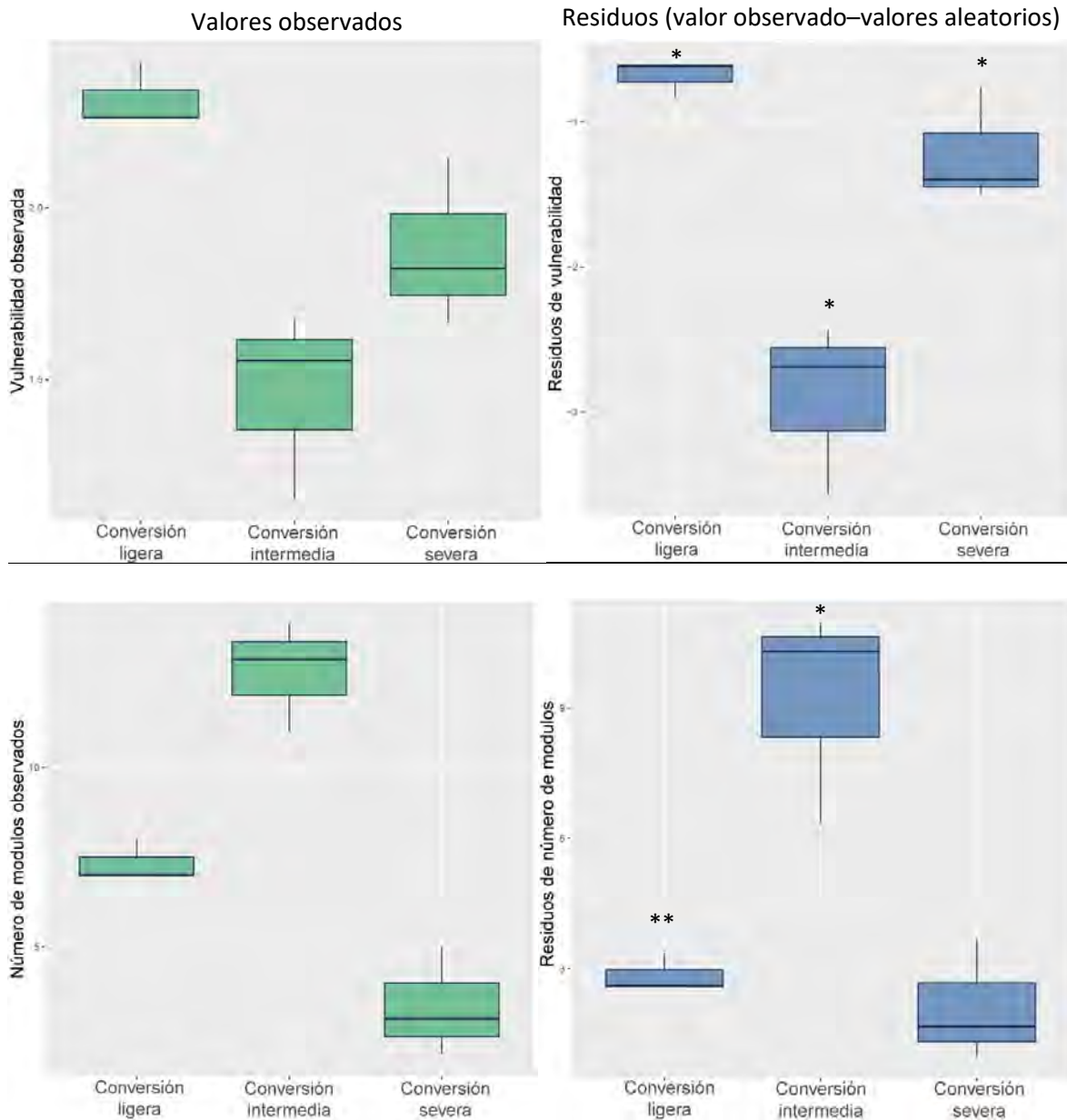


Figura 9 Parámetros estructurales de las redes de interacción con diferencias significativas en función de la unidad de paisaje para los campos agropecuarios. Las gráficas del lado izquierdo representan los valores observados para cada parámetro. En el lado derecho se grafican los valores promedios de los residuos (valor observado-valores aleatorios), donde las cajas marcadas con asteriscos indican que los valores de los residuos que son significativamente diferentes de lo esperado por el azar (asociado al valor de cero en los residuos). Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

Tabla 6 Probabilidad de que los valores de los residuos sean distintos de los esperados por azar (asociado cuando el valor del residuo es igual a cero) para los parámetros estructurales con diferencias significativas en cada unidad de paisaje en la cobertura de campos agropecuarios. En todos los casos los grados de libertad son igual a dos. Donde * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$ y *** $P < 0.0001$.

	Conversión ligera		Conversión intermedia		Conversión severa	
	t	P	t	P	t	P
Conectividad	-5.1078	0.03626*	-4.716	0.04214*	-6.4618	0.02312*
Uniformidad de interacción	-4.3749	0.04848*	-9.8088	0.01023*	-10.221	0.0094**
Generalidad	-4.2188	0.05185	-5.4925	0.03159*	-4.8795	0.03953*
Modularidad	4.4911	0.04617*	27.46	0.001324**	4.8974	0.03926*
Número de módulos	11.174	0.007915**	6.3872	0.02365*	2.5859	0.1226
Vulnerabilidad	-9.205	0.0111*	-8.3761	0.0139*	-5.23	0.0346*

Tabla 7 Valores de χ^2 , P y %. Donde % representa el número de eventos con respecto a 1000 donde se encuentran diferencias significativas ($P < 0.05$) entre unidades de paisaje por tipo de cobertura. En números sobreados aparecen los parámetros estructurales que fueron significativos dentro de las coberturas de cada UP. Para todos los casos los grados de libertad son igual a uno. Valores de χ^2 , P y %.

	Bosque primario			Bosque secundario			Uso agropecuario		
	χ^2	P	%	χ^2	P	%	χ^2	P	%
H2	980.1	2.2 ⁻¹⁶	5	138.3	2.2 ⁻¹⁶	314	94.8	2.2 ⁻¹⁶	346
Conectividad	432.9	2.2 ⁻¹⁶	171	976.1	2.2 ⁻¹⁶	6	722.5	2.2⁻¹⁶	925
Uniformidad de interacción	75.07	2.2⁻¹⁶	637	980.1	2.2 ⁻¹⁶	5	976.1	2.2⁻¹⁶	994
Vulnerabilidad	0.036	0.849	497	980.1	2.2 ⁻¹⁶	5	624.1	2.2⁻¹⁶	895
Generalidad	19.04	1.2 ⁻⁵	431	980.1	2.2 ⁻¹⁶	5	389.3	2.2⁻¹⁶	812
Robustez	592.9	2.2 ⁻¹⁶	115	910.1	2.2 ⁻¹⁶	23	589.8	2.2 ⁻¹⁶	116
Número de módulos	976.1	2.2 ⁻¹⁶	6	756.9	2.2 ⁻¹⁶	65	527.0	2.2⁻¹⁶	863
Modularidad	53.82	2.1 ⁻¹³	384	980.1	2.2 ⁻¹⁶	5	980.1	2.2⁻¹⁶	995

DISCUSIÓN

La crisis de pérdida de biodiversidad que actualmente sufre nuestro planeta se ha abordado principalmente desde el punto de vista de la pérdida de especies (Thompson et al., 2012). Sin embargo, poco se ha enfatizado en la extinción de procesos ecológicos, como las interacciones bióticas, que son fundamentales para mantener la estabilidad y funcionalidad de los ecosistemas y que, generalmente, acompaña o precede a la desaparición de especies (Dirzo et al., 2014; Valiente-Banuet et al., 2015). Las interacciones planta-herbívoro son particularmente relevantes para el funcionamiento de los ecosistemas porque éstas determinan en parte los flujos de energía y la dinámica de la biomasa en el ecosistema. Algunos estudios han documentado el efecto de las presiones antropogénicas (*v.g.* efecto de borde, cambios en composición, fragmentación) sobre las relaciones planta-herbívoro. Sin embargo, es interesante conocer como las presiones antropogénicas afectan a nivel del paisaje los patrones de diversidad, composición y estructura de las interacciones. Los principales resultados de esta tesis sugieren que el principal factor que conlleva a cambios en la diversidad y composición de especies de plantas y herbívoros es el tipo de vegetación. Además, se sugiere que los paisajes modificados mantienen niveles similares de diversidad y menores en comparación con los paisajes conservados. Un aspecto novedoso es el descubrimiento de que la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro es resistente ante los cambios en la composición del paisaje. Por lo tanto, la permanencia de parches de bosque primario en matrices de paisajes bajo proceso

de conversión de bosque a campos agrícolas es crítico para el mantenimiento de la estabilidad de las interacciones planta-herbívoro.

Diversidad

En este estudio se observaron diferencias marcadas de diversidad de especies para las plantas hospedadas, los lepidópteros e interacciones entre la UP conservada y las UPs modificadas, siendo la mayor diversidad en la UP conservada. En consecuencia, el tamaño de la red de interacciones fue significativamente más grande en la UP conservada. En un estudio previo que analizó la diversidad de especies árboles en 12 UPs (que variaron el porcentaje de cobertura de bosque primario en cada paisaje entre un 7% y 100%), establecidas en ambientes conservados y modificados por actividades agropecuarias de la región de Marqués de Comillas, Chiapas, dentro de las que se encuentran las UPs usadas en el presente estudio, la UP conservada con 100% de bosque maduro mostró el valor más alto de diversidad especies arbóreas (Pingarroni, 2017).

Se sabe que la extensificación de los campos agropecuarios y el aumento de la fragmentación generalmente tiene mayores impactos en las especies de niveles tróficos superiores (Kruess and Tschardtke, 1994), debido a su baja abundancia y su fuerte dependencia de los niveles tróficos inferiores (Krauss et al., 2010). Sin embargo, en el presente estudio se observó que la diversidad de herbívoros y plantas hospedadas siguieron tendencias similares en la disminución de la riqueza y abundancia. Esto puede deberse a que la diversidad de herbívoros

se encuentra fuertemente relacionada con la diversidad de sus plantas hospederas (Lewinshon y Roslin 2008). Por lo tanto, la resiliencia o rápida recuperación de la estructura y la diversidad de la vegetación después de perturbaciones humanas (Lebrija-Torres et al. 2008) parece favorecer la permanencia o pronta reintegración de lepidópteros al sistema.

