



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

**DOCTORADO EN CIENCIAS EN  
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

**TESIS DOCTORAL**

**REDES DE INTERACCION HORMIGA-  
PLANTA: SÍNTESIS Y RASGOS  
FUNCIONALES**

Para obtener el grado en

Doctora en Ciencias en Biodiversidad y Conservación  
PRESENTA

M en C. Brenda Juárez Juárez

Director(a)

Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

Codirector(a)

Dr. Wesley Francisco Dáttilo da Cruz  
Mineral de la Reforma, Hgo., México., abril de 2024



# Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 10 de abril de 2024

**Número de control:** ICBI-AAB/215/2024

**Asunto:** Autorización de impresión.

## MTRA.OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

El Comité Tutorial de la tesis del programa educativo de posgrado titulado “**Redes de interacción hormiga-planta: síntesis y rasgos funcionales**”, realizado por la sustentante **Brenda Juárez Juárez** con número de cuenta **436149** perteneciente al programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

### AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

#### Atentamente “Amor, Orden y Progreso”

El Comité Tutorial

Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega  
**Vocal**



Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark  
**Presidente**

Dr. Wesley Francisco Dáttilo da Cruz  
**Secretario**

Dra. Ana Paola Martínez Falcón  
**Suplente**

JFO/CIAF

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184  
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 6640, 6642  
Fax 2112  
aab\_icbi@uaeh.edu.mx



uaeh.edu.mx



Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada (CVU 810008) para la realización de mis estudios de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación en el Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

## **AGRADECIMIENTOS**

Primeramente, quiero agradecer a mi directora de tesis, la Dra. Claudia E. Moreno por su incondicional apoyo y guía en mi formación durante mi estancia doctoral, así como en la elaboración del presente trabajo de investigación. Al mismo tiempo, agradezco la amistad y confianza brindada, además de ser un ejemplo a seguir.

También agradezco a mi codirector de tesis, el Dr. Wesley Dáttilo, por su disponibilidad en atender mis dudas de manera rápida y eficiente. Asimismo, por sus consejos, comentarios y cuestionamientos con la finalidad de mejorar mi trabajo de investigación. Sin duda alguna, ha sido un ejemplo para mí.

Agradezco al Dr. Ignacio E. Castellanos y a la Dra. Ana Paola Martínez por formar parte de mi comité tutorial. De igual modo, por sus consejos, preguntas y comentarios que fueron de gran ayuda en la mejora de mi trabajo de investigación durante su desarrollo.

Por otro lado, agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por las facilidades brindadas durante mi doctorado.

Finalmente, agradezco a mi familia y amigos que me han brindado su apoyo incondicional y su acompañamiento a lo largo de mi carrera. También agradezco a mis compañeros de generación, así como a quienes forman parte del laboratorio de Ecología de Comunidades por sus ánimos, consejos y convivencias, creando un ambiente cálido y agradable durante mi estancia doctoral.

## **DEDICACIÓN**

A mi familia, con todo mi cariño.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	2
<b>REFERENCIAS</b> .....	5
<b>CAPÍTULO I</b> .....	9
Synthesis and perspectives on the study of ant-plant interaction networks: A global overview	
<b>ABSTRACT</b> .....	11
<b>INTRODUCTION</b> .....	12
<b>MATERIALS AND METHODS</b> .....	16
<b>RESULTS</b> .....	17
<b>DISCUSSION</b> .....	26
<b>CONCLUSIONS</b> .....	34
<b>ACKNOWLEDGEMENTS</b> .....	34
<b>AUTHOR CONTRIBUTIONS</b> .....	35
<b>SUPPORTING INFORMATION</b> .....	35
<b>REFERENCES</b> .....	52
<b>CAPÍTULO II</b> .....	63
Los rasgos funcionales de las hormigas y plantas en el núcleo y la periferia de las redes de interacción	
<b>RESUMEN</b> .....	64
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	66
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	70
<b>RESULTADOS</b> .....	74
<b>DISCUSIÓN</b> .....	78
<b>REFERENCIAS</b> .....	83
<b>MATERIAL SUPLEMENTARIO</b> .....	92
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b> .....	124
<b>CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	126
<b>REFERENCIAS</b> .....	127

## ÍNDICE DE TABLAS

### CAPÍTULO I

**TABLE 1** Categories selected for the scientometric analysis and their description, according to the articles found on ant-plant interaction networks. .... 16

**TABLE 2** Indices commonly used to describe the topology of ant-plant networks. .... 23

### CAPÍTULO II

**TABLA 1** Comparación de rasgos entre la comunidad de hormigas del núcleo central y de la periferia de redes de interacción hormiga-planta que involucra NEF. Los valores corresponden al análisis de comparación entre dos muestras de Wilcoxon (*Z*-Value, *P*-Value) y *t* de student (*t* y *P*). \* Atributo que solamente estuvo presente en el núcleo central o en la periferia. Núcleo central (color rojo) y periferia (color azul). .... 76

**TABLA 2** Comparación de rasgos entre la comunidad de plantas del núcleo central y de la periferia de redes de interacción hormiga-planta que involucra NEF. Los valores corresponden al análisis de comparación entre dos muestras de Wilcoxon (*Z*-Value, *P*-Value) y *t* de student (*t* y *P*). \* Atributo que solamente estuvo presente en el núcleo central o en la periferia. Núcleo central (color rojo) y periferia (color azul). .... 77

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

- FIGURE 1** Number of articles published on ant-plant interaction networks per year (bars) and cumulative number of published studies between 2006 and 2020. Within each study there may be one or more studied networks. .... 18
- FIGURE 2** Scientific journals that have published studies on ant-plant interaction networks between 2006 and 2020. .... 19
- FIGURE 3** Network of interactions between authors who have published 54 articles on ant-plant interaction networks, using network theory. The size of the letters and circles (nodes) indicates the number of publications of a given author and the extent of their interactions with other co-authors. The thickness of each link indicates the frequency of interactions between authors (collaborations). Authors at the center of the graph have the highest number of collaborations with different colleagues, while authors at the periphery have few collaborations with few colleagues. Research groups are identified by different colors. .... 20
- FIGURE 4** Global geographic distribution of the study sites where the ant-plant interaction mediated by different resources have been evaluated between 2006 and 2020. Each circle represents the ant-plant interaction mediated by a different type of resource. Blue: extrafloral nectar, red: floral nectar, green: myrmecophyte, orange: substrate foraging, purple: sap, pink: seed/fruit and yellow: nesting sites. Note that within one study site there may be one or more studied networks. .... 22
- FIGURE 5** Perspectives and challenges in the study of ant-plant interaction networks. .... 32

### CAPÍTULO II

- FIGURA 1** Diagrama de los procedimientos utilizados para evaluar los rasgos funcionales de las hormigas y plantas de las redes de interacción hormiga-planta que involucran NEF. (a) Matriz hipotética de interacciones hormiga-planta. Los valores de  $k$  representan el número de enlaces por especie (es decir, el grado), con los cuales se calculó la centralidad. (b) Gráfico que representa la centralidad de las hormigas y de las plantas, en color rojo las especies del núcleo central y en color azul las especies de la periferia, considerando los datos de la matriz en (a). (c) Esquema metodológico del análisis de datos. Una vez definida la centralidad de las hormigas y las plantas, se cuantificó el número relativo de enlaces de cada atributo funcional (índice CWM), tanto para las hormigas y plantas del núcleo central (C-CWM) y de la periferia (P-CWM). Los valores de  $N$  corresponden al número de atributos utilizados para cada rasgo. .... 74



## RESUMEN

Las interacciones entre hormigas y plantas son dinámicas y diversas, formando redes complejas que se distribuyen en diferentes lugares del planeta. Por ello, el estudio de estas redes de interacción resulta crucial para entender la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas. El objetivo de esta tesis es sintetizar el conocimiento actual sobre los estudios de redes de interacción hormiga-planta a nivel global y analizar cómo es que los rasgos biológicos y ecológicos estructuran la importancia de las especies dentro de las redes, particularmente en aquellas interacciones mediadas por nectarios extraflorales (NEFs). En el primer capítulo de la tesis, se realizó una síntesis global de los artículos científicos que tratan sobre las redes de interacción hormiga-planta, a través de un análisis cuantitativo para establecer el estado del arte en este tema. A través de los resultados obtenidos se identificaron algunas regiones, redes de interacción que involucran diferentes tipos de recursos, escalas espacio-temporales y preguntas de investigación que necesitan ser exploradas para una mejor comprensión de la complejidad de las redes hormiga-planta. Partiendo del primer capítulo, en el que además se detectaron lagunas de conocimiento sobre el estudio de las redes de interacción hormiga-planta, se retomó uno de los desafíos de la ecología de redes con relación al conocimiento sobre mecanismos potenciales que influyen en la estructura organizacional de las redes ecológicas. Por ello, en el segundo capítulo, se analizaron los rasgos biológicos y ecológicos de las hormigas (tamaño corporal, grupo funcional, tiempo de actividad y dieta) y plantas (forma de crecimiento, tipo de fenología de la hoja, estrategia de dispersión, rutas fotosintéticas) del núcleo (i.e., con mayor número de interacciones) y periféricas (i.e., con menor número de interacciones) de las redes de interacción que involucran NEFs. Los resultados muestran que el tamaño corporal, grupo funcional, tiempo de actividad y dieta fueron predictores importantes en la centralidad (i.e., número de interacciones) de las hormigas, mientras que en plantas fue el tipo de fenología de la hoja. La importancia de los rasgos como predictores de la centralidad en las redes fue más evidente para las hormigas que para las plantas. En conjunto, los capítulos de esta tesis mejoran nuestra comprensión sobre la complejidad de las redes hormiga-planta y la dinámica evolutiva y ecológica de estas redes en los ecosistemas.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las interacciones bióticas son un elemento importante para el funcionamiento de los ecosistemas, de manera que, para entender los patrones de biodiversidad, es importante no solamente conocer qué especies están presentes en un determinado lugar, sino también entender la complejidad de las relaciones que se establecen entre ellas (Del Val & Boege, 2012). En la naturaleza, muchas funciones de los ecosistemas están mediadas por interacciones entre plantas y animales. Estas interacciones se establecen entre dos o más especies, formando redes complejas en los ecosistemas (Bascompte & Jordano, 2007). Las herramientas involucradas en el estudio de las redes ecológicas, como la teoría de grafos, ha permitido dilucidar la organización de la biodiversidad (Jordano et al., 2009). En estas redes de interacción, los nodos generalmente representan especies, mientras que los enlaces se refieren a relaciones entre especies. Para comprender mejor la organización de las redes ecológicas, se han utilizado diferentes índices y descriptores para analizar los patrones de interacción. Estos índices son útiles para describir la organización a nivel de red y esclarecer la importancia y el papel de las especies en la red (Bascompte et al., 2006; Jordano, 1987). Este enfoque, también puede ser usado para identificar especies con roles importantes que son críticos para la conservación de los procesos ecológicos y para mantener la robustez de dichas redes a diferentes tipos de perturbación (Dehling, 2018). Por lo tanto, el estudio de las redes de interacción ecológica es crucial para comprender los procesos ecológicos y evolutivos de los ecosistemas.

En particular, los estudios de las interacciones entre hormigas y plantas con el enfoque de red se comenzaron a estudiar en las últimas dos décadas. Estas interacciones constituyen ejemplos que van desde el antagonismo y el oportunismo hasta el mutualismo ocasional y la simbiosis obligada (Hölldobler & Wilson, 1990; Rico-Gray & Oliveira, 2007). Dada la gran importancia que tienen tanto las hormigas, las plantas, y las interacciones ecológicas entre ambos grupos como componentes de la diversidad en el planeta, el propósito de esta tesis es contribuir al conocimiento sobre la ecología y evolución de las redes hormiga-planta.

Las redes de interacción hormiga-planta se han estudiado mayormente en los trópicos, siendo dinámicas y diversas (Del-Claro et al., 2018). A pesar del incremento en estudios

empíricos de redes de interacción hormiga-planta en los últimos años, aún se requiere de un mayor esfuerzo en el conocimiento de estas redes. En el 2018, en una revisión global en los trópicos apenas se tenía conocimiento de 35 artículos publicados sobre el tema (Del-Claro et al., 2018). Sin embargo, resultaba necesaria una síntesis actualizada sobre estudios de redes hormiga-planta a nivel mundial para evidenciar los logros y limitaciones en el tema. Por ello, en el primer capítulo de esta tesis se realiza una revisión de estudios globales que han utilizado la teoría de grafos para estudiar la complejidad de las interacciones hormiga-planta, utilizando un análisis cuantitativo para establecer el estado del arte sobre este tema. Para ello los objetivos específicos fueron: (a) describir las características generales de las publicaciones sobre redes de hormigas (número de artículos, año de publicación, revista, autores); (b) examinar la distribución global de los estudios sobre este sistema; (c) analizar los métodos de muestreo utilizados, el tiempo de muestreo, el bioma, la elevación, el tipo de red, la topología de la red, los índices utilizados y el tipo de interacción estudiada; (d) señalar las lagunas de conocimiento en este tema; y (e) discutir algunas perspectivas y desafíos teórico-metodológicos en el estudio de las redes de interacción hormiga-planta.

Por otro lado, dado que los mutualismos entre plantas y animales como la polinización, la dispersión de semillas y los mutualismos de protección entre hormigas y plantas, son procesos ecológicos clave en muchos ecosistemas terrestres en todo el mundo (Vázquez et al., 2009), uno de los temas desafiantes es discernir los mecanismos que influyen en la estructura de las redes mutualistas planta-animal, es decir, en los patrones de distribución de enlaces entre nodos (Guimarães, 2020). Diversos estudios han descrito la estructura de las redes de mutualismos de protección entre hormigas y plantas portadoras de nectarios extraflorales (e.g. Guimarães et al., 2006; Díaz-Castelazo et al., 2010; Sugiura, 2010; Dáttilo et al., 2014; Lange & Del-Claro, 2014). Los nectarios extraflorales (NEF) son glándulas productoras de exudados azucarados atractivos para las hormigas; pueden encontrarse en varias partes de la planta como tallos, hojas y en las partes externas de las flores, exhibiendo una gran diversidad de formas, a cambio las plantas reciben defensa por parte de las hormigas, de manera que estas repelen o matan a herbívoros potenciales (Rosumek et al., 2009; Del-Claro et al., 2016), reduciendo así la herbivoría y aumentando la producción de semillas (Oliveira, 1997; Nascimento & Del-Claro, 2010). Además, estas interacciones hormiga-planta que involucran nectarios extraflorales suelen ser generalizadas

y facultativas (Heil & McKey 2003; Rico-Gray & Oliveira, 2007), y han reportado que muestran un patrón altamente anidado (e.g. Díaz-Castelazo et al., 2010; Rico-Gray et al., 2012; Dáttilo et al. 2014; Lange & Del-Claro 2014; Díaz-Castelazo et al., 2020). En las redes anidadas, pocas especies de hormigas forrajea néctar de la mayoría de las especies de plantas, mientras que la mayoría de las especies de hormigas se alimentan solo de unas pocas plantas (Dáttilo et al., 2014; Fagundes et al., 2016).

Una manera de conocer la importancia de las especies en las redes ecológicas es a través de la centralidad (González et al., 2010). Siguiendo este enfoque, las especies se pueden clasificar en especies del núcleo central (especies con un mayor número de interacciones) y especies periféricas (especies con un menor número de interacciones). Se han propuesto factores impulsores de la estructura organizacional de las redes hormiga-planta portadoras de NEF con relación a su centralidad, que incluyen rasgos biológicos y ecológicos de las hormigas y las plantas. Un rasgo es una característica mensurable (morfológica, fenológica fisiológica, de comportamiento o cultural) de un organismo que puede ser medida a nivel de individuo o de cualquier otro nivel relevante de organización (Dawson et al., 2021). En hormigas, se ha evaluado el tamaño corporal de las especies, la longitud de la cabeza, la jerarquía de dominancia, el comportamiento dominante, y el estado de las especies como invasoras (Chamberlain & Holland, 2009; Chamberlain et al., 2010; Díaz-Castelazo et al., 2020); mientras que en las plantas se ha evaluado el tamaño y la fenología de los NEF (Chamberlain et al., 2010; Lange et al., 2013). Estos rasgos han demostrado tener influencia en la centralidad de las especies de hormigas y plantas en redes hormiga-planta portadoras de NEF. Esto podría mejorar nuestra comprensión sobre los rasgos como mecanismos potenciales de la estructura organizacional de estas redes con relación a la centralidad, así como conocer si estos pueden cambiar o ser consistentes a nivel global debido a que la mayoría de estos estudios se han realizado a nivel local.

Por lo anterior, en el segundo capítulo, se analizaron los rasgos biológicos y ecológicos de las hormigas y plantas núcleo y periféricas de las redes de interacción que involucran nectarios extraflorales (NEF) a nivel global. Teniendo en cuenta que diversos rasgos de las plantas y hormigas pueden ser predictores importantes de su posición en la estructura anidada de las redes hormiga-planta que involucran NEF, los rasgos de hormigas

y de plantas pueden diferir con relación a la centralidad de las especies interactuantes en la red. Para ello, se comparó el índice CWM de los atributos de los rasgos de hormigas (tiempo de actividad, tamaño corporal, grupo funcional y dieta) y de plantas (forma de crecimiento, tipo de fenología de la hoja, estrategia de dispersión y rutas fotosintéticas) entre el núcleo y la periferia de las redes de interacción. Además, se sugieren estudios futuros a nivel global para mejorar la comprensión de los rasgos de las especies interactuantes en la arquitectura de las redes de interacción hormiga-planta que involucran NEF.

En síntesis, esta tesis integra dos elementos importantes: 1) el estado del arte sobre las redes de interacción hormiga-planta sintetizando el conocimiento científico publicado hasta la fecha a nivel mundial, lo que permitió identificar los vacíos de información que aún son necesarios investigar; y 2) un análisis sobre la importancia que tienen los rasgos de hormigas y de plantas en la centralidad de las especies en las redes de interacción que involucran NEF, haciendo evidente que los atributos de las hormigas tienen una relación más clara con la estructura de estas redes. Por lo tanto, el primer elemento de esta tesis sirvió de base para el desarrollo del segundo elemento. Con ambos elementos como capítulos, este trabajo mejora nuestra comprensión sobre la dinámica evolutiva y ecológica de estas redes en los ecosistemas. De esta forma, la tesis contribuye al conocimiento de las interacciones planta-animal, que son cruciales para el mantenimiento de la diversidad biológica en todos los ecosistemas.

## REFERENCIAS

- Bascompte, J. & P. Jordano. (2007). Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- Chamberlain, S. A. & Holland, J. N. (2009). Body size predicts degree in ant-plant mutualistic networks. *Functional Ecology*, 23, 196–202.

- Chamberlain, S. A., Kilpatrick, J. R. & Holland, J. N. (2010). Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks? *Oecologia*, 164, 741–750.
- Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C. & Rico-Gray, V. (2014). Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biological Journal of Linnean Society*, 113, 405–414.
- Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P. & Duthie, A. B. (2021). The traits of “trait ecologists”: An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, 11, 16434–16445.
- Dehling, D. M. (2018). The structure of ecological networks. In: Dáttilo, W. & Rico-Gray, V. (Eds.) *Ecological networks in the tropics*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, pp. 29–42.
- Del-Claro, K., Lange, D., Torezan-Silingardi, H. M., Anjos, D. V., Soares Calixto, E., Dáttilo, W. & Rico-Gray, V. (2018). The Complex Ant–Plant Relationship Within Tropical Ecological Networks. In W. Dáttilo, V. Rico-Gray (eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 59-72). Springer International Publishing.
- Del-Claro, K., Rico-Gray, V., Torezan-Silingardi, H. M., AlvesSilva, E., Fagundes, R., Lange, D., Dattilo, W., Vilela, A. A., Aguirre, A. & Rodriguez-Morales, D. (2016). Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insect Sociaux*, 63, 207–221.
- Del Val, E., & Boege, K. (2012). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. FCE-Fondo de Cultura Económica.
- 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, 793–801.
- Díaz-Castelazo, C., Martínez-Adriano, C.A., Dáttilo, W. & Rico-Gray, V. (2020). Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant-plant networks. *PeerJ*, 8, e8314.

- Fagundes, R., Dattilo, W., Ribeiro, S. P., Rico-Gray, V. & Del-Claro, K. (2016). Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-hemipteran multitrophic networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 10, 207–220.
- González, A. M. M., Dalsgaard, B. & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological complexity*, 7, 36–43.
- Guimaraes Jr, P. R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433–460.
- Guimaraes, P. R., Rico-Gray, V., Dos-Reis, S. F. & Thompson, J. N. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2041–2047.
- Heil, M. & McKey, D. (2003). Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 425–553.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). The ants. Harvard University Press, Cambridge, Estados Unidos.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129, 657–677.
- Jordano, P., Vásquez, D. & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (Eds.) Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Santiago de Chile: Editorial Universitaria, pp. 17–41.
- Lange, D., Dattilo, W. & Del-Claro, K. (2013). Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a Neotropical savanna. *Ecological Entomology*, 38, 463–469.
- Lange, D. & Del-Claro, K. (2014). Ant-plant interaction in a tropical savanna: may the network structure vary over time and influence on the outcomes of associations? *PLoS One*, 9, e105574.

- Nascimento, E. A. & Del-Claro, K. (2010). Ant visitation to extrafloral nectaries decrease herbivory and increase fruit set in *Chamaecrista debillis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora*, 205, 754–756.
- Oliveira, P. S. (1997). The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology*, 11, 1643–1648.
- Rico-Gray, V., Díaz-Castelazo, C., Ramírez-Hernández, A., Guimarães, P. R. & Holland, J. N. (2012). Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant–plant network. *Arthropod Plant Interactions*, 6, 289–295.
- Rico-Gray, V. & Oliveira, P. S. (2007). The ecology and evolution of ant–plant interactions. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Rosumek, F. B., Silveira, F. A., de S Neves, F., de U Barbosa, N. P., Diniz, L., Oki, Y., Pezzini, F., Fernandes, G. W. & Cornelissen, T. (2009). Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, 160, 537–549.
- Sugiura, S. (2010). Species interactions–area relationships: biological invasions and network structure in relation to Island area. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 1807–1815.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N. P. (2009). The determinants of patterns in mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.



## **CAPÍTULO I**

### **Synthesis and perspectives on the study of ant-plant interaction networks: A global overview**

Publicado en *Ecological Entomology*

## **Synthesis and perspectives on the study of ant-plant interaction networks: A global overview**

Brenda Juárez-Juárez<sup>1</sup>, Wesley Dáttilo<sup>2\*</sup> and Claudia E. Moreno<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, Mexico.

E-mail: ju436149@uaeh.edu.mx (B.J.-J.) and cmoreno@uaeh.edu.mx (C.E.M.)

<sup>2</sup>Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico. E-mail:  
wesley.dattilo@inecol.mx

\* Corresponding authors

## **ABSTRACT**

1. In recent decades, the interest in complexity of ant-plant relationships has increased considerably. However, because the spatial and biological information generated on ant-plant interaction networks is dispersed in the literature it is necessary to synthesise current information, detect knowledge gaps, and outline needs for research leading to the development of a broad and systematic view on the subject.

2. Here, we present a global synthesis of the scientific articles dealing with ant-plant interaction networks, through a quantitative scientometric analysis to establish the state of the art in this topic and to propose future perspectives.

3. We gather 54 articles published between 2006 and 2020 in 32 different scientific journals, which were written by 132 different authors. The studies were conducted in 15 countries and 9 biomes (most of them (61%) were in tropical lowlands), but Brazil and Mexico represented 87% of the global scientific production. Although most studies are related to ant-plant interactions involving extrafloral nectaries (72%) usually in diurnal samplings, we also found other types of ant-plant relationships such as floral nectar, extrafloral nectar, sap, myrmecophyte, seed/fruit, foraging substrate, and nesting sites. Furthermore, most studies used a bipartite framework of ant-plant interaction mediated by only one type of resource, and researchers often reported a nested pattern of species interactions.

4. Finally, we identify some regions, biotic interactions involving different types of resources, spatio-temporal scales, and research questions that need further research for a better understanding of the complexity ant-plant networks.

**KEYWORDS:** ant-plant relationships, bipartite networks, network descriptors, network theory, scientometric analysis

## INTRODUCTION

Ecological interactions between ants and plants occur in many places and have been studied in almost all habitat types. Over time, these associations have been the focus of a growing number of studies, due to the importance of ant-plant relationships within ecosystems (Buckley, 1982; Hölldobler & Wilson, 1990; Rico-Gray & Oliveira, 2007). The study of both groups from an evolutionary and ecological point of view is important to understand the ecology of terrestrial communities (Rico-Gray & Oliveira, 2007). These interactions are related to mutualisms (e.g., the protecting ant-plant system, seed dispersal, pollination), neutralisms (e.g., ants using plants as substrate), antagonisms (e.g., leaf-cutter ants and pollinator repellents), and more complex, indirect interactions (e.g., associations with hemipterans, lepidopterans, parasitoids, etc.) (Dáttilo & Dyer, 2014; Rico-Gray & Oliveira, 2007). For example, in several tropical habitats, ants make up most of the arthropod fauna found in vegetation, and they establish ecological interactions with plants, where ants found and use diverse food resources (e.g., nectar, plant oils, pollen, arillus, and seeds), as well as nesting sites (e.g., domatia) (Antoniazzi et al., 2020; Dejean et al., 2018; Del-Claro et al., 2018). Therefore, it is extremely common to observe ants interacting with plants, mainly in the tropics where the diversity of these organisms is extremely high at small spatial scales (Del-Claro et al., 2018).

Over a spatio-temporal gradient, the associations between ants and plants form complex networks of species interactions, which have recently been shown to be a central topic in Ecology (Delmas et al., 2019; Guimarães et al., 2011). This is because species interaction networks are fundamental for understanding the functionality and co-evolutionary dynamics within ecosystems (Valiente-Banuet et al., 2014). In fact, the use of tools derived from graph theory has allowed to elucidate the organisation of the biodiversity (Jordano et al., 2009). In these interaction networks nodes generally represent species, while links refer to relationships between species. To better understand the structure of ecological networks, different indices and descriptors have been used to analyse interaction patterns. These indices are useful to describe organisation at the network level and to clarify the importance and role of species in the network, for example, the influence that one species may have on other species in the network (Freeman, 1977), the importance of one species to another species

(Bascompte et al., 2006; Jordano, 1987), the ability of a network to avoid coextinctions after species loss (Antoniazzi et al., 2018), how a species is integrated in the interactions between all the species of the network (Jordán et al., 2007), or to identify key species in the network (Jordán et al., 2006; Mello et al., 2015). Likewise, these indices and approaches can also be used to identify species with important roles that are critical for the conservation of ecological processes (Dehling, 2018).

The first study on ant-plant interaction networks was done by Guimarães et al. (2006) using a dataset sampled in Mexico, where the authors used graph theory and demonstrated for the first time that nestedness is a property present in the mutualism of ant-plant interaction networks involving extrafloral nectaries (EFN). In this type of interactions, plants produce sugary exudates attractive to ants, and in exchange the plants receive defence from ants (Del-Claro et al., 2016). A nested pattern of species interactions refers to a property that presents an asymmetric organisation of interactions between species in the network, which is based on a central core of species that has many interactions (i.e., potentially generalists) that interact with each other and with peripheral species with few interactions (i.e., potentially specialists) (Bascompte et al., 2003). The seminal study performed by Guimarães et al. (2006) promoted the emergence of more studies involving ant-plant interactions considering a framework based on complex networks. Since then, there has been a notable increase in the number of researchers interested in studying ant-plant interaction networks, aiming to explain the origin and maintenance of structural patterns in ant-plant networks in space and time and how they are influenced by environmental perturbations (Del-Claro et al., 2018).

Recently, Del-Claro et al. (2018) made a global review on the use of network theory to study ant-plant interactions. They also described the nestedness and modularity (i.e., a non-random pattern where cohesive subgroups of ants interact more frequently with a group of plants) as the structural patterns that are commonly observed in ant-plant interaction networks. Moreover, Del-Claro et al. (2018) also highlight some abiotic and biotic factors as potential drivers of the structure of ant-plant networks, such as temperature, precipitation, soil and vegetation characteristics, type of interaction, as well as morphological and behavioural characteristics of the ants. These authors also pointed out limitations and future directions for the study of these networks mainly in tropical environments. In their review of papers published between 2006 and 2017, Del-Claro et al. (2018) found 35 articles on ant-

plant interaction networks, and most of them (62%) focused on interactions between ants and plants with EFN, and few studies of other types of ant-plant networks: myrmecophytes (20%), floral nectar (11%), or seed/fruit (6%) (Del-Claro et al., 2018). However, to date there is no synthesis that includes detailed information on ant-plant networks in all regions where such studies have been carried out (even outside the tropics), describing the authors and their collaborations, the journals that have published these articles, the geographical distribution of the different types of ant-plant interactions, among other issues. This detailed information would allow a comparative analysis of the characteristics of scientific productivity in the subject of interest. For example, knowing the authors who have published on the subject, and their collaborators, allows us to detect the scope of their scientific collaboration. This is important since collaboration allows a common goal to be achieved more quickly and efficiently; in addition, on some occasions it may be the only way to achieve a particular objective in a research topic (González Alcaide & Gomez Ferri, 2014). Moreover, the main groups and research networks that are generating an active scientific production can be identified, which can help other researchers and students to establish new collaborations and shared funding. On the other hand, knowing in which journals scientific articles on a particular topic have been published can help researchers and students in choosing journals for future research work. Therefore, due to the notable increase in empirical studies of ant-plant interaction networks in the recent years, an updated synthesis of this topic may raise awareness on the achievements and limitations on the subject.

In general, synthesis and review research are among the most valuable contributions in science as new research studies appear every day in any field, thus summarising results is a way to facilitate the access to information (Cué-Brugueras & Oramas-Díaz, 2008). Besides, synthesis may uncover spatial and temporal patterns not revealed by a single study but by the comparison among different studies on a particular topic and may expose sites or questions still needing further research. To achieve this, many studies have used scientometric analysis to integrate the knowledge of global studies. Scientometrics or bibliometrics is the quantitative analysis of scientific production to reveal the development, structure, dynamics, trends, and relationships in science (Michán & Muñoz-Velasco, 2013). Another frequently used review alternative that could be complementary to a scientometric study is summarises empirical evidence by assessing the overall strength and direction of effects or relationships

among variables (i.e., meta-analysis) (Donthu et al., 2021). However, when the response of specific variables is not the main objective or when sample sizes are small, a scientometric or bibliometric approach can be a better option mainly because it uncovers emerging trends and collaboration patterns in a research field based on cumulative scientific knowledge. Therefore, scientometric reviews can build foundations for advancing a field in novel and meaningful ways by providing comprehensive overviews, identify knowledge gaps, and elucidating novel ideas and perspective for future research (Donthu et al., 2021). For example, Borrett et al. (2018) made a systematic review of ecological network analyses between 2010 and 2016, to identify the diversity of topics and methodological developments, highlighting the applications and evaluating the existing collaborations among authors. In addition, these authors identified lines of research with opportunities to better address ecological problems where ecological network analysis is applied (Borrett et al., 2018). Moreover, Silva et al. (2021) used a scientometric analysis to document a significant increase in studies on plant-pollinator interactions in urban ecosystems around the world, especially in the temperate region, and identified research opportunities. However, despite recent efforts to synthesise the information in the literature on species interactions (Dáttilo & Rico-Gray, 2018; Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2021) there is no scientometric analysis that details the trends in the study of ant-plant interaction networks, and this topic remains to be elucidated in detail.

