

UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



Universidad Veracruzana

Análisis de redes de herbívoros en tres estados sucesionales en un bosque
mesófilo de montaña del centro de Veracruz

Tesis

Para obtener el grado de Maestra en Ecología Tropical

Presenta:

Biól. Sarai de Lourdes Farías Ruiz

Comité tutorial:

Dr. Juan Carlos López Acosta

Dr. Víctor Rico-Gray

Dr. Cecilia Díaz Castelazo

Xalapa, Veracruz.

Agosto 2017.

DECLARATORIA

El contenido del trabajo de tesis que lleva por nombre "Análisis de redes de herbívoros en tres estados sucesionales en un bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz" fue realizado por la Biol. Sarai de Lourdes Farías Ruiz. El proyecto se realizó como parte de sus estudios de maestría en el posgrado en Ecología Tropical, del Centro de Investigaciones Tropicales de la Universidad Veracruzana (CITRO-UV), entre los meses de agosto 2014-agosto 2016, bajo la dirección del Dr. Juan Carlos López Acosta. Para tal efecto contó con el apoyo de una beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), mediante su Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC), con el número de becario: 385869 y CVU: 632959.

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México), por lo que el uso de imágenes, fragmentos del texto y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será utilizado exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores.

Los resultados presentados en esta tesis son originales, por lo que no se han utilizado con anterioridad para obtener grado académico alguno, ni deberán ser utilizados en el futuro con este fin.



Biol. Sarai de Lourdes Farías Ruiz

Derechos de autor

Agosto 2017

Derechos reservados ©

Prohibida su reproducción total o parcial

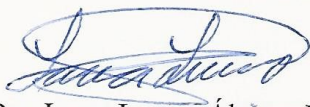
ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El presente documento titulado Análisis de redes de herbívoros en tres estados sucesionales en un bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz realizado por Biol. Sarai de Lourdes Farías Ruiz, ha sido aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de **Maestro(a) en Ecología Tropical**.

Tutor-Director (nombre y firma):  Dr. Juan Carlos López Acosta

SINODALES

Presidente (nombre y firma):  Dra. María Cristina Mac Swiney González

Secretario (nombre y firma):  Dra. Laura Lucero Álvarez Molina

Vocal (nombre y firma):  Dra. Ana Celia Aguilar Chama

INDICE GENERAL

RESUMEN	8
INTRODUCCIÓN	9
1) ANTECEDENTES	13
1.1) Generalidades sobre interacciones interespecíficas	13
1.2) Herbivoría	14
1.3) Análisis de Redes	17
1.3.1 Estructura de las redes	18
1.3.2 Métricas de redes de interacción	21
1.4) Estudio de redes en ambientes sucesionales	24
2) JUSTIFICACIÓN	28
3) OBJETIVOS	28
3.1 General	28
3.2 Específicos	28
4) HIPÓTESIS	29
5) MATERIALES Y MÉTODOS	30
5.1 Área de estudio	30
5.2 Metodología	32
5.2.1 Muestreo de Campo	32
5.2.2 Colecta de material	33
5.3 Análisis estadístico	34
5.3.1 Índice de valor de importancia	34
5.3.2 Análisis de diversidad	34
5.3.3 Estrategia de establecimiento	35
5.3.4 Análisis de redes	35
6) RESULTADOS	40
6.1 Análisis de diversidad	40
6.2 Estructura de la vegetación entre sitios	41
6.3 Especies compartidas	44
6.4 Estrategias de establecimiento	44
6.5 Registro de interacciones	45
6.6 Análisis de redes	47
6.6.1 Métricas de la red	54
6.6.1.1 Robustez	54
6.6.1.2 Traslape de nicho	54
6.6.1.3 Especialización	54
6.6.1.4 Relevancia de especies	55
6.6.1.5 Núcleo/Periferia	55
7) DISCUSIÓN	58
7.1 Plantas	58
7.2 Herbívoros	60
7.3 Estrategia de Establecimiento	61
7.4 Conectancia y Estructura	62

7.5 Especialización	64
7.6 Robustez	65
7.7 Traslape de nicho	65
7.8 Estructura, núcleo/periferia, especialización por etapa sucesional	66
8) CONCLUSIONES	69
9) BIBLIOGRAFÍA	70
10) APENDICES	79

INDICE DE FIGURAS

Figura 1	Tipos de redes	19
Figura 2	Tipos de redes planta-animal (supuestos)	20
Figura 3	Representación grafica de la hipotéticas	29
Figura 4	Localización del área de estudio	30
Figura 5	Grados de perturbación del sitio	32
Figura 6	Frecuencia y abundancia relativas de plantas e insectos herbívoros en las etapas sucesionales: bosque conservado, acahual viejo y acahual joven.	43
Figura 7	Estrategia de establecimiento de las plantas en un gradiente sucesional	45
Figura 8	Frecuencia de grado (k)) en cada una de las etapas de sucesión en ambas temporadas	46
Figura 9	Red total de plantas-herbívoros	48
Figura 10	Redes por temporadas	49
Figura 11	Redes por etapas sucesionales en la temporada de secas	51
Figura 12	Redes por etapas sucesionales en la temporada de lluvias	52
Figura 13	Nodos de núcleo/ periferia de las tres etapas de sucesión en la temporada de secas	56
Figura 14	Nodos de núcleo/ periferia de las tres etapas de sucesión en la temporada de lluvias	57
Figura 15	Representación grafica que ilustra la hipótesis planteada vs. los resultados obtenidos	63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Métricas de riqueza y diversidad de plantas y herbívoros en las tres etapas sucesionales estudiadas	40
Tabla 2	Registro de herbívoros en secas y lluvias en el gradiente de sucesión	41
Tabla 3	Índice de morisita de plantas y herbívoros y especies compartidas entre las etapas sucesionales de estudio.	44
Tabla 4	Metricas del análisis de redes para cada una de las etapas sucesionales.	51

Agradecimientos institucionales

A la Universidad Veracruzana y al Centro de Investigaciones Tropicales por la oportunidad de realizar un posgrado.

Al Conacyt por el apoyo recibido durante la realización de mis estudios de posgrado, a través de la beca Nacional 385869.

Al PROMEP por su apoyo económico mediante el fondo de “Integración de Redes Temáticas de Colaboración Académica” con el proyecto: “Conservación de la Biodiversidad en Ambientes Antropizados” clave 40965, otorgado al Cuerpo académico UV-CA-345 “Conservación Biológica”.

Al proceso de investigación que fue dirigido y revisado por el siguiente comité:

Dr. Juan Carlos López Acosta (Director)

Dr. Victor Rico-Gray (Comité tutorial)

Dra. Cecilia Diaz Castelazo (Comité tutorial)

Dra. Cristina Mac Swiney González (Miembro del jurado)

Dra. Ana Celia Aguilar Chama (Miembro del jurado)

Dra. Laura Lucero Álvarez Molina (Miembro del jurado)

Al Dr. Miguel de Jesús Cházaro por su colaboración en la identificación de especímenes de herbario.

Al Dr. Eduardo Rivera García por su colaboración en la identificación taxonómica de Insectos.

Al Dr. Antonio López Carretero por su colaboración en la identificación de las Lavas de orden Lepidoptera.

A la Red de Interacciones Multitróficas del Instituto de Ecología.

Agradecimientos personales

A gradezco a Dios la oportunidad de dejarme realizar un sueño más en mi vida, por cumplir cada una de sus promesas durante todo este proceso, por su fidelidad y su mano poderosa plasmada de principio a fin.

A mis padres Rufina Ruiz y Noe Raúl por el apoyo espiritual, físico y económico que brindaron en este tiempo, sobre todo por su amor y aliento a mi vida.

A mis hermanos Amisaday e Isaac porque siempre han creído en el potencial que Dios ha depositado en mí.

A mi director y maestro Juan Carlos López Acosta que me ha enseñado a observar la ecología desde otra perspectiva, por sus múltiples enseñanzas tanto en aula como en campo que han ayudado a mejorar mi persona. Agradezco su ayuda, paciencia y tiempo para la realización de este trabajo. Admiro su habilidad y destreza para explicar y el dominio que tiene en diferentes disciplinas.

A mi comité tutorial al Dr. Víctor Rico-Gray que me ha visto crecer en este proceso académico y del cual sigo aprendiendo, gracias a él la historia natural de la ecología cobra un sentido. A la Dra. Cecilia Diaz Castelazo que me ayudó a comprender este mundo del análisis de las redes, por todas las herramientas metodológicas y espirituales que me dio durante todo este tiempo.

A cada una de las Doctoras miembros del jurado por la ayudado al mejoramiento de esta investigación y su disposición.

A cada uno de mis maestros y amigos de generación que han aportado no solo aprendizaje, si no lecciones de vida durante todo este proceso.

A mi casa Amistad de Xalapa que me ha impulsado a prepararme y así seguir extendiendo el reino de Dios.

A cada uno de mis amigos, líderes, familia y personas cercanas a mi persona que han estado ahí, antes, durante y después de este proceso llamado maestría y tesis. A cada uno de ellos que me acompañó más de una vez a campo y dieron de su tiempo y esfuerzo, sin ustedes estos datos no hubieran salido.

¡Que todo el honor y toda la gloria sean para Dios por siempre y para siempre! Él es el Rey eterno, el invisible que nunca muere; solamente él es Dios. Amén.

1Timoteo 1:17

Resumen

Las interacciones interespecíficas influyen en los patrones de adaptación y variación de las especies, ya que moldean y estructuran las comunidades. La herbivoría es una interacción donde un animal consume tejido vivo de una planta y cuyas consecuencias negativas dependen de la intensidad y la duración del daño. A pesar de la larga historia que se tiene en el estudio de la herbivoría, hasta hace apenas unos años se ha estudiado la interacción planta-herbívoro desde la perspectiva de redes ecológicas y se ha demostrado que, atributos tales como la especialización y modularidad son influenciados por restricciones que impone el ambiente como la perturbación y los procesos sucesionales, éstos últimos suelen ser escenarios idóneos para el estudio de interacciones, debido a que pueden presentar modificaciones en la configuración de las especies a través de un gradiente con consecuencias en las interacciones. Este estudio se enfocó en i) comparar las métricas de diversidad de plantas y herbívoros y ii) relacionar los patrones de topología de las redes planta-herbívoro en tres etapas sucesionales en un Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) por temporadas (secas vs. lluvias). La hipótesis de este trabajo fue que, las zonas de menor tiempo de sucesión presentan redes más generalistas, menos compartimentadas y complejas, y esto difiere dentro de las temporadas. El estudio se llevó a cabo en ANP “La Martinica” en Banderilla, Veracruz, sitio que presenta un fuerte grado de perturbación. Se colocaron 5 transectos de 25 x 2 m en cada uno de las etapas sucesionales (Bosque Conservado, Acahual Viejo y Acahual Joven), se censaron y marcaron plantas que presentaran un diámetro $\geq$ a 2.5 cm pero $<$ a 30 cm de altura. Durante 8 meses se registraron un total de 590 plantas, agrupadas en 61 especies, en relación con los insectos herbívoros se registraron un total de 459 individuos agrupados en al menos 7 órdenes y 106 Unidades Taxonomicas Reconocidas (UTR's). Los análisis de riqueza y diversidad vegetal mostraron que el bosque conservado presenta valores altos en comparación con las otras dos etapas. Por otra parte, el acahual joven presenta la mayor riqueza de herbívoros y registra el mayor número de interacciones. El acahual viejo muestra un 70% de especies tolerantes. Los resultados en cuanto la estructura de las redes que presenta el acahual joven y el bosque conservado en la temporada de secas estuvieron acorde a nuestra hipótesis de trabajo, es decir que los sitios de menor tiempo de sucesión presentan redes generalistas y menos compartimentadas. Al analizar los datos entre temporadas, lo encontrado en la temporada de lluvias es contrario a lo que esperábamos. El acahual joven es de suma importancia para la temporada de secas ya que resulta el más resiliente presentando anidamiento, mayor registro de interacciones y los grados mas altos (especies más conectadas), resultados similares que para el bosque conservado en lluvias. El presente estudio nos permite analizar la resiliencia de las interacciones bióticas ante escenarios antropizados usando herramientas de redes ecológicas, a su vez resalta la importancia de incluir la estacionalidad en este tipo de estudio.

Introducción

Las interacciones interespecíficas son aquellas relaciones que se establecen entre individuos de diferentes especies (Thompson, 1988), las cuales influyen en los patrones de adaptación y variación de las especies, ya que moldean y estructuran a las comunidades (Thompson, 1999; Rico-Gray, 2001). El resultado de estas transacciones, se pueden evaluar mediante un sistema de costo-beneficio, donde el resultado de la interacción es el aumento o disminución de la adecuación (w) de los individuos, generando un gradiente de respuestas para las especies, el cual depende muchas veces del contexto biótico-ambiental (Bronstein, 1994). En los dos extremos de este gradiente podemos definir claramente dos tipos de interacción básicos: mutualismo o positivos y antagonismo o negativos (Rico- Gray, 2001; Holland & Bronstein, 2008).

En las relaciones mutualistas las especies participantes se benefician como resultado de la interacción, teniendo un aumento en su adecuación, en relación al desempeño de cada especie sola (Thompson, 2006). Ejemplos clásicos son la dispersión de semillas y la polinización (Norconk *et al.*, 1998; Kothamasai *et al.*, 2010), en esta categoría también encontramos aquellas relaciones como las simbióticas, donde cada uno de los interactuantes depende de la asociación como parte de su ciclo de vida (Leung & Poulin, 2008).

Del otro lado de este gradiente, encontramos aquellas interacciones en donde una de las especies resulta afectada negativamente por otras: es decir las antagónicas. Ejemplos típicos de ellos son la competencia (donde ambas especies necesitan acceder a un mismo recurso) o la depredación (donde un organismo elimina a otro para obtener recursos). Dentro de este grupo tenemos a la herbivoría en donde un animal consume tejido vivo de una planta, y cuyas consecuencias negativas sobre el individuo atacado dependen la intensidad y la duración del consumo (Crawley, 1983; Coley & Barone, 1996).

La herbívora es una interacción entre plantas y animales en la cual los animales consumen alguna parte del tejido vivo de las plantas (hojas, tallos, flores, frutos, raíces, etc.) (Jansen, 1981). La planta pierde tejido con implicaciones negativas en su desempeño y adecuación las cuales pueden impactar a varias escalas de organización: individuos, poblaciones, comunidades, ecosistemas (crecimiento, sobrevivencia, reproducción, competencia) volviéndose una presión de selección (Dirzo, 1984; Coley & Barone, 1996).

Los procesos de evolución en las plantas inducidos por la presión selectiva de los herbívoros, ha llevado al desarrollo defensas físicas, químicas y fenológicas para sobrevivir en presencia de estos herbívoros (Coley *et al.*, 1985; Coley & Barone, 1996; Boege *et al.*, 2004; Pringle *et al.*, 2012). Las plantas pueden presentar estrategias de defensa antiherbívoro que en general pueden ser clasificados como resistencia y tolerancia. Se le conoce como resistencia al mecanismo que utiliza la planta para enfermar, repeler o disuadir a los herbívoros, mientras que la tolerancia es la capacidad de soportar el daño ejercido por los herbívoros sin disminuir la adecuación de la planta (Strauss & Agrawal, 1999). Asimismo existen otras estrategias defensivas las cuales se activan después del daño de los herbívoros y que son conocidos como defensas inducidas (Karman & Balwin, 2007).

Dado este escenario hostil que presentan las plantas, los herbívoros luchan por neutralizar sus defensas y al mismo tiempo buscan reproducirse en competencia con otras especies. Debido a esto, las interrelaciones entre plantas y herbívoros son dinámicas. Estas interrelaciones promueven adaptaciones evolutivas que generan gran biodiversidad, ya que se han considerado como principales agentes selectivos en la evolución (Ehrlich & Raven, 1964; Schowalter, 1981; Crawley, 1983; Coley & Barones, 1996, Del Val & Boege, 2012) conduciendo una gran variedad de cambios internos en la distribución de los recursos tanto para las plantas como para los herbívoros (Bazzaz *et al.*, 1987).

En los últimos 40 años se han realizado estudios que han mostrando el impacto y la importancia de la herbivoría como una interacción trascendente a varios niveles de organización y de conservación del hábitat. Por ejemplo se han realizado investigaciones a nivel de especie dependiendo del estado ontogénico (Boege & Marquis, 2005), sobre el impacto de los herbívoros y los mecanismos de ecología evolutiva que controlan la interacción (Crawley, 1983; Coley *et al* 1985, Coley & Barone, 1996, Agrawal, 2011), sobre la estructura de poblaciones y comunidades (Dirzo, 1984; Boege & Dirzo, 2004; Giraldo & Ramírez, 2012; Del Val, 2012) y su sensibilidad a la alteración del hábitat (Quezada *et al.*, 2009; Sánchez *et al.*, 2010; Villa-Galaviz *et al.*, 2012; Brudvig *et al.*, 2015).

A pesar de la larga historia que se tiene en el estudio de la interface planta-herbívoro, hasta hace apenas unos años se ha estudiado la interacción planta-herbívoro desde la perspectiva de redes ecológicas, cuya metodología surgió haciendo analogías con la teoría

de redes complejas derivadas de la física y la computación. Un primer paso que se dio para desarrollar modelos de redes fue en las interacciones mutualistas. Fortuna (2006), elaboró un modelo dinámico que describía la red de interacciones de una comunidad (Jordano *et al.*, 2003; Bascompte & Jordano, 2008). A partir de ahí empezó a surgir un pequeño pero significativo grupo de investigadores que trabajarían en las métricas y la topología de las redes en las comunidades biológicas (Bascompte *et al.*, 2003; Rico- Gray, 2006).

En general una red es una representación gráfica que puede utilizarse para visualizar dinámicas en las comunidades ya que pueden indicar qué especies interactúan con cuál (es) e incluso la intensidad de la propia interacción (Bascompte *et al.*, 2003). La representación de las redes no sólo nos ayuda a visualizar la comunidad, sino que provee herramientas de búsqueda de patrones que resultan de gran utilidad para la dinámica planta-herbívoro en los ecosistemas (Guimarães *et al.*, 2006).

Las redes ayudan a: 1) evaluar la fragilidad de la red ante la pérdida de especies, (2) identificar las especies clave, (3) ponderar el papel especies de las plantas, animales o insectos endémicos, (4) su estudio puede ser clave para determinar estructura, función y dinámica en las comunidades, sobre todo en aquellas donde se presentan cambios por disturbios y se generan procesos de sucesión (Guimarães *et al.*, 2006).

Se sabe relativamente poco acerca de los mecanismos ecológicos y filogenéticos que originan las estructuras de las redes, debido a que muchos procesos pueden estar explicados por la historia de vida, variabilidad de los organismos, e incluso la complejidad estructural y la diversidad del ambiente en donde se encuentran (López-Carrtero *et al.*, 2014). Lo que se ve reflejado en un mayor número de estudios en regiones templadas. En las regiones tropicales algunos estudios se han centrado en los bosques tropicales (Quezada *et al.*, 2009), lugares que guardan patrones estacionales de precipitación muy marcados que ayudan a definir la estructura, composición y especificidad de la comunidad (Trotter *et al.*, 2008) y por ende la estructura de las redes. No obstante, es muy probable que los bosques húmedos y/o montañosos hayan sido poco atendidos en este rubro, existiendo un fuerte compromiso en términos de investigación, ya que son ecosistemas fuertemente amenazados, especialmente en México (Williams *et al.*, 2002; Ramos *et al.*, 2012).

Los bosques nublados o bosques mesófilos de montaña (BMM) a pesar de su gran importancia, en términos de diversidad y servicios ambientales, presentan una mayor tasa de deforestación que los bosques tropicales. Los BMM cubren el 1% de la vegetación en México, pero se estima que solo el 50% se encuentra en buen estado de conservación (Williams *et al.*, 2002; Ponce-Reyes, 2012). Estos ecosistemas se han convertido en otro uso de suelo (agrícolas, ganaderos, asentamientos humanos, etc.), cambiando la estructura, composición y abundancia de las especies (Cancela, 2013) dejando paisajes con parques y en diferentes niveles de sucesión en donde la configuración de las redes planta-herbívoro pueden modificarse por acción antrópica.

Después de un disturbio (antrópico o natural) los ambientes inician un proceso de sucesión, siendo escenarios interesantes para estudiar cómo se modulan las redes de interacción, en función a las modificaciones en la configuración de las especies a través de un gradiente sucesional (Villa-Galaviz *et al.*, 2012). En general, se han planteado que la deforestación, fragmentación del hábitat y la sucesión vegetal secundaria reducen la especialización y la complejidad estructural de las redes planta-herbívoro debido a la alteración de los recursos alimenticios de los insectos herbívoros (López-Carretero *et al.*, 2014; Villa-Galaviz *et al.*, 2012).

En este estudio analizamos cómo cambian la configuración de redes planta-herbívoro en ambientes con diferentes estados de sucesión en un bosque mesófilo de montaña. Para lo cual planteamos las siguientes preguntas ¿cómo cambia la estructura de la red en cada etapa sucesional? y a su vez ¿cómo cambia entre temporadas?, evaluándolo en función de sus patrones y topología. Para poder contestar estas preguntas el estudio se llevó a cabo en el área natural protegida “La Martinica” en Banderilla, Veracruz, sitio que presenta un gradiente de conservación idóneo para analizar la interacción planta-herbívoro. Esperamos que las zonas de menor tiempo de sucesión presenten interacciones planta-herbívoro generalistas y por consiguiente las zonas de mayor tiempo de sucesión sus interacciones sean más especializadas.

1. Antecedentes

1.1 Generalidades sobre interacciones interespecíficas

Una forma de estudiar las comunidades es a través de las interacciones interespecíficas, las cuales se establecen entre individuos de diferentes especies. Estas interacciones, se consideran importantes en la naturaleza, debido a que moldean e influyen en los patrones de adaptación, llegando a considerarse una de las bases de la biodiversidad y la coevolución entre las especies (Rico-Gray, 2001; Thompson, 1999).

Las interacciones interespecíficas son dinámicas en tiempo y espacio, se transforman y se multiplican, por lo que la historia de la evolución y la biodiversidad es básicamente una historia de la evolución de las interacciones interespecíficas. Los organismos no se encuentran aislados y su evolución los ha llevado a utilizar una combinación de su propia información genética y la de otras especies (Ehrlich & Raven, 1964; Rico-Gray, 2001; Bascompte *et al.* 2003; Thompson, 2003). Aunque se sabe poco de cómo estos genomas de especies separadas se vuelven a engranar a través de la selección natural (Thompson, 2003).

Como resultado de estas relaciones, los individuos pueden resultar beneficiados, perjudicados o no afectados, dependiendo del contexto espacio-ambiental en el que ocurran. Por lo general la mayoría de estas interacciones entre diferentes especies implican la obtención de recursos necesarios para sobrevivir que cambian en el espacio y el tiempo (Boege & Carmona, 2012). De manera histórica las interacciones interespecíficas se basan en un sistema de costo-beneficio, donde el resultado de la interacción es el aumento o disminución de la adecuación de los individuos (Rico-Gray, 2001).

Estas relaciones de costo-beneficio son comúnmente definidos por el efecto neto de la interacción, es decir, la diferencia entre el beneficio obtenido y el costo de la interacción. El efecto o resultado de cualquier interacción puede ser positivo (+), negativo (-) o neutro (0). Con base en el efecto producido se considera que existen seis diferentes tipos de interacciones: depredación (+,-), competencia (-,-), mutualismo (+,+), comensalismo (+,0), neutralismo (0,0) y amensalismo (-,0) (Rico-Gray, 2001; Holland & Bronstein, 2008, Pérez-Toledo, 2013).

En los extremos del resultado de costo-beneficio de las interacciones encontramos a las relaciones antagónicas o negativas, mientras que en el otro a las interacciones mutualista o positivas; muchas de estas clasificaciones no siempre se mantienen estáticas, ya que algunas veces una población o especie puede ser antagónica en una porción de su distribución o también puede llegar a jugar un papel mutualista en otro ambiente (Puterbaugh, 1998; Rico-Gray, 2001, Holland & Bronstein, 2008).

La naturaleza está saturada de mutualismos entre plantas y animales y presenta una de las interacciones interespecíficas más estudiadas en ecología (Rico-Gray, 2001; Vázquez *et al.*, 2009; Holland & Bronstein, 2008). La polinización, dispersión de semillas y los mutualismos hormiga-planta han sido procesos ecológicos clave en muchos ecosistemas (Vázquez *et al.*, 2009). Sin embargo, en términos de beneficios estas interacciones podrían ser asimétrica, es decir: una especie puede recibir más beneficios que las demás. Estas interacciones han comenzado a ser consideradas como prioridades en la conservación debido a que modelan los ecosistemas, incrementan su biodiversidad y la mantienen estable (Bascompte, *et al.*, 2006).

Las interacciones antagónicas, son aquellas en donde alguna de las especies resulta perjudicada, esto es, la capacidad que tiene un individuo para beneficiarse de aquellas especies con las que interactúa para aumentar su adecuación, resultando así una disminución de su fitness (Jansen, 1981). Se definen generalmente como categorías discretas: el parasitismo, la herbivoría y la depredación. Los parásitos son organismos que viven sobre un huésped, alimentándose a expensas de él, causando una disminución en la supervivencia o la reproducción del huésped. (Rico-Gray 2001; Araújo *et al.*, 2003). Los herbívoros son organismos que se alimentan de tejido vivo de una planta-hospedera causando efectos perjudiciales sobre la capacidad de sus víctimas, excluyendo su muerte inmediata. Los depredadores son los organismos que se alimentan de otros para subsistir, causando la muerte de estos (Coley & Barone, 1996; Rico-Gray 2001; Del Val, 2012). Estas tres categorías representan interacciones antagónicas que se producen en los diferentes niveles tróficos.

1.2 Herbivoría

El 26% de la biodiversidad del planeta está representada por insectos herbívoros, y cerca del 0.1% lo constituyen especies de vertebrados herbívoros de gran biomasa. Si consideramos

que las plantas constituyen el 22% de las especies presentes a nivel mundial, entonces tenemos que la interacción planta-herbívoro involucra alrededor del 50% de la biodiversidad de planeta (Coley *et al.*, 1985; Prince, 2001; Del Val, 2012).

La herbívora se ha considerada una importante fuerza de selección en el proceso evolutivo de las plantas (Marquis, 1987; Coley & Barone, 1996), lo que ha permitido que éstas desarrollen ciertas estrategias para sobrevivir. Existen tres estrategias de defensa antiherbívoro principales: resistencia, tolerancia y escape (Coley & Barone, 1996; Dirzo 1984; Granados, *et al.*, 2008; Giraldo & Ramirez, 2012). La resistencia se define como el mecanismo por el cual las plantas utilizan compuestos metabólicos secundarios para repeler o disuadir a los herbívoros, mientras que la tolerancia es la capacidad de soportar el daño ejercido sin que se vea reflejado en una disminución en la adecuación de la planta (Coley, 1993; Strauss & Agrawal, 1999; Del Val, 2012). Por lo que son de gran interés los mecanismos que llevan al despliegue de la tolerancia en la dinámica evolutiva tanto de plantas como de herbívoros (Dirzo 1984; Coley *et al.*, 1985; Coley y Barone, 1996; Agrawal, 2011; Pringle, 2012). Por otro lado, a medida que las plantas especializaban sus mecanismos de defensa, particularmente defensas químicas, ciertos insectos evolucionaron en respuestas para eliminar la toxicidad de estas sustancias o incluso utilizarlas (Granados *et al.*, 2008), esto hace que las poblaciones vegetales no se vean reducidas completamente. Finalmente, el escape muestra la capacidad de ciertas plantas para presentar bajas abundancias en el follaje en presencia de ciertos herbívoros (Feeny, 1976).

En la resistencia, destaca la producción de tres compuestos importantes por parte de las plantas que son: los fenoles, los alcaloides y los terpenoides. Compuestos de defensa adicionales que incluyen proteínas y aminoácidos tóxicos, inhibidores de proteasas, y compuestos cianogénicos (Harborne, 1997, Granados *et al.*, 2008; Del Val 2012). Es evidente que la capacidad para producir estas sustancias químicas y para retenerlas en sus tejidos resulta ser un paso evolutivo importante para las plantas y les proporciona una protección bioquímica contra muchos herbívoros. Existen otro tipo de barreras en este sentido, podemos mencionar engrosamiento de la cutícula, la producción de ceras epicuticulares y la presencia de espinas, tricomas y cristales de sílice (Granados *et al.*, 2008). Barone y Coley (2011), mencionan que la defensa física más eficiente es la dureza de la hoja, esto por su contenido

en fibra y lignina en sus paredes celulares, ya que las hojas duras serán más difíciles de cortar y de digerir para los herbívoros.