En el presente estudio se encontraron proporciones elevadas de especies raras para las plantas hospederas, los lepidópteros y sus interacciones. Este resultado coincide con lo reportado en otros estudios sobre redes de interacción de planta-herbívoro realizados en ambientes tropicales, tanto para lepidópteros (López-Carretero et al., 2014) como para otros insectos herbívoros (Novotny and Basset, 2005). Al parecer, la riqueza de especies de la comunidad de herbívoros que se encuentra en una localidad, y el número de especies raras en particular, aumenta por el influjo de especies que inmigran desde plantas foráneas adyacentes a la localidad; por ello, las curvas de acumulación no asintóticas son características de comunidades de insectos folívoros (Novotny and Basset, 2000).

Efectos de tipos de uso de suelo y pérdida de bosques en el paisaje sobre la composición de las redes de interacción planta-herbívoro

El análisis de ordenación por un escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) mostró que las diferencias entre los tipos de vegetación (bosque maduro, bosque secundario, campos agropecuarios) son más marcadas que las diferencias entre las UPs. Otros estudios han documentado que la diversidad y composición

de plantas (Chazdon, 2014; Lebrija-Trejos et al., 2010) y animales (e.g. Hernández et al., 2014; Rocha-Ortega and Favila, 2013) difiere entre estados sucesionales, incluyendo a los tres tipos de vegetación aquí estudiados. Sin embargo, a escala del paisaje cada tipo de cobertura puede estar presente en diferentes proporciones y pueden actuar una mayor cantidad de factores en la comunidad (v.gr. vegetación local, paisaje proximal, composición de los suelos; Moreira et al., 2015). Esto genera una mayor heterogeneidad a escala del paisaje en comparación con cada estado sucesional y puede estar desencadenando que a escala del paisaje los efectos sean menos evidentes que en el caso del tipo de vegetación.

Estructura de las redes de interacción

Efectos del paisaje

En Marqués de Comillas, se ha estimado que cuatro familias (Fabaceae, Malvaceae, Moraceae y Rubiaceae) representan el 35% de las especies de árboles en el paisaje (Pingarroni, 2017). Sin embargo, en el presente estudio se encontraron otras familias cuyas especies se asociaban con orugas (Euphorbiaceae, Polypodiaceae, Apocynaceae, Melastomataceae, Vochysiaceae, Asteraceae y Piperaceae) exceptuando Fabaceae. Varias de estas familias incluyen especies que son típicamente de ambientes perturbados (como Euphorbiaceae, Melastomataceae, Asteraceae y Piperaceae). No obstante, cabe mencionar que el estudio de Pingarroni (2017) considera árboles de DAP > 10cm

y nosotros consideramos todos los grupos de plantas que fueran hospederas nivel de sotobosque.

Considerando que las especies clave son aquellas que soportan la mayor diversidad de interactuantes en la red, es interesante hacer notar que en el presente estudio la composición de especies núcleo difirió entre las UPs. Esto puede deberse, por una parte, a los cambios en la composición de especies de plantas y lepidópetros entre las UPs. Sin embargo, también se observó que conforme aumentó el nivel de modificación de las UPs, aumentó la proporción de especies clave asociadas predominantemente a los bosques secundarios y los pastizales ganaderos. Identificar las especies clave en las redes de interacción es muy importante para desarrollar estrategias de conservación y uso de recursos que favorezcan el establecimiento de redes complejas y diversas de interacciones bióticas en ecosistemas fuertemente modificados.

Efectos del tipo de vegetación dentro y entre las UPs

Efectos del tipo de vegetación sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro por UP

En las UPs modificadas el bosque primario y secundario mantienen de igual manera la estructura de las redes de interacción (Tabla 6). Similar a lo encontrado por Villa-Galaviz et al. en 2012 quienes encontraron que la estructura de las redes de interacción planta-lepidóptero fue muy similar en bosques secundarios (con 11-12 años de edad) y bosques primarios en una región trópicamente estacionalmente

seca. Esto resalta la importancia de los bosques secundarios para conservar los procesos ecológicos, como las interacciones planta-herbívoro, tanto en bosques tropicales perennifolios como caducifolios.

En los estudios sobre redes de interacciones tróficas se ha encontrado que una alta compartimentalización (i.e. alta modularidad) y una baja conectividad promueve la estabilidad de estas redes (Thébault and Fontaine, 2010) a extinciones puntuales de especies en alguno de los niveles tróficos. En este contexto, el hecho de que en los campos agropecuarios las redes de interacción planta-herbívoro aquí estudiadas mostraran una compartimentalización baja y una conectividad alta en todas las UPs, indica que tal uso del suelo lleva a la pérdida la estabilidad de las interacciones planta-herbívoro. La disminución de la modularidad (y número de módulos) puede ser explicada por la fusión de varios módulos causado por el aumento de herbívoros generalistas en ambientes fuertemente perturbados (Olesen et al., 2007).

El aumento de herbívoros generalistas puede deberse a predominancia de plantas pioneras en ambientes perturbados (Ximenes Pinho et al., 2017), las cuales están sujetas a altos niveles de herbivoría (Coley and Barone, 1996). En los paisajes con alto grado de modificación aquí estudiados las especies pioneras tienden a ser las más comunes y abundantes (Pingarroni, 2017) las cuáles son menos tolerantes a la herbivoría (Stowe et al., 2000). Se ha observado que las hojas de las plantas pioneras son un recurso usado por los herbívoros generalistas, porque, en general, no presentan defensas químicas o físicas especializadas (Coley, 1988; Coley y Barone, 1996). Así, los herbívoros

generalistas son menos vulnerables a reducciones en la disponibilidad de recursos específicos (Redfearn and Pimm, 1988).

Efectos de la configuración del paisaje sobre la estructura de la red de interacción plant-herbívoro en función del tipo de uso del suelo

En los bosques primarios y en los bosques secundarios de las UPs estudiadas no se observaron diferencias en la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro que estuvieran asociadas a la configuración del paisaje. Particularmente, la estructura de estas redes obtenida para el bosque maduro fue muy semejante en la UP conservada como en las UPs modificadas. Esto puede deberse a que la elevada diversidad de especies encontrada en el bosque maduro puede contener una alta complementaridad funcional de las especies, lo cual permitiría el mantenimiento de las interacciones tróficas en el ecosistema aún cuando se den cambios ambientales importantes (e.g. un aumento en las áreas agropecuarias) en el paisaje (Loreau et al., 2003). Por ejemplo, se ha observado una estabilidad relativamente alta en comunidades de avispas agalleras en paisajes simplificados por la agricultura intensiva; esta estabilidad surge debido a que el nivel trófico superior (conformado por especies parasitoides de avispas) estaba constituido por muchas especies de parasitoides que depredan a la misma especie de avispa (László et al., 2018). Tal abundancia de especies de parasitoides generalistas mantiene la coherencia trófica y amortiguan el impacto de cualquier disruptor de los enlaces de la red de interacciones depredador-presa.

En otro estudio con abejas, avispas y parasitoides se encontró una relación positiva entre el aumento de la diversidad de especies y el aumento en la estabilidad de relaciones de parasitismo, lo cual se atribuye a la alta complementariedad funcional en la comunidad de parasitoides (Tylianakis et al., 2007).

Se ha sugerido que la disposición espacial de los hábitats, el pool de especies y las diferencias en composición de especies de las comunidades determinan cómo las redes tróficas responden a cambios en la composición del paisaje (Gagic et al., 2011). En particular, la intensificación del cambio de la composición del paisaje hacia un sólo tipo de uso del suelo y su correspondiente homogenización ambiental, tiende a producir redes de interacción biótica con baja complejidad y fuerzas de interacción desiguales en los hábitats con mayor grado de modificación, como las pastizales antropogénicos (Tylianakis et al., 2007). Se ha mostrado que paisajes con más del 40% del área total dedicado a agricultura tienen una tendencia a la homogenización ambiental (Moreira et al., 2015). En el presente estudio, al analizar el efecto del cambio en la composición del paisaje sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro, considerando por separado a cada tipo de uso del suelo, sobresale el hecho de que el efecto más notable se presentó en los campos agropecuarios. Tal resultado muestra el impacto severo del alto grado de modificación del ambiente sobre la estructura de la red de interacciones planta-herbívoro como se discutió en la sección anterior.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

- El bosque maduro mantiene los niveles más altos de diversidad de plantas hospederas, lepidópteros herbívoros e interacciones planta-herbívoro. Sin embargo, los paisajes modificados con niveles intermedios y bajos de cobertura de bosques (maduros y secundarios) mantuvieron los niveles más altos de diversidad de especies raras y comunes.
- Se encontró que el tipo de uso de suelo (bosque maduro, bosque secundario, campos agropecuarios) tiene un mayor efecto sobre la estructura y composición de la red de interacción planta-herbívoro que cambios en la composición del paisaje.
- En los paisajes con un nivel de modificación intermedio (50% de cobertura de campos agropecuarios) y severo (72%) el bosque maduro y el bosque secundario mostraron una estructura de interacciones planta- herbívoro similar.
- Sin embargo, en todos los paisajes modificados, pero sobre todo en los paisajes con mayor grado de modificación, el uso agropecuario del suelo lleva a una simplificación de la red de interacciones planta-herbívoro en especie especialistas y a la pérdida de especies núcleo.
- Se requieren más estudios para identificar la configuración del paisaje que permita contrarrestar dichos efectos y las especies clave de los sistemas, para llevar a cabo acciones de conservación y mantenimiento de niveles más amplios de biodiversidad en un ecosistema.