The purpose of this review is to synthesise global studies that have used graph theory to study the complexity of ant-plant interactions, using a scientometric analysis to establish the state of the art on this topic. Our particular objectives are: (a) to describe the general characteristics of publications on ant-plant networks (number of articles, publication year, journal, authors); (b) to examine the global distribution of studies on this system; (c) to analyse the sampling methods used, sampling time, biome, elevation, network type, network topology, indices used, and type of interaction studied; (d) to point out knowledge gaps in this topic; and (e) to discuss some perspectives and theoretical-methodological challenges in the study of ant-plant interaction networks. Our study will allow researchers to visualise current research trends and to guide future research in this topic.

## MATERIALS AND METHODS

We performed a comprehensive and systematic search for scientific articles related with ant-plant interaction networks, using Scopus and Google Scholar, and looking in the cited literature of the articles. The keywords used in the search were: ‘ant-plant’ OR ‘plant-ant’ AND ‘network’ OR ‘interaction’. This search was completed in March 2021. From the results found, we took only those journal articles that used graph theory, excluding studies focused only on ant-plant interactions, as well as review articles and book chapters. For each article, we recorded the year of publication, journal, authors, geographic coordinates (latitude and longitude) and elevation of sampling sites. We analysed the results considering the following categories: (1) sampling method, (2) sampling time, (3) biome, (4) network type, (5) network organisation, (6) indices used to describe the network topology, and (7) ant-plant interaction mediated by one type of resource in the network (Table 1).

**TABLE 1** Categories selected for the scientometric analysis and their description, according to the articles found on ant-plant interaction networks.

Categories	Description
Sampling method	Direct sampling, baits, baited pitfall traps, entomological umbrella, or canopy hamper.
Sampling time	Diurnal or nocturnal.
Biome	Identified using the interactive map Ecoregions2017©Resolve described by Dinerstein et al. (2017).
Network type	Individual-based network (a network including a group of individuals of a single plant species interacting with ant species) or species-based network (a network including plant species interacting with ant species).
Network Organization	Nestedness, modularity, and specialization.



---

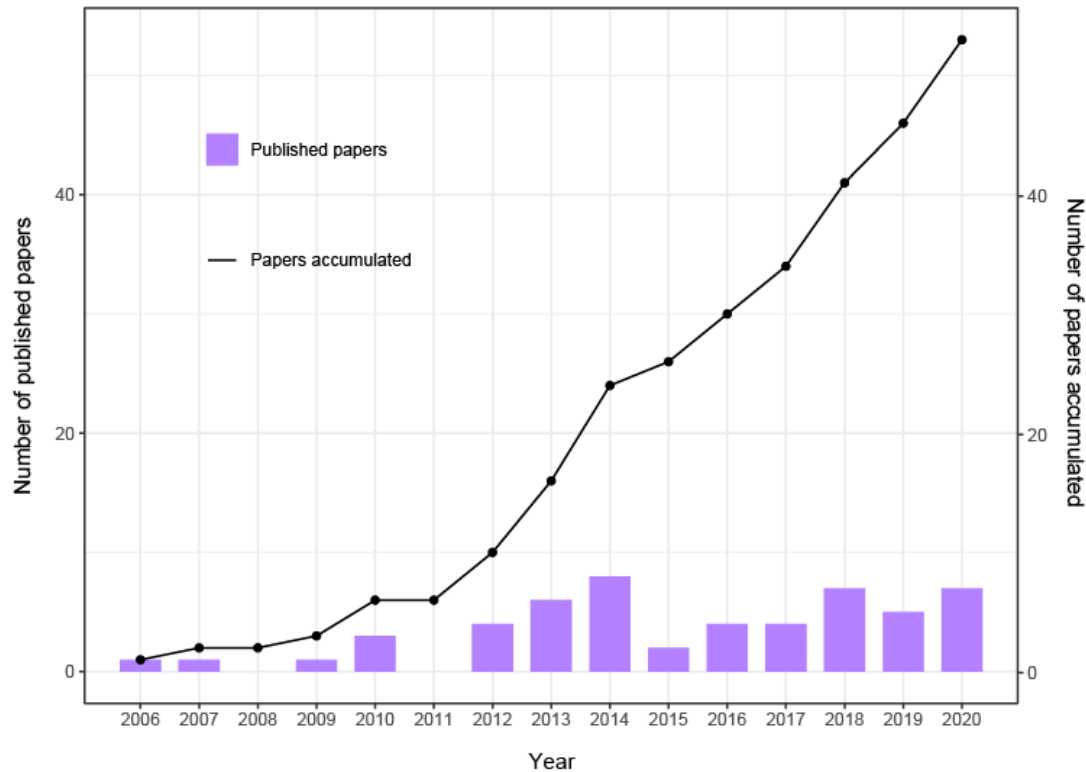
Indices used to describe the network topology Ant-plant interaction mediated by one type of resource in the network	According to the indices described for the studied networks: weighted NODF, modularity, $H_2'$ , niche overlap, network size, frequency of interactions, richness of interactions, centrality, etc. Extrafloral nectar, floral nectar, sap, myrmecophytes, seed/fruit, substrate foraging, or nesting sites.
--	---

---

For the graph of authors' network, we used VOSviewer (2020), which is a tool used to construct and visualise bibliometric networks. The data we used to draw this graph were: co-authors' last names, the number of publications by each co-author, the extent of their interactions with other co-authors as well the frequency of interaction between co-authors regarding the publication of the studies. Finally, we made a map of the geographic distribution of study sites using the package 'maps' (Brownrigg et al., 2018) in the R software (R Core Team, 2020).

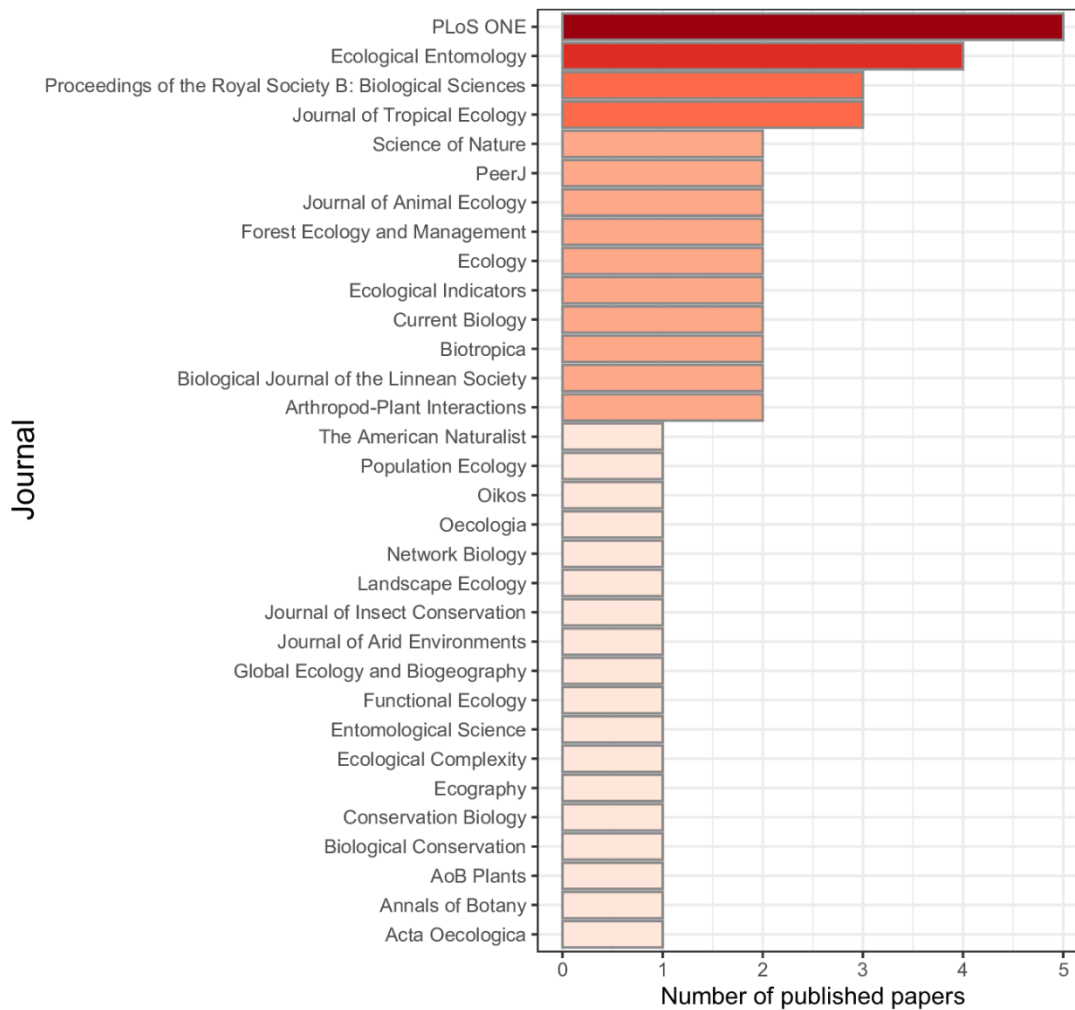
## RESULTS

We gather 54 articles published between 2006 and March 2021 on ant-plant interaction networks (Supplemental Table S1); 15% of those articles were published in 2014, which was the year with the highest number of these articles with this topic (N= 8; Figure 1).



**FIGURE 1** Number of articles published on ant-plant interaction networks per year (bars) and cumulative number of published studies between 2006 and 2020. Within each study there may be one or more studied networks.

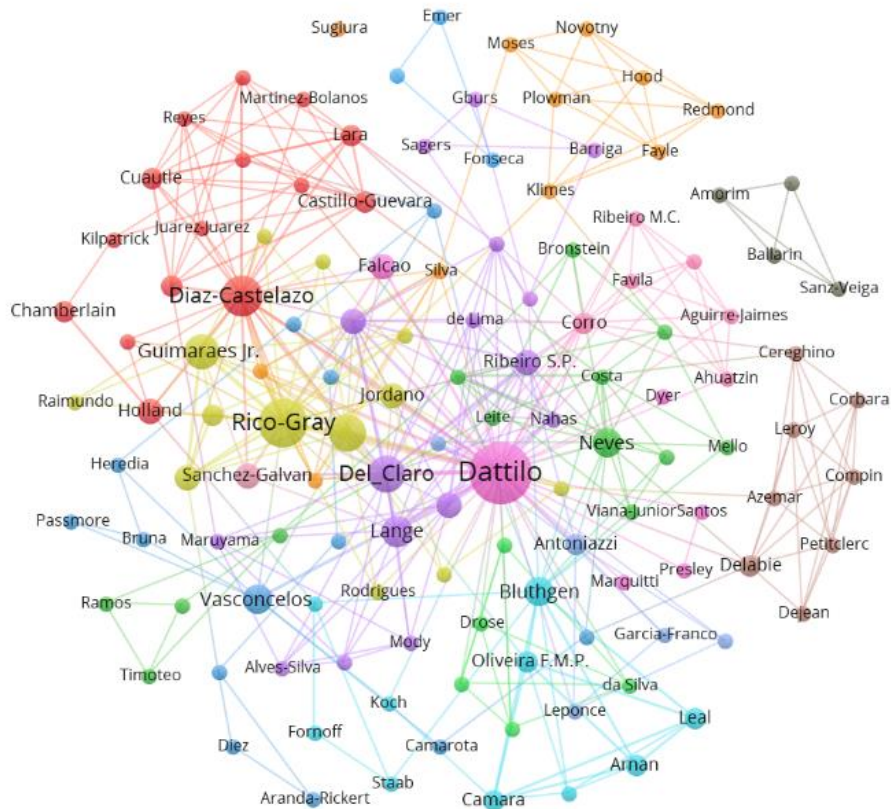
*Journals.* The articles were published in 32 scientific journals, 69% of them in the following journals: PLoS ONE (N= 5), Ecological Entomology (N= 4), Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences (N= 3), Journal of Tropical Ecology (N= 3), The Science of Nature (N= 2), PeerJ (N= 2), Journal of Animal Ecology (N= 2), Forest Ecology and Management (N= 2), Ecology (N= 2), Ecological Indicators (N= 2), Current Biology (N= 2), Biotropica (N= 2), Biological Journal of the Linnean Society (N= 2), Arthropod-Plant Interactions (N= 2) and Ecological Complexity (N= 2) (Figure 2).



**FIGURE 2** Scientific journals that have published studies on ant-plant interaction networks between 2006 and 2020.

*Authors.* The articles were written by 132 authors who are affiliated to institutions in 13 countries, mainly in Mexico (N= 36 articles), Brazil (N= 35 articles), United States of America (N= 14 articles), and Spain (N= 11 articles). The authors with four or more articles (including collaborations) are: Wesley Dáttilo (N= 28), Victor Rico-Gray (N= 15), Cecilia Díaz-Castelazo (N= 10), Kleber Del-Claro (N= 8), Thiago J. Izzo (N= 8), Paulo R. Guimarães Jr. (N= 7), Denise Lange (N= 5), and Herald L. Vasconcelos (N= 4); these authors also form

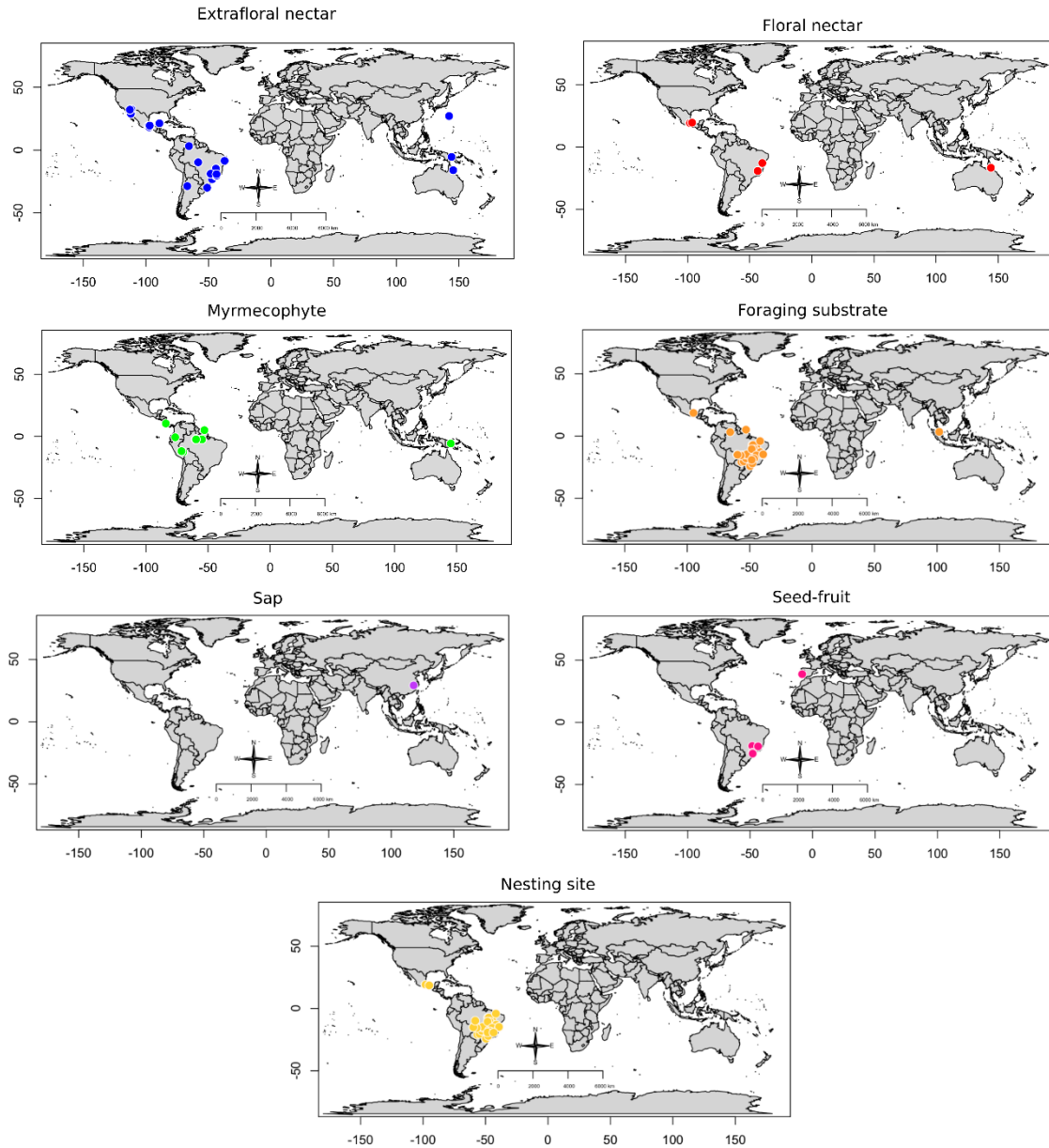
the core of the collaboration network because they have several interactions with other authors (Figure 3).



**FIGURE 3** Network of interactions between authors who have published 54 articles on ant-plant interaction networks, using network theory. The size of the letters and circles (nodes) indicates the number of publications of a given author and the extent of their interactions with other co-authors. The thickness of each link indicates the frequency of interactions between authors (collaborations). Authors at the center of the graph have the highest number of collaborations with different colleagues, while authors at the periphery have few collaborations with few colleagues. Research groups are identified by different colors.

*Geographic distribution.* Our review revealed that 87% of the studies on ant-plant networks were done in Brazil (N= 30 articles) and Mexico (N= 17 articles); three studies have been

carried out in Peru, two studies in Papua New Guinea, Australia, United States of America and Venezuela, while in the rest of the countries only one study has been done (see Supplemental Table S1). The global geographic distribution of study sites shows that most of the studies have been carried out in the tropics (Figure 4), within an elevation range from 0 to 3000 m a.s.l., although 61% of the studies were done from 0 to 500 m a.s.l. (N= 32).



**FIGURE 4** Global geographic distribution of the study sites where the ant-plant interaction mediated by different resources have been evaluated between 2006 and 2020. Each circle represents the ant-plant interaction mediated by a different type of resource. Blue: extrafloral nectar, red: floral nectar, green: myrmecophyte, orange: substrate foraging, purple: sap, pink: seed/fruit and yellow: nesting sites. Note that within one study site there may be one or more studied networks.

*Sampling methods.* There is wide variety of sampling methods used to collect ants from plants, but 96% of the studies used direct sampling (i.e., capturing ants manually with a brush, forceps, or entomological vacuum; N=44 articles) or entomological umbrella (N=8); less used methods are baited pitfall traps (N= 2), pitfall traps (N= 1), baits (N= 1) and canopy hamper (N= 1).

*Sampling time.* Diurnal sampling (N= 54) has been more frequently used than nocturnal sampling (N= 8) in ant-plant network studies.

*Biomes.* The studies were carried out in 9 biomes: 1) tropical and subtropical coniferous forests, 2) tropical and subtropical grasslands, savannas and shrublands, 3) tropical and subtropical moist broadleaf forests, 4) tropical and subtropical dry broadleaf forests, 5) deserts and xeric shrublands, 6) temperate broadleaf and mixed forests, 7) montane grasslands and shrublands, 8) mangroves, and 9) Mediterranean forests, woodlands and scrub. Most of the studies on ant-plant networks have been done in tropical and subtropical moist broadleaf forests (N= 26), mangroves (N=11), and in tropical and subtropical grasslands, savannas and shrublands (N= 11). In Brazil, studies have been carried out mostly in tropical and subtropical moist broadleaf forests, followed by tropical and subtropical grasslands, savannas and shrublands, and tropical and subtropical dry broadleaf forests. In Mexico, most of the ant-plant networks have been studied in mangroves, followed by tropical and subtropical coniferous forests, tropical and subtropical moist broadleaf forests, and deserts and xeric shrublands.

*Network type.* More studies on ant-plant networks (91%) have analyzed networks based on species (N= 49) than networks based on individuals (N= 5).

*Network topology.* Most of the studies reported a nested structure in the networks (N=21), low specialization (N=7), modular (N=3), mixed, i.e., including two or more descriptors of the network structure (N=13), but some studies do not report the topology of the network (N=10).

*Indices used to describe the network topology.* At the network level, the indices used are: NODF, wNODF, web asymmetry, asymmetry of specialization, asymmetry of interaction strength, dependence asymmetry, niche overlap, connectance, robustness,  $H_2'$ , modularity, weighted modularity, network size, diversity of interactions, C-score, interaction beta diversity, interactions similarity or dissimilarity, generality, weighted generality, vulnerability, weighted vulnerability, uniformity of interaction, ant and plant diversity, number of interactions, Shannon diversity, mean number of interactions, frequency of interactions, links per species, centrality, mean number of ant and plant species, linkage density, mean degree values for plants and ants, degree distribution. Among these metrics, the most used are:  $H_2'$  (N= 30), NODF (N= 28), connectance (N= 19), modularity (N= 18), niche overlap (N= 9), WNODF (N= 9), robustness (N= 7), links per species (N= 6) and network size (N= 6) (Table 2).

At the species level, the indices reported are species strength, interaction-push-pull,  $d'$ , degree, betweenness, eigenvalue, contribution to nestedness and core-periphery structure of the network. Among these, the most used are core-periphery structure of the network (N=20),  $d'$  (N= 12), degree (N= 5) and species strength (N= 5) (Table 2).

**TABLE 2** Indices commonly used to describe the topology of ant-plant networks.

<b>Network-level</b>	<b>Description</b>
$H_2'$	Quantifies the extent to which interaction frequencies deviate from an expected random probability distribution of interactions, which $H_2' = 0$ is extreme generalization and $H_2' = 1$ is the extreme specialization (Blüthgen et al. 2006).

---

NODF	Estimates the nestedness evaluating the overlap of each row and column with respect to all the others rows and columns, in which specialist species engaged in few interactions tend to be connected to a subset of generalist species with more interaction (Almeida-Neto et al. 2008, 2011).
Connectance	Estimates the proportion of realized interactions from the pool of all possible interactions between the species of a network.
Modularity	Describes a pattern where there are subgroups of species of one trophic level that interact more frequently with a group of species of another trophic level (Olesen et al. 2007).
Niche overlap	Measures the similarity of the compositions of species interactions among species within a trophic level. This index ranges from 0 to 1, where lower values indicate no common use of partners and higher values indicate high similarity in plant interactions.
wNODF	Estimates the nestedness evaluating the overlap of each row and column with respect to all the others rows and columns, but weighted by abundance ranking. Therefore, specialist species engaged in few interactions (in terms of links and frequency) tend to be connected to a subset of generalist species with more interactions (in terms of links and frequency) (Almeida-Neto and Ulrich 2011).
Robustness	It estimates the area under the coextinction curve, that represents the proportion of the species that remain after primary extinctions. Values close to 1 correspond to a very slight decrease in the extinction curve (i.e., a more robust network), and values close to 0 correspond to a swift reduction in the extinction curve and, therefore, represents a less robust network (Burgos et al. 2007).

---



---

Links per specie	Mean number of links per species (qualitative), i.e., the sum of links divided by the number of species.
Network size	Obtained by multiplying the number of plant species by the number of ant species.

---

**Species-level**

Core-periphery structure of the network	Calculates the interactive role of species within the networks in a categoric way, which values $\geq 1$ are species with the larger number of interactions in relation to other species and are therefore considered as species constituting the generalist core and value $< 1$ represent those species with lower numbers of interaction in relation to other species of the same trophic level, and are therefore considered as species constituting the periphery of networks (Dáttilo et al. 2013c).
d'	Describes the degree of interaction specialization for a give species based on an expected random probability distribution of interactions, which assumes that all partners are used in proportion to their availability. The values range from 0 (extreme generalization) to 1 (extreme specialization) (Blüthgen et al. 2006).
Degree	Is simply the number of links connecting a species to other species.
Species strength	Quantifies the cumulative importance of an ant species using the sum of dependencies across all the plants visited by this ant species (Bascompte et al. 2006).

---

*Ant-plant interaction mediated by one type of resource in the network.* The ant-plant interactions mediated by different types of resources reported in the studies are: floral nectar,

extrafloral nectar, sap, myrmecophytes, seed/fruit, foraging substrate, and nesting sites (Figure 4). However, 72% of the articles studied ant interactions mediated by EFN (N= 38).

## **DISCUSSION**

Our study provides a broad perspective of how the study of ant-plant interaction networks has increased over the last 15 years, mainly due to a small, consolidated group of authors that have had a lot of collaborations. These authors have made a great effort to understand the complexity of the ant-plant interactions despite their potential limitations to doing high-level research Latin America (e.g., limited access to grant opportunities, language restrictions, substandard levels of laboratory infrastructure and equipment, high cost of publishing, and inadequate salaries and personal insecurity of scientists). Below we highlight the main achievements and the information gaps that should be considered for a better understanding in the study of ant-plant interaction networks, and discuss some of the perspectives and challenges that remain to be addressed.

### *Achievements and knowledge gaps in the study of ant-plant interaction networks*

First, we found that most of the studies have been carried out in Central and South America and that only few studies have been done using information in some regions of Europe (Timóteo et al. 2016), Asia (Guimarães et al. 2007; Sugiura 2010), and Oceania (Dáttilo 2012; Dáttilo et al. 2014b; Plowman et al. 2017), while no studies of ant-plant interaction networks have been reported from Africa. In Africa, myrmecochory is a type of interaction that has been reported in several genera of ants that inhabit open ecosystems or sub-desert zones of the temperate Mediterranean and subtropical regions (Westoby et al. 1991). Furthermore, it is important to note that, in Africa, there are fewer people involved in scientific activities per capita than in other continents. Access to tertiary-level science is difficult and uneven across Africa, and the quality of available training varies from the highest to inadequate (Okeke et al. 2017). This, in turn, can justify in part the fact that there are no studies of ant-plant networks on this continent and collaboration initiatives involving researchers from Central and South America and Africa are highly desirable. Therefore, new

insights may be achieved by using graph theory in previously unseen environments. Also, ant-plant interactions may vary along latitudinal gradients mainly due to the related differences in density, abundance and morphology of both interacting groups (Rico-Gray and Oliveira 2007), and expanding the use of graph theory across new and different latitudinal regions will help us to understand how these interactions are structured with respect to their biogeographic distribution.

In this study, we identify that most studies of ant-plant networks have been conducted at low elevations, mediated by different plant resources. Eight articles (15%) have studied these interactions at elevations > 1500 m a.s.l., in deserts and xerophytic shrublands, tropical and subtropical moist broadleaf forests, and tropical and subtropical coniferous forests (Guimarães et al. 2006, 2007; Fagundes et al. 2017; Plowman et al. 2017; Luna et al. 2018; Corro et al. 2019; Lara et al. 2020; Juárez-Juárez et al. 2020). Of those eight articles, only two were at elevations > 2000 m a.s.l. in tropical and subtropical coniferous forests with forage substrate, with floral and EFN: one at 2700-2900 m a.s.l. (Lara et al. 2020) and the other at 2300-2900 m a.s.l. (Juárez-Juárez et al. 2020). It is well known that ant-plant interactions may vary in relation to temperature, precipitation, and temporal fluctuations in the availability of plant-provided resources (Lange et al. 2017; Rico-Gray et al. 2012). In addition, there are differences in the thermal tolerance of ant species, so that some species forage at different temperatures (Kaspari et al. 2015). At high elevations, it has been observed that the ant-plant interaction networks that involve floral and extrafloral nectaries and forage substrate are reduced in the number of interacting species (small network size), possibly due to climatic conditions and plant resources. However, despite being networks with small size, these sites at high elevations have a nested structure (Lara et al. 2020; Juárez-Juárez et al. 2020). In specialized networks, such as ant-plant interactions involving myrmecophytes, a study performed by Plowman et al. (2017) showed that the networks become more connected and less specialized at higher elevations, which directly affect the benefits obtained from this association (Plowman et al. al. 2017). Therefore, exploring more ant-plant interactions mediated by different types of resources in the highlands would help us a better understanding of the structure of such networks, as well as the costs and benefits of associations along elevation gradients.

It is also essential to take into account those biomes where only few studies have been carried out, such as tropical and subtropical coniferous forests (Lara et al. 2020; Juárez-Juárez et al. 2020), temperate broadleaf and mixed forests (Staab et al. 2017), Mediterranean forests, mounts and thickets (Timóteo et al. 2016) and montane grasslands and thickets (Aranda-Rickert et al. 2014). Grassland biomes, for example, are considered one of the most affected biomes due to land use by anthropogenic activities (Newbold et al. 2016). Therefore, it would be important to know the species that could be key in ant-plant networks for the maintenance of the dynamics and functionality of these endangered ecosystems. Likewise, it is important to carry out more studies of ant-plant networks in the canopy, since most studies have been carried out only in the understory. In tropical forests, for example, canopy ants represent the most abundant group of organisms, occupying 20 to 40% of the total arthropod biomass (Tobin 1995; Davidson et al. 2003; Hunt 2003). However, possibly because of sampling difficulties in the canopy, only a few studies have evaluated ant-plant networks in the canopy in tropical and subtropical moist broadleaf forests and in tropical and subtropical dry broadleaf forests (DaRocha et al. 2016; Antoniazzi et al. 2019, 2020). This makes it difficult to compare the structure of ant-plant networks in canopies of other biomes.

On the other hand, the data category and methodology used to study ant-plant interaction networks is another limitation. First, it is important to standardize binary (presence-absence) or weighted (abundance and frequency) data in the matrices because when analyzing different matrix categories, Miranda et al. (2019) observed changes in the structural organization of ant-plant interaction networks. However, at the species level, both categories of weighted data (i.e., frequency and abundance data) seem to be equally appropriate for describing the role of ant species (Miranda et al. 2019). Similarly, some commonly used network descriptors (e.g., generality, vulnerability, nestedness, and modularity) are quite sensitive to data type (Dáttilo et al. 2014b; Miranda et al. 2019) and the interpretation of the results may be different when qualitative or quantitative networks are analyzed (Dáttilo et al. 2014c). Additionally, when referring to a single type of interaction, a standardization of sampling methods to make direct comparisons at different scales and regions. For instance, in some studies involving EFN researchers have used more than one sampling method, such as baited pitfall traps and entomological umbrellas (Koch et al. 2018), direct sampling and entomological umbrellas (Luna et al. 2018), or pitfall traps and

entomological umbrellas (Antoniazzi et al. 2019). Therefore, to avoid inappropriate inferences and interpretations it has been suggested to use complementary sampling methods for the study of ant-plant networks (Dáttilo et al. 2014b; Del-Claro et al. 2018). Likewise, it has been suggested to carry out day and night sampling, because the role of the interacting species may change along the day, and ant foraging can be strictly diurnal, nocturnal or both (Dáttilo et al. 2014a). In this study, we found that only 15% of the studies include complementary methods, such as nocturnal sampling with baited pitfall traps (Koch et al. 2018, Antoniazzi et al. 2019, Dáttilo and Vasconcelos 2019) and direct sampling (Guimarães et al. 2007; Chamberlain and Holland 2009, Chamberlain et al. 2010, Dáttilo et al. 2014a, Luna et al. 2018). Anyway, it is important to highlight that the nested pattern involving ant-plant networks with EFN remains constant during day and night; however, ant species found in the central core of highly interacting species totally changed between diurnal and nocturnal sampling (Dáttilo et al. 2014a, in a tropical and subtropical moist broadleaf forest; Luna et al. 2018, in deserts and xeric shrublands). Therefore, an increase in nocturnal studies will help us to reveal the possible daily structural changes of the networks and to achieve a better understanding of the role of ant species within ecosystems.