Uno de los grandes grupos con los que interactúan es la Clase Insecta. Dentro de los principales ordenes son Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera y Orthoptera. Estudios recientes mencionan que estos herbívoros son especialistas en alguna medida. Solamente el 10% de las especies de herbívoros abundantes a nivel mundial se alimentan de más de tres familias de plantas, mientras que el resto son especialistas (Del Val, 2012).

El efecto del daño en las plantas es determinado en gran medida por el órgano consumido. Cuando los herbívoros consumen sólo tejido foliar se les conoce como folívoros y pueden causar diferente tipo de daño, según la forma de consumo. Los tipos de daño son producidos por: 1) Másticadores: son insectos que se alimentan de tejidos externo (estomas y tricomas). Estos pueden afectar tanto la adecuación de sus hospederos en general (producción de semillas y/o producción de polen). 2) Minadores: las minas son causadas por las larvas de algunos rastros de dípteros, himenópteros y lepidópteros que succionan o muerden el tejido de las hojas de las que se alimentan esquivando nervaduras y cutícula de las mismas. 3) Agallas: son un crecimiento anormal en los tejidos de las plantas con apariencia de tumor que se desarrolla como respuesta a la actividad de un organismo inductor. 4) Succionador: se alimentan de la sabia o fluidos de las plantas, entre otros (Sánchez *et al.*, 2010).

Los herbívoros igualmente luchan por neutralizar las defensas de las plantas y al mismo tiempo, reproducirse en competencia con otras especies, por lo que las interrelaciones entre plantas y herbívoros son dinámicas (Schowalter, 1981). Hasta ahora sabemos que los herbívoros afectan significativamente la riqueza de especies, la heterogeneidad, el ciclaje de nutrientes y la abundancia relativa de las especies de las cuales se alimentan (Crawley, 1983).

En los últimos 40 años se ha mostrado el impacto que éstas interacciones han tenido sobre las plantas manifestándolo con una gran variación en sus efectos reportados por diferentes estudios (Del Val, 2012). En los últimos años se ha estudiado la interacción planta-herbívoro desde la perspectiva de redes. Esta perspectiva se basa en que las interacciones antagonistas suelen ser más especializadas, debido a la evolución de las defensas físicas y químicas de las

plantas huésped y la adaptación de los herbívoros (López-Carretera *et al.*, 2017) y poseen estructuras modulares, es decir pose grupos unidos que interactúan intensamente con otros grupos (Guimarães *et al.*, 2006).

1.3 Análisis de Redes

El número de estudios que implican el análisis de redes en ecología va en aumento (Falcão *et al.*, 2016). Históricamente, las redes se han descrito y analizado por la teoría de grafos, un campo importante en matemáticas. Erdős y Rényi (1960) definieron una serie de teoremas sobre grafos. Donde ellos decían que la receta más práctica y sencilla para construir una red o grafo aleatorio se comienza con una serie de nodos (por ejemplo, terminales computacionales, genes, personas). De esos nodos, se escogen dos al azar y se unen mediante un vértice o conexión (por ejemplo, dos ordenadores conectados por cable o dos genes que se activan mutuamente). Se repite este paso básico un número determinado de veces. Al final de esa construcción aleatoria, se obtiene una red. Esta red será bastante homogénea, pues todos los nodos presentan un número de conexiones que no fluctúa demasiado alrededor de una media teórica bien definida ya que la probabilidad de encontrar un nodo más conectado decrece muy rápidamente con el número de conexiones (Bascompte & Jordano, 2008). Una red se forma por dos tipos de elementos: nodos o vértices (las especies) y los enlaces entre ellos (las interacciones), formando en conjunto una arquitectura particular (Fig.1).

La representación de las redes no solo nos ayuda a visualizar la forma que toma la red al conectarse los nodos, sino que también proveen herramientas de búsqueda de patrones que resultan de gran utilidad en la configuración de las comunidades (Bascompte & Jordano, 2007).

En general, el estudio de redes pueda ayudar a 1) evaluar la vulnerabilidad de la red ante la pérdida de especies, (2) localizar especies clave en la red de interacciones, (3) considerar el papel de las plantas, animales o insectos endémicas dentro de la red, en algunos casos en los procesos de sucesión y (4) son claves para determinar estructura, función y dinámica en las comunidades, aquellas donde se presentan cambios por disturbios y se generan procesos de sucesión (Guimarães *et al.*, 2006, Hernández *et al.*, 2013). Sin duda a lo largo de todos estos estudios se ha comprendido y descrito mejor los patrones de las comunidades, los estudios han ayudado en la centralización de la conservación y restauración

de diferentes ambientes; pero también ha faltado una estandarización del esfuerzo de muestreo, métodos de muestreo y métricas, etc. que podrían generar resultados no comparables (Falcão *et al.*, 2016).

1.3.1 Estructura de las redes

Dentro de las redes, un nodo o vértice (que en redes ecológicas puede representar una especie) se caracteriza por el número de enlaces con otros nodos, lo que determina el “grado” (k), y la conectividad de la red se basa en la distribución de frecuencia del número de enlaces por cada uno de los nodos (Bascompte & Jordano, 2008). Las redes aleatorias son más homogéneas (cada nodo tiene la misma probabilidad de tener una conexión) por otro lado, las heterogéneas son más complejas (tal es el caso de las conexiones de internet) la mayoría de sus nodos tienen interacciones, que aunque son pocos los nodos se encuentran mucho más conectados, los cuales podrían llegar a ser puntos muy importantes dentro de la red (Guimarães *et al.*, 2006).

Existen dos tipos diferentes de redes ilustrados en grafos: redes unipartitas o uni-modales (one-mode networks), en donde los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red, y por otro lado las, redes bipartitas o bi-modales (two-mode networks) (Fig.1). La figura uno ilustra las conexiones entre nodos de dos grupos distintos (bipartitas), de tal modo que no existen conexiones entre nodos del mismo grupo (Bascompte & Jordano, 2007). Ambas redes pueden ser no dirigidas (o simples) y redes dirigidas. Las redes no dirigidas y dirigidas sólo difieren por el hecho de que éstas últimas contienen información del flujo y dirección de la interacción. Por otra parte, cualquiera de estas redes puede ser una red cuantitativa o ponderada, cuando aparte de la información sobre presencia-ausencia de los enlaces, la red contiene información cuantitativa sobre la intensidad de los enlaces (Jordano *et al.*, 2009).

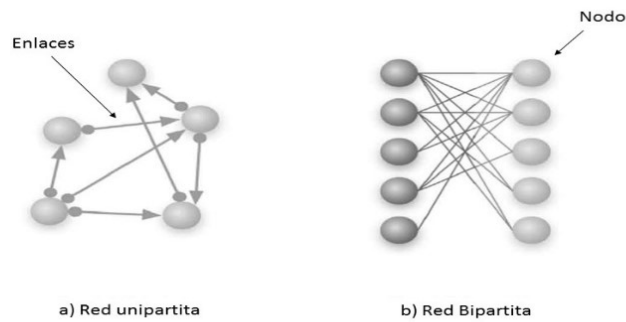


Figura 1. Tipos de redes. a) Red unipartita o uni-modales, b) Red bipartita o bi-modales. Ilustran las conexiones entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre ndos del mismo grupo.

Las redes ayudan a conocer que papel juegan las especies dentro la comunidad, es decir, la función de la especie en la interacción planta-hervívoro. Thompson (2011), muestra que no todas las especies son igualmente importantes para la dinámica evolutiva, si no que una pequeña proporción de super-generalistas pueden jugar un papel importante en la evolución y coevolución conduciendo a las especies a una alta complementariedad y convergencia, ideal para la adición y persistencia de más especies especializadas. Jordano (2003), indica que existen ciertas características generales de las redes que se mantienen independientemente del tipo de comunidad que se esté estudiando. El papel generalista que toman las plantas o los herbívoros pueden ser causados por procesos evolutivos similares (Lange *et al.*, 2013), debido a la fuerza simétrica de la interacción; El núcleo generalista puede impulsar la evolución de toda la comunidad ya que las especies centrales interactúan prácticamente con todas las especies de la matriz.

En las redes bipartitas, existen diferentes características, dependiendo del tipo de interacciones que se estén ilustrando, estas pueden ser: asimétricas o anidada, compartimentada y al azar. Las redes anidadas se caracterizan: 1) por generalistas que interactúan entre sí, formando un núcleo de especies interactuantes, 2) especies especialistas interactúan con subconjuntos bien definidos de las especies solo con las que actúan los generalistas, 3) la ausencia de especialistas que interactúan solo con otros especialistas (Guimarães *et al.*, 2006, Rico –Gray 2006) (Fig. 2).

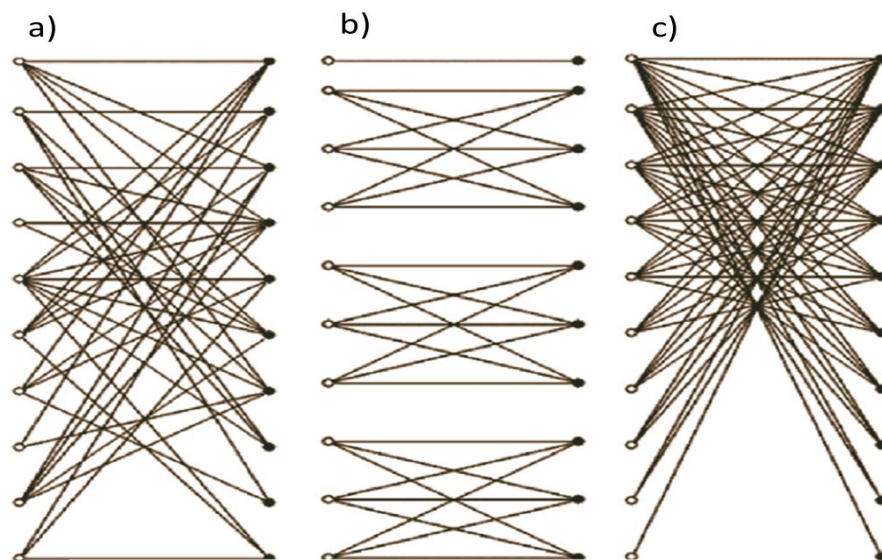


Figura 2. Tipos de redes planta-animal (supuestos). a) red al azar, b) red compartimentada y c) red anidada o encajada.

Una red de especies interactuantes es generalizada cuando existen en ella especies o nodos generalistas que tienen un alto grado de número de enlaces (gran número de interacciones). Pero también pueden presentar un pequeño número de enlaces entre especies indicando un ensamble de especialistas ecológicos (interactúan con subconjuntos bien definidos) que son parte responsable de mantener las redes anidadas (Bascompte & Jordano 2006; Guimarães *et al.*, 2006; Rico- Gray, 2006). Cabe resaltar que la generalización o especialización de una red depende mucho del grado (k) de las especies.

Las redes compartimentadas (compartimentos), son más típicas en redes antagónicas (ej. depredador-presa, planta-herbívoro) ya que se caracterizan por presentar subgrupos cohesivos de especies interactuantes que tienen relativamente pocas interacciones con el resto de la red (Guimarães *et al.*, 2006; López-Carretero *et al.*, 2014). Una red al azar o aleatoria, es aquella donde sus especies interactúan entre todos, es decir no existe un nivel de comunidad integrada o patrones de especialización dentro de la red (Guimarães *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2013).

Se ha sugerido que es más probable que los patrones anidados de especialización asimétrica se desarrollen en interacciones mutualistas como planta-polinizador, planta-dispersor, planta-hormiga y últimamente hormiga-nectarios extraflorales (Falcão *et al.*, 2016, Vázquez *et al.*, 2009) que en antagonistas, ya que la selección natural de los mutualistas a menudo favorece especificidad en el desarrollo de redes multiespecies a través de la convergencia y complementariedad de rasgos en especies interactuantes (Thompson, 1994; Guimarães *et al.*, 2006)

A diferencia de las redes mutualistas, las redes antagónicas han sido menos estudiadas y se ha encontrado que suelen ser más especializadas y poseen una estructura modular. Se caracterizan por poseer grupos cohesivos de especies que interactúan intensamente y que tienen pocas interacciones con otros grupos (Fontaine *et al.*, 2009, López-Carretero *et al.*, 2014). Por el contrario a las mutualistas, las redes antagónicas pueden favorecer una mayor compartimentación a través de la coevolución continua de defensas que generan una mayor especificidad (Guimarães *et al.*, 2006). Se ha demostrado que la especialización, la modularidad y otros atributos de la red son influenciados por señales filogenéticas, restricciones que impone el hábitat y la perturbación (López-Carretero *et al.*, 2014; Del Val, 2012). Existen pocos trabajos donde se pueda observar estos atributos en la comunidad, López-Carretero *et al.*, (2014) muestra cómo los cambios de la comunidad de plantas hospedadoras derivan de la estacionalidad climática y la estructura del hábitat, y no solo se refleja en la comunidad de herbívoros, si no en las propiedades emergentes de la red, como la conectancia, la especialización y la modularidad.

La teoría de redes sin duda ha dado lugar a un nuevo enfoque en diferentes campos (molecular, biológico, tecnológico, químico, ecológico, etc.), en particular en la ecología ha permitido entender las interacciones de manera global y responder a los diferentes escenarios que se presentan hoy en día (perturbación, pérdida de hábitat, invasiones biológicas, sobreexplotación de los recursos naturales, cambio climático, etc.) en las comunidades.

1.3.2 Métricas de redes de interacción

Junto con el desarrollo del estudio de redes, se han desarrollado una serie de métricas las cuales describen la topología de la red, es decir la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies. Nos da la distribución del grado (k) o del número de interacciones por

especie (Jordano *et al.*, 2009) al igual que los patrones de especialización de la comunidad (Jordano *et al.*, 2009, Rico-Gray 2002), entre las principales podemos encontrar:

- 1) Tamaño de la red: riqueza total de especies, es decir el número total de vectores filas que está representada por los animales y los vectores columnas que representan las plantas.
- 2) Grado (k): cuantas veces aparece la especie (nodo) de animal o planta en relación al número de interacciones dentro de la matriz. Y en las matrices de interacciones planta-animal indica la generalización-especialización de cada especie.
- 3) Conectancia: es la proporción de interacciones registradas en relación al número total de interacciones posibles (Jordano, 1987). A medida que aumenta la riqueza de especies de una comunidad, incrementa también el número de interacciones registradas. No obstante, la conectancia disminuye exponencialmente, esto es un patrón muy general en redes ecológicas ya que las matrices de interacción son matrices dispersas con baja frecuencia de elementos no-nulos (Jordano *et al.*, 2009).
- 4) Anidamiento o encajamiento (nestedness), es un patrón de asimetría en la especialización de la red, en el que las especies especialistas interactúan exclusivamente (o mayoritariamente) con generalistas, pero éstas últimas interactúan también entre ellas (Jordano *et al.*, 2009). El grado de encajamiento se puede cuantificar midiendo la temperatura o grado de desorden de la matriz, para esto se propuso un estadístico donde se reorganizan las filas y columnas de acuerdo a un orden decreciente de tal forma que “k” se maximice; las medidas resultantes proporcionan valores que oscilan entre 0 y 100, valores próximos a 0 son indicativos de matrices muy encajadas (fría) y los próximos a 100 indican una matriz aleatoria (caliente) (Jordano *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006).
- 5) Número de compartimentos o módulos: se considera como el número de subgrupos de la red conformados por especies que interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí y que no están conectados con otros grupos (grupos cohesivos de nodos altamente conectados) (Villa-Galaviz *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014).
- 6) Modularidad: sugiere si hay un grupo de individuos, especies o parches de hábitat que muestran más interacción entre sí que con otros grupos de la red. Mide la proporción de los bordes que conectan los nodos dentro del mismo módulo (dada por

la frecuencia y la conectividad de los módulos dentro de la red). Debido a que el grado de modularidad determina la densidad de la conexión entre diferentes grupos, el grado de modularidad puede diferir en su dinámica ecológica y evolutiva (Marquitti *et al.*, 2013). En estas redes, la dinámica coevolutiva estaría más favorecida dentro de esos módulos, actuando como vórtices con mayor intensidad de interacciones y, por tanto, con mayor potencial coevolutivo. Estos vórtices coevolutivos son probablemente más frecuentes en redes de interacciones antagonistas, donde el patrón de generalización de las interacciones es menor que en las redes de polinización y dispersión de semillas (Lewinsohn *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2009).

- 7) Especialización de la red (H2): se basa en la desviación entre lo observado y lo esperado en el número de interacciones en cada red, asumiendo que todas las especies interactúan con sus pares en proporción a su frecuencia total observada. Esta métrica tiene la ventaja de que no se ve afectada por el esfuerzo de muestreo, el tamaño de la red o simetría permite comparaciones entre redes robustos y fiables (Bluthgen *et al.*, 2006; Villa *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014).
- 8) Robustez: calcula el área debajo de la curva de extinción generada por “second extinct” como una pérdida de la robustez del sistema a la pérdida de especies. La curva, propuesta por primera vez por Memmott *et al.*, (2004), se basa en el hecho de que si una fracción dada de las especies de un gremio (por ejemplo, los polinizadores) se eliminan, un número de especies del otro gremio (por ejemplo, plantas) que dependen de sus interacciones, se extinguen. La pendiente y la forma general de la curva presentó una descripción gráfica directa de la tolerancia de un sistema para la extinción de sus especies componentes (Bluthgen *et al.*, 2006; López *et al.*, 2014).
- 9) Sobreposición de nicho: patrón para comprender la organización comunitaria y la mediación de la superposición del uso de los recursos entre las diferentes especies dentro de un mismo gremio comunitario o nivel trófico. Este patrón ha tenido varias propuestas metodológicas ya que es muy similar a la similitud (Gotelli *et al.*, 2015).
- 10) Diversidad de Shannon: es el índice de la diversidad de Shannon de interacciones (es decir, el registro de la red). El índice mide la probabilidad de encontrar dos individuos de la misma especie en dos ‘extracciones’ sucesivas al azar sin ‘reposición’.

- 11) “d’”: es la especialización de cada especie en base a su discriminación por parte de la selección aleatoria de los socios. La idea de este índice es calcular la diversidad de Shannon para cada columna (valores en bruto) y se vuelve a situar entre el máximo teórico y el mínimo (valores de rendimiento entre 0 y 1). Más específicamente, se vuelve d' cuando se calcula en base a la prima d , $d_{\min}$ (valor mínimo para cada especie, basado en un anidamiento perfecto de la matriz) y $d_{\max}$ (valor teórico máximo posible dado el número de observaciones de interacciones y las distribuciones marginales observadas) para cada especie (Bluthgen *et al.*, 2006).
- 12) Resistencia de las especies (species strength): es la suma de las dependencias de cada especie; su objetivo es cuantificar la relevancia de una especie a través de todos sus socios (Bascompten *et al.*, 2006).
- 13) Especies núcleo/periferia (core-periphery): Los análisis de núcleo-periferia se basan en procesos al azar. Ya que las especies tienen mayor posibilidad de interactuar entre sí y dar lugar a grupos especialistas (núcleo principal) que son responsables de mantener el patrón de la red (Lange *et al.*, 2013). Las especies núcleo son más importantes para la estabilidad y funcionamiento del sistema en su totalidad que las especies periféricas, principalmente por que el núcleo central de las especies interactúa prácticamente con todas las especies de la red (Bascompte & Jordano, 2006; Dáttilo *et al.*, 2013).

1.4 Estudio de redes en ambientes sucesionales

Los procesos naturales cambian continuamente a los ecosistemas. Estos cambios pueden tardar años o incluso siglos; presentando un patrón sistemático que sigue un proceso ordenado conocido como sucesión ecológica (Leps *et al.*, 2001). Dicho de otra manera es el remplazo de las especies, en su estructura, composición taxonómica, abundancia de especies y las funciones del ecosistema a través del tiempo, dejándolo en el estado original previo al disturbio o bien estados alternativos (Pickett & White, 1985; Whitmore, 1998; Morin, 2011; Juárez Fragosó, 2014). Los cambios y la velocidad que sufre el ecosistema en la sucesión, dependen de las características del disturbio como la extensión, intensidad, frecuencia y la disponibilidad de propágulos regenerativos (ej: semillas y plántulas locales y foráneas) así

como el ambiente biótico y abiótico del sitio (ej: depredadores, granívoros, herbívoros, patógenos, parásitos, etc.) (Pickett & White, 1985; Pickett *et al.*, 1987; Cancela, 2013).

La mayoría de los estudios sobre sucesión secundaria se han centrado en los patrones de restauración de las comunidades de plantas (Quezada *et al.*, 2009; Ramos *et al.*, 2012; Villa-Galaviz *et al.*, 2012; Juárez Fragoso, 2011 y 2014) ya que componen la mayor parte de la biomasa de los ecosistemas y resulta determinante para la estructura y el funcionamiento de los mismo (Morin, 2011). Las redes ecológicas vistas desde las redes de restauración proporcionan una poderosa herramienta para evaluar el resultado de los programas de restauración y se ha visto que son más susceptibles a la perturbación (Forup *et al.*, 2008), por lo que nuestra comprensión de estos sitios de restauración y de sucesión con otros componentes y sus interacciones biológicas sigue siendo poco conocido. Los ambientes en procesos de sucesión suelen ser escenarios idóneos para ver cómo cambian las redes de interacciones, debido a que potencialmente se pueden acoplar modificaciones en la configuración de las especies (plantas-animales) a través de un gradiente (López *et al.*, 2017). Los estudios deberían incluir no sólo el restablecimiento de las especies si no también el restablecimiento de las interacciones ecológicas y sus funciones (Ribeiro da Silva *et al.*, 2015), explorado los efectos de la fragmentación del hábitat en la red y la dinámica evolutiva.

Los estudios en las comunidades de insectos con plantas en sucesión son escasos, pero es importante tener el conocimiento de los patrones sucesionales y sus causas subyacentes para comprender las fuerzas que impulsan los cambios temporales en este tipo de comunidades (Jeffries *et al.*, 2006; Morin, 2011). Las comunidades de insectos herbívoros pueden ser indicadores de ecosistemas, pueden responder a los cambios de nutrientes de las plantas, proveen alimento para otros niveles tróficos más altos, esto juegan un papel importante en los procesos de los ecosistemas (Jones & Paine, 2006). Los cambios en las comunidades vegetales pueden ser impulsados por la arquitectura o perturbaciones del sitio, que pueden influir en las comunidades de insectos herbívoros, especialmente si los herbívoros presentan un tipo de especialización con ciertas especies de plantas (López *et al.*, 2017)

Existen otros mecanismos relacionados con la heterogeneidad de estos estados sucesionales donde se sugiere que la diversidad y la abundancia de las comunidades de insectos herbívoros pueden aumentar con la edad de los bosques (Jeffries *et al.*, 2006). Esto

se debe a la complejidad estructural que presenta la vegetación ya que los bosques antiguos pueden proporcionar clases de tamaños de árboles (ej. diámetro del tallo) en relación a bosques más jóvenes. Se ha encontrado una mayor diversidad de insectos en bosques más jóvenes debido a la presencia de especies especializadas en las primeras etapas sucesionales (Lewinsohn *et al.*, 2005; Jeffries *et al.*, 2006). El daño por herbívoros puede ser hasta diez veces más alto en hojas jóvenes que en hojas maduras (Coley, 1990), tres veces más alto en especies pioneras, en relación a especies tolerantes a la sombra y llegar a ser dos veces más alto en la época de lluvias respecto a la época de secas (Coley, 1983; Sánchez *et al.*, 2010). Se ha observado que la herbivoría influye en el aclareo de un bosque maduro (Coley, 1990) y que varía (6 - 9 %) dependiendo del estado de madurez del bosque (mayor en los bosques claros de generación natural que en bosques maduros) (de Araújo *et al.*, 2015). Aunque los sitios presenten una recuperación ante la alteración (Ramos *et al.*, 2012; Villa-Galaviz *et al.*, 2012) y se haya podido observar como la densidad y la riqueza de las especies de herbívoros se correlacionan con el aumento de la edad forestal en algunos sitios (Jeffries *et al.*, 2006) aún existe un amplio consenso de que las alteraciones del hábitat por las actividades humanas tienen consecuencias en las especies nativas de dichos sitios.

Desde el pasado siglo los estudios sobre las interacciones mutualistas y antagonistas en restauración y sucesión van en aumento. Furep y colaboradores (2008), presentaron por primera vez la herramienta de análisis de redes como herramienta de restauración a nivel de planta-polinizador, resaltando así que las redes de dispersión de semillas aumentaron mejorando las funciones del sitio de estudio y que el tamaño de la red y el número de interacciones aumenta con el tiempo de restauración. Por otra parte, Villa-Galaviz y colaboradores (2012), muestran que la estructura de las redes planta-herbívoro en sitios de restauración parecen restablecerse rápidamente después de la perturbación a pesar de las diferencias en la riqueza y composición de especies.

Algunos estudios empíricos señalan que la sucesión vegetal secundaria reduce la especialización y la complejidad estructural de las redes planta-herbívoro debido a la alteración de los recursos alimenticios de los insectos herbívoros (Villa-Galaviz *et al.* 2012; López *et al.* 2014; López *et al.*, 2016). Esto es porque las redes de herbívoros en su mayoría se caracterizan por una alimentación altamente especializada ya que la mayoría de las

especies de insectos consumen sólo un pequeño subconjunto del total de especies de plantas huésped (Novotnt & Baseet, 2005; de Araújo *et al.*, 2015). Por lo que la pérdida de especies de plantas nativas puede conducir a la extinción local de herbívoros más especializados (Jeffries *et al.*, 2006).

Existen otros problemas que pueden ser bien abordados desde la perspectiva de las redes de interacción planta-herbívoro y es que la época que vivimos “antropoceno” (Dirzo *et al.*, 2014) ha modificado los hábitats naturales favoreciendo el establecimiento de plantas exóticas y estas compiten con la especialización de plantas nativas, causando extinción de especies o el reemplazo de otras (Harvey *et al.*, 2010; de Araújo *et al.*, 2015). De Araújo *et al.*, (2015) realizaron un estudio donde detectaron que la intensidad del uso de la tierra hace que la especialización general de las redes de herbívoros-planta aumente con niveles altos de actividad antropogénica (alteraciones del hábitat natural), lo que representa un importante impulsor ecológico de las especializaciones de la red.

Una herramienta apropiada que el análisis de redes ha utilizado para conocer la selección de la especialización de los interactuantes es el “species strength”. López *et al.* (2016) destacaron la importancia de los rasgos de resistencia específica de las plantas, es decir la importancia de los atributos defensivos de unas especies de plantas sobre los herbívoros que las comían, así como la especialización de estos insectos herbívoros para comprender las consecuencias ecológicas y evolutivas de las interacciones planta-herbívoro.

Al presentarse alteraciones en el hábitat, los bosques mesofilos de montaña y otros ambientes (antropizados, vegetación secundaria, etc.) presentan un reto. El estudio de las interacciones responde a las alteraciones que se dan en las especies locales de este tipo de ecosistemas, en general, se espera que se reduzca la especialización y la complejidad de interacciones planta-herbívoro por dichas alteraciones (Villa-Galaviz *et al.*, 2012). Existe un amplio consenso de que las perturbaciones del hábitat por las actividades humanas tienen consecuencias negativas en las especies nativas de dichos sitios.

2. Justificación

El estudio de la interacción planta-herbívoro bajo la perspectiva y usando herramientas de redes de interacción tiene el potencial de proporcionar información importante sobre el cambio de la dinámica de los sistemas bajo procesos de sucesión natural, tales como niveles de especialización, número de interacciones, anidamiento, modularidad, conectancia, especies núcleo/periferia, etc (Villa-Galaviz *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014). Ya que en los procesos de sucesión ocurre un aumento en la complejidad y estructura de los ecosistemas conforme aumenta la regeneración, se esperaría una modificación estructural de las redes planta-herbívoro debido a la alteración de los recursos alimenticios de los insectos herbívoros (López-Carretero *et al.*, 2014). Entender estos procesos nos ayudará a dimensionar el impacto de las alteraciones de los ecosistemas y como se reconfiguran ante los disturbios.