LITERATURA CITADA

- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J., Muñiz, M., 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45, 262–271. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x>
- Banza, P., Belo, A.D.F., Evans, D.M., 2015. The structure and robustness of nocturnal Lepidopteran pollen-transfer networks in a Biodiversity Hotspot. *Insect Conserv. Divers.* 8, 538–546. <https://doi.org/10.1111/icad.12134>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M., 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 9383–9387.
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F., 2002. Quantitative Descriptors of Food-Web Matrices. *Ecology* 83, 2394–2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)
- Blüthgen, Nico, Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., Blüthgen, Nils, 2007. Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Curr. Biol.* 17, 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., María Delbue, A., 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *J. Theor. Biol.* 249, 307–313. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M., Zak, M., 2009. Habitat Fragmentation and Species Loss across Three Interacting Trophic Levels: Effects of Life-History and Food-Web Traits. *Conserv. Biol.* 23, 1167–1175. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01214.x>
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., de Freitas, S.M., Fahrig, L., 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biol. Conserv.* 184, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>
- 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. *Ecol. Monogr.* 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chazdon, R.L., 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Rain Forest Regeneration in the Age of Deforestation.* The University Chicago Press, USA.
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., Philpott, S.M., 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41, 142–153. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00471.x>
- Coley, P.D., 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74, 531–536. <https://doi.org/10.1007/BF00380050>
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 305–335.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199, 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Dáttilo, W., Guimarães, P.R., Izzo, T.J., 2013. Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. *Oikos* 122, 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- de Vos, J., Marion, M.-O., 2015. Colonización de la Selva Lacandona, in: *Conservación y Desarrollo Sustentable En La Selva Lacandona.* Natura y Ecosistemas Mexicanos, México, pp. 35–43.

- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L., Dalla Riva, G.V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimaraes, P., Hembry, D., Newman, E., 2017. Analyzing ecological networks of species interactions. *bioRxiv* 112540.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, e277.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *science* 345, 401–406.
- Dormann, C.F., Gruber, B., Fründ, J., 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *interaction* 1, 0–2413793.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65, 169. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Fao, 2016. State of the world's forests 2016 (spanish). Food & Agriculture Org, Place of publication not identified.
- Fernández-Montes de Oca, A., Gallardo-Cruz, A., Martínez, M., 2015. Deforestación en la región Selva Lacandona, in: *Conservación y Desarrollo Sustentable En La Selva Lacandona. Natura y Ecosistemas Mexicanos*, México, pp. 61–68.
- Gagic, V., Tschardt, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., Thies, C., 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. Biol. Sci.* 278, 2946–2953. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2645>
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561–582. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 16732–16737.
- Hadley Wickham, 2009. *ggplot2 - Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342, 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Hawes, J., Barlow, J., Gardner, T.A., Peres, C.A., 2008. The value of forest strips for understory birds in an Amazonian plantation landscape. *Biol. Conserv.* 141, 2262–2278. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.017>
- Hebert, P.D., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H., Hallwachs, W., 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 14812–14817.
- Hernández, Y., Boege, K., Lindig-Cisneros, R., del-Val, E., 2014. Lepidopteran herbivory in restored and successional sites in a tropical dry forest. *Southwest. Nat.* 59, 66–74. <https://doi.org/10.1894/F09-JC-67.1>
- Hill, M.O., 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54, 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

- José Pinheiro, Douglas Bates, D.B. (up, Saikat DebRoy, S.D. (up, Deepayan Sarkar, D.S. (up, authors (src/rs.f), E., sigma), S.H. (Author fixed, sigma), B.V.W. (Programmer fixed, R-core, 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Jost, L., 2007. Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. *Ecology* 88, 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Kaartinen, R., Roslin, T., 2011. Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs: Landscape effects on food webs. *J. Anim. Ecol.* 80, 622–631. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01811.x>
- Kim, D.-H., Sexton, J.O., Townshend, J.R., 2015. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s: ACCELERATED PAN-TROPICAL DEFORESTATION. *Geophys. Res. Lett.* 42, 3495–3501. <https://doi.org/10.1002/2014GL062777>
- László, Z., Rákósy, L., Tóthmérész, B., 2018. The simpler the better: When decreasing landscape complexity increases community stability. *Ecol. Indic.* 84, 828–836. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.054>
- Laurance, W.F., Carolina Useche, D., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C.J.A., Sloan, S.P., Laurance, S.G., Campbell, M., Abernethy, K., Alvarez, P., Arroyo-Rodriguez, V., Ashton, P., Benítez-Malvido, J., Blom, A., Bobo, K.S., Cannon, C.H., Cao, M., Carroll, R., Chapman, C., Coates, R., Cords, M., Danielsen, F., De Dijn, B., Dinerstein, E., Donnelly, M.A., Edwards, D., Edwards, F., Farwig, N., Fashing, P., Forget, P.-M., Foster, M., Gale, G., Harris, D., Harrison, R., Hart, J., Karpanty, S., John Kress, W., Krishnaswamy, J., Logsdon, W., Lovett, J., Magnusson, W., Maisels, F., Marshall, A.R., McClearn, D., Mudappa, D., Nielsen, M.R., Pearson, R., Pitman, N., van der Ploeg, J., Plumptre, A., Poulsen, J., Quesada, M., Rainey, H., Robinson, D., Roetgers, C., Rovero, F., Scatena, F., Schulze, C., Sheil, D., Struhsaker, T., Terborgh, J., Thomas, D., Timm, R., Nicolas Urbina-Cardona, J., Vasudevan, K., Joseph Wright, S., Arias-G, J.C., Arroyo, L., Ashton, M., Auzel, P., Babaasa, D., Babweteera, F., Baker, P., Banki, O., Bass, M., Bila-Isia, I., Blake, S., Brockelman, W., Brokaw, N., Brühl, C.A., Bunyavejchewin, S., Chao, J.-T., Chave, J., Chellam, R., Clark, C.J., Clavijo, J., Congdon, R., Corlett, R., Dattaraja, H.S., Dave, C., Davies, G., de Mello Beisiegel, B., de Nazaré Paes da Silva, R., Di Fiore, A., Diesmos, A., Dirzo, R., Doran-Sheehy, D., Eaton, M., Emmons, L., Estrada, A., Ewango, C., Fedigan, L., Feer, F., Fruth, B., Giacalone Willis, J., Goodale, U., Goodman, S., Guix, J.C., Guthiga, P., Haber, W., Hamer, K., Herbing, I., Hill, J., Huang, Z., Fang Sun, I., Ickes, K., Itoh, A., Ivanauskas, N., Jackes, B., Janovec, J., Janzen, D., Jiangming, M., Jin, C., Jones, T., Justiniano, H., Kalko, E., Kasangaki, A., Killeen, T., King, H., Klop, E., Knott, C., Koné, I., Kudavidanage, E., Lahoz da Silva Ribeiro, J., Lattke, J., Laval, R., Lawton, R., Leal, M., Leighton, M., Lentino, M., Leonel, C., Lindsell, J., Ling-Ling, L., Eduard Linsenmair, K., Losos, E., Lugo, A., Lwanga, J., Mack, A.L., Martins, M., Scott McGraw, W., McNab, R., Montag, L., Myers Thompson, J., Nabe-Nielsen, J., Nakagawa, M., Nepal, S., Norconk, M., Novotny, V., O’Donnell, S., Opiang, M., Ouboter, P., Parker, K., Parthasarathy, N., Pisciotta, K., Prawiradilaga, D., Pringle, C., Rajathurai, S., Reichard, U., Reinartz, G., Renton, K., Reynolds, G., Reynolds, V., Riley, E., Rödel, M.-O., Rothman, J., Round, P., Sakai, S., Sanaiotti, T., Savini, T., Schaab, G., Seidensticker, J., Siaka, A., Silman, M.R., Smith, T.B., de Almeida, S.S., Sodhi, N., Stanford, C., Stewart, K., Stokes, E., Stoner, K.E., Sukumar, R., Surbeck, M., Tobler, M., Tscharntke, T., Turkalo, A., Umapathy, G., van Weerd, M., Vega Rivera, J., Venkataraman, M., Venn, L., Vereza, C., Volkmer de Castilho, C., Waltert, M., Wang, B., Watts, D., Weber, W., West, P., Whitacre, D., Whitney, K., Wilkie, D., Williams, S., Wright, D.D., Wright, P., Xiankai, L., Yonzon, P., Zamzani, F., 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489, 290–294. <https://doi.org/10.1038/nature11318>

- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Pérez-García, E.A., Bongers, F., 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12, 267–275. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.09.002>
- Lewinsohn, T.M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., M Olesen, J., 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113, 174–184.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., van Breugel, M., Bongers, F., 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Funct. Ecol.* 28, 1052–1058. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12240>
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., Rico-Gray, V., 2014. Evaluating the Spatio-Temporal Factors that Structure Network Parameters of Plant-Herbivore Interactions. *PLoS ONE* 9, e110430. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110430>
- Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 12765–12770.
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R.J., Craze, P.G., Planqué, R., Symondson, W.O.C., Memmott, J., 2009. Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecol. Lett.* 12, 229–238. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x>
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I.A., Piñero, D., Dirzo, R., Sarukhán, J., 2016. Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 5323–5328. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602893113>
- Medellín, R., 1966. La Selva Lacandona. *Arqueología Mex.*
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28, 462–468. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.001>
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8, 1621–1641. <https://doi.org/10.1023/A:1008916304504>
- Montoya, J.M., Pimm, S.L., Solé, R.V., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442, 259–264. <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Moreira, E.F., Boscolo, D., Viana, B.F., 2015. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PloS One* 10, e0123628.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853.
- Norden, N., Chazdon, R.L., Chao, A., Jiang, Y.-H., Vélchez-Alvarado, B., 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecol. Lett.* 12, 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>
- Novotny, V., Basset, Y., 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 1083–1090. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3023>
- Novotný, V., Basset, Y., 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89, 564–572.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Package 'vegan.' *Community Ecol.* Package Version 2.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P., 2007. The modularity of pollination networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Perović, D., Gámez-Virúés, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhler, C., Erasmí, S., Tschardtke, T., Westphal, C., 2015. Configurational landscape heterogeneity