In general, most studies on ant-plant interaction networks have focused on associations involving EFN (72%). However, there are interactions mediated by other types of resources that have been less studied, such as floral nectar, sap, myrmecophytes, seed/fruit, substrate foraging and nesting sites. Thus, by increasing studies of ant-plant interactions mediated by other types of resources, we could describe the organization of the complexity of ant-plant relationships in a more comprehensive way and then compare such structure at large spatial scales. In addition, both our review and Del-Claro et al. (2018) include only two studies involving EFN that had considered the impact of exotic species on ant-plant networks (Sugiura 2010; Falcão et al. 2017). Thus, the study of the effects of exotic and invasive species represents an urgent and challenging line of research in interactions mediated with different types of resources between ants and plants.

Most studies have been done on species-based networks (91%) and individual-based could also add important information about the role of individuals within ecological communities, as individuals are the real actors that interact in nature, with different needs and behaviors (Pires et al. 2011; Tur et al. 2014). For instance, evaluating individual-based

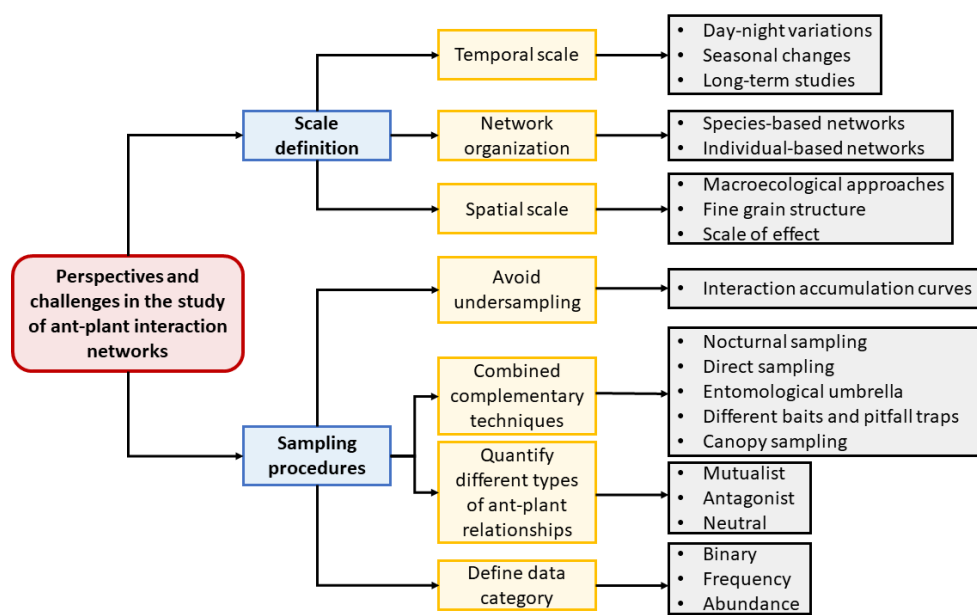
ant-plant networks along a post-fire succession gradient, da-Silva et al. (2020) observed that ant species role in ecological networks changed with time-since-fire; highlighting the importance of disturbance for grassland biodiversity and their ecological interactions, helping to improve management decisions. When evaluated the structural pattern, there is evidence that ant-plant networks based on also exhibit nested patterns like those at the community level (Dáttilo et al. 2014a; Koch et al. 2018). In addition, the nested pattern is maintained at different stages of development of the individuals in the interacting plants, and there is a greater defense by the ants in the plant individuals with greater centrality (regardless of their development stages) (Koch et al. 2018). Thus, the characteristics of each individual can be more important than the size of the plant to determine the effectiveness of the defense by the ants (Koptur 2005; Fagundes et al. 2016). This, in turn, highlights the importance of individual differences within the structure of ant-plant networks. Therefore, considering studies of ant-plant interaction networks based on individuals in interactions mediated with different types of resources, will allow us to elucidate the mechanisms that act at the individual level in these associations and their influence on the maintenance of ecological communities (Olesen et al. 2010).

#### *Perspectives and theoretical-methodological challenges*

Applying network theory to studies on ant-plant interactions has allowed to disclose patterns in the structure and organization of such networks, but note that only some few network descriptors such as specialization ( $H_2'$ ), nested (NODF), connectance and modularity are widely used. However, there are other descriptors that are also useful for analyzing the structure and functionality of networks (e.g., robustness, niche overlap, linkage density, interaction evenness, diversity of interactions, betweenness, and closeness) (Dormann et al. 2021). Likewise, the use of network descriptors in the analysis of the different types of ant-plant interaction is crucial, as long as they are correctly used in relation to the research question. Therefore, an important step will be to standardize the network descriptors used to describe the processes that structure ant-plant networks. Incorporating network descriptors, such as adjusted Hill numbers to estimate the diversity of interactions (Ohlmann et al. 2019), or decomposing diversity into  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components (Luna et al. 2020) through empirical studies, will allow us to elucidate patterns in the diversity of ant-plant interactions and their

drivers. In other words, proper measures will provide a better understanding of the spatial and temporal structure of biodiversity when considering biotic interactions (Ohlmann et al. 2019).

In addition, we must take into account that all sampling methods, as well as the analyses used, depend on the quality of the sampled data, since there are several biases and it is practically impossible to sample all interactions between all species in a network (Jordano 2016). Therefore, in order to guide future researchers for a better approach in the study of ant-plant interaction networks we have proposed a new framework to the study of ant-plant interaction networks (Figure 5). For instance, one of the most challenging issues is to define the adequate scale (spatial and temporal) to understand how and why the processes involving ecological scaling influence ant-plant interaction networks (Falcão et al. 2016; Dáttilo et al. 2019, 2022). Although a first approach found that small spatial sampling scales would be enough to record some common patterns in networks involving EFN in a tropical ecosystem, it is still necessary to assess scale dependencies (from local to regional) in ant-plant interactions mediated with different types of resources and in different environments. In addition, the standardization of the sampling data in comparative studies at different time scales (monthly or annual) is also important to obtain reliable results, since the sampling effort directly affects the structure of ant-plant interaction networks (Falcão et al 2016).



**FIGURE 5** Perspectives and challenges in the study of ant-plant interaction networks.

Overall, studies on ant-plant networks have used bipartite networks; however, in ecological communities, ants and plants are involved in interactions mediated with different types of resources. Many of these interactions occur at the same time and in the same place, but it is not known how they are structured, nor the factors that influence their organization. Ants can have multiple roles when interacting with plants in an ecosystem (Del-Claro et al. 2018), as well as with other trophic levels such as predators (Mera-Velasco et al. 2010), parasitoids (Bañol et al. 2017) and other invertebrates (Anjos et al. 2019). Some studies show that ant-plant networks involving more than one food resource have a core with some ant species feeding on food rewards offered by plants, resulting in a generalized network (Costa et al. 2016; Fagundes et al. 2016). But it would be important to know the function of these core ant species, because they can play crucial ecological roles in ecosystem functioning. Thus, the study of multitrophic networks can improve our knowledge of these interactions and their importance in ecosystems.

As previously mentioned, ant-plant interactions are involved with the presence of other trophic levels, which include positive, negative, or neutral interactions, which can directly affect ant-plant interactions. For example, the behavior and feeding modes between different species of herbivores, in addition to variations in the abundance and richness of this group can vary over time (Bronstein 1998). In ant-seed interactions, the presence of endophytic fungi and seed predators on seeds can alter ant feeding activities and decrease seed removal by some ant species (Ohara and Higashi 1987, Knoch et al. 1993). Moreover, the presence of hemipterans on EFN-bearing plants can dissuading the preference of ants that feed on EFN for honeydew, decreasing protection against herbivores in plants (Rico-Gray and Thien 1989). Therefore, it is important to address in greater depth the real complexity of ant-plant associations and all species associated (Rico-Gray and Oliveira 2007).

A recent study assessing macroecological patterns found that the structure of ant-plant networks remains relatively invariant across latitudinal and environmental gradients, and network descriptors (e.g., number of interacting species, nestedness, specialization and modularity) remain constant at the local level but vary at a regional scale (Dáttilo and Vasconcelos 2019). Thus, macroecological patterns represent a new research line to elucidate the organization ant-plant interactions at large temporal and spatial scales. Macroecology of



ant-plant network patterns in elevational and latitudinal gradients has also been poorly explored. In contrast, Díaz-Castelazo et al. (2020) found that habitat structure is the main mechanistic factor explaining network and fine grain structure in ant-plant networks with EFN with a fine grain approach in a tropical environment, without evidence of neutral effects. Thus, fine grain structure, and other ecological and biological attributes should be further investigated in different ant-plant interactions as they could be drivers of the network structure.

Finally, the effects of human modified environments in ant-plant network studies are also crucial. In fact, some studies have shown that different types of disturbances can affect the organization of ant-plant interaction networks, for example: change in land use (Falcão et al. 2015), agricultural practices (Lara et al. 2020), agroforestry systems (Da-Rocha et al. 2016), habitat loss and fragmentation (Passmore et al. 2012; Emer et al. 2013; Corro et al. 2019), forest fires (Costa et al. 2018; Fagundes et al. 2018; da Silva et al. 2020), and chronic anthropogenic disturbance and rainfall (Câmara et al. 2018, 2019). However, more studies are still needed on ant-plant interaction networks mediated by other types of resources (e.g., floral nectar, sap, myrmecophytes, seed/fruit, substrate foraging, nesting sites), since that mostly studies involving EFN have been reported. Likewise, it is necessary to increase studies in other types of biomes (e.g., Mediterranean forests, woodlands and Scrub, temperate broadleaf and mixed forests), as well as in less studied ones (e.g., tropical and subtropical coniferous forests, tropical and subtropical dry broadleaf forests). This expansion of knowledge will provide a more thorough comprehension on how ant-plant interaction networks can be affected by disturbances in different biomes. Likewise, it has been suggested that this type of study may be useful for monitoring the impacts of environmental changes (Costa et al. 2018). On the other hand, also is very important to evaluate the robustness (Table 2) of these networks to environmental disturbance to know the tolerance of these interactions to species extinction (Passmore et al. 2012; Emer et al. 2013; Lara et al. 2020). It is also necessary to carry out more studies that involve the effect of understudied anthropogenic disturbances (e.g., land use change, agricultural practices, agroforestry systems, live fences), comparisons of the types of disturbance between biomes at different scales (e.g., at the landscape or regional level), and between the different mediated resources in ant-plant interaction networks. In addition, from the network approach, elucidating the

functional organization (Del-Claro et al. 2018) of interactions (that is, the function of each partner in the network), can assist in the improvement of conservation efforts, as functional interactions may ensure the integrity of the network structure and the ecosystem services that the networks provide.

## **CONCLUSIONS**

The study of ant-plant interactions under the graph theory approach has allowed us to elucidate the organizational structures of ant-plant interaction mediated by different types of resources. However, more studies are needed to understand the spatial (e.g., latitudinal, altitudinal, geographical) and temporal (e.g., day-night cycles, seasonal changes) dynamics of these networks in different environments. Taking into account that some ecosystems and regions of the world need to be studied in some of the aspects discussed in this study. There is still a need to develop a standardized and applicable methodology to sample ants on plants, of interactions mediated with different types of resources, and to use interaction accumulation curves for reliable descriptions of the sampling effort. Moreover, the proper use of network descriptors is necessary to study the complex relationships involving ants and plants, as long as they are properly used in line to the research question. On the other hand, it is necessary to explore new research approaches such as: estimating the diversity of interactions within empirical studies, assessing the effects of scale (local to regional), determining the organizational structure of multitrophic networks, unraveling the macroecological patterns of interactions mediated with different types of large scale resources, elucidating the fine-grained structures and their drivers at the local scale, and, overall, evaluating the anthropogenic effects on the networks. This will allow us to improve our understanding of the role of ant-plant interactions under a network approach in maintaining ecosystems.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We sincerely appreciate all the work of Victor Rico-Gray (R.I.P.) on the evolutionary ecology of complex interactions between ants and plants. His research was highly collaborative, forming strong bonds among those who shared his interests in how the web of

life is organized. Victor's story is not over. It will continue to be traced through countless scientists who were inspired by Victor's life and work. We thank Ignacio Castellanos and Ana Paola Martínez-Falcón for valuable comments and discussions on earlier versions of the manuscript. BJ-J thanks the scholarship (CVU 810008) granted by the Mexican National Commission of Science and Technology (CONACyT) to pursue her Ph.D. in Sciences in Biodiversity and Conservation at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

## **AUTHOR CONTRIBUTIONS**

BJ-J, WD and CEM originally formulated the idea. BJ-J made the literature review and constructed the database. WD, CEM made valuable suggestions to procedures. BJ-J and WD led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and edited the manuscript.

## **SUPPORTING INFORMATION**

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

**TABLE S1** Articles on ant-plant networks used in this review.

ID	Article title	Author (s)	Year	Journal	Country	Biomes	Study site	Elevation
1	Neither ant dominance nor abundance explain ant-plant network structure in Mexican temperate forests	Brenda Juárez-Juárez, Mariana Cuautle, Citlalli Castillo-Guevara, Karla López-Vázquez, María Gómez-Ortigoza, María Gómez-Lazaga, Cecilia Díaz-Castelazo, Carlos Lara, Gibrán R. Pérez-Toledo and Miguel Reyes	2020	PeerJ	Mexico	Tropical & Subtropical Coniferous Forests	1) Flor del Bosque State Park (FBSP) 2) La Malinche National Park (MNP)	1) 2,300-2,400 m a.s.l. 2) 2,700-2,900 m a.s.l.
2	Effect of agricultural land-use change on the structure of a temperate forest ant-plant interaction network	Carlos Lara, Emilia Martínez-Bolaños, Karla López-Vázquez, Cecilia Díaz-Castelazo, Citlalli Castillo-Guevara, Mariana Cuautle	2020	Entomological Science	Mexico	Tropical & Subtropical Coniferous Forests	La Malinche National Park (MNP)	2,700-2,900 m a.s.l.
3	Effects of time-since-fire on ant-plant interactions in southern Brazilian grasslands	Carolina Veronese Corrêa da Silva, Camila da Silva Goldas, Wesley Dáttilo, William Dröse, Milton de Souza Mendonça Jr., Luciana Regina Podgaiski	2020	Ecological Indicators	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Parque Natural Municipal Sain't Hilaire (PNMSSH)	82 m a.s.l.
4	To what extent is clearcutting vegetation detrimental to the interactions between ants and Bignoniaceae in a Brazilian savanna	Diego Anjos, Alexandra Bächtold, Denise Lange, Pietro Kiyoshi Maruyama, Kleber Del-Claro, Karsten Mody	2020	Journal of Insect Conservation	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia	NA
5	Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant-plant networks	Cecilia Díaz-Castelazo, Cristian A. Martínez-Adriano, Wesley Dáttilo and Victor Rico-Gray	2020	PeerJ	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	<100 m.a.s.l.
6	Diurnal foraging ant-tree co-occurrence networks are similar between canopy and understorey in a Neotropical rain forest	Reuber Antoniazzi, Jose García-Franco, Milan Janda, Maurice Leponce y Wesley Dáttilo	2020	Biotropica	Mexico	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas	200–350 m a.s.l.

7	The resource-mediated modular structure of a non-symbiotic ant-plant mutualism	Caios. Ballarin, Leandro Hachuy-Filho, Priscila A. Sanz-Veiga, and Felipe W. Amorim	2020	Ecological Entomology	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests 1-13) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands, 14) Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests, 15) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands, 16) Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests, 17-18) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands, 19) Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests, 20-25) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands, 26-27) Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests, 28) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands, 29) Tropical &	Reserva Ecológica Municipal da Serra do Japi	700-1300 m.a.s.l.
8	Macroecological patterns and correlates of ant-tree interaction networks in Neotropical savannas	Wesley Dáttilo and Heraldo L. Vasconcelos	2019	Global Ecology and Biogeography	Brazil	Cerrado savanna biome (29 sites) 1) Araguaina, 2) Santa Barbara, 3) Bom Jesus, 4) Bonito, 5) Barra do Garca, 6) Barreiras, 7) Brasilia, 8) Carolina, 9) Caldas Novas, 10) Campo Grande, 11) Chapada dos Veadeiros, 12) Chapada Guimaraes, 13) Mineiros, 14) Jaguariaiva, 15) Jalapao, 16) Mucuge, 17) Cachoeira da Fumaca, 18) Nova Xavantina, 19) Palmas, 20) Patrocinio, 21) Paracatu, 22) Pandeiros, 23) Presidente Olegario, 24) Sao Carlos, 25) Serra das Araras, 26) Ricardo Franco, 27) Sete Cidades, 28) Uberlandia, 29) Vila Bela.		NA

						Subtropical Dry Broadleaf Forests		
9	The dilemma of binary or weighted data in interaction networks	Patrícia Nakayama Miranda, José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro, Pedro Luna, Izaias Brasil, Jacques Hubert Charles Delabie, Wesley Dáttilo	2019	Ecological Complexity	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Brazilian Amazon	110 and 270 m.a.s.l.
10	Anthropogenic disturbance and rainfall variation threaten the stability of plant-ant interactions in the Brazilian Caatinga	Talita Câmara, Inara R. Leal, Nico Blüthgen, Fernanda M. P. Oliveira and Xavier Arnan	2019	Ecography	Brazil	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Catimbau National Park	NA
11	The influence of spatial sampling scales on ant-plant interaction network architecture	Wesley Dáttilo, Jeferson Vizentin-Bugoni, Vanderlei J. Debastiani, Pedro Jordano, Thiago J. Izzo	2019	Journal of Animal Ecology	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Brazilian Amazon	230-274 m.a.s.l.
12	Ant species richness and interactions in canopies of two distinct successional stages in a tropical dry forest	Reuber Antoniazzi, Raphael N. S. L. Garro, Wesley Dáttilo, Sérgio P. Ribeiro, Frederico S. Neves	2019	Science of Nature	Brazil	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Parque Estadual da Mata Seca	493 m.a.s.l.
13	Forest cover and landscape heterogeneity shape ant-plant co-occurrence networks in human-dominated tropical rainforests	Erick J. Corro, Diana A. Ahuatzin, Armando Aguirre Jaimes, Mario E. Favila, Milton Cezar Ribeiro, Juan C. López-Acosta, Wesley Dáttilo	2019	Landscape Ecology	Mexico	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	“Los Tuxtlas” Biosphere Reserve (LTBR) (16 sites).	0 and 1600 m.a.s.l.
14	Limited effects of fire disturbances of the species diversity and structure of ant-plant interaction networks in Brazilian Cerrado	Roberth Fagundes, Denise Lange, Diego Vinícius Anjos, Filipe Paixão de Lima, Larissa Nahas, Erick J. Corro, Pricila Bonifácio Gomes Silva, Kleber Del-Claro, Sérgio Pontes Ribeiro, Wesley Dáttilo	2018	Acta Oecologica	Brazil	1) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands 2) Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	1) Clube Caça e Pesca Itororó 2) Parque Estadual do Itacolomi	NA
15	From species to individuals: does the variation in ant-plant networks scale result in structural and functional changes?	Elmo B. A. Koch, Wesley Dáttilo, Flávio Camarota, Heraldo L. Vasconcelos	2018	Population Ecology	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Reserva Ecológica do Panga	NA

16	Beta diversity of ant-plant interactions over day-night periods and plant physiognomies in a semiarid environment	Pedro Luna, Yasmira Peñaloza-Arellanes, Ana Lucía Castillo-Meza, Juan H. García-Chávez, Wesley Dáttilo	2018	Journal of Arid Environments	Mexico	Deserts & Xeric Shrublands	Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve: 1) the “Tetechera” 2) the “Mezquitera”	1500-1600 m.a.s.l.
17	Highly modular pattern in ant-plant interactions involving specialized and non specialized myrmecophytes	Alain Dejean, Frédéric Azémar, Frédéric Petitclerc, Jacques H. C. Delabie, Bruno Corbara, Céline Leroy, Régis Céréghino, Arthur Compin	2018	Science of Nature	French Guiana	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Field station at Petit Saut, Sinnamary	0-100 m.a.s.l.
18	Unmasking the architecture of ant±diaspore networks in the Brazilian Savanna	Diego Anjos, Wesley Dáttilo, Kleber Del-Claro	2018	PLoS ONE	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia	NA
19	Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant-plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest	Talita Câmara, Inara R. Leal, Nico Blüthgen, Fernanda M. P. Oliveira, Rubens T. de Queiroz, Xavier Arnan	2018	Journal of Animal Ecology	Brazil	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Catimbau National Park	NA
20	Resilience to fire and climate seasonality drive the temporal dynamics of ant-plant interactions in a fire-prone ecosystem	Fernanda V. Costa, Nico Blüthgen, Arleu B. Viana-Junior, Tadeu J. Guerra, Laura Di Spirito, Frederico S. Neves	2018	Ecological Indicators	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Morro da Pedreira Environmental Protection Area	1100-1200 m.a.s.l.
21	Ants at Plant Wounds: A Little-Known Trophic Interaction with Evolutionary Implications for Ant-Plant Interactions	Michael Staab, Felix Fornoff, Alexandra-Maria Klein, and Nico Blüthgen	2017	The American Naturalist	China	Temperate Broadleaf & Mixed Forests	Village Xingangshan, Jiangxi province	100-300 m.a.s.l.
22	Assessing the impacts of tramp and invasive species on the structure and dynamic of ant-plant interaction networks	Jéssica C.F. Falcão, Wesley Dáttilo, Cecilia Díaz-Castelazo, Victor Rico-Gray	2017	Biological Conservation	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
23	Network reorganization and breakdown of an ant-plant protection mutualism with elevation	Nichola S. Plowman, Amelia S. C. Hood, Jimmy Moses, Conor Redmond, Vojtech Novotny, Petr Klimes and Tom M. Fayle	2017	Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	Papua New Guinea	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	The slopes of Mount Wilhelm	700-1600 m.a.s.l.

24	Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory	R. Fagundes, W. Dáttilo, S. P. Ribeiro, V. Rico-Gray, P. Jordano and K. Del-Claro	2017	Biological Journal of the Linnean Society	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Parque Estadual do Itacolomi (PEIT)	700-1770 m a.s.l.
25	High resilience of seed dispersal webs highlighted by the experimental removal of the dominant disperser	Timóteo S, Ramos JA, Vaughan IP, Memmott J	2016	Current Biology	Portugal	Mediterranean Forests, Woodlands & Scrub	The Portuguese Montado State of Bahia: 1) The Una Biological Reserve 2) Fazenda Ararauna 3) Fazenda Bonfim 4) Fazenda Vera Cruz 5) Fazenda Santa Rita 6) Cocoa Farming Research Center (CEPEC/CEPLAC).	NA
26	Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant-bromeliad interactions in agroforestry system canopies	Wesley D. DaRocha, Frederico S. Neves, Wesley Dáttilo, Jacques H.C. Delabie	2016	Forest Ecology and Management	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Morro da Pedreira Environmental Protection Area	1100-1200 m.a.s.l.
27	Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands	Fernanda V. Costa, Marco A. R. Mello, Judith L. Bronstein, Tadeu J. Guerra, Renata L. Muylaert, Alice C. Leite, Frederico S. Neves	2016	PLoS ONE	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
28	Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant-plant interaction networks	Jéssica C.F. Falcão, Wesley Dáttilo, Victor Rico-Gray	2016	Ecological Complexity	Mexico	Mangroves		
29	Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon	Jéssica C.F. Falcão, Wesley Dáttilo, Thiago J. Izzo	2015	Forest Ecology and Management	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	São Nicolau farm	254 m.a.s.l.
30	Community structure and ecological specialization in plant-ant interactions	Paola A. Barriga, Carsten F. Dormann, Edward E. Gbur§ and Cynthia L Sagers	2015	Journal of Tropical Ecology	Costa Rica (1), Ecuador (2), Peru (3).	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	1) La Selva Biological Station 2) Yasuní Research Station 3) Research and	NA



							Training Center at Los Amigos River (CICRA).	
31	The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment	Gilberto M. M. Santos, Wesley Dáttilo and Steven J. Presley	2014	Ecological Entomology	Brazil	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	The Brazilian Caatinga	480 m.a.s.l.
32	Ant-Plant Interaction in a Tropical Savanna: May the Network Structure Vary over Time and Influence on the Outcomes of Associations?	Denise Lange, Kleber Del-Claro	2014	PLoS ONE	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia	NA
33	Individual-Based Ant-Plant Networks: Diurnal-Nocturnal Structure and Species-Area Relationship	Wesley Dáttilo, Roberth Fagundes, Carlos A. Q. Gurka, Mara S. A. Silva, Marisa C. L. Vieira, Thiago J. Izzo, Cecilia Díaz-Castelazo, Kleber Del-Claro, Victor Rico-Gray	2014	PLoS ONE	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	1) Parque Estadual do Itacolomi 2) Estação Ecológica Serra das Araras.	NA
34	Importance of interaction frequency in analysis of ant-plant networks in tropical environments	Wesley Dáttilo, Ingrid Sánchez-Galván, Denise Lange, Kleber Del-Claro and Víctor Rico-Gray	2014	Journal of Tropical Ecology	1) Australia 2) Papua New Guinea 3) Venezuela 4 y 5) Brazil 6) Mexico	1-4) Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests 5) Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands 6) Mangroves	1) Australian Canopy Crane in Cape Tribulation 2) Baiyer River Wildlife Sanctuary 3) the upper Orinoco region (State of Amazonas) 4) Amazon tropical rainforest 5) Neotropical savanna 6) Centro de Investigaciones Costeras La Mancha	1) 80 m.a.s.l 2) 1000 m.a.s.l 3) 110 m.a.s.l 4) NA 5) NA 6) < 100 m.a.s.l.
35	Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks	Wesley Dáttilo, Cecilia Díaz-Castelazo and Victor Rico-Gray	2014	Biological Journal of the Linnean Society	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
36	Canopy Openness Enhances Diversity of Ant-Plant Interactions in the	Wesley Dáttilo and Lee Dyer	2014	BIOTROPICA	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	São Nicolau farm	254 m.a.s.l.

37	Brazilian Amazon Rain Forest The structure of ant-plant ecological networks: Is abundance enough?	Wesley Dáttilo, Flavia M. D. Marquitti, Paulo R. Guimarães Jr. and Thiago J. Izzo	2014	Ecology	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	São Nicolau Farm	254 m.a.s.l.
38	Extrafloral nectar fuels ant life in deserts	Adriana Aranda-Rickert, Patricia Diez and Brigitte Marazzi	2014	AoB PLANTS	Argentina	Montane Grasslands & Shrublands	The 'Jarillal' site and the 'Piedmont' site	1100-1400 m.a.s.l.
39	Spatial structure of ant-plant mutualistic networks	Wesley Dáttilo, Paulo R. Guimarães Jr. and Thiago J. Izzo	2013	Oikos	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	São Nicolau Farm	254 m.a.s.l.
40	Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna	Denise Lange, Wesley Dáttilo and Kleber Del-Claro	2013	Ecological Entomology	Brazil	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia	NA
41	Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest	Wesley Dáttilo, Victor Rico-Gray, Domingos J. Rodrigues and Thiago J. Izzo	2013	Ecological Entomology	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Brazilian Amazon	254 m.a.s.l.
42	Effects of Dam-Induced Landscape Fragmentation on Amazonian Ant-Plant Mutualistic Networks	Carine Emer, Eduardo Martins Venticinque and Carlos Roberto Fonseca	2013	Conservation Biology	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	The Balbina Dam in Central Amazon	NA
43	Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network	Cecilia Díaz-Castelazo, Ingrid R. Sánchez-Galván, Paulo R. Guimarães Jr., Rafael L. Galdini Raimundo and Víctor Rico-Gray	2013	Annals of Botany	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
44	Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant-plant networks	Wesley Dáttilo, Thiago J. Izzo, Heraldo L. Vasconcelos, Víctor Rico-Gray	2013	Arthropod-Plant Interactions	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Dynamics Of Forest Fragments Project (BDFFP)	NA
45	Different tolerances of symbiotic and nonsymbiotic ant-plant networks to species extinctions	Wesley Dáttilo	2012	Network Biology	1) Peru 2) Australia	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	1) Parque Nacional Manu 2) la Grulla Australiana del Dosel en la Tribulación del Cabo	NA

46	Effect of Hurricane Karl on a plant-ant network occurring in coastal Veracruz, Mexico	Ingrid R. Sánchez-Galván, Cecilia Díaz-Castelazo and Víctor Rico-Gray	2012	Journal of Tropical Ecology	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
47	Resilient Networks of Ant-Plant Mutualists in Amazonian Forest Fragments	Heather A. Passmore, Emilio M. Bruna, Sylvia M. Heredia, Heraldo L. Vasconcelos	2012	PLoS ONE	Brazil	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Brazil's Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP)	50-150 m.a.s.l.
48	Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant-plant network	Víctor Rico-Gray, Cecilia Díaz-Castelazo, Alfredo Ramírez-Hernández, Paulo R. Guimarães Jr., J. Nathaniel Holland	2012	Arthropod-Plant Interactions	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
49							The Ogasawara Islands: 1) island (Chichi-jima) 2) island (Haha-jima) 3) island (Ani-jima) 4) island (Mukou-jima) 5) island (Nishi-jima)	
50	Species interactions–area relationships: biological invasions and network structure in relation to island area	Shinji Sugiura	2010	Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	Japan	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests		0-500 m.a.s.l.
51	Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks?	Scott A. Chamberlain, Jeffrey R. Kilpatrick, J. Nathaniel Holland	2010	Oecologia	United States of America	Deserts & Xeric Shrublands	Ironwood Forest National Monument (IFNM)	683 m.a.s.l.
52	Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period	Cecilia Díaz-Castelazo, Paulo R. Guimarães, Jr., Pedro Jordano, John N. Thompson, Robert J. Marquis, and Víctor Rico-Gray	2010	Ecology	Mexico	Mangroves	Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA)	< 100 m.a.s.l.
	Body size predicts degree in ant–plant mutualistic networks	S. A. Chamberlain and J. N. Holland	2009	Functional Ecology	1) Mexico 2) United States of America	Deserts & Xeric Shrublands	The Sonoran Desert of Arizona (USA) and Sonora (Mexico), in 8 sites: 1) Seri flats (SF)(México) 2) Atta flats	NA

									(AF)(México)			
									3)Teddy peak			
									(TP)(México)			
									4) Staghorn saddle			
									(SS)(México)			
									5) Alamo canyon			
									(AC)(USA)			
									6) Arches			
									(AR)(USA)			
									7) Semilla flats			
									(SM)(USA)			
									8) Cholla garden			
									(CG)(USA)			
53									1) Biological			
									Dynamics of Forest			
									Fragments Project			
									2) Manu National			
									Park			
									3) Island in the			
									upper Orinoco river			
									4) Gombak Field			
									Studies Center			
									5) Parque Estadual			
									Intervales			
									6) Parque Estadual	1) NA		
									da Ilha do Cardoso	2) 400 m a.s.l		
									7 y 8) Centro de	3) NA		
									Investigaciones	4)250-350 m a.s.l		
									Costeras La Mancha	5) 70 m a.s.l		
									(CICOLMA)	6) 0-800 m a.s.l		
									9) Valle de	7) <200 m.a.s.l		
									Zapotitlán, Puebla	8) <100 m a.s.l		
									10) Parque	9)1450-1600		
									Ecológico Francisco	m.a.s.l		
									Xavier Clavijero	10) 1280 m a.s.l.		
54									1) Centro de			
									Investigaciones			
									Costeras La Mancha	1) <100 m.a.s.l		
									(CICOLMA),	2) 1450-1600		
									Veracruz	m.a.s.l		
									2) Valle de	3) < 3m.a.s.l		
									Zapotitlán, Puebla	4) 1280 m.a.s.l.		
	Interaction Intimacy	Paulo R. Guimarães, Jr., Victor										
	Affects Structure and	Rico-Gray, Paulo S. Oliveira,										
	Coevolutionary Dynamics	Thiago J. Izzo, Sérgio F. dos										
	in Mutualistic Networks	Reis, and John N. Thompson	2007	Current Biology	1, 5, 6) Brazil	1-6) Tropical &						
					2) Peru	Subtropical Moist						
					3) Venezuela	Broadleaf Forests						
					4) Malaysia	7-8) Mangroves						
					7-10) Mexico	9) Deserts & Xeric						
						Shrublands						
						10) Tropical &						
						Subtropical Moist						
						Broadleaf Forests						
						1) Mangroves						
						2) Deserts & Xeric						
						Shrublands						
						3) Mangroves						
						4) Tropical &						
						Subtropical Moist						
						Broadleaf Forests						
	Asymmetries in	Paulo R. Guimarães Jr., Victor										
	specialization in ant-plant	Rico-Gray, Sérgio Furtado dos										
	mutualistic networks	Reis and John N. Thompson	2006	Proceedings of the								
				Royal Society B:								
				Biological Sciences	Mexico							

3) San Benito beach,  
Yucatán  
4) Parque Ecológico  
Clavijero, Veracruz

Continuation of the table.

