



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

ESCUELA DE BIOLOGÍA

Impacto en la abundancia de semillas en el suelo de una zona semi  
árida neotropical por la hormiga granívora *Pogonomyrmex barbatus*  
(Hymenoptera: Formicidae)

**TESIS**

para obtener el título de  
Licenciatura en Biología

Presenta:

Pedro Luna De la Torre

Director de Tesis:

Dr. Juan H. García Chávez



Febrero, 2016

**Impacto en la abundancia de semillas en el suelo de una zona semi árida neotropical por la  
hormiga granívora *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae)**

## **TESIS**

**para obtener el título de:  
Licenciatura en Biología**

**Presenta:**

**Pedro Luna De la Torre**

**Tutor:**

**Dr. Juan Héctor García Chávez**

**Febrero, 2016**

**Impacto en la abundancia de semillas en el suelo de una zona semi árida  
neotropical por la hormiga granívora *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera:  
Formicidae)**

**Pedro Luna De la Torre**

**Febrero 2016**

**A mis padres...**

**En memoria de Figaro....**



---

Something in the insects seems to be alien  
to the habits, morals,  
and psychology of this world,  
as if it had come from other planet, more monstrous,  
more energetic, more invertebrate,  
more atrocious, more infernal than our own

- Maurice Maeterlinck

---

---

The great red monster begins in earnest to crush  
and slave every one that comes in range of his  
death-dealing jaws.

- Gideon Lincecum

Hablando de la hormiga roja (*Pogonomyrmex* sp)

---

## **Agradecimientos**

Primero que nada quiero agradecer a mis padres Marycruz y Rubén por todo el apoyo que me han brindado en este camino para convertirme en Biólogo. Agradezco a mis hermanos Rubén y Pablo ya que son y serán siempre una parte muy importante de mi vida.

Agradezco a todos los profesores con los que alguna vez me tope ya sea en clases, en el laboratorio, en salidas de campo y dentro de la Escuela de Biología, de todos ustedes aprendí. Al igual gracias a la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Gracias a la Universidad de León, España, por aceptarme como alumno de intercambio y por todo lo que aprendí en esta experiencia; también a mis amigos Vitu, Agnieszka, Frederick, Claudia y Diego por siempre estar ahí para apoyarnos mutuamente.

Agradezco a Doña Cristina Gonzalez, a Don Joaquín Pacheco y a toda su familia por su apoyo en campo y por dejarme vivir en su sótano. También agradezco al Comisariado de Zapotitlán Salinas por el permiso para poder trabajar en el Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”.

Agradezco a mis amigos del laboratorio de Ecología de Poblaciones y miembros de otros laboratorios, Erick Corro, Fernando Dorantes, Juan Morales, Elsa Morales, Irais Avila, Mario Robles, Luis Villanueva, Manuel Sevenello y Alejandra Macip AKA “Hanna” por sus comentarios a este trabajo, por su apoyo en campo, por todos los buenos momentos en la Escuela de Biología y por aguantarme este tiempo.

Agradezco a mis profesores la Dra. Palestina Guevara por todo lo que me enseñó, por su guía y apoyo en este maravilloso mundo de la Biología; a la Mtra. Ana Lucia Castillo por todos esos ratos que dedico para enseñarme o explicarme algo; al Dr. César Sandoval por sus enseñanzas y por los buenos ratos que pasamos en la Escuela de Biología, por sus comentarios y por la ayuda que brindo para poder realizar este trabajo; al Dr. Wesley Dáttilo por sus enseñanzas y consejos, por los acertados comentarios que hizo a este trabajo y por ultimo al Dr. Pedro Luis Valverde por sus valiosos comentarios a este trabajo.

A mi tutor el profe Juan, por ser la persona que me ayudo a ver la luz en la investigación biológica, por todas sus enseñanzas, por todos esos buenas mañanas hablando de la tesis tomando café, por todos los momentos en campo trabajando y divirtiéndonos.