3. Objetivos

3.1 General:

Caracterizar la estructura de las redes de planta-herbívoro en tres etapas sucesionales de un área de Bosque Mesófilo de Montaña en relación a la temporalidad.

3.2 Específicos:

- 1) Comparar las métricas de diversidad de plantas y herbívoros en un gradiente sucesional de bosque mesófilo de montaña por temporadas (secas vs. lluvias)
- 2) Comparar los patrones y topología de las redes de herbívoros en un gradiente sucesional de bosque mesófilo de montaña por temporadas (secas vs. lluvias)

4. Hipótesis

Debido a que en el proceso de sucesión se alteran la disponibilidad y tipo de recursos para los herbívoros (López *et al.*, 2014), se espera que las zonas de menor tiempo sucesional presenten redes más generalistas, menos compartimentadas y complejas y esto difiere dentro de las temporadas y esto difiere dentro de las temporadas (Villa-Galaviz *et al.*, 2012). De la siguiente manera:

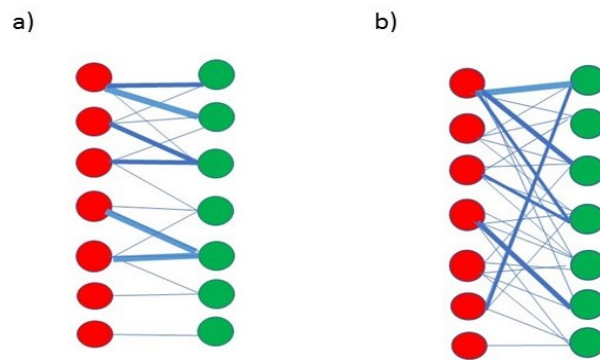


Figura 3. Representación gráfica hipotéticas, en donde la sucesión afecta directamente la topología de las redes haciéndolas más a) específicas o b) generalistas.

5. Materiales y Métodos

5.1 Área de Estudio

En el 2010 se declara a La Martinica como Área Natural Protegida, la cual cuenta con 5.3 hectáreas que se localiza en el centro del estado de Veracruz y forma parte del municipio de Banderilla (Fig. 4). Se encuentra en las estribaciones del volcán Cofre de Perote, en la vertiente noreste. Colinda al norte con el municipio de Jilotepec, al sur con Xalapa y al oriente con Tlalnahuayocan (SEDESMA-CGMA-UV, 2006; Juárez-Fragoso 2011).



Figura 4. Localización del área de estudio

El sitio presenta un gradiente altitudinal de 1,570 a 1,620 msnm, formando lomeríos de pendientes fuertes por arriba de los de 50°, lo cual permite la recarga de agua pluvial que da origen a más de 12 manantiales, que abastecen de agua a los poblados circunvecinos de los municipios conurbados de Xalapa y Banderilla.

El clima es C (fm) frío-húmedo con una temperatura media anual de 18° C y la precipitación de 1 500mm. Las lluvias son uniforme durante todo el año, sin embargo, las lluvias más abundantes se presentan en verano y principios de otoño, para el resto del año son ligeras, teniendo influencia de vientos de norte durante el invierno (Vázquez *et al.*, 2006).

El municipio donde se ubica La Martinica está representado principalmente por Bosque Mesófilo, el cual a pesar de la presión antrópica y ambiental aún conserva una gran

parte de su biota nativa. La vegetación se compone básicamente de árboles típicos tales como: liquidámbar (*Liquidambar styraciflua*), encino-roble (*Quercus xalapensis*), encino (*Q. leiophylla* y *Q. germana*), marangola (*Clethra mexicana*); árboles más pequeños: palo verde (*Turpinia insignis*), aguacatillo blanco (*Cinnamomum effusum*), pipinque (*Carpinus caroliniana* y *Ostrya virginiana*), siete hojas (*Oreopanax xalapensis*); algunos arbustos: *Palicourea padifolia*, *Eugenia xalapensis*, *Miconia glaberrima* y *Ocotea psychotrioides* así como de palo amarillo (*Rhamnus capraeifolia*) (Williams-Linera, 2002). En el estrato herbáceo se encuentran helechos (*Adiantum* sp.), mozote (*Melampodium divaricatum*), platanillo (*Heliconia* sp.), así como *Scolopendrium* sp., *Selaginella* sp., *Echeveria* sp., *Aquimenes grandiflora*, *Canna generalis*. Entre la vegetación epífita se pueden observar orquídeas como *Epidendrum radiatum*, *Isochilus linearis* y *Maxillaria variabilis*; bromelias de los géneros *Catopsis* y *Tillandsia spp.* (tenchos). Es muy notoria la presencia de helechos arborescentes como *Sphaeropteris horrida*, *Cyathea fulva* y *C. mexicana* (maquiques), característicos de las partes bajas, cañadas y riveras de arroyos y manantiales, estos helechos se encuentran en peligro de extinción (SEDESMA-CGMA-UV, 2006; Vázquez *et al.*, 2006; Juárez-Fragoso, 2011).

Históricamente La Martinica fue una propiedad privada, con tendencia potencial a su fraccionamiento y a ser utilizada como área habitacional. Poniendo así un mosaico formado por zonas en buen estado de conservación, áreas con sucesión secundaria y pastizales (Fig. 5).

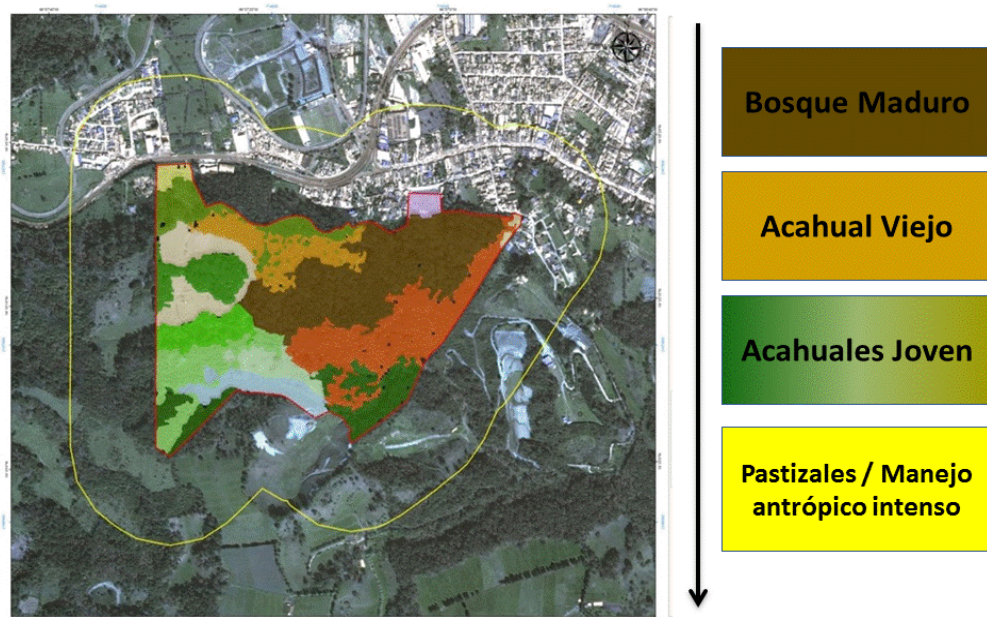


Figura 5. Grados de perturbación del sitio

A pesar de que La Martinica aún conserva una alta riqueza tanto florística como faunística presenta un fuerte grado de perturbación por las presiones de la mancha urbana que la rodea. Entre los principales problemas a los que se enfrenta están la tala de especies de encino (*Quercus* spp.); la extracción hormiga de plantas epífitas, aves canoras y algunos mamíferos pequeños como zorras y armadillos, y las actividades ganaderas de los terrenos colindantes que cada día le ganan terreno a la zona protegida, dejando claras zonas de regeneración natural (que van desde pastizales hasta bosques maduros) las cuales han sido reportadas por Libreros (2011) y Cancela (2013) (Fig. 5).

5.2 Metodología

5.2.1 Muestreo de campo:

En cada uno de los tres sitios (acahual joven, acahual viejo y bosque conservado) se realizaron 5 transectos de 25 x 2 m. Estos transectos se establecieron al azar; cuidando que no se traslaparan. En cada uno de ellos se censaron plantas que presentaran un diámetro a la altura del pecho ≥ 2.5 cm y con > 30 cm de altura, asignando a cada individuo un número y su identidad taxonómica. En este estudio se excluyeron lianas y hierbas.

El presente trabajo se realizó en 2015. La temporada de secas abarcó de Marzo a Junio, mientras que la de lluvias ocurrió en los meses de Julio a Octubre. Cada uno de los transectos era revisado en periodos de 15 días; cada individuo de planta marcado era revisado exhaustivamente en busca de herbívoros. Se registraron aquellos herbívoros que se encontraban fijos o comiendo en la planta. En general se registraban insectos masticadores de hojas (los cuales pueden dejar la hoja esclerotizada, con huecos, comida alrededor de los bordes o consumida en su totalidad), insectos como ortopteros y larvas de lepidópteros, así como algunos escarabajos; también fueron contabilizados, chupadores de savia de las hojas (que pueden producir una serie de puntos o manchones en la planta como pulgones y chinches; finalmente se contabilizó el daño visible de algunos insectos agalleros.

Para el caso de las interacciones en árboles que no se podía tener acceso fácilmente a la copa, se tomó una muestra de tres ramas al azar teniendo un mínimo de 100 hojas por árbol. Se procuraba no realizar mucho movimiento a las hojas ya que los herbívoros podían caer antes de ser colectados (Stanley, 2010).

5.2.2 Colecta de material:

Cada individuo (insectos) que se encontraba comiendo de su hospedero era recolectado y envasado en alcohol al 70% y trasladado al laboratorio para su posterior identificación taxonómica. En el caso de las larvas de lepidóptero eran transportadas en envases con orificios y alimento, para ser trasladadas al laboratorio para su crianza hasta el estado de pupa y procurar el adulto (López-Carretero *et al.*, 2014), siendo alimentados de la misma especie de planta en que fueron encontrados al momento de su colecta. Los insectos en su mayoría se identificaron a nivel de unidades taxonómicas reconocidas (UTR's) llegando algunas a familia y genero.

Para el caso de las plantas, éstas fueron colectadas para su identificación taxonómica y al mismo tiempo se determinó la estrategia de establecimiento que realizan, es decir si su desarrollo es tolerante o pionera.

5.3 Análisis Estadístico

Con cada uno de los registros de la interacción planta-herbívoro que se construyeron en los ocho meses de muestreo, sirvieron para construir la base de datos. Las filas estaban representadas por especies de plantas (nivel trófico inferior) y las columnas las unidades taxonómicas reconocidas (nivel trófico superior), quedando así conformadas las matrices generales, por temporadas y por sitios.

5.3.1 Índice de valor de importancia

Para determinar el valor de importancia de las plantas y los herbívoros se sumó la densidad relativa (DeR) y frecuencia relativa (FR), por lo tanto, la suma total de los valores relativos de cada parámetro fue igual a 100 y el valor de importancia total de 200. El resultado final de este análisis permitió conocer la relevancia ecológica de cada especie en cada uno de los sitios de muestreo (Mostacedo y Fredericksen 2000).

5.3.2 Análisis de diversidad

Para analizar la diversidad se calcularon: Índice de Shannon H, Equidad (J), Alpha de Fisher, así como el Índice de Morisita para conocer la similitud de las especies:

1) Índice de Shannon (abundancia proporcional) (entropía). Este índice toma en cuenta el número de individuos, así como el número de taxa. Varía desde 0 para las comunidades con un solo taxón a valores altos para las comunidades con muchos taxa, cada uno con unos pocos individuos. Su fórmula es: $H = - \sum i \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$

$\sum$ es la sumatoria sobre las especies ($i= 1, 2, \dots$) de la población, n_i al número de individuos de la especie y n a la población total. El valor del Índice de Shannon se incrementa en dos sentidos: conforme a un mayor número de especies y a una mayor uniformidad, resultando entonces que la proporción de individuos es más homogénea. Dependerá del número de especies presentes y de la frecuencia con que estén representadas (Magurran, 1988).

2) Equidad, esto es la diversidad de Shannon dividido por el logaritmo del número de taxa. Representando la uniformidad con que los individuos se dividen entre los taxa presentes.

3) Alfa de Fisher (riqueza específica), es un índice que evalúa la diversidad en función del número de individuos y del número de especies; definida implícitamente por la fórmula:

$$S = a * \ln (1 + n/a)$$

donde, S es el número de taxa, n es el número de individuos y a es el alfa de Fisher. Un valor bajo muestra que el número de especies es escaso y un valor alto indica que el número de especies es abundante, es decir, más diversidad de especies.

4) Índice de Morisita, cuantifica la semejanza y es fuertemente influenciado por la abundancia de la especie más común, la influencia de la riqueza de especies y el tamaño muestra es poco significativo. Para evitar esto, una versión modificada ha sido usada:

$$IM - H = 2\sum(a_{ni} b_{ni}) / [(da + db)(aN)(bN)]$$

donde, aN = número de individuos de la comunidad A, y a_{ni} = número de individuos de la i -ésima especie en A. $da = \sum a_{ni}^2 / aN^2$, todos estos índices fueron calculados en el software PAST 3.13.

5.3.3 Estrategia de establecimiento

Una vez identificadas las plantas de manera taxonómica se determinó el tipo de estrategia de establecimiento de cada una de las especies. Se realizaron comparaciones de los tres sitios en cuanto al número de especies, abundancia y porcentaje (%).

5.3.4 Análisis de Redes

Se realizaron bases de datos y matrices de interacción de manera cuantitativa y cualitativa para cada una de las etapas sucesionales y se corrieron dichas matrices en el programa Pajek (de Nooy *et al.*, 2005) para generar gráficos para la visualización de los dos tipos de datos, es decir, la relación entre nodos de dos grupos distintos y la descripción propia de las matrices de interacción (Jordano *et al.*, 2006).

Parámetros en la estructura de las redes:

- 1) Tamaño de la red: riqueza total de especies. Para cada especie animal de herbívoro podemos mantener un registro de las especies de plantas con las que ella interactúa. Suma de vectores fila (herbívoro) vs vectores columna (plantas).

- 2) Grado (k): Es el número de enlaces o interacciones que tiene un nodo o especie en particular. Los elementos pueden mostrar presencia–ausencia, es decir, si se encuentra interacción de la especie de herbívoro con la especie de planta toma un valor de 1 pero cuando no existe ningún registro de interacción toma un valor de 0 (Jordanos *et al.*, 2009). Las matrices también pueden contener información cuantitativa, es decir estimaciones de intensidad o fuerza sobre el número de interacciones (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006; Rico-Gray 2006).
- 3) Conectancia: la fracción de interacciones registradas respecto al total posible es una variable característica de cada comunidad que define la conectancia.

$$C = \frac{I}{P \times A}$$

Donde I es el número total de interacciones observadas y P x A es la riqueza de especies de una comunidad. (Jordanos *et al.*, 2009).

- 4) Anidamiento (nestedness): es un patrón de asimetría en la especialización de la red, donde la mayoría de las especies especialistas interactúan exclusivamente con más especies generalistas. Para obtener este valor se utilizó la métrica NODF (métrica anidamiento basado en la superposición y la disminución de relleno) en el software ANINHADO 3.0, la significancia se estimó con el procedimiento de Monte Carlo donde se realizaron 1000 aleatorizaciones creadas a partir del modelo nulo (Ce) con el fin de evaluar si la probabilidad de una interacción entre un herbívoro y una planta era proporcional al número total de las interacciones observadas. En este modelo nulo, suponemos que la probabilidad de que se produzca una interacción es proporcional al número observado de interacciones tanto de la planta y herbívoros (Bascompte *et al.*, 2003; Almeida-Neto *et al.*, 2008). Aninhado presenta otro modelo nulo (Er) que consiste en que las presencias son asignadas aleatoriamente a cualquier celda dentro de la matriz (Manual de Aninhado). Formalmente podemos definir como:

$$N^* = (N - \tilde{N}_r) / \tilde{N}_r$$

donde N es el valor de anidamiento de la matriz mientras que $\tilde{N}_r$ se define como el valor promedio de anidamiento de las repeticiones aleatorias (Díaz-Castelazo *et al.*, 2010; Villa-Galaviz *et al.*, 2012; Dáttilo *et al.*, 2013).

- 5) Número de compartimentos: los compartimentos, también conocidos como módulos, son grupos cohesivos de nodos altamente conectados; se consideran como subgrupos de la red que no están conectados o están muy poco conectados (Villa-Galaviz *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014). Es un atributo de la red que está muy relacionado con la Modularidad. Este valor fue calculado en el programa MODULAR.
- 6) Modularidad: conjunto de matrices o listas de bordes que representan redes unipartitas o bipartitas, identificando módulos u subgrupos de especies que interactúan con más frecuencia. Ese valor fue calculado con el índice de “M” (en un rango de 0-1) en el programa MODULAR, basado en el algoritmo de Newman y Girvan, mientras que su significancia se estimó usando pruebas de Monte Carlo a través de 1000 aleatorizaciones (Stouffer & Bascompte, 2011). Se calculó:

$$M^* = (M - MR) / MR$$

donde, M es el valor del anidamiento de la matriz y MR se refiere al valor promedio de la modularidad de réplica aleatoria (Olesen *et al.*, 2007; Villa-Galaviz *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014). Los modelos nulos que se encuentran en MODULAR son el modelo de Erdos- Renyi (P. Null1) y el modelo nulo 2 (P. Null2). El P. Null1 cada par de nodos tiene la misma probabilidad de estar conectado por un borde. La probabilidad de que un par (i, j) se vincule está dada por:

$$P(i, j) = \frac{E}{R \cdot C}$$

donde E es el número de aristas en la red. Si la red es bipartita R y C son el número de nodos en cada conjunto de la red. El modelo nulo 2 es la probabilidad de que un par esté conectado por un borde y es proporcional al número de bordes que tienen los nodos. La probabilidad de que un par (i, j) está vinculada por:

$$P(i, j) = \frac{1}{2} \left(\frac{K_{iER}}{C} + \frac{K_{jEC}}{R} \right)$$

donde K_i es el número de bordes del nodo i en la partición de R y K_j es el número de bordes del nodo j en la partición C (Marquitti *et al.*, 2013).

- 7) Especialización de la red (H2): es una medida de segregación de nicho entre especies basada en la desviación entre el número de interacciones reales de las especies y el número total de interacciones esperadas de la red (Bluthgen *et al.*, 2006). Los valores de H2 varían entre 0 (especialización mínima) y 1 (máxima especialización), se

utilizó el paquete bipartite (Dormann *et al.*, 2009) en el software de R ver. 3.2.2. (Bluthgen *et al.*, 2006, Villa-Galaviz *et al.*, 2012, Dáttillo *et al.*, 2013); López *et al.*, 2014).

- 8) Robustez: calcula el área por debajo de la curva de extinción; se utilizó networklevel el paquete bipartite generado por second-extinct. en el software “R” ver. 3.2.2.
- 9) Sobre posición o traslape de nicho: medida de similitud en el patrón de interacción entre especies del mismo nivel trófico, calculado como índice de Horn. Los valores cercanos a 0 (no se parecen en el uso del recurso) indican que no hay uso común de nichos, y 1 indica superposición de nicho perfecto (que se parecen en el uso del recurso). Se utilizó networklevel el paquete bipartito de software “R” ver. 3.2.2.
- 10) Diversidad de Shannon: es la diversidad del registro de las interacciones en la red. La diversidad de Shannon es:

$$H_i = -\sum_j^J 1 \left[\left(\frac{a_{ij}}{A_i} \right) \ln \left(\frac{a_{ij}}{A_i} \right) \right]$$

para la especie i , o para la toda la red,

$$H_2 = \sum_i^I = 1 \sum_j^J = 1 \left[\left(\frac{a_{ij}}{m} \right) \ln \left(\frac{a_{ij}}{m} \right) \right], \text{ con}$$

$$A_i = \sum_j^J 1 a_{ij} \text{ y } m = \sum_i^I = 1 \sum_j^J = 1 a_{ij}$$

(Blüthgen *et al.*, 2008) Se utilizó la función “networklevel” del paquete bipartito en el software “R” ver. 3.2.2.

- 11) “d”: es un índice que calcula que tan fuerte una especie se desvía de un muestreo aleatorio de parejas interactuantes disponibles. Sus valores van de 0 (sin especialización) a 1 (especialista perfecto) (Blüthgen *et al.*, 2006). Se utilizó la función “specieslevel” del paquete bipartito en el software “R” ver. 3.2.2.
- 12) Resistencia de las especies (species strength): Calcula la fuerza de las especies de nivel superior como una medida de la importancia de una especie en la red. Se utilizó la función “specieslevel” del paquete bipartite en el software “R” ver. 3.2.2.
- 13) Especies núcleo/periferia: son nodos componentes de la red definidos en función de su centralidad, que se calculan con la fórmula:

$$Gc = (K_i - K_{mean}) / \sigma_k ,$$

donde K_i es el número de enlaces por una planta/herbívoro dada, donde K_{mean} es el número de enlaces para todas las especies de planta/herbívoro en la red, y σ_k es la

desviación estándar del número de enlaces para las especies de plantas/herbívoros. Las especies que tenga $G_c > 1$ son aquellas con el mayor número de interacciones en relación con otras especies del mismo nivel trófico y por lo tanto son consideradas como especies que constituyen el núcleo generalista. En cambio las especies con $G_c < 1$ son aquellas con menor número de interacciones en relación con otras especies del mismo nivel trófico, y por lo tanto son consideradas como especies que constituyen la periferia de las redes (Dáttilo *et al.*, 2013; Lange *et al.*, 2013).

6. Resultados

6.1 Análisis de diversidad

Se registraron un total de 590 plantas, agrupadas en 31 familias, 41 géneros y 61 especies. En relación con los insectos herbívoros se registró un total de 459 individuos agrupados en al menos 7 órdenes y 106 UTR's.

En términos de riqueza, el bosque conservado presentó 42 especies de plantas, seguidas del acahual joven y el acahual viejo con 26 y 25, especies respectivamente (Tabla 1). Al comparar los índices de diversidad (Tabla 1), encontramos que el bosque conservado es significativamente más diverso que el acahual joven y viejo ($P < 0.0001$, Delta = 3.193), siendo estos últimos indistinguibles entre sí.

En el caso de los insectos herbívoros la mayor riqueza se encontró en el acahual joven con 61 UTRs, seguidos del bosque conservado (47) y del acahual viejo (44) (Tabla 1). Los valores del índice de diversidad (Tabla 1) no muestran diferencias significativas entre ellos. Sin embargo se puede observar que la menor diversidad tanto de plantas como de insectos herbívoros se encuentra en el acahual viejo (2.6 y 3.15).

Tabla 1: Métricas de riqueza y diversidad de plantas y herbívoros en las tres etapas sucesionales estudiadas.

	Bosque Conservado		Acahual Viejo		Acahual Joven	
	Plantas	Herbívoros	Plantas	Herbívoros	Plantas	Herbívoros
Familias	22	10	18	8	19	14
Géneros	26	10	20	5	22	5
Especies	42	47*	25	44*	26	61*
Individuos	219	121	181	123	190	215
Shannon H	3.19	3.26+	2.6	3.15	2.47	3.44
Equidad J	0.871	0.842+	0.879	0.828+	0.778	0.836+
Alpha de Fisher	13.87	29.41+	7.86	25.58+	7.25	28.39+

Valores significativos de P (< 0.0001) se representan en negritas. Y los valores de + no hay diferencia significativa. Los valores de * son UTRs.

Con base al índice de Equidad el valor más alto para las plantas se presentó en el acahual viejo (0.879) y el más bajo para el acahual joven (0.778). Para los herbívoros el bosque conservado tuvo el valor más alto (0.842) y el acahual viejo, más bajo (0.828). El índice de alfa de Fisher muestra que el bosque conservado presenta una riqueza mayor en relación a los acahuales, presentando los valores más altos tanto para plantas (13.87) como para insectos (29.41).

Al analizar la riqueza y diversidad de plantas y herbívoros por temporadas se observa que la temporada de lluvias en el bosque conservado presenta un mayor registro de especies de plantas (30) siendo dos veces mayor al número encontrado en los acahuales. Para el caso de los herbívoros el mayor registro de UTRs fue en el acahual joven tanto para lluvias como para secas y el menor registro fué en el acahual viejo para la época de lluvias (Tabla 2).

Tabla 2. Registro de herbívoros en secas y lluvias en el gradiente de sucesión.

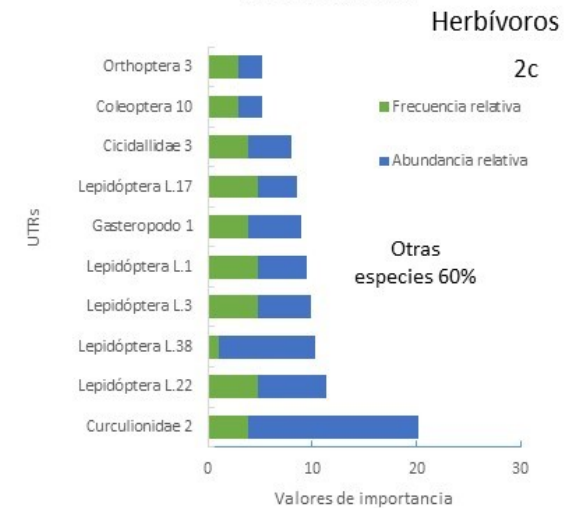
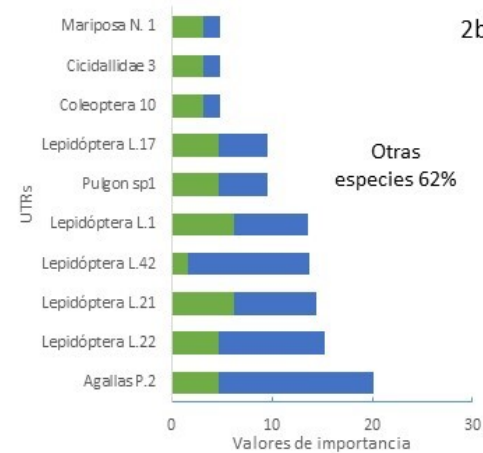
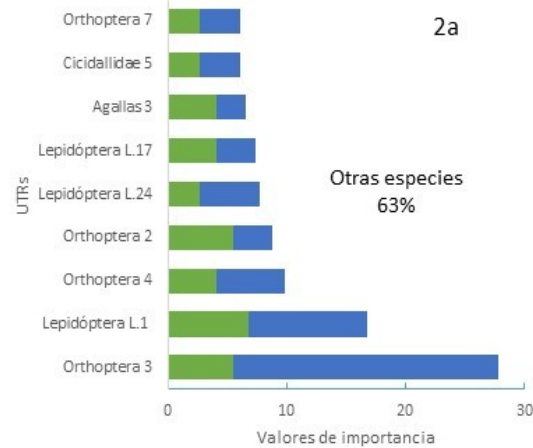
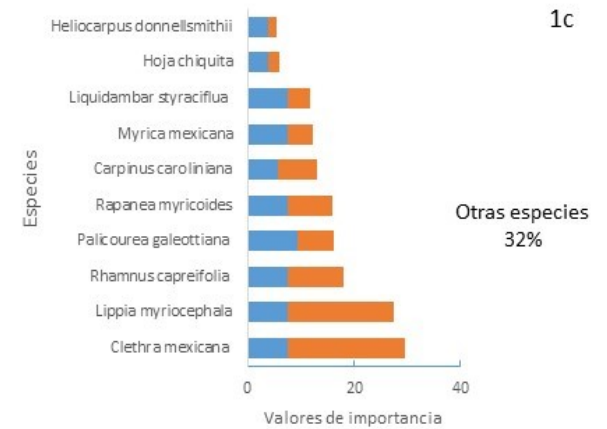
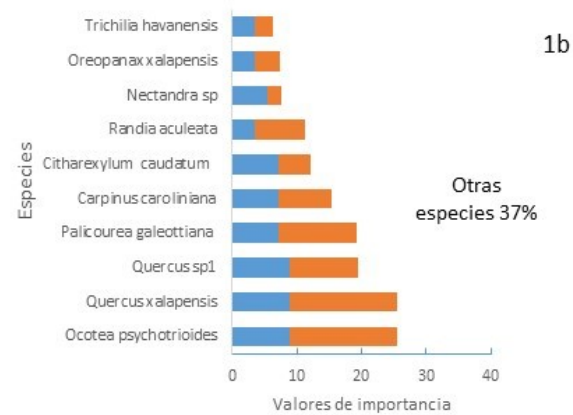
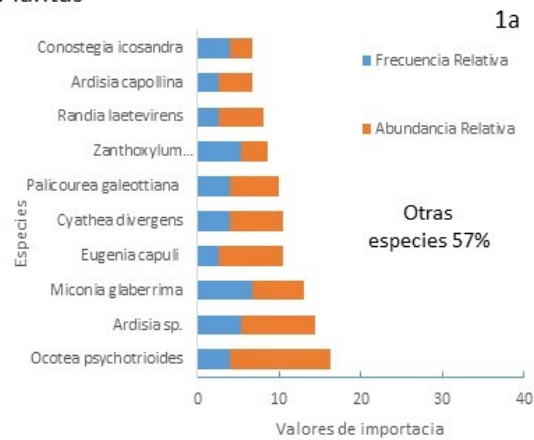
Sitio	Número de Especies de Plantas		Número de UTRs de Herbívoros		Registro de Interacciones	
	secas	lluvias	secas	lluvias	secas	lluvias
Temporada						
Bosque conservado	22	30	24	30	38	79
Acahual Viejo	13	15	26	20	41	77
Acahual Joven	15	15	38	43	119	97

6.2 Estructura de la vegetación entre sitios.

Ocotea psychotroides resultó ser la especie con el valor de importancia más alto (ponderado por su abundancia) representa el 16% y el 25% del IVIr total tanto para bosque conservado y acahual viejo, respectivamente. Por otro lado, *Clethra mexicana* lo fue para el acahual joven (30% del IVIr total). Una especie común e importante en los tres sitios fue *Palicourea galeottiana* (con valores de IVIR de AV= 19%, AJ= 16% y BC= 10%; Fig. 1 a,b, c). El acahual viejo presenta algunas especies típicas de bosque conservado tales como *Quercus* Spp. Tuvo el 75% de las especies con hábitos de crecimiento lento (tolerantes) (Fig. 6). En cambio, para el acahual joven la especie con mayor valor es *Clethra mexicana*, seguida por *Lippia myriocephala* (30%, 28%), ambas especies típicamente pioneras.