ID	Longitude	Latitude	Sampling method	Sampling (day or night)	Type of interaction	Network type	Network structure	Network-level and species-level indices
1								NODF, web asymmetry, specialisation asymmetry, species strength, core-periphery structure of the network.
2	1) -98.333333 2) -98.033333	1) 19.016667 2) 19.233333	Direct sampling	Day	Foraging substrate, extrafloral nectar, floral nectar	Species-based networks	Nested	NODF, web asymmetry, interaction strength asymmetry, niche overlap, connectance, H2', robustness, species strength, d', Interaction push/pull, core-periphery structure of the network.
3	-98.033333	19.233333	Direct sampling	Day	Foraging substrate, extrafloral nectar, floral nectar	Species-based networks	Nested	d', core-periphery structure of the network.
4	-51.083333	-30.083333	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Individual-based network	NA	d', core-periphery structure of the network.
5	-48.291667	-18.9625	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Low specialization	H2', d', betweenness, eigenvalue.
6	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested	NODF, connectance, dependence asymmetry, weighted NODF, niche overlap, modularity, species strength, d', core-periphery structure of the network.
7	-95.066667	18.566667	Baits	Day	Nesting sites	Species-based networks	Nested	Network size, H2', interaction diversity, modularity, weighted NODF, core-periphery structure of the network, C-score.
	1) -46.883333 2) 47.083333	1) -23.216667 2) -23.316667	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Individual-based network	Modular	Connectance, weighted NODF, H2', niche overlap, weighted modularity, d'.

8	1) -48.13789, 2) -49.254047, 3) -44.72121, 4) -56.519609, 5) -52.267497, 6) -45.15875, 7) -47.932613, 8) -47.31867, 9) -48.669147, 10) -54.727487, 11) -47.766275, 12) -55.967806, 13) -53.008557, 14) -49.664758, 15) -46.746651, 16) -41.470306, 17) -52.787695, 18) -52.347945, 19) -48.351228, 20) -47.044384, 21) -47.066108, 22) -44.682816, 23) -46.489295, 24) -47.863251, 25) -57.200833, 26) -60.072623, 27) -41.709598, 28) -48.396649, 29) -59.784581	1) -7.231333, 2) -22.79938, 3) -9.28523, 4) -20.966, 5) -15.850563, 6) -12.149917, 7) -15.957347, 8) -7.215333, 9) -17.785774, 10) -20.426136, 11) -14.138911, 12) -15.354222, 13) -17.908865, 14) -24.187756, 15) -10.569466, 16) -12.963667, 17) -15.078531, 18) -14.708312, 19) -10.526482, 20) -19.192179, 21) -17.190608, 22) -15.493818, 23) -18.199651, 24) -21.968422, 25) -15.633056, 26) -14.912298, 27) -4.099131, 28) -19.172832, 29) -15.062305	Baited pitfall traps	Day/night	Nesting sites, foraging substrate	Species-based network	NA	Network size, interaction diversity, H2', weighted NODF, weighted modularity, interaction beta diversity, interaction dissimilarity.
9			Entomological umbrella	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Mixed: Nested (binary data), modular (abundance data).	Generality, vulnerability, NODF, WNODF, modularity, d', species strength.
10	-67.81	-9.973						Weighted generality, weighted vulnerability, interaction evenness, H2', d'.
11	1) -37.158333 2) -37.244444	1) -8.4 2) -8.609722	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Low specialization	Diversity of ants and plants, number of interactions, NODF, weighted NODF, H2', modularity, weighted modularity.
	-58.25	-9.8	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	NA	

12	1) -43.92 2) -44.07	1) -14.81 2) -14.936667	Pitfall traps and entomological umbrella	Day/night	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Low specialization	H2', C-score, core-periphery structure of the network.
13	1) -95.07, 2) -95.05, 3) -95.07, 4) -95.04, 5) -95.08, 6) -95.07, 7) -95.08, 8) -95.09, 9) -95.08, 10) -95.05, 11) -95.06, 12) -95.09, 13) -95.09, 14) -95.12, 15) -95.12, 16) -95.11	1) 18.58, 2) 18.6, 3) 18.61, 4) 18.57, 5) 18.6, 6) 18.59, 7) 18.62, 8) 18.63, 9) 18.64 10) 18.59, 11) 18.58, 12) 18.62, 13) 18.6, 14) 18.63 15) 18.64, 16) 18.59	Entomological umbrella	Day	Foraging substrate	Species-based network	NA	Diversity of ants and plants, Shannon diversity, H2', core-periphery structure of the network.
14								Mean number of interactions, Shannon diversity, niche overlap, network size, degree, connectance, H2', NODF, modularity.
15	1) -48.291667 2) -43.8305	1) -18.9625 2) -20.694167	Direct sampling Baited pitfall traps and entomological umbrella	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	NA	Core-periphery structure of the network, NODF, contribution to nestedness, d'.
16	-48.383333	-19.166667	Entomological umbrella and direct sampling	Day/night	Extrafloral nectaries	Individual-based network	Nested	NODF, core-periphery structure of the network, interaction beta diversity, interaction dissimilarity.
17	1) -97.459167 2) -97.454444	1) 18.3275 2) 18.325278	Direct sampling	Day	Myrmecophyte	Species-based network Individual-based networks	Nested Mixed (modular, high specialized)	Modularity, H2', weighted nestedness, connectance.
18	-52.976278	5.058333						Species strength, core-periphery structure of the network, H2', degree, NODF, modularity.
19	-48.291667	-18.9625	Direct sampling	Day	Seed/fruit	Species-based network	Mixed (nested, intermediate specialized)	Weighted generality, weighted vulnerability, interaction evenness, H2', d'.
	1) -37.158333 2) -37.158333	1) -8.4 2) -8.606944	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Low specialized	

20					Extrafloral nectaries, floral nectar, seed/fruit, foraging substrate	Species-based network	NA	Frequency of interactions, Shannon diversity.
21	-43.591111	-19.296944	Direct sampling	Day		Species-based network	Low specialized	H2', generality.
22	117.9	29.116667	Direct sampling	Day	Sap			Core-periphery structure of the network, NODF, interaction diversity, H2', diversity of ants and plants, network size, number of interactions.
23	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Nested	Connectance, generality, vulnerability, modularity, H2'.
24	145.27	-5.721667	Direct sampling	Day	Myrmecophyte	Species-based network	Low specialized	
25	-43.8305	-20.694167	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Nested	NODF
26	-8.324761	38.70353	Direct sampling	Day	Seed/fruit	Species-based network	NA	H2', interaction evenness, vulnerability, connectance, interaction strength asymmetry, robustness.
27	1) -39.062117 2) -39.162883 3) -39.1929 4) -39.155967 5) -39.196433 6) -39.23133	1) -15.187167 2) -15.307517 3) -14.6601 4) -15.30545 5) -14.69815 6) -14.75532	Canopy hamper	Day	Foraging substrate, nesting sites	Species-based network	Mixed (High specialized: network NF, intermediate specialized: network MCA, nested: only AFS networks).	Connectance, links per species, H2', NODF, modularity.
28	-43.594667	-19.290917	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries, floral nectar, seed/fruit, foraging substrate	Species-based network	Mixed (low specialized, modularity, nested)	Weighted NODF, modularity, H2', niche overlap, network size, frequency of interactions, richness of interactions, centrality. Network size, links per species, Shannon diversity, H2', robustness, NODF, modularity.
29	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Nested	
30	-58.25	-9.8	Entomological umbrella	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	NA	H2', Shannon diversity.
31	1) -83.983333 2) -76.4 3) -70.1	1) 10.433333 2) -0.683333 3) -12.55	Direct sampling	Day	Myrmecophyte	Species-based networks	Mixed (high specialized, modularity)	NODF, modularity, niche overlap, interaction-push-pull, H2', d', robustness.
	-39.85	-12.9	Direct sampling	Day	Floral nectar	Species-based networks	Nested	Number of interactions, the mean number of ant and plant species, degree, connectance,



									modularity, C-score, NODF, H2', d', niche overlap, core-periphery structure of the network.
32	-48.283333	-18.966667	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Mixed (nested, low specialized)		Connectance, degree, H2', NODF, web asymmetry.
33									H2', NODF, modularity, core-periphery structure of the network, Jaccard's similarity.
34	1) -43.5 2) -43.5 1) 145.45 2) 144.1667 3) -65.6 4) -58.25 5) -48.283333 6) -96.38069	1) -20.433333 2) -20.4 1) -16.116667 2) -5.5 3) 3.166667 4) -9.8 5) -18.966667 6) 19.59057	Direct sampling	Day/night	Extrafloral nectaries	Individual-based networks	Mixed (intermediate specialized, nested)		
35			Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Mixed (3 networks nested and 3 non-nested)		NODF, weighted NODF.
36	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Nested		NODF, core-periphery structure of the network.
37	-58.25	-9.8	Entomological umbrella	Day	Foraging substrate	Species-based networks	NA		Interaction diversity, interaction evenness, niche overlap.
38	-58.25	-9.8	Entomological umbrella	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested		Connectance, the mean number of interactions per plant and ant species, H2', modularity, NODF, core-periphery structure of the network, interaction beta diversity.
39	-66.933333	-28.8	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Low specialized		Links per species, H2'.
40	-58.25	-9.8	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Mixed (nested, low specialized)		Connectance, H2', NODF, interaction beta diversity, core-periphery structure of the network.
41	-48.283333	-18.966667	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Mixed (nested, intermediate specialized)		NODF, H2', d', core-periphery structure of the network.
42	-58.25	-9.8	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Nested		NODF.
	-59.473611	-1.917222	Direct sampling	Day	Myrmecophyte	Species-based network	Modular		NODF, weighted NODF, network size, connectance, modularity, robustness.

43									
44	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based network	Mixed (nested, low modularity)	NODF, degree, connectance, niche overlap, modularity, Jaccard's similarity.	
45	-54.833333	-2.416667	Direct sampling	Day	Myrmecophyte	Species-based networks	Modular Mixed (nonsymbiotic: nested, simbiotic network: high specialized, both low modularity)	Modularity, links per species, number of interactions, connectance.	
46	1) -71.366667 2) 145.45	1) -11.866667 2) -16.116667	Direct sampling	Day	Myrmecophyte, extrafloral nectaries, floral nectar	Species-based networks		Links per species, H2', modularity, NODF, robustness.	
47	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested	Degree, connectance, nestedness, contributions to nestedness, core-periphery structure of the network.	
48	-60	-2.5	Direct sampling	Day	Myrmecophyte	Species-based networks	Nested	Diversity of ants and plants, links per species, linkage density, connectance, weighted nestedness, robustness.	
49	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested	NODF, core-periphery structure of the network.	
50	1) 142.21771 2) 142.15464 3) 142.20983 4) 142.12948 5) 142.16638	1) 27.07504 2) 26.67965 3) 27.12617 4) 26.60497 5) 27.11829	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested	Connectance, NODF.	
51	1) -111.450556 2) -111.50922	1) 32.457861 2) 32.474472	Direct sampling	Day/night	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested	Asymmetry, nestedness.	
52	-96.38069	19.59057	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested	Mean degree values for plants and ants, connectance, nestedness, nestedness contributions, core-periphery structure of the network.	
	1) -111.954944 2) -111.96328 3) -111.97347 4) -112.04975 5) -112.72817 6) -112.71572	1) 28.876556 2) 28.881833 3) 28.956583 4) 28.974472 5) 32.071278 6) 32.038389	Direct sampling	Day/night	Extrafloral nectaries	Species-based networks	NA	Degree distribution	

53	7) -112.81639	7) 32.192111					
	8) -112.77344	8) 32.181833					
	1) -59.716667	1) -2.4					
	2) -71.366667	2) -11.866667					
	3) -65.633333	3) 3.133333					
	4) 101.75	4) 3.316667					
	5) -48.066667	5) -24.233333					
	6) -47.93593	6) -25.12492					
	7) -96.38069	7) 19.59057					
	8) -96.38069	8) 19.59057			Myrmecophyte, nesting sites, seed/fruit, extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested
9) -97.333333	9) 18.333333						
10) -96.916667	10) 19.5	Direct sampling	Day, night (1)				
54	1) -96.38069	1) 19.59057					
	2) -97.333333	2) 18.333333					
	3) -89.166667	3) 21.333333					
	4) -96.95	4) 19.5	Direct sampling	Day	Extrafloral nectaries	Species-based networks	Nested

## REFERENCES

- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Anjos DV, Luna P, Borges CCR, Dáttilo W, Del-Claro K (2019) Structural changes over time in individual-based networks involving a harvester ant, seeds, and invertebrates. *Ecol Entomol* 44:753–761. <https://doi.org/10.1111/een.12764>
- Antoniazzi R, Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 185–196). Springer, Cham.
- Antoniazzi R, García-Franco J, Janda M, Leponce M, Dáttilo W (2020) Diurnal foraging ant–tree co-occurrence networks are similar between canopy and understorey in a Neotropical rain forest. *Biotropica* 00:1–13. <https://doi.org/10.1111/btp.12773>
- Antoniazzi R, Garro RNSL, Dáttilo W, Ribeiro SP, Neves FS (2019) Ant species richness and interactions in canopies of two distinct successional stages in a tropical dry forest. *Sci Nat* 106:1–14. <https://doi.org/10.1007/s00114-019-1614-0>
- Aranda-Rickert A, Diez P, Marazzi B (2014) Extrafloral nectar fuels ant life in deserts. *AoB PLANTS* 6:plu068. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu068>
- Bañol C, Pérez N, Piñol J, Barrientos JA, Ventura D (2017) Interacción de la red áfido-parasitoide-hormiga en plantas asociadas a un cultivo ecológico de cítricos. *Ecosistemas* 26:67–79. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-3.09>
- Barrat A, Barthélemy M, Pastor-Satorras R, Vespignani A (2004) The architecture of complex weighted networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101:3747–3752. <https://doi.org/10.1073/pnas.0400087101>
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–33. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>

- Borrett SR, Sheble L, Moody J, Anway EC (2018) Bibliometric review of ecological network analysis: 2010–2016. *Ecol Modell* 382:63–82.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.020>
- Bronstein JL (1998) The contribution of ant plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30:150–161. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00050.x>
- Brownrigg R, Minka TP, Deckmyn A (2018) maps: draw geographical maps. R package version 3.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=maps>
- Buckley RC (1982) Ant–plant interactions: a world review. In: Buckley RC, editor. Ant–plant interactions in Australia (pp. 111–141). The Hague: Dr. W. Junk Publishers
- Burgos E, Ceva H, Perazzo RPJ, Devoto M, Medan D, Zimmermann M, Delbue AM (2007) Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology* 249:307–313. doi: 10.1016/j.jtbi.2007.07.030.
- Câmara T, Leal IR, Blüthgen N, Oliveira FM, Arnan X (2019) Anthropogenic disturbance and rainfall variation threaten the stability of plant–ant interactions in the Brazilian Caatinga. *Ecography* 42:1960–1972. <https://doi.org/10.1111/ecog.04531>
- Câmara T, Leal IR, Blüthgen N, Oliveira FM, Queiroz RTD, Arnan X (2018) Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *J Anim Ecol* 87:1022–1033. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12820>
- Cearreta A (2017) El antropoceno. *Grand place* 7:39–51
- Chamberlain SA, Holland JN (2009) Body size predicts degree in ant–plant mutualistic networks. *Funct Ecol* 23:196–202. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1673-6>
- Chamberlain SA, Kilpatrick JR, Holland JN (2010) Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks? *Oecologia* 164:741–750. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1673-6>
- Corro EJ, Ahuatzin DA, Jaimes AA, Favila ME, Ribeiro MC, López-Acosta JC, Dáttilo W (2019) Forest cover and landscape heterogeneity shape ant–plant co-occurrence networks in human-dominated tropical rainforests. *Landsc Ecol* 34:93–104.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-018-0747-4>

- Costa FV, Blüthgen N, Viana-Junior AB, Guerra TJ, Di Spirito L, Neves FS (2018)  
Resilience to fire and climate seasonality drive the temporal dynamics of ant-plant interactions in a fire-prone ecosystem. *Ecol Indic* 93:247–255.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.001>
- Costa FV, Mello MAR, Bronstein JL, Guerra TJ, Muylaert RL, Leite AC, Neves FS (2016)  
Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PLoS ONE* 11:e0167161.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167161>
- Cué-Brugueras M, Oramas-Díaz J (2008) Síntesis de información y artículos de revisión. *ACIMED* 17:1024–9435. [http://bvs.sld.cu/revistas/aci/vol17\\_2\\_08/aci07208.htm](http://bvs.sld.cu/revistas/aci/vol17_2_08/aci07208.htm)
- Dáttilo W (2012) Different tolerances of symbiotic and nonsymbiotic ant-plant networks to species extinctions. *Netw Biol* 2:127–138
- Dáttilo W, Corro EJ, Ahuatzin DA, Regolin AL, López-Acosta JC, Ribeiro MC (2022)  
Scale of effect matters: Forest cover influences on tropical ant-plant ecological networks. *Food Webs* 33:e00256.
- Dáttilo W, Dyer L (2014) Canopy openness enhances diversity of ant-plant interactions in the Brazilian Amazon rain forest. *Biotropica* 46:712–719.  
<https://doi.org/10.1111/btp.12157>
- Dáttilo W, Fagundes R, Gurka CAQ, Silva MSA, Vieira MCL, Izzo TJ, Díaz-Castelazo C, Del-Claro K, Rico-Gray V (2014a) Individual-based ant-plant networks: diurnal–nocturnal structure and species–area relationship. *PLoS ONE* 9:e99838.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099838>
- Dáttilo W, Izzo TJ, Vasconcelos HL, Rico-Gray V (2013a) Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant-plant networks. *Arthropod Plant Interact* 7:455–461.  
<https://doi.org/10.1007/s11829-013-9256-1>
- Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) *Ecological networks in the tropics*. Springer International Publishing.
- Dáttilo W, Rico-Gray V, Rodrigues DJ, Izzo TJ (2013b) Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest. *Ecol Entomol* 38:374–380. <https://doi.org/10.1111/een.12029>

- Dáttilo W, Sánchez-Galván I, Lange D, Del-Claro K, Rico-Gray V (2014b) Importance of interaction frequency in analysis of ant–plant networks in tropical environments. *J Trop Ecol* 30:165–168. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000813>
- Dáttilo W, Vasconcelos HL (2019) Macroecological patterns and correlates of ant–tree interaction networks in Neotropical savannas. *Glob Ecol Biogeogr* 00:1–12. <https://doi.org/10.1111/geb.12932>
- Dáttilo W, Vizentin-Bugoni J, Debastiani VJ, Jordano P, Izzo TJ (2019) The influence of spatial sampling scales on ant–plant interaction network architecture. *J Anim Ecol* 88:903–914. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12978>
- DaRocha WD, Neves FS, Dáttilo W, Delabie JHC (2016) Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant–bromeliad interactions in agroforestry system canopies. *For Ecol Manag* 372:128–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.011>
- da Silva CVC, da Silva Goldas C, Dattilo W, Dröse W, de Souza Mendonça Jr M, Podgaiski LR (2020) Effects of time-since-fire on ant-plant interactions in southern Brazilian grasslands. *Ecol Indic* 112:106094. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106094>
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972. DOI: 10.1126/science.1082074
- Dehling DM (2018) The structure of ecological networks. In W. Dáttilo, V. Rico-Gray (eds.), *Ecological networks in the tropics* (pp. 29-42). Springer International Publishing
- Dejean A, Azémar F, Petitclerc F, Delabie JHC, Corbara B, Leroy C, Céréghino R, Compin A (2018) Highly modular pattern in ant–plant interactions involving specialized and non–specialized myrmecophytes. *Sci Nat* 105:43. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1570-0>
- Del-Claro K, Lange D, Torezan-Silingardi HM, Anjos DV, Soares Calixto E, Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) The complex ant–plant relationship within tropical ecological networks. In W. Dáttilo, V. Rico-Gray (eds.), *Ecological networks in the tropics* (pp. 59-72). Springer International Publishing

- Del-Claro K, Rico-Gray V, Torezan-Silingardi HM, Alves-Silva E, Fagundes R, Lange D, Dáttilo W, Vilela AA, Aguirre A, Rodriguez-Morales D (2016) Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insect Soc* 63:207–221. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0466-2>
- Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM (2021) *Plant-animal interactions*. Springer International Publishing.
- Delmas E, Besson M, Brice MH, Burkle LA, Dalla Riva GV, Fortin MJ, Gravel D, Guimarães PRJr, Hembry DH, Newman EA, Olesen JM, Pires MM, Yeakel JD, Poisot T. (2019) Analysing ecological networks of species interactions. *Biol Rev* 94:16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Díaz-Castelazo C, Martínez-Adriano CA, Dáttilo W, Rico-Gray V (2020) Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant–plant networks. *PeerJ* 8:e8314. <https://doi.org/10.7717/peerj.8314>
- Dinerstein E, Olson D, Joshi A, Vynne C, Burgess ND, Wikramanayake E, Hahn N, Palminteri S, Hedao P, Noss R, Hansen M, Locke H, Ellis EC, Jones B, Barber CV, Hayes R, Kormos C, Martin V, Crist E, Sechrest W, Price L, Baillie JEM, Weeden D, Suckling K, Davis C, Sizer N, Moore R, Thau D, Birch T, Potapov P, Turubanova S, Tyukavina A, De Souza N, Pintea L, Brito JC, Llewellyn OA, Miller AG, Patzelt A, Ghazanfar SA, Timberlake J, Klöser H, Shennan-Farpón Y, Kindt R, Barnekow Lillesø JP, Van Breugel P, Graudal L, Voge M, Al-Shammari KF, Saleem M (2017) An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *Bioscience* 20:1–12. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>
- Donthu N, Kumar S, Mukherjee D, Pandey N, Lim WM (2021) How to conduct a bibliometric analysis: An overview and guidelines. *J Bus Res* 133:285–296. <https://doi.org/10.1016/j.jbusres.2021.04.070>
- Dormann CF, Fruend J, Gruber B. 2021. Package "Bipartite": visualizing bipartite networks and calculating some (ecological) indices. Available at <http://cran.rproject.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf> (accessed on 10 August 2021).
- Emer C, Venticinque EM, Fonseca CR (2013) Effects of dam-induced landscape fragmentation on Amazonian ant–plant mutualistic networks. *Conserv Biol* 00:1–11. <https://doi.org/10.1111/cobi.12045>



- Fagundes R, Dáttilo W, Ribeiro SP, Rico-Gray V, Del-Claro K (2016) Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-hemipteran multitrophic networks. *Arthropod Plant Interact* 10:207–220. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9428-x>
- Fagundes R, Dáttilo W, Ribeiro SP, Rico-Gray V, Jordano P, Del-Claro K (2017) Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory. *Biol J Linn Soc* 122:71–83. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx059>
- Fagundes R, Lange D, Anjos DV, de Lima FP, Nahas L, Corro EJ, Gomes Silva PB, Del-Claro K, Ribeiro SP, Dáttilo W (2018) Limited effects of fire disturbances on the species diversity and structure of ant-plant interaction networks in Brazilian Cerrado. *Acta Oecol* 93:65–73. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.11.001>
- Falcão JCF, Dáttilo W, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V (2017) Assessing the impacts of tramp and invasive species on the structure and dynamic of ant-plant interaction networks. *Biol Conserv* 209:517–523. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.023>
- Falcão JCF, Dáttilo W, Izzo TJ (2015) Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon. *For Ecol Manag* 339:105–111. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.007>
- Falcão JCF, Dáttilo W, Rico-Gray V (2016) Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant-plant interaction networks. *Ecol Complex* 25:44–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.01.001>
- Freeman LC (1977) A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40:35–41. <https://doi.org/10.2307/3033543>
- González Alcaide G, Gómez Ferri J (2014) La colaboración científica: principales líneas de investigación y retos de futuro. *Revista Española de Documentación Científica* 37: e062. doi: <http://dx.doi.org/10.3989/redc.2014.4.1186>
- Guimarães PR, Rico-Gray V, Dos-Reis SF, Thompson JN (2006) Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proc R Soc B* 273:2041–2047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3548>

- Guimarães PR, Rico-Gray V, Oliveira PS, Izzo TJ, Dos Reis SF, Thompson JN (2007) Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualist networks. *Curr Biol* 17:1797–1803. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.09.059>
- Guimarães PR, Jordano P, Thompson JN (2011) Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecol Lett* 14:877–885. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01649.x>
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Hunt JH (2003) Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300:916–917. DOI: 10.1126/science.1085065
- Jordán F, Benedek Z, Podani J (2007) Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. *Ecol Model* 205:270–275. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.02.032>
- Jordán F, Liu WC, Davis AJ (2006) Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112:535–546. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13724.x>
- Jordano P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am Nat* 129:657–677
- Jordano P (2016) Sampling networks of ecological interactions. *Funct Ecol* 30:1883–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>
- 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*, Editorial Universitaria, Santiago de Chile, pp 17-41
- 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>
- Kaspari M, Clay Natalie A, Lucas J, Pyanoviak S, Kay A (2015) Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Glob Chang Biol* 21:1092–1102. <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>
- Knoch TR, Faeth SH, Arnott DL (1993) Endophytic fungi alter foraging and dispersal by desert seed-harvesting ants. *Oecologia* 95:470–73. <https://doi.org/10.1007/BF00317429>

- Koch EBA, Dáttilo W, Camarota F, Vasconcelos HL (2018) From species to individuals: does the variation in ant–plant networks scale result in structural and functional changes? *Popul Ecol* 60:309–318. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0634-5>
- Koptur S (2005) Nectar as fuel for plant protectors. In: Wäckers FL, Van Rijn PCJ (eds) *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 75–108
- Lange D, Calixto ES, Del-claro K (2017) Variation in extrafloral nectary productivity influences the ant foraging. *PLoS ONE* 12:1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169492>
- 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. *Entomol Sci* 23:128–141. <https://doi.org/10.1111/ens.12407>
- Luna P, Corro EJ, Antoniazzi R, Dáttilo W (2020) Measuring and linking the missing part of biodiversity and ecosystem function: The diversity of biotic interactions. *Diversity* 12:86. <https://doi.org/10.3390/d12030086>
- Luna P, Peñaloza-Arellanesa Y, Castillo-Meza AL, García Chávez JH, Dáttilo W (2018) Beta diversity of ant–plant interactions over day–night periods and plant physiognomies in a semiarid environment. *J Arid Environ* 156:69–76. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.04.003>
- Mello MAR, Rodrigues FA, Costa LF, Kissling WD, Şekercioglu CH, Marquitti FMD, Kalko EKV (2015) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124:1031–1039. <https://doi.org/10.1111/oik.01613>
- Mera-Velasco, Y.A., Gallego Roperó, M.C., Armbrrecht, I (2010) Interacciones entre hormigas e insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca-Colombia. *Rev Colomb Entomol* 36:116–126
- Michán L, Muñoz-Velasco I (2013) *Cienciometría para ciencias médicas: Definiciones, aplicaciones y perspectivas*. *Inv Ed Med* 2:100–106

- Miranda PN, da Silva Ribeiro JEL, Luna P, Brasil I, Delabie JHC, Dáttilo W (2019) The dilemma of binary or weighted data in interaction networks. *Ecol Complex* 38:1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.12.006>
- Newbold T, Hudson LN, Arnell AP, Contu S, De Palma A, Ferrier S, Hill SLL, Hoskins AJ, Lysenko I, Phillips HRP, Burton VJ, Chng CWT, Emerson S, Gao D, Pask-Hale G, Hutton J, Jung M, Sanchez-Ortiz K, Simmons BI, Whitmee S, Zhang H, Scharlemann JPW, Purvis A (2016) Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353:288-291. DOI: 10.1126/science.aaf2201
- Ohara M, Higashi S (1987) Interference by ground beetles with the dispersal by ants of seeds of *Trillium* species (Liliaceae). *J Ecol* 75:1091–98. <https://doi.org/10.2307/2260316>
- Ohlmann M, Miele V, Dray S, Chalmandrier L, O’connor L, Thuiller W (2019) Diversity indices for ecological networks: a unifying framework using Hill numbers. *Ecol Lett* 22:737–747. <https://doi.org/10.1111/ele.13221>
- Okeke IN, Babalola CP, Byarugaba DK, Djimde A, Osoniyi OR (2017) Broadening participation in the sciences within and from Africa: Purpose, challenges, and prospects. *CBE Life Sci Educ* 16:es2. doi: 10.1187/cbe.15-12-0265.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Olesen JM, Dupont YL, O’Gorman EJ, Ings TC, Layer K, Melián CJ, Trøjelsgaard K, Pichler DE, Rasmussen C, Woodward G (2010) From broadstone to Zackenberg: space, time and hierarchies in ecological networks. *Adv Ecol Res* 42:1–69. DOI:10.1016/B978-0-12-381363-3.00001-0
- Passmore HA, Bruna EM, Heredia SM, Vasconcelos HL (2012) Resilient networks of ant-plant mutualists in Amazonian forest fragments. *PLoS ONE* 7:e40803. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040803>
- Pires MM, Guimaraes PR, Araújo MS, Giaretta AA, Costa JCL, dos Reis SF (2011) The nested assembly of individual-resource networks. *J Anim Ecol* 80:893–903. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x

- Plowman NS, Hood ASC, Moses J, Redmond C, Novotny V, Klimes P, Fayle TM (2017) Network reorganization and breakdown of an ant–plant protection mutualism with elevation. *Proc R Soc B* 284:20162564. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2564>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Ramírez-Hernández A, Guimarães PR, Holland JN (2012) Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant–plant network. *Arthropod Plant Interact* 6:289–295. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9170-3>
- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant–plant interactions. The University of Chicago Press, Chicago, USA
- Rico-Gray V, Thien LB (1989) Ant-mealybug interaction decreases reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* Bateman (Orchidaceae) in Mexico. *J Trop Ecol* 5:109–12. DOI:10.1017/S0266467400003266
- Sánchez-Galván IR, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V (2012) Effect of Hurricane Karl on a plant–ant network occurring in coastal Veracruz, Mexico. *J Trop Ecol* 28:603–609. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000582>
- Silva JLS, de Oliveira MTP, Cruz-Neto O, Tabarelli M, Lopes AV (2021) Plant–pollinator interactions in urban ecosystems worldwide: A comprehensive review including research funding and policy actions. *Ambio* 50:884–900. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01410-z>
- Staab M, Fornoff F, Klein AM, Blüthgen N (2017) Ants at plant wounds: A little–known trophic interaction with evolutionary implications for ant–plant interactions. *Am Nat* 190:442–450. <https://doi.org/10.1086/692735>
- Sugiura S (2010) Species interactions–area relationships: biological invasions and network structure in relation to island area. *Proc R Soc B* 277:1807–1815. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2086>
- Timóteo S, Ramos JA, Vaughan IP, Memmott J (2016) High resilience of seed dispersal webs highlighted by the experimental removal of the dominant disperser. *Curr Biol* 26:910–915. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.046>

- Tobin J (1995) Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds) *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, CA, pp 129–147
- Tur C, Vigalondo B, Trøjelsgaard K, Olesen JM, Traveset A (2014) Downscaling pollen–transport networks to the level of individuals. *J Anim Ecol* 83:306–317. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12130>
- Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcantara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM, Jordano P, Medel R, Navarro L, Obeso JR, Oviedo R, Ramírez N, Rey PJ, Traveset A, Verdú M, Zamora R (2014) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct Ecol* 29:299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- VOSviewer (2020) Software version 1.6.16 URL <https://www.vosviewer.com/>Westoby M, Hughes L, Rice BL (1991) Seed dispersal by ants: Comparing infertile with fertile soils. In Huxley and Cutler (pp. 435–47).