**A todos muchas gracias.**



## Índice de contenido

<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>2</b>
<b>Métodos</b> .....	<b>8</b>
Zona de estudio .....	8
<i>Pogonomyrmex barbatus</i> Smith (1858) .....	8
Trabajo en campo .....	9
Identificación del material transportado por <i>Pogonomyrmex barbatus</i> .....	9
Riqueza y abundancia de semillas en el suelo .....	10
Área de actividad .....	10
Riqueza y abundancia de semillas en los montículos .....	13
Experimento de depredación de semillas en sitios con actividad de hormigas .....	15
Caracterización del material transportado al hormiguero .....	18
<b>Resultados</b> .....	<b>22</b>
Riqueza de plantas representadas por sus semillas en áreas de actividad .....	22
Abundancia de semillas en áreas de actividad .....	22
Composición y abundancia de semillas en los montículos de los hormigueros .....	24
Depredación de semillas .....	26
Análisis de redes .....	28
<b>Discusión</b> .....	<b>33</b>
<b>Bibliografía</b> .....	<b>41</b>
<b>Anexo 1</b> .....	<b>48</b>
Código de R .....	48

## Índice de figuras

Figura 1. Frecuencia de la distancia en la que las hormigas forrajean.....	12
Figura 2. Montículo de un hormiguero de <i>P. barbatus</i> .....	14
Figura 3. Diseño experimental de parcelas sub-sub-divididas .....	17
Figura 5. Abundancia de semillas en áreas con y sin actividad .....	23
Figura 6. Abundancia y riqueza de semillas en el suelo con y sin actividad .....	24
Figura 8. Remoción de semillas en el tiempo .....	27
Figura 9. Proporción de semillas remanentes en el último conteo .....	28
Figura 10. Asociación entre los rangos de anidamiento entre la red hormiguero-semillas y la red hormiguero-invertebrados .....	29
Figura 11. Red total .....	31
Figura 12. Red con semillas .....	32
Figura 13. Red con invertebrados .....	33

## Índice de cuadros

Cuadro 1. Abundancia y riqueza de la composición de semillas en los montículos de <i>Pogonomyrmex barbatus</i> .....	25
Cuadro 2. Tabla de devianza del modelo mixto para la proporción de semillas remanentes en el ultimo conteo .....	26



## Resumen

La depredación de semillas por parte de los granívoros es uno de los factores que pueden afectar las poblaciones de plantas, ya que esta tiene efectos en su demografía y evolución. La granivoría es una interacción importante en las zonas áridas y semi áridas del mundo, ya que las semillas son un recurso abundante y nutritivo en estas zonas. Aunque no está estudiado a profundidad, las hormigas del género *Pogonomyrmex* son granívoros que pueden tener influencia en la dinámica de las poblaciones de plantas que consumen. Estudié el impacto que genera *Pogonomyrmex barbatus* sobre la abundancia de semillas en el suelo del Valle de Zapotitlán, pues se sabe que *P. barbatus* es la principal depredadora de semillas de este ecosistema, para saber como la depredación de semillas de esta hormiga puede afectar a la comunidad de plantas. *P. barbatus* impacta sobre la abundancia de semillas en el suelo, encontré que en los sitios donde *P. barbatus* forrajea la abundancia de semillas es menor que en los sitios donde no forrajea, esto lo corroboré con un experimento con semillas de garambullo y nopal, en el cual encontré que la depredación de semillas en esta zona ocurre principalmente de día en los sitios donde *P. barbatus* esta activa. También encontré que *P. barbatus* puede ser un potencial dispersor de las semillas que transporta a su hormiguero y que no consume. De acuerdo a un análisis de redes complejas la interacción de *P. barbatus* con las semillas es generalista, además la evidencia sugiere que *P. barbatus* esta depredando los recursos más abundantes del suelo. Esto revela nueva información para el género *Pogonomyrmex* en el Neotrópico. En general este trabajo muestra conocimiento nuevo sobre como hormigas granívoras pueden impactar sobre un gran número de especies de plantas de una comunidad depredando sus semillas.

## **Introducción**

La granivoría es una interacción que ocurre entre animales y plantas, donde el animal actúa como depredador y las semillas como presa. Estas últimas son producto de la reproducción de las plantas y para poder completar su ciclo biológico necesitan energía, por ello contienen altos niveles de nutrientes, de los cuales destacan carbohidratos y lípidos, esto las convierte en un recurso atractivo para diferentes taxa (Jordano 2000; Hulme & Benkman 2002). Debido a la gran presión selectiva de los granívoros a lo largo del tiempo evolutivo, las semillas son un recurso muy diverso, presentan una gran variedad de tamaños, formas, fisiología y contenido de compuestos secundarios que disminuyen la probabilidad de depredación, esto ha llevado a que los granívoros estén especializados en su consumo (Brown et al. 1979; Thompson 1987; Hulme 1998; Hulme & Benkman 2002). Para la dinámica de las comunidades de plantas, las semillas son de gran importancia ya que tienen influencia directa en sus poblaciones; reemplazando individuos que mueren, colonizando nuevos sitios y aumentando sus poblaciones (Hulme 1998). Por tanto los estudios enfocados a conocer como es el impacto que los granívoros tienen sobre la abundancia y riqueza de semillas en el suelo son de suma importancia, ya que la granivoría tiene efectos en la demografía y evolución de las plantas (Janzen 1971; Thompson 1987; Hulme 1994, 1998; Hulme & Benkman 2002).

