

UNIVERSIDAD DE LAS AMÉRICAS PUEBLA

Escuela de Ciencias

Departamento de Ciencias Químico-Biológicas

UDLAP®

Uso de las redes de interacción hormiga-planta para conocer el efecto del cambio del uso del suelo en los bosques de Encino y Eucalipto en el Parque “Flor del Bosque”, Puebla, México

Tesis que, para completar los requisitos del Programa de Honores presenta la estudiante

Aranza Mateos Gómez

ID 165886

Licenciatura en Biología

Director de Tesis: Paul Ramsay

San Andrés Cholula, Puebla.

Primavera 2024

Tesis que, para completar los requisitos del Programa de Honores presenta la
estudiante **Aranza Mateos Gómez con ID 165886**

Director de Tesis

Paul Ramsay

Presidente de Tesis

Alejandro Arias del Razo

Secretario de Tesis

Néstor Martínez Carrasco

Dedicatoria

A mi madre: Martha Alicia Gómez Gallegos por su amor, comprensión y apoyo incondicional.

A mis abuelitos: Alfredo Gómez y Martha Gallegos por haberme criado con amor, sensibilidad y resiliencia ante las adversidades.

A mi mejor amiga: Valeria Guevara Tapia por ser un rayo de luz en mi vida y siempre creer en mí.

A quienes perseveran contra toda adversidad, reflejando las palabras que resuenan con mi jornada: *“Los héroes no son siempre los que ganan. A veces, son los que pierden. Pero siguen luchando, y siguen aguantando. No se rinden. Eso es lo que los convierte en héroes.”*

(Clare, 2014)

Agradecimientos

A la Dra. Mariana del Socorro Cuautle Arenas, por brindarme la oportunidad de ser su tesista y permitirme concluir la última pieza de su proyecto de investigación. Asimismo, expreso mi más sincero agradecimiento por su valiosa ayuda en la colecta de especímenes en las salidas de campo y por darle asilo a mi colección de hormigas en la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Al Dr. Paul Ramsay, por haberme permitido seguir con mi proyecto de investigación luego de la toma del campus de la UDLAP.

Al Dr. Alejandro Arias del Razo, por su tiempo, cariño, empatía y consejos que me brindó a lo largo de mi estancia en la UDLAP.

Al M. en C. Néstor Martínez Carrasco, por haberme dedicado un poco de su valioso tiempo para formarme profesionalmente.

Al M. en C. César Vásquez Franco, por haberme instruido en la identificación de hormigas.

Al M. en C. Luis Enrique Martínez Romero y al personal del Parque Estatal “Flor del Bosque”, por todas las facilidades que me brindaron para poder realizar el trabajo de campo en la reserva.

A mis mejores amigos Valeria Guevara Tapia, Karla Guadalupe Nadal Villagrán y José Carlos Flores Jarquin, por su apoyo y amor incondicional a lo largo de esta travesía.

A los biólogos Roberto Carlos Sánchez Ambrosio, José Fabián Téllez Alvino, Angélica Guadalupe Arreola Martínez y María Efigenia Alvarado Cruz, por brindarme su amistad y ayudarme en momentos difíciles.

A las amistades que hice en la universidad: Julia Sophia Hidalgo Trejo, Diana Abigail Pérez Espinoza, Luna Elena Ortiz Romero, Melani Cabrera Prior, Alejandro Vergara Calderón, Ana Paula Manzo Vélez, Yulianna Minutti Calva, Aldo Serrano Rugerio, Eva Alejandra Rojas Torres, Fernanda Monserrat Muñoz Amaro y Adriana Rivera Rendón, por siempre creer en mí y alentarme a seguir.

Índice

Dedicatoria.....	2
Agradecimientos.....	3
Resumen	9
Abstract.....	10
Introducción.....	11
Justificación	14
Objetivos.....	15
Marco teórico.....	16
I. Interacciones ecológicas hormiga-planta.....	16
II. Redes complejas de interacción hormiga-planta	17
III. Grupos funcionales en las redes de interacción hormiga-planta.	19
IV. Efectos del cambio de uso del suelo en las redes ecológicas	20
Metodología.....	21
I. Sitio de estudio	21
II. Monitoreo de la interacción hormiga-planta.	23
III. Análisis de datos.....	27
Resultados.....	30

I. Grupos funcionales	30
II. Métricas a nivel de red.....	32
III. Métricas a nivel de especie	40
Discusión	44
Conclusión	49
Bibliografía.....	51
Anexos	67

Índice de Figuras y Tablas

Figura 1. Sitio de estudio en el Parque Estatal Flor del Bosque.....	23
Figura 3. Recursos forrajeados por las hormigas.	25
Figura 2. Mapa con los transectos marcados en el sitio de estudio	27
Tabla 1. Especies de hormigas encontradas en el Parque Estatal Flor del Bosque.	31
Tabla 2. Especies vegetales encontradas en el Parque Estatal Flor del Bosque.	35
Fig. 4. Red de interacción hormiga-planta para el Bosque de Encino.....	38
Fig. 5. Red de interacción planta-hormiga en las plantaciones de Eucalipto.	39

Índice de Anexos

Anexo 1. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies de hormigas en el Bosque de Encino.	67
Anexo 2. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies vegetales en el Bosque de Encino.	67
Anexo 3. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las hormigas en el Bosque de Encino.	69
Anexo 4. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las plantas en el Bosque de Encino.	70
Anexo 5. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies de hormigas en las plantaciones de Eucalipto.	71
Anexo 6. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies vegetales en las plantaciones de Eucalipto.	72
Anexo 7. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las hormigas en el las plantaciones de Eucalipto.	74
Anexo 8. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las especies vegetales en las plantaciones de Eucalipto.	74

Resumen

El cambio de uso del suelo constituye una de las principales amenazas para la biodiversidad a nivel mundial. A pesar de que este fenómeno ha sido estudiado mediante diversos métodos tradicionales, las alternativas biológicas han surgido como herramientas útiles para estudiar la biodiversidad en diferentes escalas. El presente estudio analiza las redes de interacción hormiga-planta en la vegetación de Encino y Eucalipto en el Parque Estatal “Flor del Bosque” con el objetivo de proporcionar una comprensión detallada de los procesos ecológicos que determinan la permanencia, la migración o la extinción de especies. Los hallazgos de la investigación revelaron una modificación en la estructura de la red de interacción hormiga-planta como consecuencia del cambio de uso de suelo. De esta manera, se observa la transición de una estructura anidada a una modular. Esta nueva estructura contribuye con una lenta dispersión del disturbio en la red de interacción, permitiendo que las especies no experimenten impactos inmediatos.

Palabras clave: Red de interacción hormiga-planta, Flor del Bosque, cambio en el uso del suelo, disturbio, red modular.

Abstract

Land use change is one of the main threats to biodiversity worldwide. Although this phenomenon has been studied using several traditional methods, biological alternatives have emerged as useful tools to study biodiversity at different scales. The present study analyzes the ant-plant interaction networks in the Oak and *Eucalyptus* vegetation in the “Flor del Bosque” State Park with the objective of providing a detailed understanding of the ecological processes that determine the permanence, migration or extinction of species. The research findings revealed a modification in the structure of the ant-plant interaction network as a consequence of the change in land use. In this way, the transition from a nested structure to a modular one is observed. This new structure contributes to a slow dispersion of the disturbance in the interaction network, allowing species not to experience immediate impacts.

Keywords: Ant-plant network, Flor del Bosque, land use change, disturbance, modular network.

**Uso de las redes de interacción hormiga-planta para conocer el efecto del cambio de uso de suelo en los bosques de encino y eucalipto en el Parque “Flor del Bosque”,
Puebla, México**

Introducción

Conocer la distribución y la abundancia de los organismos es esencial para comprender el rol que desempeñan y la importancia ecológica que representan para los taxones con los que interaccionan (Schultheiss *et al.*, 2022). Sin embargo, este conocimiento se encuentra en grave peligro. En los últimos años se han documentado disminuciones alarmantes en la biodiversidad como consecuencia de la intensa actividad humana (Blowes *et al.*, 2019). Entre las amenazas que contribuyen con mayor porcentaje a tales disminuciones se encuentran el cambio de uso del suelo, la introducción de especies, grandes cadenas de extinción, el cambio climático, y la destrucción y la fragmentación del hábitat (Hafernik, 1992; Prather *et al.*, 2013; Seibold *et al.*, 2019). Estos cambios han provocado que la comunidad científica proponga métodos y técnicas, que además de disminuir el impacto del hombre, muestren el estado de conservación de las comunidades naturales remanentes, así como también de las antropogenizadas (Stoll, 2007).

Un indicador biológico o biondicador es una especie asociada a lo que verdaderamente se quiere medir, es decir, es una herramienta que le permite al ser humano evaluar de forma indirecta los elementos que no pueden ser valorados de manera inmediata (Ribera & Foster, 1997). De hecho, este tipo de instrumentos son frecuentemente utilizados en estudios enfocados en el estado de conservación o perturbación del suelo terrestre, tal

como en bosques, selvas, pastizales, entre otros ecosistemas (Cabrera, 2012). Esto se debe a que, al emplear organismos fáciles de manipular e identificar, la obtención de datos se vuelve sencilla (Cabrera, 2012). Es por ello que se prefiere el uso de la macrofauna edáfica, la cual engloba a invertebrados mayores a 10 mm de longitud y 2 mm de diámetro que presenten una alta tasa de reproducción, una marcada presencia a lo largo de todo el año y que residan dentro del suelo o de forma inmediata a él, tal como lombrices de tierra, cochinillas, arácnidos u hormigas (Cabrera, 2012; Cabrera Dávila *et al.*, 2017).

Los formícidos, comúnmente conocidos como hormigas, son insectos ubicuos clasificados dentro de la familia *Formicidae* y el orden *Hymenoptera* (Ramakrishnan *et al.*, 2017). Este último incluye abejas, avispas, moscas de sierras y otros organismos que construyen colonias estructuradas (Hölldobler & Wilson, 1990; Lach *et al.*, 2009). Hasta el año 2017, se sabía que existían 26 subfamilias de hormigas con 14, 711 especies incluidas en 428 géneros, sin embargo, se cree que esta cifra puede representar la mitad del número total de individuos que existen a nivel mundial (Fisher & Cover, 2007; Ramakrishnan *et al.*, 2017). De ese total, 1,104 especies pertenecen a 105 géneros incluidos en 10 subfamilias distribuidas a lo largo de todos los estados de la República Mexicana y algunas islas del mismo territorio (León *et al.*, 2023)

Ecológicamente, las hormigas actúan como ingenieros de los ecosistemas terrestres. Desempeñan roles fundamentales e irremplazables en la construcción de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas, a través de procesos que, además de brindar hábitats para diversas especies, modulan otras funciones ecosistémicas (Del Toro *et al.*, 2012; Wills & Landis, 2018). Entre ellas destacan la rápida sucesión de la cobertura vegetal; la acumulación

de materia orgánica; el incremento de la aeración del suelo; la creación de microclimas; la influencia en la descomposición de los nutrientes; entre otras funciones (Del Toro *et al.*, 2012).

Recientemente, el uso de hormigas como bioindicadores ha surgido como un modelo útil para estudiar la biodiversidad en diferentes dimensiones y escalas (Schultheiss *et al.*, 2022). Principalmente, esto se debe al tipo de relaciones interespecíficas que establecen con otros organismos, puesto que pueden brindar protección contra enemigos naturales, dispersar semillas, ayudar en la polinización, establecer mutualismos con insectos chupadores de savia y actuar como depredadores y presas a cambio de refugio y comida (Way, 1963; Bronstein, 1998; Jaksic, 2007; Bascompte & Jordano, 2008; Castiblanco *et al.*, 2019). Este tipo de interacciones permiten comprender las asociaciones (vínculos) entre un determinado número de especies (nodos) en una comunidad (Blüthgen *et al.*, 2008). Sin embargo, cuando estas interacciones tejen múltiples redes que aseguran la sobrevivencia de otros organismos, se transforman en redes complejas de interacción, las cuales, al tener una estructura variable, no pueden ser estudiadas de forma aislada (Munguía-Rosas *et al.*, 2013). Es por esta razón que se posicionan como excelentes herramientas para brindar información sobre el estado de conservación de un ecosistema después de un disturbio. Un buen ejemplo de ello es el cambio del uso del suelo, el cual hace referencia a los constantes cambios que sufre la superficie terrestre como resultado de nuevas tierras agrícolas, desmontes y asentamientos humanos e industriales (Ramos Reyes *et al.*, 2004)

El presente estudio emplea las redes de interacción hormiga-planta para determinar el efecto que tuvo el reemplazo de encinares nativos por plantaciones de eucalipto en el

Parque “Flor del Bosque”, un Área Natural Protegida dentro del estado de Puebla. Se espera que la estructura de la red de interacción hormiga-planta del bosque de encino se vea modificada como resultado de su transformación a plantaciones de eucalipto. Idealmente esta modificación se vería reflejada en la generación de una estructura anidada, es decir, un patrón de interacción asimétrico donde las especies especialistas (con pocos vínculos) interactúan con especies generalistas (muchos vínculos) (Blüthgen et al., 2008). Esto brindaría resiliencia a la red ante el disturbio (Bascompte & Jordano, 2007).

Adicionalmente, se espera que los encinares, hogar de especialistas de clima frío, impidan la invasión de especies, mientras la vegetación introducida muestre una comunidad diversa no dominante con elementos del bosque de encino y pastizal (Cuautle *et al.*, 2016). De esta manera, se esperaría encontrar especialistas de clima frío como el género *Prenolepis*, que incluye a uno de los pocos grupos de hormigas nativas de la región que son capaces de tolerar la competencia con especies invasoras (Williams & Lucky, 2017). Por otro lado, en las plantaciones de eucalipto, se esperaría encontrar mirmicinos generalistas del género *Pheidole*, los cuales se caracterizan por tener hábitos generalizados, así como también una alta abundancia y diversidad que le permitirían establecer roles ecológicos significativos (Andersen, 1995; Wilson, 2003).

Justificación

El cambio de uso del suelo es considerado como una de las amenazas más importantes a la biodiversidad (Cuautle *et al.*, 2022). Si bien es un tema que ha sido ampliamente estudiado con ayuda de métodos y técnicas manipuladas por el hombre, existen alternativas biológicas

que pueden resultar piezas claves para la preservación y restauración de diversas áreas naturales.

El estudio de las redes de interacción hormiga-planta permite entender los procesos ecológicos y evolutivos que propician la permanencia o la extinción de especies (Gutiérrez-Zamora, 2008). Sin embargo, aún existe poca información sobre el efecto del cambio en el uso del suelo en las redes de interacción hormiga-planta. Con el uso de esta herramienta es posible obtener datos sobre la composición y el comportamiento de las comunidades ecológicas dentro de la vegetación nativa y las plantaciones de especies invasoras del género *Eucalyptus*.