## **CAPÍTULO II**

**Los rasgos funcionales de las hormigas y plantas en el núcleo y la periferia de las redes de interacción**

## **Los rasgos funcionales de las hormigas y plantas en el núcleo y la periferia de las redes de interacción**

### **RESUMEN**

Las interacciones entre especies forman redes complejas en la naturaleza, las cuales son importantes en el funcionamiento de los ecosistemas. El uso de la teoría de redes ha permitido dilucidar la estructura organizacional de las redes ecológicas, así como desentrañar la importancia de especies clave. La centralidad de una especie refleja la importancia de las especies en las redes, clasificándolas en especies del núcleo central y especies periféricas. A pesar de los avances en el conocimiento de los mecanismos potenciales que conforman la arquitectura de las redes ecológicas con relación a la centralidad de las especies, la mayoría de los estudios han sido abordados a nivel local. Por ello, se requiere de un mayor esfuerzo para conocer qué tan consistentes pueden ser los mecanismos que influyen en la centralidad de las especies interactuantes en las redes. Aquí evaluamos 19 redes cualitativas de interacción hormiga-planta que involucran nectarios extraflorales (NEF), las cuales están distribuidas en diferentes sitios de estudio a nivel global. Evaluamos cuatro rasgos de las hormigas (tamaño corporal, grupo funcional, tiempo de actividad y dieta) y cuatro rasgos de las plantas (forma de crecimiento, tipo de fenología de la hoja, estrategia de dispersión, rutas fotosintéticas), como posibles mecanismos potenciales en la centralidad de los géneros interactuantes en la red. Se esperaba que los atributos de los rasgos evaluados difirieran entre las hormigas y plantas del núcleo central en comparación con las hormigas y plantas presentes en la periferia. Encontramos que los rasgos pueden ser predictores importantes en la centralidad de las hormigas y plantas en interacciones que involucran NEF, siendo más evidente para las hormigas. El núcleo central de las redes tiene una mayor proporción de hormigas de talla mediana, del grupo funcional Camponotini subordinado, con horario de actividad mixto y con dieta alimentadora de azúcar más generalista, mientras que en la periferia se encontró con mayor frecuencia hormigas de talla chica o grande, de diferentes grupos funcionales, con horarios de actividad preferentemente diurnos o nocturnos, y con diferentes tipos de dieta. En plantas, encontramos que en el núcleo de la red tienen con mayor frecuencia una fenología de la hoja mixta (es decir, tanto hojas caducas como perennes),



mientras que en la periferia tienen con mayor frecuencia una forma de crecimiento herbáceo, con dispersión por hidrocoria y ruta fotosintética mixta. Este estudio muestra el papel que pueden tener los rasgos de las hormigas y de las plantas, en la centralidad de las redes de interacción que involucran NEF. Es probable que estudios empíricos que consideren la frecuencia de ocurrencia de hormigas y plantas con atributos característicos del núcleo o la periferia de las redes esclarezca nuestro entendimiento sobre el rol de los rasgos en la centralidad de las especies interactuantes en la red. Asimismo, sería interesante contrastar los resultados aquí presentados bajo distintas condiciones ambientales, teniendo en cuenta que los rasgos también están determinados por un proceso de filtrado ambiental.

Palabras clave: Centralidad, nectarios extraflorales, rasgos, red de interacción hormiga-planta.

## INTRODUCCIÓN

Conocer cómo se estructuran las interacciones entre especies es crucial para comprender los procesos ecológicos y evolutivos que sustentan la función y diversidad de los ecosistemas (CaraDonna et al., 2021; Herrera & Pellmyr, 2009; Segar et al., 2020; Windsor, van den Hoogen, Crowther, & Evans, 2023). Por ello, uno de los desafíos en ecología es tratar de explicar cuáles son los mecanismos potenciales que influyen en dicha organización estructural en las redes de interacciones ecológicas (Vázquez, Blüthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009). El conocimiento de la estructura de la red nos puede proporcionar una mejora en la comprensión de los procesos de ensamblaje y los efectos directos e indirectos sobre la dinámica de los sistemas ecológicos (Guimarães, 2020).

Por otro lado, un reto actual en ecología es la identificación de especies clave, es decir, especies que son relativamente más importantes que otras para mantener la estructura de las redes ecológicas (Mello et al., 2015). Una manera de identificar las especies más importantes es a través de su centralidad. La centralidad de una especie se refiere a la importancia de las especies en las redes y su influencia directa e indirecta sobre otras especies (González, Dalsgaard, & Olesen, 2010). Una manera de clasificar a las especies con relación a su centralidad en la estructura de las redes, es en especies del núcleo (es decir, especies con un mayor número de interacciones o más centrales) y especies de la periferia (es decir, especies con un menor número de interacciones o menos centrales).

En estudios de redes de dispersión y de planta-polinizador se ha evaluado la variación de los rasgos de las especies núcleo y las especies periféricas. Un rasgo es una característica mensurable (morfológica, fenológica fisiológica, de comportamiento o cultural) de un organismo que puede ser medida a nivel de individuo o de cualquier otro nivel relevante de organización (Dawson et al., 2021). Por ejemplo, en redes planta-polinizador se ha reportado a los umbrales de tamaño, la abundancia de especies y las distribuciones de tamaño de las especies como factores importantes para comprender los patrones de interacción en estas redes (Stang et al., 2009); asimismo, la coincidencia morfológica como predictor de las interacciones en algunos casos (Santamaría & Rodríguez-Gironés 2007, Maglianesi et al., 2014; Sazatornil et al., 2016).

En redes de dispersión de semillas, por ejemplo, las aves dispersoras centrales en la red dependen en gran medida la mayoría de las plantas de frutos carnosos para la eliminación de semillas (Ruggera et al., 2016). Por otra parte, en redes mutualistas los rasgos de las especies han demostrado tener cierta influencia en los patrones estructurales de estas redes (Chamberlain & Holland, 2009; Rezende, Jordano, & Bascompte, 2007; Stang, Klinkhamer, Waser, Stang, & Van der Meijden, 2009; Vázquez, Blüthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009). Por ejemplo, han reportado una relación de una mayor abundancia y hábitos alimenticios con las especies centrales (Sazima et al. 2010). Asimismo, la influencia del tamaño del cuerpo con el grado de interacción (Chamberlain & Holland, 2009). También se ha reportado que las redes altamente anidadas pueden surgir de la complementariedad fenotípica, particularmente cuando varios rasgos están involucrados (Rezende, Jordano, & Bascompte, 2007).

Las redes de interacción hormiga-planta que involucran nectarios extraflorales (NEF) han sido sistemas modelo para explorar la estructura organizacional basada en especies núcleo y periféricas (e.g. Dáttilo, Izzo, Vasconcelos, & Rico-Gray, 2013a; Díaz-Castelazo et al., 2010; Lange & Del-Claro, 2014; Rico-Gray, Díaz-Castelazo, Ramírez-Hernández, Guimarães, & Holland, 2012). Los NEF son glándulas productoras de exudados azucarados atractivos para las hormigas, a cambio las plantas reciben defensa por parte de las hormigas, de manera que estas repelen o matan a herbívoros potenciales (Del-Claro et al., 2016; Rosumek et al., 2009), reduciendo así la herbivoría y aumentando la producción de semillas (Nascimento & Del-Claro, 2010; Oliveira, 1997). La existencia de NEF en las plantas, es resultado de un proceso coevolutivo convergente entre diversas familias de plantas (Oliveira & Brandão, 1991; Oliveira & Pie, 1998) y hormigas. Por ello, este tipo de interacciones han sido ampliamente estudiadas para dilucidar los factores que explican la estructura de las redes.

Algunos de los factores que son importantes predictores en la estructura de las redes hormiga-planta incluyen rasgos biológicos y ecológicos de las especies de hormigas y de plantas. Mas específicamente en redes hormiga-planta que involucran NEF, se ha evaluado en hormigas el tamaño corporal de las especies, la longitud de la cabeza, la jerarquía de dominancia, el comportamiento dominante, y su estado invasor. Con relación al tamaño de

las hormigas se ha demostrado que se relaciona con su grado de interacción, además de ser un buen predictor en el anidamiento de las redes (Chamberlain & Holland, 2009; Chamberlain, Kilpatrick, & Holland, 2010). Díaz-Castelazo, Martínez-Adriano, Dáttilo, & Rico-Gray (2020), evaluaron la longitud de la cabeza de las hormigas, el comportamiento y dominio, su estado invasor, y encontraron que ninguno de estos rasgos explicó la estructura anidada de la red estudiada, al considerar las frecuencias de interacción de las especies. Sin embargo, la longitud de la cabeza de la hormiga sí se relacionó con su grado de interacción. Asimismo, encontraron que las especies de hormigas centrales pertenecen al mismo grupo funcional (Camponotini subordinado), según su comportamiento y dominio basado en la clasificación de grupos funcionales propuestos por Andersen (1995, 2000). En cuanto a la jerarquía de dominancia de las hormigas, se ha reportado que las especies de hormigas que se encuentran en el núcleo central de la red son frecuentemente competitivas superiores (es decir, muestran un reclutamiento masivo y dominio de recursos), en comparación con las especies periféricas con menos interacciones (Dáttilo, Díaz-Castelazo, & Rico-Gray, 2014a). De manera frecuente, el comportamiento agresivo de las hormigas y el dominio numérico son rasgos que influyen en las habilidades de reclutamiento y competencia (Parr & Gibb, 2010).

Por lo que se refiere a la dieta, las hormigas son siempre selectivas hacia los alimentos más nutritivos (Stradling, 1978), tomando alimentos de diversos niveles tróficos, como semillas, néctar, hongos, secreciones de insectos, cadáveres, heces, presas vivas de diversos artrópodos, o una combinación de ellos (Petal, 1978; Bolton, 1994). En redes hormiga-planta que involucran NEF, el tipo de dieta de las especies de hormigas podría indicar una mayor presencia de las hormigas con una dieta basada en NEF y líquidos azucarados en el núcleo central de la red, en comparación con las especies presentes en la periferia. Otro rasgo relevante que podría contribuir en la organización estructural de las interacciones hormiga-planta, es el tiempo de actividad de forrajeo por parte de las hormigas en las plantas. Esto debido a que algunas especies de hormigas, incluidas aquellas que se alimentan de plantas portadoras de NEF, pueden ser estrictamente diurnas, nocturnas o ambas (Díaz-Castelazo, Rico-Gray, Oliveira, & Cuautle, 2004; Hölldobler & Wilson, 1990), y el rol interactivo de las especies presentes en el núcleo y la periferia en la red puede cambiar a lo largo del día (Dáttilo et al., 2014b).

En cuanto a las plantas, las especies de plantas portadoras de NEF generalmente presentan diferencias morfológicas (estructura, forma y tamaño) y de productividad (volumen y composición nutricional) de los NEF (Koptur, 1994; Lange, Calixto, & Del-Claro, 2017), lo que a su vez genera diferencias en el comportamiento protector de las especies de hormigas en las plantas (Baker-Méio & Marquis, 2012; Fagundes et al., 2017). Asimismo, se ha reportado que el tamaño de la planta (Chamberlain, Kilpatrick, & Holland, 2010) y la fenología de los NEF (Lange, Dáttilo, & Del-Claro, 2013) son predictores importantes de interacciones asimétricas (anidadas) en redes hormiga-planta. Además, debido a que la secreción de NEF está directamente relacionada con etapas fenológicas específicas de la planta, como la expansión de la hoja y la floración (Korndorfer & Del-Claro, 2006), el tipo de fenología de la hoja en las especies de plantas interactuantes podría ser un predictor del rol de las especies de plantas centrales y periféricas de la red, con relación a su influencia en la disponibilidad de recursos y la competencia entre especies de hormigas. De manera que las plantas que proveen NEF en mayor frecuencia a lo largo de su ciclo biológico para las hormigas, podrían ser también aquellas especies de plantas presentes en el núcleo central de la red.

Las interacciones entre hormigas y plantas con NEF se han estudiado en una variedad de formas de crecimiento de las plantas, como hierbas, arbustos, árboles, enredaderas y cactus (Rico-Gray & Oliveira, 2007). De manera que, la forma de crecimiento de las plantas interactuantes, podría ser un factor importante con relación a la centralidad de las especies, ya que los costos de búsqueda de alimento para las hormigas probablemente aumenten con el incremento del tamaño de la planta (Chamberlain, Kilpatrick, & Holland, 2010). Por otro lado, se ha reportado que la presencia de NEF podría influir en la dispersión de semillas al atraer a cierta comunidad de hormigas (Cuautle, Rico-Gray, & Díaz-Castelazo, 2005), lo que podría tener una relación con la centralidad de las especies en la red. Esto debido a que la eficacia de la eliminación de semillas se ve reforzada por la ubicación de NEF en las plantas, en los micrositios visitados con mayor frecuencia por las hormigas (Gorb & Gorb, 2003). Otro rasgo importante en las plantas, como un factor determinante en la centralidad de las especies podría ser las diferentes rutas fotosintéticas que presentan: C3, C4 y CAM, debido a los requerimientos abióticos, por ejemplo, la actividad fotosintética de las plantas puede aumentar o disminuir con relación a la disponibilidad de la luz. Aunque se ha reportado que

el volumen de néctar puede no ser importante para la estructura de las redes (Dáttilo et al., 2013b), ya que la disponibilidad de luz está directamente relacionada con la cantidad de néctar secretada. En hábitats abiertos ricos en luz podría resultar en una mayor disponibilidad de carbohidratos en los NEF (es decir, una mejor calidad de los NEF) y, por lo tanto, un mayor atractivo para las hormigas (Radhika, Kost, Mithöfer, & Boland, 2010), contrario a las mismas especies de plantas en hábitats más boscosos o cerrados (Bentley, 1976; Frank & Fonseca, 2005).

Sin embargo, lo poco que se sabe sobre cómo cambian los rasgos de las especies en las redes con relación a su centralidad se ha estudiado a nivel local, pero no se ha explorado si esos cambios también suceden de manera global.

Por lo tanto, el objetivo de este estudio es analizar los rasgos biológicos y ecológicos de las hormigas y plantas núcleo y periféricas de las redes de interacción que involucran NEF. Teniendo en cuenta que diversos rasgos de las plantas y hormigas pueden ser predictores importantes de su posición en la estructura anidada de las redes hormiga-planta que involucran NEF, se espera que los rasgos de hormigas y de plantas sean distintos dependiendo de su centralidad, es decir, que sean distintos en el núcleo y en la periferia. Para ello, se comparó el índice CWM de los atributos de los rasgos de hormigas (tiempo de actividad, tamaño corporal, grupo funcional y dieta) y de plantas (forma de crecimiento, tipo de fenología de la hoja, estrategia de dispersión y rutas fotosintéticas) entre el núcleo y la periferia de las redes de interacción.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### Recopilación de datos

Para este estudio nos basamos en información publicada sobre interacciones hormiga-planta a nivel mundial. Con base en la recopilación de artículos de Juárez-Juárez, Dáttilo, & Moreno (2023), se seleccionaron los artículos con el tipo de interacción hormiga-planta con NEF. Sólo se utilizaron los artículos que incluían la información sobre las especies de hormigas y plantas interactuantes, y sus interacciones. Debido a que en la mayoría de los artículos la información disponible tenía datos cualitativos, se trabajó a ese nivel (ver Material

suplementario). El nivel taxonómico al cual se realizó la búsqueda de información fue a nivel de género, debido a que en la mayoría de los artículos se reportan a las hormigas y a las plantas a nivel de morfoespecie. A continuación, se describen los rasgos utilizados.

*Rasgos de hormigas.* Los rasgos considerados para las hormigas fueron: tiempo de actividad, tamaño corporal, grupo funcional y dieta. El tiempo de actividad se consideró como la actividad de forrajeo de las hormigas a lo largo del día, ya que algunas hormigas pueden estar activas durante todo el día, y otras estar activas durante una parte del día o sólo durante la noche (Hölldobler & Wilson, 1990). El tamaño corporal de cada género se calculó con la ayuda de la página en línea AntWeb.org., que contiene fotografías de especies de hormigas con su escala de medida en milímetros. Se consideraron las fotografías de las hormigas en vista lateral, sumando la longitud de la mandíbula izquierda, cápsula de la cabeza, longitud de Weber (longitud de una línea recta entre el punto en el que el pronoto se encuentra con el escudo cervical y el ángulo basal posterior del metapleuron), pecíolo y postpecíolo (si está presente) y gáster (e.g Drager et al., 2023). Se tomó como referencia la medición de aproximadamente cinco especies por género, las cuales se consideraron de localidades geográficamente cercanas al sitio del estudio, y se obtuvo un promedio del tamaño para cada género. Se estableció un rango para la clasificación de los tamaños: a) chica, < 5mm.; b) mediana, 5-10mm.; y c) grande, > 10mm. Por otro lado, para el rasgo categórico de grupo funcional, se consultó la propuesta de Andersen (2000), quién clasifica a los géneros de hormigas en grupos funcionales con relación a su comportamiento y dominio bajo estrés y perturbaciones ambientales. En cuanto al rasgo de la dieta de las hormigas, se obtuvo con ayuda de la base global de rasgos para hormigas (Parr et al., 2017), y de la literatura. El significado y los atributos de los rasgos para las hormigas se pueden ver en el material suplementario (Tabla S1); asimismo, la literatura que se consultó para los rasgos categóricos (Apéndice S1).

*Rasgos de plantas.* Los rasgos categóricos se consideraron con relación a la clasificación de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) para rasgos de plantas: forma de crecimiento, tipo de fenología de la hoja, estrategia de dispersión y rutas fotosintéticas. La forma de crecimiento es un rasgo jerárquico evaluado a través de descripciones en la literatura. El tipo de fenología de la hoja es un rasgo categórico importante en las plantas, ya que muchos rasgos

estructurales de las hojas varían con el hábito de las hojas perennes (tienen una mayor durabilidad y tiempo de vida) o caducas. Para el rasgo de estrategia de dispersión, se consideró a través de una amplia literatura para el modo de dispersión de muchos taxones de plantas. Por otro lado, hay tres rutas fotosintéticas principales que operan en las plantas terrestres, cada una con su bioquímica particular, incluidas C3, C4 y CAM y que fue consultado en la literatura. El significado funcional y los atributos de los rasgos para las plantas se pueden visualizar en el material suplementario (Tabla S2); asimismo, la literatura que se consultó para los rasgos categóricos (Apéndice S2).

*Clasificación de hormigas y plantas de acuerdo con su centralidad.* Para conocer cuáles son los géneros de hormigas y plantas que conforman el núcleo central, y cuáles corresponden a la periferia en las redes hormiga-planta, se consideró su número de enlaces. Para identificar los géneros centrales y de la periferia en cada red hormiga-planta, se utilizó la ecuación:

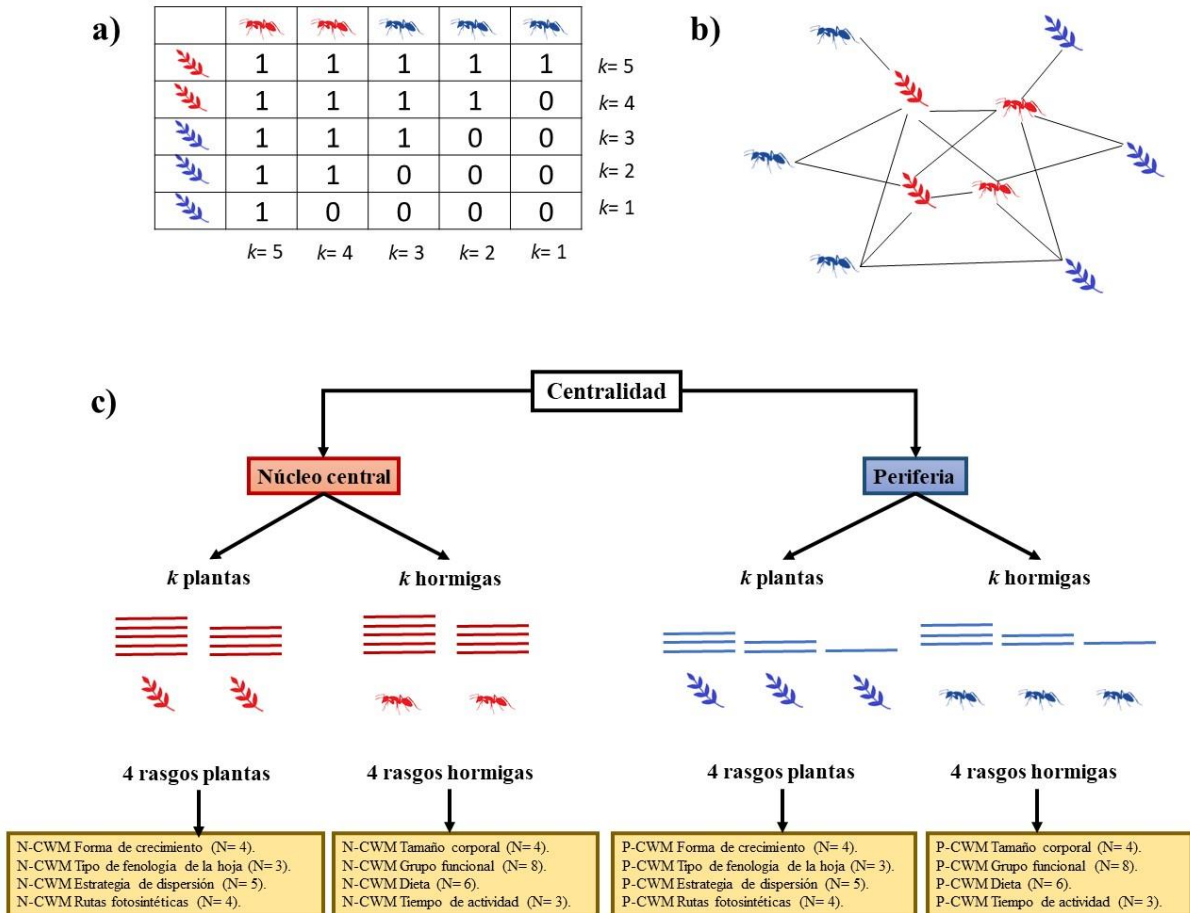
$$G_c = \left( \frac{k_i - k_{mean}}{\sigma k} \right)$$

donde  $G_c$  es la centralidad;  $k_i$  = número promedio de enlaces que involucran a un género de hormiga o planta  $i$ ;  $k_{mean}$  = número promedio de enlaces que involucran a todos los interactuantes en la red, y  $\sigma k$  es la desviación estándar del número de enlaces de todos los interactuantes. Los valores de  $G_c > 1$  fueron géneros centrales y los valores  $< 1$  fueron géneros periféricos. Las hormigas o plantas centrales interactúan con prácticamente todos los géneros de la red, mientras que los géneros periféricos tienen menos interacciones (Dáttilo, Guimarães, & Izzo, 2013c).

*Comparación del valor de los rasgos.* Definimos cuatro grupos de géneros interactuantes en cada red estudiada: 1) hormigas del núcleo, 2) hormigas de la periferia, 3) plantas del núcleo, y 4) plantas de la periferia. Para cada grupo, evaluamos la importancia de los atributos de cada rasgo por medio del índice CWM (Media Ponderada de la Comunidad). Para ello, como medida de abundancia consideramos el número de enlaces de interacción (degree). Los valores de CWM van de 0 a 1, e indican la abundancia relativa de enlaces que tiene cada atributo funcional (Figure 1), de tal forma que la suma de valores de CWM de los atributos de cada rasgo, en cada grupo, suman 1. Así, un valor alto de CWM indica que el atributo evaluado tiene relativamente un mayor número de enlaces, ya sea en el núcleo o en la



periferia de cada red. Los análisis se realizaron en el software R Studio versión 4.1.1 (R Core Team, 2021), con el paquete FD (Laliberté, Legendre, & B. Shipley, 2014).



**FIGURA 1** Diagrama de los procedimientos utilizados para evaluar los rasgos funcionales de las hormigas y plantas de las redes de interacción hormiga-planta que involucran NEF. (a) Matriz hipotética de interacciones hormiga-planta. Los valores de  $k$  representan el número de enlaces por especie (es decir, el grado), con los cuales se calculó la centralidad. (b) Gráfico que representa la centralidad de las hormigas y de las plantas, en color rojo las especies del núcleo central y en color azul las especies de la periferia, considerando los datos de la matriz en (a). (c) Esquema metodológico del análisis de datos. Una vez definida la centralidad de las hormigas y las plantas, se cuantificó el número relativo de enlaces de cada atributo funcional (índice CWM), tanto para las hormigas y plantas del núcleo central (C-CWM) y de la periferia (P-CWM). Los valores de  $N$  corresponden al número de atributos utilizados para cada rasgo.

Finalmente, con los valores obtenidos del índice CWM de cada atributo, se realizaron pruebas de t-Student pareadas para ver si hay diferencias entre el grupo del núcleo central y de la periferia, tanto para hormigas como para plantas. Previamente se hicieron pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov, en los casos en que los datos no tuvieron una distribución normal, se realizaron pruebas de Wilcoxon. Los análisis se realizaron en el programa StatView ver. 5.0.

## RESULTADOS

Recopilamos 16 artículos de redes de interacción hormiga-planta que involucran NEF, publicados entre 2010 y 2020 (Tabla S3, material suplementario), de los cuales se obtuvieron datos de 19 redes. Estas redes incluyeron 48 géneros de hormigas y 185 géneros de plantas interactuantes. Los géneros de hormigas pertenecen a 8 subfamilias, de las cuales la más diversa fue la subfamilia Myrmicinae ( $N = 22$  géneros). Para las plantas, se registraron 65 familias, de las cuales la familia Fabaceae fue la más diversa ( $N = 43$  géneros). Los géneros de hormigas con mayor frecuencia en las redes fueron: *Camponotus* ( $N = 18$ ), *Crematogaster* ( $N = 18$ ), *Cephalotes* ( $N = 17$ ), *Pseudomyrmex* ( $N = 17$ ) y *Pheidole* ( $N = 16$ ). En plantas, los géneros más frecuentes en las redes fueron: *Turnera* ( $N = 10$ ), *Ipomoea* ( $N = 9$ ), *Crotalaria*

(N = 9), *Ticanto* (N = 8), *Opuntia* (N = 8), *Canavalia* (N = 8), *Chamaecrista* (N = 8), *Senna* (N = 8), *Hibiscus* (N = 8) (Tabla S4 y Tabla S5, material suplementario).

### Rasgos de hormigas

Se encontraron diferencias significativas entre los rasgos de las hormigas entre el grupo del núcleo central y el grupo de la periferia. En el tamaño corporal, se encontró que la talla mediana tuvo valores de CWM más altos en hormigas del núcleo central ( $t = 4.971$ ,  $P < 0.0001$ ); mientras que la talla chica tuvo valores más altos en hormigas de la periferia ( $t = -4.669$ ,  $P = 0.0002$ ). Además, la talla grande solamente estuvo presente en hormigas de la periferia (Tabla 1). Con respecto al grupo funcional de las hormigas, se encontró que las Camponitini subordinadas tuvieron valores más altos en el núcleo central ( $t = -3.594$ ,  $P = 0.0003$ ), mientras que las hormigas Dolichoderinae dominantes y las oportunistas tuvieron CWM más altos en la periferia ( $t = -2.689$ ,  $P = 0.0072$ ;  $t = -2.415$ ,  $P = 0.0157$ ). Los grupos funcionales de hormigas especialistas de clima frío, especies cripticas y depredadoras especialistas sólo estuvieron presentes en la periferia. En los grupos funcionales de especialistas de clima tropical y generalistas Myrmicinae no se presentaron diferencias entre el grupo del núcleo central y la periferia (Tabla 1). Por otro lado, en el tiempo de actividad de las hormigas, se encontró que la actividad mixta, es decir, hormigas activas tanto en el día como en la noche, tuvieron valores más altos de CWM en el núcleo central ( $t = -3.419$ ,  $P = 0.0006$ ), mientras que tanto las hormigas con una actividad mayormente diurna como las hormigas principalmente nocturnas tuvieron valores de CWM más altos en la periferia (Diurnal,  $t = -3.419$ ,  $P = 0.0006$ ) (Tabla 1). Finalmente, en cuanto a la dieta, las hormigas que se alimentan de azúcar y generalistas tuvieron valores de CWM más altos en el núcleo central ( $t = 5.029$ ,  $P < 0.0001$ ); mientras que, las hormigas con dieta generalista, depredadoras generalistas, y cosechadoras de semillas y generalistas tuvieron valores más altos en la periferia ( $t = -2.722$ ,  $P = 0.0065$ ;  $t = -2.173$ ,  $P = 0.0298$ ;  $t = -2.200$ ,  $P = 0.0278$ ). Las hormigas productoras de hongos y las depredadoras especialistas solamente se encontraron en la periferia de las redes (Tabla 1).

