

RED DE INTERACCIONES BIPARTITAS DE INSECTOS ESCAMA-SUSTRATOS (HEMIPTERA: COCCOMORPHA) EN UN POLICULTIVO DE CAFETO, GUAYABO Y AGUACATERO INTERACTIONS BIPARTITE NETWORK OF SCALE INSECTS-SUBSTRATES (HEMIPTERA: COCCOMORPHA) IN A CROP SYSTEM OF COFFEE, GUAJAVA AND AVOCADO

NEREIDA MESTRE¹✉, JORGE LUIS FONTENLA¹,
YANNI FONTENLA¹, TAKUMASA KONDO²

1. Instituto de Ecología y Sistemática. Carretera de Varona No. 11835 entre Oriente y Lindero, Reparto Parajón, Municipio Boyeros, La Habana 19 C.P. 11900, Cuba.
2. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA). Centro de Investigación Palmira Calle 23 Carrera 37 Continuo al Penal Palmira, Valle, Colombia.

RESUMEN: Los insectos escamas (Coccoomorpha) constituyen plagas de cultivos y de una gran diversidad de plantas a nivel mundial. Este grupo de insectos incluye alrededor de 8000 especies y 32 familias. Entre estas familias, los miembros de Coccidae, Pseudococcidae y Diaspididae causan la mayoría de las pérdidas en cultivos. Para Cuba se conocen 183 especies de insectos escama pertenecientes a 11 familias. En el presente estudio se construye la red de interacciones bipartitas de un ensamblaje de Coccoomorpha en 60 sustratos de un policultivo de café (*Coffea arabica*), junto con guayabo (*Psidium guajava*) y aguacatero (*Persea americana*). Se observaron un total de 13 especies pertenecientes a las tres familias mencionadas. La red de interacciones exhibió estructura anidada, robusta, con tendencia a la especialización y la presencia de cuatro módulos insecto-sustratos. El café resultó el cultivo más relevante del sistema para los insectos escama. De todos los individuos detectados en el policultivo, 93% se observaron en el café. Todos los sustratos más utilizados (por más de 1000 individuos) pertenecieron al café. En adición, el café resultó componente de tres de los cuatro módulos de sustratos-insectos detectados en el sistema.

PALABRAS CLAVE: anidamiento, especialización, modularidad.

ABSTRACT: The scale insects (Coccoomorpha) constitute pests of crops and also of a great diversity of plants worldwide. This group of insects contains nearly 8000 species in 32 families. Among all of these families, the members of Coccidae, Pseudococcidae y Diaspididae cause most of the crops losses. It is known for Cuba 183 species of scale insects belonging to 11 families. In this study is built the interaction bipartite network of a Coccoomorpha assemblage in 60 substrates in a system crop of coffee (*Coffea arabica*), along to guajava (*Psidium guajava*) and avocado (*Persea americana*). There were observed a total of 13 species belonging to the three mentioned families. The interactions network structure was nested and robust, with tendency to specialization and the presence of four insect-substrate modules. Coffea plants resulted the most relevant crop for the scale insects. Of all of the individuals detected in the crop system, 93% were present on the coffee. All of the most used substrates (with more than one thousand individuals observed on it) belonged to this plant. In addition, the coffee crop was component of three of the four modules detected in the system.

KEYWORDS Modularity, nestedness, specialization.

✉ Nereida Mestre
nereidamestre@ecologia.cu

Recibido: 12 de noviembre de 2023

Aceptado: 24 de diciembre de 2023



Este es un artículo publicado en acceso abierto
bajo una licencia Creative Commons



<https://cu-id.com/2403/n514e15>

INTRODUCCIÓN

Los insectos escamas (Hemiptera: Coccoomorpha) incluyen plagas de cultivos de una gran diversidad de plantas a nivel mundial. Estos insectos reducen tanto la capacidad fotosintética de las plantas al succionar la savia de las plantas, como su calidad nutricional al propiciar el crecimiento de mohos que causan la fumagina. Coccoomorpha incluye alrededor de 8000 especies y 32 familias. Entre estas familias, se considera que los miembros de Coccidae, Pseudococcidae y Diaspididae causan la mayoría de las pérdidas en cultivos a nivel mundial (Amourux *et al.*, 2017; Kakoti *et al.*, 2023; Suh, 2020). Hasta el presente, se conocen para Cuba 183 especies de insectos escama pertenecientes a 11 familias (Mestre *et al.*, 2015a, 2021).

Las asociaciones insectos-plantas pueden representarse mediante redes de interacciones ecológicas bipartitas (Araujo y Maia, 2021; Dehling, 2018). Estos análisis constituyen herramientas que contribuyen a determinar y comprender la estructura de las interacciones, tales como el nivel de especialización trófica, la robustez y la posible existencia de módulos insectos-recursos (Mukherjee *et al.*, 2018; Olesen *et al.*, 2007). Mestre *et al.* (2021) analizaron la red bipartita entre Coccidae y sus familias de plantas hospedantes en el archipiélago cubano. Los resultados mostraron niveles elevados de polifagia, generalización y robustez en las asociaciones insectos-familias de plantas. Los análisis de interacciones bipartitas no resultan usuales para este grupo de insectos.

En el presente estudio se construye la red de interacciones bipartitas de un ensamblaje de Coccoomorpha en diferentes sustratos de un policultivo de café (*Coffea arabica*), junto con guayabo (*Psidium guajava*) y aguacatero (*Persea americana*) como plantas de sombra. Sobre esta base, se analizan aspectos básicos de la composición y estructura de la red, tales como similitud global en el uso de los sustratos, anidamiento, robustez, especialización y modularidad. Los datos de la composición de especies e individuos de insectos escamas entre cultivos y sustratos se tomaron de Mestre *et al.* (1999, 2006).