- shapes functional community composition of grassland butterflies. *J. Appl. Ecol.* 52, 505–513. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12394>
- Pingarroni, A.A., 2017. Diversidad de árboles en un gradiente de paisajes agroforestales tropicales con diferentes niveles de modificación por actividad antrópica. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán.
- Price, P.W., 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecol. Res.* 17, 241–247. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00483.x>
- Ramos, G.S., Dirzo, R., Lara, M.A.B., 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zool. Mex. Nueva Ser.* 103–118.
- Redfearn, A., Pimm, S.L., 1988. Population Variability and Polyphagy in Herbivorous Insect Communities. *Ecol. Monogr.* 58, 39–55. <https://doi.org/10.2307/1942633>
- Rocha-Ortega, M., Favila, M.E., 2013. The recovery of ground ant diversity in secondary Lacandon tropical forests. *J. Insect Conserv.* 17, 1161–1167. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9597-1>
- Sander, E.L., Wootton, J.T., Allesina, S., 2017. Ecological Network Inference From Long-Term Presence-Absence Data. *Sci. Rep.* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07009-x>
- Schmitt, C.B., Burgess, N.D., Coad, L., Belokurov, A., Besançon, C., Boisrobert, L., Campbell, A., Fish, L., Gliddon, D., Humphries, K., Kapos, V., Loucks, C., Lysenko, I., Miles, L., Mills, C., Minnemeyer, S., Pistorius, T., Ravilious, C., Steininger, M., Winkel, G., 2009. Global analysis of the protection status of the world's forests. *Biol. Conserv.* 142, 2122–2130. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.012>
- Stowe, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, C.G., Simms, E.L., 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 565–595.
- Thébault, E., Fontaine, C., 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329, 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B., Tylianakis, J.M., 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 27, 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunquist, M.E., 2011. The relative influence of habitat loss and fragmentation: Do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecol. Appl.* 21, 2324–2333.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., Lewis, O.T., 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* 445, 202–205. <https://doi.org/10.1038/nature05429>
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M., Zamora, R., 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct. Ecol.* 29, 299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- Valladares, G., Salvo, A., Cagnolo, L., 2006. Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs: Habitat Fragmentation and Trophic Processes. *Conserv. Biol.* 20, 212–217. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00337.x>
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., del-Val, E., 2012. Resilience in plant-herbivore networks during secondary succession. *PloS One* 7, e53009.

- Wilkinson, D.M., 1999. The Disturbing History of Intermediate Disturbance. *Oikos* 84, 145–147.
<https://doi.org/10.2307/3546874>
- Wright, S.J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol. Evol.* 20, 553–560.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>
- Ximenes Pinho, B., Dáttilo, W., Leal, I.R., 2017. Structural breakdown of specialized plant-herbivore interaction networks in tropical forest edges. *Glob. Ecol. Conserv.* 12, 1–8.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.08.007>

ANEXOS

Anexo 1

	Conservado	Conversión ligera	Conversión intermedia	Conversión severa
<i>Abarema zolleriana</i>	7		1	5
<i>Aristotelia</i> Janzen611DHJ02	2			1
<i>Brenthia</i> Janzen23	2			2
Herb124				1
Herb320			1	1
Herb60	1			
<i>Leuciris fimbriaria</i> DHJ01	1			
<i>Leuciris</i> sp.	1			
<i>Abuta panamensis</i>	9		3	2
<i>Acharia apicalis</i>				1
<i>Antiblemma</i> Janzen96	1			
<i>Gonodonta indentata</i>	3		2	
<i>Gonodonta sinaldus</i> DHJ13	1			
Lep004	1			1
Lep101	3		1	
<i>Acacia hayesii</i>	1			
Lep005	1			
<i>Acalypha diversifolia</i>	25	4	8	
<i>Cecharismena melicerta</i>	3	1		
<i>Cecharismena zoum</i>	2		1	
<i>Eois</i> sp. 4YB		1		
<i>Euclea</i> sp3			1	
gelJanzen01 Janzen362			1	
<i>Hemiceras paranensis</i>	1			
Herb282	4		1	
Herb331	2		1	
Herb373	1			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	7	1		
Lep006		1		
Lep010	1			
Lep012	1			
<i>Leuciris</i> sp.			1	
<i>Lophocampa debilis</i>	1			
<i>Melese asana</i> DHJ02			1	
<i>Paragonia tasima</i> DHJ03	1			
<i>Periphoba arcae</i>			1	
<i>Sosxetra grata</i> DHJ01	1			

Acanthaceae	38			
<i>Chlosyne quadialis</i>	36			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			
<i>Pseudasellodes fenestraria</i> DHJ02	1			
Aegiphila elata				1
<i>Delphyre testacea</i>				1
Aegiphila monstrosa			1	
<i>Hyalorista</i> sp. 1ZY			1	
Alibertia edulis	9	10	3	2
<i>Erosia</i> BioLep04	3	3	1	
<i>Erosia</i> BioLep05		1		
<i>Euprostema elaea</i>	1			
Herb131	2			2
Herb134		1		
Herb17		1		
Herb45			1	
Herb74	1			
Lep015	1			
<i>Phostria truncatalis</i>	1	1		
spiloBioLep01 BioLep498		2		
uraBioLep01 BioLep07		1	1	
Allophylus cominia	1			
Herb318	1			
Alseis yucatanensis	1			
<i>Phostria Janzen05</i>	1			
Amaioua	4	12		2
<i>Erosia</i> BioLep04	4	10		2
Lep020		1		
Lep116		1		
Amatlania pellucida	1			
noctBioLep01 BioLep578	1			
Ampelocera hottlei	6		1	
<i>Apistosia judas</i>	1			
<i>Eucereon varia</i>			1	
Herb298	1			
<i>Hypercompe</i> sp.	3			
<i>Sarota subtesselata</i>	1			
Amphitecna apiculata	2			
<i>Hampsonodes mastoides</i>	1			
<i>Zanola</i> sp.	1			
Anemopaegma chrysanthum	2			2
<i>Eulepte</i> Janzen02				1
<i>Saurita</i> Janzen33	1			
<i>Sennia auritalis</i>	1			

<i>Zanola</i> sp.				1
Arecales sp1	5			
<i>Bleptina obscura</i>	1			
<i>Hampsonodes mastoides</i>	1			
<i>Hypercompe</i> sp.	2			
<i>Lophocampa catenulata</i>	1			
Arecales sp2	1		3	
<i>Antiblemma</i> Janzen96			1	
<i>Dysschema iscariotes</i>	1			
<i>Euclea</i> sp1			1	
<i>Gonodonta sinaldus</i> DHJ13			1	
Arrabidaea sp.				2
<i>Antaeotricha</i> Janzen90				1
<i>Sennia auritalis</i>				1
Arrabidaea chica	2		2	
<i>Antiblemma ceras</i> DHJ01			2	
<i>Dysschema iscariotes</i>	1			
<i>Polythrix auginus</i>	1			
Arrabidaea florida	1		1	
<i>Apistosa judas</i>	1			
<i>Sennia auritalis</i>			1	
Arrabidaea inaequalis	4	1	2	2
<i>Eulepte</i> Janzen02			1	
<i>Eulepte</i> Janzen07			1	1
<i>Isochaetes</i> sp.				1
Lep015	1			
<i>Paragonia tasima</i> DHJ03	1			
<i>Polythrix auginus</i>	1			
<i>Zanola</i> sp.	1	1		
Arrabidaea patellifera		1		
<i>Brenthia</i> Janzen23		1		
Aspidosperma megalocarpon				1
Herb263				1
Aster subulatus			1	
Lep121			1	
Baccharis trinervis		1	1	
Herb125		1		
Herb327			1	
Bactris mexicana				1
Lep022				1
Banisteriopsis sp.		2	1	
<i>Antiblemma ceras</i> DHJ01		2		
<i>Lophocampa catenulata</i>			1	
Bauhinia herrerae	3			

Herb50	2			
Lep028	1			
Blechnum sp.	2	1	2	6
<i>Hyalothyris neleus</i>				1
<i>Hypercompe</i> sp.	2			
Lep048			1	
Lep147			1	
<i>Orses cynisca</i>		1		4
<i>Parphorus storax</i>				1
Blepharidium sp.			7	
Herb134			1	
Herb329			1	
Herb61			3	
Lep078			1	
<i>Platynota subargentea</i>			1	
Brosimum alicastrum	3	1	6	
<i>Malocampa matralis</i>	2	1	6	
<i>Melese asana</i> DHJ02	1			
Brosimum costaricanum	6	44	3	14
<i>Epidesma ursula</i>	6	39	2	13
<i>Hampsonodes mastoides</i>		1		
<i>Lophocampa debilis</i>				1
<i>Malocampa matralis</i>		4	1	
Brosimum guianense	2			3
<i>Malocampa matralis</i>				3
<i>Marpesia chiron</i>	2			
Bunchosia lindeniana	1			
<i>Morpho helenor</i>	1			
Bursera simaruba			1	
Herb37			1	
Byrsonima crassifolia		8		1
<i>Bardaxima lucilinea</i>		1		
<i>Gorgythion begga pyralina</i>		3		1
Herb282		1		
Lep031		1		
<i>Pseudolycaena damo</i>		2		
Byttneria catalpaefolia		1		1
Herb138				1
Lep032		1		
Calathea lutea	16	9	1	9
Herb192			1	
Herb288		1		
Herb9	1			
<i>Hyalothyris neleus</i>	2			

<i>Hyalothyryus neleus</i>	4	4		5
Lep035			2	2
<i>Saliana</i> sp.	9	2		2
<i>Calophyllum brasiliense</i>			1	
Lep149			1	
<i>Calyptrrocarya glomerulata</i>		1		
Herb276		1		
<i>Canavalia</i> sp.	2	2		
<i>Deinopa directa</i>	2	1		
<i>Urbanus segnestami</i>		1		
<i>Capparis quiriguensis</i>	3			
<i>Hampsonodes mastoides</i>	1			
Lep127	1			
<i>Leucura meganira</i>	1			
<i>Casearia nitida</i>	1			2
<i>Antaeotricha incrassata</i> DHJ02				2
Lep151	1			
<i>Casearia sylvestris</i>				1
gelJanzen01 Janzen362				1
<i>Cassia grandis</i>		1		
<i>Azeta ceramina</i>		1		
<i>Castilla elastica</i>	12		15	4
Lep038	11		14	4
<i>Malocampa matralis</i>	1		1	
<i>Cecropia peltata</i>	5		3	3
<i>Colobura</i> sp.	1		1	
Lep041			1	
<i>Patania Solis03</i>	1			
<i>Patania Solis04</i>	3		1	3
<i>Celtis iguanaea</i>	1			
<i>Cecharismena anartoides</i>	1			
<i>Centrosema</i> sp.			3	1
<i>Brenthia</i> Janzen23			1	1
<i>Urbanus esmeraldus</i>			2	
<i>Cestrum racemosum</i>	1			
Herb187	1			
<i>Chamaedorea oblongata</i>			1	
<i>Hyaleucerea vulnerata</i>			1	
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	10		2	
Herb298	2			
<i>Tithraustes loutes</i>	8		2	
<i>Chamissoa altissima</i>	4			
<i>Hymenia perspectalis</i>	3			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			