**TABLA 1** Comparación de rasgos entre la comunidad de hormigas del núcleo central y de la periferia de redes de interacción hormiga-planta que involucra NEF. Los valores corresponden al análisis de comparación entre dos muestras de Wilcoxon (Z-Value, P-Value) y t de student (*t* y *P*). \* Atributo que solamente estuvo presente en el núcleo central o en la periferia. Núcleo central (color rojo) y periferia (color azul).

Rasgos y atributos de las hormigas	Valor promedio de CWM (Núcleo central)	Valor promedio de CWM (Periferia)	Valor-Z	Valor-P	<i>t</i>	<i>P</i>
<b>Tamaño corporal</b>						
Grande*	0	0.0126				
Mediano	0.6189	0.1878			4.971	< 0.0001
Chico	0.3811	0.7996			-4.669	0.0002
<b>Grupo funcional</b>						
Camponotini subordinado	0.5638	0.0236	-3.594	0.0003		
Especialistas de Clima Tropical	0.1522	0.3254	-1.720	0.0854		
Especialistas de Clima Frío*	0	0.0274				
Especies Crípticas*	0	0.0037				
Dolichoderinae dominante	0.0249	0.0822	-2.689	0.0072		
Myrmicinae generalistas	0.1607	0.2687	-1.771	0.0766		
Oportunistas	0.0984	0.2184	-2.415	0.0157		
Especialistas Predadoras*	0	0.0282				
<b>Tiempo de actividad</b>						
Diurno	0.0676	0.3487	-3.419	0.0006		
Mixto	0.9324	0.6500	-3.419	0.0006		
Nocturno*	0	0.0014				
<b>Dieta</b>						
Alimentador de azúcar + generalista	0.7465	0.3326			5.029	< 0.0001
Productor de hongos*	0	0.0038				
Generalista	0.0807	0.2765	-2.722	0.0065		
Depredador generalista	0.1274	0.2552	-2.173	0.0298		
Cosechador de semillas + generalista	0.0454	0.1296	-2.200	0.0278		
Depredador especialista*	0	0.0023				

#### Rasgos de plantas

En plantas, solamente se detectaron diferencias significativas en los valores de CWM entre el núcleo y la periferia de las redes en dos rasgos: la forma de crecimiento y el tipo de fenología de la hoja. En el primero, las plantas con una forma de crecimiento herbáceo

tuvieron valores de CWM más altos en la periferia ( $t = -2.293$ ,  $P = 0.0218$ ). Las plantas con una forma de crecimiento arbustivo (arbusto/árbol), trepador y mixto no tuvieron diferencias entre el grupo del núcleo y la periferia (Tabla 2). En el segundo, las plantas con un tipo de fenología de la hoja mixto (es decir, tanto hojas caducas como perennes), tuvieron valores de CWM más altos en el núcleo central ( $t = 2.753$ ,  $P = 0.0131$ ). Sin embargo, las plantas que solamente tenían un tipo de fenología en la hoja, caducas o perennes, no mostraron diferencias con relación a la centralidad (Tabla 2). En cuanto a la estrategia de dispersión de las plantas, no hubo diferencias significativas en los valores de CWM entre el grupo del núcleo central y la periferia; sin embargo, la estrategia de dispersión por hidrocoria solamente estuvo presente en la periferia (Tabla 2). Finalmente, en el rasgo de las rutas fotosintéticas de las plantas, no hubo diferencias significativas en los valores de CWM entre plantas C3 y CAM con relación a la centralidad; sin embargo, las plantas con rutas fotosintéticas mixtas estuvieron solamente presentes en la periferia (Tabla 2).

**TABLA 2** Comparación de rasgos entre la comunidad de plantas del núcleo central y de la periferia de redes de interacción hormiga-planta que involucra NEF. Los valores corresponden al análisis de comparación entre dos muestras de Wilcoxon (Z-Value, P-Value) y t de student ( $t$  y  $P$ ). \* Atributo que solamente estuvo presente en el núcleo central o en la periferia. Núcleo central (color rojo) y periferia (color azul).

Rasgos y atributos de las plantas	Valor promedio de CWM (Núcleo central)	Valor promedio de CWM (Periferia)	Valor-Z	Valor-P	$t$	$P$
<b>Forma de crecimiento</b>						
Arbusto/Árbol	0.7469	0.6926			1.087	0.2914
Trepador	0.1231	0.0952	-0.105	0.9165		
Herbácea	0.0088	0.0583	-2.293	0.0218		
Mixto	0.1211	0.1539	-0.785	0.4326		
<b>Tipo de fenología de la hoja</b>						
Perennifolio	0.1893	0.3313			-1.500	0.1509
Mixto	0.6292	0.3755			2.753	0.0131
Caducifolio	0.1635	0.1964			-0.685	0.5020
<b>Estrategia de dispersión</b>						
Zoocoria	0.3285	0.3547	-0.260	0.7946		
Anemocoria	0.2134	0.1309	-1.160	0.2461		
Autocoria	0.1889	0.1924	-0.465	0.6417		
Hidrocoria*	0	0.0018				

Mixto	0.2500	0.2433	-0.414	0.6791		
<b>Rutas fotosintéticas</b>						
C3	0.8284	0.8112			0.258	0.7996
CAM	0.0727	0.0204	-0.652	0.5147		
Mixto*	0	0.0317				

## DISCUSIÓN

Encontramos que los rasgos pueden ser predictores importantes en la centralidad de las hormigas y plantas en interacciones que involucran NEF. Esto es más evidente para las hormigas, ya que casi todos los atributos de los cuatro rasgos evaluados (excepto dos grupos funcionales) tuvieron relativamente un mayor número de enlaces que otros atributos (índice CWM), o se presentaron exclusivamente, en el núcleo o en la periferia de cada red. Sin embargo, en las plantas solamente un atributo de cada rasgo tuvo valores de CWM significativamente distintos entre las plantas del núcleo y de la periferia. Esto podría sugerir que en las interacciones hormiga-planta que involucran NEF, los rasgos de las hormigas tienen un mayor impacto en la centralidad de las redes que los rasgos de las plantas.

En las hormigas, en el núcleo de las redes se encontró una mayor proporción de hormigas de talla mediana, del grupo funcional Camponotini subordinado, con horario de actividad mixto y con dieta alimentadora de azúcar más generalista, mientras que en la periferia se encontró con mayor frecuencia hormigas de talla chica o grande, de diferentes grupos funcionales, con horarios de actividad preferentemente diurnos o nocturnos, y con diferentes tipos de dieta. Las diferencias en la talla podrían deberse a que el área en que forrajean las hormigas puede ser mayor para las hormigas más grandes en comparación con las más pequeñas, de manera que las hormigas más grandes pueden interactuar con más géneros de plantas con NEF (Díaz-Castelazo, Martínez-Adriano, Dáttilo, & Rico-Gray, 2020). Asimismo, el tener un tamaño corporal más grande puede mejorar las estrategias de defensa de algunas hormigas hacia los recursos alimenticios, ya que pueden dominar cuando el acceso es restringido y más fácil de defender, mientras que las hormigas pequeñas pueden dominar cuando hay acceso abierto a los recursos (McGlynn, 2000). A pesar de que el tamaño grande se esperaba que fuera un rasgo presente en las hormigas del núcleo central al igual

que el tamaño mediano, este solamente estuvo presente en hormigas que interactuaron con pocos géneros de plantas. Fue el caso de las hormigas de los géneros *Atta* (N= 1), *Eciton* (N= 2), *Neoponera* (N= 2), *Paraponera* (N= 2) y *Polyrhachis* (N= 1), los cuales son géneros de hormigas con una dieta que no incluye específicamente a los NEF ni alimentos ricos en carbohidratos (Baccaro et al., 2015; Brown, 2000), lo que puede relacionarse con su presencia en la periferia de la red. Además, estos géneros de hormigas solo estuvieron presentes en una o dos redes del total de las redes estudiadas. Nuestros resultados se relacionan a lo reportado por Chamberlain & Holland, (2009) y Díaz-Castelazo, Martínez-Adriano, Dáttilo, & Rico-Gray, (2020) ya que el tamaño del cuerpo de la hormiga puede ser un buen predictor del número de especies de plantas portadoras de NEF con las que interactúan las especies de hormigas. Debido a que las hormigas con un mayor tamaño corporal tienden a interactuar con un mayor número de plantas.

Por otro lado, se encontró que las hormigas del grupo funcional “Camponitini subordinado” están mayormente presentes en el núcleo central, interactuando con más géneros de plantas (N= 18) en comparación con las hormigas de otros grupos funcionales. Las hormigas Camponitini subordinadas incluyen hormigas del género *Camponotus*, las cuales suelen ser diversas y abundantes en comunidades ricas de hormigas (Andersen, 2000). Además, las especies de este género se han reportado visitando una gran variedad de especies de plantas portadoras de NEF (Díaz-Castelazo, Rico-Gray, Oliveira, & Cuautle, 2004; Díaz-Castelazo, Sánchez-Galván, Guimarães, Raimundo, & Rico-Gray, 2013), formando parte de las hormigas centrales en redes hormiga-planta que involucran NEF (Díaz-Castelazo, Martínez-Adriano, Dáttilo, & Rico-Gray, 2020). Asimismo, su presencia en el núcleo central de estas redes también puede deberse a su comportamiento altamente agresivo, ya que excluyen a otras hormigas sumisas cuando monopolizan los recursos alimenticios (Anjos et al., 2017; Fagundes et al., 2017).

Por lo que se refiere al tiempo de actividad de las hormigas, la actividad mixta que incluye horarios diurnos y nocturnos estuvo mayormente presente en las hormigas del núcleo central. Esto podría estar asociado a que, en las plantas, la cantidad y calidad del néctar puede variar a lo largo del día (Schupp & Feener, 1991; Heil, Fiala, Baumann, & Linsenmair, 2000; Falcão, Dáttilo, & Izzo, 2014), por lo que la actividad de forrajeo se centra en ambos horarios

para las hormigas centrales. Además, se sabe que las hormigas arbóreas tropicales que consumen un alto nivel de carbohidratos también reflejan un aumento de su actividad a lo largo del día (Davidson 1997, 1998; Grover, Kay, Monson, Marsh, & Holway, 2007). De tal manera que, la variación del néctar a lo largo del día puede ser un determinante en la tasa diaria de alimentación de las hormigas (Falcão, Dáttilo, & Izzo, 2014) y el crecimiento de la colonia (Hölldobler & Wilson, 1990; Byk & Del-Claro, 2011). Además, las hormigas que forrajean a lo largo del día podrían interactuar con un mayor número de plantas. Sin embargo, la mayoría de los estudios en redes hormiga-planta que involucran NEF solamente han utilizado muestreos diurnos, subestimando los procesos que subyacen la estructura de estas redes, al no considerar los muestreos nocturnos (Dáttilo et al., 2014b; Luna, Peñaloza-Arellanes, Castillo-Meza, García-Chávez, & Dáttilo, 2018). Lo cual es importante hacer en futuros estudios debido a que este rasgo es importante para explicar la centralidad.

En cuanto a la dieta, como era de esperarse, las hormigas que se alimentan de azúcar y generalistas fueron las que interactuaron con el mayor número de plantas portadoras de NEF. En este grupo, destacan las hormigas del género *Camponotus*, que como se mencionó anteriormente, se ha reportado visitando una gran variedad de plantas portadoras de NEF (Díaz-Castelazo, Rico-Gray, Oliveira, & Cuautle, 2004; Díaz-Castelazo, Sánchez-Galván, Guimarães, Raimundo, & Rico-Gray, 2013). Sin embargo, en este estudio al analizar las redes hormiga-planta que involucran NEF en diferentes regiones tropicales, se encontraron que las hormigas del género *Camponotus*, interactúan con una variedad de plantas, lo que podría reflejar un papel muy importante de estas hormigas en la estructura que conforman estas redes. Además, las hormigas *Camponotus* incluyen en su dieta otro tipo de recursos alimenticios como honeydew que obtienen de hemípteros, larvas de lepidópteros, semillas y frutos, presas vivas y buscan animales muertos (Brown, 2000; Yamamoto & Del-Claro, 2008; Baccaro et al., 2015), lo que sugiere una participación importante en las redes de interacción en ecosistemas tropicales.

En plantas, en el núcleo de la red se encontró con mayor frecuencia plantas con fenología de la hoja mixta (es decir, tanto hojas caducas como perennes), mientras que en la periferia encontramos con mayor frecuencia plantas herbáceas, con dispersión por hidrocoria y ruta fotosintética mixta. Las plantas del género *Cedrela*, por ejemplo, presentan este tipo



de fenología mixto en las hojas y se encontraron presentes en el núcleo central. Esta variación en la fenología de la hoja permite mantener las interacciones con las hormigas, teniendo en cuenta que dichas interacciones varían en función de las fluctuaciones temporales en la disponibilidad de recursos proporcionados por las plantas (Lange, Calixto, & Del-Claro, 2017; Rico-Gray, Díaz-Castelazo, Ramírez-Hernández, Guimarães, & Holland, 2012). La actividad de los NEF está directamente relacionada con la fenología de la planta, concentrándose en el período de brotación de las hojas en la mayoría de las especies (Oliveira & Freitas, 2004). De manera que, una fenología mixta de la hoja permite una mayor disponibilidad de los NEF derivados de las plantas, y a su vez un mayor número de interacciones con las hormigas. Además, que, las plantas se pueden beneficiar con una mejor defensa por parte de las hormigas (Paiva, Buono, & Delgado, 2007).

La representatividad de las plantas con una forma de crecimiento herbáceo en la periferia era esperable debido a que las plantas herbáceas portadoras de NEF pueden proveer de un menor número de recursos alimenticios para las hormigas, en contraste con las plantas de un mayor tamaño como arbustos/árboles (Chamberlain, Kilpatrick, & Holland, 2010). Además, debido a su tamaño, pueden tener una menor disponibilidad de luz en los bosques tropicales, y una disminución en la producción de carbohidratos en los NEF (Radhika, Kost, Mithöfer, & Boland, 2010), en comparación con las formas de crecimiento de mayor tamaño como arbustos/árboles. Esto también puede contribuir en la centralidad de las interacciones de las hormigas con las plantas, es decir, en una menor interacción con las hormigas. Aunque esperábamos que las plantas con una forma de crecimiento arbustivo (arbustos/árboles) fuera distintivo de los géneros de plantas más centrales, no se mostraron diferencias significativas. Sin embargo, la mayoría de las plantas presentes en el núcleo central presentan una forma de crecimiento arbustiva. Las plantas del género *Cedrela*, por ejemplo, se encontraron en seis de las 19 redes estudiadas presentes en el núcleo central (ver Tabla S5), que fue el mayor número de veces en que un género de planta se posicionó en el núcleo central de la red. Las plantas del género *Cedrela* tienen una forma de crecimiento arbustiva (arbusto/árbol). En algunas especies se ha reportado la presencia de NEF no vasculares, con secreciones de néctar de bajo volumen, y a pesar de su diminuto tamaño, presentan numerosas glándulas en los tallos y ramas jóvenes (Cuautle, Rico-Gray, & Díaz-Castelazo, 2005; Paiva, Buono, & Delgado, 2007). Además de una concentración alta en azúcares, lo que permite interacciones

frecuentes con una amplia diversidad de hormigas (Díaz-Castelazo, Rico-Gray, Oliveira, & Cuautle, 2004; Díaz-Castelazo et al., 2010; Chavarro-Rodríguez, Díaz-Castelazo, & Rico-Gray, 2013).

En cuanto a la estrategia de dispersión de las plantas, era de esperarse que el atributo hidrocoria se encontrara en la periferia de la red. Esto es, porque en las regiones tropicales es más común y eficiente la estrategia de dispersión por zoocoria (Leiner, Nascimento, & Melo, 2009). Además, solamente un género de las plantas evaluadas en este estudio presentó este tipo de estrategia de dispersión. Fue el género *Vigna* con la especie *Vigna marina*. Aunque la presencia de NEF en las plantas podría influir en la dispersión de semillas, al atraer a cierta comunidad de hormigas (Cuautle, Rico-Gray, & Díaz-Castelazo, 2005), para la especie *Vigna marina* no necesariamente podría requerir de la atracción de hormigas al ser una especie de planta ampliamente dispersada en el mar (Yamamoto et al., 2019). Lo cual se podría relacionar con el menor número de interacciones con las hormigas.

Por otro lado, las plantas con el atributo de ruta fotosintética mixta, fueron plantas presentes en la periferia. Solamente cinco géneros de plantas presentaron este atributo: *Blepharodon* y *Cissus* con ruta fotosintética C<sub>3</sub> y CAM; *Bidens*, *Cyperus* y *Solanum* con ruta fotosintética C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. En general, las hojas de una planta fijan el CO<sub>2</sub> a través de un único tipo de vía fotosintética. Sin embargo, algunas plantas pueden cambiar su modo fotosintético bajo diversas circunstancias (por ejemplo, condiciones de estrés por perturbaciones ambientales). De manera que se han reportado diversas transiciones entre los metabolismos C<sub>3</sub> y CAM, y algunos casos entre C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Lara, Drincovich & Andreo, 2010). En plantas C<sub>4</sub>, por ejemplo, no está vinculado a grupos taxonómicos determinados, por lo que es frecuente encontrar plantas C<sub>4</sub> compartiendo el mismo género con otras, que son C<sub>3</sub> (o intermedias) (Rebollar & Sancho, 2010), cómo fue el caso de algunos de los géneros mencionados anteriormente. Además, con relación a la distribución ecológica de las plantas, las plantas C<sub>4</sub> predominan en las zonas áridas y salinas del planeta (Sage & Mckown, 2006); mientras que las plantas CAM en hábitats con escasez de agua (Ehleringer & Monson, 1993). Esto podría relacionarse con un menor número de interacciones con las hormigas en las zonas tropicales en donde se distribuyen las interacciones hormiga-planta que involucran NEF.

En términos generales, este estudio proporciona una mayor comprensión del papel que pueden tener los rasgos funcionales, tanto de hormigas como de plantas, en la centralidad de las redes de interacción que involucran NEF. Para los rasgos considerados, detectamos un mayor número de atributos de las hormigas relacionados con la posición en el núcleo o en la periferia de las redes, en comparación con los atributos de las plantas, lo que sugiere que, en este tipo de interacciones, los rasgos de las hormigas tienen un mayor impacto en la centralidad de las redes que los rasgos de las plantas. Sin embargo, sería deseable poner a prueba de manera empírica las hipótesis aquí generadas sobre frecuencia de ocurrencia de hormigas y plantas con atributos característicos del núcleo o la periferia de las redes. Finalmente, los rasgos también están determinados por un proceso de filtrado ambiental (Keddy & Laughlin, 2021), por lo que sería interesante contrastar los resultados aquí presentados bajo distintas condiciones ambientales.

## REFERENCIAS

- 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, 15–29. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- Andersen, A. N. (2000). A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. In: Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz TR, eds. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 25–34.
- Anjos, D. V., Caserio, B., Rezende, F. T., Ribeiro, S. P., Del-Claro, K., & Fagundes, R. (2017). Extrafloral-nectaries and interspecific aggressiveness regulate day/night turnover of ant species foraging for nectar on *Bionia coriacea*. *Austral Ecology*, 42, 317–328. <https://doi.org/10.1111/aec.12446>
- AntWeb. Version 8.87. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed march 2023.
- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., de Souza, J. L. P., & Solar, R. (2015). *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. Editora INPA, 388pp.

- Baker-Méio, B. & Marquis, R. J. (2012). Context-dependent benefits from ant-plant mutualism in three sympatric varieties of *Chamaecrista desvauxii*. *Journal of Ecology*, 100, 242–252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01892.x>
- Bentley, B. L. (1976). Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 57, 815–820. <https://doi.org/10.2307/1936195>
- Bolton, B. (1994). Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge, Mass. Harvard University Press, 222 pp.
- Brown, Jr. W. L. (2000). Diversity of ants. In: Agosti, D., Majer, J., Alonso, E., Schultz, T. R. (Eds) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Biological diversity handbook series. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 280 pp.
- Byk, J., & Del-Claro, K. (2011). Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology*, 53, 327–332. <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0240-7>
- CaraDonna, P. J., Burkle, L. A., Schwarz, B., Resasco, J., Knight, T. M., Benadi, G., Blüthgen N., Dormann, C. F., Fang, Q., Fründ, J., Gauzens, B., Kaiser-Bunbury, C. N., Winfree, R., & Vazquez, D. P. (2021). Seeing through the static: the temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions. *Ecology Letters*, 24, 149–161. <https://doi.org/10.1111/ele.13623>
- Chamberlain, S. A., & Holland, J. N. (2009). Body size predicts degree in ant-plant mutualistic networks. *Functional Ecology*, 23, 196–202.
- Chamberlain, S. A., Kilpatrick, J. R., & Holland, J. N. (2010). Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks? *Oecologia*, 164, 741–750. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1673-6>
- Chavarro-Rodríguez, N., Díaz-Castelazo, C., & Rico-Gray, V. (2013). Characterization and functional ecology of the extrafloral nectar of *Cedrela odorata* in contrasting growth environments in central Veracruz, Mexico. *Botany*, 91, 695–701. <https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0289>
- Cuautle, M., Rico-Gray, V., & Díaz-Castelazo, C. (2005). Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. Turneraceae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86, 67–77. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00525.x>
- Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., & Rico-Gray, V. (2014a). Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113, 405–414. <https://doi.org/10.1111/bij.12350>

- Dáttilo, W., Fagundes, R., Gurka, C. A. Q., Silva, M. S. A., Vieira, M. C. L., Izzo, T. J., Díaz-Castelazo, C., Del-Claro, K., & Rico-Gray, V. (2014b). Individual-based ant-plant networks: diurnal-nocturnal structure and species-area relationship. *PLoS One*, 9, e99838. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099838>
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013c). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122, 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Dáttilo, W., Izzo, T. J., Vasconcelos, H. L., & Rico-Gray, V. (2013a). Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant-plant networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 7, 455–461. <https://doi.org/10.1007/s11829-013-9256-1>
- Dattilo, W., Rico-Gray, V., Rodrigues, D. J., & Izzo, T. J. (2013b). Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest. *Ecological Entomology*, 38, 374–380.
- Davidson, D. W. (1997). The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61, 153–181. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01785.x>
- Davidson, D. W. (1998). Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, 23, 484–490. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00145.x>
- Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P., & Duthie, A. B. (2021). The traits of “trait ecologists”: An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, 11, 16434–16445. <https://doi.org/10.1002/ece3.8321>
- Del-Claro, K., Rico-Gray, V., Torezan-Silingardi, H. M., Alves Silva, E., Fagundes, R., Lange, D., Dáttilo, W., Vilela, A. A., Aguirre, A., & Rodriguez-Morales, D. (2016). Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insect Societies*, 63, 207–221. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0466-2>
- 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, 793–801. <https://doi.org/10.1890/08-1883.1>
- Díaz-Castelazo, C., Martínez-Adriano, C. A., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2020). Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant-plant networks. *PeerJ*, 8, e8314. <https://doi.org/10.7717/peerj.8314>
- Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., & Cuautle, M. (2004). Extrafloral nectary mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: richness,

- occurrence, seasonality and ant foraging patterns. *Ecoscience*, 11, 472–481. <https://doi.org/10.1080/11956860.2004.11682857>
- Díaz-Castelazo, C., Sánchez-Galván, I. R., Guimarães Jr, 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, 1285–1293. <https://doi.org/10.1093/aob/mct071>
- Drager, K. I., Rivera, M. D., Gibson, J. C., Ruzi, S. A., Hanisch, P. E., Achury, R., & Suarez, A. V. (2023). Testing the predictive value of functional traits in diverse ant communities. *Ecology and Evolution*, 13, e10000. <https://doi.org/10.1002/ece3.10000>
- Ehleringer, J. R., & Monson, R. K. (1993). Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 411–439
- Fagundes, R., Dáttilo, W., Ribeiro, S. P., Rico-Gray, V., Jordano, P., & Del-Claro, K. (2017). Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122, 71–83. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx059>
- Falcão, J. C. F., Dáttilo, W., & Izzo, T. J. (2014). Temporal variation in extrafloral nectar secretion in different ontogenic stages of the fruits of *Alibertia verrucosa* S. Moore (Rubiaceae) in a Neotropical savanna. *Journal of Plant Interactions*, 9, 137–142. <https://doi.org/10.1080/17429145.2013.782513>
- Frank, M. K., & Fonseca, C. R. (2005). Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology*, 86, 2117–2126. <https://doi.org/10.1890/04-1916>
- González, A. M. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*, 7, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Gorb, E. V., & Gorb, S. N. (2003). Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem. Dordrecht: Kluwer.
- Grover, C. D., Kay, A. D., Monson, J. A., Marsh, T. C., & Holway, D. A. (2007). Linking nutrition and behavioural dominance: carbohydrate scarcity limits aggression and activity in Argentine ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2951–2957. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1065>
- Guimaraes Jr, P. R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433–460.
- Heil, M., Fiala, B., Baumann, B., & Linsenmair, K. E. (2000). Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology*, 749–757.

- Herrera, C. M., & Pellmyr, O. (2009). *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. John Wiley & Sons.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- 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, 269–283. <https://doi.org/10.1111/een.13227>
- Keddy, P. A., & Laughlin, D. C. (2021). *A framework for community ecology: species pools, filters and traits*. Cambridge University Press.
- Koptur, S. (1994). Floral and extrafloral nectars of Costa Rican Inga trees a comparison of their constituents and composition. *Biotropica*, 26, 276–284. <https://doi.org/10.2307/2388848>
- Korndorfer, A. P., & Del-Claro, K. (2006). Ant defense versus induced defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a myrmecophilous tree of the Brazilian Cerrado. *Biotropica*, 38, 786–788. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00200.x>
- Laliberté, E., Legendre, P., & B. Shipley. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0–12.
- Lange, D., Calixto, E. S., & Del-Claro, K. (2017). Variation in extrafloral nectary productivity influences the ant foraging. *PLoS One*, 12, 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169492>
- Lange, D., Dáttilo, W., & Del-Claro, K. (2013). Influence of extrafloral nectary phenology on ant–plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecological Entomology*, 38, 463–469. <https://doi.org/10.1111/een.12036>
- Lange, D., & Del-Claro, K. (2014). Ant–plant interaction in a tropical savanna: may the network structure vary over time and influence on the outcomes of associations? *PLoS One*, 9, e105574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105574>
- Lara, M. V., Drincovich, M. F., & Andreo, C. S. (2010). Transiciones metabólicas en la fijación fotosintética del carbono en plantas del género *Portulaca*. In *C<sub>4</sub> y CAM: características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas. Homenaje al doctor Julio López Gorgé* (pp. 43-56). Fundación Ramón Areces.
- Leiner, N. O., Nascimento, A. R., & Melo, C. (2009). Plant strategies for seed dispersal in tropical habitats: patterns and implications. *Tropical Biology and Conservation Management: Natural History of Tropical Plants*, 1, 155–170.
- Luna, P., Peñaloza-Arellanes, Y., Castillo-Meza, A. L., García-Chávez, J. H., & Dáttilo, W. (2018). Beta diversity of ant-plant interactions over day-night periods and plant physiognomies in a

- semiarid environment. *Journal of Arid Environments*, 156, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.04.003>
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95, 3325–3334. <https://doi.org/10.1890/13-2261.1>
- McGlynn, T. P. (2000). Do Lanchester’s laws of combat describe competition in ants? *Behavioral Ecology*, 11, 686–690. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.686>
- Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. D. F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124, 1031–1039. <https://doi.org/10.1111/oik.01613>
- Nascimento, E. A., & Del-Claro, K. (2010). Ant visitation to extrafloral nectaries decrease herbivory and increase fruit set in *Chamaecrista debillis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora*, 205, 754–756. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.040>
- Oliveira, P. S. (1997). The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology*, 11, 1643–1648. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00087.x>
- Oliveira, P. S., & Brandão, C. R. S. (1991). The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In Huxley and Cutler 1991, 198–212.
- Oliveira, P. S., & Freitas, A. V. (2004). Ant–plant–herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften*, 91, 557–570.
- Oliveira, P. S., & Pie, M. R. (1998). Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27, 161–76. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591998000200001>
- Paiva, É. A. S., Bueno, R. A., & Delgado, M. N. (2007). Distribution and structural aspects of extrafloral nectaries in *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202, 455–461. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.11.001>
- Parr, C. L., Dunn, R. R., Sanders, N. J., Weiser, M. D., Photakis, M., Bishop, T. R., Fitzpatrick, M. C., Arnan, X., Baccaro, F., Brandão, C. R. F., Chick, L., Donoso, D. A., Fayle, T. M., Gómez, C., Grossman, B., Munyai, T. C., Pacheco, R., Retana, J., Robinson, A., Sagata, K., Silva, R. R., Tista, M., Vasconcelos, H., Yates, M., & Gibb, H. (2017). GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Conservation & Diversity*, 10, 5–20. <https://doi.org/10.1111/icad.12211>



- Parr, C. L., & Gibb, H. (2010). Competition and the role of dominant ants. In: Lach L, Parr CL, Abbott KL, eds. *Ant ecology*. Oxford: Oxford University Press, 77–96.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Petal, J. (1978). The role of ants in ecosystems, pp 293-325. In MV Brian (Ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, London. 409 pp.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Radhika, V., Kost, C., Mithöfer, A., & Boland, W. (2010). Regulation of extrafloral nectar secretion by jasmonates in lima bean is light dependent. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 17228–17233. <https://doi.org/10.1073/pnas.1009007107>
- Rebollar, J. L. G., & Sancho, A. C. (2010). C<sub>4</sub> y CAM. Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas: Homenaje del doctor Julio López Gorgé. Editorial CSIC-CSIC Press.
- Rezende, E. L., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*, 116, 1919–1929. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.16029.x>
- Rico-Gray, V., Díaz-Castelazo, C., Ramírez-Hernández, A., Guimarães, P. R., & Holland, J. N. (2012). Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant-plant network. *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 289–295. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9170-3>
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rosumek, F. B., Silveira, F. A., de S. Neves, F., de U. Barbosa, N. P., Diniz, L., Oki, Y., Flavia Pezzini, F., Fernandes, G. W., & Cornelissen, T. (2009). Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, 160, 537–549. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>

- Ruggera, R. A., Blendinger, P. G., Gomez, M. D., & Marshak, C. (2016). Linking structure and functionality in mutualistic networks: do core frugivores disperse more seeds than peripheral species? *Oikos*, 125, 541–555. <https://doi.org/10.1111/oik.02204>
- Sage, R. F., & Mckown, A. D. (2006). Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? *Journal of Experimental Botany*, 57, 303–317
- Santamaría, L., & Rodríguez-Gironés, M. A. (2007). Linkage rules for plant–pollinator networks: Trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biology*, 5, 354–362
- Sazatornil, F. D., More, M., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A. A., Kitching, I. J., Schlumpberger, B. O., Oliveira, P. E., Sazima, M., & Amorim, F. W. (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology*, 85, 1586–1594. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12509>
- Sazima, C., Guimarães Jr, P. R., Dos Reis, S. F., & Sazima, I. (2010). What makes a species central in a cleaning mutualism network? *Oikos*, 119, 1319–1325. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18222.x>
- Schupp, E. W., & Feener, D. H. (1991). Phylogeny, lifeform, and habitat-dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. In: Cutler DF, Huxler CR, editors. *Ant–Plant Interactions*. Oxford: Oxford University Press. 175–197.
- Segar, S. T., Fayle, T. M., Srivastava, D. S., Lewinsohn, T. M., Lewis, O. T., Novotny, V., Kitching, R. L., & Maunsell, S. C. (2020). The role of evolution in shaping ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 454–466. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.01.004>
- Stang, M., Klinkhamer, P. G., Waser, N. M., Stang, I., & Van der Meijden, E. (2009). Size-specific interaction patterns and size matching in a plant–pollinator interaction web. *Annals of Botany*, 103, 1459–1469. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp027>
- Stradling, D. J. (1978). Food and feeding habits of ants, pp. 81-106 In: Brian MV, (Ed). *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, London, 409 pp.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). The determinants of patterns in mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Windsor, F. M., van den Hoogen, J., Crowther, T. W., & Evans, D. M. (2023). Using ecological networks to answer questions in global biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 50, 57–69. <https://doi.org/10.1111/jbi.14447>
- Yamamoto, M., & Del-Claro, K. (2008). Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethologica*, 11, 55–65. <https://doi.org/10.1007/s10211-008-0041-6>

Yamamoto, T., Tsuda, Y., Takayama, K., Nagashima, R., Tateishi, Y., & Kajita, T. (2019).