En los ecosistemas áridos y semi áridos del mundo las semillas son un recurso muy abundante, en estos ecosistemas predominan organismos granívoros como las aves, roedores y hormigas. Se ha reportado que la depredación que causan las aves, roedores y hormigas es muy variable entre ecosistemas áridos y semi áridos. En las zonas áridas de

norteámerica, los roedores y las hormigas son los principales depredadores de semillas (Mares & Rosenzweig 1978; Brown *et al.* 1979; Parmenter *et al.* 1984). En el desierto de Sonora en E.U.A , Mares y Rosenzweig (1978) encontraron que las hormigas y roedores depredan cantidades de semillas similares, en contraste con el desierto de Monte en Argentina donde encontraron que el principal depredador son las hormigas, indicando que el papel de los granívoros cambia entre el tipo de hábitat y la región donde se ubiquen. Por su parte Montiel y Montaña (2003) encontraron que en el desierto de Chihuahua en México la depredación de semillas generada por roedores, hormigas y aves varia de acuerdo al tipo de hábitat. En una zona semi árida de Chile, Kelt y colaboradores (2004) encontraron que los roedores y las aves son consumidores de semillas más importantes que las hormigas. En una área semi árida del centro de México, concretamente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, García-Chávez y colaboradores (2010) reportan que las hormigas son el principal depredador de semillas. Estos trabajos nos dicen que la importancia relativa de cada grupo de granívoros se modifica de acuerdo al ecosistema que se estudie. Estos estudios usan métodos experimentales donde se controla la abundancia de semillas y la especie a la que pertenecen para medir la depredación, por lo tanto no reflejan como los granívoros pueden afectar a las poblaciones de semillas en condiciones no controladas. En algunos casos solo usan las semillas de una sola especie de planta para hacer generalizaciones sobre la dinámica de una comunidad (ej. Kelt *et al.* 2004) . Es por esto que es necesario hacer estudios usando nuevos enfoques, donde se considere a la mayoría de especies de plantas presentes en un ecosistema, para así poder explicar de una manera más

certera como es la dinámica de una comunidad de plantas con los depredadores de sus semillas.

Las hormigas granívoras son organismos dominantes en los suelos de los ecosistemas áridos y semi áridos del mundo (Wilson & Hölldobler 1990; Taber 1998; MacMahon *et al.* 2000), al ser organismos eusociales son depredadores muy efectivos ya que pueden reclutar a miembros de su mismo hormiguero hacia zonas donde las semillas son abundantes, removiendo grandes cantidades de semillas en poco tiempo (Mares & Rosenzweig 1978; Brown *et al.* 1979; Davidson *et al.* 1984; Parmenter *et al.* 1984; Wilson & Hölldobler 1990; Mull *et al.* 1997; MacMahon *et al.* 2000). Con más de 60 especies, las hormigas del género *Pogonomyrmex* son abundantes en los ecosistemas áridos y semi áridos del continente americano (Smith 1969; Wilson & Hölldobler 1990; Taber 1999; MacMahon *et al.* 2000; Mackay & Mackay 2002). Estas hormigas concentran su actividad forrajera a poca distancia de su hormiguero ya que están ligadas a éste (Whitford 1978; Wilson & Hölldobler 1990; Crist & MacMahon 1991; Crist & Macmahon 1992; MacMahon *et al.* 2000).

Las hormigas *Pogonomyrmex* depredan una amplia variedad de semillas, que incluyen a varias familias de plantas, estas son almacenadas en graneros dentro de los hormigueros para su posterior consumo (Wilson & Hölldobler 1990; Taber 1998; MacMahon *et al.* 2000; Guzmán-Mendoza *et al.* 2012). Estas hormigas no solo consumen las semillas, también pueden dispersarlas “accidentalmente”, ya que algunas semillas que almacenan son descartadas al basurero o montículo del hormiguero, sin sufrir daño, ya sea por no cumplir con los requerimientos de la colonia (Rissing 1986) o por fluctuaciones