Para el caso de los herbívoros, el bosque conservado mostró que el grupo taxonómico más importante fue el Orthoptera con el UTRs “orthoptera 3” (28%), en el acahual viejo fueron la UTRs “Agallas 2” (20%), y el acahual joven las UTRs más importantes son “Curculionidae 2” (20%), seguidas de las larvas de Lepidoptera (Fig. 6). Los dos acahuales presentan a Lepidoptera L.22 (AV= 15% y AJ= 11%) en segundo lugar de IVIr dentro de sus UTRs. En las tres fases de sucesión se encuentra a Lepidoptera L.1 como una de las primeras 5 UTRs de alto valor de importancia (BC= 17%, AV= 16% Y AJ= 9%).

Plantas



Bosque Conservado

Acahual Viejo

Acahual Joven

Figura 6. Frecuencia y abundancia relativas de plantas e insectos herbívoros en las etapas sucesional: bosque conservado (1a y 2a), acahual viejo (1b y 2b) y acahual joven (1c y 2c).

6.3 Especies compartidas

En cuanto a plantas podemos observar que el bosque conservado y el acahual joven presentan porcentajes más altos de semejanza (51%) en contraste con el acahual viejo, 16% (Tabla 3). En cuanto a los herbívoros los acahuales fueron los que presentan mayor semejanza entre ellos aunque solo comparten el 33% de las especies.

Tabla 3. Índice de Morisita de plantas y herbívoros (por debajo de la diagonal subrayadas) y especies compartidas entre las etapas sucesionales de estudio, (en negritas).

	Acahual Joven		Acahual Viejo		Bosque Conservado	
Tipo	Plantas	Herbívoros	Plantas	Herbívoros	Plantas	Herbívoros
Acahual Joven	1	1	7	29	8	18
Acahual Viejo	<u>0.160</u>	<u>0.332</u>	1	1	15	18
Bosque Conservado	<u>0.512</u>	<u>0.258</u>	<u>0.0781</u>	<u>0.206</u>	1	1

6.4 Estrategia de establecimiento

Las especies mas abundantes fueron las tolerantes, en todos los sitios, seguida de las pioneras. En términos de porcentaje, las plantas tolerantes representan el 75% del acahual viejo, seguido del bosque conservado con 62%. En contraste, las plantas pioneras fueron las más dominantes en el acahual joven (37% con 70 individuos). Uniendo las plantas pioneras con las pioneras-tolerantes suman más del 70%, es decir, es la etapa con mas establecimiento pionero que las demás. En cambio, la suma más baja (25%) se presenta el acahual viejo (Fig. 7).

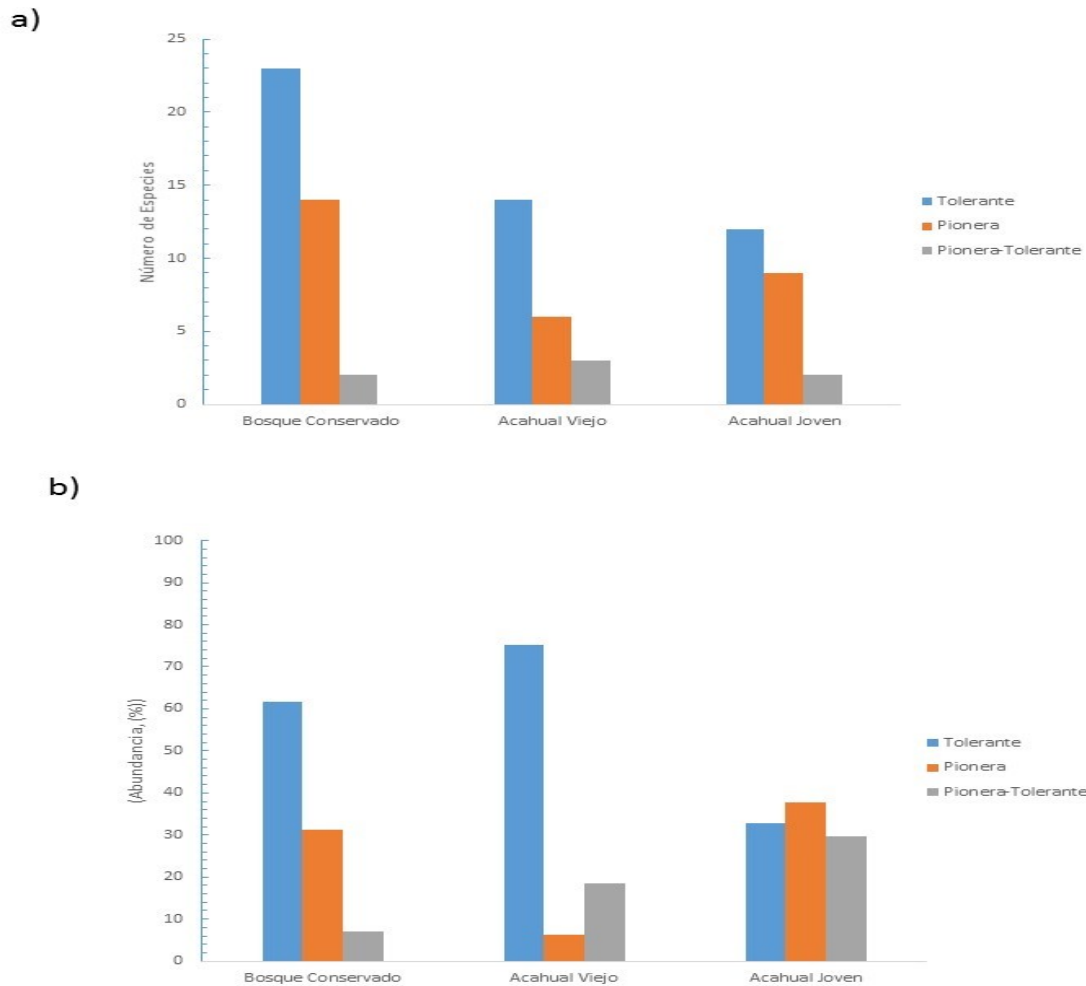


Figura 7. Estrategia de establecimiento de las plantas por a) número de especies y; b) abundancia de especies (% de individuos) en un gradiente sucesional.

6.5 Registro de interacciones

En cuanto al registro de interacciones planta-herbívoro se observó el grado 1 tanto para sitios como para temporadas, aunque destaca el acahual joven durante temporada de lluvias con 33% total de las interacciones. El bosque conservado en lluvias mostró las frecuencias mas amplias en relación al numero de nodos, pues hubo seis valores distintos y las especies interactuaron con una y hasta con catorce especies (6, $K_{max} = 14$), la misma tendencia fue para el acahual joven en temporada de secas que presentó 5 niveles de interacción con un grado “K” máximo de 10 (Fig. 8).

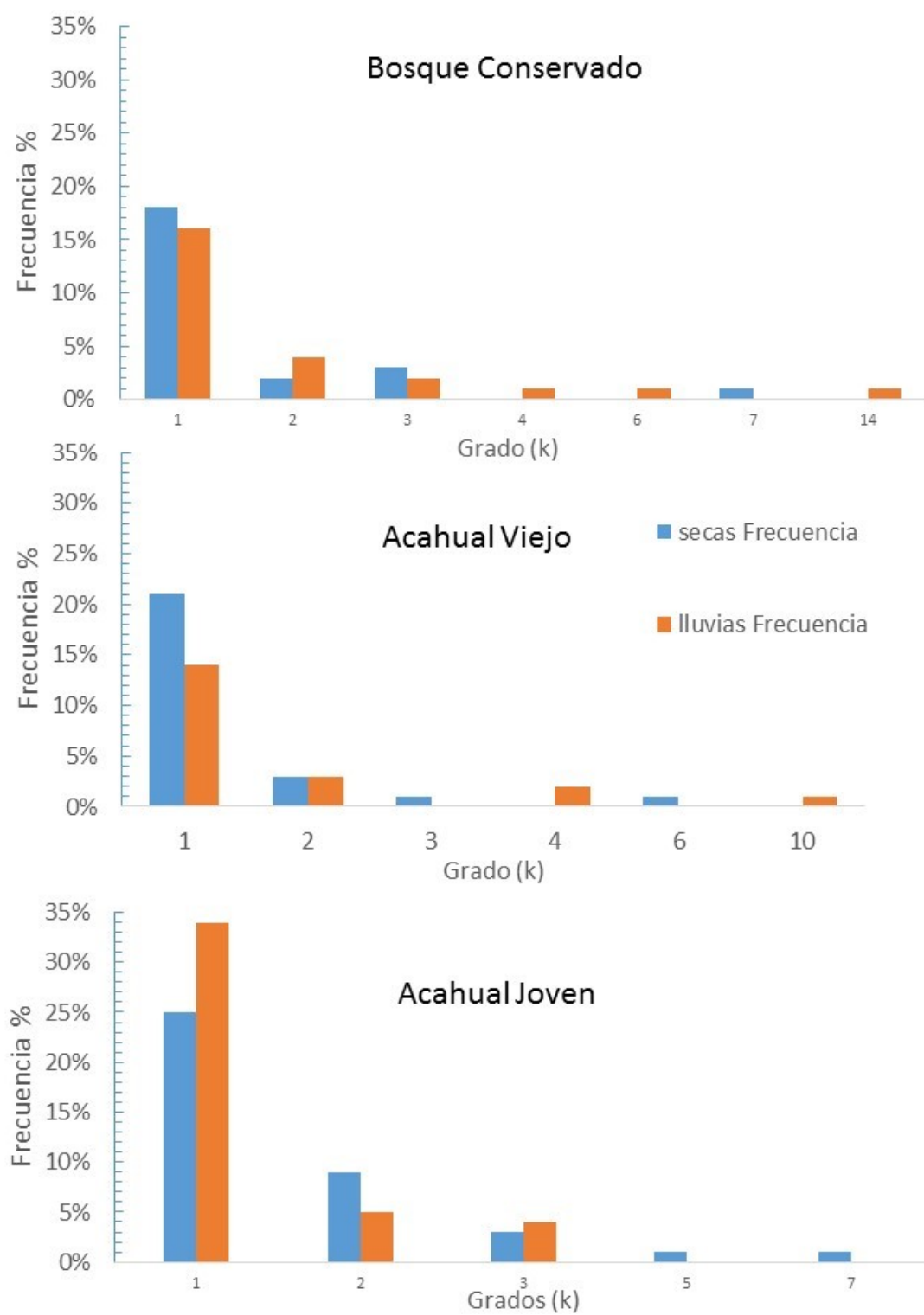


Figura 8. Frecuencia de grado (k) en cada uno de una de las etapas de sucesión, en ambas temporadas.

6.6 Análisis de redes

La red de interacciones planta-herbívoro se muestra en un formato de red bipartita (Fig.9), en donde el primer nivel trófico (plantas) está integrado por 50 especies y el segundo nivel trófico perteneciente a los insectos herbívoros, conformado por 106 UTRs, con un promedio de interacción de 2.85. La red general presenta una topología significativa con un valor de NODF de 12.76, significancia obtenida por el contraste con el anidamiento observado en las redes simuladas NODF (C_e) = 8.07 ($P = 0.0001$). Asimismo, la red presenta una riqueza total de 156 especies (tamaño de la red), una conectancia de 0.050 la cual puede considerarse muy baja, junto con una baja especialización de $H_2 = 0.39$. Las especies más abundantes (con mayor intensidad de interacción) y más generalista en función de la red fueron: *Curculionidae* 2, *Lepidoptera* L.1, *Orthoptera* 3, *Clethra mexicana*, *Ocotea psychotrioides* y más generalistas (con mayor número de enlaces): *Lepidoptera* L.1, *Orthoptera* 3, *Lepidoptera* L.22, *Clethra mexicana*, *Ocotea psychotrioides* de manera general dentro de la red.

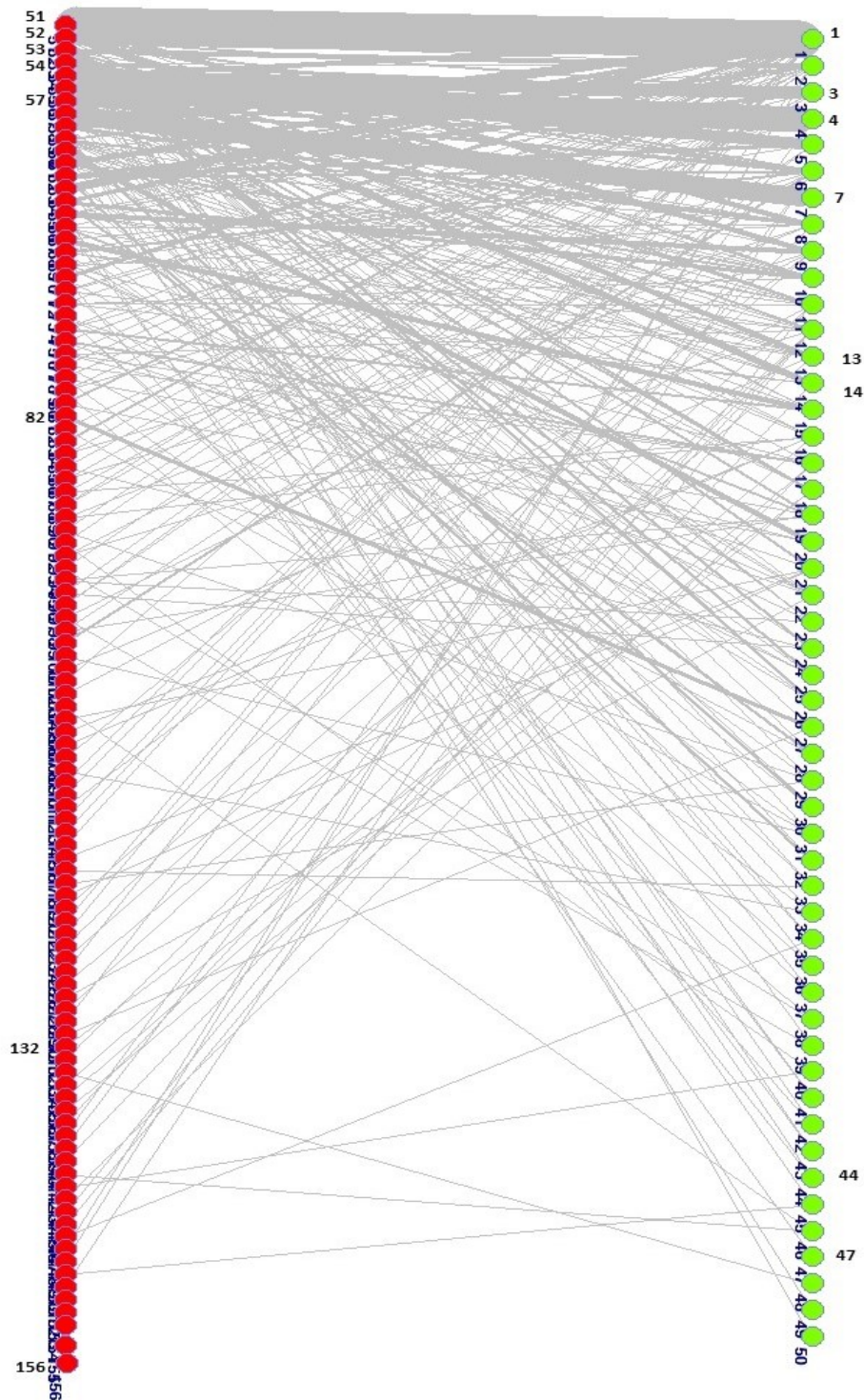


Figura 9. Red total planta-herbívoro. Los nodos rojos del 51 al 156 pertenecen a los herbívoros: 51) *Curculionidae* 2, 52) *Lepidoptera* L.1, 53) *Orthoptera* 3, 54) *Lepidoptera* L. 22, 57) *Lepidoptera* L.17, 82) *Coleóptera* 4, 132) *Lepidoptera* L.32, 156) *Curculionidae* 1. Los nodos de color verde del 1 al 50 corresponden a las plantas: 1) *Clethra mexicana*, 3) *Quercus sp1*, 4) *Pseudo cappar*, 7) *Lasiacis nigra*, 13) *Ardisia sp.*, 14) *Liquidambar styraciflua*, 44) *Senecio thomasii*, 47) *Gonolobus chloranthus* (Ver apéndice 1).

Cuando analizamos el registro de interacciones planta-herbívoro por temporadas (Fig. 10) observamos que en la época de secas el tamaño de la red es de 105 especies y una intensidad de interacción de 1.93, mientras que la época de lluvias presenta una mayor riqueza de especies mostrando un tamaño de red de 120 especies y una mayor intensidad de interacción de 2.12. Ambas redes presentan niveles de especialización (H2) intermedios (secas= 0.330 y lluvias= 0.465) con valores significativos de anidamiento P (Ce) = 0.0001 en cuanto a la asimetría de enlaces. La modularidad no resultó significativa (secas = 0.35 y lluvias = 0.50) para ninguna de las temporadas.

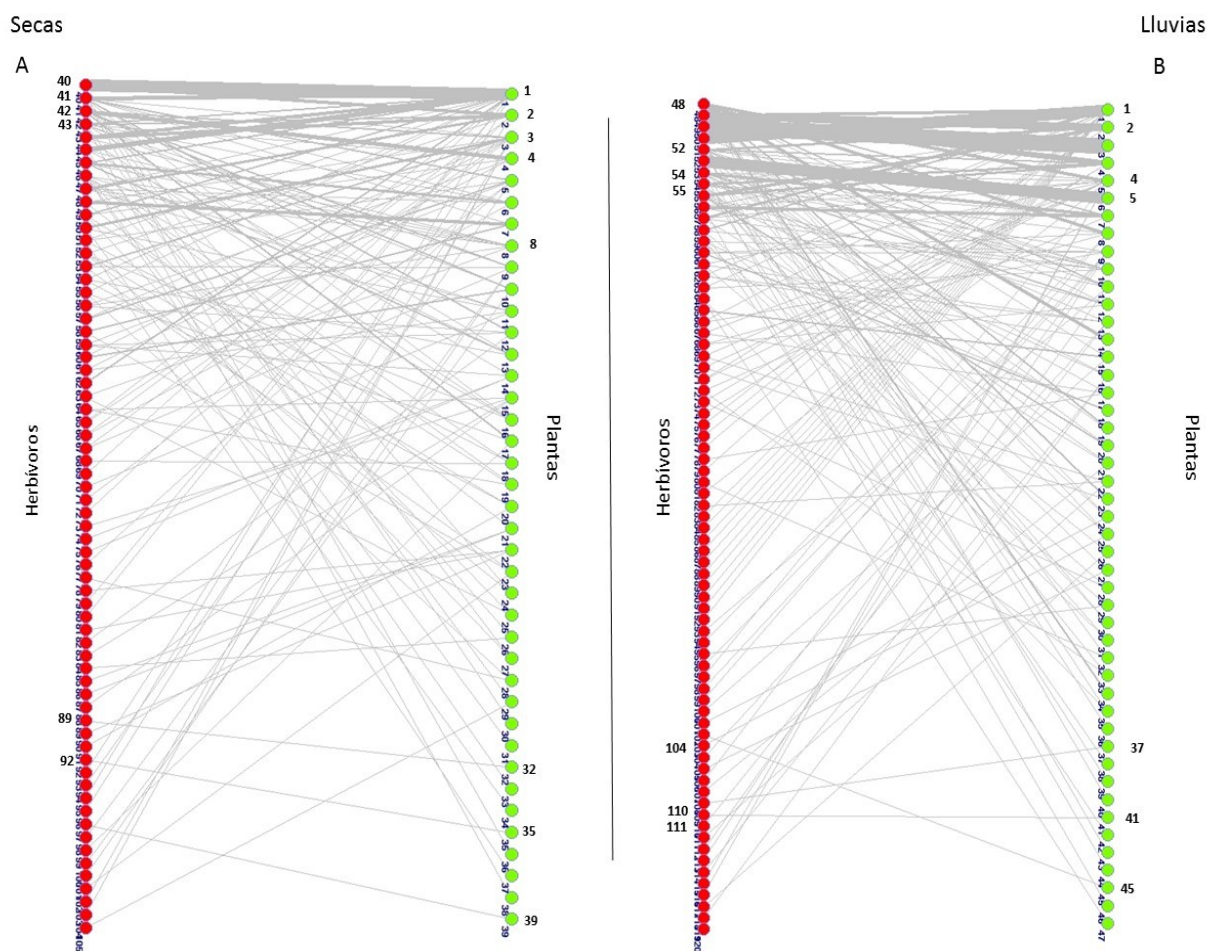


Figura 10. Redes por temporadas. Los nodos de color verde pertenecen a las plantas y los nodos de color rojo a los herbívoros. Para el caso de la temporada de **secas (A)** los herbívoros los más generalistas son: 40) *Curculionidae* 2, 41) *Lepidoptera* L.1, 42) *Lepidoptera* L.22, 43) *Lepidoptera* L.3, y entre los más especialistas esta: 89) *Lepidoptera* L.9 y 92) *Lepidoptera* L.11. Para el caso de las plantas más generalistas son: 1) *Clethra*

mexicana, 2) *Lippia myriocephala*, 3) UTRs 5, 4) *Liquidambar styraciflua*, 8) *Ocotea psychotrioides* y las especialistas son 32) *Piper hispidum*, 35) *Schistocarpha sp.* y 39) *Zanthoxylum melanostictum*. Para la temporada de **lluvias (B)** los herbívoros lo más generalistas son: 48) *Orthoptera* 3, 52) *Lepidoptera L.22*, 54) *Lepidoptera L.1* y 55) *Lepidoptera L.17*, entre los más especialistas están 104) *Lepidoptera L.33*, 110) *Lepidoptera L.44* y 111) *Lepidoptera L.45*. Las plantas más generalistas son: 1) *Clethra mexicana*, 2) *Quercus sp1*, 4) *Quercus xalapensis*, 5) *Ocotea psychotrioides*, entre las más especialistas están 37) *Turpinia occidentalis*, 41) *Piper hispidum* y 45) *Miconia sp.* (Ver apéndice 2).

Al analizar las interacciones planta-herbívoro en las tres etapas sucesionales y en las dos temporadas (Fig. 11 a y b), encontramos que, en la época de secas el mayor tamaño de la red se registró en el acahual joven. En términos generales de topología, el acahual joven (secas) y el bosque conservado (lluvias) presentaron una estructura anidada, mientras que la red correspondiente al bosque conservado (secas) presentó una estructura modular significativa (módulos =11) con un alto grado de especialización (Tabla 4 y Fig. 11).

En general las redes más grandes se presentan en la época de lluvias (Fig.12) especialmente en el bosque conservado y el acahual joven, esto en relación al número de especies registradas. La tabla cuatro muestra que en el bosque conservado la red es significativamente anidada con el modelo NODF (Er), teniendo una conectancia baja y un valor de modularidad no significativo. Por el contrario, en el acahual joven sus valores de modularidad son altamente significativos ($P < 0.0001$), representando 10 módulos. El acahual viejo según el modulo “P. Null2” los valores no son significativos, pero en el modelo P. Null1 los valores del sitio en secas son significativamente modulares ($P < 0.001$).

Secas

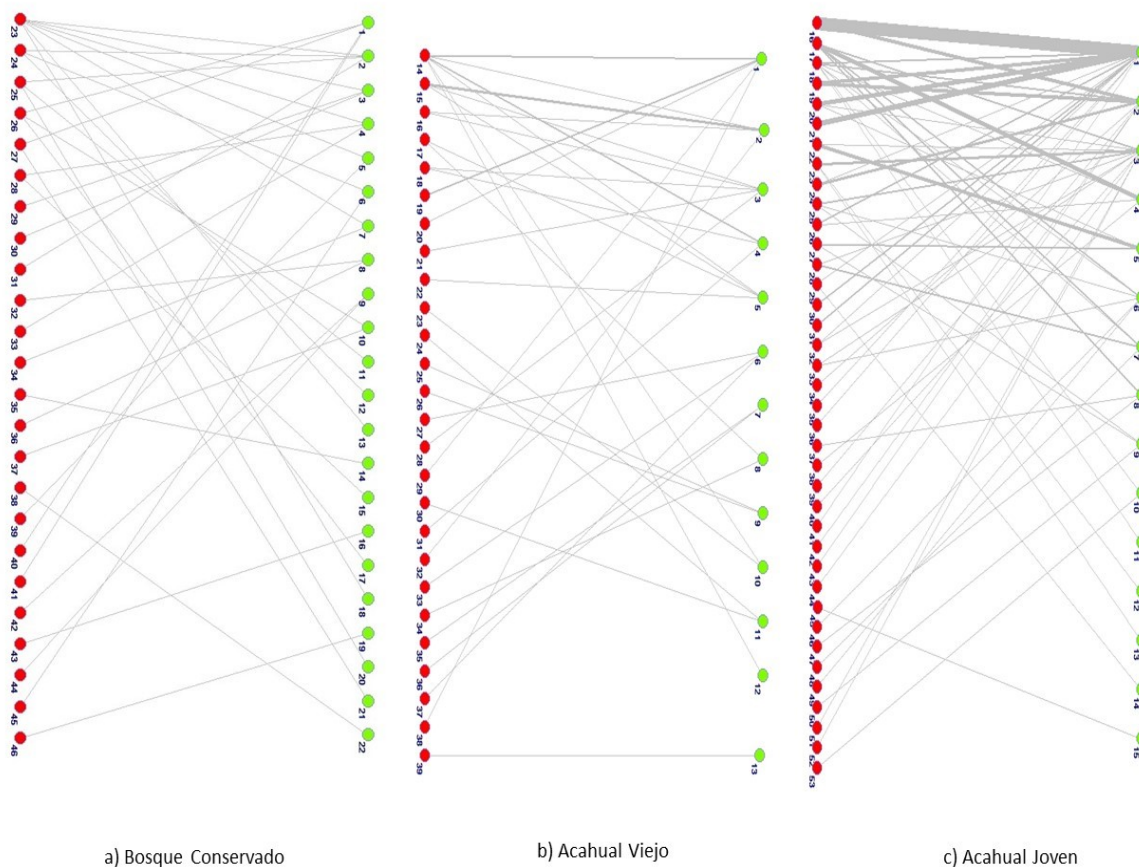


Figura 11. Redes por etapas sucesionales en la temporada de secas. Los nódulos verdes son las especies de plantas y nódulos rojos de herbívoros (Ver apéndice 3).