MATERIALES Y METODOS

ÁREA Y TOMA DE MUESTRAS

La investigación se realizó en áreas de la Unidad Básica de Producción Cooperativa “LVAniversario de la Central de Trabajadores de Cuba”, Autopista Nacional Km 24 y Carretera de Tapaste, San José de las Lajas, provincia Mayabeque, al sureste de la

Habana. El policultivo estuvo integrado por café, (*Coffea arabica*) variedad Caturra; guayabo (*Psidium guajava*) y aguacatero (*Persea americana*), con 20 años de permanencia en el campo.

Se efectuaron un total de 17 muestreos durante 13 meses con una frecuencia quincenal ó mensual, desde octubre de 1996 hasta diciembre de 1997 (excluyendo agosto y octubre de 1997). Se tomaron de forma aleatoria en cada muestreo 10 plantas por cultivo y de cada una se recolectaron al azar cinco hojas maduras y cinco jóvenes, una ramita secundaria madura y una joven, ambas con 15 cm de largo, un pedazo de corteza de 5 cm² y 5 brotes de frutos de café, más cinco frutos de guayabo y aguacatero cuando disponibles. En las hojas jóvenes y maduras se identificaron por el haz y el envés los siguientes sustratos: mesófilo, nervadura central y nervadura lateral. Los restantes sustratos fueron borde y peciolo de hojas jóvenes y maduras, ramitas secundarias, corteza y frutos, para un total de 20 sustratos en cada cultivo y 60 sustratos en el sistema entre los tres cultivos. En cada sustrato se anotaron las especies y total de individuos observados de insectos escama (Suplemento 1).

COMPOSICIÓN DE INSECTOS ESCAMAS ENTRE CULTIVOS

Las unidades de composición de insectos escamas presentes en los tres cultivos se calcularon según la diversidad beta entre los mismos, donde $\beta = \gamma/\alpha$. γ = número de especies de insectos, α = promedio de especies por cultivo. La heterogeneidad de la composición de insectos entre cultivos se cuantificó por la expresión $H_e = \beta/N$, N = número de especies de plantas. Sus valores corresponden a $1/N$, cuando la diversidad beta es mínima ($\beta = 1,0$) y a la unidad (100%) cuando la diversidad beta es máxima ($\beta = N$). La similitud en la composición entre pares de cultivos se calculó como $Sim = C/S$. C es el número de especies comunes y S el número total de especies entre ambos cultivos. La similitud global en la composición del sistema se determinó mediante α/γ (Toumisto, 2010).

La diversidad se asumió como el “número efectivo de especies” (e^{-H}), donde H representa el índice de entropía de Shannon-Wiener. El número efectivo de especies es el número de especies esperado si todas tuvieran la misma abundancia. El valor máximo correspondería al número de especies observado. (Jost, 2010, 2019; Jost y Gonzalez-Oreja, 2012). La equitabilidad se estimó mediante e^{-H}/S . Otro índice calculado fue el de Berger-Parker, que muestra la proporción de la especie más abundante en el ensamblaje (Hammer, 2017).

RED BIPARTITA INSECTOS ESCAMAS-SUSTRATOS

Se construyó una matriz de individuos contra número de sustratos. A partir de esta matriz, se elaboró un gráfico de interacciones bipartitas con la opción *plotnetwork* del paquete *R* (R CoreTeam, 2020). Se cuantificó el llenado de matriz o conectancia, que representa la proporción de los vínculos observados entre todos los posibles (todos los insectos por todos los sustratos). Representa también una medida global de la similitud en el uso de los sustratos (opción *networklevel*). La intensidad es el número total de interacciones o vínculos insectos-plantas (número de individuos por sustratos).

La red bipartita es anidada cuando las especies observadas en menos sustratos coinciden, sobre todo, con especies observadas en mayor número de sustratos, mientras que estas últimas coinciden tanto con especies presentes en mayor o menor número de sustratos. El anidamiento se calculó mediante el índice NODF con un modelo nulo fijo-fijo, que mantiene las filas y columnas con valores constantes en 1000 iteraciones de los datos originales. La significación estadística se detectó según el tamaño de efecto estandarizado (SES), que indica cuanto se aparta del valor nulo el valor observado. Valores $\geq -2,0$ indican anidamiento significativo. El programa utilizado fue NODF (Ulrich, 2010).

La superposición entre insectos en el uso de sustratos se calculó mediante el programa *EcoSim* (Gotelli y Entsminger, 2007). La opción utilizada fue el índice de Pianka, con la amplitud del uso del recurso fija, el estado del recurso equiprobable y los valores ceros aleatorizados. Se utilizaron 1000 aleatorizaciones. La significación estadística se obtuvo según el valor del índice SES.

Se calcularon los índices de generalización-especialización (H^2) y de robustez (R) de la red bipartita. H^2 varía entre 0 (red máximamente generalista) y 1 (red máximamente especializada). El índice considera la desviación del número realizado de interacciones de una especie y su número esperado de interacciones. La robustez (R) determina cuán robusto son los vínculos de la red ante la pérdida de especies (Beltrán y Traveset, 2018). El algoritmo simula la proporción de componentes de un nivel de la red que deberían ser removidos para colapsar 50% de los vínculos del otro nivel. El índice varía entre 0-1, donde valores cercanos a 1 indican estabilidad elevada entre los vínculos. Se utilizó la opción *networklevel* para calcular dichas variables.

A nivel de especie se calculó el grado o número de sustratos utilizados y la intensidad o número de individuos observados en el total de sustratos. Se estimó el índice de generalización-especialización

para especies, d' . Toma valores desde 0 (generalista máximo) hasta 1 (especialista máximo). Se reconocieron como generalistas, o con tendencia a la generalización, aquellas especies con índice $d' \leq 0,50$ y como especialistas, o con tendencia a la especialización, a especies con $d' > 0,50$. El índice se calculó con la opción *specieslevel*.