Durante el siglo pasado, la Ciudad de Puebla y sus alrededores estaban mayormente cubiertos por grandes bosques de encino, sin embargo, han desaparecido lentamente por la intensificación del desmonte (Rzedowski, 1965; Barranco León, 2016). La única zona en la que este tipo de vegetación se encuentra bajo protección es en el Área Natural Protegida "Parque General Lázaro Cárdenas del Río, Flor del Bosque" (Barranco León, 2016), la cual constituye uno de los pocos bosques que se encuentran en la ciudad. Es por ello que, es imprescindible el establecimiento de estrategias que permitan conocer su estado de conservación y preservación. Consecuentemente, esto guiará a la implementación de nuevos planes de manejo que detengan el deterioro de los ecosistemas y motiven su desarrollo sostenible, utilizando de manera correcta sus capacidades y respetando sus limitaciones.

Objetivos

El presente estudio tiene como objetivo principal comparar las redes de interacción hormiga-planta presentes en el bosque de encino y eucalipto en el Parque Estatal "Flor del Bosque"

para evaluar el efecto del cambio de uso del suelo. A partir de ello, se pretende describir la estructura y la asimetría de la especialización de las redes, así como también se busca realizar una lista de los grupos funcionales que se puedan encontrar en el núcleo de las redes.

Marco teórico

I. Interacciones ecológicas hormiga-planta

Durante las últimas décadas, el interés en el estudio de las redes de interacción hormiga-planta ha incrementado de forma considerable (Juárez-Juárez *et al.*, 2023). Principalmente, esto se debe a que el estudio de ambos grupos taxonómicos permite comprender los procesos ecológicos y evolutivos que favorecen la permanencia o la extinción de las especies en las comunidades terrestres (Gutiérrez-Zamora, 2008). Entre las interacciones interespecíficas hormiga-planta que más destacan se encuentran los mutualismos. En ellas, la hormiga ofrece un beneficio directo, tal como la protección, la dispersión de semillas o la polinización; en los neutralismos ambas especies coexisten sin afectarse, como en la utilización del sustrato; los antagonismos incluyen interacciones con un efecto negativo en alguno de los interactuantes, tal como las hormigas cortadoras de hojas; y las interacciones complejas indirectas incluyen las asociaciones con hemípteros, parasitoides u otros (Bronstein, 1994; Rico-Gray & Oliveira, 2007; Moon *et al.*, 2010; Dáttilo & Dyer, 2014).

Recientemente se ha descubierto que las interacciones ecológicas entre plantas y hormigas se establecen en muchos lugares y se han analizado en casi todos los tipos de hábitats (Juárez-Juárez *et al.*, 2023). No obstante, su presencia varía de acuerdo con la distancia entre nidos, la altitud, la temperatura, las fuentes de energía y la competencia que

se genere entre una o varias especies (citado en Bronstein, 1998; Rivas-Arancibia *et al.*, 2014; Juárez-Juárez *et al.*, 2017).

II. Redes complejas de interacción hormiga-planta

Consecuentemente al auge del estudio de las redes de interacción hormiga-planta, las redes complejas de interacción que establecen se han posicionado como un tema central dentro de la Ecología (Delmas *et al.*, 2019). Esencialmente, esto se debe a que las relaciones interespecíficas proporcionan la materia prima necesaria para interpretar las funciones ecológicas y la dinámica coevolutiva que determina la historia natural de los ecosistemas (Valiente-Banuet *et al.*, 2015). Aunado a ello, el uso de herramientas derivadas de la teoría de grafos ofrece representaciones visuales que permiten observar la red completa y los patrones de interacción entre especies de diferentes niveles tróficos (Jordano *et al.*, 2009; Dehling, 2018; Delmas *et al.*, 2019).

Para comprender mejor la topología de las redes complejas de interacción, se utilizan diversos índices y métricas que describen con precisión la relación entre las especies interactuantes. Adicionalmente, aclaran el rol de las especies; la capacidad de las redes para impedir coextinciones luego de la pérdida de una especie; cómo se integra un organismo a las interacciones; e identifican especies críticas para la conservación de procesos ecológicos (Jordán *et al.*, 2007; Antoniazzi *et al.*, 2018; Dehling, 2018; Juárez-Juárez *et al.*, 2023).

El estudio de los patrones estructurales de las redes de interacción compleja ha sido resultado de un arduo trabajo. Autores como Jordano (1987), Bronstein (1994) y Bascompte *et al.* (2003) sentaron las bases necesarias para empezar a analizar las redes de interacción entre plantas y animales. No obstante, no fue hasta principios del siglo XXI cuando

Guimarães et al. (2006) realizaron el primer estudio sobre las redes de interacción hormiga-planta demostrando con ello su estructura anidada. Este patrón de interacción describe la asimetría de especialización de las redes, ya que ocurre cuando las especies especialistas (con pocos vínculos) interactúan con las especies generalistas (con abundantes vínculos) (Blüthgen *et al.*, 2008). Así, las redes anidadas poseen organismos que cumplen con diferentes roles: generalistas que, al interactuar entre sí, forman un núcleo de interacción; especies periféricas, que establecen pocas conexiones; y especialistas que solamente interactúan con generalistas (*Guimarães et al.*, 2006), etc. Esta forma asimétrica de la red es la que provee resiliencia a la pérdida de especies (Bascompte & Jordano, 2007). Esto se debe a que, al haber pocas especies involucradas en un gran número de interacciones, existe la posibilidad de crear rutas alternas que aseguren la persistencia del sistema si alguna de las interacciones desaparece (Bascompte & Jordano, 2007). Por lo tanto, se puede afirmar que no están organizadas al azar ni en compartamientos aislados, sino que están cohesivamente construidos alrededor de especies generalistas (Bascompte, 2009).

A partir del estudio realizado por *Guimarães et al.* (2006), se han agregado más patrones de interacción que describen la posible estructura de las redes. Thébault (2013) explica que, la modularidad evalúa la forma en la que las especies tienden a interactuar con determinados nodos en la red que con el resto de las especies. Aunque, algunas veces, las redes tienen la capacidad de mostrar tanto anidamiento como modularidad, generando con ello las redes mixtas (Martínez-Falcón *et al.*, 2019).

III. Grupos funcionales en las redes de interacción hormiga-planta.

Luego de estudiar la estructura y la composición de las redes de interacción hormiga-planta, surgió la necesidad de identificar el comportamiento de los organismos que participan en ellas. Es así que Andersen (1997, 2000) acuña el término grupo funcional para proporcionar una predicción generalizada de las respuestas de la comunidad de hormigas frente al disturbio. Este esquema clasifica taxones a nivel de género y grupo de especies de acuerdo a la manera en que responden ante situaciones de estrés y disturbio tales como bajas temperaturas, disponibilidad de sitios de anidación o eliminación de biomasa (Hoffmann & Andersen, 2003; Cuautle *et al.*, 2022). En esta categoría se encuentran siete grupos funcionales: Dolichoderinae, subordinados de Camponotini, especialistas en clima frío, especies crípticas, especies oportunistas, Myrmicinae generalizadas y depredadores especializados (Andersen, 2000). El grupo Dolichoderinae incluye organismos agresivos y competitivos en ambientes con bajos niveles de estrés y disturbio (Andersen, 1997; Andersen, 2000). Los subordinados de Camponotini incluyen a hormigas conductualmente dóciles a los Dolichoderinae dominantes (Andersen, 1997). Las especies especialistas de clima frío tienen funciones específicas de acuerdo a ese tipo de clima (Andersen, 1997). Las especies crípticas son diversas y abundantes en ambientes boscosos, mientras las especies oportunistas se caracterizan por ser poco competitivas, ruderales y especializadas frío (Andersen, 1997). El grupo Myrmicinae generalizado clasifica organismos que compiten con los Dolichoderinae dominantes y residen en regiones cálidas (Andersen, 1997). Finalmente, los depredadores especializados se alimentan de artrópodos y tienen interacciones limitadas con los formícidos (Andersen, 2000).

IV. Efectos del cambio de uso del suelo en las redes ecológicas

La composición y la estructura de las comunidades ecológicas cambia a través del tiempo conforme se altera la riqueza y la abundancia de las especies (Schowalter, 2006). Históricamente, estos cambios han sido relacionados con gradientes latitudinales y climáticos, sin embargo, se ha visto que tales modificaciones pueden acelerarse por procesos naturales o antropogénicos tales como la herbivoría, incendios, huracanes, inundaciones o cambios en el uso del suelo (Cronk & Fennessy, 2009; Doré *et al.*, 2021). Indudablemente, estos eventos transformarán los recursos y la disponibilidad del sustrato o ambiente físico, permitiendo la colonización por parte de especies invasoras (White & Pickett, 1985; Benítez-Malvido *et al.*, 2016).

Estudios realizados en ambientes tropicales han demostrado que las interacciones hormiga-planta son resilientes al cambio en el número de especies y los vínculos que establecen, así como también a la incorporación de especies (Díaz-Castelazo *et al.*, 2010; Passmore *et al.*, 2012; Díaz-Castelazo *et al.*, 2013). No obstante, esta aparente estabilidad podría afectarse por la modificación en la composición vegetal (Lara *et al.*, 2020). De hecho, el cambio de uso del suelo se ha posicionado como el disturbio más importante para la pérdida de biodiversidad en los ecosistemas terrestres (Sala *et al.*, 2000). No existen estudios que afirmen con seguridad los posibles efectos de este gran disturbio. Sin embargo, se estima que podrían causar la reducción del grado de especialización, la pérdida de especialistas y un recambio en las especies o en el nivel de especialización de las interacciones (Cuautle *et al.*, 2022). Consecuentemente, estos cambios podrían producir grupos menos conectados que

generen una estructura aleatoria o compartimentada que provocaría la pérdida de especies y la estructura de la red (Lara *et al.*, 2020; Cuautle *et al.*, 2022).

Por otro lado, un estudio realizado sobre el impacto del huracán Karl en las redes de interacción hormiga-planta propone consecuencias que podrían ser aplicadas al cambio de uso del suelo. Dado que este evento arrasó con una gran cantidad de cobertura vegetal, el anidamiento de la red se vio afectado ligeramente, sugiriendo que las plantas portadoras de néctar extra floral contribuyen a la interconexión y la estabilidad de la red (Sánchez-Galván *et al.*, 2012). Además de ello, se observó la reducción de hormigas supergeneralistas, un incremento en la conectancia como consecuencia del cambio de fuentes de energía, una estructura de red especialista y la incorporación de una especie invasora al núcleo de la red (Sánchez-Galván *et al.*, 2012).

Aunque en ambos casos se propone una alteración en el anidamiento de la red, los cambios producidos no son significantes para modificarla, demostrando con ello una gran resiliencia en la topología de red (Morrison, 2002). Al mismo tiempo, esto sugiere que el mantenimiento de los componentes centrales de la red brinda la oportunidad de recuperarse y recolonizar áreas después del disturbio (Alves-Silva *et al.*, 2020).

Metodología

I. Sitio de estudio

El presente estudio fue realizado en el "Parque General Lázaro Cárdenas del Río, Flor del Bosque". Este centro recreativo, inaugurado el 24 de enero de 1987, cubre aproximadamente

664.03 hectáreas dentro del municipio de Amozoc de Mota en la ciudad de Puebla, México (19°010N, 98°200O, 2,225–2,400 msnm; Costes Quijano *et al.*, 2006; Cuautle *et al.*, 2022). Dentro de la superficie total, es posible encontrar 255.68 hectáreas (41.71%) que corresponden a la vegetación natural cubierta por encinos; 4.11 hectáreas (0.6%) que constituyen el matorral espinoso; 99.64 hectáreas (16.25%) que comprenden pastizales inducidos; 9.3 hectáreas (1.52%) que corresponden a plantaciones de *Eucalyptus spp*; y diversas especies arbustivas que poseen estados tempranos de sucesión vegetal (Costes Quijano *et al.*, 2006).

La zona presenta un clima templado con una temperatura media anual de 22 °C en los meses más cálidos y de 14 °C en los meses más fríos; precipitaciones medias anuales que oscilan entre los 750 y 950 mm; y altitudes que van desde los 2,225 a los 2400 msnm (Costes Quijano *et al.*, 2006). Estas condiciones son perfectas para encontrar una amplia diversidad de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Costes Quijano *et al.*, 2006).

Al tener como objetivo principal el análisis del efecto del cambio de uso del suelo, se compararon las especies encinares nativas del parque con las plantaciones abandonadas de *Eucalyptus spp* (Fig. 1). Estas últimas son producto de la introducción de especies vegetales exóticas de rápido crecimiento para frenar la desertificación luego de la tala intensiva (Badano *et al.*, 2012). Entre las especies que residen en dicha área, se encuentran *Eucalyptus camaldulensis* y *Eucalyptus globulus*, las cuales son originarias de Australia (Costes Quijano *et al.*, 2006; Barra *et al.*, 2010).



Figura 1. Sitio de estudio en el Parque Estatal Flor del Bosque. A la izquierda se encuentra el bosque de encino; a la derecha el bosque de eucalipto. Foto tomada por A. Mateos.

II. Monitoreo de la interacción hormiga-planta.

El trabajo de campo fue llevado a cabo mensualmente durante la temporada de lluvia en los meses de julio a diciembre del año 2022 (6 meses de muestreo). En cada sitio, se establecieron 3 transectos lineales, de los cuales Eucalipto 1, Eucalipto 2 y Eucalipto 3 fueron trazados para el bosque de eucalipto, mientras Encino 1, Encino 2 y Encino 3 fueron trazados en el bosque de encino (Fig. 2). Para lo anterior, se tuvo en cuenta la geomorfología del parque estatal y la ubicación de cada vegetación. De esta manera, se utilizó una brújula para dirigirnos a 240° al oeste y cada 20 m se colocó un banderín naranja para indicar el punto de cada transecto. Al final de su establecimiento, cada uno de ellos tuvo una longitud de 400 m, exceptuando el transecto Eucalipto 3 y el transecto Encino 3, debido a que el tamaño del

fragmento del bosque de eucalipto no permitió la extensión propuesta, y, por ende, se acotaron a 280 m. Los transectos se establecieron de manera pareada; es decir, transectos de diferentes tipos de vegetación se establecieron de manera cercana para que las condiciones abióticas fueran similares y con ello se pudiera determinar con mayor precisión cualquier cambio en la estructura de la red como resultado del cambio del uso de suelo. Asimismo, las observaciones registradas comprendieron a las hormigas sobre las plantas que se encontraban a 5 m de cada lado del transecto y hasta 1.5 m de altura en árboles.