Algunas de las especies genelistas o específicas cambian en relación a la etapa sucesional o la temporada. En la temporada de secas encontramos: **a) Bosque conservado:** las plantas más generalistas (núcleo) son: UTrs 1¹ *Randia laetevirens*², caso contrario con las especialistas (periféricos) que son: *Liquidambar styraciflua*¹⁴, *Piper hispidum*¹⁶, *Schistocarpa sp.*¹⁹ y *Turpinia occidentalis*²². Para el caso de los herbívoros la especie más generalista es *Orthoptera* 4²³ y los especialistas son: *Huevos* 1³⁶, *Lepidoptera L.9*⁴³ y *Lepidoptera L.11*⁴⁶, **b) Acahual Viejo:** *Quercus xalapensis*¹ y *Ocotea psychotrioides*³ son las plantas más generalistas en la red, solo una especie especializada *Clethra mexicana*³². Los herbívoros más generalistas son *Lepidoptera L.1*¹⁴, *Pulgón spl*¹⁵ y una sola especie especialista *Lepidoptera P.2*³⁹, **c) Acahual Joven:** *Clethra mexicana*¹, *Lippia myriocephala*²

y UTRs 5³ son las especies más generalista en cambio *Zanthoxylum melanostictum*¹⁵ es la única especie especialista en la red. Para el caso de los herbívoros *Curculionidae* 2¹⁶, *Lepidoptera* L.22¹⁷ y *Lepidoptera* L.3¹⁸ son especies generalistas y solo *Lepidoptera* L.23⁴⁵ es una especie especialista (Ver apéndice 3).

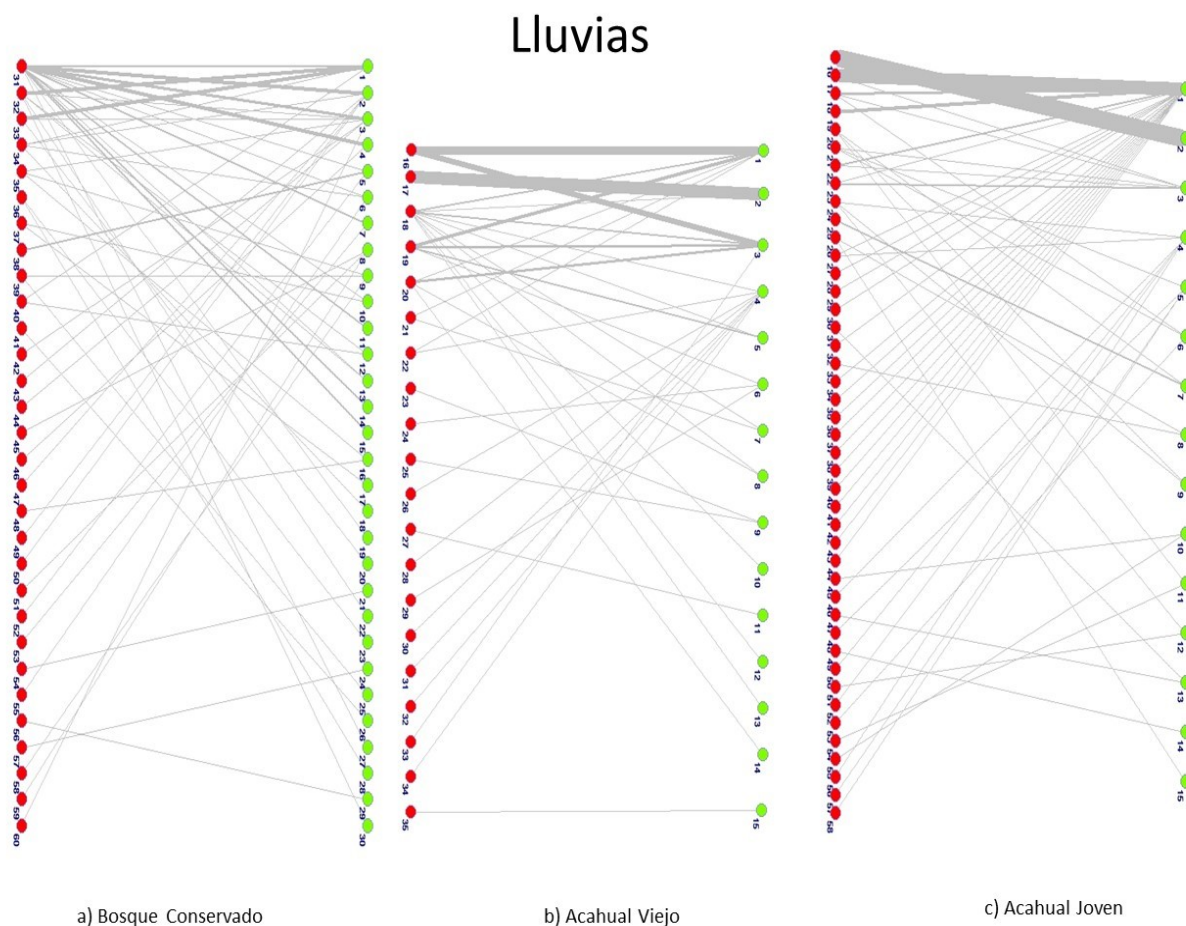


Figura 12. Redes por etapas sucesionales en la temporada de lluvias. Los nódulos verdes son las especies de plantas y nódulos rojo de herbívoros. (Ver apéndice 4)

Temporada de lluvias: **a) Bosque conservado** las plantas más generalistas (nucleo) son *Piper lapathifolium*¹, *Ardisia* sp²¹ y *Ocotea psychotrioides*³ y las más especialistas (periféricos) son *Miconia* sp²¹, *Piper hispidum*²⁴ y *Turpinia occidentalis*²⁹. Los herbívoros más generalistas son *Orthoptera* 3³¹, *Lepidoptera* L.1³² y los más especialistas son *Lepidoptera* L.32⁵⁴, *Lepidoptera* L.43⁵⁶ y *Lepidoptera* L.44⁵⁷, **b) Acahual Viejo** las plantas generalistas son: *Quercus* sp¹, *Quercus xalapensis*³, *Ocotea psychotrioides*⁴, las más

especialistas son *Miconia glaberrima*¹¹ y *Trichilia havanensis*¹⁵ Los herbívoros generalistas son *Lepidoptera* L.22¹⁸ y *Lepidoptera* L.21¹⁹ en cambio los más especialistas son *Lepidoptera* L.13²⁷ y *Coleóptera* 7³⁵, **c) Acahual Joven** las plantas más generalistas son *Clethra mexicana*¹ y *Carpinus caroliniana*³ y las más especialista es *Senecio thomasi*¹⁴. Para el caso de los herbívoros los más generalistas son *Lepidoptera* L.38¹⁶, *Curculionidae* 2¹⁷, *Cicadallidae* 3 y la más especialista es *Lepidoptera* L.22⁴⁹ (Ver apéndice 4).

Tabla 4. Métricas del análisis de redes para cada una de las etapas sucesionales.

	Bosque Conservado		Acahual Viejo		Acahual Joven	
	Secas	lluvias	secas	lluvias	secas	lluvias
General						
Tamaño de la red	46	60	39	35	53	58
Conectancia	0.0719	0.065	0.106	0.126	0.112	0.086
Intensidad Promedio	0.82	1.31	1.05	2.2	2.24	1.67
Anidamiento (NODF)	7.76	13.10	8.50	21.19	19.44	10.62
NODF (Ce)	8.91	9.74	12.67	17.74	15.37	12.02
(aleatorizaciones)						
Significancia Estadística de NODF P (Ce)	0.66	0.06*	0.91	0.20	0.08*	0.68
Modularidad (M)	0.790	0.673	0.723	0.581	0.510	0.706
Número de módulos	11	12	8	6	9	10
Significancia Estadística de M (Null2)	< 0.0001	0.10	0.20*	0.30	0.80	< 0.0001
Especialización (H2)	0.000	0.252	0.273	0.525	0.506	0.752
Robustez						
Plantas (LL)	0.566	0.571	0.543	0.564	0.588	0.541
Herbívoros (HL)	0.599	0.608	0.703	0.661	0.716	0.699
Traslape de nicho						
Plantas (LL)	0.042	0.062	0.078	0.170	0.171	0.231
Herbívoros (HL)	0.026	0.151	0.094	0.159	0.104	0.040
Diversidad de Shannon	3.637	3.941	3.531	3.128	3.830	3.404

Los valores significativos de P (< 0.0001) se representan en negritas. *Modelo P. Null1 y el NODF (Er) valores significativos P (<0.001).

6.6.1 Métricas de la red

En cuanto a la diversidad de las interacciones (Diversidad de Shannon), los tres sitios mostraron valores mayores en la temporada de lluvias. Siendo el bosque conservado el valor más alto (3.941) y el acahual viejo el valor mas bajo (3.128). Para la época de secas el valor más alto se registró en el acahual joven en la temporada de secas (3.83).

6.6.1.1 Robustez

Las redes más robustas en la temporada de secas son, el acahual viejo (0.703) y el acahual joven (0.716). Para la temporada de lluvias, sólo el acahual joven presenta valores altos de robustez (0.699). Para los herbívoros en general, se registran valores de alta resistencia (Ver Tabla 4), el bosque conservado mostró valores muy bajos para cada uno de los niveles tróficas ($P= 0.566$ y $H= 0.599$), mientras que la red del acahual joven se mantiene robusta ante la pérdida de plantas e insectos herbívoros en secas (Fig. 11).

6.6.1.2 Traslape de nicho

Los valores más altos se dan en el acahual viejo en la época de lluvias (0.159) y el más bajo en el bosque conservado (0.026) en secas. La relación alimenticia del herbívoro con sus plantas hospederas presenta, el valor más alto se encuentra en el acahual joven (0.23) en la temporada de lluvias y el más bajo (0.042) en el bosque conservado en secas, el bosque conservado es el que más presenta esta separación del uso del recurso ($P= 0.042$ y $H= 0.026$). Es de llamar la atención que para el caso del traslape de nicho de los herbívoros, hay un patrón de incremento gradual conforme aumenta el gradiente de perturbación.

6.6.1.3 Especialización

La red que mostró una alta especialización (H_2) fue el bosque conservado (0.000) en la temporada de secas. Asimismo, existe una especialización a nivel de especie (d') de las plantas y los insectos herbívoros de este sitio, mostrando que el bosque conservado presenta 11 plantas especializadas y 4 insectos herbívoros especializados. Para el acahual viejo 7 especies de plantas presentan valores de 1 (especialistas perfectos) y solo 2 para el caso de UTRs, uno para secas (*Lepidoptera P.2*) y otra para lluvias (*Lepidoptera L.13*). En cambio, el acahual joven fue el que menos presento especialización, con 4 especies para plantas

(*Zanthoxylum melanostictum*, *Pseudo capparitis*, *Palicourea galeottiana* y *Senecio thomasii*) y para insectos herbívoros 3 UTRs (e.j. *Lepidoptera* L. 22, 23, 38) (Ver Apéndice 5 a y b).

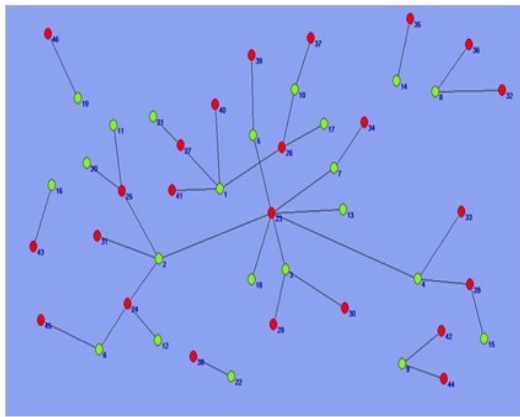
6.6.1.4 Relevancia de especies (Species strenght)

Se registró que el acahual joven presenta los valores más altos de “species strenght” con *Clethra mexicana* tanto para secas (10.14) como lluvias (19.03), en segundo lugar, tenemos al acahual viejo con *Quercus xalapensis* para secas (4.25) y *Ocotea psychotrioides* para lluvias (6.58) y por último el bosque conservado presenta valores más bajos tanto para secas y lluvias. Para los insectos herbívoros los valores más relevantes se dan en el bosque conservado con *Orthoptera* 3 (8.949) y el acahual viejo con *Lepidoptera* L. 22 (4.75) ambos para lluvias (Ver Apéndice 6 a y b).

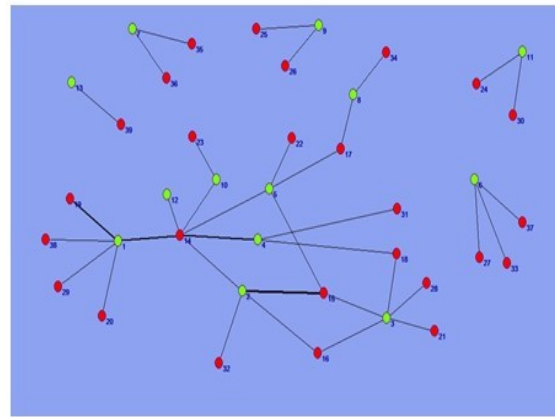
6.6.1.5 Núcleo/Periferia

Para secas el bosque conservado hay 3 especies de plantas núcleo (UTRs 1 y *Randia laeteviren*) para secas y *Piper lapathifolium* (11.0) para lluvias. El insecto herbívoro con valor más alto, es para *Orthoptera* 3 (26.46) en lluvias (Ver Apéndice 7b). En el acahual viejo las diferentes especies de *Quercus* se colocan como las especies núcleo para ambas temporadas. Los insectos herbívoros núcleo para este sitio es *Lepidoptera* L.1 (6.9) en secas y Agallas P.2 (16.2) en lluvias. Para el acahual joven *Clethra mexicana* es la especie núcleo de toda la red, establecida en ambas temporadas, con valores muy por encima de las demás especies. Las especies núcleo para secas fueron Curculionidae 2 en secas (18.1) y *Lepidoptera* L. 38 (19.3) (Ver Apéndice 7 a y b; Figura 13 y 14).

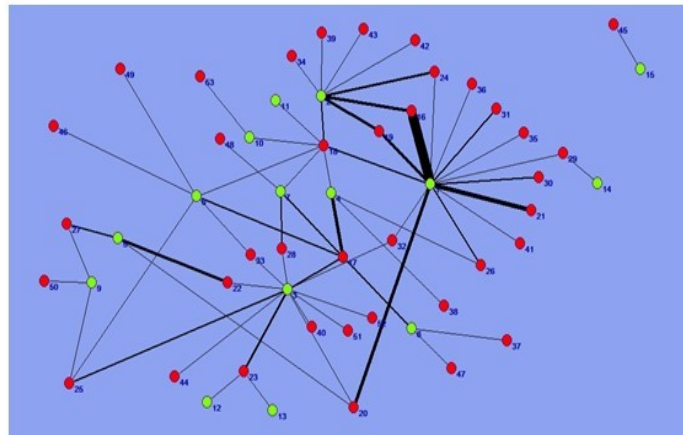
Durante la temporada de secas tanto el bosque conservado y el acahual viejo presentan pocas especies núcleo, por el contrario, muchas especies tanto de plantas como de insectos herbívoros se pueden considerar periféricas. Aunque se presentan más grupos de especies específicas. En contraste, el acahual joven presenta una especie nucleo de planta que corresponde a *Clethra mexicana* (Ver apendice 7 a) y la mayoría de los nodos se mantiene unidos en la red y solo existe un caso de especialización con *Zanthoxylum melanostictum* (0.2) y *Lepidoptera* L.23(0.1) (Fig. 13).



a) Bosque Conservado



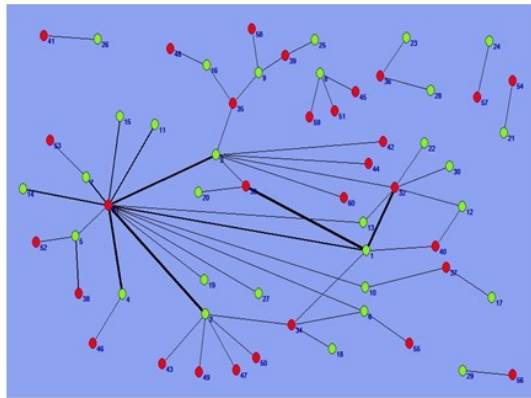
b) Acahual Viejo



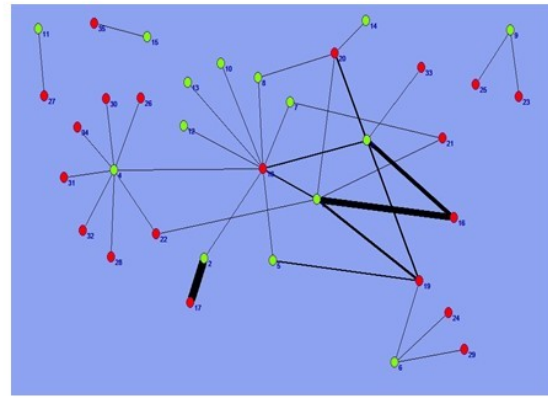
c) Acahual Joven

Figura 13. Nodos de núcleo/periferia de las tres etapas de sucesión: a) Bosque conservado, b) Acahual Viejo y c) Acahual Joven en la temporada de secas. Los círculos verdes pertenecen a las especies de plantas y los círculos rojos corresponden a los UTRs de los herbívoros. La identidad de los nodos se muestran en el Apéndice 3, donde se relaciona la etiqueta (código en el gráfico) con los nombres de las especies y UTR's. En el apéndice 7 se muestran los valores de núcleo o periferia correspondientes a dichos UTR's.

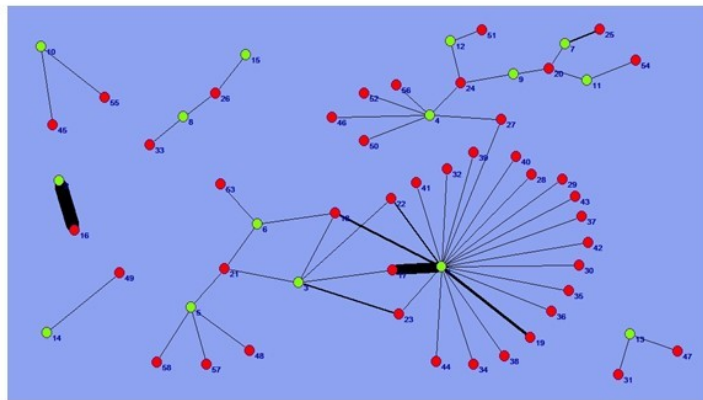
La temporada de lluvias presenta núcleos o subgrupos muy marcados dentro de las redes. Para el caso del bosque conservado existe un herbívoro núcleo (*Orhoptera 3*) y dos plantas (*Piper lapathifolium* y *Ardisia* sp.) El acahual viejo presenta menos especies pero tiene más especies conectadas una de manera periférica y algunos enlaces aislados de interacciones especie-específicas o de un “uno a uno”, así como, especies con frecuencias más marcadas que el resto de los sitios (Fig. 14).



a) Bosque Conservado



b) Acahual Viejo



c) Acahual Joven

Figura 14. Nodos de núcleo/periferia de los tres etapas de sucesión: a) Bosque conservado, b) Acahual Viejo y c) Acahual Joven en la temporada de lluvias. Los círculos verdes pertenecen a las especies de plantas y los círculos rojos corresponden a los UTRs de los herbívoros. Las identidades de los nodos se muestran en el Apéndice 4, donde se relaciona la etiqueta (código en el gráfico) con los nombres de las especies y UTR's. En el apéndice 7 se muestran los valores de núcleo o periferia correspondientes a dichos UTR's.

7. Discusión

Existe un amplio consenso de que las perturbaciones del hábitat por actividades humanas tienen impactos negativos sobre la presencia-ausencia de especies y estructura de las comunidades de plantas y animales (Jeffries *et al.*, 2006). Esto trae como, consecuencias alteraciones en la dinámica de las interacciones, incluyendo las que sostienen plantas y herbívoros (Villa-Galaviz *et al.*, 2012; López *et al.*, 2014). Esta modificación se agudiza ante un escenario contemporáneo en donde los bosques (y especialmente los BMM) están reducidos a fragmentos en diferentes estados de sucesión con potenciales consecuencias en la configuración de las redes de interacciones (Challenger & Dirzo, 2009).

En los últimos años, el uso del análisis de redes complejas en ecología, ha ocupado un papel central para entender el papel de cada especie dentro de una red y así comprender la organización de las comunidades (Rico-Gray 2006; Bascompte & Jordano 2007; Falcão *et al.*, 2016). Sin embargo, muchas de las métricas que arrojan estos análisis no consideran las particularidades de la estructura, diversidad y composición de las comunidades, los cuales son atributos de historia natural que pueden ayudar a explicar las estructuras y diferentes configuraciones de las interacciones planta-herbívoro en relación con el estado de conservación de los ecosistemas. A continuación, se discutirán los resultados mas relevantes del presente trabajo.

7.1 Plantas

Los análisis de riqueza y diversidad vegetal entre etapas sucesionales, mostraron la tendencia esperada dentro del marco teórico de sucesión (Ewel, 1980; Pickett & White, 1985, Leps *et al.*, 2001; Quezada *et al.*, 2009; Morin, 2011), es decir, que el bosque conservado tiene valores significativamente más altos, en comparación con las otras dos etapas sucesionales y esto es constante tanto en secas como en lluvias. En un sentido práctico esto significa que esta zona aún conserva los atributos de bosque conservado, por ejemplo alta riqueza de especies, mayor equidad y predominancia de especies tolerantes a la sombra (66%). Estos datos concuerdan con trabajos realizados en la zona por Libreros (2011) y Juárez-Fragoso

(2011) quienes muestran un mayor reclutamiento de especies tolerantes en los estratos de brinzal como *Ocotea psychotroides*, *Palicourea galeottiana*, y *Quercus* ssp.

El acahual viejo tuvo también una fuerte representación de especies tolerantes (70%), Libreros y Juárez-Fragoso (2011) registraron en la misma zona 60% de especies pioneras, cinco años después podemos percibir un cambio en las proporciones encontradas en cuanto a las estrategias de crecimiento de plantas sobre todo del género *Quercus*. Esto muestra como la estructura y la riqueza vegetal en estos sitios incrementa conforme avanza el proceso de sucesión (Villa-Galaviz, 2012).

Los sistemas templados favorecen la generalidad en la dieta de los herbívoros durante las primeras etapas sucesionales y la especificidad en las últimas etapas. (Villa-Galaviz, 2012). El aumento de la diversidad y la riqueza de las plantas durante la sucesión podría deberse a la presencia de altos niveles de asociación, es decir a la complejidad del sitio, incrementando la especificidad de la interacción planta-herbívoro, las cuales permiten una mayor coexistencia de especies con nichos relativamente más estrechos (Lewinsohn *et al.*, 2005, Villa-Galaviz, 2012). En el presente trabajo podemos observar que el acahual joven presenta valores altos de riqueza en herbívoros, mayor número de interacciones, un 53% de especies pioneras, comportándose las redes de manera anidada en secas y modular en lluvias mostrando una generalización en dieta y en interacciones. En cambio, el bosque conservado muestra mayor riqueza en plantas, un 66% de especies tolerantes, mayores grados k , redes modulares en secas y anidadas en lluvias, pero sobre todo la única red con especialización significativa (H2) y mayor número de especializaciones por especie (d'), colocando a la etapa en un nivel de mayor coexistencia en relación a la especificidad del sitio. (Ver apéndice 8). Podríamos decir, que en esté etapa sucesional, las interacciones están especializadas posiblemente en relación a la evolución que están presentando las defensas físicas y químicas de las plantas y las adaptaciones de los herbívoros (Coley & Barone 1996; López *et al.*, 2017).

Según la hipótesis del disturbio intermedio, puede existir un aumento en la diversidad de especies debido al aumento de la frecuencia de las perturbaciones, es decir cuando la frecuencia de perturbación va de mayor a menor la diversidad de especies es baja, o por el contrario cuando la frecuencia de las perturbaciones es intermedia la diversidad de especies es alta. Nuestros análisis de especialización (H2) enfatizan que sí, el bosque conservado

presenta los niveles más altos de especialistas uno a uno en comparación con las otras dos etapas, indicando que los sistemas templados benefician una dieta más general conforme aumenta el nivel de la sucesión. En cambio, los acahuales en ninguna de las temporadas mostraron redes especializadas, pero sí una a dos especies especialistas (d') como *Zanthoxylum melanostictum* vs Lepidoptera L.23, para acahual joven y *Trichilia havanensis* vs Coleoptera 7, *Miconia glaberrima* vs Lepidoptera L.13 para acahual viejo.

7.2) Herbívoros

En cuanto a la diversidad y la riqueza de insectos herbívoros, el acahual joven presentó valores más generalista y un alto porcentaje de plantas pioneras (Villa-Galaviz *et al.*, 2012). El mayor registro de interacciones planta-herbívoro se da en ambas temporadas para el acahual joven, pero la temporada de secas hay un aumento significativo, presentando una estructura anidada en su red, lo cual indica que las especies especialistas interactúan mayormente con generalistas. Presenta más opciones de alimentación para ambas temporadas al presentar un grado “promedio” y un porcentaje mas alto en el grado 1, esto podría deberse a que esta mayor riqueza de plantas y aumento de la complejidad estructural de la vegetación provee una gran variedad de microhábitats y alimentos que pueden propiciar una repartición más equitativa de los recursos alimenticos a los herbívoros (Lewinsohn y Roslin 2008; López-Carretero *et al.*, 2014).

Las tres etapas sucesionales presentan grupos taxonómicos totalmente diferentes en cuanto a sus valores de importancia donde destaca Orthoptera 3 en el bosque conservado, Agallas P.2 (del cual se desconoce el grupo taxonómico) el acahual viejo y Curculionidae 2, en el acahual joven. Se ha observado que los coleópteros en los bosques tropicales húmedos disminuyen a lo largo de la sucesión, o tienen una mayor diversidad en los estadios intermedios en bosques tropicales secos (Villa-Galaviz, 2012). Por otro lado, Lepidoptera L.1 y L.17 son los únicos UTR's que se encuentran en las tres etapas sucesionales y se ha observado que en los bosques lluviosos este grupo mantiene una relación específica con su planta hospedera (Jansen, 1993), la cual parece no variar durante el proceso de sucesión secundaria (Leps *et al.*, 2001; Villa-Galaviz, 2012). Para bosques tropicales, en un sitio costero López-Carretero (2010), observó que la comunidad de lepidópteros de etapas sucesionales avanzadas era significativamente distinta a pesar de que la identidad de especies

variaba ampliamente entre estadios y entre años. En cambio, Villa-Galaviz (2012) encontró que la interacción entre planta y lepidóptero son diferentes únicamente entre el primer y los últimos estadios sucesionales, es decir un sistema más estable. Los cambios en las comunidades de insectos a lo largo de la sucesión secundaria han sido tan variados que los datos siguen siendo insuficientes para establecer patrones concretos (Leps *et al.*, 2001; Lewinsohn *et al.*, 2005; López-Carretero, 2010; Villa-Galaviz, 2012).

Se puede observar que durante las lluvias se registró mayor abundancia de especies tanto de plantas como de herbívoros por ende el número de interacciones aumentó en esta temporada. López-Carretero (2010) registró un aumento de riqueza y abundancia de larvas de lepidóptero en la época de lluvias en el bosque tropical seco, registrando una distribución homogénea sin embargo en los BMM se espera que las lluvias sean homogéneas durante casi todo el año (Vásquez *et al.*, 2006). Sin embargo en este estudio se encontró una clara estacionalidad y efecto de la temporada en la estructura y configuración de las redes de herbívoros. Por ejemplo en lluvias, todas las etapas mostraron un cambio en comparación de las secas, salvo el acahual joven, en donde el recurso es más estable dada la abundancia de plantas pioneras mostrando altos registros de interacción. Se ha observado que sitios donde los factores abióticos son más estresantes (estación seca y vegetación abierta) se presenta una mayor riqueza de herbívoros al presentar más opciones de alimentación (Lewinsohn *et al.*, 2005; López- Carretero *et al.*, 2014).

7.3) Estrategia de establecimiento

Las estrategias defensivas de las plantas influyen en la composición de la comunidad vegetal (Coley y Barone, 1996) y se ha considerado que los herbívoros pueden acelerar el proceso de sucesión (Lewinsohn *et al* 2005; Villa-Galaviz, 2012). Las especies de plantas dominantes en los tres estratos presentan una estrategia de crecimiento tolerante, pero cuando se analiza el tipo de estrategia a través del porcentaje y abundancia de individuos, el acahual joven presenta un mayor porcentaje de pioneras y con un gran potencial de colonizar lugares abiertos (López-Carretero *et al.*, 2014).