Las correlaciones entre diferentes variables se estimaron por el coeficiente de correlación de Spearman. La probabilidad de que las variables no se encuentren correlacionadas se estimó mediante 10 000 permutaciones de Monte Carlo. El programa empleado fue Past, 3.15 (Hammer, 2017).

MODULARIDAD

Los módulos representan grupos de superposición de recursos entre plantas y animales. Los módulos se detectaron mediante el algoritmo de enfriamiento simulado, que maximiza densidad de vínculos dentro de módulos y baja conectividad entre los mismos. El coeficiente de modularidad, CM, mide la intensidad con la cual las especies tienen más vínculos que lo esperado dentro de sus módulos (Guimera y Almaral, 2005). El procedimiento identifica las especies de insectos características de cada módulo como aquellos que tienen todos o la mayoría de sus vínculos dentro del módulo en cuestión. Se utilizaron las opciones *computemodules* y *plotmoduleweb*.

RESULTADOS

COMPOSICIÓN DE INSECTOS ESCAMAS ENTRE CULTIVOS

Se observaron nueve especies de insectos escama en el cafeto, ocho especies en el guayabo y seis especies en el aguacatero, para un total de 13 especies. De ellas, siete especies pertenecieron a la familia Coccidae, dos especies a la familia Pseudococcidae y cuatro especies a la familia Diaspididae. La similitud global de la composición de especies de insectos entre los tres cultivos fue 59,0%, con 23,1% de las especies presentes en todos los cultivos. El guayabo y el aguacatero compartieron la mayor proporción de especies de insectos entre sí (75,0%) con relación a la compartida entre cada uno de ellos con el cafeto (30,8% y 25,0%), respectivamente. La especie de cocomorfa más abundante en el cafeto fue *Coccus viridis*; en el guayabo, *Hemiberlesia latanae* y en el aguacatero, *Nipaecoccus nipae*. A nivel de policultivo, la especie más abundante fue *Coccus viridis*, seguida por *Toumeyella cubensis*, *Saissetia neglecta* y *Saissetia coffeae* (Tabla 1).

La diversidad beta o unidades de composición de insectos escamas entre el total de cultivos cultivos

TABLA 1. Número de individuos de insectos escamas en cada cultivo y su total en el sistema.

TABLE 1. Number of individuals of scale insects in each crop and their total in the system.

Especies	Cafeto	Aguacatero	Guayabo	Total
Coccidae				
<i>Ceroplastes floridensis</i>	0	6	3	9
<i>Coccus viridis</i>	9 951	0	0	9 951
<i>Protopulvinaria pyriformis</i>	0	0	2	2
<i>Pulvinaria psidii</i>	15	36	108	159
<i>Saissetia coffeae</i>	1 088	3	7	1 098
<i>Saissetia neglecta</i>	1 021	96	17	1 134
<i>Toumeyella cubensis</i>	1 457	0	0	1 457
Pseudococcidae				
<i>Nipaecoccus nipae</i>	0	182	206	388
<i>Planococcus citri</i>	424	0	0	424
Diaspididae				
<i>Hemiberlesia lataniae</i>	0	129	353	482
<i>Howardia biclavis</i>	347	0	0	347
<i>Lepidosaphes gloverii</i>	2	0	3	5
<i>Selenaspidus articulatus</i>	194	0	0	194
Total	14 499	452	699	15 650

resultó en 1,7 unidades de composición de especies de cocomorfos de tres posibles, equivalente a una heterogeneidad de 53,7% en la composición global de especies en el policultivo. La diversidad del sistema en número efectivo de especies fue 4,0, equivalente a 30,8% de las 13 especies observadas en el sistema de cultivos. El café fue el cultivo con mayor número de especies e individuos, pero con menor diversidad efectiva (Tabla 2).

TABLA 2. Variables de la composición de insectos escama por cultivo y total. *S*: riqueza de especies; *H'*: índice de entropía. *NEE*: número efectivo de especies (índice de diversidad). *E*: equitatividad de la abundancia. *B-P*: índice de dominancia Berger-Paker.

TABLE 2. Variables of scale insect composition by crops and total. *S*: species richness; *H'*: entropy index. *NEE*: effective number of species (diversity index). *E*: abundance evenness. *B-P*: Berger-Paker dominance index.

Variables	Cafeto	Aguacatero	Guayabo	Total
<i>S</i>	9	6	8	13
<i>H'</i>	1,13	1,34	1,19	1,39
<i>NEE</i> ($e^{H'}$)	3,12	3,80	3,32	4,0
<i>E</i>	0,35	0,63	0,41	0,31
<i>B-P</i>	0,69	0,40	0,51	0,64

RED BIPARTITA INSECTOS ESCAMAS-SUSTRATOS

Los insectos fueron observados en 58 de los 60 sustratos muestreados. Los sustratos no utilizados fueron corteza y frutos del aguacatero (Suplemento 1). El número promedio de individuos por sustrato fue superior de manera significativa en el café, respecto del guayabo y el aguacatero. En los tres cultivos se observaron variaciones amplias en la abundancia de las especies de insectos escamas, con diferencias no significativas entre los mismos (Tabla 3).

La red insectos-sustratos quedó constituida por 13 especies de insectos y 58 sustratos, para un total de 71 componentes (Fig. 1). La conectividad observada consistió en 184 vínculos de 780 posibles, lo que representó 24,4% de conectancia o similitud global de la composición de insectos escamas entre sustratos. La intensidad de los vínculos obtuvo un valor de 15 650. El anidamiento de la red fue significativo, tanto para el número de presencias-ausencias de vínculos como para la intensidad de los mismos. La superposición general de los insectos entre sustratos exhibió un valor bajo (0,175), pero significativamente superior al simulado (Tabla 4).