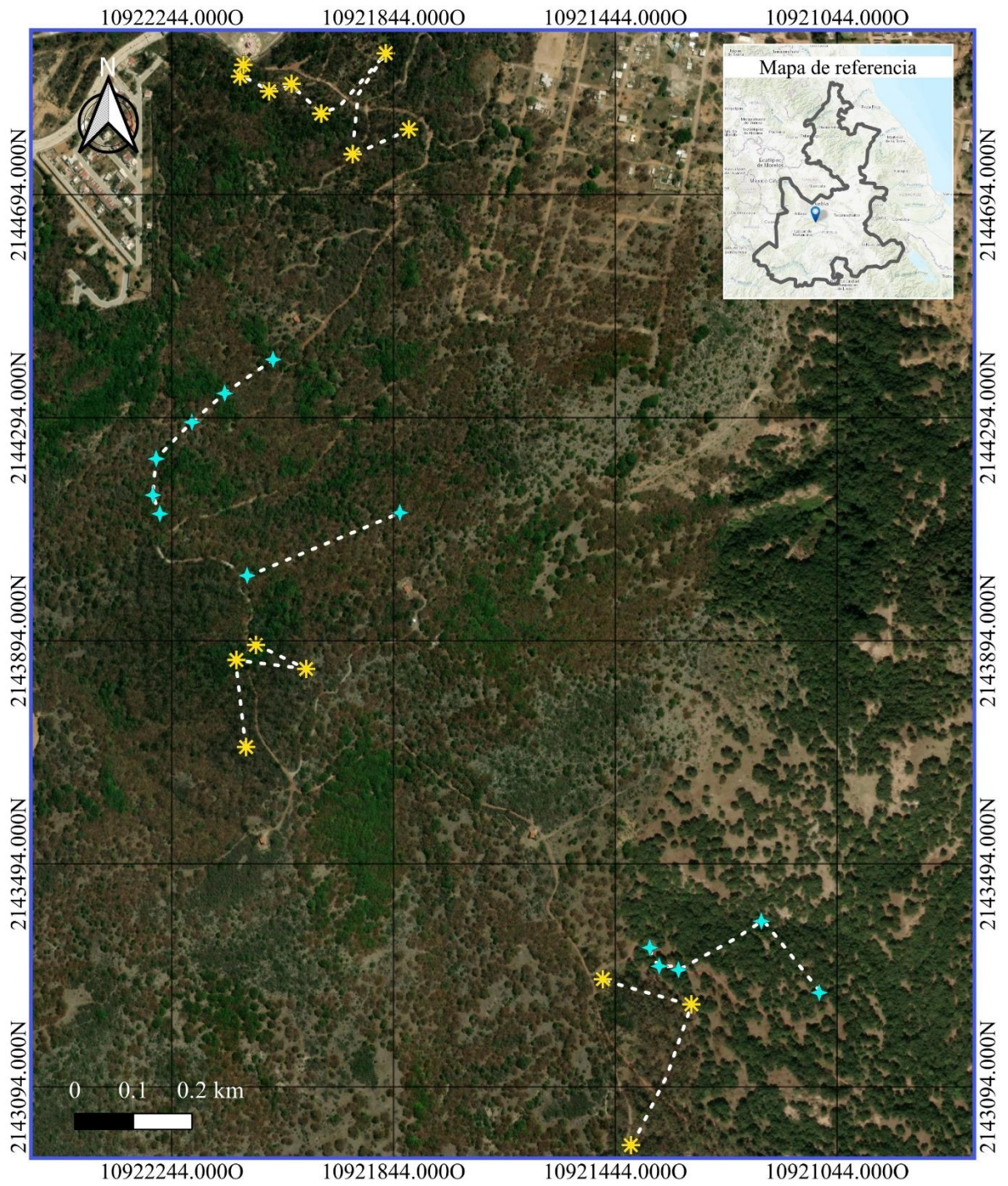
La duración del muestreo de cada transecto osciló entre 51 y 187 minutos. Esta variación en el tiempo dependió completamente de la actividad de las hormigas en las plantas, lo cual variaba entre los diferentes meses del muestreo y el estado del tiempo (soleado, nublado). Es por esta razón que, para evitar los sesgos que implica muestrear ciertos transectos en las horas de mayor actividad de las hormigas, se cambió el orden en que se muestreaban los transectos en los diferentes días de muestreo. En cada muestreo se examinaron las diferentes estructuras de las plantas (tallos, ramas, flores y frutos) dentro del transecto, buscando la presencia de hormigas sobre éstas. Cuando se detectaba alguna(s) hormiga(s) visualmente, se registraba la actividad de la hormiga, ya sea que estuviera usando algún tipo de recurso (néctar floral, néctar extra floral o la melaza excretada por los hemípteros), estuviera en descanso o movimiento hacia un recurso alimenticio (haz o envés de las hojas, tallos, troncos o inflorescencias) (Fig. 3.). Posteriormente, se procedía a la recolección de las muestras. Las hormigas fueron colectadas con aspiradoras entomológicas y tubos Eppendorf con alcohol al 70%; y las plantas con la que interaccionaron los organismos fueron cortadas con navajas y prensadas con cartón y periódico para

transportarlas y secarlas. Cuando se desconocía el nombre científico de ambas especies, se procedía a poner un nombre de colecta con una corta descripción del organismo para su posterior identificación. Es importante mencionar que las plantas que no se encontraban en floración se marcaban para colectarlas en el momento en el que presentaran flores.

La identificación de hormigas a nivel de género fue llevada a cabo por Aranza Mateos Gómez y Mariana Cuautle usando la clave Mackay & Mackay (1989), mientras, la identificación de plantas fue realizada por el Dr. José Luis Martínez y Pérez de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. En caso de que las plantas y hormigas no fueran determinadas, estas se denominaron como morfoespecies individuales.



Figura 3. Recursos forrajeados por las hormigas. Al lado izquierdo, *Prenolepis imparis* forrajea néctar floral en *Mimosa aculeaticarpa*; al lado derecho, *Temnothorax sp.1* forrajea la melaza excretada por los hemípteros en *Eupatorium sp.1*. Foto tomada por A. Mateos.



Simbología

- ✳️ Transectos Plantaciones de Eucalipto
- ✳️ Transectos Bosque de Encino

Figura 2. Mapa con los transectos marcados en el sitio de estudio. Los transectos se colocaron de manera pareada (Ver Monitoreo de la interacción hormiga-planta en Metodología).

III. Análisis de datos

Dos matrices cuantitativas fueron creadas a partir de las interacciones hormiga-planta observadas en cada vegetación. Dada su naturaleza, tuvieron como objetivo mostrar la fuerza de la interacción entre las especies interactuantes, es decir, el número de veces que se observó a una planta interactuando con una hormiga. A partir de esta información, se calcularon diferentes métricas que indican el nivel de especialización a nivel de red y especie utilizando el software informático R con el paquete BIPARTITE (Dormann *et al.*, 2008).

Para cada vegetación se calcularon seis métricas a nivel de red que brindan información sobre su estructura. Estas incluyen: la conectancia o conectividad (C), la modularidad (Q), el NODF, la asimetría de especialización (SA), el índice H_2' y la superposición de nicho. La conectividad brinda el porcentaje de las interacciones ecológicas realizadas del conjunto de todas las interacciones posibles (May, 1973). La modularidad (Q) muestra subgrupos que interactúan entre ellos, pero no entre nodos de otros grupos, creando módulos (Munguía-Rosas *et al.*, 2013). El NODF (*Nestedness Metric Based on Overlap and Decreasing Fill*), que estima el valor del anidamiento de la red con valores de 0 a 100 (Dáttilo *et al.*, 2014). La asimetría de especialización (SA) cuantifica el desequilibrio entre las especies interactuantes, a partir del número de enlaces por especie (Dormann *et al.*, 2008; Thébault & Fontaine, 2008). El índice H_2' muestra el grado de especialización de una red usando un rango entre 0 (no especializada) y 1 (especialización perfecta) (Blüthgen *et al.*, 2006; Dormann *et al.*, 2008). La superposición de nicho evalúa si las especies interactuantes

comparten partes de su nicho utilizando valores entre 0 (no hay uso común) y 1 (superposición perfecta de nichos) (Dormann *et al.*, 2008; Tsafack *et al.*, 2021).

Por otra parte, se calcularon cinco métricas a nivel de especie que indican el rol de cada organismo dentro de las vegetaciones estudiadas. Estas incluyen: la métrica *Species Strenght* (SS), el grado (D) o nivel de generalización, el índice d' , la centralidad (Gc) y la interacción *Push and Pull* (PP). La métrica *Species Strenght* (SS) muestra la importancia de una especie para toda la red, pues, expresa la suma de las dependencias de todos los socios de interacción de una especie (Bascompte *et al.*, 2006; Juárez-Juárez *et al.*, 2020). El grado (D) o nivel de generalización se basa en el número de interacciones por especies (Bascompte & Jordano, 2007; Jordano & Bascompte, 2009). El índice d' , describe el grado de especialización de la especie, es decir, si la especie es generalista o rara dentro de la red (Blüthgen *et al.*, 2006). La centralidad (Gc) identifica los nodos más importantes de una red, a partir de la ecuación $Gc = (D - K_{mean}) / \sigma_k$, donde Gc es la métrica, D el número promedio de enlaces de una especie, K_{mean} el promedio de enlaces de las especies de la red, y σ_k la desviación estándar del número de enlaces por especie en la red (Dáttilo *et al.*, 2014; Kumar & Mukhtar, 2023). La interacción *Push and Pull* (PP) usa valores entre -1 y 1 para conocer el efecto que ejerce una especie sobre otra (Novella-Fernández *et al.*, 2019). Valores negativos indican que una especie experimenta fuertes efectos de sus compañeros, pero no recibe un fuerte efecto (especie tiradora), mientras los valores positivos indican que una especie afecta sus compañeros de interacción más fuertemente de lo que ellos la afectan (especie empujadora) (Novella-Fernández *et al.*, 2019).

Correcciones con modelos nulos fueron utilizados para considerar los sesgos causados por variables de confusión, tales como la riqueza de especies y el método de muestreo (Zanata *et al.*, 2017; Dalsgaard *et al.*, 2017). El algoritmo Patefield ofrece la creación de modelos nulos al simular matrices que redistribuyen de manera aleatoria los eventos de interacción entre los nodos de la red, limitando con ello el número total de interacciones por especie (Patefield, 1981; Schleuning *et al.*, 2014). De esta manera, se generaron 1000 matrices aleatorias con datos idénticos a los observados (marginales totales fijos), las cuales mostraron la suma de las interacciones para cada red observada. Con estas matrices aleatorias fue posible calcular el valor promedio y la desviación estándar de la conectancia, la modularidad, el NODF, la asimetría de especialización y el índice H_2' . Posteriormente, se crearon campanas de Gauss para visualizar la distribución de los datos en cada métrica y se calcularon los valores de Z para cada métrica considerada. El valor de Z se calcula como $Z = \text{valor observado} - \text{media de los modelos nulos} / \text{sd de los modelos nulos}$ (Galeano *et al.*, 2009). Los valores de Z inferiores a -1.65 y superiores a 1.65 brindan un intervalo de confianza del 95% (DeVore, 2017). Por otro lado, el valor P se calculó como la proporción en que la observación de la métrica evaluada fue mayor o menor que el de las matrices aleatorias, dividido por el número total de aleatorizaciones.

Finalmente, se obtuvieron los grupos funcionales a los que pertenecen las hormigas en cada red de interacción, a partir de la clasificación propuesta por Andersen (1995, 1997, 2000).

Resultados

I. Grupos funcionales

La red de interacción ecológica del bosque de Encino se caracteriza por su notable complejidad. Esta red comprende 873 interacciones entre 7 especies de hormigas, detalladas en la Tabla 1, y 52 especies vegetales, especificadas en la Tabla 2. La diversidad y la intensidad con la que interactúan estas especies se visualiza en la Figura 4, donde el grosor de las líneas y el tamaño de los nodos refleja la intensidad y la magnitud de las conexiones entre las especies.

Dentro de la vegetación nativa se identificaron 6 géneros de hormigas: *Prenolepis*, *Temnothorax*, *Linepithema*, *Pheidole*, *Pseudomyrmex* y *Camponotus*. Estos géneros pertenecen a diversos grupos funcionales que permiten ofrecer una predicción generalizada sobre la respuesta que tendrán frente al disturbio. De esta manera, los grupos funcionales a los que pertenecen dichos géneros fueron especialistas de clima frío (dos géneros: *Prenolepis*, *Temnothorax*), Myrmicinae generalistas (*Pheidole*) y Subordinados de Camponotini (*Camponotus*). Los géneros *Linepithema* y *Pseudomyrmex* pueden exhibir una gran variedad de comportamientos, por lo que no pueden clasificarse de acuerdo a los criterios expuestos en la Metodología.

Por otro lado, la red de interacción ecológica de las plantaciones de Eucalipto se caracteriza por la diversidad de especies interactuantes. Esta red consta de 745 interacciones entre 12 especies de hormigas, especificadas en la Tabla 1, y 57 especies vegetales, detalladas en la Tabla 2. La Figura 5 proporciona una representación gráfica de estas interacciones mediante la variación del grosor de las líneas y el tamaño de los nodos.

Dentro de la vegetación introducida se identificó la presencia de 7 géneros de hormigas: *Prenolepis*, *Temnothorax*, *Linepithema*, *Pheidole*, *Pseudomyrmex*, *Camponotus*, *Monomorium*. Dichos géneros se clasifican en distintos grupos funcionales que incluyen especialistas de clima frío (dos géneros: *Prenolepis*, *Temnothorax*), Myrmicinae generalistas (dos géneros: *Pheidole* y *Monomorium*), y Subordinados de Camponotini (*Camponotus*). Nuevamente, los géneros *Linepithema* y *Pseudomyrmex* no pudieron ser clasificados.

Tabla 1. Especies de hormigas encontradas en el Parque Estatal Flor del Bosque. La presencia de los organismos en cada vegetación se indica a través de una “x”.

HORMIGAS ENCONTRADAS		VEGETACIÓN		
SUBFAMILIA	Género/ Especie	Código	Bosque de Encino	Plantaciones de Eucalipto
FORMICINAE	<i>Prenolepis imparis</i>	PRENO	x	x
MYRMICINAE	<i>Temnothorax sp.1</i>	TESP1	x	x
MYRMICINAE	<i>Temnothorax sp.2</i>	TESP2		x
FORMICINAE	<i>Linepithema dispertitum</i>	LDISP	x	x
MYRMICINAE	<i>Pheidole</i> sp.1	PHSP1	x	x
MYRMICINAE	<i>Pheidole</i> sp.2	PHSP2	x	x
MYRMICINAE	<i>Pheidole</i> sp.3	PHSP3		x
PSEUDOMYRMECINAE	<i>Pseudomyrmex sp.1</i>	PSSP1		x
FORMICINAE	<i>Camponotus sp.1</i>	CASP1	x	
MYRMICINAE	<i>Monomorium sp.1</i>	MOSP1		x
MYRMICINAE	<i>Monomorium sp.2</i>	MOSP2		x

FORMICINAE	<i>Camponotus rubrithorax</i>	CAMRU		x
PSEUDOMYRMECINAE	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	PSGRA	x	x

II. Métricas a nivel de red

Bosque de Encino

La métrica que muestra la medida en la que las especies interactuantes están conectadas entre sí proporcionó un valor observado relativamente bajo (Conectividad $C=0.203$). La modularidad, que representa la tendencia de una red a formar subconjuntos, fue evaluada mediante la comparación del valor observado (Q_{obs}) y el valor obtenido con los modelos aleatorios (Q_{NM}). El valor observado fue de 0.092, mientras el de los modelos aleatorios ($Q_{NM} = 0.0468 \pm 0.007$, $Z=6.621$, $P<0.001$) fue más bajo. Los resultados obtenidos de los modelos nulos sugirieron que el valor observado es altamente significativo y probablemente no se debe al azar.