The presence of a cryptic barrier in the West Pacific Ocean suggests the effect of glacial climate changes on a widespread sea-dispersed plant, *Vigna marina* (Fabaceae). *Ecology and Evolution*, 9, 8429–8440.

<https://doi.org/10.1002/ece3.5099>

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

**Tabla S1.** Rasgos considerados en este estudio para hormigas de redes hormiga-planta que involucran NEF.

<b>Rasgo</b>	<b>Significado</b>	<b>Atributos</b>
Tamaño corporal	Se relaciona al tamaño de las hormigas presentes en las redes (Drager et al., 2023).	Grande (> 10mm), mediano (5-10mm), chico (< 5mm).
Grupo funcional	Comportamiento dominante de los géneros de hormigas en respuesta al estrés y las perturbaciones basado en la clasificación de los grupos funcionales propuestos por Andersen (2000).	Dolichoderinae dominante, Camponotini subordinado, Especialistas en Clima Caliente, Especialistas en Clima Frío, Especialistas en Clima Tropical, Especies crípticas, Oportunistas, Myrmicinae generalistas, Depredadores especialistas.
Tiempo de actividad	Indica cuando las hormigas están forrajeando activamente (Parr et al., 2017).	Diurno, Nocturno, Mixto
Dieta	Se refiere a las preferencias alimenticias que las hormigas incluyen en su dieta (Parr et al., 2017).	Depredador generalista, Generalista, Alimentador de azúcar + generalista, Cosechador de semillas + generalista, Depredador especialista, Productor de hongos

**Tabla S2.** Rasgos considerados en este estudio para plantas de redes hormiga-planta que involucran NEF.

<b>Rasgo</b>	<b>Significado</b>	<b>Atributo</b>
Forma de crecimiento	Modula la estructura general de la planta, adaptación ecofisiológica, producción fotosintética, refugio en condiciones climáticas extremas (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).	Herbácea, Arbusto/Árbol, Trepador, Mixto
Tipo de fenología de la hoja	Determina las estrategias de historia de vida de las especies, tasa fotosintética, déficit hídrico,	Caducifolio, Perennifolio, Mixto

Estrategia de dispersión	etc., (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Capacidad para cubrir nuevos hábitats, estrategias de colonización (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).	Anemocoria, Autocoria, Zoocoria, Hidrocoria, Mixto
Rutas fotosintéticas	Temperatura óptima de fotosíntesis, uso eficiente de agua y nutrientes, respuesta a niveles de CO <sub>2</sub> , nicho espacial (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).	C <sub>3</sub> , C <sub>4</sub> , CAM, Mixto

**Table S3.** Artículos de redes de interacción hormiga-planta que involucran NEF, a partir de los cuales se realizaron los análisis de este estudio.

ID	Título del artículo	Referencia
1	To what extent is clearcutting vegetation detrimental to the interactions between ants and Bignoniaceae in a Brazilian savanna	Alves-Silva et al. 2020
2	Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant-plant networks	Díaz-Castelazo et al. 2020
3	Anthropogenic disturbance and rainfall variation threaten the stability of plant-ant interactions in the Brazilian Caatinga	Câmara et al. 2019
4	The influence of spatial sampling scales on ant-plant interaction network architecture	Dáttilo et al. 2019
5	Ant species richness and interactions in canopies of two distinct successional stages in a tropical dry forest	Antoniazzi et al. 2019
6	Limited effects of fire disturbances of the species diversity and structure of ant-plant interaction networks in Brazilian Cerrado	Fagundes et al. 2018
7	Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant-plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest	Câmara et al. 2018
8	Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant-plant interaction networks	Falcão et al. 2016
9	Importance of interaction frequency in analysis of ant-plant networks in tropical environments	Dáttilo et al. 2014a
10	Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks	Dáttilo et al. 2014b
11	Extrafloral nectar fuels ant life in deserts	Aranda-Rickert et al. 2014
12	Spatial structure of ant-plant mutualistic networks	Dáttilo et al. 2013a
13	Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest	Dáttilo et al. 2013b
14	Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network	Díaz-Castelazo et al. 2013

15	Effect of Hurricane Karl on a plant-ant network occurring in coastal Veracruz, Mexico	Sánchez-Galván et al. 2012
16	Species interactions–area relationships: biological invasions and network structure in relation to island area	Sugiura, 2010

## Referencias

- 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, 103–114. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00216-4>
- Andersen, A. N. (2000). A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. In: Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz TR, eds. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 25–34.
- Antoniuzzi, R., Garro, R. N. S. L., Dáttilo, W., Ribeiro, S. P. & Neves, F. S. (2019). Ant species richness and interactions in canopies of two distinct successional stages in a tropical dry forest. *The Science of Nature*, 106, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00114-019-1614-0>
- Aranda-Rickert, A., Diez, P. & Marazzi, B. (2014). Extrafloral nectar fuels ant life in deserts. *AoB PLANTS*, 6, plu068. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu068>
- Câmara, T., Leal, I. R., Blüthgen, N., Oliveira, F. M. & Arnan, X. (2019). Anthropogenic disturbance and rainfall variation threaten the stability of plant–ant interactions in the Brazilian caatinga. *Ecography*, 42, 1960–1972. <https://doi.org/10.1111/ecog.04531>
- Câmara, T., Leal, I. R., Blüthgen, N., Oliveira, F. M., Queiroz, R. T. D. & Arnan, X. (2018). Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the caatinga, a Brazilian dry forest. *The Journal of Animal Ecology*, 87, 1022–1033. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12820>
- Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C. & Rico-Gray, V. (2014b). Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113, 405–414. <https://doi.org/10.1111/bij.12350>

- Dáttilo, W., Guimarães, Jr. P. R. & Izzo, T. J. (2013a). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122, 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Dáttilo, W., Rico-Gray, V., Rodrigues, D. J. & Izzo, T. J. (2013b). Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant–plant networks in a tropical rainforest. *Ecological Entomology*, 38, 374–380. <https://doi.org/10.1111/een.12029>
- Dáttilo, W., Sánchez-Galván, I., Lange, D., Del-Claro, K. & Rico-Gray, V. (2014a). Importance of interaction frequency in análisis of ant–plant networks in tropical environments. *Journal of Tropical Ecology*, 30, 165–168. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000813>
- Dáttilo, W., Vizentin-Bugoni, J., Debastiani, V. J., Jordano, P. & Izzo, T. J. (2019). The influence of spatial sampling scales on ant–plant interaction network architecture. *The Journal of Animal Ecology*, 88, 903–914. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12978>
- Díaz-Castelazo, C., Martínez-Adriano, C. A., Dáttilo, W. & Rico-Gray, V. (2020). Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant-plant networks. *PeerJ*, 8, e8314. <https://doi.org/10.7717/peerj.8314>
- Díaz-Castelazo, C., Sánchez-Galván, I. R., Guimarães, Jr. 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, 1285–1293. <https://10.1093/aob/mct071>
- Drager, K. I., Rivera, M. D., Gibson, J. C., Ruzi, S. A., Hanisch, P. E., Achury, R., & Suarez, A. V. (2023). Testing the predictive value of functional traits in diverse ant communities. *Ecology and Evolution*, 13, e10000. <https://doi.org/10.1002/ece3.10000>
- Falcão, J. C. F., Dáttilo, W. & Rico-Gray, V. (2016). Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant–plant interaction networks. *Ecological Complexity*, 25, 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.01.001>
- Fagundes, R., Lange, D., Anjos, D. V., de Lima, F. P., Nahas, L., Corro, E. J. et al. (2018). Limited effects of fire disturbances on the species diversity and structure of ant-plant interaction networks in Brazilian Cerrado. *Acta Oecologica*, 93, 65–73. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.11.001>

- Parr, C. L., Dunn, R. R., Sanders, N. J., Weiser, M. D., Photakis, M., Bishop, T. R., Fitzpatrick, M. C., Arnan, X., Baccaro, F., Brandão, C. R. F., Chick, L., Donoso, D. A., Fayle, T. M., Gómez, C., Grossman, B., Munyai, T. C., Pacheco, R., Retana, J., Robinson, A., Sagata, K., Silva, R. R., Tista, M., Vasconcelos, H., Yates, M., & Gibb, H. (2017). GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Conservation & Diversity*, 10, 5–20. <https://doi.org/10.1111/icad.12211>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- 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, 603–609. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000582>
- Sugiura, S. (2010). Species interactions–area relationships: biological invasions and network structure in relation to Island area. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 1807–1815. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2086>



**Tabla S4.** Número de veces (*N*) en que estuvieron presentes los géneros de hormigas en las 19 redes de estudio hormiga-planta que involucran NEF, indicando su posición en la centralidad de las redes, y los rasgos evaluados con sus respectivos atributos.

Hormigas	<i>N</i>	Centralidad		Tamaño corporal	Grupo funcional	Rasgos	
		Núcleo central	Periferia			Tiempo de actividad	Dieta
<b>Dolichoderinae</b>							
<i>Azteca</i>	10		X	Chico	Dolichoderinae dominante	Mixto	Generalista
<i>Dolichoderus</i>	10		X	Mediano	Especialistas en Clima Frío	Diurno	Generalista
<i>Dorymyrmex</i>	13	X (2)	X (11)	Chico	Oportunistas Dolichoderinae dominante	Diurno	Depredador generalista
<i>Forelius</i>	10	X (1)	X (9)	Chico		Diurno	Generalista
<i>Leptomyrmex</i>	1		X	Mediano	NA	Diurno	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Linepithema</i>	4		X	Chico	Dolichoderinae dominante	Mixto	Generalista
<i>Ochetellus</i>	1		X	Chico	Oportunistas	Diurno	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Tapinoma</i>	10		X	Chico	Oportunistas	Diurno	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Technomyrmex</i>	1		X	Chico	Oportunistas	Diurno	Alimentador de azúcar + generalista
<b>Dorylinae</b>							
<i>Eciton</i>	2		X	Grande	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Depredador especialista
<i>Labidus</i>	1		X	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Generalista

<b>Ectatomminae</b>							
<i>Acanthoponera</i>	1		X	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Nocturnal	Depredador generalista
<i>Ectatomma</i>	8		X	Mediano	Oportunistas Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Depredador generalista
<i>Gnamptogenys</i>	3		X	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Depredador generalista
<b>Formicinae</b>							
<i>Brachymyrmex</i>	11	X (1)	X (10)	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Camponotus</i>	18	X (16)	X (2)	Mediano	Camponotini subordinado	Mixto	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Myrmelachista</i>	2		X	Chico	Especies crípticas	Mixto	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Nylanderia</i>	3		X	Chico	NA	Mixto	Generalista
<i>Paratrechina</i>	12	X (2)	X (10)	Chico	Oportunistas Camponotini subordinado	Mixto	Generalista
<i>Polyrhachis</i>	1		X	Grande	subordinado	Diurno	Generalista
<b>Myrmicinae</b>							
<i>Acromyrmex</i>	1		X	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Productor de hongos
<i>Aphaenogaster</i>	1		X	Mediano	Oportunistas Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Generalista
<i>Atta</i>	1		X	Grande	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Productor de hongos
<i>Cardiocondyla</i>	1		X	Chico	Oportunistas Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Generalista
<i>Cephalotes</i>	17	X (3)	X (14)	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Alimentador de azúcar + generalista

<i>Crematogaster</i>	18	X (3)	X (15)	Chico	Myrmicinae generalistas	Mixto	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Cyphomyrmex</i>	1		X	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Productor de hongos
<i>Lachnomyrmex</i>	2		X	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Depredador generalista Cosechador de semillas + generalista
<i>Leptothorax</i>	3		X	Chico	Especialistas en Clima Frío	Diurno	Depredador generalista Cosechador de semillas + generalista
<i>Megalomyrmex</i>	1		X	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Depredador generalista Cosechador de semillas + generalista
<i>Meranoplus</i>	1		X	Chico	Especialistas en Clima Caliente	Diurno	Depredador generalista Cosechador de semillas + generalista
<i>Monomorium</i>	9		X	Chico	Myrmicinae generalistas	Diurno	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Nesomyrmex</i>	4		X	Chico	NA	Diurno	Alimentador de azúcar + generalista
<i>Ochetomyrmex</i>	3		X	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Depredador generalista
<i>Pheidole</i>	16	X (2)	X (14)	Chico	Myrmicinae generalistas	Mixto	Cosechador de semillas + generalista
<i>Pristomyrmex</i>	1		X	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Depredador generalista
<i>Sericomyrmex</i>	3		X	Mediano	Especialistas en Clima Tropical	Diurno	Productor de hongos
<i>Solenopsis</i>	13		X	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Generalista
<i>Strumigenys</i>	2		X	Chico	Especies crípticas	Diurno	Depredador especialista
<i>Tetramorium</i>	6		X	Chico	Oportunistas Especialistas en	Diurno	Generalista
<i>Trachymyrmex</i>	1		X	Mediano	Clima Tropical	Diurno	Productor de hongos

<i>Wasmannia</i>	11		X	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Generalista
<b>Paraponerinae</b>							
<i>Paraponera</i>	2		X	Grande	NA	Nocturno	Depredador generalista
<b>Ponerinae</b>							
<i>Diacamma</i>	1		X	Mediano	Oportunistas	Diurno	Depredador generalista
<i>Neoponera</i>	2		X	Grande	NA	Diurno	Depredador generalista
<i>Odontomachus</i>	2		X	Mediano	Oportunistas	Diurno	Depredador generalista
<i>Pachycondyla</i>	10		X	Mediano	Depredadores especialistas	Diurno	Depredador generalista
<b>Pseudomyrmecinae</b>							
<i>Pseudomyrmex</i>	17	X (5)	X (12)	Chico	Especialistas en Clima Tropical	Mixto	Depredador generalista

**Tabla S5.** Número de veces (*N*) en que estuvieron presentes los géneros de plantas en las 19 redes de estudio hormiga-planta que involucran NEF, indicando su posición en la centralidad de las redes, y los rasgos evaluados con sus respectivos atributos.

Plantas	<i>N</i>	Centralidad		Rasgos			
		Núcleo central	Periferia	Forma de crecimiento	Tipo de fenología de la hoja	Estrategia de dispersión	Rutas fotosintéticas
<b>Adoxaceae</b>							
<i>Sambucus</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Viburnum</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Amaranthaceae</b>							
<i>Iresine</i>	3		X	Herbácea	Perennifolio	NA	C <sub>3</sub>
<b>Anacardiaceae</b>							
<i>Anacardium</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Astronium</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Tapirira</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Thyrsodium</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Annonaceae</b>							
<i>Annona</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Duguetia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Xylopia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Apocynaceae</b>							
<i>Aspidosperma</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Blepharodon</i>	1		X	Trepador	Perennifolio	Anemocoria	Mixto
<i>Plumeria</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Prestonia</i>	6		X	Trepador	Mixto	NA	NA
<i>Tabernaemontana</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Asteraceae</b>							
<i>Bidens</i>	6		X	Herbácea	Perennifolio	Mixto	Mixto
<i>Pluchea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Anemocoria	NA
<b>Bignoniaceae</b>							
<i>Adenocalymma</i>	2		X	Mixto	Caducifolio	Mixto	NA
<i>Amphilophium</i>	6	X (1)	X (5)	Trepador	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>

<i>Anemopaegma</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Mixto	NA
<i>Cuspidaria</i>	1		X	Trepador	NA	Anemocoria	NA
<i>Fridericia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Handroanthus</i>	1	X		Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Jacaranda</i>	4		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Mansoa</i>	5	X (1)	X (4)	Trepador	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Parmentiera</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	NA
<i>Tabebuia</i>	5		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Bixaceae</b>							
<i>Bixa</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Boraginaceae</b>							
<i>Cordia</i>	5		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Varronia</i>	7	X (2)	X (5)	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	NA
<i>Ticanto</i>	8	X (1)	X (7)	Trepador	NA	NA	NA
<b>Burseraceae</b>							
<i>Protium</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Trattinnickia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Cactaceae</b>							
<i>Opuntia</i>	8	X (2)	X (6)	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	CAM
<i>Tacinga</i>	2		X	Arbusto/Árbol	NA	Zoocoria	NA
<i>Xiquexique</i>	2		X	Arbusto/Árbol	NA	Zoocoria	NA
<b>Cannabaceae</b>							
<i>Celtis</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Trema</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Capparaceae</b>							
<i>Capparis</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Crateva</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Morisonia</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Caryocaraceae</b>							
<i>Caryocar</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Celastraceae</b>							
<i>Cheiloclinium</i>	2		X	Trepador	NA	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Chrysobalanaceae</b>							
<i>Leptobalanus</i>	1		X	Arbusto/Árbol	NA	NA	NA

<i>Hirtella</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Combretaceae</b>							
<i>Combretum</i>	4		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Conocarpus</i>	4		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	NA	C <sub>3</sub>
<i>Terminalia</i>	7		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Convolvulaceae</b>							
<i>Camonea</i>	1		X	Mixto	NA	NA	C <sub>3</sub>
<i>Ipomoea</i>	9	X (2)	X (7)	Mixto	Mixto	Autocoria	C <sub>3</sub>
<b>Costaceae</b>							
<i>Costus</i>	3		X	Herbácea	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Cucurbitaceae</b>							
<i>Sicydium</i>	1		X	Mixto	Caducifolio	Zoocoria	NA
<i>Trichosanthes</i>	1		X	Mixto	Perennifolio	NA	C <sub>3</sub>
<b>Cyperaceae</b>							
<i>Cyperus</i>	1		X	Herbácea	Perennifolio	Autocoria	Mixto
<b>Elaeocarpaceae</b>							
<i>Sloanea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Euphorbiaceae</b>							
<i>Cnidioscolus</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Croton</i>	2	X		Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Hevea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	NA	C <sub>3</sub>
<i>Homalanthus</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Mabea</i>	3	X (1)	X (2)	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Macaranga</i>	1	X		Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Mallotus</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Sapium</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Fabaceae</b>							
<i>Abarema</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Acacia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Bauhinia</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Calopogonium</i>	2		X	Mixto	Perennifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Canavalia</i>	8	X (1)	X (7)	Trepador	Perennifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Cenostigma</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	NA	C <sub>3</sub>
<i>Centrosema</i>	1		X	Herbácea	Perennifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>

<i>Chamaecrista</i>	8	X (4)	X (4)	Mixto	Perennifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Chloroleucon</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Crotalaria</i>	9	X (3)	X (6)	Mixto	Mixto	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Desmanthus</i>	1		X	Mixto	NA	NA	C <sub>3</sub>
<i>Diphysa</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Dipteryx</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Enterolobium</i>	4		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Erythrina</i>	5		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Gliricidia</i>	1	X		Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Hymenaea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Indigofera</i>	1		X	Mixto	Perennifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Inga</i>	5	X (4)	X (1)	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Leucaena</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Machaerium</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Macroptilium</i>	7	X (1)	X (6)	Mixto	Perennifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Mimosa</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Neltuma</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Ormosia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Parasenegalia</i>	1		X	Mixto	NA	NA	NA
<i>Parkia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Piptadenia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Pithecellobium</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Pityrocarpa</i>	2	X		Arbusto/Árbol	Caducifolio	NA	NA
<i>Plathymenia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Platymiscium</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Prosopis</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Samanea</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Senegalia</i>	7		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Senna</i>	8	X (2)	X (6)	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Strombocarpa</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Stryphnodendron</i>	4		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Tachigali</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Teramnus</i>	1		X	Mixto	Perennifolio	NA	C <sub>3</sub>
<i>Vachellia</i>	8		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>



<i>Vatairea</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Vigna</i>	1		X	Mixto	Perennifolio	Hidrocoria	C <sub>3</sub>
<b>Heliconiaceae</b>							
<i>Heliconia</i>	1		X	Herbácea	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Humiriaceae</b>							
<i>Vantanea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Lacistemataceae</b>							
<i>Lacistema</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Lamiaceae</b>							
<i>Callicarpa</i>	6	X (2)	X (4)	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Cornutia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Lauraceae</b>							
<i>Aniba</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Ocotea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Lecythydaceae</b>							
<i>Couratari</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<b>Lythraceae</b>							
<i>Lafoensia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Malpighiaceae</b>							
<i>Banisteriopsis</i>	1	X		Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Bunchosia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Byrsonima</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Heteropterys</i>	1	X		Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	NA
<i>Malpighia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Peixotoa</i>	1		X	Arbusto/Árbol	NA	Anemocoria	NA
<b>Malvaceae</b>							
<i>Eriotheca</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Hibiscus</i>	8	X (1)	X (7)	Arbusto/Árbol	Mixto	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Luehea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Pachira</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Theobroma</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Marantaceae</b>							
<i>Ischnosiphon</i>	1		X	Herbácea	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Melastomataceae</b>							

<i>Miconia</i>	2		X	Mixto	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Mouriri</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Heterocentron</i>	1		X	Arbusto/Árbol	NA	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Meliaceae</b>							
<i>Cedrela</i>	7	X (6)	X (1)	Arbusto/Árbol	Mixto	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Guarea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Trichilia</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Menispermaceae</b>							
<i>Abuta</i>	1		X	Arbusto/Árbol	NA	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Moraceae</b>							
<i>Brosimum</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Ficus</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Pseudolmedia</i>	2	X	X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Sorocea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Myristicaceae</b>							
<i>Virola</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Nyctaginaceae</b>							
<i>Guapira</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Ochnaceae</b>							
<i>Cespedesia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	NA	C <sub>3</sub>
<i>Ouratea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Quiina</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Olacaceae</b>							
<i>Dulacia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	NA	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Orchidaceae</b>							
<i>Myrmecophila</i>	1		X	Herbácea	NA	Anemocoria	CAM
<i>Trichocentrum</i>	1		X	Herbácea	NA	Anemocoria	CAM
<b>Passifloraceae</b>							
<i>Passiflora</i>	7		X	Mixto	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Petiveriaceae</b>							
<i>Petiveria</i>	5	X (1)	X (4)	Herbácea	NA	Mixto	NA
<b>Piperaceae</b>							
<i>Piper</i>	1		X	Mixto	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Poaceae</b>							

<i>Arundo</i>	6		X	Mixto	Perennifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Polygonaceae</b>							
<i>Coccoloba</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Primulaceae</b>							
<i>Clavija</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	NA
<i>Cybianthus</i>	2		X	Arbusto/Árbol	NA	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Rosaceae</b>							
<i>Prunus</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Rubiaceae</b>							
<i>Capirona</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Duroia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Palicourea</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Psychotria</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Remijia</i>	2		X	Arbusto/Árbol	NA	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Tocoyena</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Uncaria</i>	3		X	Mixto	Perennifolio	Zoocoria	NA
<b>Rutaceae</b>							
<i>Esenbeckia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Autocoria	NA
<i>Melicope</i>	1		X	Mixto	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Metrodorea</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<i>Zanthoxylum</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<b>Salicaceae</b>							
<i>Casearia</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Laetia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Santalaceae</b>							
<i>Phoradendron</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Sapindaceae</b>							
<i>Cardiospermum</i>	1	X		Trepador	Mixto	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Paullinia</i>	2		X	Trepador	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Serjania</i>	4	X (2)	X (2)	Trepador	Mixto	Mixto	NA
<i>Talisia</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Sapotaceae</b>							
<i>Ecclinusa</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<i>Manilkara</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>

<i>Pouteria</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Simaroubaceae</b>							
<i>Simarouba</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Siparunaceae</b>							
<i>Siparuna</i>	2		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Solanaceae</b>							
<i>Solanum</i>	4		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Mixto	Mixto
<b>Turneraceae</b>							
<i>Turnera</i>	10	X (2)	X (8)	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Autocoria	C <sub>3</sub>
<b>Urticaceae</b>							
<i>Urera</i>	3		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Verbenaceae</b>							
<i>Petrea</i>	7	X (2)	X (5)	Arbusto/Árbol	Caducifolio	Mixto	C <sub>3</sub>
<i>Stachytarpheta</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Zoocoria	C <sub>3</sub>
<b>Vitaceae</b>							
<i>Cissus</i>	5		X	Arbusto/Árbol	Mixto	Zoocoria	Mixto
<b>Vochysiaceae</b>							
<i>Qualea</i>	1	X		Arbusto/Árbol	Mixto	Anemocoria	C <sub>3</sub>
<i>Vochysia</i>	1		X	Arbusto/Árbol	Perennifolio	Anemocoria	C <sub>3</sub>

**Apéndice S1.** Una lista de fuentes bibliográficas y bases de datos en línea que se utilizaron para la búsqueda de rasgos funcionales de las hormigas.

### Tamaño corporal

AntWeb. Version 8.87. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed march 2023.

Cuezzo, F. (2000). Review of the genus *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology*, 35, 197-277.

### Grupo funcional

Andersen, A. N. (2000). A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. In: Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. E., Schultz, T. R., eds. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 25–34.

### Tiempo de actividad

Anjos, D. V., Caserio, B., Rezende, F. T., Ribeiro, S. P., Del-Claro, K., & Fagundes, R. (2017). Extrafloral-nectaries and interspecific aggressiveness regulate day/night turnover of ant species foraging for nectar on *Bionia coriacea*. *Austral Ecology*, 42, 317–328.

Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo T. J., de Souza, J. L. P. & Solar, R. (2015). *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. Editora INPA, 388pp.

Cuezzo, F. (2000). Review of the genus *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology*, 35, 197–277.

Dáttilo, W., Fagundes, R., Gurka, C.A.Q., Silva, M.S.A., Vieira, M.C.L., Izzo, T.J. et al. (2014). Individual-based ant-plant networks: diurnal-nocturnal structure and species-area relationship. *PLoS One*, 9, e99838. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099838>

Encyclopedia of Life. Available from <http://eol.org>. Accessed February 2023.

Fagundes, R., Lange, D., Anjos, D. V., de Lima, F. P., Nahas, L., Corro, E. J. et al. (2018). Limited effects of fire disturbances on the species diversity and structure of ant-plant

- interaction networks in Brazilian Cerrado. *Acta Oecologica*, 93, 65–73.  
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.11.001>
- Kaspari, M., & Weiser, M. D. (2000). Ant activity along moisture gradients in a neotropical forest 1. *Biotropica*, 32, 703–711.
- Lucky, A., & Ward, P. S. (2010). Taxonomic revision of the ant genus *Leptomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 2688, 1–67.
- Majer, J. D. (1982). The foraging activity of some West African cacao farm ants. Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, Brasil. *Revista Theobroma*, 12, 155–162.
- Pacheco, P. J., Anjos, D. V., & Del-Claro, K. (2022). Natural history and daily rhythm activity of the myrmecophytic ant, *Pseudomyrmex concolor* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 69, 81–92.
- Rodríguez-de León, I. R., Horta-Vega, J. V., Venegas-Barrera, C. S., & Correa-Sandoval, M. V. B. A. (2017). Actividad diurna de la Familia Formicidae (Hymenoptera) en un gradiente de perturbación en la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, Tamaulipas. *Entomología Mexicana*, 4, 455–461.

### Dieta

- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., de Souza, J. L. P., Solar, R. (2015). Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Editora INPA, 388pp.
- Blüthgen, N., Gottsberger, G., & Fiedler, K. (2004). Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology*, 29, 418–429.
- Bolton, B. (2007). Taxonomy of the Dolichoderine ant genus *Technomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) based on the worker caste. *Contributions of the American Entomological Institute*, 35, 1–149.
- Brown, Jr. W. L. (2000). Diversity of ants. In: Agosti, D., Majer, J., Alonso, E., Schultz, T. R. (Eds) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Biological diversity hand book series. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 280 pp.
- Cuezzo, F. (2000). Review of the genus *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology*, 35, 197–277.

Encyclopedia of Life. Available from <http://eol.org>. Accessed February 2023.

Seifert, B. (2002). The ant genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae)-a taxonomic revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi*, and *C. minutior* species groups. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie*, 203–338.

**Apéndice S2.** Una lista de fuentes bibliográficas y bases de datos en línea que se utilizaron para la búsqueda de rasgos funcionales de las plantas.

### Forma de crecimiento

Brazil Flora Group (2021): Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. doi:10.15468/1mtkaw

Burrows, C. J. (1996). Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Melicope simplex*, *Myoporum laetum*, *Myrsine divaricata*, and *Urtica ferox*. *New Zealand Journal of Botany*, 34, 205–213.

CABI, 2023. Crop Protection Compendium. Wallingford, UK: CAB International.

[www.cabi.org/cpc](http://www.cabi.org/cpc).

Duno de Stefano, R., Carnevali Fernández-Concha, G., Ramírez Morillo, I. M., Tapia Muñoz, J. L., Can Itzá, L. L., Hernández-Aguilar, S. & Embray, T. (2023). Flora de la Península de Yucatán. [cicy.mx/sitios/flora%20digital/](http://cicy.mx/sitios/flora%20digital/)

Encyclopedia of Life. Available from <http://eol.org>. Accessed February 2023.

Fabbroni, M., Planchuelo, A. M., & Raven, P. H. (2018). *Vachellia* y *Parasenegalia* (Leguminosae, Mimosoideae) de los Valles Calchaquíes de Salta, Argentina. *Darwiniana*, 6, 84–93.

Gama, L., Narave, H., & Moreno, N. P. (1985). Flora de Veracruz.

POWO (2023). "Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/> Accessed February 2023."