El número de sustratos utilizados por los insectos varió desde 2 (3,3% de todos los sustratos) hasta 33 (55%). La intensidad en el uso de los sustratos por

Tabla 3. Promedio del número de individuos de insectos escamas en cada cultivo (PI), límite de confianza inferior (LCI) y superior (LCS), coeficiente de variación (CV) y sus límites de confianza.

TABLE 3. Average number of individuals of scale insects in each crop (PI), lower confidence limit (LCS), upper confidence limit (LCS), variation coefficient (CV) and their confidence limits.

Variables	Cafeto	Aguacatero	Guayabo
PI	1611	75,3	87,4
LCI	257,7	24,1	7,5
LCS	3706,4	126,8	173,2
CV	196,7	96,2	148,6
LCI	118,9	44,6	91,8
LCS	265,1	180,6	262,3

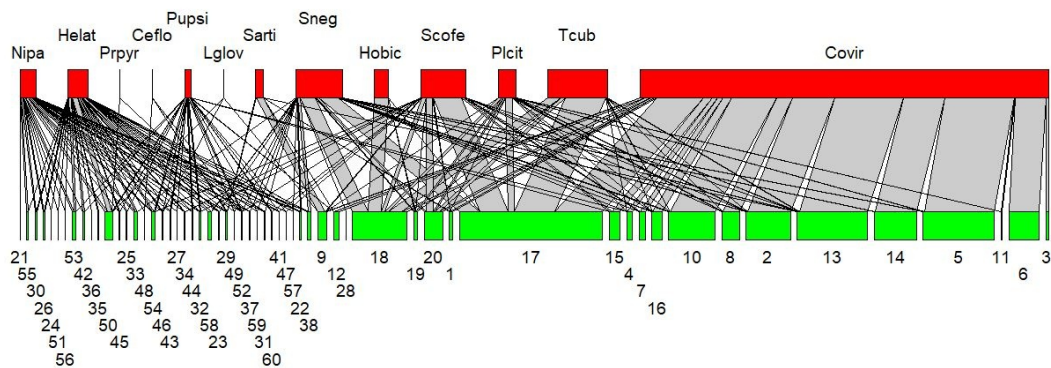


FIGURA 1. Red bipartita de insectos escamas (nodos rojos) y sustratos (nodos verdes). Líneas indican conexiones y su grosor la intensidad de las mismas. Tamaño de los nodos proporcional con la cantidad e intensidad de vínculos. Nipa: *Nipaeococcus nipe*. Helat: *Hemiberlesia latanae*. Prpyr: *Protopulvinaria pyriformis*. Ceflo: *Ceroplastes floridensis*. Pupsi: *Pulvinaria psidii*. Lglov: *Lepidosaphes gloverii*. Sarti: *Selenaspidus articulatus*. Sneg: *Saissetia neglecta*. Hobic: *Howardia biclavis*. Scofe: *Saissetia coffea*. Plcit: *Planococcus citri*. Tcub: *Toumeyella cubensis*. Covir: *Coccus viridis*. **Sustratos**. Primer número corresponde al café, segundo al aguacatero y tercero al guayabo. 1-21-41: mesófilo del haz de hoja joven. 2-22-42: nervadura central del haz de hoja joven. 3-23-43: nervadura lateral del haz de hoja joven. 4-24-44: mesófilo del envés de hoja joven. 5-25-45: nervadura central del envés de hoja madura. 6-26-46: nervadura lateral del envés de hoja joven. 7-27-47: borde de hoja joven. 8-28-48: peciolo de hoja joven. 9-29-49: mesófilo del haz de hoja madura. 10-30-50: nervadura central del haz de hoja madura. 11-31-51: nervadura lateral del haz de hoja madura. 12-32-52: mesófilo del envés de hoja madura. 13-33-53: nervadura central del envés de hoja madura. 14-34-54: nervadura lateral del envés de hoja madura. 15-35-55: borde de hoja madura. 16-36-56: peciolo de hoja madura. 17-37-57: rama joven. 18-38-58: rama madura. 19-59: corteza. 20-60: fruto.

FIGURE 1. Bipartite network of scale insects (red nodes) and substrates (green nodes). Lines indicate connections and their thickness their intensity. Node size proportional to number and intensity of links. Nipa: *Nipaeococcus nipe*. Helat: *Hemiberlesia latanae*. Prpyr: *Protopulvinaria pyriformis*. Ceflo: *Ceroplastes floridensis*. Pupsi: *Pulvinaria psidii*. Lglov: *Lepidosaphes gloverii*. Sarti: *Selenaspidus articulatus*. Sneg: *Saissetia neglecta*. Hobic: *Howardia biclavis*. Scofe: *Saissetia coffea*. Plcit: *Planococcus citri*. Tcub: *Toumeyella cubensis*. Covir: *Coccus viridis*. Substrates. First number correspond to coffee plant, second to avocado and third to guajaba. 1-21-41 mesophyll of young leaf upper side. 2-22-42: central venation of young leaf upper side. 3-23-43: side venation of young leaf upper side. 4-24-44: mesophyll of young leaf under side. 5-25-45: central venation of mature leaf under side. 6-26-46: side venation of young leaf under side. 7-27-47: young leaf margin. 8-28-48: young leaf petiole. 9-29-49: mesophyll of mature leaf upper side. 10-30-50: central venation of mature leaf upper side. 11-31-51: side venation of mature leaf upper side. 12-32-52: mesophyll of mature leaf under side. 13-33-53: central venation of mature leaf upper side. 14-34-54: side venation of mature leaf under side. 15-35-55: mature leaf margin. 16-36-56: mature leaf petiole. 17-37-57: young twig. 18-38-58: mature twig. 19-59: bark. 20-60: fruit.

las especies de insectos fluctuó entre 2 interacciones (0,12% del total) hasta 9 951 (63,6%). Los sustratos utilizados con mayor intensidad correspondieron a los siguientes del cafeto: rama joven, ramas maduras, nervadura central del envés de hojas jóvenes y de

TABLA 4. Nivel de anidamiento (índice NODF) de la red bipartita insectos-sustratos según grado (cualitativo) e intensidad (cuantitativo), y valor de superposición en el uso de los sustratos. SES: tamaño de efecto estandarizado. LC: límites de confianza.