Charamusco sp.	1		2	
Lep043	1			
<i>Platynota</i> sp.			2	
Chrysophyllum mexicanum		1	1	
<i>Dysschema leucophaea</i>		1		
Lep131			1	
Cissampelos tropaeolifolia			1	2
<i>Plusiodonta</i> Poole01			1	2
Cissus gossypiifolia	1			
spiloBioLep01 BioLep395	1			
Cissus rhombifolia	1		3	
<i>Desmia ufeus</i>			3	
spiloBioLep01 BioLep395	1			
Cissus sicyoides	1		2	
<i>Desmia ufeus</i>	1			
Lep045			1	
Lep046			1	
Clematis sp.		1		
<i>Condica vacillans</i> DHJ02		1		
Clematis dioica	1		2	
<i>Emesis ocyopore</i> DHJ02	1		2	
Clidemia petiolaris		17	1	
<i>Antiblemma anthea</i>		9		
<i>Ategumia</i> sp.			1	
<i>Sphenarches anisodactylus</i>		8		
Coccoloba sp.	1			
Lep043	1			
Combretum laxum	1			
<i>Saurita</i> Janzen33	1			
Combretum rovirosae	2		1	
<i>Dysschema panamensis</i>	1			
Herb84	1			
Lep118			1	
Conostegia sp.	1	9	3	5
<i>Antiblemma anthea</i>		2		
<i>Ategumia</i> sp.	1	2	2	3
Lep048		2	1	
<i>Phastia alcimedel</i> CG02		1		
<i>Phostria truncatalis</i>		1		1
<i>Sphenarches anisodactylus</i>		1		1
Conostegia hirtella	4	30	10	8
<i>Antiblemma anthea</i>	2	5	2	2
<i>Ategumia</i> sp.	2	10	7	3
<i>Ategumia ebulealis</i>		1		

<i>Ategumia matutinalis</i> DHJ03		2	1	
Lep048		4		1
<i>Radosa ordinata</i>		2		
<i>Sphenarches anisodactylus</i>		6		2
Conostegia xalapensis		5	1	5
<i>Antiblemma anthea</i>		1		1
<i>Antiblemma ceras</i> DHJ01				1
<i>Ategumia</i> sp.		2		2
Herb165				1
<i>Lophocampa debilis</i>		1		
spiloBioLep01 BioLep318			1	
<i>Symmachia tricolor</i>		1		
Conyza			7	
<i>Condica vacillans</i> DHJ02			2	
<i>Eulepte</i> Janzen07			1	
Herb125			3	
<i>Palpita flegia</i>			1	
Cordia sp.			1	
Cropia Poole02			1	
Cordia alliodora			3	1
<i>Brenthia</i> Janzen23			1	
Herb325			1	1
Lep049			1	
Cordia diversifolia	1			
spiloBioLep01 BioLep404	1			
Cornutia pyramidata	1		1	
<i>Desmia benealis</i>	1		1	
Costus sp.	5	1	2	12
<i>Agaraea minuta</i>	5			9
<i>Hyalothyryus neleus</i>		1	1	
<i>Saliana</i> sp.				3
<i>Saliana antoninus</i>			1	
Critonia sp.	1			
<i>Urbanus segnestami</i>	1			
Croton schiedeanus	14	2	15	
<i>Euclea</i> sp3	1			
Herb167			1	
Herb54	1			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			
Lep002	4	1	3	
Lep053			1	
Lep054			1	
<i>Memphis</i> sp.			1	
<i>Memphis artacaena</i>	4	1	8	

<i>Memphis oenomais</i>	3			
Cupania dentata	7	5		2
<i>Antaeotricha</i> incrassataDHJ02		1		
elachBioLep01 BioLep873		1		
<i>Gonodonta</i> sinaldusDHJ13	1			
<i>Leucanopsis</i> BioLep02	1			
<i>Periphoba</i> arcaei		1		
<i>Pexicopia</i> ANIC1	3	2		
<i>Tachuda</i> discretaDHJ02	2			2
Cupania glabra				1
<i>Pexicopia</i> ANIC1				1
Cydista potosina	2	1		
<i>Amorbia</i> revolutana		1		
<i>Brenthia</i> Janzen23	1			
<i>Olseclostera</i> sp.	1			
Cyperales sp.	8	2	6	3
<i>Argyroeides</i> Janzen02	1			
Herb360	1			
hesperJanzen01 Janzen56	3		3	
Lep104			1	
Lep129	1	1		1
<i>Orses</i> cynisca	1	1		
<i>Parphorus</i> decora	1		2	2
Dalbergia brownei			1	
gelJanzen01 Janzen1183			1	
Dalechampia heteromorpha			3	
<i>Cecharismena</i> anartoides			1	
Herb282			1	
Lep057			1	
Dendropanax arboreus	3	3	2	
<i>Leucula</i> meganira	3	3	2	
Desmodium				2
Herb390				1
<i>Urbanus</i> esmeraldus				1
Desmoncus ferox		1	1	1
<i>Carystus</i> phorcus		1	1	1
Dialium guianense	1		2	
<i>Cosmorrhyncha</i> Brown221	1			
Lep135			2	
Dichapetalum donnell-smithii	1		1	
<i>Antaeotricha</i> incrassataDHJ02	1		1	
Dioscorea convolvulacea			1	
<i>Eois</i> sp. 4YB			1	
Doliocarpus dentatus	8	5		6

<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			
Lep058	3	1		
Lep130	1			
<i>Piletosoma thialis</i> DHJ01		1		1
<i>Piletosoma thialis</i> DHJ03	3	3		5
Echites		1		
Herb20		1		
Eugenia		1		
Herb208		1		
Eugenia capuli	1	1		1
<i>Apistosia judas</i>	1			
eucosBrown01 Brown37		1		
Lep062			1	
Eugenia mexicana	3	4		
Lep060		1		
Lep062		2		
Lep141		1		
<i>Marpesia chiron</i>	1			
<i>Natada</i> sp.	1			
<i>Udea abstrusa</i>	1			
Eugenia nigrita		3		2
<i>Hampsonodes mastoides</i>		1		
Herb19		1		
Lep062			2	
<i>Pexicopia</i> sp.		1		
Faramea occidentalis	4			2
<i>Lascoria</i> sp.	1			
<i>Oxytenis</i> sp.	1			
spiloBioLep01 BioLep498	2		1	
<i>Xylophanes tyndarus</i>			1	
Fernaldia pandurata	14			5
<i>Autochloris xenodorus</i>			1	
<i>Diaphania</i> Dapkey02	1			
Herb202			1	
<i>Hyaleucerea vulnerata</i>			1	
<i>Josia frigida</i>			1	
Lep139	2			
<i>Pheia</i> sp.	1		1	
<i>Saurita</i> Janzen33	9			
<i>Ypsora selenodes</i>	1			
Ficus sp.				1
<i>Lycorea halia atergatis</i>				1
Garcinia intermedia	1			
Herb379	1			

Genipa americana	1			
<i>Phostria melatobalis</i>	1			
Geonoma	1			
Herb368	1			
Geonoma mexicana	4			
Herb368	4			
Gouania lupuloides	2	3	1	1
<i>Crinodes ritsemae</i>				1
<i>Euprostema elaea</i>	1			
Herb323	1		1	
Lep142		1		
<i>Natada</i> sp.		1		
<i>Podalia orsilocha</i> DHJ02		1		
Gouania mexicana	1		7	9
<i>Asturodes fimbriauralis</i> DHJ01			1	
Herb323	1			
Lep142			5	4
tortJanzen01 Janzen916			1	5
Guarea excelsa			1	
<i>Myscelus belti</i>			1	
Guarea glabra	2			1
<i>Aclytia punctata</i>	1			
Lep065	1			
Lep143				1
Gutteria anomala		1		
<i>Gonodonta uxor</i>		1		
Guettarda tikalana		2		
<i>Euprostema elaea</i>		1		
Lep067		1		
Hampea stipitata	1			
Herb340	1			
Handroanthus guayacan				2
<i>Eulepte</i> Janzen07				2
Heliconia sp.		1		2
<i>Cynea</i> Burns12				2
<i>Rivula</i> Poole03		1		
Heliconia aurantiaca	1	1	1	
<i>Brenthia</i> Janzen23			1	
<i>Hyalothyryus neleus</i>		1		
<i>Rivula</i> Poole03	1			
Heliconia marginata lutea		1		
Herb9		1		
Heliconia strelizia	1		5	3
<i>Brenthia</i> Janzen23			3	3

<i>Cynea</i> Bruns12			1	
<i>Hyalothyrus neleus</i>			1	
<i>Talides alternata</i>	1			
<i>Herbacea chichicaste</i>	1			
<i>Antiblemma</i> sp.	1			
<i>Hibiscus</i> sp.		2		
Herb131		1		
<i>Sphenarches anisodactylus</i>		1		
<i>Hierba MA</i>	2			
Lep094	1			
<i>Urbanus segnestami</i>	1			
<i>Hierba Martin</i>			13	4
<i>Hyalorista</i> BioLep466			13	4
<i>Hippocratea celastroides</i>			1	
<i>Autochloris xenodorus</i>			1	
<i>Hiraea fagifolia</i>	7	2	1	
<i>Aellopos fadus</i>	1			
<i>Aellopos titan</i>	1			
<i>Cephise nuspesez</i> DHJ01		1		
<i>Euxoga</i> Pogue01	1			
<i>Gorgythion begga pyralina</i>	1		1	
<i>Hypercompe</i> sp.	1			
<i>Lophocampa maroniensis</i> DHJ02	1			
<i>Piletosoma thialis</i> DHJ03		1		
<i>Salia</i> Janzen10	1			
<i>Hirtella americana</i>	4	3		5
<i>Antaeotricha incrassata</i> DHJ02	1			1
Herb55				1
<i>Platynota</i> sp.		1		
<i>Plynteria marginata</i>	3	2		3
<i>Hirtella racemosa</i>	2	5		2
<i>Ephoria</i> sp. 1DH				1
Herb297		1		
Herb55	1			
<i>Platynota</i> sp.	1	2		1
<i>Plynteria marginata</i>		2		
<i>Hirtella triandra</i>				1
<i>Antaeotricha incrassata</i> DHJ02				1
<i>Hyptis mutabilis</i>			1	
<i>Patania</i> Solis04			1	
<i>Inga pavoniana</i>	10		8	8
<i>Antaeotricha</i> Janzen13	9		4	8
Lep074	1			
Lep132			1	