temporales de la disponibilidad de los recursos (MacMahon *et al.* 2000; Guzmán-Mendoza *et al.* 2012). Estas semillas descartadas pueden llegar a germinar y establecerse solo si el hormiguero muere o es abandonado, ya que mientras está activo estas hormigas no permiten que ninguna planta se establezca en el montículo o en los alrededores de éste (Smith 1969; Clark & Comanor 1975; Porter & Jorgensen 1988; Wu 1990). Investigar que semillas descartan brindaría información de cómo estas hormigas pueden beneficiar o perjudicar a algunas especies de plantas, dispersando sus semillas a sitios donde se verían beneficiadas, ya que se sabe que el suelo de los hormigueros de *Pogonomyrmex* contiene altos niveles de nutrientes (Gentry & Stiritz 1972; Whitford & DiMarco 1995; Wagner *et al.* 1997). Cano-Salgado y colaboradores (2012) encontraron que en los basureros de los montículos de una especie de este género (*Pogonomyrmex barbatus*) la densidad de semillas es mayor que en el suelo en espacio abierto y del suelo bajo arbustos, debido a que estas hormigas mueven y acumulan grandes cantidades de semillas, ellos sugieren que esto puede ser de importancia en la determinación de los patrones de distribución de las plantas.

Los patrones de actividad y forrajeo de estas hormigas sugieren que la depredación de semillas por parte de las hormigas *Pogonomyrmex* puede tener un impacto directo en la abundancia de semillas en el suelo (Taber 1998; MacMahon *et al.* 2000; Pol & De Casenave 2004; Pirk & Lopez De Casenave 2006). Al ser forrajeras de punto central (Oster & Wilson 1978; Wilson & Hölldobler 1990), se podría esperar que donde *Pogonomyrmex* concentra su actividad forrajera explotaría los recursos de forma eficiente disminuyendo así la abundancia de los recursos que depreda; en comparación con los sitios donde no forrajea, donde se esperaría encontrar una mayor abundancia de recursos.

Este género ha sido estudiado con mucho detalle en norteamérica (Taber 1999; MacMahon et al. 2000), no obstante, existen algunos trabajos para las zonas áridas neotropicales (Belchior *et al.* 2012; Guzmán-Mendoza *et al.* 2012). MacMahon (2000) señala que los estudios para conocer el impacto que las hormigas *Pogonomyrmex* producen sobre las comunidades de plantas y el estudio de la interacción semilla–hormiga son una prioridad, ya que existen pocos trabajos (ej. Crist & MacMahon 1992) y la mayoría de lo que se sabe es anecdótico.

Uno de los ecosistemas semi áridos más importantes de México es la región de Tehuacán – Cuicatlán. Esta zona se caracteriza por su alta heterogeneidad espacial, donde la vegetación puede cambiar por completo a escala de paisaje, lo que a través del tiempo evolutivo ha generado una gran diversidad de asociaciones vegetales, donde un 23% de todas las especies vegetales son endémicas (Zavala-Hurtado 1982; L. & Dávila 1997; Dávila *et al.* 2002). La complejidad de la estructura de la vegetación que caracteriza a este ecosistema semi árido, y que además cambia a escalas espaciales pequeñas (Zavala-Hurtado 1982), lo hace el lugar ideal para estudios en ecología relacionados con las comunidades de plantas, siendo necesario explorar los procesos que están involucrados en su dinámica, para conocer con detalle las causas de los patrones ecológicos encontrados en esta región tan particular. Una de las especies de hormigas dominantes de este ecosistema es *Pogonomyrmex barbatus* (Smith 1858) (Ríos-Casanova *et al.* 2006). Mediante experimentos de campo se sabe que en el Valle de Zapotitlán la depredación de semillas es causada principalmente por hormigas, en especial por *P. barbatus* (García-Chávez 1998; García-Chávez et al. 2010), además esto ocurre independientemente de la asociación

vegetal (García-Chávez et al. 2010). Sin embargo debido a que se trata de estudios experimentales donde se evalúa la depredación de algunas especies de plantas focales, no se sabe cuál es el efecto de la actividad granívora de *P. barbatus* en las semillas de diferentes especies que se encuentran en el suelo de este ecosistema (García-Chávez et al. 2010).

Guzmán-Mendoza y colaboradores (2012) encontraron que en esta zona *P. barbatus* tiene un nicho trófico el cual se amplía en la temporada de secas y se reduce en la temporada de lluvias. También reportan que *P. barbatus* transporta al interior del hormiguero frutos, semillas, ramas, hojas y flores; al igual que artrópodos e invertebrados de diferentes grupos, indicando que esta hormiga desempeña un papel importante en la red trófica de este ecosistema y que esto debe ser estudiado con mayor detalle para entender los procesos ecológicos de esta zona semi árida.