Como se ha señalado, los acahuales jóvenes presentan una fuerte dominancia de plantas pioneras, las cuales son plantas de crecimiento rápido y demandantes de radiación lumínica. Las principales teorías que explican los patrones de defensa han planteado una

estrecha relación entre la disponibilidad de recursos con sus tasas de crecimiento, y el potencial de despliegue de defensas anti-herbívoro de las plantas (Bryant *et al.*, 1983; White 1984; Larsson *et al.*, 1986; Nichols-Orians 1991; Price 1991; Herms y Mattson 1992,; Shure y Wilson 1993; Koricheva *et al.*, 1998), señalando a la disponibilidad de recursos como un determinante del potencial de defensa de las plantas (Bazzaz *et al.*, 1987; Zangerl y Bazzaz 1992; Bazzaz y Grace 1997; López-Acosta, 2007). La teoría propone, en general, que las plantas tienen una capacidad intrínseca de crecimiento en función al ambiente donde crecen, lo cual determina el despliegue defensivo anti-herbívoro. De acuerdo a esta premisa, las plantas pioneras con altas tasas de crecimiento, altas tasas fotosintéticas y alto recambio foliar (comparando plantas tolerantes a la sombra y de crecimiento lento) “invierten menos en atributos defensivos”, aunque pueden disminuir la herbivoría mediante el recambio de especies. Esta unión condiciona a las plantas de ambientes como los acahuales presentar menor inversión en atributos defensivos y una mayor herbivoría en campo, en comparación a plantas que crecen en ambientes fértiles. La presencia de estas interacciones en sitios sucesionales tempranos hace que los herbívoros pueden acelerar el proceso de sucesión vegetal mediante el consumo de las especies vegetales pioneras indicando que el ecosistema ha comenzado a recuperar su funcionalidad.

7.4) Conectancia y Estructura

Nuestros resultados muestran que las redes generales en este sistema son significativamente anidadas presentando mayor riqueza, pero valores bajos de conectancia y especialización. Mientras que entre temporadas sus especializaciones son intermedias y su estructura (anidada o modularidad) depende del sitio y la temporada. La baja conectancia es característica de redes antagónicas puede ser impulsada por la alta competencia entre los herbívoros o por la dinámica evolutiva entre plantas y herbívoros (Villa-Galaviz *et al.*, 2012).

La estructura que presenta el acahual joven y el bosque conservado en la temporada de secas resultó de acuerdo a lo planteado en nuestra hipótesis, es decir al observar la estructura y las métricas de topología de las redes vemos que los sitios de menor tiempo de sucesión (akahual joven) presentan redes generalistas y menos compartimentadas (Fig. 15 A). Pero al analizar estos mismos sitios en la temporada de lluvias, nuestros resultados son contrarios a lo que hipotetizamos (Fig. 15 B).

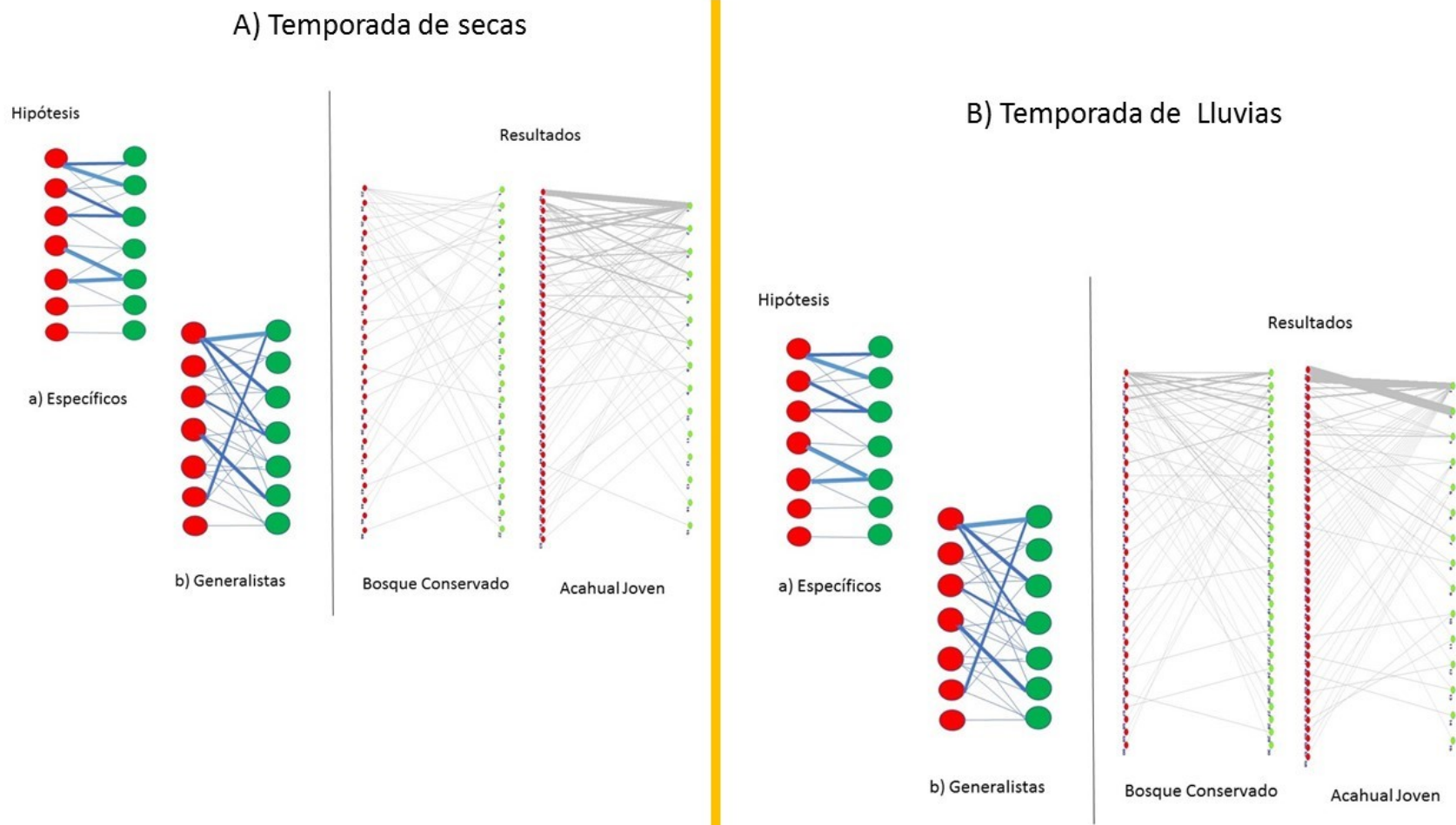


Figura 15. Representación grafica que ilustra la hipótesis planteada vs. los resultados optenidos, la cual se acepta en temporada de secas (A) y se rechaza en la temporada de lluvias (B).

Las redes de acahual joven en secas y bosque conservado en lluvias al ser anidadas nos indica que las especies especialistas (con pocos enlaces) interactúan con los generalistas (con muchos enlaces) y los generalistas mayormente con otros generalistas, esto posiblemente se debe a que existen especies súper-generalistas (con muchos enlaces) (Hernández *et al.*, 2013; Jordano *et al.*, 2009) como es el caso de *Clethra mexicana* en acahual joven, la cual es una especie típicamente pionera. Así mismo, se registró modularidad en lluvias para acahual joven y en secas para bosque conservado y acahual viejo, es decir también tenemos especies en subgrupos de especies, pero a la vez interactúa con otras especies de la red, sugiriendo un comportamiento de “vórtices” coevolutivos con mayor potencial (*Randia laetevirens*, *Cyathea divergens*, *Orthoptera 4* y *Agallas 3*), según lo planteado por Guimarães (2006) y Fontain (2009). Lewinsohn y Prado (2006) muestran que es posible tener una red mixta, es decir, que tiene compartimentos y que éstos están anidados, pero que no es factible que sea de manera contraria: que sea una red anidada en su conjunto y además existan compartimentos. Por ejemplo, podemos observar que el acahual joven en lluvias presenta 10 compartimentos y que éstos están anidados por las plantas (*Clethra mexicana*, *Rhamnus capreifolia*, *Carpinus caroliniana*, etc.).

7.5) Especialización

Al analizar la especificidad de las interacciones (H2), el bosque conservado presenta los niveles más altos de especialistas “estrictos” en comparación con las otras dos etapas sucesionales, indicando una dieta más generalista conforme aumenta el nivel de la sucesión (Villa-Galaviz, 2012). El acahual joven presenta valores bajos de especialización en relación al bosque conservado, sugiriendo así que la resistencia que muestran estas especies aumenta en función de su selectividad y su estrategia de establecimiento (plantas).

Las subredes más especializadas y modulares pertenecen al bosque conservado en la temporada de secas y el acahual joven en la temporada de lluvias. La considerable modularidad y especialización de la red de bosque conservado durante la época seca indica que los herbívoros utilizan subconjuntos específicos de plantas (y posiblemente excluyentes), lo cual puede deberse a una mayor presencia o calidad de defensas de las plantas para disminuir los ataques por herbívoros; esto coincide con estudios en los que se han encontrado que en ambientes boscosos de etapas sucesionales avanzadas son más comunes las defensas

químicas (metabolitos secundarios) o físicas (dureza foliar) en las plantas en comparación con las plantas que crecen en ambientes de vegetación secundaria (López Carretero, 2010; Villa-Galaviz, 2012). En el caso del acahual joven, tiene que ver en función de la diversificación en el uso del recurso y la alta presencia de pioneras, esto es mayor disponibilidad de nichos en el nivel trófico inferior que favoreció mayor separación de nichos (y por ende especialización) en el nivel trófico superior (López-Carretero *et al.*, 2014).

7.6) Robustez

Los herbívoros presentan valores altos de resistencia en cada una de las etapas, sugiriendo que la red del bosque conservado ante un disturbio o una extinción se colapsaría rápidamente. En contraste, en el acahual joven se mantiene robusta la red ante la pérdida de plantas o herbívoros aun en situaciones donde las condiciones ambientales podrían ser escasas (secas). Sin embargo, los resultados de robustez deben ser tomados cautelosamente pues una red puede ser muy frágil ante la eliminación de especies, por ejemplo, de especies altamente conectadas. Tal es el caso de *Clethra mexicana* que muestra valores fuertes en su relevancia (species strenght) para el acahual joven y *Orthoptera 3* para el bosque conservado.

7.7) Traslape de nicho

En términos generales el traslape de nicho tanto para plantas como para insectos-herbívoros son bajos lo cual sugiere una segregación en los patrones de asociación de las especies dentro de cada nivel trófico, indicando que las especies dentro del gremio de las plantas tienden a definir en las especies de insectos antagonistas que las atacan, mientras que para los herbívoros implica que estos insectos tienden a segregarse en el uso del recurso (plantas) en las tres etapas sucesionales. Se puede notar en los herbívoros (nivel trófico inferior) que hay un patrón de incremento gradual conforme aumenta el gradiente de perturbación; eso sugiere que en sitios más perturbados, los insectos no se separan tanto en el uso del recurso y tienden a compartir más especies de las que se alimentan (en comparación con el bosque conservado), es decir ante la perturbación tienden a ser más generalistas en el uso del recurso existente, lo cual también puede deberse a simplificación del hábitat (López-Carretero *et al.*, 2017). Este patrón de incremento gradual de traslape de nicho para los herbívoros también ocurre hacia la estación lluviosa por lo que parece ser un patrón consistente.

7.8) Estructura, núcleo/periferia, especialización por etapa sucesional

En el bosque conservado podemos encontrar que tanto para secas como para lluvias mantiene el mismo número de interacciones específicas (4). Estando presente *Turpinia occidentalis* (tolerante) y *Piper hispidum* (pionera) en ambas temporadas como interacciones uno a uno (periféricas). Presentando una estructura en cuanto a los herbívoros y plantas presentes en relación a su IVI, es decir, las especies núcleo de la red son parecidas a las que tienen mayores IVI resaltando a Orthoptera 3, Lepidoptera L.1 y *Ardisia* sp. como las especies núcleo para la red de esta etapa. En conjunto podemos observar que la red planta-herbívoro del bosque conservado presenta valores significativos de modularidad que la hacen organizarse en subgrupos con más frecuencia, pero al mismo tiempo interactúan con más generalistas. En esta etapa se establece la existencia de interacciones específicas, estableciendo el aumento de la importancia coevolutiva que aún se presenta en la comunidad del bosque conservado y que se desarrollen otros niveles tróficos comprobando así que nuestra hipótesis alternativa es aceptada (Fig. 14) ya que los sitios de mayor tiempo de sucesión aún conservan interacciones específicas. En los sitios conservados es probable que se lleve a cabo la “carrera de armamentos” evolutivos en donde puede existir mayores adaptaciones de los herbívoros de la defensa de las plantas (Coley *et al.*, 1985; Coley & Barone, 1996; Lewinson *et al.*, 2005), favoreciendo la especialización trófica pues a las plantas más defendidas solo le pueden comer sus insectos herbívoros especializados. Comparado con otros trabajos la alta especificidad que muestran ciertas especies en la red es un atributo estructural característico de los hábitats boscosos, que están constituidos por plantas con un tamaño poblacional más estable, en comparación con los hábitats abiertos y donde los insectos especialistas muestran una menor variación espacio-temporal (López-Carretero *et al.*, 2014).

Por otro lado, el acahual viejo estuvo dominado por *Ocotea psycotroides*, *Quercus xalapensis*, *Quercus* sp1 y *Carpinus caroliniana* todas ellas tolerantes siendo las primeras dos especies núcleo generalistas dentro de la red. Los insectos herbívoros defieren entre temporadas, pero aun así resultan ser especies generalistas. Esta etapa podría decirse que es la que presenta valores más bajos de especialización, no hay anidamiento y modularidad con modelo Null1(secas), es donde se presentan menos interacciones. Un dato interesante es que los acahuales (AV= 44 vs AJ= 61) son muy semejantes en cuanto a herbívoros ya que

comparten 29 UTRs. Esto podría deberse al poco tiempo de sucesión que tienen (comparado en cambio de estructura con otros trabajos) o a la factibilidad de movilidad entre las etapas sucesionales.

El acahual joven presenta menos interacciones uno a uno, llegando solamente a presentarse dos interacciones periféricas en lluvias de *Pseudo caparis* con Pulgón sp2 y *Senecio thomasi* con Lepidoptera L.22. La especie con mayor IVI pertenece a *Clethra mexicana* la cual se coloca como especie núcleo para la red en ambas temporadas, pero también es la especie núcleo generalista para toda la red. El herbívoro núcleo de esta etapa para ambas épocas fue Curculionidae 2 este grupo en su mayoría coleóptero presenta una alimentación fitófaga (Morón *et al.*, 1988).

Recientemente se ha comenzado a evaluar el análisis de redes desde la perspectiva insectos- planta en zonas reforestadas, alteradas o ambientes antropizados, que en su mayoría corresponden a interacciones mutualistas (Forup *et al.*, 2008; Cangolo, 2011; Ribeiro da Salva *et al.*, 2015). Así como lo ocurrido en los análisis de redes de manera general, la interacción planta-herbivoros apenas se esta estudiando y por lo tanto los trabajos aplicados a este tipo de ambientes(antropizados) también están emergiendo (Lepš *et al.*, 2001; Villa-Galaviz *et al.*, 2012; de Araújo *et al.*, 2015). Este es el primer trabajo que aborda un análisis de redes planta-herbívoro en un bosque mesófilo de montaña, ya que la mayoría de estudios de sucesión o restauración se han estudiado en bosques tropicales, así como la temporalidad de las redes.

Nuestros análisis contribuyen a conocer que las zonas conservadas o de mayor tiempo de sucesión en el ANP “La Martinica” guardan mayor diversidad e interacciones especializadas, así como las zonas de menor tiempo de sucesión, son sitios importantes para las interacciones durante temporadas críticas (secas). El estudio provee la ventaja de identificar que los estudios previos a la zona han ayudado a la recuperación del sitio desde el punto de vista ecológico, sino desde la conservación o manejo de hábitats por la detección de especies e interacciones claves.

Esta investigación proporciona nueva evidencia sobre el papel que presenta el análisis de redes planta-herbívoro desde el punto de vista de la sucesión ecológica derivada de la perturbación antrópica; y se une aquellos trabajos que tratan de entender los procesos

involucrados en la formación de los patrones estructurales observados de las redes antagónicas.

8. Conclusiones

- Durante el proceso de sucesión el BMM de la Martinica, mantiene a las primeras etapas con especies de plantas pioneras y herbívoros generalistas presentando así redes generalistas y con baja especialización.
- Conforme incrementa el gradiente, las etapas sucesionales se vuelven más diversas, con especies más tolerantes, con mayor grado de especialización.
- Existe contraste entre temporadas para el bosque conservado y el acahual joven, lo cual señalada que los recursos no son constantes entre temporadas y etapas sucesionales
- Encontramos un potencial efecto de amortiguamiento de las secas sobre la interacción planta-herbívoro el acahual joven. Esto se puede explicar por la mayor abundancia de recursos para los herbívoros en acahuales jóvenes (especies pioneras)
- Observamos que, aunque la topología de las redes corroboran nuestra hipótesis el acahual joven es de suma importancia para la temporada de secas ya que resulta el más resistente presentando anidamiento, mayor registró de interacciones y mayores grados k y lo mismo para el bosque conservado en lluvias.
- El uso de ecología de redes nos permite analizar la capacidad de recuperación de las interacciones bióticas ante escenarios antropizados. Así como conocer la identidad de las especies al realizar estos análisis ya que nos permite comprender un poco más la historia natural del sitio y de las especies.
- La temporalidad es un factor importante para entender los en etapas sucesionales. Se espera que más estudios ocupen estas herramientas en ambientes alterados y se considere la importancia de la vegetación secundaria para la conservación de estos ecosistemas.
- El uso de ecología de redes nos permite analizar la capacidad de resiliencia de las interacciones bióticas ante escenarios antropizados. Para esto es importante conocer la identidad de las especies, ya que nos permite comprender un poco más la historia natural de los interactuantes.

9. Bibliografía

Araújo, A., Jansen, A. M., Bouchet, F., Reinhard, K., Ferreira, L. F., (2003) Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology. *Memorias do Instituto do Oswaldo Cruz*, 98(1), 5-11.

Agrawal, A. A. (2011). Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology*, 25(2), 420-432.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.

Bascompte, J., & Jordano, P., (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*, (384), 50-59.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. (38), 567-593.

Bascompte J., Jordano, P., & Olesen J.M. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, (312), 431-433.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2006). The structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford, UK, 143-159.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.

Bazzaz, F.A. & Grace, J. (1997). *Plant resource allocation*. Academic Press, San Diego.

Bazzaz, F. A., Chiariello, N. R., Coley, P. D., & Pitelka, L. F. (1987). Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37(1), 58-67.

Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9

Boege K., & Carmona D. (2012). Interacciones entre múltiples especies. *Ecología y Evolución de las interacciones bióticas*. En Del-Val E. & Boege K. (eds). *Ecología de las interacciones Bióticas*. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica, 175-198.

Boege, K., & Marquis, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8), 441-448.

Boege, K., & Dirzo, R. (2004). Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, 175(1), 59-69.

- Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(6), 214-217.
- Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Haddad, N. M., Levey, D. J., & Tewksbury, J. J. (2015). The influence of habitat fragmentation on multiple plant-animal interactions and plant reproduction. *Ecology*, 96(10), 2669-2678.
- Bryant, J. P., Chapin III, F. S., & Klein, D. R. (1983). Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40(3), 357-368.
- Cancela O. J. (2013). Evaluación de tres interacciones planta-animal: herbivoría foliar, remoción de frutos y dispersión secundaria de semillas, en cuatro etapas de sucesión del Bosque Mesófilo de Montaña de “La Martinica” Veracruz, México. Tesis para obtener el grado de Licenciado en Biología. Universidad Veracruzana, 51.
- Challenger, A., & Dirzo R. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIC, México, 37-73.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 305-335.
- Coley, P. D. (1990). Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. In: Leigh, E. G. Jr., Stanley, R. A., Windsor, D. M. (Eds.). *Ecología de un bosque tropical*. The Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. 191–200.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin III, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, (230), 895-900.
- Coley, P. D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53(2), 209-234.
- Dattilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643-1648.
- de Araújo, W. S., Vieira, M. C., Lewinsohn, T. M., & Almeida-Neto, M. (2015). Contrasting effects of land use intensity and exotic host plants on the specialization of interactions in plant-herbivore networks. *PloS one*, 10(1), e0115606.
- de Nooy, W., Mrvar, A., & Batagelj V. (2005). *Exploratory social network analysis with Pajek*. New York.
- Del Val E. (2012). Herbivoría. *Ecología y Evolución de las interacciones bióticas*. En Del-Val E. & Boege K. (eds). *Ecología de las interacciones Bióticas*. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica, 43-66.
- Díaz-Castelazo, C., Guimarães, P. R., Jordano, P., Thompson, J. N., Marquis, R. J., & Rico-Gray, V. (2010). Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology*, 91(3), 793-801.

- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406.
- Dirzo, R. (1984). Herbivory: a phytocentric overview. 141-165.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, (18), 586-608.
- Falcão, J. C., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2016). Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant-plant interaction networks. *Ecological Complexity*, (25), 44-52.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In *Biochemical interaction between plants and insects*. Springer US, 1-40.
- Fontaine, C., Thébault, E., & Dajoz, I. (2009). Are insect pollinators more generalist than insect herbivores?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, (276), 3027-3033.
- Forup, M. L., Henson, K. S., Craze, P. G., & Memmott, J. (2008). The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 742-752.
- Gibert, J. P., Pires, M. M., Thompson, J. N., & Guimarães Jr, P. R. (2013). The spatial structure of antagonistic species affects coevolution in predictable ways. *The American Naturalist*, 182(5), 578-591.
- Giraldo, J. D., & Ramírez, J. F. (2012). Niveles de herbivoría para el género *Miconia* en tres tipos de coberturas vegetales altoandinas en Colombia. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 6(16), 4-16.
- Gotelli, N. J., & Graves, G. R. (1996). Niche overlap. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 65-94.
- Granados-Sánchez, D., Ruíz-Puga, P., & Barrera-Escorcia, H. (2008). Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 14(1), 51-63.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Dos Reis, S. F., & Thompson, J. N. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1597), 2041-2047.
- Harborne, J. B. (1997). Plant secondary metabolism In: Crawley, M. J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Science, Cambridge, 132-155.
- Harvey, J. A., Bukovinszky, T., & van der Putten, W. H. (2010). Interactions between invasive plants and insect herbivores: a plea for a multitrophic perspective. *Biological Conservation*, 143(10), 2251-2259.
- Harms, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *The quarterly review of biology*, 67(3), 283-335.

- Hernández-Yáñez, H., Lara-Rodriguez, N., Díaz-Castelazo, C., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2013). Understanding the complex structure of a plant-floral visitor network from different perspectives in coastal Veracruz, Mexico. *Sociobiology*, 60(3), 329-336.
- Holland, J.N. & Bronstein, J.L. (2008). Mutualism. In: *Population Dynamics* (ed. Fath SEJaBD) Elsevier, Oxford, 2485-2491.
- Janzen, D. H. (1993). Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. *Caterpillars: Ecological and evolutionary constraints on foraging*, 448-477.
- Janzen, D. H. (1981). Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 271-282.
- Jeffries, J. M., Marquis, R. J., & Forkner, R. E. (2006). Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications*, 16(3), 901-912.
- Jones, M. E., & Paine, T. D. (2006). Detecting changes in insect herbivore communities along a pollution gradient. *Environmental Pollution*, 143(3), 377-387.
- Jordano, P., Vázquez D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En Mendel, R., Aizen, M. A., & Zamora, R. (eds.) *Ecología y Evolución de Interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, 17-41.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.
- Juárez-Fragoso, M. (2014). Dinámica sucesional en un palmar antropizado del sur de Veracruz. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ecología Tropical. Universidad Veracruzana, 75.
- Juárez-Fragoso, M. (2011). Evaluación de *Rhamnus capraeifolia* (una especie de dispersión zoocórica), como herramienta para la restauración ecológica del Bosque Mesófilo de Montaña de “La Martinica” Veracruz, México. Tesis para obtener el grado de Licenciatura. Universidad Veracruzana, 63.
- Karban, R., & Baldwin, I. T. (2007). *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press.
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E., & Keinänen, M. (1998). Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos*, 83(2), 212-226.

- Kothamasi, D., Kiers E. T., & van den Heijden, M. G. (2010). Mutualisms and Community organization, In Verhouef, H. A. & Morin, P. J.(eds.), *Community Ecology, Processes, model and applications*. Oxford University Press, 179-192.
- Lange, D., Dattilo, W., & Del-Claro, K. (2013). Influence of extrafloral nectary phenology on ant–plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecological Entomology*, 38(5), 463-469.
- Larsson, S., Wirén, A., Lundgren, L., & Ericsson, T. (1986). Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera). *Oikos*, 47(2), 205-210.
- Lepš, J., Novotný, V., & Basset, Y. (2001). Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. *Journal of Ecology*, 89(2), 186-199.
- Leung, T. L. F., & Poulin, R. (2008). Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses. *Vie et Milieu*, 58(2), 107.
- Lewinsohn, T. M., & Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*, 11(4), 398-416.
- Lewinsohn, T. M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., & M Olesen, J. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174-184.
- Lewinsohn, T. M., Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, (36), 597-620.
- Libreros Rosas J.L. (2011). Caracterización de la dinámica de regeneración en "La Martinica", un relicto de Bosque Mesófilo de Montaña, del centro de Veracruz, con un énfasis en la restauración ecológica. Tesis para obtener el grado de Licenciado en Biología. Universidad Veracruzana, 75.
- López Acosta, J. (2007). Variación Ontogénica en la estrategia de defensas antiherbívoro en plantas hemiepífitas: Un estudio con *Ficus obtusifolia* en un palmar biodiverso y amenazado.
- López-Carretero, A., del Val, E., & Boege, K. (2017). Plant-herbivore networks in the tropics In: Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (Eds.) *Book: Ecological Networks in the Tropics*. Springer Publisher (in press).
- López-Carretero, A., Boege, K., Díaz-Castelazo, C., Domínguez, Z., & Rico-Gray, V. (2016). Influence of plant resistance traits in selectiveness and species strength in a tropical plant-herbivore network. *American journal of botany*, 103(8), 1436-1448.
- 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(10), e110430.

- López-Carretero A. (2010) Composición y diversidad de lepidópteros en la cronosecuencia sucesional del bosque tropical caducifolio, consecuencias sobre la herbivoría de *Casearia nitida*. Para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, 86.
- Magurran, A. E. (1988). Ecological Diversity and Its Measurement. Croom Helm, London, 179.
- Marquis, R. J., Clark, D. A., Dirzo, R., & Fetcher, N. (1987). Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). Revista de Biología Tropical., 35(1), 133-149.
- Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Pires, M. M., & Bittencourt, L. F. (2013). MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. Ecography, 37(3), 221-224.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 271(1557), 2605-2611.
- Morin, P. J. (2011). Community Ecology, Second Edition. Wiley Blackwell, Oxford, UK, 407.
- Morón Ríos, M. A., Terrón, R. A., & Roberto, A. T. (1988). Entomología práctica: una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica de México (No. QL 477. M67 1988).
- Mostacedo, B., & Fredericksen, T. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Santa Cruz, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR). 87.
- Nichols-Orians, C. M. (1991). The effects of light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. Oecologia, 86(4), 552-560.
- Norconk, M. A., Grafton, B. W., & Conklin-Brittain, N. L. (1998). Seed dispersal by neotropical seed predators. American Journal of Primatology, 45(1), 103-126.
- Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Host specificity of insect herbivores in tropical forests. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 272(1568), 1083-1090.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(50), 19891-19896.
- Pérez Toledo, G. (2013). Efecto del nectar extrafloral de una planta herbácea sobre el crecimiento de colonias de la hormiga *Camponotus planatus*. Tesis para obtener el grado de Licenciado en Biología. Universidad Veracruzana. 39.