WFO (2023): World Flora Online. Published on the Internet; <http://www.worldfloraonline.org>. Accessed on: February 2023'

Tipo de fenología de la hoja

- Atkinson, M. D., & Atkinson, E. (2002). *Sambucus nigra* L. *Journal of Ecology*, 90, 895–923.
- Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D., & Guehl, J. M. (2000). Interspecific variability of  $\delta$  13 C among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia*, 124, 454–468.
- Burrows, C. J. (1996). Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Melicope simplex*, *Myoporum laetum*, *Myrsine divaricata*, and *Urtica ferox*. *New Zealand Journal of Botany*, 34, 205–213.
- Chen, J. W., Zhang, Q., & Cao, K. F. (2009). Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. *Ecological Research*, 24, 65–73.
- de Lima, A. L. A., de Sá Barretto Sampaio, E. V., de Castro, C. C., Rodal, M. J. N., Antonino, A. C. D., & de Melo, A. L. (2012). Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees*, 26, 1605–1616.
- de Souza, B. C., Carvalho, E. C. D., Oliveira, R. S., de Araujo, F. S., de Lima, A. L. A., & Rodal, M. J. N. (2020). Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. *Oecologia*, 194, 221–236.
- Dünisch, O., & Morais, R. R. (2002). Regulation of xylem sap flow in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous Meliaceae species from the Amazon. *Trees*, 16, 404–416.
- Encyclopedia of Life. Available from: <http://eol.org>. Accessed February 2023.
- Espinoza, R., Masís, A., Chavarria, F., Guadamuz, A. & Perez, D. (1998). *Blepharodon mucronatum* (Asclepiadaceae) Species Page, May 11, 1998. Species Home Pages, Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica.



- Gartner, B. L., Bullock, S. H., Mooney, H. A., Brown, V. B., & Whitbeck, J. L. (1990). Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *American Journal of Botany*, 77, 742–749.
- Haase, R. (1999). Litterfall and nutrient return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 117, 129–147.
- Hasselquist, N. J., Allen, M. F., & Santiago, L. S. (2010). Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, 164, 881–890.
- Jackson, P. C., Meinzer, F. C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A., Rundel, P. W., ... & Causin, F. (1999). Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology*, 19, 717–724.
- Lacerda, D. M. A., Rossatto, D. R., Ribeiro-Novaes, É. K. M. D., & Almeida Jr, E. B. D. (2018). Reproductive phenology differs between evergreen and deciduous species in a Northeast Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*, 32, 367–375.
- Morales, J. F. (1997). A synopsis of the genus *Prestonia* (Apocynaceae) section Tomentosae in Mesoamerica. *Novon*, 59–66.
- Morffi-Mestre, H., Ángeles-Pérez, G., Powers, J. S., Andrade, J. L., Huechacona Ruiz, A. H., May-Pat, F., ... & Dupuy, J. M. (2020). Multiple factors influence seasonal and interannual litterfall production in a tropical dry forest in Mexico. *Forests*, 11, 1241.
- Nama, K. S. & Choudhary, K. (2013). Dispersal pattern of some tree species of Mukundara hills National Park. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*, 1, 24–30.
- Nie, Y. P., Chen, H. S., Wang, K. L., & Ding, Y. L. (2014). Seasonal variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values: implications for different water-use strategies among species growing on continuous dolomite outcrops in subtropical China. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 2571–2579.
- Pivovarov, A. L., Pasquini, S. C., De Guzman, M. E., Alstad, K. P., Stemke, J. S., & Santiago, L. S. (2016). Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology*, 30, 517–526.

- Rojas-Rodríguez, F., & Torres-Córdoba, G. (2018). Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción guachipelín (*Diphysa americana* (Mill.) M. Sousa). *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 16, 69–71.
- Rossatto, D. R., Hoffmann, W. A., de Carvalho Ramos Silva, L., Haridasan, M., Sternberg, L. S., & Franco, A. C. (2013). Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees*, 27, 1139–1150.
- Santiago, L. S., Kitajima, K., Wright, S. J., & Mulkey, S. S. (2004). Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia*, 139, 495–502.
- Shimamoto, C. Y., Botosso, P. C., Amano, E., & Marques, M. C. (2016). Stem growth rhythms in trees of a tropical rainforest in Southern Brazil. *Trees*, 30, 99–111.
- Silveira, A. P., Menezes, B. S. D., Loiola, M. I. B., Lima-Verde, L. W., Zanina, D. N., Carvalho, E. C. D. D., ... & Araujo, F. S. D. (2020). Flora and annual distribution of flowers and fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Floresta e Ambiente*, 27.
- Smith-Martin, C. M., Xu, X., Medvigy, D., Schnitzer, S. A., & Powers, J. S. (2020). Allometric scaling laws linking biomass and rooting depth vary across ontogeny and functional groups in tropical dry forest lianas and trees. *New Phytologist*, 226, 714–726.
- Sobrado, M. A. (1991). Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, 608–616.
- Souza, J. P., Prado, C. H., Albino, A. L. S., & Damascos, M. A. (2009). Shoot-foilage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen Cerrado tree species. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21, 76–86.
- Tomazello Filho, M., Lisi, C. S., Hansen, N., & Cury, G. (2004). Anatomical features of increment zones in different tree species in the State of São Paulo, Brazil. *Scientia Forestalis*, 66, 46–55.
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Sterck, F. J., Borghetti, F., Ward, D., de Bie, S., & van Langevelde, F. (2013). Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology*, 101, 430–440.

- Tropical Plants Database, Ken Fern. [tropical.theferns.info](http://tropical.theferns.info). 2023-08. <[tropical.theferns.info/viewtropical.php?](http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?)>
- Vitória, A. P., Ávila-Lovera, E., de Oliveira Vieira, T., do Couto-Santos, A. P. L., Pereira, T. J., Funch, L. S., ... & Santiago, L. S. (2018). Isotopic composition of leaf carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. *Journal of Tropical Ecology*, 34, 145–156.
- Vogado, N. O., Winter, K., Ubierna, N., Farquhar, G. D., & Cernusak, L. A. (2020). Directional change in leaf dry matter  $\delta^{13}\text{C}$  during leaf development is widespread in  $\text{C}_3$  plants. *Annals of Botany*, 126, 981–990.
- Walters, M. B., & Reich, P. B. (1999). Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *The New Phytologist*, 143, 143–154.
- Wright, C. L., de Lima, A. L., de Souza, E. S., West, J. B., & Wilcox, B. P. (2021). Plant functional types broadly describe water use strategies in the Caatinga, a seasonally dry tropical forest in northeast Brazil. *Ecology and Evolution*, 11, 11808–11825.

### Estrategia de dispersión

- Bollen, A., Van Elsacker, L., & Ganzhorn, J. U. (2004). Tree dispersal strategies in the littoral forest of Sainte Luce (SE-Madagascar). *Oecologia*, 139, 604–616.
- Borgiani, R., Grombone-Guaratini, M. T., Vargas, B. D. C., Martins, A. E., Camargo, M. G. G., & Morellato, L. P. C. (2022). Floristic composition, pollination and seed-dispersal systems in a target Cerrado conservation area. *Biota Neotropica*, 22.
- Bueno, R. S., Guevara, R., Ribeiro, M. C., Culot, L., Bufalo, F. S., & Galetti, M. (2013). Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *PloS One*, 8, e56252.
- Burrows, C. J. (1996). Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Melicope simplex*, *Myoporum laetum*, *Myrsine divaricata*, and *Urtica ferox*. *New Zealand Journal of Botany*, 34, 205–213.
- CABI, 2023. Crop Protection Compendium. Wallingford, UK: CAB International.

www.cabi.org/cpc.

- Cain, M. L., Damman, H., & Muir, A. (1998). Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, 68, 325–347.
- Chaves, Ó. M., Bicca-Marques, J. C., & Chapman, C. A. (2018). Quantity and quality of seed dispersal by a large arboreal frugivore in small and large Atlantic forest fragments. *PLoS One*, 13, e0193660.
- Chaves, Ó. M., Morales-Cerdas, V., Calderón-Quirós, J., Azoifeifa-Rojas, I., Riba-Hernández, P., Solano-Rojas, D., ... & Melin, A. D. (2023). Plant Diversity in the Diet of Costa Rican Primates in Contrasting Habitats: A Meta-Analysis. *Diversity*, 15, 602.
- Colli-Silva, M., Pirani, J. R., & Zizka, A. (2021). Disjunct plant species in South American seasonally dry tropical forests responded differently to past climatic fluctuations. *Frontiers of Biogeography*, 13.
- Contreras, C. L., & Varela, C. W. (2016). Mecanismos de Dispersión de Diásporas en un Bosque Perturbado de la Cumaca, estado Carabobo, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica*, 39, 128–156.
- Correa-Gómez, D. F., Stevenson, P. R., Álvarez, E., Aldana, A. M., Umaña, M., Cano, Á., ... & von Hildebrand, P. (2013). Patrones de frecuencia y abundancia de sistemas de dispersión de plantas en bosques colombianos y su relación con las regiones geográficas del país. *Colombia Forestal*, 16, 33–51.
- da Conceição, G. M., Ruggieri, A. C., Silva, E. O., Gomes, E. C., & Roche, H. M. V. (2011). Especies vegetales y síndromes de dispersión del área de protección ambiental municipal de Inhamum, Caxias, Maranhão, Brasil. *Ambiente & Água-An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, 6, 129–142.
- de Lima, E. A., & de Melo, J. I. M. (2015). Biological spectrum and dispersal syndromes in an area of the semi-arid region of north-eastern Brazil. *Acta Scientiarum. Health Sciences*, 37, 91–100.
- Gomes, V. G. N., Meiado, M. V., Quirino, Z. G. M., & Machado, I. C. (2016). Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil. *Journal of Arid Environments*, 135, 85–89.

- Guix, J. C., Soler, M., Martín, M., Fosalba, M., & Mauri, A. (2001). Introducción y colonización de plantas alóctonas en un área mediterránea: evidencias históricas y análisis cuantitativo. *Orsis: Organismes I Sistemes*, 145–185.
- Hoeltgebaum, M. P., Montagna, T., Lando, A. P., Puttkammer, C., Orth, A. I., Guerra, M. P., & Reis, M. S. (2018). Reproductive Biology of *Varronia curassavica* Jacq. (Boraginaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 59–71.
- Hughes, C. E., Ringelberg, J. J., Lewis, G. P., & Catalano, S. A. (2022). Disintegration of the genus *Prosopis* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, mimosoid clade). *PhytoKeys*, 205, 147.
- Ishara, K. L., & Maimoni-Rodella, R. D. C. S. (2011). Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 54, 629–642.
- Jansen, P. A., & Zuidema, P. A. (2001). Logging, seed dispersal by vertebrates, and natural regeneration of tropical timber trees. In *The cutting edge: Conserving wildlife in logged tropical forests* (pp. 35-60). Columbia University Press.
- Leal, I. R., Leal, L. C., & Andersen, A. N. (2015). The benefits of myrmecochory: a matter of stature. *Biotropica*, 47, 281–285.
- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. (2007). Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. *Annals of Botany*, 99, 885–894.
- Lewis, J. R., Verboom, G. A., & February, E. C. (2021). Coexistence and bush encroachment in African savannas: The role of the regeneration niche. *Functional Ecology*, 35, 764–773.
- Link, A., & Stevenson, P. R. (2004). Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colombia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77, 319–334.
- Méndez, J. A. B., & López-Herrera, L. G. (2015). Síndromes de dispersión de diásporas de las especies arbustivo y arbóreas de tres tipos de coberturas del Parque Natural Quininí, municipio de Tibacuy, Cundinamarca, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 5, 7–15.

- Mesa-Sierra, N., & Laborde, J. (2017). Insights for the conservation of native tree species gleaned from the advance regeneration community in a seasonally dry tropical landscape. *Tropical Conservation Science*, 10, 1940082917714228.
- Mori, S. A., & Brown, J. L. (1994). Report on wind dispersal in a lowland moist forest in central French Guiana. *Brittonia*, 46, 105–125.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Condit, R., & Hubbell, S. P. (2008). Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 653–667.
- Nama, K. S. & Choudhary, K. (2013). Dispersal pattern of some tree species of Mukundara hills National Park. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*, 1, 24–30.
- Paula, S. M., Boselli, M. A., & Sanches, M. C. (2019). Chlorophyll fluorescence and initial growth of two liana species, *Cuspidaria sceptrum* (Cham.) LG Lohmann and *Fridericia florida* (DC) LG Lohmann, under changes of natural light conditions. *Photosynthetica*, 57.
- Pereira, C. C., Arruda, D. M., Soares, F. D. F. S., & Fonseca, R. S. (2022). The importance of pollination and dispersal syndromes for the conservation of Cerrado Rupestre fragments on ironstone outcrops immersed in an agricultural landscape. *Neotropical Biology and Conservation*, 17, 87–102.
- Peres, C. A., & van Roosmalen, M. G. (1996). Avian dispersal of "mimetic seeds" of *Ormosia lignivalvis* by terrestrial granivores: deception or mutualism? *Oikos*, 249–258.
- Pratt, T. K., & Stiles, E. W. (1983). How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist*, 122, 797–805.
- Renner, S. S. (1989). A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 496–518.
- Rojas-Rodríguez, F., & Torres-Córdoba, G. (2018). Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción guachipelín (*Diphysa americana* (Mill.) M. Sousa). *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 16, 69–71.
- Santana, F. D. (2017). Dispersão de sementes de Marantaceae: o papel da heterogeneidade ambiental nas interações planta-dispersor e nos padrões de distribuição de ervas de sub-bosque na Amazônia central.

- Silva Costa, E. C., Lopes, S. D. F., & Miranda Melo, J. I. D. (2015). Floristic similarity and dispersal syndromes in a rocky outcrop in semi-arid Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 63, 827–843.
- Stevenson, P. R., & Guzmán-Caro, D. C. (2010). Nutrient transport within and between habitats through seed dispersal processes by woolly monkeys in north-western Amazonia. *American Journal of Primatology*, 72, 992–1003.
- Suetsugu, K., Kawakita, A., & Kato, M. (2015). Avian seed dispersal in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*. *Nature Plants*, 1, 1–2.
- White, D. W., & Stiles, E. W. (1992). Bird dispersal of fruits of species introduced into eastern North America. *Canadian Journal of Botany*, 70, 1689–1696.
- Zama, M. Y., Bovolenta, Y. R., Carvalho, E. D. S., Rodrigues, D. R., Araujo, C. G. D., Sorace, M. A. D. F., & Luz, D. G. (2012). Florística e síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas no Parque Estadual Mata São Francisco, PR, Brasil. *Hoehnea*, 39, 369–378.

#### Rutas fotosintéticas

- Baskin, J. M., Webb, D. H., & Baskin, C. C. (1995). A floristic plant ecology study of the limestone glades of northern Alabama. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 226–242.
- Boutton, T. W., Archer, S. R., Midwood, A. J., Zitzer, S. F., & Bol, R. (1998).  $\delta^{13}\text{C}$  values of soil organic carbon and their use in documenting vegetation change in a subtropical savanna ecosystem. *Geoderma*, 82, 5–41.
- Carni, A., & Mucina, L. (1998). Vegetation of trampled soil dominated by C4 plants in Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9, 45–56.
- Cernusak, L. A., Aranda, J., Marshall, J. D., & Winter, K. (2007). Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. *New Phytologist*, 173, 294–305.

- Chellappan, K. P., & Gnanam, A. (1980). Isolation of intact mesophyll protoplasts from the leaves of higher plants for photosynthetic studies. *Proceedings: Plant Sciences*, 89, 79–90.
- Cheesman, A. W., & Winter, K. (2013). Growth response and acclimation of CO<sub>2</sub> exchange characteristics to elevated temperatures in tropical tree seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 64, 3817–3828.
- Coletta, L. D., Nardoto, G. B., Latansio-Aidar, S. R., & Rocha, H. R. D. (2009). Isotopic view of vegetation and carbon and nitrogen cycles in a cerrado ecosystem, southeastern Brazil. *Scientia Agricola*, 66, 467–475.
- De Rouw, A., Maxwell, J. F., & Girardin, C. (2015). Foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values, photosynthetic pathway and functional type for 238 common species on farm land and disturbed forest in Laos. *Photosynthetica*, 53, 154–156.
- Ehleringer, J. R., Lin, Z. F., Field, C. B., Sun, G. C., & Kuo, C. Y. (1987). Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest. *Oecologia*, 72, 109–114.
- Encyclopedia of Life. Available from <http://eol.org>. Accessed February 2023.
- Kocacinar, F., & Sage, R. F. (2003). Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant, Cell & Environment*, 26, 2015–2026.
- Kocacinar, F., & Sage, R. F. (2004). Photosynthetic pathway alters hydraulic structure and function in woody plants. *Oecologia*, 139, 214–223.
- Ludlow, M. M. (1985). Photosynthesis and dry matter production in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> pasture plants, with special emphasis on tropical C<sub>3</sub> legumes and C<sub>4</sub> grasses. *Functional Plant Biology*, 12, 557–572.
- Luz, L. D., Parolin, M., Pessenda, L. C. R., Rasbold, G. G., & Lo, E. (2019). Multiproxy analysis (Phytoliths, stable isotopes, and c/n) as indicators of paleoenvironmental changes in a Cerrado site, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 22, 15–29.
- Magnusson, W. E., Carmozina de Araújo, M., Cintra, R., Lima, A. P., Martinelli, L. A., Sanaiotti, T. M., ... & Victoria, R. L. (1999). Contributions of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants to higher trophic levels in an Amazonian savanna. *Oecologia*, 119, 91–96.



- Marchese, J. A., Ming, L. C., Ducatti, C., Broetto, F., Da Silva, E. T., & Leonardo, M. (2006). Carbon isotope composition as a tool to control the quality of herbs and medicinal plants. *Photosynthetica*, 44, 155–159.
- Martinelli, L. A., Almeida, S., Brown, I. F., Moreira, M. Z., Victória, R. L., Sternberg, L. S. L., ... & Thomas, W. W. (1998). Stable carbon isotope ratio of tree leaves, boles and fine litter in a tropical forest in Rondonia, Brazil. *Oecologia*, 114, 170–179.
- Masrahi, Y. S., Al-Huqail, A. A., Al-Turki, T. A., & Sayed, O. H. (2011). Differential altitudinal distribution and diversity of plants with different photosynthetic pathways in arid southern Saudi Arabia. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 5, 36–43.
- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Lloyd, J., Grace, J., Francey, R. J., McIntyre, J. A., ... & Brass, J. (1997). Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell & Environment*, 20, 315–328.
- Mooney, H. A., Bullock, S. H., & Ehleringer, J. R. (1989). Carbon isotope ratios of plants of a tropical dry forest in Mexico. *Functional Ecology*, 137–142.
- Nie, Y. P., Chen, H. S., Wang, K. L., & Ding, Y. L. (2014). Seasonal variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values: implications for different water-use strategies among species growing on continuous dolomite outcrops in subtropical China. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 2571–2579.
- Nobel, P. S. (1991). Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. *New Phytologist*, 119, 183–205.
- Ocampo, G., & Almeda, F. (2013). Do Melastomataceae perform CAM photosynthesis? A survey of neotropical species using carbon isotope ratios. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 265–269.
- Rallos, R. V., Dicen, G. P., Nery, A. L. G., & Labides, J. L. R. (2021). Foliar Carbon and Nitrogen Content and Stable Isotopic Composition of Selected Philippine Flora. *Philippine Journal of Science*, 150.
- Ramírez, N., & Briceño, H. (2015). Tipos de rutas fotosintéticas en comunidades herbáceo-arbustivas de la Alta Guayana Venezolana. *Acta Biológica Venezuelica*, 35, 89–123.

- Renard, D., Birk, J. J., Glaser, B., Iriarte, J., Grisard, G., Karl, J., & McKey, D. (2012). Origin of mound-field landscapes: a multi-proxy approach combining contemporary vegetation, carbon stable isotopes and phytoliths. *Plant and Soil*, 351, 337–353.
- Ricalde, M. F., Andrade, J. L., Durán, R., Dupuy, J. M., Simá, J. L., Us-Santamaría, R., & Santiago, L. S. (2010). Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871–880.
- Rossetti, D. F., Gribel, R., Tuomisto, H., Cordeiro, C. L., & Tatum, S. H. (2018). The influence of late Quaternary sedimentation on vegetation in an Amazonian lowland megafan. *Earth Surface Processes and Landforms*, 43, 1259–1279.
- Rundel, P. W., Cooley, A. M., Gerst, K. L., Riordan, E. C., Sharifi, M. R., Sun, J. W., & Tower, J. A. (2020). Functional traits of broad-leaved monocot herbs in the understory and forest edges of a Costa Rican rainforest. *PeerJ*, 8, e9958.
- Sanaiotti, T. M., Martinelli, L. A., Victória, R. L., Trumbore, S. E., & Camargo, P. D. (2002). Past vegetation changes in Amazon Savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter 1. *Biotropica*, 34, 2–16.
- Silvera, K., Santiago, L. S., & Winter, K. (2005). Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Functional Plant Biology*, 32, 397–407.
- Silvera, K., Santiago, L. S., Cushman, J. C., & Winter, K. (2010). The incidence of crassulacean acid metabolism in Orchidaceae derived from carbon isotope ratios: a checklist of the flora of Panama and Costa Rica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163, 194–222.
- Taylor, S. H., Hulme, S. P., Rees, M., Ripley, B. S., Ian Woodward, F., & Osborne, C. P. (2010). Ecophysiological traits in C3 and C4 grasses: a phylogenetically controlled screening experiment. *New Phytologist*, 185, 780–791.
- Vitória, A. P., Ávila-Lovera, E., de Oliveira Vieira, T., do Couto-Santos, A. P. L., Pereira, T. J., Funch, L. S., ... & Santiago, L. S. (2018). Isotopic composition of leaf carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. *Journal of Tropical Ecology*, 34, 145–156.

- Vogado, N. O., Winter, K., Ubierna, N., Farquhar, G. D., & Cernusak, L. A. (2020). Directional change in leaf dry matter  $\delta^{13}\text{C}$  during leaf development is widespread in  $\text{C}_3$  plants. *Annals of Botany*, 126, 981–990.
- Vogts, A., Moossen, H., Rommerskirchen, F., & Rullkötter, J. (2009). Distribution patterns and stable carbon isotopic composition of alkanes and alkan-1-ols from plant waxes of African rain forest and savanna  $\text{C}_3$  species. *Organic Geochemistry*, 40, 1037–1054.
- von Fischer, J. C., & Tieszen, L. L. (1995). Carbon isotope characterization of vegetation and soil organic matter in subtropical forests in Luquillo, Puerto Rico. *Biotropica*, 138–148.
- Waller, S. S., & Lewis, J. K. (1979). Occurrence of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  photosynthetic pathways in North American grasses. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 32, 12–28.
- Wang, R. Z. (2005).  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  photosynthetic pathways and life form types for native species from agro-forestry region, Northeastern China. *Photosynthetica*, 43, 535–549.
- Winter, K., & Smith, J. A. C. (2022). CAM photosynthesis: the acid test. *New Phytologist*, 233, 599–609.
- Young, S. N., Dunning, L. T., Liu, H., Stevens, C. J., & Lundgren, M. R. (2022).  $\text{C}_4$  trees have a broader niche than their close  $\text{C}_3$  relatives. *Journal of Experimental Botany*, 73, 3189–3204.
- Ziegler, H., Batanouny, K. H., Sankhla, N., Vyas, O. P., & Stichler, W. (1981). The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq. *Oecologia*, 48, 93–99.

## DISCUSIÓN GENERAL

El estudio de las redes de interacción hormiga-planta mediadas por diferentes tipos de recursos son importantes en los ecosistemas. En muchos hábitats las hormigas presentan una abundancia y diversidad particularmente notables de asociaciones con plantas en diferentes regiones del planeta, siendo estas interacciones más evidentes en los trópicos (Rico-Gray & Oliveira, 2007). En conjunto, los dos capítulos que integran esta tesis ofrecen un panorama global de los estudios científicos que se han realizado sobre estas interacciones, y contribuye a dilucidar el papel que tienen los rasgos de las especies como determinantes de su posición en el núcleo o en la periferia de dichas interacciones.

Con la revisión de estudios de redes de interacción hormiga-planta que se realizó en el primer capítulo se detectaron vacíos de conocimiento en el tema, lo cual brinda un panorama general para aquellos interesados en estudiar estas redes. Si bien las interacciones entre hormigas y plantas están presentes principalmente en los trópicos (Del-Claro et al., 2018), el estudio de las redes hormiga-planta ha sido desproporcionalmente mayor en las zonas tropicales, el Cerrado (Brasil) y La Mancha (México) han sido los sitios con más estudios. Esto requiere de un mayor esfuerzo de estudios empíricos en las regiones donde no se han evaluado las redes hormiga-planta, lo cual podría generar nuevos conocimientos en el tema. Esto es porque las interacciones entre hormigas y plantas pueden variar a lo largo de gradientes latitudinales, principalmente debido a las diferencias relacionadas en densidad, abundancia y morfología de ambos grupos que interactúan (Rico-Gray & Oliveira, 2007). A partir de la revisión de los artículos de las asociaciones entre hormigas y plantas con un enfoque de red, se proponen perspectivas y cambios en el estudio de las redes hormiga-planta para la mejora en la comprensión de la arquitectura de estas redes en los ecosistemas. Esto incluye en primera instancia, definir la escala espacial y temporal a la cual se trabajará, así como el procedimiento de los muestreos. Es importante considerar este elemento, ya que se puede afectar directamente la estructura de la red, lo que puede generar interpretaciones erróneas al no emplear adecuadamente los métodos necesarios. Además, las hormigas y las plantas están involucradas en interacciones mediadas con diferentes tipos de recursos (néctar extrafloral, néctar floral, savia, mirmecófitas, semilla/ frutos, sustrato de forrajeo y sitios de anidación.), esto implica que muchas de estas interacciones ocurren al mismo tiempo y en el

mismo lugar, pero no se sabe cómo se estructuran, ni los factores que influyen en su organización. Esto es porque la mayoría de estudios han utilizado un marco bipartito en el estudio de redes hormiga-planta. Sin embargo, en las comunidades ecológicas, las hormigas y las plantas están involucradas en múltiples tipos de interacciones, formando redes más complejas. De manera que el enfoque de las redes entre hormigas y plantas en multiredes permitirá una comprensión más clara de la dinámica ecológica y evolutiva de las complejas relaciones que involucran a estos organismos en los ecosistemas (Del-Claro et al., 2018).

En el segundo capítulo se abordaron los rasgos que influyen en la centralidad de las hormigas y plantas en las redes de interacción hormiga-planta portadoras de NEF, lo cual sigue siendo un desafío para los ecólogos, pues además de que se han incrementado el número de estudios en la comprensión de los procesos detrás de la centralidad de las especies interactuantes en estas redes (e.g. Chamberlain & Holland, 2009; Chamberlain et al., 2010; Díaz-Castelazo et al. 2020), aún estamos lejos de una comprensión mecanicista completa e integradora (Vázquez et al., 2009). Para este capítulo se utilizó como sistema de estudio las redes hormiga-planta portadoras de NEF, esto porque cómo se mencionó en el capítulo anterior, es el tipo de interacción que más se ha estudiado. Sin embargo, a pesar de haber más estudios, no se pudieron analizar las redes de todos los artículos recopilados. Esto debido a la poca disponibilidad de los datos de las interacciones entre las especies. De manera que al considerar estudios de diferentes partes del planeta donde se consideren las frecuencias de interacciones de las especies interactuantes, mejorará los hallazgos encontrados en este capítulo, respecto a la centralidad de las especies. Por otro lado, la falta de determinación taxonómica de las especies en los estudios no permitió evaluar los rasgos a nivel de especie, lo cual obstaculiza nuestros esfuerzos por comprender de manera integral los mecanismos potenciales detrás de la estructura organizacional con relación a la centralidad de las especies. Por lo que se sugiere a los interesados en el tema de estudio, determinar lo más preciso posible las morfoespecies para estudios futuros.

Finalmente, se proponen nuevas preguntas de investigación para futuros estudios: 1) ¿Cómo varían las redes de interacción hormiga-planta en la dinámica espacial y temporal de los diferentes entornos?, 2) ¿Cómo varía la diversidad de interacciones de redes hormiga-planta en la dinámica espacial y temporal en los diferentes entornos?, 2) ¿Cuál es el impacto

de las perturbaciones ambientales en la diversidad de interacciones en redes hormiga-planta?, 3) ¿Cómo varía la diversidad de interacciones de redes hormiga-planta desde un enfoque de multiredes en los diferentes entornos?, 4) ¿Cuáles son los patrones macroecológicos de interacciones mediadas por los diferentes tipos de recursos en redes hormiga-planta?, 5) Considerando la centralidad de las hormigas y plantas en las redes de interacción hormiga-planta, ¿Cuáles son las especies clave mediadas por otro tipo de recursos (e.g. nectar floral, mirmecófitas, etc)?, ¿El efecto de escala (local a regional) repercute en las especies clave?, 6) ¿Varían los atributos característicos del núcleo o la periferia de las redes hormiga-planta al considerar la frecuencia de ocurrencia desde un gradiente espacial y temporal?, 7) ¿Cuáles son los atributos de las especies centrales y periféricas en redes de interacción hormiga-planta mediadas por otro tipo de recursos?, 8) ¿Los atributos de las especies centrales y periféricas pueden cambiar bajo diferentes condiciones ambientales?, 9) ¿Cuáles son los atributos de las especies centrales y periféricas en redes de interacción hormiga-planta bajo un enfoque de multiredes?

## **CONCLUSIONES GENERALES**

Los resultados del capítulo uno, integran el estado del arte de las interacciones ecológicas hormiga-planta bajo un enfoque de redes. Este capítulo fue fundamental en el desarrollo del capítulo dos, ya que brinda una base teórica de las tendencias y perspectivas en el estudio de redes hormiga-planta. En el capítulo dos, al considerar la historia de vida de las especies interactuantes, como es a través de sus rasgos biológicos y ecológicos, como mecanismos impulsores de la centralidad de las especies en la red, se logró reconocer que ciertos atributos son determinantes de que las especies se ubiquen en el núcleo central o en la periferia de las redes. Estos resultados esclarecen lo que hace que una especie sea más importante que otra en las redes de interacción hormiga-planta. Esto a su vez, contribuye a nuestra comprensión sobre la dinámica evolutiva y ecológica de estas redes en los ecosistemas. Además, este conocimiento puede motivar nuevas preguntas de investigación aprovechando tanto los avances metodológicos en el estudio de redes complejas, como el marco conceptual que se ha desarrollado en las últimas décadas. De esta forma, cada vez tenemos un mejor

conocimiento de las interacciones planta-animal, que son cruciales para el mantenimiento de la diversidad biológica.

## REFERENCIAS

- Chamberlain, S. A., & Holland, J. N. (2009). Body size predicts degree in ant-plant mutualistic networks. *Functional Ecology*, 23, 196–202.
- Chamberlain, S. A., Kilpatrick, J. R., & Holland, J. N. (2010). Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant-plant mutualistic networks? *Oecologia*, 164, 741–750.
- Del-Claro, K., Lange, D., Torezan-Silingardi, H. M., Anjos, D. V., Soares Calixto, E., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). The Complex Ant-Plant Relationship Within Tropical Ecological Networks. In W. Dáttilo, V. Rico-Gray (eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 59-72). Springer International Publishing.
- Díaz-Castelazo, C., Martínez-Adriano, C.A., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2020). Relative contribution of ecological and biological attributes in the fine-grain structure of ant-plant networks. *PeerJ*, 8, e8314.
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). The determinants of patterns in mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.