El objetivo de este estudio fue medir el impacto generado por la actividad granívora de *P. barbatus* sobre la abundancia de semillas en el suelo de la asociación vegetal conocida como “tetechera” (Zavala-Hurtado 1982), poniendo a prueba la predicción de que en los sitios donde *P. barbatus* forrajea, la abundancia de semillas en el suelo será menor que en los sitios donde la actividad forrajera disminuye; también espero que la depredación de semillas en los sitios de forrajeo sea mayor que en sitios donde no forrajea la hormiga. Al mismo tiempo caracterice el material transportado a los hormigueros por sus obreras, para poder estudiar con detalle con que especies de planta interactúan, esto con la ayuda de un análisis de redes complejas. Además exploré la composición de semillas en el suelo de los montículos de *P. barbatus* para saber que semillas depreda, cuales descarta y si estas

podrían estar siendo dispersadas. Creo que estudiar esto con una visión holista podría revelar patrones acerca de cómo *P. barbatus* impacta sobre una comunidad vegetal.

## **Métodos**

### *Zona de estudio*

Realice el trabajo en la ladera sur del cerro San Juanero (18°19'39"N, 97°27'27"O) ubicado dentro del Jardín Botánico Helia Bravo Hollis, en el municipio de Zapotitlán Salinas, Estado de Puebla, México. El jardín tiene una extensión de 100 ha y está dentro de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán–Cuicatlán. La altitud promedio es de 1400 msnm y la precipitación promedio anual de 400 mm (Zavala-Hurtado *et al.* 1996). La vegetación de la zona corresponde al matorral crasicaule (Rzedowski 2006). La asociación vegetal corresponde a la “tetechera”, teniendo como especies dominantes a la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, a los arbustos espinosos *Prosopis laevigata*, *Mimosa luisana*, *Parkinsonia praecox* y *Acacia constricta* (Zavala-Hurtado 1982).

### *Pogonomyrmex barbatus* Smith (1858)

Es una hormiga granívora, de la familia Formicidae, subfamilia Myrmicinae. La longitud de las obreras es de 8 – 10 mm. Estas hormigas construyen en la superficie del suelo montículos en forma de cráter, que pueden medir hasta 50 cm de altura y tener un diámetro de hasta 5 metros, están libres de vegetación, cubiertos con grava y material

orgánico. Se encuentran distribuidas en varios hábitats, que van desde zonas áridas y pastizales, hasta bosques de pino, pino – encino, encino y hábitats ribereños; desde el sur de México hasta la parte suroeste de Estados Unidos de América. (Hölldobler 1976; Wilson & Hölldobler 1990; Taber 1999; Mackay & Mackay 2002).

### *Trabajo en campo*

Comencé el trabajo en campo el 27 de junio y terminó el 27 de agosto del 2015. Muestreé 12 hormigueros de *P. barbatus*. Elegí los hormigueros que presentaban un montículo construido, ya que solo los hormigueros bien establecidos lo presentan, además el tamaño del montículo está correlacionado con el número de individuos del hormiguero (Porter & Jorgensen 1988). Siendo una buena manera de controlar un efecto por el tamaño y cantidad de individuos por hormiguero (Porter & Jorgensen 1988). El área promedio ( $\pm$  EE) de los montículos de los hormigueros con los que trabajé fue de 1.097 m<sup>2</sup> ( $\pm$  0.105 m<sup>2</sup>).

### *Identificación del material transportado por Pogonomyrmex barbatus*

Para la identificación del material transportado por *P. barbatus*. Recolecté las plantas con flor o en el caso de tener también las semillas, de todas las plantas en los alrededores de los hormigueros, para formar una colección de referencia e identificar las posibles semillas obtenidas en los muestreos de este estudio. Todas las plantas fueron identificadas al nivel taxonómico posible con la guía de Weller (2010) de plantas de la región. Los invertebrados y sus fragmentos fueron identificados al nivel taxonómico posible. Las plantas fueron prensadas, los invertebrados y sus fragmentos se guardaron en

frascos y se transportaron al laboratorio de Ecología de Poblaciones de la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

*P. barbatus* también transporta rocas, ramas y hojas, pero como este material no es parte central de la pregunta lo descarte al momento de hacer los análisis (ver Whitford 1978).