Lep138			1	
<i>Pexicopia</i> sp.			2	
<i>Inga punctata</i>	2		4	
<i>Antaeotricha</i> Janzen13	2			
<i>Telemiades</i> antioppeDHJ01			2	
tortBioLep01 BioLep01			2	
<i>Ipomoea batatoides</i>			3	
Herb187			3	
<i>Itzaea sericea</i>			1	
Herb187			1	
<i>Jacaratia dolichaula</i>	1		1	1
<i>Lycorea halia atergatis</i>	1		1	1
<i>Lacistema aggregatum</i>	2	3	1	1
<i>Euclea</i> sp2		1		
<i>Halysidota interlineata</i>				1
Herb229	1			
Herb29			1	
Herb294		1		
<i>Hypercompe</i> sp.	1			
<i>Panthiades phaleros</i>		1		
<i>Lantana camara</i>	1			
<i>Hylesia continua</i>	1			
<i>Lantana trifolia</i>			1	
Herb132			1	
<i>Lepidaploa tortuosa</i>	3	16	27	40
<i>Aulacodes</i> sp.		1	1	1
<i>Dysschema leucophaea</i>			1	8
<i>Dysschema panamensis</i>			1	
<i>Eulepte</i> Janzen07	2	11	10	
Herb125			1	
Herb2	1	4	10	28
<i>Hypercompe</i> sp.				1
Lep114			1	
<i>Platynota subargentea</i>				2
spiloBioLep01 BioLep414			1	
<i>Urbanus segnestami</i>			1	
<i>Licania hypoleuca</i>	2	2		3
Herb254				1
Herb346	1			
Herb347	1			
Lep115		1		
<i>Obroatis signata</i>		1		1
<i>Poresta lanassa</i>				1
<i>Licania platypus</i>			1	

<i>Pexicopia ANIC1</i>				1
<i>Licaria alata</i>	2			
<i>Euglyphis sp1</i>	1			
<i>Lophocampa annulosa</i>	1			
<i>Lonchocarpus sp.</i>	1	1		
<i>Radosa ordinata</i>	1	1		
<i>Lonchocarpus cruentus</i>	2			3
<i>Antaeotricha BioLep54</i>				1
Herb16	1			
<i>Heterocampa lupia</i>				1
<i>Morpho helenor</i>				1
<i>Radosa ordinata</i>	1			
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	2			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			
Lep136	1			
<i>Lonchocarpus rugosus</i>				1
Lep132				1
<i>Lundia puberula</i>	5			
Herb156	3			
Lep146	2			
<i>Machaerium</i>	28	3	2	3
<i>Antaea lichyi</i>	1			
<i>Brenthia Janzen23</i>	13	2		1
<i>Deinopa directa</i>	1		1	
Herb234	1			
Herb67	1			
Lep105				1
Lep137	3			
<i>Morpho helenor</i>	1		1	1
<i>Omiodes simialis</i>	7			
<i>Oxidercia thaumantis</i>		1		
<i>Machaerium cobanense</i>	1			
<i>Hampsonodes mastoides</i>	1			
<i>Machaerium falciforme</i>		1		
<i>Morpho helenor</i>		1		
<i>Macroptilium atropurpureum</i>				1
<i>Autochton Burns01DHJ02</i>				1
<i>Malpighia glabra</i>	4		1	
<i>Hypercompe sp.</i>	4			
<i>Sostrata nordica</i>				1
<i>Malpighiaceae sp.</i>	11		2	
<i>Hampsonodes mastoides</i>	2			
Herb131	1			
Herb370	1			

<i>Isochaetes</i> sp.			1	
<i>Lepidodes gallopavo</i>	3			
<i>Sostrata nordica</i>	4		1	
Mandevilla sp.			1	1
Lep120			1	
<i>Psoloptera basifulva</i>				1
Mascagnia rivularis		1		
<i>Dysschema leucophaea</i>		1		
Mascagnia sinemariensis	2			2
<i>Antaeotricha incrassata</i> DHJ02	2			2
Mateleia sp.		1		
Herb4		1		
Melothria trilobata	11	1	15	6
<i>Condica imitata</i>	3		9	3
<i>Condica vacillans</i> DHJ02	7			2
Herb146			1	
Herb229		1	1	1
spiloBioLep01 BioLep414	1		3	
<i>Zanola</i> sp.			1	
Merremia umbellata			2	
Herb187			1	
<i>Pellicia dimidiata</i>			1	
Miconia sp.		2		
Lep090		1		
<i>Sphenarches anisodactylus</i>		1		
Miconia argentea	2	1		3
<i>Apatelodes merlona</i>				2
Herb214		1		
Lep111				1
<i>Periphoba arcae</i>	1			
<i>Phastia alcimedel</i> CG02	1			
Miconia fulvostellata	1			
<i>Plynteria marginata</i>	1			
Mimosa pudica			1	
Herb130			1	
Mollinedia viridiflora	2			2
Herb65	1			
Lep119	1			
<i>Psedatteria</i>				
<i>volcana</i>	1			
<i>Pseudatteria volcanica</i>				1
Mouriri myrtilloides		1		
Herb205		1		
Nectandra	6	1	2	

<i>Anadasmus</i> Janzen12	2			
<i>Antaeotricha</i> incrassataDHJ02		1		
<i>Apatelodes</i> merlona	1			
<i>Euglyphis</i> sp2	1			
<i>Gonodonta</i> indentata	1			
Herb288				1
Herb303				1
<i>Memphis</i> mora	1			
<i>Nectandra ambigens</i>				1
Herb298				1
<i>Nectandra belizensis</i>				1
<i>Antaeotricha</i> incrassataDHJ02				1
<i>Nectandra reticulata</i>	10	4		2
<i>Anadasmus</i> Janzen12	1			
<i>Euglyphis</i> sp1	1	1		
Herb288		1		
<i>Memphis</i> mora	5	1		2
<i>Memphis</i> oenomais	3	1		
<i>Nectandra salicifolia</i>	1	2		
Herb288	1			
Lep095		1		
<i>Venadicodida</i> caneti		1		
<i>Neurolaena lobata</i>				2
<i>Dichomeris</i> Janzen08				1
<i>Hyalorista</i> BioLep466				1
<i>Odonellia hirtiflora</i>				1
Herb388				1
<i>Oecopetalum greenmanii</i>	2			
<i>Gonodonta</i> uxor	1			
Lep124	1			
<i>Olyra</i> sp.	1	2		25
hesperJanzen01 Janzen56		1		
Lep102	1			
Lep129				25
<i>Orses</i> cynisca		1		
<i>Orthion subsessile</i>	16			19
Herb42	14			19
<i>Telemiades</i> antioppeDHJ01	1			
<i>Tithraustes</i> loutes	1			
<i>Ouratea lucens</i>	10	3		1
<i>Disphragis</i> persesDHJ02	2			
<i>Hampsonodes</i> mastoides		1		
Herb167	1			
Herb298		1		

Herb38	5			
Lep093		1		
<i>Panthiades phaleros</i>	1			
<i>Pheia albisigna</i>	1		1	
<i>Pachyrrhizus erosus</i>	2		7	
<i>Autochloris xenodorus</i>	1			
<i>Brenthia Janzen23</i>	1		4	
Herb194			2	
Herb328			1	
<i>Paragonia sp.</i>	4			
<i>Apatelodes merlona</i>	1			
<i>Emesis ocyoporeDHJ02</i>	1			
Lep153	2			
<i>Parathesis sp.</i>	3			
Herb298	1			
<i>Megalota Brown15DHJ01</i>	1			
<i>Periphoba arcae</i>	1			
<i>Parathesis lenticellata</i>	5		1	
<i>Episimus argutanus</i>			1	
Lep093	1			
Lep096	1			
<i>Opisthoxia sp.</i>	3			
<i>Passiflora sp.</i>	2		4	5
<i>Dryas iulia</i>			1	2
<i>Josia frigida</i>	1		3	2
<i>Josia frigidaDHJ02</i>	1			1
<i>Passiflora ambigua</i>		1		
Herb296		1		
<i>Passiflora serratifolia</i>			1	
Herb147			1	
<i>Paullinia costata</i>	1			
<i>Pheia albisigna</i>	1			
<i>Paullinia pinnata</i>	1		1	
<i>Cosmosoma xanthosticta</i>			1	
Lep146	1			
<i>Paulownia tomentosa</i>	2			
Herb169	1			
<i>Loxophlebia Janzen02</i>	1			
<i>Pavonia schiedeana</i>			6	
<i>Caloptilia betulicola</i>			1	
<i>Cosmosoma metallescens</i>			3	
<i>Hypercompe leucarctioides</i>			1	
Noctuidae incertae sedis sp. 14YB			1	
<i>Petiveria alliacea</i>	4			