El grado de anidamiento de la red de Encino se evaluó comparando el valor observado ($NODF_{obs}$) con el valor obtenido de los modelos aleatorios ($NODF_{NM}$) de la métrica NODF. De esta manera, se obtuvo un valor observado de $NODF_{obs}=41.296$ y un valor aleatorio de $NODF_{NM}= 44.446 \pm 2.452$ con un valor $P= 0.105$. Por una parte, la comparación de los valores observados y los dados por los modelos aleatorios indicaron que la diferencia entre ambos datos no es estadísticamente significativa. Por otra parte, el valor de $NODF_{obs}$ indicó

que, no se tiene un grupo de generalistas interactuando con generalistas ni tampoco especialistas interactuando con generalistas.

El grado de especialización de la red se analizó contrastando el valor observado ($H_2'_{obs}$), con el valor dado por los modelos nulos ($H_2'_{NM}$) de la métrica H_2' . Así, los resultados arrojaron un $H_2'_{obs} = 0.110$ y un $H_2'_{NM} = 0.092 \pm 0.050$ con un valor $P = 0.178$. A partir de estos valores, se observó que un $H_2'_{obs}$ cercano a cero es propio de una red generalista. Asimismo, se determinó que, el valor obtenido en los modelos nulos indicó que no es significativamente diferente a lo que se esperaría por el azar.

En el caso de la asimetría de especialización (SA), se evaluó en qué medida difieren los organismos muestreados en su nivel de especialización. Esto se realizó comparado el valor observado (SA_{obs}) con el de los modelos nulos (SA_{NM}). Así, se obtuvo un $SA_{obs} = 0.366$, mientras que el $SA_{NM} = 0.560 \pm 0.113$ con un valor de $P = 0.062$. Si bien los valores positivos del SA indican que las hormigas están más especializadas que las plantas, el análisis de los modelos aleatorios sugirió que el resultado no es significativamente diferente al azar.

Finalmente, en relación con la superposición del nicho, se observó un valor de 0.262 para las hormigas y un valor de 0.884 para las plantas. Este hallazgo sugirió que existe cierto grado de superposición en el uso de recursos entre las hormigas. Por otro lado, el alto valor obtenido para las plantas indicó que las especies de hormigas que las visitan comparten recursos vegetales de manera notable.

Plantaciones de Eucalipto.

La medida en la que las especies están conectadas entre sí arrojó un valor observado bajo ($C= 0.161$). En el caso de la métrica que calcula la tendencia a crear módulos o subconjuntos, se comparó el valor observado (Q_{obs}) con el valor obtenido con los modelos aleatorios (Q_{NM}). Así se registró un $Q_{obs}= 0.233$ y $Q_{NM}= 0.047 \pm 0.007$ con un valor $Z= 27.036$ y un valor $P < 0.001$. Los resultados obtenidos por los modelos aleatorios explican que el valor observado es significativamente más alto que la media de los valores nulos. Simultáneamente, esto rechaza la hipótesis nula, explicando que la estructura modular observada en la red no podría ser resultado de un proceso aleatorio.

El grado de anidamiento de la red fue obtenido a partir de la comparación entre valor observado de la métrica ($NODF_{obs}= 58.562$) y el valor aleatorio ($NODF_{NM}= 60.634 \pm 2.502$, $P= 0.199$). Esta comparación sugirió que, a pesar de que el valor observado del NODF es más bajo que el proporcionado por la media de los valores nulos, la diferencia no es estadísticamente significativa. Simultáneamente, los resultados indican que en esta vegetación los generalistas interactúan con generalistas y los especialistas interactúan con generalistas de manera más marcada de lo que lo hacen con las especies del bosque de Encino.

En cuanto al grado de especialización de la red, la comparación del valor observado ($H_2'_{obs}= 0.248$) con el valor de los modelos nulos ($H_2'_{NM}= 0.106 \pm 0.020$, $P= 0.001$), indicó que el valor observado difiere significativamente del azar. Asimismo, se infirió que valores cercanos a cero son propios de redes generalistas. Por otra parte, al analizar la asimetría de especialización de los interactuantes, se detectó un valor observado ($SA_{obs}= 0.398$) más elevado que el proporcionado por los modelos nulos ($SA_{NM}= 0.313 \pm 0.070$, $P=0.115$). Estos

resultados indicaron una mayor especialización por parte de las hormigas, así como también la comparación de los valores SA_{obs} y SA_{NM} sugirieron que no se observan diferencias significativas en relación con lo que podría esperarse aleatoriamente.

Por último, en cuanto al análisis de la superposición del nicho, se registraron valores de 0.198 para las hormigas y 0.591 para las plantas. Esto indicó que las hormigas tienden a ocupar nichos diferentes, lo que implicaría una baja competencia por el uso de las especies vegetales entre ellas. Contrariamente a ello, las plantas presentan un alto grado de superposición, lo podría indicar una competencia entre ellas por los servicios ofrecidos por las hormigas.

Tabla 2. Especies vegetales encontradas en el Parque Estatal Flor del Bosque. La presencia de los organismos en cada vegetación se indica a través de una “x”.

Plantas encontradas		Vegetación		
Familia	Género/Especie/Morfoespecie	Código	Bosque de Encino	Plantaciones de Eucalipto
Asteraceae	<i>Eupatorium deltoideum</i>	EUPDE	x	x
Asteraceae	<i>Perymenium mendezii</i>	PERME	x	x
Lamiaceae	<i>Salvia polystachya</i>	SALPO	x	x
Asclepiadaceae	<i>Metastelma angustifolium Turcz.</i>	METAN	x	x
Asteraceae	<i>Verbesina oncophora B.L.Rob. & Seaton</i>	VERON	x	x
Asteraceae	<i>Eupatorium aff. Aneithales Greenm</i>	EUPAF	x	x
Asparagaceae	<i>Agave salmiana</i>	AGSAL	x	x
Asteraceae	<i>Stevia elatior HB</i>	STEEL	x	x
Fagaceae	<i>Quercus sp.1</i>	QUSP1	x	x
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans (L.) HBK</i>	TECST	x	x
Asteraceae	<i>Montanoa tomentosa Cerv</i>	MONTO	x	x
	Morfoespecieespecie 5	MOR05	x	x

	Morfoespecie 4	MOR04	x	x
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i>	SOLAM	x	x
	Morfoespecie 11	MOR11	x	
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp.4	AGSP4	x	x
Fabaceae	<i>Calliandra</i> sp.1	CALGR	x	x
Fabaceae	<i>Poaceae</i> sp. 1	POSP1	x	x
Euphorbiaceae	<i>Croton dioicus</i> Cav	CRODI	x	x
	Morfoespecie 1	MOR01	x	x
Convolvulaceae	<i>Ipomoea purpurea</i> LS Roth	IPOPU	x	x
Asteraceae	<i>Stevia serrata</i>	STESE	x	
Asteraceae	<i>Eupatorium arsenei</i> Rob	EUPAR	x	x
	Morfoespecie 14	MOR14	x	x
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp. 3	AGSP3	x	x
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.1	PASP1	x	x
Bromeliaceae	<i>Bromelia</i> sp.1	BRSP1	x	x
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.4	QUSP4	x	x
Rosaceae	<i>Amelanchier denticulata</i>	AMEDE	x	x
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.2	QUSP2	x	x
Convolvulaceae	<i>Ipomea</i> sp.1	IPSP1	x	x
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.6	QUSP6	x	x
Asteraceae	<i>Ageratina</i> sp. 2	AESP2	x	x
Fabaceae	Fabaceae sp.4	FASP4	x	x
Cyperaceae	<i>Carex peucophila</i>	CARPE	x	x
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	EYSPO	x	x
	Morfoespecie 6	MOR06	x	x
	Morfoespecie 7	MOR07	x	x
Asteraceae	Asteraceae sp.2	ASSP2	x	x
Asteraceae	<i>Eupatorium glabratum</i> HBK	EUPGL	x	x
Asteraceae	<i>Piqueria trinervia</i>	PIQTR	x	x
Fabaceae	Fabaceae sp.2	FASP2	x	x
Asteraceae	Asteraceae sp.1	ASSP1	x	x
Fabaceae	Fabaceae sp.1	FASP1	x	x
Asteraceae	Asteraceae sp.7	ASSP7	x	x
Rubiaceae.	<i>Bouvardia</i> sp.1	BOSP1	x	x
Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp.1	COSP1	x	x
Asteraceae	<i>Tagetes lucida</i>	AGLU	x	x
	Morfoespecie 15	MOR15	x	x
Asteraceae	<i>Stevia micrantha</i> Lag	STEMI	x	x
Apocynaceae	<i>Gonolobus</i> sp.1	GOSP1	x	x

Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.1	OPSP1	x	x
	Morfoespecie 17	MOR17	x	x
	Morfoespecie 3	MOR03		x
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> sp.1	EUCAL		x
Fagaceae	<i>Quercus laurina</i>	QUELA		x
Asteraceae	<i>Eupatorium</i> sp.1	EUSP1		x
Fabaceae	Fabaceae sp.3	FASP3		x
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp. 1	AGSP1		x
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp.5	AGSP5		x
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp.6	AGSP6		x
	Morfoespecie 2	MOR02		x
Santalaceae.	<i>Phoradendron</i> sp. 1	PHSP1		x
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp. 7	AGSP7		x
Asteraceae	Asteraceae sp.5	ASSP5		x
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.5	QUSP5		x
	Morfoespecie 8	MOR08		x
Asteraceae	<i>Ageratina</i> sp.1	AESP1		x
Asteraceae	<i>Baccharis serratifolia</i> DC	BACSE		x
Asteraceae	Asteraceae sp.4	ASSP4		x
Fabaceae	<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	MIMAC		x
	Morfoespecie 9	MOR09		x
	Morfoespecie 10	MOR10		x
Asparagaceae	<i>Agave</i> sp.2	AGSP2		x
Loranthaceae	<i>Psittacanthus</i> sp.1	PSSP1		x
	Morfoespecie 12	MOR12		x
	Morfoespecie 13	MOR13		x
Asteraceae	<i>Stevia sore</i>	STESO		x
Crassulaceae	<i>Kalanchoe</i> sp.1	KASP1		x
	Morfoespecie 16	MOR16		x
	Morfoespecie 18	MOR18		x
Asparagaceae	<i>Agave potatorium</i>	AGPOT		x
Convolvulaceae	<i>Ipomoea orizabensis</i>	IPOOR		x
Asteraceae	Asteraceae sp.6	ASSP6		x
Solanaceae	<i>Solanum nigricans</i>	SOLNI		x
Asteraceae	<i>Vernonia alamanii</i> DC	VERAL		x
Asteraceae	Asteraceae sp.3	ASSP3		x
Asteraceae	<i>Eupatorium scorodonioides</i>	EUPSC		x

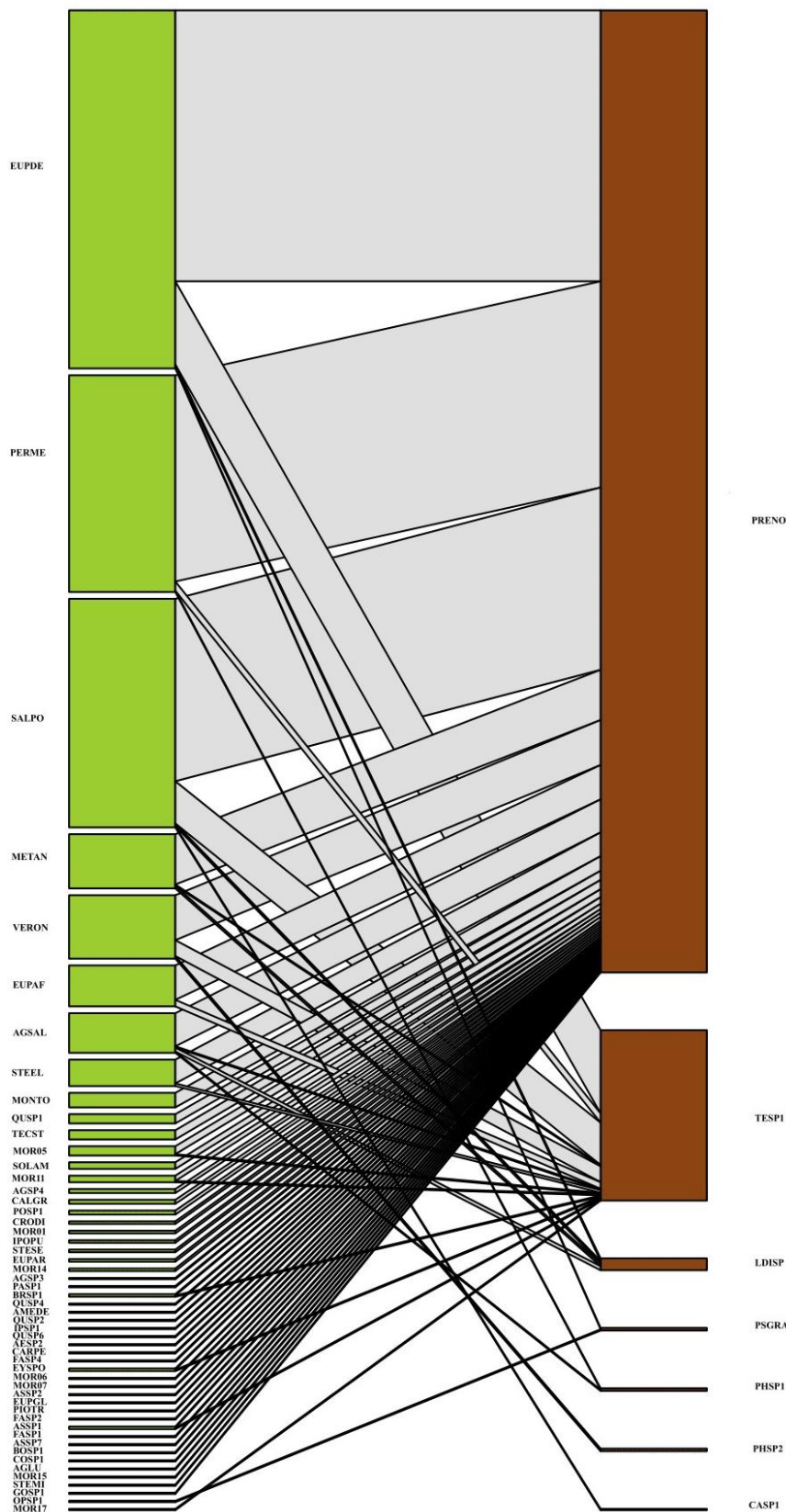


Fig. 4. Red de interacción hormiga-planta para el Bosque de Encino. Las plantas están representadas por rectángulos verdes del lado izquierdo, mientras que las hormigas se representan en rectángulos cafés del lado derecho. La intensidad con la que interactúan ambas especies se muestra mediante el grosor de las líneas de color gris.