### *Riqueza y abundancia de semillas en el suelo*

#### *Área de actividad*

Para estimar el área de actividad de los hormigueros que estudie hice lo siguiente. Seguí a 15 hormigas por hormiguero ( $n=12$ ) a una distancia de 1.5 m para evitar perturbar su comportamiento, desde que salían del montículo hasta el momento que recolectaban algún objeto, en ese momento registraba la distancia recorrida en línea recta, desde este punto hasta la entrada del hormiguero y el azimut. Estos datos los proyecté en un plano cartesiano, transformando los datos de coordenadas polares (la distancia y el azimut) a coordenadas cartesianas ( $x, y$ ), para formar una nube de puntos. Posteriormente conecté los puntos externos para formar el polígono convexo (White & Garrot 1990). El área fuera de estos polígonos se determinó como área sin actividad y el área dentro como área con actividad (área de forrajeo). Seguí a 15 hormigas por hormiguero, porque en los muestreos piloto (realizados entre Marzo y Mayo del 2015) con la metodología anteriormente descrita, seguí a 12 hormigas por hormiguero y realice curvas de acumulación de área de los polígonos que se forman, aumentando el número de puntos por polígono, esto para ver si el

área del polígono aumentaba al seguir más hormigas, agregando puntos hasta que se estabilizó la curva. Estas curvas llegan a la asíntota con el área acumulada de 6 puntos.

#### *Riqueza y abundancia de semillas en el suelo*

Estimé la riqueza y abundancia de semillas en el suelo de dos hábitats contrastantes, sitios con actividad y sin actividad de *P. barbatus*, esto con base a la estimación del área de actividad de cada hormiguero (n=12), tomando como sitios con actividad los polígonos convexos de los hormigueros y sin actividad los sitios fuera de los polígonos. Tome una muestra de suelo dentro del polígono (con actividad) y otra fuera del polígono (sin actividad) por hormiguero, cada una de 25cm × 25cm × 1.5cm de profundidad (ver Bigwood & Inouye 1988). Las muestras de suelo fueron transportadas, tamizadas y revisadas para el conteo e identificación de semillas bajo un microscopio estereoscópico. Registre la riqueza y abundancia de las especies que encontré.

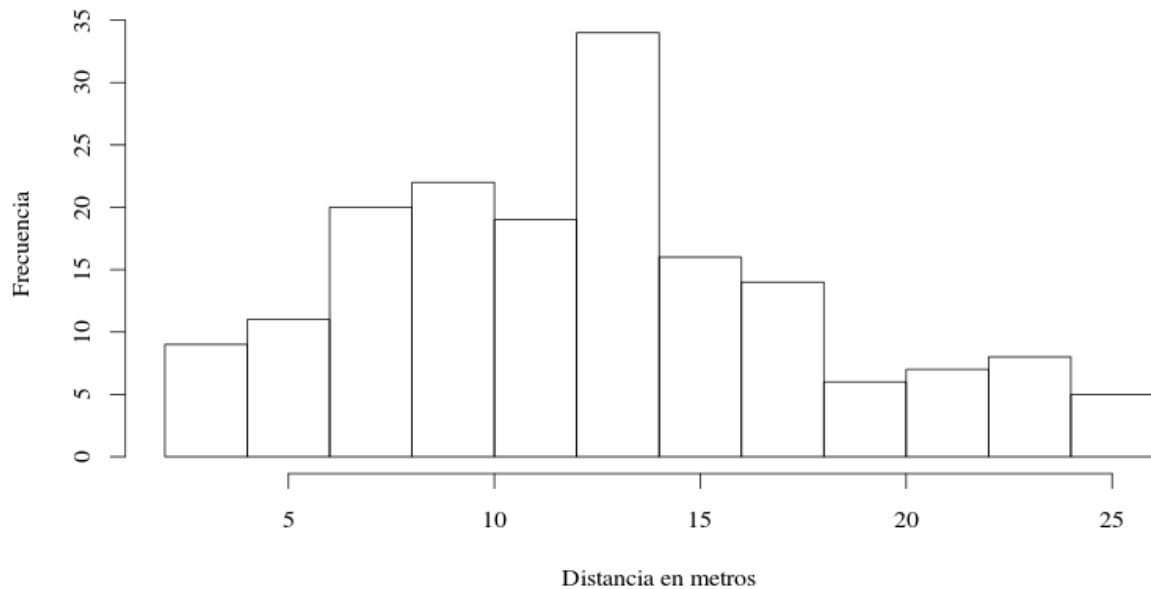


Figura 1. Frecuencia de la distancia en la que las hormigas forrajean. El área entre los 6m y 15m es la distancia en la que se concentra la actividad de forrajeo de los hormigueros (polígonos convexos).