TABLE 4. Nestedness level (NODF index) of insect-substrate bipartite network according to grade (qualitative) and intensity (quantitative), and overlap value in substrate use. SES: standardized effect size, LC: confidence limit.

NODF	Grado	Intensidad
NODF observado	35,5	20,9
NODF simulado	77,4	64,6
SES	-18,7	-18,4
LC	72,6-81,3	59,8-69,1
Superposición	Insectos	Sustratos
Superposición observada	0,175	0,29
Superposición simulada	0,063	0,14
SES	8,47	25,6
p valor observado ≥ simulado	1,00	1,00
p valor observado ≤ simulado	0	0

hojas maduras, nervadura central del haz de hojas maduras y nervadura lateral del envés de hojas maduras. Las especies de insectos con mayor grado o número de sustratos utilizados fueron *Hemiberlesia lataniae*, *Nipaecoccus nipae*, *Saissetia neglecta*, *Pulvinaria psidii* y *Coccus viridis*. Las especies con mayor intensidad de interacciones en los sustratos fueron *Coccus viridis*, *Toumeyella cubensis*, *Saissetia neglecta* y *Saissetia coffeae*. (Suplemento 1, Tabla 5).

El nivel de generalización-especialización de los vínculos insectos-sustratos mostró tendencia a la especialización ($H^2 = 0,503$) y una robustez elevada ($R = 0,754$). De manera individual, la mayoría (53,8%) de las especies de insectos también mostró tendencia a la especialización en la utilización de los sustratos, según los valores asociados del índice específico (d'). Este índice no mostró relación significativa, ni con el grado ($r_s = 0,15$; $p = 0,62$), ni con la intensidad de los vínculos insectos-sustratos ($r_s = 0,31$; $p = 0,32$). Se observó una relación significativa entre el número de sustratos utilizados por las especies y la intensidad de los vínculos sobre los mismos ($r_s = 0,59$; $p = 0,032$) (Tabla 5).

MODULARIDAD

Se identificaron cuatro módulos insectos-sustratos con un coeficiente de modularidad relativamente elevado ($CM = 0,41$). El primer módulo estuvo integrado por el sustrato mesófilo del haz de hojas maduras del cafeto, y como insecto escama característico del mismo, *Selenaspidus articulatus*.

TABLA 5. Grado (número de sustratos utilizados), grado normalizado (% del total de sustratos), intensidad (número de individuos entre todos los sustratos e índice de especialización en el uso de sustratos (d')).

TABLE 5. Grade (number of used substrates), normalized grade (% of total substrates), intensity (number of individuals all over the substrates, and specialization index in the using of substrates (d')).

Insectos	Grado	Grado (%)	Intensidad	d'
<i>Ceroplastes floridensis</i>	3	0,052	9	0,731
<i>Coccus viridis</i>	19	0,328	9951	0,534
<i>Hemiberlesia lataniae</i>	33	0,569	482	0,821
<i>Howardia biclavis</i>	3	0,052	347	0,619
<i>Lepidosaphes gloverii</i>	3	0,052	5	0,448
<i>Nipaecoccus nipae</i>	29	0,500	388	0,781
<i>Planococcus citri</i>	14	0,241	424	0,222
<i>Protopulvinaria pyriformis</i>	2	0,034	2	0,434
<i>Pulvinaria psidii</i>	20	0,345	159	0,756
<i>Saissetia coffeae</i>	19	0,328	1098	0,368
<i>Saissetia neglecta</i>	24	0,414	1134	0,307
<i>Selenaspidus articulatus</i>	5	0,086	194	0,894
<i>Toumeyella cubensis</i>	10	0,072	1457	0,408

El segundo módulo se caracterizó por los restantes sustratos de hojas del cafeto y por *Coccus viridis* como insecto característico. El tercer módulo estuvo compuesto por ramas, corteza y frutos del cafeto, más el peciolo de hojas jóvenes y ramas maduras del aguacatero. Los insectos característicos de este módulo fueron *Saissetia coffeae*, *Saissetia neglecta*, *Toumeyella cubensis*, *Howardia biclavis* y *Planococcus citri*. El cuarto módulo resultó una combinación de sustratos de aguacatero y guayabo con los insectos característicos siguientes: *Ceroplastes floridensis*, *Protopulvinaria pyriformis*, *Pulvinaria psidii*, *Hemiberlesia latanae*, *Lepidosaphes gloverii* y *Nipaeococcus nipae* (Suplemento 2).

DISCUSIÓN

Las tres familias de insectos escama observadas en el policultivo resultan también las más ricas en especies en Cuba (Mestre et al., 2015a). En la red de interacciones bipartitas se distingue un grupo de siete especies que hace uso preferencial o exclusivo de los sustratos del cafeto. En dicho grupo se destaca *Coccus viridis* como la especie con las interacciones más intensas del policultivo, aunque limitada al cafeto. Un segundo grupo, integrado por cinco especies, hace uso preferencial o exclusivo de los sustratos del aguacatero y el guayabo. En este grupo, las especies *Hemiberlesia latanae* y *Nipaeococcus nipae* son los insectos escama con la intensidad más elevada de interacciones. Estas dos especies son también las que utilizan el mayor número de sustratos, pero limitados al aguacatero y al guayabo. Las especies mencionadas resultan características de estos cultivos y son muy polífagas a nivel mundial (García-Morales et al., 2016).