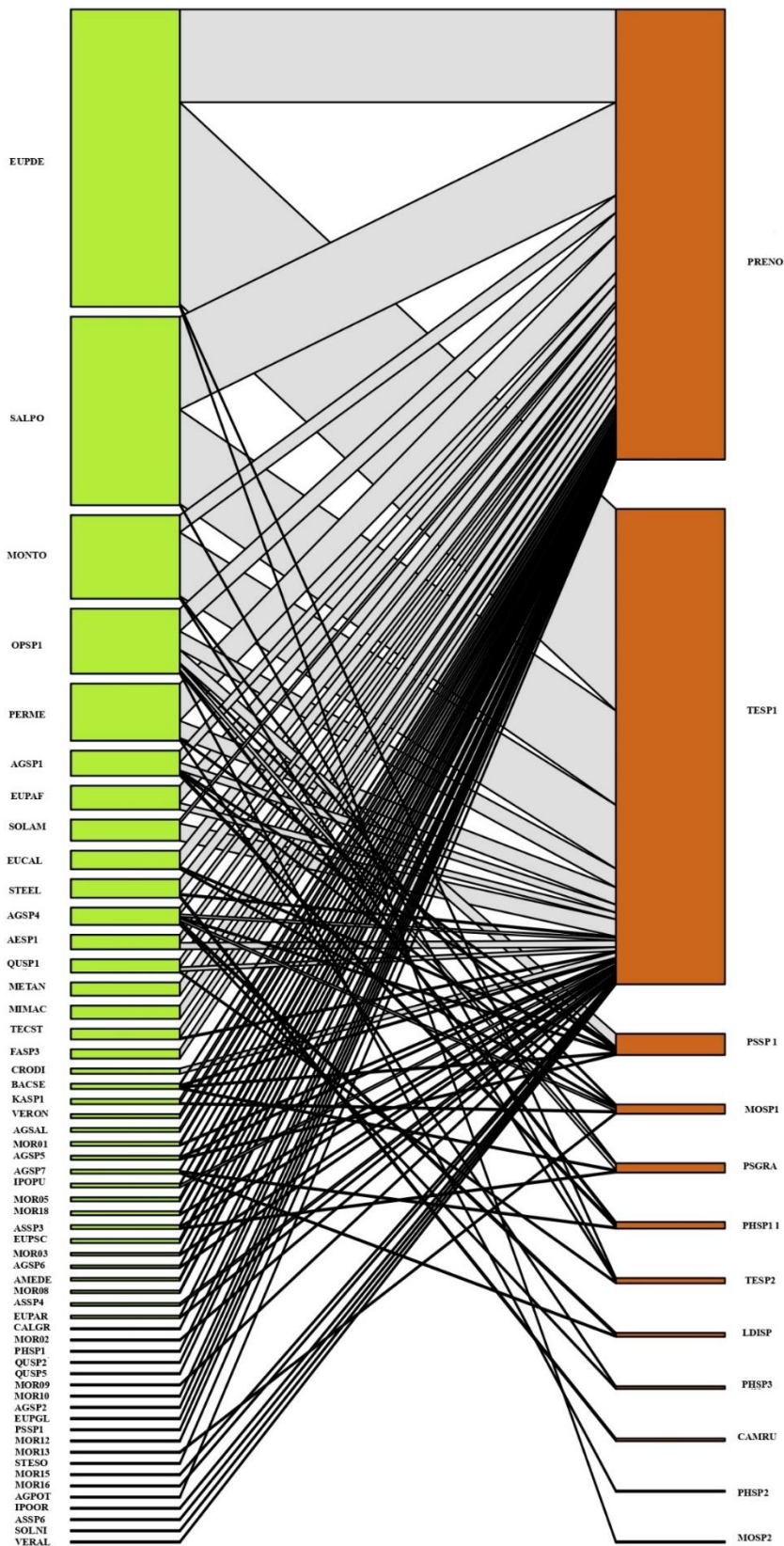


Fig. 5. Red de interacción planta-hormiga en las plantaciones de Eucalipto. Los rectángulos verdes del lado izquierdo representan a las especies vegetales; mientras los rectángulos cafés a la derecha representan a las hormigas. La fuerza con la que interactúan ambas especies se indica mediante el grosor de las líneas en tonos grises.

III. Métricas a nivel de especie

Bosque de Encino

La especie de hormiga que presentó el mayor número de interacciones con las especies vegetales fue *Prenolepis imparis* (grado de interacción $D=50$; Anexo 1), seguida de *Temnothorax* sp.1 ($D= 14$). Las especies vegetales que registraron el mayor grado de interacción en la red de Encino fueron *Eupatorium deltoideum*, *Salvia polystachia* y *Agave salmiana* con un $D= 4$ (Anexo 2).

La métrica *Species Strength* (SS) amplió el análisis del grado de interacción de las especies muestreadas al proporcionar una medida cuantitativa. Esta métrica permitió determinar la importancia relativa de cada especie de la red según su número de interacciones y la intensidad que tienen. Así, la hormiga cuantitativamente más importante para la red resultó ser *Prenolepis imparis* (SS= 46.870), seguida nuevamente por *Temnothorax* sp.1 (SS= 3.872) (Anexo 1). En el caso de las plantas, *Salvia polystachia* fue la especie cuantitativamente más importante (SS= 1.660), seguida de *Eupatorium deltoideum* (SS= 1.492) y *Verbesina oncophora* B.L.Rob. & Seaton (SS= 1.140) 4 (Anexo 2).

Para comprender el impacto que una especie ejerce sobre otra, se empleó la métrica *Push and Pull* (PP), que analiza cómo las interacciones entre especies pueden producir consecuencias beneficiosas o perjudiciales para ambas partes. Así, la hormiga empujadora (*Pusher*), es decir, aquella que ejerció un mayor efecto sobre las plantas fue *Prenolepis imparis* (PP= 0.917), mientras la hormiga tiradora (*Puller*), es decir, con un menor efecto sobre las plantas fue *Camponotus* sp.1 (PP= -0.994) (Anexo 1). En lo que respecta a las plantas, la especie que ejerce un mayor efecto *Push and Pull* sobre las hormigas fue *Salvia*

polystachia (PP= 0.165; Anexo 2). Por otro lado, se identificó que varias especies vegetales como *Agave* sp. 3, *Passiflora* sp.1, *Quercus* sp.4, entre otras, ejercen una menor interacción (PP= -0.999), según se detalla en el Anexo 2.

Por otra parte, se evaluó el grado de especialización de ambos participantes utilizando el índice d' . Según los resultados de este índice, las hormigas con un valor más alto fueron *Pseudomyrmex gracilis* (d' = 0.480; Anexo 1) y *Pheidole* sp.2 (d' = 0.410; Anexo 1). Esto indica que ambas especies tienden a ser generalistas, aunque pueden interactuar de manera selectiva. Contrariamente a ello, la hormiga que presentó el valor más bajo para el índice d' fue *Camponotus* sp.1 (d' = 0.080; Anexo 1). En el caso de las plantas, se observó que las especies con mayor grado de especialización fueron *Agave salmiana* (d' = 0.074) y *Verbesina oncophora* B.L.Rob.Seaton (d' = 0.043), lo que indica que presentan comportamientos generalistas. En contraste, las plantas menos especializadas fueron aquellas con un grado $d'=0$, tales como *Eupatorium* aff. *Aneithales Greenm*, MOR05 y MOR11, entre otras (Anexo 1). Este resultado indica que estas especies vegetales son perfectos generalistas.

Por último, se evaluó el nivel de centralidad o periferia de cada especie interactuante según el grado de conexión que tiene con otros nodos. De esta manera, *Prenolepis imparis* se identificó como la hormiga más central de la red (Centralidad G_c = 49.364), seguida por *Temnothorax* sp.1 (G_c = 13.364). En contraste, las especies situadas en la periferia de la red fueron *Pheidole* sp.2 y *Camponotus* sp., ambas con un G_c = 0.36494 (véase Anexo 3).

En cuanto al análisis de la centralidad para las especies vegetales, se identificó que *Eupatorium deltoideum*, *Agave salmiana* y *Salvia polystachia* constituyen los núcleos centrales de la red (G_c = 2.306). Entre las especies periféricas se encuentran *Eupatorium* aff.

Aneithales Greenm ($G_c = 0.306$), *Montanoa tomentosa Cerv* ($G_c = -0.694$) y *Quercus* sp.1 ($G_c = -0.694$) (véase Anexo 4).

Plantaciones de Eucalipto.

La especie de hormiga que presentó el mayor número de interacciones registradas con las especies vegetales fue *Prenolepis imparis* (grado de interacción $D = 45$; Anexo 5), seguida nuevamente de *Temnothorax* sp.1 ($D = 32$). En contraste, la especie vegetal que arrojó el mayor número de interacciones con las hormigas fue *Opuntia* sp.1 ($D = 7$) seguida de *Agave* sp.4 ($D = 6$) (Anexo 6).

La métrica *Species Strength* (SS) proporcionó una evaluación cuantitativa de la importancia de cada especie dentro de la red. Así *Prenolepis imparis* se posicionó como la especie más importante de la red ($SS = 32.608$) seguida nuevamente por *Temnothorax* sp.1 ($SS = 18.790$) (Anexo 5). Por otro lado, las especies vegetales mostraron resultados cuantitativamente distintos. La especie más importante de la red fue *Opuntia* sp. 1 con $SS = 2.829$, seguida de *Eupatorium deltoideum* con $SS = 1.881$ y *Agave* sp.4 con $SS = 1.535$ (Anexo 6).

La evaluación del impacto que tiene una especie sobre otra se llevó a cabo utilizando la métrica *Push and Pull* (PP). De esta manera, la hormiga empujadora, es decir, aquella que ejerció un mayor efecto sobre las plantas fue *Prenolepis imparis* ($PP = 0.702$), mientras la especie tiradora, es decir, la que ejerció un menor efecto sobre las plantas fue *Monomorium* sp.2 ($PP = -0.995$) (Anexo 5). Contrariamente a ello, la especie vegetal que ejerció un mayor efecto sobre las hormigas fue *Opuntia* sp.1 ($PP = 0.261$), mientras las que ejercieron un menor

efecto sobre las hormigas fueron especies como MOR02, MOR09, MOR15, entre otras (PP=-0.9972) (Anexo 6).

El grado de especialización de los interactuantes se evaluó empleando el índice d' . De acuerdo con los resultados de este índice, las hormigas que presentaron un valor más elevado fueron: *Linepithema dispertitum* ($d'= 0.666$; Anexo 5) y *Camponotus rubrithorax* ($d'= 0.625$; Anexo 5). Estos valores indican que ambas especies tienden a ser especialistas o raras dentro de la red. Las hormigas con un d' menor fueron *Prenolepis imparis* (0.140) y *Monomorium* sp. 2, (0.000) indicando que son generalistas.

El análisis del índice d' de las plantas registró que el valor más elevado fue $d'= 0.473$ para *Agave* sp. 7, seguido de *Agave* sp.4 con un $d'= 0.261$, indicando que ambas especies tienden a ser generalista (Anexo 6). Las plantas que presentaron valores más bajos del índice d' fueron *Ipomoea purpurea* LS Roth, MOR03, *Agave* sp.6, *Eupatorium arsenei* Rob, MOR02, MOR09 Y MOR15 ($d'= 0.000$; Anexo 6). Esto indicó que fueron perfectos generalistas

Por último, el cálculo de la centralidad de las especies reveló que *Prenolepis imparis* es la especie más central de la red de Eucalipto (Centralidad $G_c= 44.337$). Seguida de esta especie, se encuentra *Temnothorax* sp.1 ($G_c= 31.337$). En contraste, las especies periféricas fueron *Camponotus rubrithorax*, *Pheidole* sp.2 y *Monomorium* sp.2 ($G_c= 0.337$) (véase Anexo 7).

En cuanto al análisis de la centralidad de las plantas dentro de la red de Eucalipto, se encontró que las especies vegetales más centrales fueron *Opuntia* sp.1 ($G_c= 5.583$) seguida

de *Agave* sp.4 (GC= 4.583). Por otro lado, las especies periféricas incluyeron a *Eupatorium* aff. *Aneithales Greenm* (Gc= 0.582), *Solanum americanum* (Gc= 0.582) y *Metastelma angustifolium Turcz* (GC= -0.417) (véase Anexo 6).

Discusión

Los resultados obtenidos en el presente estudio demuestran que la configuración de la red de interacción hormiga-planta en la vegetación perturbada presenta un mayor grado de anidamiento que el observado en la vegetación nativa. Sin embargo, la ausencia de significancia estadística sugiere que ninguna de las redes presenta una estructura anidada. Esto podría implicar que las interacciones entre ambas especies no siguen una agrupación intrincada como se hubiera esperado inicialmente, puesto a que no maximizan la resiliencia y la estabilidad del ecosistema ante las perturbaciones.

La modularidad, ofrece una visión más profunda sobre la dinámica interna de la red de Encino y Eucalipto. Los resultados muestran que ambas redes fueron modulares, aunque la red de Eucalipto presentó un valor de modularidad mayor. Una modularidad elevada, denota la presencia de subgrupos bien delimitados que interactúan de forma más íntima que con el resto de las especies (Martínez-Falcón, *et al.*, 2019). Esta característica promueve la creación de sistemas más especializados, sin embargo, esto no implica que dejen de interactuar con una amplia variedad de otras especies. De hecho, en la vegetación perturbada se identifican seis especies de plantas adicionales a la vegetación nativa, que interactúan dentro de la red de interacción de Eucalipto. Esta incorporación de nuevas especies implicaría que los miembros de la red tienen la oportunidad de interactuar con más recursos (i.e. plantas), lo que a su vez reduciría la competencia entre ellos. No obstante, al analizar el

número de interacciones de cada especie, se revela que, si bien existe una notable diversidad de organismos interactuando, el tamaño de la red induce un cambio negativo en la forma en la que se conectan (Conectancia) entre ellos (Blüthgen *et al.*, 2006). Este fenómeno implicaría que los miembros de la red de Eucalipto no están tan conectados como lo están los de la red de Encino. Esta diferencia es crucial para comprender la resiliencia de las redes ecológicas.