Los análisis estadísticos para comparar la riqueza de especies y la abundancia de semillas entre áreas con y sin actividad de *P. barbatus* consistió en dos modelos lineales mixtos generalizados con distribución de error poisson. En uno la variable de respuesta fue la riqueza de especies observada, en el otro la variable de respuesta fue la abundancia de semillas, se considero los mismos factores para los dos modelos. El factor fijo fue el tipo de hábitat con dos niveles: con actividad y sin actividad, el factor aleatorio fue el hormiguero el cual lo considere un bloque. El factor aleatorio fue el hormiguero, debido a que la edad del mismo, su tamaño, el sitio donde se ubica y otros factores que no controle y no conozco tienen influencia en la variable de respuesta.

Para explorar la variación que el factor aleatorio explica en estos modelos calcule el valor de  $\Omega_0^2$  de acuerdo a Xu (2003), para ver si la variación de los predictores calculados

por el modelo explican la variación de los valores observados, mediante la expresión siguiente.

$$\Omega_0^2 = 1 - \frac{\text{var}*(Y|z,b)}{\text{var}(Y)} = 1 - \frac{\sigma^2}{\sigma_{00}^2}$$

Donde  $\Omega_0^2$  representa la proporción de la variación explicada por los valores observados de la variable de respuesta, “Y” representa los valores observados de la variable de respuesta, “z” representa al vector de los factor/es fijos (variables colineales), “b” representa al vector del factor aleatorio.

#### *Riqueza y abundancia de semillas en los montículos*

Realicé un muestreo del suelo de los montículos de los hormigueros (n=12), cada montículo lo dividí en 3 microhábitats: i) suelo del basurero del hormiguero, ii) suelo del disco del hormiguero y iii) suelo de fuera del hormiguero, como control (Figura 2). Cada muestra fue de 5cm×5cm ( 25cm<sup>2</sup> ) y 1.5cm de profundidad (ver Bigwood & Inouye 1988). Las muestras fueron de 25cm<sup>2</sup>, porque en los muestreos piloto, al realizar curvas de acumulación de nuevas morfoespecies de semillas por unidad de área, encontré que con muestrear 10cm<sup>2</sup> de este suelo la curva de nuevas morfoespecies se estabilizaba.

Las muestras de suelo fueron transportadas al laboratorio de Ecología de Poblaciones de la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Seguí el mismo procedimiento que usé para separar las semillas de la sección “*Riqueza y abundancia de semillas en el suelo*”. Conté las semillas dañadas (solo la testa y embrión ausente) y semillas sin daño (semillas que son descartadas sin daño). Las identifique usando

la colección de referencia elaborada para este propósito y con la guía de plantas de la región de Weller (2010).