- Pickett, S. T. A., Collins, S. L., & Armesto, J. J. (1987). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. In *Theory and models in vegetation science*. Springer Netherlands, (69), 109-114.
- Pickett, S. T. A. (1985). Patch dynamics: a synthesis. In *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. (Eds STA Pickett, PS White), 371-384.
- Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales, V. H., Watson, J. E., VanDerWal, J., Fuller, R. A., Pressey, R. L., & Possingham, H. P. (2012). Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature climate change*, 2(6), 448.
- Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L., & Kaplan, I. (2011). *Insect ecology: behavior, populations and communities*. Cambridge University Press, 816.
- Price, P. W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 62(2), 244-251.
- Pringle, E. G., Dirzo, R., & Gordon, D. M. (2012). Plant defense, herbivory, and the growth of *Cordia alliodora* trees and their symbiotic Azteca ant colonies. *Oecologia*, 170(3), 677-685.
- Puterbaugh, M. N. (1998). The roles of ants as flower visitors: experimental analysis in three alpine plant species. *Oikos*, 83(1), 36-46.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., ... & Gamon, J. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014-1024.
- Ramos, M. M., Barraza, L., & Balbanera, P. (2012). Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, 4(2).
- Ribeiro da Silva, F., Montoya, D., Furtado, R., Memmott, J., Pizo, M. A., & Rodrigues, R. R. (2015). The restoration of tropical seed dispersal networks. *Restoration Ecology*, 23(6), 852-860.
- Rico-Gray, V. (2007). El análisis de redes complejas y la conservación de la biodiversidad. *Cuadernos de biodiversidad*, (22) 3-6.
- Rico-Gray V. (2001). Interspecific Interaction. *Encyclopedia of Life Sciences*, 78, 1-6.
- Sánchez-Ramos, G., Reyes-Castillo, P., Mora Olivo, A., & Martínez-Ávalos, J. G. (2010). Estudio de la herbivoría de la palma camedor (*Chamaedorea radicalis*) Mart., en la Sierra Madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta zoológica mexicana*, 26(1), 153-172.
- Schowalter, T. D. (1981). Insect herbivore relationship to the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos*, 37(1), 126-130.

- Shure, D. J., & Wilson, L. A. (1993). Patch-Size Effects on Plant Phenolics in Successional Openings of the Southern Appalachians. *Ecology*, 74(1), 55-67.
- Stanley, E. (2010). Herbivoría y características foliares en función de la edad en hojas de *Piper sp.* (Piperaceae). Em Machado G. (eds). Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica".
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648-3652.
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 179-185.
- Thomas, D. W. (1988). Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 65-87.
- Thompson, J. N. (2006). Mutualistic webs of species. *Science (Washington)*, 312(5772), 372-373.
- Thompson, J. N. 1994 (2003). El proceso coevolutivo. Fondo de Cultura Económica, Mexico.
- Thompson, J. N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press.
- Trotter, R. T., Cobb, N. S., & Whitham, T. G. (2008). Arthropod community diversity and trophic structure: a comparison between extremes of plant stress. *Ecological Entomology*, 33(1), 1-11.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9), 1445-1457.
- Vázquez, T. M., Campos, J. J., & Cruz P. A. (2006) Helechos y plantas afines del Bosque Mesófilo de Montaña de Banderilla, Veracruz, México., *Polibotánica*, (22), 63-67.
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., & del-Val, E. (2012). Resilience in plant-herbivore networks during secondary succession. *PloS one*, 7(12), e53009.
- Villa-Galaviz, E. (2012). Especificidad alimenticia de la comunidad de Lepidópteros en distintas etapas sucesionales del Bosque Tropical Caducifólio de Chamela, Jalisco. Para obtener el grado de Maestra en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, 88.
- Williams-Linera, G., Manson, R. H., & Isunza-Vera, E. (2002). La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y bosques*, 8(1), 73-89.
- White, T. C. R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63(1), 90-105.

Zangerl, A. R., & Bazzaz, F. A. (1992). Theory and pattern in plant defense allocation. Plant resistance to herbivores and pathogens. In: Fritz, R. S. & Simms, E. L. (eds). Ecology, Evolution, and genetics. The university of Chicago Press, 363-391.

10. Apéndice

Apéndice 1. Lista completa de especies de plantas e insectos de la matriz completa correspondiente a la Figura 9. Del 1 al 50 son especies de plantas y del 51 al 156 son UTR's de herbívoros.

1	<i>Clethra mexicana</i>	53	<i>Orthoptera 3</i>	105	<i>Polilla 5</i>
2	<i>Ocotea psychotrioides</i>	54	<i>Lepidoptera L.22</i>	106	<i>Polilla 6</i>
3	<i>Quercus sp1</i>	55	<i>Agallas 2 peludas</i>	107	<i>Lepidoptera L.4</i>
4	<i>Pseudo capparitis</i>	56	<i>Lepidoptera L.38</i>	108	<i>Polilla 1</i>
5	<i>Quercus xalapensis</i>	57	<i>Lepidoptera L.17</i>	109	<i>Diptera 1</i>
6	UTR's 5	58	<i>Lepidoptera L.42</i>	110	<i>Siphonoptera 1</i>
7	<i>Lasiacis nigra</i>	59	<i>Gasteropodo 1</i>	111	<i>Hormiga 1</i>
8	<i>Lippia myriocephala</i>	60	<i>Lepidoptera L.3</i>	112	<i>Lepidoptera L.5</i>
9	<i>Piper lapathifolium</i>	61	<i>Orthoptera 4</i>	113	<i>Tipo hormiga</i>
10	<i>Carpinus caroliniana</i>	62	<i>Cicidallidae 3</i>	114	<i>Lepidoptera L.6</i>
11	<i>Palicourea galeottiana</i>	63	<i>Lepidoptera L.21</i>	115	<i>Diptera 2</i>
12	<i>Rhamnus capreifolia</i>	64	<i>Pulgon sp2</i>	116	<i>Orthoptera 5</i>
13	<i>Ardisia sp.</i>	65	<i>Pulgon sp1</i>	117	<i>Orthoptera 6</i>
14	<i>Liquidambar styraciflua</i>	66	<i>Lepidoptera L.24</i>	118	<i>Coleoptera 5</i>
15	<i>Leucaena leucocephala</i>	67	<i>Coleoptero 10</i>	119	<i>Coleoptero 9</i>
16	UTR's 1	68	<i>Larva espuma</i>	120	<i>Lepidoptera P. 1</i>
17	<i>Miconia glaberrima</i>	69	<i>Lepidoptera L.20</i>	121	<i>Lepidoptera L. 10</i>
18	<i>Solanum rudepannum</i>	70	<i>Orthoptera 2</i>	122	<i>Lepidoptera L.12</i>
19	<i>Rapanea myricoides</i>	71	<i>Cicidallidae 4</i>	123	<i>Lepidoptera L.14</i>
20	<i>Hoffmania excelsa</i>	72	<i>Lepidoptera L.2</i>	124	<i>Chinche 4</i>
21	<i>Oreopanax xalapensis</i>	73	<i>Lepidoptera P.2</i>	125	<i>Lepidoptera L.15</i>
22	<i>Randia laetevirens</i>	74	<i>Cicidallidae 5</i>	126	<i>Lepidoptera P.2</i>
23	<i>Citharexylum caudatum</i>	75	<i>Phasmodea 1</i>	127	<i>Gasteropodo 4</i>
24	<i>Conostegia icosandra</i>	76	<i>Orthoptera 7</i>	128	<i>Gasteropodo 5</i>
25	<i>Cyathea divergens</i>	77	<i>Lepidoptera L.13</i>	129	<i>Lepidoptera L. 18</i>
26	UTR's 2	78	<i>Mariposa negra 1</i>	130	<i>Polilla 7</i>
27	<i>Schistocarpha sp</i>	79	<i>Lepidoptera P.3</i>	131	<i>Lepidoptera L.27</i>
28	UTR's 6	80	<i>Chince 7</i>	132	<i>Lepidoptera L.29</i>
29	<i>Nectandra sp</i>	81	<i>Coleoptera 4</i>	133	<i>Lepidoptera L.30</i>
30	<i>Rubus sp</i>	82	<i>Lepidoptera L.11</i>	134	<i>Lepidoptera L.32</i>
31	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	83	<i>Lepidoptera L.19</i>	135	<i>Lepidoptera L.33</i>
32	<i>Magnolia schiedeana</i>	84	<i>Pulgon sp3</i>	136	<i>Lepidoptera L.34</i>
33	UTR's 2	85	<i>Chinche H.2</i>	137	<i>Lepidoptera L.35</i>
34	<i>Sideroxylon sp.</i>	86	<i>Gasteropodo 2</i>	138	<i>Lepidoptera L.36</i>
35	<i>Vernonia deppeana</i>	87	<i>Gasteropodo 3</i>	139	<i>Coleptero 2</i>
36	<i>Ardisia capollina</i>	88	<i>Agallas 3</i>	140	<i>Lepidoptera L.37</i>
37	<i>Conostegia xalapensis</i>	89	<i>Cicidallidae 6</i>	141	<i>Cicidallidae 8</i>
38	<i>Eugenia capuli</i>	90	<i>Lepidoptera L.7</i>	142	<i>Lepidoptera L.43</i>

39	<i>Fitolacaceae</i>	91	<i>Lepidoptera</i> L.8	143	<i>Lepidoptera</i> L.44
40	<i>Piper hispidum</i>	92	<i>Lepidoptera</i> L. 9	144	<i>Lepidoptera</i> L.45
41	<i>Quercus</i> sp2	93	<i>cicidallidae</i> 7	145	<i>Lepidoptera</i> L.46
42	<i>Randia aculeata</i>	94	<i>Lepidoptera</i> L.26	146	<i>Lepidoptera</i> L.47
43	<i>Rondeletia capitellata</i>	95	<i>Lepidoptera</i> L.28	147	<i>Coleoptera</i> 6
44	<i>Senecio thomasi</i>	96	<i>Lepidoptera</i> L.31	148	<i>Lepidoptera</i> L.49
45	<i>Trichilia havanensis</i>	97	<i>Lepidoptera</i> L.39	149	<i>Lepidoptera</i> L.50
46	<i>Turpinia occidentalis</i>	98	<i>Lepidoptera</i> L.40	150	<i>Coleoptera</i> 7
47	<i>Gonolobus chloranthus</i>	99	<i>Lepidoptera</i> L.41	151	<i>Coleoptera</i> 8
48	<i>Miconia</i> sp	100	<i>Lepidoptera</i> L.48	152	<i>Polilla</i> 4
49	UTR's 3	101	<i>Lepidoptera</i> L.23	153	<i>Agallas</i> 1
50	<i>Senecio cordovensis</i>	102	<i>Membracido</i> sp	154	<i>Lepidoptera</i> L.16
51	<i>cucurlionidae</i> 2	103	<i>Thysonoptera</i> 1	155	<i>Lepidoptera</i> L.5
52	<i>Lepidoptera</i> L.1	104	<i>Huevos</i> 1	156	<i>Curculionidae</i> 1

Apéndice 2: Lista de Especies de plantas y UTRs de Herbívoros de la temporada de secas y lluvias. Correspondiente a la Figura 10. Del 1 al 39 son especies de plantas y del 40 al 105 son UTR's.

A) Secas. Del 1 al 39 son especies de plantas y del 40 al 105 son UTR's de herbívoros.

1	<i>Clethra mexicana</i>	36	<i>Senecio cordovensis</i>	71	<i>Huevos</i> 1
2	<i>Lippia myriocephala</i>	37	<i>Senecio thomasi</i>	72	<i>Polilla</i> 4
3	UTRs 5	38	<i>Trichilia havanensis</i>	73	<i>Chinche</i> H.2
4	<i>Liquidambar styraciflua</i>	39	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	74	<i>Polilla</i> 6
5	<i>Quercus xalapensis</i>	40	<i>Cucurlionidae</i> 2	75	<i>Lepidoptera</i> L.4
6	<i>Carpinus caroliniana</i>	41	<i>Lepidoptera</i> L.1	76	<i>Polilla</i> 1
7	<i>Leucaena leucocephala</i>	42	<i>Lepidoptera</i> L.22	77	<i>Díptera</i> 1
8	<i>Ocotea psychotrioides</i>	43	<i>Lepidoptera</i> L.3	78	<i>Siphonoptera</i> 1
9	<i>Rhamnus capreifolia</i>	44	<i>Gasterópodo</i> 1	79	<i>Gasterópodo</i> 3
10	<i>Solanum rudepannum</i>	45	<i>Pulgón</i> sp2	80	<i>Coleóptera</i> 4
11	<i>Palicourea galeottiana</i>	46	<i>Pulgón</i> sp1	81	<i>Hormiga</i> 1
12	<i>Quercus</i> sp1	47	<i>Orthoptera</i> 4	82	<i>Tipo hormiga</i>
13	UTRs 6	48	<i>Cicidallidae</i> 3	83	<i>Cicidallidae</i> 6
14	UTRs 1	49	<i>Hemiptera</i> L.	84	<i>Orthoptera</i> 6
15	<i>Oreopanax xalapensis</i>	50	<i>Cicidallidae</i> 4	85	<i>Coleóptera</i> 5
16	<i>Randia laetevirens</i>	51	<i>Lepidoptera</i> L.17	86	<i>Coleóptero</i> 9
17	<i>Rapanea myricoides</i>	52	<i>Coleóptero</i> 10	87	<i>Lepidoptera</i> L.8
18	<i>Ardisia</i> sp.	53	<i>Orthoptera</i> 2	88	<i>Lepidoptera</i> P.1
19	<i>Cyathea divergens</i>	54	<i>Lepidoptera</i> L.20	89	<i>Lepidoptera</i> L.9
20	<i>Miconia glaberrima</i>	55	<i>Mariposa</i> N.1	90	<i>Lepidoptera</i> L.10
21	<i>Nectandra</i> sp	56	<i>Polilla</i> 3	91	<i>Ortóptera</i> 7

22	<i>Piper lapathifolium</i>	57	<i>Lepidoptera L.2</i>	92	<i>Lepidoptera L.11</i>
23	<i>Pseudo capparitis</i>	58	<i>Agallas P.2</i>	93	<i>Chinche 4</i>
24	<i>Citharexylum caudatum</i>	59	<i>Phasmodea 1</i>	94	<i>Lepidoptera L.15</i>
25	<i>Conostegia icosandra</i>	60	<i>Agallas 3</i>	95	<i>Lepidoptera P.2</i>
26	<i>UTRs 4</i>	61	<i>Orthoptera 3</i>	96	<i>Lepidoptera L.21</i>
27	<i>Randia aculeata</i>	62	<i>Polilla 2</i>	97	<i>Lepidoptera L.23</i>
28	<i>Sideroxylon sp.</i>	63	<i>Pulgón sp3</i>	98	<i>Lepidoptera L.24</i>
29	<i>Vernonia deppeana</i>	64	<i>Gasterópodo 2</i>	99	<i>Lepidoptera L.28</i>
30	<i>Ardisia capollina</i>	65	<i>Cicidallidae 5</i>	100	<i>Lepidoptera L.29</i>
31	<i>Hoffmania excelsa</i>	66	<i>Chinche 7</i>	101	<i>Lepidoptera L.30</i>
32	<i>Piper hispidum</i>	67	<i>Lepidoptera L.7</i>	102	<i>Coleóptero 2</i>
33	<i>Rondeletia capitellata</i>	68	<i>Cicidallidae 7</i>	103	<i>Lepidoptera L.37</i>
34	<i>Rubus sp</i>	69	<i>Membracido sp</i>	104	<i>Lepidoptera L.48</i>
35	<i>Schistocarpha sp</i>	70	<i>Thysonoptera 1</i>	105	<i>Coleóptera 6</i>

B) Lluvias. Del 1 al 47 son especies de plantas y del 48 al 120 son UTR's de herbívoros.

1	<i>Clethra mexicana</i>	41	<i>Piper hispidum</i>	81	<i>Orthoptera 4</i>
2	<i>Quercus spl</i>	42	<i>UTR's 3</i>	82	<i>Gasteropodo 3</i>
3	<i>Pseudo capparitis</i>	43	<i>UTR's 4</i>	83	<i>Chince 7</i>
4	<i>Quercus xalapensis</i>	44	<i>Nectandra sp</i>	84	<i>Coleoptera 4</i>
5	<i>Ocotea psychotrioides</i>	45	<i>Miconia sp</i>	85	<i>Phasmodea 1</i>
6	<i>Lasiacis nigra</i>	46	<i>Gonolobus chloranthus</i>	86	<i>Lepidoptera L.5</i>
7	<i>Piper lapathifolium</i>	47	<i>Ardisia capollina</i>	87	<i>Cicidallidae 6</i>
8	<i>Ardisia sp.</i>	48	<i>Orthoptera 3</i>	88	<i>Lepidoptera L.6</i>
9	<i>Rhamnus capreifolia</i>	49	<i>Agallas P.2</i>	89	<i>Diptera 2</i>
10	<i>Carpinus caroliniana</i>	50	<i>Lepidoptera L.38</i>	90	<i>Orthoptera 5</i>
11	<i>Palicourea galeottiana</i>	51	<i>Cucurlionidae 2</i>	91	<i>Lepidoptera L.8</i>
12	<i>UTR's 2</i>	52	<i>Lepidoptera L.22</i>	92	<i>Lepidoptera L.9</i>
13	<i>Miconia glaberrima</i>	53	<i>Lepidoptera L.42</i>	93	<i>Lepidoptera L.14</i>
14	<i>Hoffmania excelsa</i>	54	<i>Lepidoptera L.1</i>	94	<i>Lepidoptera L.5</i>
15	<i>Schistocarpha sp</i>	55	<i>Lepidoptera L.17</i>	95	<i>Gasteropodo 4</i>
16	<i>UTR's 5</i>	56	<i>Lepidoptera L.21</i>	96	<i>Gasteropodo 5</i>
17	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	57	<i>Lepidoptera L.24</i>	97	<i>Lepidoptera L.8</i>
18	<i>Rubus sp</i>	58	<i>Cicidallidae 3</i>	98	<i>Polilla 7</i>
19	<i>Oreopanax xalapensis</i>	59	<i>Gasteropodo 1</i>	99	<i>Cicidallidae 7</i>
20	<i>Magnolia schiedeana</i>	60	<i>Coleoptero 10</i>	100	<i>Lepidoptera L.25</i>
21	<i>Liquidambar styraciflua</i>	61	<i>Lepidoptera L.3</i>	101	<i>Lepidoptera L.27</i>
22	<i>Eugenia capuli</i>	62	<i>Orthoptera 7</i>	102	<i>Lepidoptera L.28</i>
23	<i>Conostegia icosandra</i>	63	<i>Lepidoptera L.13</i>	103	<i>Lepidoptera L.32</i>
24	<i>Citharexylum caudatum</i>	64	<i>Polilla 2</i>	104	<i>Lepidoptera L.33</i>
25	<i>UTR's 1</i>	65	<i>Cicidallidae 5</i>	105	<i>Lepidoptera L.34</i>

26	<i>Trichilia havanensis</i>	66	<i>Lepidoptera L.11</i>	106	<i>Lepidoptera L.35</i>
27	<i>Solanum rudepannum</i>	67	<i>Lepidoptera L.2</i>	107	<i>Lepidoptera L.36</i>
28	<i>Rapanea myricoides</i>	68	<i>Lepidoptera L.19</i>	108	<i>Cicidallidae 8</i>
29	<i>Randia laetevirens</i>	69	<i>Lepidoptera L.20</i>	109	<i>Lepidoptera L.43</i>
30	<i>Quercus sp2</i>	70	<i>Lepidoptera L.26</i>	110	<i>Lepidoptera L.44</i>
31	<i>Lippia myriocephala</i>	71	<i>Lepidoptera L.31</i>	111	<i>Lepidoptera L.45</i>
32	<i>Leucaena leucocephala</i>	72	<i>Lepidoptera L.39</i>	112	<i>Curculionidae 1</i>
33	<i>Fitolacaceae</i>	73	<i>Lepidoptera L.40</i>	113	<i>Lepidoptera L.46</i>
34	<i>Cyathea divergens</i>	74	<i>Lepidoptera L.41</i>	114	<i>Lepidoptera L.47</i>
35	<i>Conostegia xalapensis</i>	75	<i>Orthoptera 2</i>	115	<i>Lepidoptera L.48</i>
36	<i>Vernonia deppeana</i>	76	<i>Pulgon sp1</i>	116	<i>Lepidoptera L.49</i>
37	<i>Turpinia occidentalis</i>	77	<i>Cicidallidae 4</i>	117	<i>Lepidoptera L.50</i>
38	<i>Sideroxylon sp.</i>	78	<i>Pulgon sp2</i>	118	<i>Coleoptera 7</i>
39	<i>Senecio thomasi</i>	79	<i>Lepidoptera L.2</i>	119	<i>Coleoptera 8</i>
40	<i>Rondeletia capitellata</i>	80	<i>Chinche H.2</i>	120	<i>Lepidoptera L.23</i>

Apéndice 3. Lista de especies de los tres sitios en temporada de secas. a) Bosque conservado, del 1 al 22 pertenecen a plantas y del 23 al 46 pertenecen a herbívoros. b) Acahual Viejo del 1 al 13 so plantas y del 14 al 39 son herbívoros y finalmente el c) Acahual Joven del 1 al 15 son plantas y del 16 al 53 son herbívoros. Correspondiente a la figura 11.

a) Bosque Conservado

1	<i>UTRs 1</i>	24	<i>Orthoptera 2</i>
2	<i>Randia laetevirens</i>	25	<i>Lepidoptera L.1</i>
3	<i>Ardisia sp.</i>	26	<i>Agallas 3</i>
4	<i>Cyathea divergens</i>	27	<i>Lepidoptera L.3</i>
5	<i>Conostegia icosandra</i>	28	<i>Cicidallidae 5</i>
6	<i>Miconia glaberrima</i>	29	<i>Membracido sp</i>
7	<i>Ocotea psychotrioides</i>	30	<i>Coleóptero 10</i>
8	<i>Palicourea galeottiana</i>	31	<i>Gasterópodo 1</i>
9	<i>Piper lapathifolium</i>	32	<i>Cicidallidae 3</i>
10	<i>Quercus xalapensis</i>	33	<i>Cicidallidae 4</i>
11	<i>Ardisia capollina</i>	34	<i>Pulgón sp2</i>
12	<i>Citharexylum caudatum</i>	35	<i>Polilla 2</i>
13	<i>Hoffmania excelsa</i>	36	<i>Huevos 1</i>
14	<i>Liquidambar styraciflua</i>	37	<i>Polilla 4</i>
15	<i>Oreopanax xalapensis</i>	38	<i>Polilla 5</i>
16	<i>Piper hispidum</i>	39	<i>Gasterópodo 2</i>
17	<i>Quercus sp1</i>	40	<i>Lepidoptera L.4</i>
18	<i>Rondeletia capitellata</i>	41	<i>Polilla 1</i>
19	<i>Schistocarpha sp</i>	42	<i>Gasterópodo 3</i>
20	<i>Senecio cordovensis</i>	43	<i>Lepidoptera L.9</i>

21	<i>Trichilia havanensis</i>	44	<i>Lepidoptera L.10</i>
22	<i>Turpinia occidentalis</i>	45	<i>Orthoptera 7</i>
23	<i>Orthoptera 4</i>	46	<i>Lepidoptera L.11</i>

b) Acahual Viejo

1	<i>Quercus xalapensis</i>	20	<i>Coleóptero 10</i>
2	<i>Carpinus caroliniana</i>	21	<i>Gasterópodo 1</i>
3	<i>Ocotea psychotrioides</i>	22	<i>Mariposa N.1</i>
4	<i>Quercus sp1</i>	23	<i>Cicidallidae 4</i>
5	<i>UTRs 6</i>	24	<i>Polilla 3</i>
6	<i>Oreopanax xalapensis</i>	25	<i>Polilla 2</i>
7	<i>Nectandra sp</i>	26	<i>Orthoptera 4</i>
8	<i>UTRs 4</i>	27	<i>Polilla 6</i>
9	<i>Palicourea galeottiana</i>	28	<i>Gasterópodo 2</i>
10	<i>Randia aculeata</i>	29	<i>Diptera 1</i>
11	<i>Sideroxylon sp.</i>	30	<i>Siphonoptera 1</i>
12	<i>Citharexylum caudatum</i>	31	<i>Cicidallidae 6</i>
13	<i>Clethra mexicana</i>	32	<i>Lepidoptera L.7</i>
14	<i>Lepidoptera L.1</i>	33	<i>Orthoptera 6</i>
15	<i>Pulgón sp1</i>	34	<i>Coleóptero 5</i>
16	<i>Cicidallidae 3</i>	35	<i>Coleóptero 9</i>
17	<i>Pulgón sp2</i>	36	<i>Lepidoptera L.8</i>
18	<i>Lepidoptera L.2</i>	37	<i>Lepidoptera P.1</i>
19	<i>Agallas P.2</i>	38	<i>Lepidoptera L.15</i>
		39	<i>Lepidoptera P.2</i>

c) Acahual Joven

1	<i>Clethra mexicana</i>	27	<i>Phasmodea 1</i>
2	<i>Lippia myriocephala</i>	28	<i>Orthoptera 3</i>
3	<i>UTRs 5</i>	29	<i>Coleóptero 10</i>
4	<i>Liquidambar styraciflua</i>	30	<i>Pulgón sp1</i>
5	<i>Leucaena leucocephala</i>	31	<i>Pulgón sp3</i>
6	<i>Rhamnus capreifolia</i>	32	<i>Chinche 7</i>
7	<i>Solanum rudepannum</i>	33	<i>Cicidallidae 7</i>
8	<i>Rapanea myricoides</i>	34	<i>Orthoptera 2</i>
9	<i>Pseudo cappariz</i>	35	<i>Thysonoptera 1</i>
10	<i>Vernonia deppeana</i>	36	<i>Mariposa N.1</i>
11	<i>Carpinus caroliniana</i>	37	<i>Polilla 3</i>
12	<i>Palicourea galeottiana</i>	38	<i>Lepidoptera L.2</i>
13	<i>Rubus sp</i>	39	<i>Chinche H.2</i>
14	<i>Senecio thomasi</i>	40	<i>Agallas P.2</i>
15	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	41	<i>Hormiga 1</i>

16	<i>Curculionidae</i> 2	42	<i>Lepidoptera</i> L.7
17	<i>Lepidoptera</i> L.22	43	<i>Chinche</i> 4
18	<i>Lepidoptera</i> L.3	44	<i>Lepidoptera</i> L.21
19	<i>Gasterópodo</i> 1	45	<i>Lepidoptera</i> L.23
20	<i>Lepidoptera</i> L.1	46	<i>Lepidoptera</i> L.24
21	<i>Pulgón</i> sp2	47	<i>Lepidoptera</i> L.28
22	<i>Larva espuma</i>	48	<i>Lepidoptera</i> L.29
23	<i>Lepidoptera</i> L.17	49	<i>Lepidoptera</i> L.30
24	<i>Cicidallidae</i> 3	50	<i>Coleóptero</i> 2
25	<i>Lepidoptera</i> L.20	51	<i>Lepidoptera</i> L.37
26	<i>Cicidallidae</i> 4	52	<i>Lepidoptera</i> L.48
		53	<i>Coleóptera</i> 6

Apéndice 4. Lista de especies de los tres sitios en temporada de lluvias. a) Bosque conservado, del 1 al 30 pertenecen a plantas y del 31 al 60 pertenecen a herbívoros. b) Acahual Viejo del 1 al 15 son plantas y del 16 al 35 son herbívoros y finalmente el c) Acahual Joven del 1 al 15 son plantas y del 16 al 58 son herbívoros. Correspondiente a la figura 12.