En consecuencia, la red de interacciones muestra segregación marcada en la composición y abundancia del ensamblaje de insectos escama en el policultivo, lo cual se refleja en la heterogeneidad elevada. Las especies más abundantes en el guayabo y el aguacatero, *Hemiberlesia latanae* y *Nipaeococcus nipae*, no se observaron en el cafeto. Del mismo modo, las especies más abundantes en el cafeto no se observaron o fueron poco abundantes en los otros dos cultivos, como son los casos de *Coccus viridis*, *Saissetia coffeae*, *Saissetia neglecta* y *Toumeyella cubensis*. Las especies mencionadas son también abundantes en Cuba, tanto en cultivos como en ecosistemas naturales (Mestre et al., 2011, 2013, 2015b).

Los valores elevados de anidamiento y superposición indican interacciones bien estructuradas y robustas en la utilización de los sustratos. En sentido general, los sustratos del cafeto son utilizados con mayor intensidad que los de los

dos restantes cultivos. Una característica en la composición de especies de cada cultivo es la amplia variación en la abundancia de sus especies, lo cual se refleja en los valores bajos de diversidad efectiva.

La diversidad efectiva es similar entre cultivos en cuanto a números absolutos, al variar entre 3,1 especies en el cafeto y 3,8 especies en el aguacatero, pero dichas diversidades efectivas o número efectivo de especies, representan sólo 35% de la riqueza de especies en el cafeto y 41% de la riqueza de especies en el guayabo. La diversidad efectiva puede considerarse de relativamente elevada en el aguacatero, al representar 63% de especies efectivas. Estos valores son consecuencia de la abundancia elevada de *Coccus viridis* en el cafeto y de *Hemiberlesia latanae* en el guayabo, donde la mayoría de los individuos observados en estos cultivos pertenecen, respectivamente, a las especies mencionadas.

El conjunto de interacciones bipartitas muestra tendencia a la especialización, lo cual resulta coherente con la estructura en módulos del ensamblaje de insectos-sustratos. En este sistema de policultivo, la mayoría de las especies (54%) son especialistas de sustratos, con un valor promedio del índice d' igual a 0,73, el cual puede considerarse elevado. Este patrón de especialización a nivel local de uso de recursos contrasta con la polifagia generalizada en cuanto a número de especies y familias de plantas hospedantes utilizadas por todas las especies observadas en el policultivo (Mestre et al., 2011, 2013, 2015; Mestre et al., 2021).

La especialización no es resultado lineal del número absoluto de sustratos utilizados por las especies de insectos, sino de una combinación de cuántas especies y con cuánta intensidad son utilizados los sustratos de referencias. Una especie puede ser muy abundante, pero especializada, porque los sustratos que utiliza no son utilizados, o son poco utilizados, por otras especies. Por el contrario, dicha especie puede exhibir grado e intensidad bajos y ser generalista en la utilización de los sustratos, al ser estos últimos utilizados por un número elevado de especies con interacciones intensas.

Por ejemplo, *Hemiberlesia latanae* y *Nipaeococcus nipae* utilizaron el mayor número de sustratos (55% y 48% del total, respectivamente). A pesar del número de sustratos utilizados, sus niveles de especialización son elevados. Estas especies se encuentran limitadas al aguacatero y al guayabo, donde otras especies muy abundantes estuvieron poco representadas o ausentes. Los módulos se caracterizan por el nivel de especialización de sus especies características. La excepción es el módulo M3, en el cual se combinan sustratos del cafeto y el aguacatero. La mayoría de las especies (69%) se encuentran restringidas a sólo uno o dos módulos, lo

cual subraya el nivel de especialización de las interacciones insectos-sustratos de este sistema.

El café podría considerarse como el cultivo más relevante del sistema para los insectos escama, dado el mayor número de especies y de individuos observados en el mismo. Esta última variable resulta superior de manera significativa al del número de individuos del resto de los cultivos. De todos los individuos detectados en el policultivo, 93% se observaron en el café. Todos los sustratos más utilizados (por más de 1000 individuos) pertenecen al café, en especial las nervaduras, tanto del haz como del envés de hojas jóvenes y maduras, además de ramas. En adición, el café resulta componente de tres de los cuatro módulos de sustratos-insectos detectados en el sistema.