Las redes altamente conectadas, tal como la que se encuentra en la red de Encino, exhiben una mayor resiliencia ante la pérdida de especies como resultado de perturbaciones ambientales (Huang *et al.*, 2021). Esto se debe a que dicha característica permite reorganizar los nodos conforme nuevas especies se integren o se extinguen dentro la red (Jordano *et al.*, 2003). Contrariamente a ello, podría postularse que las redes con baja conectividad, tal como la red de Eucalipto, podrían ser más vulnerables a la desaparición de alguno de sus miembros. Sin embargo, se ha observado que la presencia de estructuras de naturaleza modular proporcionan grandes beneficios. Olesen *et al.* 2007 y Gilarranz *et al.* 2017 mencionan que dicho patrón de interacción incrementa la resiliencia en los sistemas ecológicos al propagar las perturbaciones lentamente a través de ella. Esta función se deriva de su capacidad para actuar como amortiguadores que contrarrestan los efectos negativos del disturbio, protegiendo con ello a la mayor parte de los nodos de la red (Gilarranz *et al.*, 2017). Adicionalmente, la eficacia de este efecto amortiguador depende de la correlación positiva que existe entre el tamaño de la red y el grado de modularidad que posee (Gilarranz *et al.*, 2017). Por lo tanto, una red de interacción de gran tamaño que presenta una alta modularidad, limitará la dispersión del disturbio y sus consecuencias. En cambio, una red de

interacción pequeña con una baja modularidad presentará un alto riesgo de extinción. Por ende, la red que es más resiliente al disturbio es la de Eucalipto.

Las hormigas son conocidas por mostrar una marcada preferencia hacia hábitats cálidos y abiertos (Andersen, 1997; Andersen, 2019). Sin embargo, los resultados de este estudio indican un mayor número de especies de hormigas en la vegetación templada y cerrada que ofrecen las plantaciones de Eucalipto. Probablemente, esto podría deberse a las condiciones que ofrece el sotobosque de las plantaciones. En él predomina el suelo desnudo, con algunos pastos y arbustos leguminosos (Barranco-León *et al.*, 2016) que contribuyen a aumentar la complejidad estructural de la vegetación durante las precipitaciones anuales (Andersen, 2019). Estas características afectan notablemente el nivel de especialización de las especies (Câmara *et al.*, 2019; Lara *et al.*, 2020).

De acuerdo con Andersen (2019), el cambio de uso de suelo puede ocasionar un cambio en la composición y los roles de las especies, pasando de especies generalistas en la vegetación nativa a especies especialistas o raras en la vegetación perturbada. Así, en el bosque de Encino el índice H_2' muestra valores bajos y no significativos que sugieren una red generalista; en cambio, el valor de H_2' para la red de eucalipto sugiere que tiene un nivel moderado de especialización. Asimismo, el índice d' , muestra que la mayor parte de las hormigas interactuantes son generalistas, exceptuando a *Pseudomyrmex gracilis* y *Pheidole*, quienes se encuentran en valores intermedios, pero pueden considerarse generalistas. Por otro lado, en las plantaciones de Eucalipto, el índice d' indica que nueve especies son generalistas, exceptuando a *Monomorium sp. 1*, *Linepithema dispertitum* y *Camponotus*

rubrithorax. Estas especies se considerarían raras o especialistas en el ambiente en cuestión, debido a su nivel de especialización.

La dinámica de interacción *Push and Pull* señala que, en ambos tipos de vegetación, *Prenolepis imparis* es la especie empujadora, es decir, aquella que ejerce un mayor efecto sobre las plantas que cualquier otra hormiga. Esta observación es consistente con la superposición de nicho puesto a que, una vez que la especie encuentra una fuente rica en nutrientes, los recolectores se trasladan rápidamente para defenderla agresivamente de otros competidores (Lynch *et al.* 1980). Adicionalmente, esta especie se destaca por ser una de las pocas hormigas que es capaz de tolerar la competencia con especies invasoras del género *Linepithema*, ya que produce secreciones abdominales letales para esta última (Sorrells, 2011).

La importancia de *Prenolepis imparis* dentro de las redes de interacción no solo se sustenta en la dinámica *Push and Pull*, sino también en su grado de interacción y su fuerza de interacción. En el caso del bosque de Encino, esta especie no solo interactúa con la mayor parte de las plantas, sino que también desempeña un papel fundamental en la dispersión de semillas de plantas herbáceas (Gaddy, 1986; Headings, 2008). Contrariamente, las plantaciones de Eucalipto muestran una red de interacción diferente. Si bien *Prenolepis imparis* sigue posicionándose como la especie con mayor número de interacciones, la reducción de su fuerza de interacción sugiere que, aunque es capaz de adaptarse y seguir teniendo un papel central, el disturbio modifica su rol ecológico.

Por otro lado, la relevancia de las especies vegetales en ambas vegetaciones se evidencia en su grado de interacción y en su fuerza de interacción. En el bosque de Encino,

Eupatorium deltoideum, *Salvia polystachia* y *Agave salmiana* presentan el mayor número de interacciones por especie, lo que sugiere un fuerte impacto por parte de las hormigas. En contraste, en las plantaciones de Eucalipto, *Opuntia* sp.1 y *Agave* sp.4 presentan el grado de interacción más alto entre las plantas, sin embargo, *Opuntia* sp.1 y *Eupatorium deltoideum* presentan una mayor fuerza de interacción. Esto último implica que ambas plantas tienen un rol más activo dentro de la red cuando se compara con las otras especies vegetales interactuantes.

La segunda hipótesis evaluada consistió en determinar la presencia del género *Pheidole*, en las plantaciones de Eucalipto, mientras que el género *Prenolepis* se esperaba encontrar en el núcleo del Bosque de Encino. Los hallazgos obtenidos en el estudio confirman que en ambas vegetaciones predomina *Prenolepis imparis*, una especialista de clima frío que presenta un comportamiento agresivo en un hábitat desfavorable, como resultado de la ausencia de dolicoderinas (Andersen, 1997). Adicionalmente, ambos núcleos están formados por especies menos centrales como *Temnothorax* sp. 1, una especialista de clima frío con la que podría competir por recursos vegetales. Si bien, el comportamiento agresivo podría ayudarles a adquirir y defender tales recursos, estas especies podrían tener participaciones menos competitivas para evitar tasas metabólicas más altas, lesiones y la muerte (Modlmeier & Foitzik, 2011). Por otro lado, los resultados obtenidos confirman la presencia del género *Pheidole* dentro de la red de Eucalipto, aunque desempeña roles periféricos. Adicionalmente, la red perturbada está formada por otras especies periféricas oportunistas como *Camponotus rubrithorax* y *Monomorium* sp.2.

En cuanto a la centralidad de la red del bosque de Encino, *Prenolepis imparis* se posiciona como la especie dominante de la vegetación nativa. Seguramente, esto lo logra a partir de los agresivos métodos de defensa que tiene para proteger los recursos con los que interacciona, tales como la melaza excretada por los hemípteros en *Eupatorium deltoideum* y *Perymenium mendezii*. De hecho, se ha observado que no solamente secreta líquidos letales para el género *Linepithema*, sino también en encuentros con especies nativas, provocando una pérdida inmediata en la coordinación de la víctima (Sorrells *et al.*, 2011). Por otro lado, dentro de la red de Encino se puede encontrar a *Pheidole sp.2* y *Camponotus rubrithorax* como especies periféricas.

Finalmente, la persistencia de los componentes más centrales de la red, esto es los especialistas de clima frío, incluso después de un disturbio, sugiere una resiliencia a corto plazo (Sánchez-Galván *et al.*, 2012) como resultado del efecto amortiguador de la modularidad.

Conclusión

Este análisis comparativo entre la red de interacción hormiga-planta del bosque de Encino y las plantaciones de Eucalipto destaca la complejidad que existe dentro de las interacciones ecológicas. Si bien se esperaba encontrar un patrón de anidamiento que incrementara la resiliencia frente al disturbio, los resultados revelan que la modularidad beneficia a las comunidades con subgrupos bien definidos que propagan la perturbación lentamente. Además, confirma el cambio en la composición y roles de las especies interactuantes. Así, la red de Eucalipto presenta un nivel moderado de especialización y la red Encino presenta un patrón generalista.

Por último, es necesario recalcar que, si bien las estructuras modulares compensan los efectos negativos del disturbio, la introducción de una especie no nativa, como es el eucalipto tuvo un impacto importante en el Parque Estatal Flor del Bosque. Es por ello que se recomienda a las autoridades revisar el plan de manejo de la región junto con los estudios realizados sobre bioindicadores para reforestar la zona.

Bibliografía

- Alves-Silva, E., Anjos, D., Bächtold, A., Lange, D., Maruyama, P. K., Del-Claro, K., & Mody, K. (2020). To what extent is clearcutting vegetation detrimental to the interactions between ants and Bignoniaceae in a Brazilian savanna? *Journal of Insect Conservation*, 24(1), 103–114. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00216-4>
- Andersen, A. N. (1995). A Classification of Australian Ant Communities, Based on Functional Groups Which Parallel Plant Life-Forms in Relation to Stress and Disturbance. *Journal of Biogeography*, 22(1), 15–29. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- Andersen, A. (1997). Using Ants as bioindicators: Multiscale Issues in Ant Community Ecology. *Conservation Ecology*, 1(1), 1-8. <https://doi.org/10.5751/ES-00014-010108>
- Andersen, A. N. (1997). Functional Groups and Patterns of Organization in North American Ant Communities: A Comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24(4), 433–460.
- Andersen, A. N. (2000). A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. En D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso & T. R. Schultz (Eds.), *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (pp. 25-34). Smithsonian Institution Press.
- Andersen, A. N. (2019). Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, 88(3), 350–362. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907>
- Antoniazzi, R., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). A Useful Guide of Main Indices and Software Used for Ecological Networks Studies. En W. Dáttilo & 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. 185–196). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_13

Badano, E. I. (2012). Conservation value of a natural protected area in the state of Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), Article 3.

<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.3.1265>

Barra, A., Coroneo, V., Dessi, S., Cabras, P., & Angioni, A. (2010). Chemical Variability, Antifungal and Antioxidant Activity of Eucalyptus camaldulensis Essential Oil from Sardinia. *Natural Product Communications*, 5(2), 1934578X1000500232.

<https://doi.org/10.1177/1934578X1000500232>

Barranco León, M. de las N. (2016). *Factores que influyen en la diversidad y distribución de lepidópteros en el Parque Estatal Flor del Bosque, Puebla, México* [Doctorado, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.].

<https://repositorio.ipicyt.edu.mx/handle/11627/4904>

Barranco-León, M. N., Luna-Castellanos, F., Vergara, C., H., & Badano, E. I. (2016). *Butterfly conservation within cities: A landscape scale approach integrating natural habitats and abandoned fields in central Mexico*. *Tropical Conservation Science* Vol. 9 (2): 607-628.

<https://doi.org/10.1177/194008291600900204>

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. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas edes mutualistas de especies. *Investigacion y Ciencia*.
- Bascompte, J. (2009). Disentangling the Web of Life. *Science*, 325(5939), 416–419. <https://doi.org/10.1126/science.1170749>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Benítez-Malvido, J., Dáttilo, W., Martínez-Falcón, A. P., Durán-Barrón, C., Valenzuela, J., López, S., & Lombera, R. (2016). The Multiple Impacts of Tropical Forest Fragmentation on Arthropod Biodiversity and on their Patterns of Interactions with Host Plants. *PLOS ONE*, 11(1), e0146461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146461>
- Blowes, S. A., Supp, S. R., Antão, L. H., Bates, A., Bruelheide, H., Chase, J. M., Moyes, F., Magurran, A., McGill, B., Myers-Smith, I. H., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bowler, D. E., Byrnes, J. E. K., Gonzalez, A., Hines, J., Isbell, F., Jones, H. P., Navarro, L. M., ... Dornelas, M. (2019). The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science*, 366(6463), 339–345. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1620>

- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What Do Interaction Network Metrics Tell Us About Specialization and Biological Traits. *Ecology*, 89(12), 3387–3399. <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(6), 214–217. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90246-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90246-1)
- Bronstein, J. L. (1998). The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism. *Biotropica*, 30(2), 150–161.
- Cabrera, G. (2012). La macrofauna edáfica como indicador biológico del estado de conservación/perturbación del suelo. Resultados obtenidos en Cuba. *Pastos y Forrajes*, 35(4), 346–363.
- Cabrera Dávila, G., A. A. Socarrás, E. Gutiérrez Cubría, T. Tcherva, C. A. Martínez-Muñoz & A. Lozada Piña. (2017). Fauna del suelo. En: Mancina, C. A. & Cruz D. D. (Eds.), *Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas* (pp. 254-283). La Habana, Cuba: Editorial AMA. https://www.researchgate.net/profile/Carlos-Mancina/publication/321156956_Diversidad_biol%C3%B3gica_de_Cuba_m%C3%A9todos_de_inventario_monitoreo_y_colecciones_biol%C3%B3gicas/links/5a178b604585155c26a789e4/Diversidad-biol%C3%B3gica-de-Cuba-m%C3%A9todos-de-inventario-monitoreo-y-colecciones-biol%C3%B3gicas.pdf
- Câmara, T., Leal, I. R., Blüthgen, N., Oliveira, F. M. P., & Arnan, X. (2019). Anthropogenic disturbance and rainfall variation threaten the stability of plant–ant interactions in the Brazilian Caatinga. *Ecography*, 42(11), 1960–1972.