a) Bosque Conservado

1	<i>Piper lapathifolium</i>	31	<i>Orthoptera</i> 3
2	<i>Ardisia</i> sp.	32	<i>Lepidoptera</i> L.1
3	<i>Ocotea psychotrioides</i>	33	<i>Lepidoptera</i> L.24
4	<i>Hoffmania excelsa</i>	34	<i>Lepidoptera</i> L.17
5	<i>Schistocarpha</i> sp	35	<i>Orthoptera</i> 7
6	<i>UTRs</i> 1	36	<i>Gasterópodo</i> 1
7	<i>Conostegia icosandra</i>	37	<i>Cicidallidae</i> 5
8	<i>Eugenia capuli</i>	38	<i>Lepidoptera</i> L.11
9	<i>Miconia glaberrima</i>	39	<i>Lepidoptera</i> L.22
10	<i>Conostegia xalapensis</i>	40	<i>Lepidoptera</i> L.40
11	<i>Cyathea divergens</i>	41	<i>Orthoptera</i> 2
12	<i>Fitolacaceae</i>	42	<i>Cicidallidae</i> 3
13	<i>UTRs</i> 2	43	<i>Lepidoptera</i> L.3
14	<i>Oreopanax xalapensis</i>	44	<i>Gasterópodo</i> 3
15	<i>Palicourea galeottiana</i>	45	<i>Chinche</i> 7
16	<i>Randia laetevirens</i>	46	<i>Lepidoptera</i> L.13
17	<i>Ardisia capollina</i>	47	<i>Gasterópodo</i> 4
18	<i>Carpinus caroliniana</i>	48	<i>Gasterópodo</i> 5
19	<i>Citharexylum caudatum</i>	49	<i>Lepidoptera</i> L.20
20	<i>Gonolobus chloranthus</i>	50	<i>Lepidoptera</i> L.25
21	<i>Miconia</i> sp	51	<i>Lepidoptera</i> L.26
22	<i>Nectandra</i> sp	52	<i>Lepidoptera</i> L.27
23	<i>UTRs</i> 3	53	<i>Lepidoptera</i> L.31
24	<i>Piper hispidum</i>	54	<i>Lepidoptera</i> L.32
25	<i>Quercus</i> sp1	55	<i>Lepidoptera</i> L.33
26	<i>Quercus xalapensis</i>	56	<i>Lepidoptera</i> L.43

27	<i>Rondeletia capitellata</i>	57	<i>Lepidoptera L.44</i>
28	<i>Trichilia havanensis</i>	58	<i>Lepidoptera L.45</i>
29	<i>Turpinia occidentalis</i>	59	<i>Curculionidae 1</i>
30	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	60	<i>Lepidoptera L.50</i>

b) Acahual Viejo

1	<i>Quercus sp1</i>	18	<i>Lepidoptera L.22</i>
2	<i>Lasiacis nigra</i>	19	<i>Lepidoptera L.21</i>
3	<i>Quercus xalapensis</i>	20	<i>Lepidoptera L.17</i>
4	<i>Ocotea psychotrioides</i>	21	<i>Lepidoptera L.24</i>
5	<i>Magnolia schiedeana</i>	22	<i>Lepidoptera L.39</i>
6	UTRs 2	23	<i>Coleóptero 10</i>
7	<i>Palicourea galeottiana</i>	24	<i>Lepidoptera L.1</i>
8	<i>Quercus sp2</i>	25	<i>Lepidoptera L.3</i>
9	<i>Rhamnus capreifolia</i>	26	<i>Orthoptera 3</i>
10	<i>Carpinus caroliniana</i>	27	<i>Lepidoptera L.13</i>
11	<i>Miconia glaberrima</i>	28	<i>Lepidoptera L.19</i>
12	UTRs 4	29	<i>Lepidoptera L.20</i>
13	<i>Oreopanax xalapensis</i>	30	<i>Polilla 7</i>
14	<i>Sideroxylon sp.</i>	31	<i>Lepidoptera L.26</i>
15	<i>Trichilia havanensis</i>	32	<i>Lepidoptera L.31</i>
16	<i>Agallas P.2</i>	33	<i>Lepidoptera L.41</i>
17	<i>Lepidoptera L.42</i>	34	<i>Lepidoptera L.49</i>
		35	<i>Coleóptera 7</i>

c) Acahual Joven

1	<i>Clethra mexicana</i>	30	<i>Pulgón sp2</i>
2	<i>Pseudo capparís</i>	31	<i>Lepidoptera L.2</i>
3	<i>Carpinus caroliniana</i>	32	<i>Chinche H.2</i>
4	<i>Rhamnus capreifolia</i>	33	<i>Orthoptera 4</i>
5	<i>UTRs 5</i>	34	<i>Coleóptera 4</i>
6	<i>Liquidambar styraciflua</i>	35	<i>Phasmodea 1</i>
7	<i>Rubus sp</i>	36	<i>Lepidoptera L.5</i>
8	<i>Leucaena leucocephala</i>	37	<i>Cicidallidae 6</i>
9	<i>Lippia myriocephala</i>	38	<i>Lepidoptera L.6</i>
10	<i>Palicourea galeottiana</i>	39	<i>Díptera 2</i>
11	<i>Rapanea myricoides</i>	40	<i>Orthoptera 5</i>
12	<i>Solanum rudepannum</i>	41	<i>Lepidoptera L.8</i>
13	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	42	<i>Lepidoptera L.9</i>
14	<i>Senecio thomasi</i>	43	<i>Lepidoptera L.12</i>
15	<i>Vernonia deppeana</i>	44	<i>Lepidoptera L.14</i>
16	<i>Lepidoptera L.38</i>	45	<i>Lepidoptera L.15</i>
17	<i>Curculionidae 2</i>	46	<i>Lepidoptera L.18</i>
18	<i>Cicidallidae 3</i>	47	<i>Lepidoptera L.19</i>
19	<i>Agallas P. 2</i>	48	<i>Lepidoptera L.21</i>
20	<i>Coleóptero 10</i>	49	<i>Lepidoptera L.22</i>
21	<i>Lepidoptera L.1</i>	50	<i>Cicidallidae 7</i>
22	<i>Gasterópodo 1</i>	51	<i>Lepidoptera L.35</i>
23	<i>Polilla 2</i>	52	<i>Lepidoptera L.36</i>
24	<i>Lepidoptera L.17</i>	53	<i>Cicidallidae 8</i>
25	<i>Lepidoptera L.3</i>	54	<i>Lepidoptera L.41</i>
26	<i>Orthoptera 3</i>	55	<i>Lepidoptera L.46</i>
27	<i>Lepidoptera L.13</i>	56	<i>Lepidoptera L.47</i>
28	<i>Pulgón sp1</i>	57	<i>Lepidoptera L.48</i>
29	<i>Cicidallidae 4</i>	58	<i>Coleóptera 8</i>

Apéndice 5. Listado de plantas e insectos herbívoros en relación a d' (especialización de la especie) en los tres sitios de muestreo para las dos temporadas. a) Plantas

Bosque Conservado				Acahual Viejo				Acahual Joven			
Secas		Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
Especie	d	Especie	d	Especie	d	Especie	d	Especie	d	Especie	d
<i>Palicourea galeottiana</i>	1	<i>Eugenia capuli</i>	1	<i>Oreopanax xalapensis</i>	1	<i>Rhamnus capreifolia</i>	1	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	1	<i>Pseudo capparitis</i>	1
<i>Piper lapathifolium</i>	1	<i>Miconia sp</i>	1	<i>Nectandra sp</i>	1	<i>Miconia glaberrima</i>	1	<i>Senecio thomasii</i>	0.76	<i>Palicourea galeottiana</i>	1
<i>Liquidambar styraciflua</i>	1	<i>Piper hispidum</i>	1	<i>Palicourea galeottiana</i>	1	<i>Trichilia havanensis</i>	1	<i>Leucaena leucocephala</i>	0.75	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	1
<i>Piper hispidum</i>	1	<i>Quercus xalapensis</i>	1	<i>Clethra mexicana</i>	1	<i>Lasiacis nigra</i>	0.88	<i>Pseudo capparitis</i>	0.67	<i>Senecio thomasii</i>	1
<i>Schistocarpha sp</i>	1	<i>Turpinia occidentalis</i>	1	<i>Quercus xalapensis</i>	0.61	<i>Ocotea psychotrioides</i>	0.80	<i>Rapanea myricoides</i>	0.61	UTRs 5	0.87
<i>Turpinia occidentalis</i>	1	<i>Ardisia capollina</i>	0.78	<i>Ocotea psychotrioides</i>	0.48	UTRs 2	0.71	<i>Vernonia deppeana</i>	0.60	<i>Leucaena leucocephala</i>	0.87
UTRs 1	0.65	<i>Quercus sp1</i>	0.78	<i>Randia aculeata</i>	0.43	<i>Palicourea galeottiana</i>	0.42	<i>Clethra mexicana</i>	0.59	<i>Rubus sp</i>	0.85
<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.64	<i>Trichilia havanensis</i>	0.78	<i>Carpinus caroliniana</i>	0.33	<i>Sideroxylon sp.</i>	0.36	<i>Lippia myriocephala</i>	0.52	<i>Rhamnus capreifolia</i>	0.84
<i>Trichilia havanensis</i>	0.64	<i>Miconia glaberrima</i>	0.75	<i>Quercus sp1</i>	0.31	<i>Quercus sp1</i>	0.30	UTRs 5	0.52	<i>Rapanea myricoides</i>	0.80
<i>Miconia glaberrima</i>	0.63	<i>Schistocarpha sp</i>	0.64	UTRs 6	0.13	<i>Quercus xalapensis</i>	0.28	<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.51	<i>Solanum rudepannum</i>	0.80

a) Insecto herbívoro

Bosque Conservado				Acahual Viejo				Acahual Joven			
Secas		Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
UTRs	d	UTRs	d	UTRs	d	UTRs	d	UTRs	d	UTRs	d
<i>Polilla 2</i>	1	<i>Gasterópodo 1</i>	1	<i>Pupa 2 blanca</i>	1	<i>Lepidoptera L. 13</i>	1	<i>Lepidoptera L. 23</i>	1	<i>Lepidoptera L. 38</i>	1
<i>Polilla 5</i>	1	<i>Lepidoptera L. 32</i>	1	<i>Cicidallidae 4</i>	0.64	<i>Lepidoptera L. 42</i>	0.95	<i>Coleóptero 6</i>	0.81	<i>Lepidoptera L. 22</i>	1
<i>Lepidoptera L. 9</i>	1	<i>Lepidoptera L. 43</i>	1	<i>Polilla 3</i>	0.64	<i>Coleóptero 10</i>	0.76	<i>Coleóptero 2</i>	0.70	<i>Orthoptera 3</i>	0.89
<i>Lepidoptera L. 11</i>	1	<i>Lepidoptera L. 44</i>	1	<i>Polilla 2</i>	0.64	<i>Lepidoptera L. 3</i>	0.76	<i>Hemiptera L.</i>	0.63	<i>Lepidoptera L. 3</i>	0.87
<i>Cicidallidae 5</i>	0.6	<i>Cicidallidae 5</i>	0.85	<i>Orthoptera 4</i>	0.64	<i>Lepidoptera L. 1</i>	0.62	<i>Lepidoptera L. 17</i>	0.63	<i>Lepidoptera L. 2</i>	0.81
<i>Lepidoptera L. 3</i>	0.5	<i>Lepidoptera L. 22</i>	0.76	<i>Coleóptero 5</i>	0.64	<i>Lepidoptera L. 20</i>	0.62	<i>Polilla 3</i>	0.63	<i>Orthoptera 4</i>	0.81
<i>Cicidallidae 3</i>	0.5	<i>Gasterópodo 5</i>	0.72	<i>Coleóptero 9</i>	0.64	<i>Agallas P.2</i>	0.47	<i>Lepidoptera L. 28</i>	0.63	<i>Lepidoptera L. 15</i>	0.81
<i>Pulgón sp2</i>	0.5	<i>Lepidoptera L. 11</i>	0.70	<i>Lepidoptera L. 8</i>	0.64	<i>Lepidoptera L. 24</i>	0.36	<i>Lepidoptera L. 22</i>	0.63	<i>Lepidoptera L. 19</i>	0.81
<i>Polilla 4</i>	0.5	<i>Chinche 7</i>	0.55	<i>Siphonoptera 1</i>	0.64	<i>Lepidoptera L. 17</i>	0.35	<i>Lepidoptera L. 29</i>	0.63	<i>Lepidoptera L. 35</i>	0.81
<i>Gasterópodo 2</i>	0.5	<i>Lepidoptera L. 31</i>	0.55	<i>Pulgón sp2</i>	0.44	<i>Orthoptera 3</i>	0.29	<i>Orthoptera 3</i>	0.47	<i>Lepidoptera L. 41</i>	0.81

Apéndice 6. Listado de plantas e insectos herbívoros en relación a species strenght (relevancia de las especies) en los tres sitios de muestreo para las dos temporadas. a) Plantas

Bosque Conservado				Acahual Viejo				Acahual Joven			
Secas		Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
Especie	species strenght	Especie	species strenght	Especie	species strenght	Especie	species strenght	Especie	species strenght	Especie	species strenght
<i>UTRs 1</i>	2.83	<i>Piper lapathifolium</i>	4.39	<i>Quercus xalapensis</i>	4.25	<i>Ocotea psychotrioides</i>	6.58	<i>Clethra mexicana</i>	10.14	<i>Clethra mexicana</i>	19.03
<i>Ardisia sp.</i>	2.14	<i>Ardisia sp.</i>	4.39	<i>Ocotea psychotrioides</i>	3.2	<i>Oreopanax xalapensis</i>	2.37	<i>UTRs 5</i>	6.93	<i>Rhamnus capreifolia</i>	4.83
<i>Palicourea galeottiana</i>	2	<i>Ocotea psychotrioides</i>	3.72	<i>Oreopanax xalapensis</i>	3	<i>Quercus sp1</i>	2.32	<i>Lippia myriocephala</i>	5.6	<i>UTRs 5</i>	3.33
<i>Piper lapathifolium</i>	2	<i>Eugenia capuli</i>	3	<i>Carpinus caroliniana</i>	2.2	<i>UTRs 2</i>	2.1	<i>Rhamnus capreifolia</i>	3	<i>Palicourea galeottiana</i>	2
<i>Randia laetevirens</i>	1.80	<i>Schistocarpha sp</i>	2	<i>Oreopanax xalapensis</i>	3	<i>Rhamnus capreifolia</i>	2	<i>Rapanea myricoides</i>	2.15	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	2
<i>Cyathea divergens</i>	1.64	<i>Miconia glaberrima</i>	1.83	<i>Nectandra sp</i>	2	<i>Lasiacis nigra</i>	1.08	<i>Pseudo capparitis</i>	2.15	<i>Carpinus caroliniana</i>	1.59
<i>Quercus xalapensis</i>	1.33	<i>Randia laetevirens</i>	1.33	<i>Palicourea galeottiana</i>	2	<i>Miconia glaberrima</i>	1	<i>Solanum rudepannum</i>	1.93	<i>Liquidambar styraciflua</i>	1.53
<i>Conostegia icosandra</i>	1.14	<i>UTRs 1</i>	1.28	<i>Sideroxylon sp.</i>	2	<i>Trichilia havanensis</i>	1	<i>Liquidambar styraciflua</i>	1.82	<i>Leucaena leucocephala</i>	1.5
<i>Ocotea psychotrioides</i>	1.14	<i>Hoffmania excelsa</i>	1.14	<i>UTRs 6</i>	1.85	<i>Palicourea galeottiana</i>	0.58	<i>Leucaena leucocephala</i>	1.60	<i>Rubus sp</i>	1.33
<i>Liquidambar styraciflua</i>	1	<i>Conostegia icosandra</i>	1.07	<i>Quercus sp1</i>	1.75	<i>Magnolia schiedeana</i>	0.28	<i>Vernonia deppeana</i>	1	<i>Rapanea myricoides</i>	1.33

a) Insectos herbívoros

Bosque Conservado				Acahual Viejo				Acahual Joven			
Secas		Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
UTRs	species strength	UTRs	species strength	UTRs	species strength	UTRs	species strength	UTRs	species strength	UTRs	species strength
<i>Orthoptera</i> 4	3.9	<i>Orthoptera</i> 3	8.94	<i>Lepidoptera</i> L. 1	2.7	<i>Lepidoptera</i> L. 22	4.75	<i>Lepidoptera</i> L. 17	2.18	<i>Orthoptera</i> 3	1.5
<i>Lepidoptera</i> L. 1	2.2	<i>Lepidoptera</i> L. 1	3.44	<i>Lepidoptera</i> P.2	1	<i>Lepidoptera</i> L. 17	1.74	<i>Lepidoptera</i> L. 3	2.09	<i>Coleóptero</i> 10	1.33
<i>Orthoptera</i> 2	1.7	<i>Gasterópodo</i> 1	2	<i>Pulgón</i> sp1	0.95	<i>Lepidoptera</i> L. 21	1.39	<i>Lepidoptera</i> L. 22	1.86	<i>Lepidoptera</i> L. 17	1.16
<i>Agallas</i> 3	1.7	<i>Cicadallidae</i> 5	1.5	<i>Pulgón</i> sp12	0.75	<i>Lepidoptera</i> L. 13	1	<i>Coleóptero</i> 10	1	<i>Lepidoptera</i> L. 38	1
<i>Cicadallidae</i> 5	1.3	<i>Lepidoptera</i> L. 17	1.52	<i>Cicadallidae</i> 4	0.5	<i>Coleóptero</i> 7	1	<i>Lepidoptera</i> L. 23	1	<i>Lepidoptera</i> L. 22	1
<i>Lepidoptera</i> L. 3	1.2	<i>Lepidoptera</i> L. 22	1.33	<i>Polilla</i> 3	0.5	<i>Agallas</i> 2 peludas	0.96	<i>Hemiptera</i> L.	0.63	<i>Lepidoptera</i> L. 1	0.75
<i>Polilla</i> 2	1	<i>Orthoptera</i> 2	1	<i>Polilla</i> 2	0.5	<i>Lepidoptera</i> L.42	0.93	<i>Phasmodea</i> 1	0.61	<i>Lepidoptera</i> L. 3	0.66
<i>Polilla</i> 5	1	<i>Lepidoptera</i> L. 32	1	<i>Orthoptera</i> 4	0.5	<i>Lepidoptera</i> L. 24	0.55	<i>Lepidoptera</i> L. 20	0.6	<i>Cicadallidae</i> 3	0.57
<i>Lepidoptera</i> L. 9	1	<i>Lepidoptera</i> L. 43	1	<i>Coleóptero</i> 5	0.5	<i>Coleóptero</i> 10	0.5	<i>Curculionidae</i> 2	0.57	<i>Curculionidae</i> 2	0.53
<i>Lepidoptera</i> L. 11	1	<i>Lepidoptera</i> L. 44	1	<i>Coleóptero</i> 9	0.5	<i>Lepidoptera</i> L. 3	0.5	<i>Orthoptera</i> 3	0.39	<i>Lepidoptera</i> L. 2	0.5

Apéndice 7. Listado de plantas e insectos herbívoros en relación a especies núcleo/periferia en los tres sitios de muestreo para las dos temporadas.

a) Plantas

Bosque Conservado				Acahual Viejo				Acahual Joven			
Secas		Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
Especie	Núcleo/ Periferia (GC)	Especie	Núcleo/ Periferia (GC)	Especie	Núcleo/ Periferia (GC)	Especie	Núcleo/ Periferia (GC)	Especie	Núcleo/ Periferia (GC)	Especie	Núcleo/ Periferia (GC)
<i>UTRs 1</i>	2.2	<i>Piper lapathifolium</i>	11.0	<i>Quercus xalapensis</i>	5.3	<i>Quercus sp1</i>	18.2	<i>Clethra mexicana</i>	43.2	<i>Clethra mexicana</i>	40.3
<i>Randia laetevirens</i>	2.2	<i>Ardisia sp.</i>	8.0	<i>Carpinus caroliniana</i>	3.9	<i>Lasiacis nigra</i>	15.2	<i>Lippia myriocephala</i>	16.2	<i>Pseudo capparitis</i>	19.3
<i>Ardisia sp</i>	1.2	<i>Ocotea psychotrioides</i>	8.0	<i>Ocotea psychotrioides</i>	3.3	<i>Quercus xalapensis</i>	15.2	<i>UTRs 5</i>	15.2	<i>Carpinus caroliniana</i>	5.3
<i>Cyathea divergens</i>	1.2	<i>Hoffmania excelsa</i>	4.0	<i>Quercus sp1</i>	2.3	<i>Ocotea psychotrioides</i>	7.2	<i>Liquidambar styraciflua</i>	7.2	<i>Rhamnus capreifolia</i>	5.3
<i>Conostegia icosandra</i>	0.2	<i>Schistocarpha sp</i>	3.0	<i>UTRs 6</i>	2.3	<i>Magnolia schiedeana</i>	2.2	<i>Leucaena leucocephala</i>	6.2	<i>UTRs 5</i>	3.3
<i>Rondeletia capitellata</i>	-0.7	<i>Quercus xalapensis</i>	0.0	<i>Palicourea galeottiana</i>	0.3	<i>Rhamnus capreifolia</i>	1.2	<i>Carpinus caroliniana</i>	0.2	<i>Rapanea myricoides</i>	1.3
<i>Schistocarpha sp</i>	-0.7	<i>Rondeletia capitellata</i>	0.0	<i>Randia aculeata</i>	0.3	<i>Miconia glaberrima</i>	0.2	<i>Palicourea galeottiana</i>	0.2	<i>Solanum rudepannum</i>	1.3
<i>Senecio cordovensis</i>	-0.7	<i>Trichilia havanensis</i>	0.0	<i>Sideroxylon sp.</i>	0.3	<i>Oreopanax xalapensis</i>	0.2	<i>Rubus sp</i>	0.2	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	1.3
<i>Trichilia havanensis</i>	-0.7	<i>Turpinia occidentalis</i>	0.0	<i>Citharexylum caudatum</i>	-0.6	<i>Sideroxylon sp.</i>	0.2	<i>Senecio thomasi</i>	0.2	<i>Senecio thomasi</i>	0.3
<i>Turpinia occidentalis</i>	-0.7	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	0.0	<i>Clethra mexicana</i>	-0.6	<i>Trichilia havanensis</i>	0.2	<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	0.2	<i>Vernonia deppeana</i>	0.3

b) Insectos herbívoros

Bosque Conservado				Acahual Viejo				Acahual Joven			
Secas		Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
UTRs	Nucl eo/ Perif eria (GC)	UTRs	Nucle o/ Perife ria (GC)	UTRs	Nucle o/ Perife ria (GC)	UTRs	Nucl eo/ Perif eria (GC)	UTRs	Nucle o/ Perife ria (GC)	UTRs	Nucle o/ Perife ria (GC)
<i>Orthoptera 4</i>	5.8	<i>Orthoptera 3</i>	26.46	<i>Lepidoptera L.1</i>	6.9	<i>Agallas P.2</i>	16.2	<i>Curculionida e 2</i>	18.1	<i>Lepidoptera L. 38</i>	19.3
<i>Orthoptera 2</i>	1.8	<i>Lepidoptera L. 1</i>	8.4	<i>Pulgón sp1</i>	3.9	<i>Lepidoptera L.42</i>	14.2	<i>Lepidoptera L. 22</i>	12.1	<i>Curculionidae 2</i>	15.38
<i>Lepidoptera L. 1</i>	1.8	<i>Lepidoptera L. 24</i>	5.4	<i>Cicidallidae 3</i>	0.9	<i>Lepidoptera L.22</i>	11.2	<i>Lepidoptera L. 3</i>	8.1	<i>Cicidallidae 3</i>	4.3
<i>Agallas 3</i>	1.8	<i>Lepidoptera L. 17</i>	3.4	<i>Pulgón sp2</i>	0.9	<i>Lepidoptera L.21</i>	9.2	<i>Gasterópodo 1</i>	7.1	<i>Agallas P.2</i>	3.3
<i>Lepidoptera L.3</i>	0.8	<i>Orthoptera 7</i>	2.4	<i>Lepidoptera L.2</i>	0.9	<i>Lepidoptera L.17</i>	5.2	<i>Lepidoptera L. 1</i>	6.1	<i>Coleóptero 10</i>	2.3
<i>Cicidallidae 5</i>	0.8	<i>Cicidallidae 3</i>	0.4	<i>Coleóptero 9</i>	-0.01	<i>Lepidoptera L.26</i>	0.2	<i>Lepidoptera L. 30</i>	0.1	<i>Lepidoptera L. 41</i>	0.3
<i>Membracido sp</i>	-0.1	<i>Lepidoptera L. 3</i>	0.4	<i>Lepidoptera L. 8</i>	-0.01	<i>Lepidoptera L.31</i>	0.2	<i>Coleóptero 2</i>	0.1	<i>Lepidoptera L. 46</i>	0.3
<i>Coleóptero 10</i>	-0.1	<i>Gasterópodo 3</i>	0.4	<i>Lepidoptera P.1</i>	-0.01	<i>Lepidoptera L.41</i>	0.2	<i>Lepidoptera L. 37</i>	0.1	<i>Lepidoptera L. 47</i>	0.3
<i>Gasterópodo 1</i>	-0.1	<i>Chinche 7</i>	0.4	<i>Lepidoptera L. 15</i>	-0.01	<i>Lepidoptera L.49</i>	0.2	<i>Lepidoptera L. 48</i>	0.1	<i>Lepidoptera L. 48</i>	0.3
<i>Cicidallidae 3</i>	-0.1	<i>Lepidoptera L. 13</i>	0.4	<i>Pupa 2 blanca</i>	-0.01	<i>Coleóptero 7</i>	0.2	<i>Coleóptero 6</i>	0.1	<i>Coleóptero 8</i>	0.3

Apéndice 8. Resumen de Métricas

	Acahual Joven		Acahual Viejo		Bosque Conservado	
	Secas	lluvias	secas	lluvias	secas	lluvias
Riqueza /Diversidad de Plantas	26/2.47		25/2.6		42/3.19	
Riqueza de Herbívoros	61/3.44		44/3.15		47/3.26	
Abundancia tolerantes/pioneras	70/61 53%/47%		131/11 92%/7.7%		150/76 66%/34%	
Grado (k)	7	3	6	10	7	14
Registro de interacción	119	97	41	77	38	79
Conectancia	0.112	0.086	0.106	0.126	0.0719	0.065
Estructura	Anidamiento (Er)	Modularidad (Null2)	Modularidad (Null1)	No significativo	Modularidad (Null2)	Anidamiento (Er)
Especialización (H2)	0.506	0.752	0.273	0.525	0.000	0.252
Robustes	0.588 (P)	0.541(P)	0.543(P)	0.564(P)	0.566(P)	0.571(P)
	0.716 (H)	0.699 (H)	0.703(H)	0.661(H)	0.599 (H)	0.608 (H)
Traslape de nicho	0.171(P)	0.231(P)	0.078(P)	0.170(P)	0.042(P)	0.062(P)
	0.104(H)	0.040(H)	0.094(H)	0.159(H)	0.026(H)	0.151(H)

Apendice 9. UTR's de lepidópteros inmaduros colectados en las diferentes etapas sucesionales de ANP de la "Martinica".

- Lepidoptera L. 1. Nota: se encuentra en todos los sitios y es un UTR's nucleo en las tres etapas.



- Lepidoptera L. 17. Familia: Nymphaliidae. Nota: Aparece en lluvias en todos los sitios y solo en el Acual joven en secas, aparte es un UTR's nucleo en BC y AV.



- Lepidoptera L. 22. Familia: Apatelodidae. Nota: aparace en todas las etapas sucesionales y es un UTR's nucleo en AV y AJ



- Lepidoptera L. 15. Familia Arctidae (Euchaetias sp.). Nota: Utr's generalista en Achual Viejo (secas)



- Lepidoptera L. 149. Nota: Utr's generalista en Achual Joven (lluvias)



- Lepidoptera L. 48. Nota: Es un UTR'S generalsita para el Acahual Joven.



- Lepidoptera L.11. Nota: UTR's Especilista(d') en Bosque conservado (secas).



- Lepidoptera L.43. Nota: UTR's Especilista(d') en Bosque conservado (lluvias)



- Lepidoptera L.44. Familia Arctiidae (Hypercompe sp.). Nota: UTR's Especilista(d') en Bosque conservado (lluvias).



- Lepidoptera L. 42. Faimilia: Artiidae, UTR's Especilista(d') en Acahual Viejo (lluvias).



- Lepidoptera L. 42. Faimilia: Saturniidae, UTR's Especilista(d') en Acahual Joven (secas).



- Lepidoptera L. 38. Faimilia: Saturniidae, UTR's Especilista(d') en Acahual Joven (lluvias).



Otras:



Lepidóptera L.10. Fam: Saturniidae



Lepidóptera L.12. Fam: Noctuidae



Lepidóptera L.14. Fam: Geometridae



Lepidóptera L.21. Fam: Arctiidae



Lepidóptera L.25. Fam: Apatelodidae



Lepidóptera L.30. Fam: Saturnidae



Lepidóptera L.31. Fam: Patelodidae



Lepidóptera L.33. Fam:
Lassiocampidae



Lepidóptera L.41. Fam: Limacodidae



Lepidóptera L.39. Fam: Artiidae



Lepidóptera L.45. Fam: Noctuidae



Lepidóptera L.47. Fam: Artiidae