REFERENCIAS

- Amouroux, P., Crochard, D., Germain, J. F., Correa, M., Ampuero, J., Groussier, G., Kreiter, P., Malausa, T. y Zavieso, T. (2017). Genetic diversity of armored scales (Hemiptera: Diaspididae) and soft scales (Hemiptera: Coccidae) in Chile. *Scientific Reports*, 7, 2014. <https://doi.org/10.1038/s441598-017-01997-6>.
- Araujo, W.S. y Maia, V.C. (2021). Topological structure of a tritrophic network composed of host plants, gall-inducing insects and parasitoids in a resting area in Brazil. *Entomological Science*, 24(2), 201-216. <https://doi.org/10.1111/ens.12>.
- Beltrán, R. y Traveset, A. (2018). Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras. Efectos de la pérdida de hábitat. *Ecosistemas*, 27: 102-114.
- Dehling, D.M. (2018). The structure of ecological networks. En: W. Dáttilo y V. Rico-Gray (Eds), *Ecological networks in the tropics. An integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on Earth* (pp. 29-42). Springer International Publishing. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0>.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, J.L. (2012). EcoSim 7.72. Acquired Intelligence, Inc. Available in <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>.
- García-Morales, M., B. D. Denno, D. R. Miller, G. L. Miller, Y. Ben-Dov, Hardy N. B. (2016). ScaleNet: A literature-based model of scale insect biology and systematics. Database. <https://doi.org/10.1093/database/bav118>.
- Guimera, R. y Amaral, L.A.N. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433, 895-900.
- Hammer, O. (2017). Past, PAleontological Statistics Version 3.15. <http://www.toyen.uio.no/~ohammer/past>.
- Jost, L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity*, 2: 207-232.
- Jost, J. y González-Oreja A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon-Wiener. *Acta Zoológica Lilloana*, 56: 3-14.
- Jost, L. (2019). What do we mean by diversity? The path towards quantification. *Métode Science Studies Journal*, 9, 55-61.
- Kakoti B, Deka B, Roy S. y Babu, A. (2023) The scale insects: Its status, biology, ecology and management in tea plantations. *Frontiers in Insect Science*, 2, 1048299. <https://doi.org/10.3389/finsc.2022.1048299>.
- Mestre, N. (1999) Composición taxonómica y estructura de una comunidad de Coccoidea (Homoptera: Sternorrhyncha) en un policultivo de café, guayabo y aguacatero. [Tesis de Maestría, Instituto de Ecología y Sistemática, Habana, Cuba].
- Mestre, N., Hamon, A.B., Fontenla, J.L., Fernandez, M., Hernandez, M. y Sanchez, R. (2006). Composición taxonómica y estructura de una comunidad de Coccoidea (Homoptera: Sternorrhyncha) en un policultivo de café, guayabo y aguacatero. *Revista Brasileira de Agroecología*, 1, 53-57.
- Mestre, N., Hamon, A.B., Evans, G., Kondo, T., Herrera, P., Hernandez, P. y Abraham, A. (2011). Los cocoideos (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) presentes en la Cordillera de Guaniguanico, Pinar del Río, Cuba, y la relación con sus hospedantes. *Insecta Mundi*, 0183, 1-25.
- Mestre, N., Hodges, G.S., Kondo, T., Herrera, P., Hernandez, A. y Rodriguez, L. (2013). Insectos escama (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) de Baracoa, Guantánamo, Cuba. Relación con sus hospedantes. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 14, 15-35.
- Mestre, N., Hamon, A., Hodges, G. y Kondo, T. (2015a). Lista de los insectos escama (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) de Cuba. *Poeyana*, 500, 33-54.
- Mestre, N., Hamon, A., Hodges, G.S., Kondo, T., Herrera, P., Hernandez, A. y Marquetti, M.C. (2015b). Insectos escama (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) del Parque Natural Topes de Collantes, Sancti-Spiritus, Cuba y la relación con sus plantas hospedantes. *Insecta Mundi*, 426, 1-26.
- Mestre, N., Fontenla, J. L., Fontenla, Y., Baró, I. y Alameda, D. (2021). Relaciones bipartitas entre Coccidae (Hemiptera: Cocomorpha) y sus familias de plantas hospedantes en Cuba. *Poeyana*, 512, 1-16.
- Mukherjee, S. Banerjee, S., Basu, P., Saha, G.K. y Aditya, G. (2018). Butterfly-plant network in an

- urban landscape: Implication for conservation and urban greening. *Acta Oecologica*, 92, 16-25.
- Olesen J. M, Bascompte J, Dupont L. y Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *PNAS*, 104 (50), 19891-19896.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Suh, S.J. (2020). Host plant list of the scale insects (hemiptera: Coccoomorpha) in South Korea. *Insecta Mundi*, 757, 1-26.
- Toumisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, 164, 853-860.
- Ulrich, W. (2012). NODF - a FORTRAN program for nestedness analysis Version 1.0.

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

Contribución de los autores: **Conceptualización:** Mestre, N; Fontenla, J.L; Fontenla, Y. **Metodología y análisis estadístico:** Fontenla, J.L; Fontenla, Y. **Muestreos de campo:** Mestre, N. **Escritura del documento:** Mestre, N; Fontenla, J.L. **Análisis de los resultados:** Mestre, N. **Identificación y revisión taxonómica:** Mestre, N; Kondo, T. **Revisión y edición:** Mestre, N; Fontenla, J.L.

SUPLEMENTO 2. Especies y número de individuos en los módulos de sustratos-insectos escama. Cifra en negrita indica especies características del módulo. Ceflo: *Ceroplastes floridensis*. Covir: *Coccus viridis*. Helat: *Hemiberlesia latanae*. Hovic: *Howardia biclavis*. Lglov: *Lepidosaphes gloverii*. Nipa: *Nipaecoccus nipe*. Picit: *Planococcus citri*. Prpyr: *Protopulvinaria pyriformis*. Pupsi: *Pulvinaria psidii*. Scofe: *Saissetia coffea*. Sneg: *Saissetia neglecta*. Sarti: *Selenaspidus articulatus*. Tcub: *Toumeyella cubensis*. MHM: mesófilo del haz de hoja madura. MHJ: mesófilo del haz de hoja joven. MEJ: mesófilo del envés de hoja joven MEM: mesófilo del envés de hoja madura. NCHJ: nervadura central del haz de hoja joven. NCHM: nervadura central del haz de hoja madura. NCEJ: nervadura central del envés de hoja madura NCEM: nervadura central del envés de hoja madura. NLHJ: nervadura lateral del haz de hoja joven. NLEJ: nervadura lateral del envés de hoja joven. NLHM: nervadura lateral del haz de hoja madura. NLEM: nervadura lateral del envés de hoja madura. BORJ: borde de hoja joven. BORM: borde de hoja madura. PECJ: peciolo de hoja joven. PECM: peciolo de hoja madura. RJ: rama joven. RM: rama madura. CORT: corteza. FRUT: fruto. Letra al final de cada acrónimo indica el cultivo: Cafeto (C), Aguacatero (A), Guayabo (G).