<i>Hymenia perspectalis</i>	2			
<i>Pseudasellodes fenestraria</i> DHJ02	2			
<i>Pfaffia grandiflora</i>	5		2	
<i>Condica vacillans</i> DHJ02	1			
Herb172	1			
<i>Sennia auritalis</i>			1	
spiloBioLep01 BioLep413	3		1	
<i>Philodendron hederaceum</i>	4			
Herb367	1			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			
<i>Lophocampa debilis</i>	1			
<i>Zanola</i> sp.	1			
<i>Piper</i>	9	3	1	9
<i>Apatelodes</i> sp. 7DH	3			
<i>Dysschema panamensis</i>			1	
<i>Eois</i> sp.	1			
<i>Eois</i> Janzen49	1	1		2
<i>Eois russearia</i>	1			
<i>Eois</i> sp. 4YB	1			1
<i>Heraclides autocles</i>	1			
<i>Quadrus cerialis</i>		1		5
Herb170	1			
<i>Ouleus negrus</i>		1		1
<i>Piper aduncum</i>	6	7	2	5
<i>Apistosia judas</i>	1			
<i>Ategumia</i> sp.				1
<i>Eois</i> sp.		1		1
<i>Eois</i> BioLep583	1			
<i>Eois</i> sp. 4YB	2	3	1	1
<i>Gonodonta uxor</i>	1	1		1
Herb190			1	
Herb89	1			
<i>Quadrus cerialis</i>		1		1
<i>Zanola</i> sp.		1		
<i>Piper aequale</i>	3	5	2	2
<i>Eois</i> sp. 4YB	1	5	1	2
<i>Gonodonta uxor</i>	1			
<i>Ouleus negrus</i>			1	
<i>Quadrus cerialis</i>	1			
<i>Piper auritum</i>			1	3
<i>Ategumia</i> sp.				2
<i>Eois</i> sp. 4YB				1
Herb89			1	
<i>Piper hispidum</i>	5	1	1	2

<i>Ategumia</i> sp.	2			1
<i>Eois</i> sp. 4YB	2		1	1
Herb164	1			
<i>Ouleus negrus</i>		1		
<i>Piper izabalanum</i>	1			1
<i>Ouleus negrus</i>	1			1
<i>Piper psilorhachis</i>	1	1		
<i>Eois</i> BioLep583		1		
<i>Eois</i> sp. 4YB	1			
<i>Pisonia aculeata</i>				1
Lep127				1
<i>Pithecellobium</i>		1		
Herb211		1		
<i>Platymiscium dimorphandrum</i>				1
Lep137				1
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	3			
<i>Hypercompe</i> sp.	1			
<i>Zanola</i> sp.	2			
<i>Posoqueria coriacea</i>		4		2
<i>Erosia</i> BioLep04		3		2
<i>Olceclostera</i> sp. 5DH		1		
<i>Posoqueria latifolia</i>		1		
<i>Oxytenis</i> sp.		1		
<i>Pourouma bicolor</i>		1		8
<i>Patania</i> Solis04		1		5
<i>Tigrida acesa</i>				3
<i>Pouteria durlandii</i>	1			
<i>Hypercompe</i> sp.	1			
<i>Pouteria glomerata</i>	4			
<i>Dysschema</i> sp.	1			
Herb367	1			
<i>Hypercompe</i> sp.	1			
<i>Saurita</i> sp.	1			
<i>Prestonia</i>	6	2		8
<i>Euxoga</i> Pogue01	1			
Herb330	1			
<i>Hypercompe</i> sp.	1			1
Lep097	1			
Lep152	1			
<i>Macrocneme cabimensis</i>		2		7
noctJanzen01 Janzen312	1			
<i>Prestonia guatemalensis</i>	2	1		
<i>Gonodonta sinaldus</i> DHJ13	1			
<i>Hypercompe</i> sp.	1			

<i>Macrocneme cabimensis</i>		1		
<i>Prestonia mexicana</i>		1		
<i>Simopteryx</i> sp.		1		
<i>Protium copal</i>	3	1		
Herb323	1			
Herb354	1			
Lep144	1			
<i>Rifargia</i> Janzen06			1	
<i>Protium schippii</i>			3	2
<i>Cecharismena anartoides</i>				1
Herb309			1	
Herb317			1	
Herb401				1
Lep145			1	
<i>Pseuderanthemum</i>	4			
Herb382	1			
Lep080	2			
<i>Opisthoxia</i> sp.	1			
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	2	4		
<i>Euclea</i> sp4			1	
Herb66	2		1	
Lep106			1	
<i>Trichura druryi</i>			1	
<i>Psidium guajava</i>			4	
Lep081			4	
<i>Psidium sartorianum</i>				1
<i>Herb96</i>				1
<i>Psychotria</i>	4			
<i>Ceroctena amynta</i>	1			
<i>Desmia ploralis</i> DHJ09	1			
<i>Gorgone augusta</i> DHJ03	1			
<i>Lascoria</i> sp.	1			
<i>Psychotria brachiata</i>	1	1		
<i>Desmia</i> Janzen576			1	
Herb57	1			
<i>Psychotria capensis</i>	3		1	
<i>Apistosia judas</i>	1			
<i>Euclea</i> sp1	1			
Herb28			1	
<i>Zanola</i> sp.	1			
<i>Psychotria carthagenensis</i>				1
<i>Filinota ignita</i> DHJ02				1
<i>Psychotria chiapensis</i>	3			
Herb304	1			

<i>Phostria</i> Janzen05	2		
<i>Psychotria deflexa</i>	1	2	
<i>Filinota ignita</i> DHJ02		1	
Herb167	1		
<i>Phostria</i> Janzen05		1	
<i>Psychotria erecta</i>	2	7	1
<i>Ategumia ebulealis</i>		3	
<i>Desmia</i> Janzen07		1	1
<i>Desmia ploralis</i> DHJ06	1		
Herb132		1	
Herb87	1		
<i>Phostria</i> Janzen05		1	
spiloBioLep01 BioLep498		1	
<i>Psychotria limonensis</i>	1		
<i>Apatelodes merlona</i>	1		
<i>Psychotria patens</i>	3		
<i>Diaphania</i> Dapkey01	1		
<i>Ozarba</i> Poole02	2		
<i>Psychotria tomentosa</i>	3	1	1
<i>Desmia ploralis</i> DHJ09	1		
<i>Filinota ignita</i> DHJ02		1	
<i>Ozarba</i> Poole02			1
<i>Xylophanes adalia</i>	1		
<i>Xylophanes tyndarus</i>	1		
<i>Pteridium aquilinum</i>			1
<i>Callopistria floridensis</i>			1
<i>Quararibea funebris</i>	1		
noctBioLep01 BioLep578	1		
<i>Quararibea yunckeri</i>	5		
<i>Cyclosemia</i> sp. 1YB	2		
<i>Hampsonodes mastoides</i>	1		
Herb336	1		
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1		
<i>Randia armata</i>	1		
<i>Pseudasellodes fenestraria</i> DHJ02	1		
<i>Rhacoma eucymosa</i>	2		
<i>Hypercompe</i> sp.	1		
<i>Sostrata nordica</i>	1		
<i>Rhodospatha</i>	1		
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1		
<i>Rhodospatha wendlandii</i>	1		
<i>Tarchon</i> sp.	1		
<i>Rhynchosia erythrinoides</i>	1		
<i>Quadrus cerialis</i>	1		

<i>Rhynchosia nelsonii</i>				1
Herb308				1
<i>Rinorea hummelii</i>	3			
<i>Oricia truncata</i>	3			
<i>Rourea glabra</i>	8	2		1
<i>Dysschema iscarיותes</i>	1			
Herb16	7	2		1
<i>Schizolobium parahyba</i>				1
<i>Asaphistis protosema</i>				1
<i>Serjania</i>	1			
<i>Chytolita</i> sp. 1 RZ-2017	1			
<i>Serjania goniocarpa</i>	3		4	
<i>Antiopha multilinea</i>	1			
<i>Elasmia schausi</i>	1			
<i>Lamprosema pelealis</i> DHJ03				1
<i>Lamprosema pelealis</i> DHJ01				1
Lep143				1
<i>Loxophlebia</i> Janzen02				1
<i>Melese laodamia</i>	1			
<i>Serjania mexicana</i>	5			1
<i>Didugua beckeri</i>	1			
<i>Elasmia schausi</i>	1			1
Herb174	2			
<i>Loxophlebia</i> Janzen02	1			
<i>Sicydium tamnifolium</i>	1			
Lep150	1			
<i>Sideroxylon nigrum</i>	1	1		
Herb280		1		
<i>Periphoba arcaei</i>	1			
<i>Simira salvadorensis</i>	1			
<i>Aellopos fadus</i>	1			
<i>Smilax regelii</i>				1
Lep113				1
<i>Solanum torvum</i>				1
Lep148				1
<i>Stemmadenia litoralis</i>		1		
<i>Diaphania</i> Dapkey02		1		
<i>Stigmaphyllon</i>				1
<i>Sostrata nordica</i>				1
<i>Stizophyllum riparium</i>	6	8	6	5
<i>Chamyna modesta</i>	1			
<i>Ephoria</i> sp. 1DH	1			
<i>Euclea</i> sp5		1		
<i>Eulepte</i> Janzen07	2	7	6	5

<i>Periphoba arcaei</i>	1			
<i>Polythrix auginus</i>	1			
Syngonium	3			
Herb369	1			
<i>Hypercompe leucarctioides</i>	1			
<i>Oroscopta Poole03</i>	1			
Tabernaemontana alba	3		15	9
<i>Diaphania Dapkey02</i>			1	
Herb298				1
Lep140			1	
<i>Palpita flegia</i>	3		13	8
Tectaria heracleifolia	21	1	3	1
<i>Callopistria mexicana</i>	2		1	
Herb101	2			
Herb236	2			
<i>Kolana lyde</i>	1			
<i>Nicetas Poole06</i>	11	1		1
<i>Salia Janzen10</i>	3		2	
Tetracera aspera	1	9	1	2
<i>Enyo ocypete</i>			1	
Herb63	1			
Lep048		3		
Lep058		1		
Lep130		1		
<i>Phostia truncatalis</i>		1		
<i>Piletosoma thialisDHJ01</i>				1
<i>Piletosoma thialisDHJ03</i>		1		1
<i>Spilomela discordens</i>		2		
Tetrapteryx donnell-smithii	1	1	3	1
<i>Antaeotricha incrassataDHJ02</i>			2	
<i>Antiblemma cerasDHJ01</i>		1		1
Herb228	1			
Herb306			1	
Thevetia ahouai	1	5	22	
<i>Palpita flegia</i>	1	5	22	
Thinouia tomocarpa	1			
<i>Dicentria sp.</i>	1			
Tournefortia hirsutissima			1	
<i>Hyalurga sora</i>			1	
Trichilia erythrocarpa	1			
Lep065	1			
Trichospermum				2
gelJanzen01 Janzen458				2
Trophis racemosa	2	1		