- Castiblanco, F. F., Flórez, R. J. G., & Delsinne, T. (Eds.) (2019). *Hormigas de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
- Clare, C. (2014). City of Heavenlyfire. *Margaret K. McElderry Books*. 323-324
- Costes Quijano R., Meza A.R., Macías Juárez A., Berriel Mastreta C.A., Cortés Atilano B., Martínez Romero L.E., & Hernández Bautista R. (2006). *Plan de manejo parque ecológico recreativo General Lázaro Cárdenas "Flor del Bosque"*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Gobierno del Estado de Puebla, Puebla.
- Cronk, J. K., & Fennessy, M. S. (2009). Wetland Plants. En G. E. Likens (Ed.), *Encyclopedia of Inland Waters* (pp. 590–598). Oxford: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00060-0>
- Cuautle, M., Díaz-Castelazo, C., Castillo-Guevara, C., & Lagunes, C. G. T. (2022). Changes in the core species of the ant-plant network of oak forest converted to grassland: Replacement of its ant functional groups. *PeerJ*, 10, e13679. <https://doi.org/10.7717/peerj.13679>
- Cuautle, M., Vergara, C. H., & Badano, E. I. (2016). Comparison of Ant Community Diversity and Functional Group Composition Associated to Land Use Change in a Seasonally Dry Oak Forest. *Neotropical Entomology*, 45(2), 170–179. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0353-y>
- Dalsgaard, B., Schleuning, M., Maruyama, P. K., Dehling, D. M., Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., Zanata, T. B., Fjeldså, J., Böhning-Gaese, K., & Rahbek, C. (2017). Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. *Ecography*, 40(12), 1395–1401. <https://doi.org/10.1111/ecog.02604>

- Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., & Rico-Gray, V. (2014). Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biological Journal of the Linnean Society*, *113*(2), 405–414. <https://doi.org/10.1111/bij.12350>
- Dáttilo, W., & Dyer, L. (2014). Canopy Openness Enhances Diversity of Ant–Plant Interactions in the Brazilian Amazon Rain Forest. *Biotropica*, *46*(6), 712–719. <https://doi.org/10.1111/btp.12157>
- Dáttilo, W., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2014). The structure of ant—plant ecological networks: Is abundance enough? *Ecology*, *95*(2), 475–485.
- Dehling, D. M. (2018). The Structure of Ecological Networks. En W. Dáttilo & 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. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_3
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães Jr., P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, *94*(1), 16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Del Toro, I., Ribbons, R. R., & Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, *17*(0), 133–46.
- DeVore, G. R. (2017). Computing the Z Score and Centiles for Cross-sectional Analysis: A Practical Approach. *Journal of Ultrasound in Medicine*, *36*(3), 459–473. <https://doi.org/10.7863/ultra.16.03025>

- 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. <https://doi.org/10.1890/08-1883.1>
- Díaz-Castelazo, C., Sánchez-Galván, I. R., Guimarães, P. R., Raimundo, R. L. G., & Rico-Gray, V. (2013). Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network. *Annals of Botany*, *111*(6), 1285–1293. <https://doi.org/10.1093/aob/mct071>
- Doré, M., Fontaine, C., & Thébault, E. (2021). Relative effects of anthropogenic pressures, climate, and sampling design on the structure of pollination networks at the global scale. *Global Change Biology*, *27*(6), 1266–1280. <https://doi.org/10.1111/gcb.15474>
- Dormann, C., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, *8*(2).
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, *2*(1). <https://benthamopen.com/ABSTRACT/TOECOLJ-2-1-7>
- Fisher, B. L., & Cover, S. P. (2007). *Ants of North America: A Guide to the Genera*. University of California Press. Recuperado de <https://books.google.es/books?id=nO3hnw8vDRIC>
- Gaddy, L. L. (1986). Twelve New Ant-Dispersed Species from the Southern Appalachians. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *113*(3), 247–251. <https://doi.org/10.2307/2996363>
- Galeano, J., Pastor, J. M., & Iriondo, J. M. (2009). Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices. *Environmental Modelling & Software*, *24*(11), 1342–1346. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2009.05.014>

- Gilarranz, L. J., Rayfield, B., Liñán-Cembrano, G., Bascompte, J., & Gonzalez, A. (2017). Effects of network modularity on the spread of perturbation impact in experimental metapopulations. *Science*, 357(6347), 199–201. <https://doi.org/10.1126/science.aal4122>
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Furtado dos Reis, S., & Thompson, J. N. (2006). Asymmetries in specialization in ant–plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 2041–2047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3548>
- Gutiérrez-Zamora, E. (2008). Ecological interactions and structure of a high Andean community of hummingbirds and flowers in the Eastern Andes of Colombia. *Ornitologia Colombiana*, 7, 17–42. Recuperado de https://www.researchgate.net/profile/E_Gutierrez-Zamora/publication/266395990_Ecological_interactions_and_structure_of_a_high_Andean_community_of_hummingbirds_and_flowers_in_the_Eastern_Andes_of_Colombia/links/5432191f0cf277d58e983a1e.pdf
- Hafernik, J. E. (1992). Threats to Invertebrate Biodiversity: Implications for Conservation Strategies. En P. L. Fiedler & S. K. Jain (Eds.), *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management* (pp. 171–195). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-6426-9_7
- Headings, M. (2008). Small Honey Ant, *Prenolepis imparis* (Say) (Hymenoptera: Formicidae). En J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of Entomology* (pp. 3418–3420). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_4233
- Hoffmann, B. D., & Andersen, A. N. (2003). Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28(4), 444–464. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01301.x>

- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Harvard University Press. 732 pp.
- Huang, H., Tu, C., & D'Odorico, P. (2021). Ecosystem complexity enhances the resilience of plant-pollinator systems. *One Earth*, 4(9), 1286–1296.
<https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.08.008>
- Jaksic, F. (2007). *Ecología de comunidades*. Ediciones UC.
- Jordán, F., Benedek, Z., & Podani, J. (2007). Quantifying positional importance in food webs: A comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*, 205(1), 270–275.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.02.032>
- Jordano, P. (1987). Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657–677.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Jordano, P., Vásquez, D. & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 17–41). Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Juárez-Juárez, B., Cuautle, M., Valenzuela-González, J., & Castillo-Guevara, C. (2017). Relationship of the hierarchy of dominance and abundance in the structure of the ant-plant interaction network. *Mexican Journal of Biotechnology*, 2, 65–80.
<https://doi.org/10.29267/mxjb.2017.2.1.65>

- Juárez-Juárez, B., Cuautle, M., Castillo-Guevara, C., López-Vázquez, K., Gómez-Ortigoza, M., Gómez-Lazaga, M., Díaz-Castelazo, C., Lara, C., Pérez-Toledo, G. R., & Reyes, M. (2020). Neither ant dominance nor abundance explain ant-plant network structure in Mexican temperate forests. *PeerJ*, 8, e10435. <https://doi.org/10.7717/peerj.10435>
- Juárez-Juárez, B., Dáttilo, W., & Moreno, C. E. (2023). Synthesis and perspectives on the study of ant-plant interaction networks: A global overview. *Ecological Entomology*, 48(3), 269–283. <https://doi.org/10.1111/een.13227>
- Kumar, N., & Mukhtar, M. S. (2023). Ranking Plant Network Nodes Based on Their Centrality Measures. *Entropy*, 25(4), Article 4. <https://doi.org/10.3390/e25040676>
- Lach, L., Parr, C., & Abbott, K. (Eds.). (2009). *Ant Ecology*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001>
- Lara, C., Martínez-Bolaños, E., López-Vázquez, K., Díaz-Castelazo, C., Castillo-Guevara, C., & Cuautle, M. (2020). Effect of agricultural land-use change on the structure of a temperate forest ant-plant interaction network. *Entomological Science*, 23(2), 128–141. <https://doi.org/10.1111/ens.12407>
- León, I. R. de, Barrera, C. V., García, G. G., Domínguez, A. A., & Mejía, M. R. (2023). Ants of Mexico: Distribution and species richness in environments with varying levels of human impact. *Biodiversity Data Journal*, 11, e109794. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e109794>
- Lynch, J.F., Balinsky, E.C., & Vail, S., G. (1980). Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecological Entomology* 5: 353-371.

- Martínez-Falcón, A. P., Martínez-Adriano, C.A., & Dáttilo W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En C.E. Moreno (Ed.) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 265-283). Ciudad de México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex.
- Mackay, W. P., & Mackay, E. E. 1989. Key to the genera of ants in Mexico (Hymenoptera: Formicidae). En: Quiroz-Robledo LN, Garduño Hernández LMP, eds. Memoria del II simposio nacional de insectos sociales. Oaxtepec: Sociedad Mexicana de Entomología, 1–82(En Español).
- May, R.M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton
- Modlmeier, A. P., & Foitzik, S. (2011). Productivity increases with variation in aggression among group members in *Temnothorax* ants. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1026–1032. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr086>
- Morrison, L. W. (2002). Island biogeography and metapopulation dynamics of Bahamian ants. *Journal of Biogeography*, 29(3), 387–394. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00683.x>
- Moon, D. C., Moon, J. & Keagy, A. (2010). Direct and Indirect Interactions. *Nature Education Knowledge* 3(10):50

- Munguía-Rosas, M. A., Montiel, S., & Castillo, M. T. (2013). Networks, Ecology and Social Sciences: The complex network approach in Human Ecology. *Ecología Austral*, *023*(02), 135–142.
- Novella-Fernandez, R., Rodrigo, A., Arnan, X., & Bosch, J. (2019). Interaction strength in plant-pollinator networks: Are we using the right measure? *PLOS ONE*, *14*(12), e0225930. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225930>
- 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Passmore, H. A., Bruna, E. M., Heredia, S. M., & Vasconcelos, H. L. (2012). Resilient Networks of Ant-Plant Mutualists in Amazonian Forest Fragments. *PLOS ONE*, *7*(8), e40803. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040803>
- Patefield, W. M. (1981). Algorithm AS 159: An Efficient Method of Generating Random $R \times C$ Tables with Given Row and Column Totals. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, *30*(1), 91–97. <https://doi.org/10.2307/2346669>
- Prather, C. M., Pelini, S. L., Laws, A., Rivest, E., Woltz, M., Bloch, C. P., Del Toro, I., Ho, C.-K., Kominoski, J., Newbold, T. A. S., Parsons, S., & Joern, A. (2013). Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews*, *88*(2), 327–348. <https://doi.org/10.1111/brv.12002>
- Ramakrishnan, A. R. (2016). Diversity and distribution of Ant species (Hymenoptera: Formicidae), in Pachaiyappa's College, Kanchipuram, Tamil Nadu, India. *Journal of entomology and zoology studies*, *5*(1), 459–464.

- Ramos-Reyes, R., Palma-López, D. J., Ortiz-Solorio, C. A., Ortiz-García, C. F., & Díaz-Padilla, G. (2004). Cambios de uso de suelo mediante técnicas de sistemas de información geográfica en una región cacaotera. *Terra Latinoamericana*, 22(3), 267-278.
- Ribera, I., & Foster, G. (1997). El uso de artrópodos como indicadores biológicos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 20, 265-276.
http://seaentomologia.org/PDF/BOLETIN_20/B20-023-265.pdf
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). 231 Overview and Perspectives. En V. Rico-Gray & P. S. Oliveira (Eds.), *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions* (p. 231-252). University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226713540.003.0012>
- Rivas-Arancibia, S. P., Carillo- Ruiz, H., & Bonilla Arce, A. (2014). Cuando las hormigas se convierten en plaga. *Ciencia*, 67(4), 58-63.
<https://www.amc.edu.mx/revistaciencia/index.php/vol-67-numero-4/677-cuando-las-hormigas-se-convierten-en-plaga>
- Rzedowski, J. (1965). Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Botanical Sciences*, 29, Article 29. <https://doi.org/10.17129/botsci.1091>
- Sala, O. E., Stuart Chapin, F., III, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>

- Sánchez-Galván, I. R., Díaz-Castelazo, C., & Rico-Gray, V. (2012). Effect of Hurricane Karl on a plant–ant network occurring in coastal Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28(6), 603–609. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000582>
- Schleuning, M., Ingmann, L., Strauss, R., Fritz, S. A., Dalsgaard, B., Matthias Dehling, D., Plein, M., Saavedra, F., Sandel, B., Svenning, J.-C., Böhning-Gaese, K., & Dormann, C. F. (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters*, 17(4), 454–463. <https://doi.org/10.1111/ele.12245>
- Schowalter, T. D. (2006). 10—Community Dynamics. En T. D. Schowalter (Ed.), *Insect Ecology (Second Edition)* (pp. 283–312). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012088772-9/50035-2>
- Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K. L., Brassard, F., & Guénard, B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(40), e2201550119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201550119>
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), Article 7780. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Sorrells, T. R., Kuritzky, L. Y., Kauhanen, P. G., Fitzgerald, K., Sturgis, S. J., Chen, J., Dijamco, C. A., Basurto, K. N., & Gordon, D. M. (2011). Chemical Defense by the Native Winter Ant (*Prenolepis imparis*) against the Invasive Argentine Ant (*Linepithema humile*). *PLOS ONE*, 6(4), e18717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018717>

- Stoll, A. (2007). Hemerobia: una medida para evaluar el estado de conservación de comunidades vegetales nativas. *Chloris Chilensis*, 10(2).
- Thébault, E. (2013). Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks: Insights into modularity measures. *Journal of Biogeography*, 40(4), 759–768. <https://doi.org/10.1111/jbi.12015>
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2008). Does Asymmetric Specialization Differ between Mutualistic and Trophic Networks? *Oikos*, 117(4), 555–563.
- Tsafack, N., Wang, X., Xie, Y., & Fattorini, S. (2021). Niche overlap and species co-occurrence patterns in carabid communities of the northern Chinese steppes. *ZooKeys*, 1044, 929–949. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1044.62478>
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M., & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29(3), 299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- Way, M. J. (1963). Mutualism Between Ants and Honeydew-Producing Homoptera. *Annual Review of Entomology*, 8(1), 307–344. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.08.010163.001515>
- White, P. S., & Pickett, S. T. A. (1985). Chapter 1—Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. En S. T. A. PICKETT & P. S. WHITE (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 3–13). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50006-X>

- Wills, B. D., & Landis, D. A. (2018). The role of ants in north temperate grasslands: A review. *Oecologia*, 186(2), 323–338. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4007-0>
- Williams, J. L., & Lucky, A. (2017). Winter Ant, False Honey Ant *Prenolepis imparis* (Say)(Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Formicinae): EENY-675/IN1168, 2/2017. *EDIS*, 2017(2), 5-5.
- Wilson, E. O. (2003). *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus* (Vol. 1). Harvard University Press.
- Zanata, T. B., Dalsgaard, B., Passos, F. C., Cotton, P. A., Roper, J. J., Maruyama, P. K., Fischer, E., Schleuning, M., Martín González, A. M., Vizenin-Bugoni, J., Franklin, D. C., Abrahamczyk, S., Alárcon, R., Araujo, A. C., Araújo, F. P., Azevedo-Junior, S. M. de, Baquero, A. C., Böhning-Gaese, K., Carstensen, D. W., ... Varassin, I. G. (2017). Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *Journal of Biogeography*, 44(8), 1891–1910. <https://doi.org/10.1111/jbi.13045>

Anexos

Anexo 1. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies de hormigas en el Bosque de Encino. El Grado (D) indica el número de conexiones por especie. La métrica *Species Strength* (SS) muestra la importancia cuantitativa de una especie en la red. La interacción *Push and Pull* (PP) muestra el efecto de una especie sobre otra a través de valores negativos (especie afectada) y valores positivos (especie que afecta a sus compañeros). El índice d' describe el grado de especialización de la especie usando un rango entre 0 (especie generalista) y 1 (especie rara o especialista).

Código de hormiga	Grado (D)	<i>Species strength</i> (SS)	Interacción <i>Push and Pull</i> (PP)	Índice d'
PRENO	50	46.870	0.917	0.041
TESP1	14	3.872	0.205	0.118
LDISP	4	0.17	-0.208	0.183
PSGRA	2	1.004	0.001	0.480
PHSP1	2	0.04	-0.48	0.210
PHSP2	1	0.042	-0.958	0.410
CASP1	1	0.006	-0.994	0.080

Anexo 2. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies vegetales en el Bosque de Encino. El Grado (D) indica el número de conexiones por especie. La métrica *Species Strength* (SS) muestra la importancia cuantitativa de una especie en la red. La interacción *Push and Pull* (PP) muestra el efecto de una especie sobre otra a través de valores negativos (especie afectada) y valores positivos (especie que afecta a sus compañeros). El índice d' describe el grado de especialización de la especie usando un rango entre 0 (especie generalista) y 1 (especie rara o especialista).