SUPPLEMENT 2. Species and number of individuals in the modules of substrates-scale insects. Bold letters indicate characteristic species of modules. Ceflo: *Ceroplastes floridensis*. Covir: *Coccus viridis*. Helat: *Hemiberlesia latanae*. Hovic: *Howardia biclavis*. Lglov: *Lepidosaphes gloverii*. Nipa: *Nipaecoccus nipe*. Picit: *Planococcus citri*. Prpyr: *Protopulvinaria pyriformis*. Pupsi: *Pulvinaria psidii*. Scofe: *Saissetia coffea*. Sneg: *Saissetia neglecta*. Sarti: *Selenaspidus articulatus*. Tcub: *Toumeyella cubensis*. MHM: mesophyll of mature leaf upper side. MHJ: mesophyll of young leaf upper side. MEJ: mesophyll of young leaf under side. MEM: mesophyll of mature leaf under side. NCHJ: central venation of young leaf upper side. NCHM: central venation of mature leaf upper side. NCEJ: central venation of young leaf under side. NCEM: central venation of mature leaf under side. NLHJ: side venation of young leaf upper side. NLEJ: side venation of young leaf under side. NLHM: side venation of mature leaf upper side. NLEM: side venation of young leaf under side. BORJ: young leaf margin. BORM: mature leaf margin. PECJ: young leaf petiole. PECM: mature leaf petiole. RJ: young twig. RM: mature twig. CORT: bark. FRUT: fruit. Letter at the end of each acronym indicates the crop. Coffe (C), Avocado (A), Guajaba (G)

Módulos	Ceflo	Covir	Helat	Hobic	Lglov	Nipa	Plcit	Prpyr	Pupsi	Scofe	Sneg	Sarti	Tcub	Total
M1														
MHMC	0	20	0	0	2	0	10	0	0	12	0	181	0	
Total M1	0	20	0	0	2	0	10	0	0	12	0	181	0	225
M2														
MHJC	0	64	0	0	0	0	2	0	0	9	0	10	0	85
MEJC	0	126	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	131
MEMC	0	122	0	0	0	0	0	0	10	0	0	1	0	133
NCHJC	0	1032	0	0	0	0	23	0	0	5	15	0	4	1079
NCHMC	0	1090	0	0	0	0	1	0	0	0	30	0	8	1129
NCEJC	0	1698	0	0	0	0	15	0	0	0	15	0	0	1728
NCEMC	0	1671	0	0	0	0	4	0	0	4	17	2	20	1718
NLHJC	0	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	66
NLEJC	0	739	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	739
NLHMC	0	27	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	28
NLEMC	0	1000	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	1016
BORJC	0	123	0	0	0	0	0	0	0	26	1	0	0	150
BORMC	0	203	0	0	0	0	0	0	3	68	0	0	0	274
PECJC	0	389	0	0	0	0	34	0	0	2	0	0	1	426
PECMC	0	224	0	0	0	0	3	0	0	3	3	0	7	240
Total M2	0	8574	0	0	0	0	84	0	15	117	98	13	41	8942
M3														
RJC	0	1152	0	2	0	0	156	0	0	695	487	0	978	3470
RMC	0	128	0	327	0	0	87	0	0	96	371	0	318	1327
CORTC	0	0	0	18	0	0	46	0	0	6	20	0	3	93

Módulos	Ceflo	Covir	Helat	Hobic	Lglov	Nipa	Plcit	Prpyr	Pupsi	Scofe	Sneg	Sarti	Tcub	Total
FRUTC	0	77	0	0	0	0	41	0	0	162	45	0	117	442
PECJA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
RMA	0	0	9	0	0	2	0	0	0	0	67	0	0	78
Total M3	0	1357	9	347	0	2	330	0	0	959	992	0	1416	5412
M4														
MHJA	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
MEJA	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
MHMA	6	0	1	0	0	23	0	0	0	0	0	0	0	30
MEMA	0	0	1	0	0	9	0	0	32	1	0	0	0	43
NCHJA	0	0	5	0	0	12	0	0	0	0	13	0	0	30
NCHMA	0	0	6	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	46
NCEJA	0	0	9	0	0	6	0	0	3	0	0	0	0	18
NCEMA	0	0	42	0	0	40	0	0	0	0	4	0	0	86
NLHJA	0	0	1	0	0	10	0	0	0	0	2	0	0	13
NLEJA	0	0	11	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	25
NLHMA	0	0	11	0	0	5	0	0	0	0	4	0	0	20
NLEMA	0	0	18	0	0	8	0	0	0	2	0	0	0	28
BORJA	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2
BORMA	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
PECMA	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
RJA	0	0	7	0	0	10	0	0	0	0	4	0	0	21
MHJG	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	4
MHMG	0	0	4	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	8
MEJG	0	0	1	0	0	2	0	0	10	0	0	0	0	13
MEMG	2	0	1	0	0	5	0	1	26	2	1	0	0	38
NCHJG	0	0	28	0	0	13	0	0	1	0	0	0	0	42
NCEJG	0	0	8	0	0	4	0	0	1	0	0	0	0	13
NCHMG	0	0	110	0	1	59	0	1	8	0	0	0	0	179
NCEMG	0	0	50	0	0	36	0	0	3	0	0	0	0	89
NLHJG	0	0	5	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	10
NLEJG	0	0	11	0	2	17	0	0	10	0	0	0	0	40
NLHMG	0	0	7	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	10
NLEMG	0	0	36	0	0	30	0	0	25	1	0	0	0	92
BORJG	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	4
BORMG	0	0	1	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	34
PECJG	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
PECMG	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4
RJG	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
RMG	0	0	80	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	93
CORTG	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	6
FRUTG	0	0	0	0	0	0	0	0	13	2	0	0	0	15
Total M4	9	0	473	0	3	386	0	2	144	10	44	0	0	1071