Herb286		1		
<i>Hypercompe</i>	1			
<i>Quentalia</i> sp.	1			
<i>Turbina corymbosa</i>				2
Herb187				2
<i>Tynanthus guatemalensis</i>			2	1
<i>Apistosia judas</i>				1
<i>Ephoria</i> sp. lybiaDHJ04			1	
Herb27			1	
<i>Vatairea lundellii</i>	5	1	1	1
Herb130	1			
Herb390			1	
<i>Heterocampa lupia</i>	3	1		
<i>Omiodes cunicularis</i>				1
<i>Pentobesa lignicolor</i>	1			
<i>Vernonia patens</i>		27	54	36
<i>Amorbia concavana</i>				10
<i>Antachara</i> sp.		1		
<i>Antachara rotundata</i>				3
<i>Dysschema leucophaea</i>				1
<i>Eulepte</i> Janzen07			1	
Herb39		24	42	21
Herb40			1	
Herb41			1	
Lep122			1	
<i>Mesoscia pusilla</i>		1		
<i>Periphoba arcae</i>		1		
<i>Platynota subargentea</i>			7	
<i>Rhectocraspeda</i> sp.				1
spiloBioLep01 BioLep414			1	
<i>Vismia camparaguey</i>		5		
<i>Cerconota recurvella</i>		2		
<i>Eulepte</i> Janzen07		2		
Herb290		1		
<i>Vochysia guatemalensis</i>		43	1	7
<i>Acharia</i> sp.		1		
<i>Antiblemma amarga</i> DHJ03		1		
<i>Antiblemma</i> Janzen96				1
<i>Eucereon atrigutta</i>		1		
<i>Ginaldia</i> Janzen03		35	1	2
Herb106				1
Herb154		1		
Herb167		1		
Herb298		1		

Lep117			1
<i>Lophocampa maroniensis</i> DHJ02		1	
<i>Stenoma Janzen</i> 148		1	2
Wimmeria		3	
Herb55		1	
Lep123		1	
<i>Simopteryx</i> sp.		1	
Xylopiia frutescens	1	4	3
gelJanzen01 Janzen362		2	
<i>Mopothila ardalus</i>	1	2	3
Zanthoxylum	1		
Lep103	1		
Zanthoxylum procerum			1
gelBioLep01 BioLep392			1
Zapoteca			3
Lep107			1
Lep133			2
Zuelania guidonia		1	
Herb291		1	

Anexo 2

Conservada			
ID	Plantas	ID	Lepdiopteros
1	<i>Acalypha diversifolia</i>	1	<i>Hypercompe</i>
2	<i>Machaerium</i>	2	<i>Hypercompe.leucarctioides</i>
3	<i>Hiraea heracleifolia</i>	3	<i>Hampsonodes.mastoides</i>
4	<i>Prestonia</i> sp.	4	<i>Zanola</i> .sp.
5	<i>Piper</i> sp.	5	<i>Eois</i> .sp..4YB.
6	<i>Cyperales</i> sp.	6	<i>Apistosia.judas</i>
7	<i>Croton schiedeanus</i>	7	<i>Periphoba.arcae</i>
8	<i>Alibertia edulis</i>	8	<i>Brenthia.Janzen</i> 23

9	<i>Stizophyllum riparium</i>	9	<i>Saurita.Janzen33</i>
10	<i>Piper aduncum</i>	10	<i>Pseudasellodes.fenestrariaDHJ02</i>
11	<i>Ouratea lucens</i>	11	<i>Polythrix.auginus</i>
12	<i>Nectandra sp.</i>	12	Herb323
13	<i>Malpighiaceae</i>	13	Herb298
14	<i>Fernaldia pandurata</i>	14	<i>Gonodonta.uxor</i>
15	<i>Abuta panamensis</i>	15	<i>Gonodonta.sinaldusDHJ13</i>
16	<i>Abarema zolleriana</i>	16	<i>Dysschema.iscariotes</i>
17	<i>Serjania mexicana</i>	17	<i>Apatelodes.merlona</i>
18	<i>Quararibea yunckeri</i>	18	<i>Antaeotricha.incrassataDHJ02</i>
19	<i>Psychotria sp.</i>		
20	<i>Pouteria glomerata</i>		
21	<i>Philodendron hederaceum</i>		
22	<i>Nectandra reticulata</i>		
23	<i>Doliocarpus dentatus</i>		
24	<i>Cupania dentata</i>		
25	<i>Calathea lutea</i>		
26	<i>Arrabidaea inaequalis</i>		
27	<i>Arecales sp1</i>		
28	<i>Ampelocera hottlei</i>		

Conversión ligera			
1	<i>Vochysia guatemalensis</i>	1	<i>Sphenarches.anisodactylus</i>
2	<i>Conostegia hirtella</i>	2	<i>Antiblemma.anthea</i>
3	<i>Alibertia edulis</i>	3	<i>Piletosoma.thialisDHJ03</i>
4	<i>Tetracera aspera</i>	4	<i>Orses.cynisca</i>
5	<i>Conostegia sp.</i>	5	Lep048
6	<i>Psychotria erecta</i>	6	<i>Hyalothyru.s.neleus</i>
7	<i>Piper aduncum</i>	7	<i>Hampsonodes.mastoides</i>
8	<i>Byrsonima crassifolia</i>	8	<i>Eulepte.Janzen07</i>
9	<i>Vernonia patens</i>	9	<i>Erosia.BioLep04</i>
10	<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	10	<i>Eois.sp..4YB.</i>
11	<i>Nectandra reticulata</i>	11	<i>Ategumia</i>
12	<i>Cupania dentata</i>	12	<i>Zanola.sp.</i>
13	<i>Conostegia xalapensis</i>	13	<i>spiloBioLep01.BioLep498</i>
14	<i>Calathea lutea</i>	14	<i>Simopteryx.sp.</i>
15	<i>Acalypha diversifolia</i>	15	<i>Radosa.ordinata</i>
		16	<i>Quadrus.cerialis</i>
		17	<i>Plynteria.marginata</i>
		18	<i>Platynota.sp.</i>
		19	<i>Phostria.truncatalis</i>
		20	<i>Phostria.Janzen05</i>
		21	<i>Periphoba.arcae</i>
		22	<i>Ouleus.negrus</i>

		23	<i>Malocampa.matralis</i>
		24	<i>Macrocneme.cabimensis</i>
		25	Lep058
		26	Herb298
		27	Herb288
		28	<i>Gonodonta.uxor</i>
		29	<i>Filinota.ignita</i> DHJ02
		30	<i>Dysschema.leucophaea</i>
		31	<i>Brenthia.Janzen23</i>
		32	<i>Ategumia.ebulealis</i>
		33	<i>Antiblemma.ceras</i> DHJ01
		34	<i>Antaeotricha.incrassata</i> DHJ02

Conversión intermedia			
1	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	1	<i>Eulepte.Janzen07</i>
2	<i>Acalypha diversifolia</i>	2	<i>Brenthia.Janzen23</i>
3	<i>Vernonia patens</i>	3	<i>Eois.sp..4YB.</i>
4	<i>Croton schiedeanus</i>	4	<i>spiloBioLep01.BioLep414</i>
5	<i>Melotria trilobata</i>	5	<i>Palpita.flegia</i>
6	<i>Fernaldia pandyrata</i>	6	<i>Malocampa.matralis</i>
7	<i>Blepharidium sp.</i>	7	Herb187

8	<i>Serjania goniocarpa</i>	8	<i>Ategumia</i>
9	<i>Pavonia schiedeana</i>	9	<i>Antaeotricha.incrassataDHJ02</i>
10	<i>Inga pavoniana</i>	10	<i>Sostrata.nordica</i>
11	<i>Conyza</i>	11	<i>Sennia.auritalis</i>
		12	<i>Platynota.subargentea</i>
		13	<i>Patania.Solis04</i>
		14	<i>Morpho.helenor</i>
		15	Lep062
		16	Lep048
		17	<i>Josia.frigida</i>
		18	<i>Hyalothyris.neleus</i>
		19	<i>Hyalorista.BioLep466.</i>
		20	<i>Hyaleucerea.vulnerata</i>
		21	Herb282
		22	Herb125
		23	<i>Dysschema.panamensis</i>
		24	<i>Autochloris.xenodorus</i>

Conversión severa			
1	<i>Vochysia guatemalensis</i>	1	<i>Eois.sp..4YB.</i>
2	<i>Vernonia patens</i>	2	<i>Brenthia.Janzen23</i>
3	<i>Piper aduncum</i>	3	<i>Antaeotricha.incrassataDHJ02</i>
4	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	4	<i>Eulepte.Janzen07</i>

5	<i>Piper sp.</i>	5	<i>Ategumia.1</i>
6	<i>Conostegia xalapensis</i>	6	<i>Ategumia</i>
7	<i>Conostegia hirtella</i>	7	<i>Sphenarches.anisodactylus</i>
8	<i>Abarema zolleriana</i>	8	<i>Saliana</i>
9	<i>Pourouma bicolor</i>	9	<i>Quadrus.cerialis</i>
10	<i>Passiflora</i>	10	<i>Piletosoma.thialisDHJ03</i>
11	<i>Melothria trilobata</i>	11	<i>Piletosoma.thialisDHJ01</i>
12	<i>Machaerium</i>	12	<i>Patania.Solis04</i>
13	<i>Licania hypoleuca</i>	13	<i>Ouleus.negrus</i>
14	<i>Hirtella americana</i>	14	<i>Lycorea.halia.atergatis</i>
15	<i>Conostegia sp.</i>	15	Lep129
16	<i>Calathea lutea</i>	16	<i>Hypercompe</i>
17	<i>Blechum sp.</i>	17	<i>Hyalothyryus.neleus</i>
		18	<i>Erosia.BioLep04</i>
		19	<i>Dysschema.leucophaea</i>
		20	<i>Antiblemma.cerasDHJ01</i>
		21	<i>Antiblemma.anthea</i>