Código de plantas	Grado (D)	<i>Species Strength</i> (SS)	Interacción <i>Push and Pull</i> (PP)	Índice d'
EUPDE	4	1.492	0.123	0.024
PERME	3	0.768	-0.077	0.042

SALPO	4	1.660	0.165	0.006
METAN	3	0.282	-0.24	0.038
VERON	3	1.140	0.047	0.043
EUPAF	2	0.074	-0.463	0
AGSAL	4	0.875	-0.031	0.074
STEEL	2	0.040	-0.48	0.003
MONTO	1	0.015	-0.984	0.037
QUSP1	1	0.010	-0.99	0.034
TECST	1	0.010	-0.99	0.034
MOR05	2	0.016	-0.492	0
SOLAM	1	0.007	-0.993	0.03
MOR11	2	0.013	-0.493	0
AGSP4	1	0.004	-0.995	0.011
CALGR	1	0.004	-0.995	0.011
POSP1	1	0.004	-0.995	0.011
CRODI	1	0.003	-0.997	0
MOR01	1	0.003	-0.997	0
IPOPU	1	0.003	-0.997	0
STESE	1	0.003	-0.997	0
EUPAR	1	0.003	-0.997	0
MOR14	1	0.003	-0.997	0
AGSP3	1	0.001	-0.999	0
PASP1	1	0.001	-0.999	0
BRSP1	2	0.009	-0.495	0.029
QUSP4	1	0.001	-0.999	0
AMEDE	1	0.001	-0.999	0
QUSP2	1	0.001	-0.999	0
IPSP1	1	0.001	-0.999	0
QUSP6	1	0.001	-0.999	0
AESP2	1	0.001	-0.999	0
CARPE	1	0.001	-0.999	0
FASP4	1	0.001	-0.999	0
EYSP0	2	0.009	-0.495	0.029
MOR06	1	0.001	-0.999	0
MOR07	1	0.001	-0.999	0
ASSP2	1	0.001	-0.999	0
EUPGL	1	0.001	-0.999	0

PIQTR	1	0.001	-0.999	0
FASP2	1	0.001	-0.999	0
ASSP1	2	0.009	-0.495	0.029
FASP1	1	0.001	-0.999	0
ASSP7	1	0.001	-0.999	0
BOSP1	1	0.001	-0.999	0
COSP1	1	0.001	-0.999	0
AGLU	1	0.001	-0.999	0
MOR15	1	0.001	-0.999	0
STEMI	1	0.001	-0.999	0
GOSP1	1	0.001	-0.999	0
OPSP1	1	0.001	-0.999	0
MOR17	1	0.001	-0.999	0

Anexo 3. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las hormigas en el Bosque de Encino. El Grado (D) hace referencia al número de enlaces por especies; la Centralidad (Gc) indica el valor obtenido con la fórmula propuesta por Dáttilo *et al.* (2014); y la última columna indica si es una especie central o periférica dentro de la red.

Código de hormiga	Grado (D)	Centralidad (Gc)	Tipo de especie (Central o Periférica)
PRENO	50	49.3649	Central
TESP1	14	13.3649	Central
LDISP	4	3.36494	Central
PSGRA	2	1.36494	Central
PHSP1	2	1.36494	Central
PHSP2	1	0.36494	Periférica
CASP1	1	0.36494	Periférica

Anexo 4. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las plantas en el Bosque de Encino. El Grado (D) hace referencia al número de enlaces por especies; la Centralidad (Gc) indica el valor obtenido con la fórmula propuesta por Dáttilo *et al.* (2014); y la última columna indica si es una especie central o periférica dentro de la red.

Código de planta	Grado (D)	Centralidad (Gc)	Tipo de especie (central o periférica)
EUPDE	4	2.30589	Central
PERME	3	1.30589	Central
SALPO	4	2.30589	Central
METAN	3	1.30589	Central
VERON	3	1.30589	Central
EUPAF	2	0.30589	Periférica
AGSAL	4	2.30589	Central
STEEL	2	0.30589	Periférica
MONTO	1	-0.6941	Periférica
QUSP1	1	-0.6941	Periférica
TECST	1	-0.6941	Periférica
MOR05	2	0.30589	Periférica
SOLAM	1	-0.6941	Periférica
MOR11	2	0.30589	Periférica
AGSP4	1	-0.6941	Periférica
CALGR	1	-0.6941	Periférica
POSP1	1	-0.6941	Periférica
CRODI	1	-0.6941	Periférica
MOR01	1	-0.6941	Periférica
IPOPU	1	-0.6941	Periférica
STESE	1	-0.6941	Periférica
EUPAR	1	-0.6941	Periférica
MOR14	1	-0.6941	Periférica
AGSP3	1	-0.6941	Periférica
PASP1	1	-0.6941	Periférica
BRSP1	2	0.30589	Periférica
QUSP4	1	-0.6941	Periférica
AMEDE	1	-0.6941	Periférica
QUSP2	1	-0.6941	Periférica

IPSP1	1	-0.6941	Periférica
QUSP6	1	-0.6941	Periférica
AESP2	1	-0.6941	Periférica
CARPE	1	-0.6941	Periférica
FASP4	1	-0.6941	Periférica
EYSPO	2	0.30589	Periférica
MOR06	1	-0.6941	Periférica
MOR07	1	-0.6941	Periférica
ASSP2	1	-0.6941	Periférica
EUPGL	1	-0.6941	Periférica
PIQTR	1	-0.6941	Periférica
FASP2	1	-0.6941	Periférica
ASSP1	2	0.30589	Periférica
FASP1	1	-0.6941	Periférica
ASSP7	1	-0.6941	Periférica
BOSP1	1	-0.6941	Periférica
COSP1	1	-0.6941	Periférica
AGLU	1	-0.6941	Periférica
MOR15	1	-0.6941	Periférica
STEMI	1	-0.6941	Periférica
GOSP1	1	-0.6941	Periférica
OPSP1	1	-0.6941	Periférica
MOR17	1	-0.6941	Periférica

Anexo 5. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies de hormigas en las plantaciones de Eucalipto. El Grado (D) indica el número de conexiones por especie. La métrica *Species Strength* (SS) muestra la importancia cuantitativa de una especie en la red. La interacción *Push and Pull* (PP) muestra el efecto de una especie sobre otra a través de valores negativos (especie afectada) y valores positivos (especie que afecta a sus compañeros). El índice d' describe el grado de especialización de la especie usando un rango entre 0 (especie generalista) y 1 (especie rara o especialista).

Código de hormiga	Grado (D)	<i>Species Strength</i> (SS)	Interacción <i>Push and Pull</i> (PP)	Índice d'
PRENO	45	32.608	0.702	0.140

TESP1	32	18.790	0.556	0.241
PSSP1	7	1.012	0.001	0.463
MOSP1	6	1.548	0.0913	0.509
PSGRA	4	0.680	-0.080	0.440
PHSP1	3	0.479	-0.173	0.465
TESP2	4	0.127	-0.219	0.093
LDISP	2	0.487	-0.257	0.666
PHSP3	2	0.100	-0.450	0.390
CAMRU	1	0.143	-0.858	0.625
PHSP2	1	0.020	-0.980	0.281
MOSP2	1	0.004	-0.995	0

Anexo 6. Tabla que muestra los valores obtenidos para cada métrica evaluada a nivel de especies vegetales en las plantaciones de Eucalipto. El Grado (D) indica el número de conexiones por especie. La métrica *Species Strength* (SS) muestra la importancia cuantitativa de una especie en la red. La interacción *Push and Pull* (PP) muestra el efecto de una especie sobre otra a través de valores negativos (especie afectada) y valores positivos (especie que afecta a sus compañeros). El índice d' describe el grado de especialización de la especie usando un rango entre 0 (especie generalista) y 1 (especie rara o especialista).

Código de plantas	Grado (D)	<i>Species strength</i> (SS)	<i>Interacción push and pull</i> (PP)	Índice d'
EUPDE	4	1.881	0.22	0.098
SALPO	3	0.655	-0.115	0.031
MONTO	4	0.565	-0.109	0.076
OPSP1	7	2.829	0.261	0.189
PERME	4	0.681	-0.08	0.038
AGSP1	5	0.648	-0.703	0.07
EUPAF	2	0.052	-0.474	0.032
SOLAM	2	0.046	-0.0478	0.051
EUCAL	3	0.024	-0.253	0.18
STEEL	3	1.035	0.0118	0.203
AGSP4	6	1.535	0.089	0.261
AESP1	2	0.032	-0.484	0.001
QUSP1	3	0.277	-0.241	0.059

METAN	1	0.03	-0.97	0.17
MIMAC	1	0.03	-0.97	0.17
TECST	2	0.023	-0.488	0.075
FASP3	1	0.02	-0.979	0.155
CRODI	1	0.011	-0.989	0.13
BACSE	4	0.211	-0.197	0.204
KASP1	2	0.152	-0.424	0.219
VERON	1	0.009	-0.991	0.124
AGSAL	1	0.009	-0.991	0.124
MOR01	2	0.009	-0.495	0.003
AGSP5	3	0.068	-0.31	0.106
AGSP7	3	0.536	-0.154	0.473
IPOPU	2	0.008	-0.496	0
MOR05	1	0.009	-0.991	0.124
MOR18	2	0.009	-0.496	0.003
ASSP3	3	0.149	-0.284	0.157
EUPSC	1	0.009	-0.991	0.124
MOR03	2	0.006	-0.497	0
AGSP6	2	0.006	-0.497	0
AMEDE	1	0.006	-0.994	0.123
MOR08	1	0.006	-0.994	0.123
ASSP4	1	0.005	-0.994	0.114
EUPAR	2	0.006	-0.497	0
CALGR	1	0.003	-0.997	0.009
MOR02	1	0.003	-0.997	0
PHSP1	1	0.003	-0.997	0.009
QUSP2	1	0.003	-0.997	0.009
QUSP5	1	0.003	-0.997	0.009
MOR09	1	0.003	-0.997	0
MOR10	1	0.003	-0.997	0.009
AGSP2	1	0.003	-0.997	0.009
EUPGL	1	0.003	-0.997	0.009
PSSP1	1	0.003	-0.997	0.009
MOR12	1	0.003	-0.997	0.009
MOR13	1	0.003	-0.857	0.669
STESO	1	0.003	-0.997	0.009
MOR15	1	0.003	-0.997	0

MOR16	1	0.003	-0.997	0
AGPOT	1	0.003	-0.997	0
IPOOR	1	0.003	-0.997	0
ASSP6	1	0.003	-0.997	0
SOLNI	1	0.003	-0.997	0
VERAL	1	0.003	-0.997	0

Anexo 7. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las hormigas en el las plantaciones de Eucalipto. El Grado (D) hace referencia al número de enlaces por especies; la Centralidad (Gc) indica el valor obtenido con la fórmula propuesta por Dáttilo *et al.* (2014); y la última columna indica si es una especie central o periférica dentro de la red.

Código de hormiga	Grado (D)	Centralidad (Gc)	Tipo de especie (Central o Periférica)
PRENO	45	44.33741084	Central
TESP1	32	31.33741084	Central
PSSP1	7	6.337410844	Central
MOSP1	6	5.337410844	Central
PSGRA	4	3.337410844	Central
PHSP1	3	2.337410844	Central
TESP2	4	3.337410844	Central
LDISP	2	1.337410844	Central
PHSP3	2	1.337410844	Central
CAMRU	1	0.337410844	Periférica
PHSP2	1	0.337410844	Periférica
MOSP2	1	0.337410844	Periférica

Anexo 8. Tabla que muestra el cálculo para conocer la centralidad de las especies vegetales en las plantaciones de Eucalipto. El Grado (D) hace referencia al número de enlaces por especies; la Centralidad (Gc) indica el valor obtenido con la fórmula propuesta por Dáttilo *et al.* (2014); y la última columna indica si es una especie central o periférica dentro de la red.

Código de planta	Grado (D)	Centralidad (Gc)	Tipo de Especie (Central o Periférica)
EUPDE	4	2.582867521	Central
SALPO	3	1.582867521	Central
MONTO	4	2.582867521	Central
OPSP1	7	5.582867521	Central
PERME	4	2.582867521	Central
AGSP1	5	3.582867521	Central
EUPAF	2	0.582867521	Periférica
SOLAM	2	0.582867521	Periférica
EUCAL	3	1.582867521	Central
STEEL	3	1.582867521	Central
AGSP4	6	4.582867521	Central
AESP1	2	0.582867521	Periférica
QUSP1	3	1.582867521	Central
METAN	1	-0.417132479	Periférica
MIMAC	1	-0.417132479	Periférica
TECST	2	0.582867521	Periférica
FASP3	1	-0.417132479	Periférica
CRODI	1	-0.417132479	Periférica
BACSE	4	2.582867521	Central
KASP1	2	0.582867521	Periférica
VERON	1	-0.417132479	Periférica
AGSAL	1	-0.417132479	Periférica
MOR01	2	0.582867521	Periférica
AGSP5	3	1.582867521	Central
AGSP7	3	1.582867521	Central
IOPU	2	0.582867521	Periférica
MOR05	1	-0.417132479	Periférica
MOR18	2	0.582867521	Periférica
ASSP3	3	1.582867521	Central
EUPSC	1	-0.417132479	Periférica
MOR03	2	0.582867521	Periférica
AGSP6	2	0.582867521	Periférica
AMEDE	1	-0.417132479	Periférica
MOR08	1	-0.417132479	Periférica
ASSP4	1	-0.417132479	Periférica

EUPAR	2	0.582867521	Periférica
CALGR	1	-0.417132479	Periférica
MOR02	1	-0.417132479	Periférica
PHSP1	1	-0.417132479	Periférica
QUSP2	1	-0.417132479	Periférica
QUSP5	1	-0.417132479	Periférica
MOR09	1	-0.417132479	Periférica
MOR10	1	-0.417132479	Periférica
AGSP2	1	-0.417132479	Periférica
EUPGL	1	-0.417132479	Periférica
PSSP1	1	-0.417132479	Periférica
MOR12	1	-0.417132479	Periférica
MOR13	1	-0.417132479	Periférica
STESO	1	-0.417132479	Periférica
MOR15	1	-0.417132479	Periférica
MOR16	1	-0.417132479	Periférica
AGPOT	1	-0.417132479	Periférica
IPOOR	1	-0.417132479	Periférica
ASSP6	1	-0.417132479	Periférica
SOLNI	1	-0.417132479	Periférica
VERAL	1	-0.417132479	Periférica