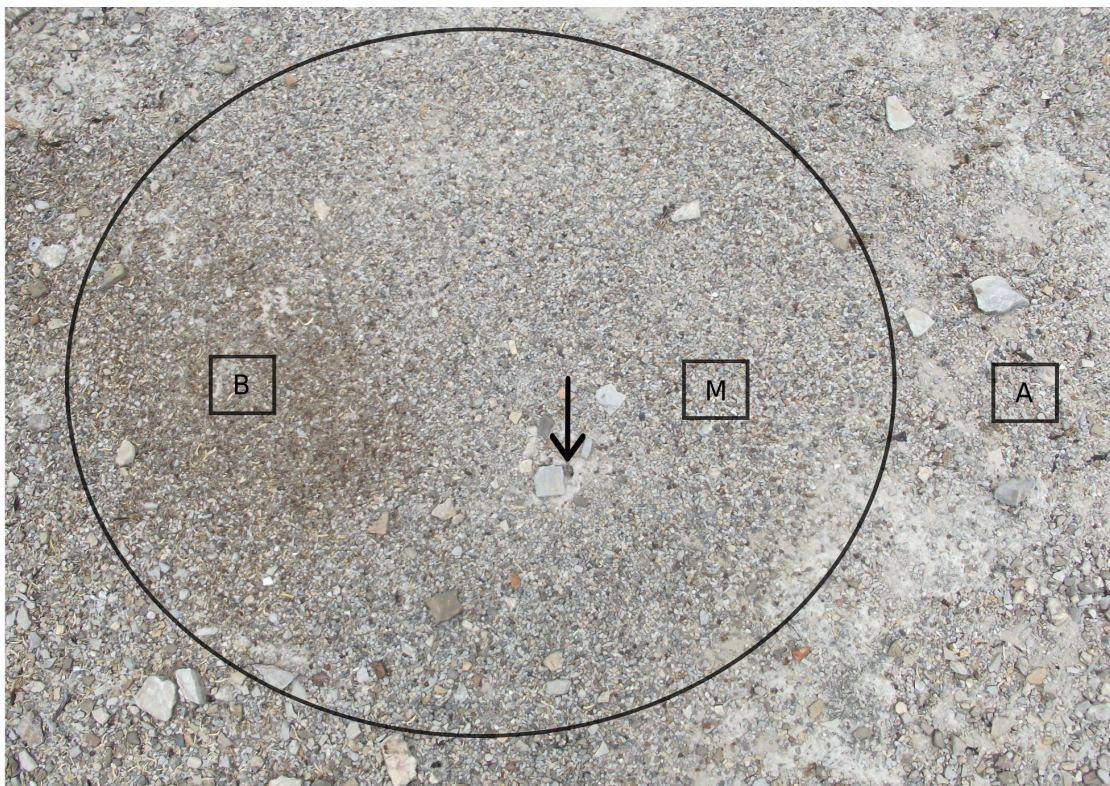


Figura 2. Montículo de un hormiguero de *P. barbatus*, visto desde arriba. El círculo indica la superficie que abarca el montículo, los cuadros muestran los 3 niveles del bloque. Las letras dentro de cada cuadro nos indican el nivel: “A” suelo fuera del montículo (control), “M” suelo del montículo y “B” suelo del basurero del hormiguero que forma parte del montículo. La flecha indica la entrada al hormiguero.

Registre la riqueza y abundancia de especies de plantas representadas por sus semillas para cada microhábitat (afuera, montículo y basurero). Hice un modelo lineal mixto generalizado con distribución de error poisson, teniendo como variable de respuesta la riqueza de especies por muestra, tome como factor fijo al microhábitat (fuera, montículo y basurero), como factor aleatorio tome a cada hormiguero (bloque). Incluir el factor aleatorio en el modelo reduce el tamaño del error estándar en comparación con modelos

donde no se incluye, indicando que la varianza causada por cada hormiguero tiene una influencia en el comportamiento de los predictores de los efectos fijos en el modelo mixto.

#### *Experimento de depredación de semillas en sitios con actividad de hormigas*

Para tener mayor certeza de que *P. barbatus* influye en la abundancia de semillas que están en el suelo, monté un experimento en campo de depredación de semillas de garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*) y nopal (*Opuntia pilifera*). Cada uno de los 12 hormigueros con los que trabajé para obtener las otras variables lo dividí en dos sitios: i) área con actividad forrajera de hormigas (a una distancia de 8-10 m de la entrada del nido y con un azimut seleccionado al azar) y ii) área sin actividad de hormigas (a una distancia de 25m de la entrada del hormiguero y con la misma dirección que en el inciso i). Cada una de estos sitios lo dividí a su vez en dos parcelas (depredación diurna y nocturna); cada una de estas parcelas la subdividí en dos subparcelas, para colocar en cada una de ellas las semillas de garambullo o nopal, dando un total de 96 unidades experimentales. En cada unidad experimental coloqué 20 semillas. Este diseño corresponde a un experimento de parcelas sub-sub-divididas (Figura 3) (Montgomery 2004). Para colocar cada unidad experimental, limpie un área de suelo de 20cm×20cm, quitando cualquier material orgánico e inorgánico del área de cada unidad experimental, agregue suelo cernido al área de cada unidad experimental (colectado en los alrededores, para no perturbar la zona del experimento), ésto para poder obtener el registro de huellas de vertebrados diurnos y nocturnos que pudieran depredar las semillas. Para poder excluir depredadores diurnos de los nocturnos las unidades experimentales se cubrieron con cajas petri. Las unidades experimentales fueron

monitoreadas cada 12 horas (a las 6:00 y 18:00 horas), registrando las semillas remanentes, tanto diurnas como nocturnas. El experimento finalizó hasta que no hubo cambios en todas las unidades experimentales en tres conteos sucesivos. Cabe hacer la aclaración que, con base en lo reportado por García-Chávez (1998) y García-Chávez y colaboradores (2010), este experimento estuvo enfocado principalmente a estimar el efecto de las hormigas como depredadoras de semillas, pues este grupo es el más importante, mientras que los vertebrados tienen poco efecto en la depredación de las semillas en el Valle de Zapotitlán.

Para el experimento de remoción de semillas en áreas con y sin actividad de hormigas, empleé un modelo lineal mixto generalizado con distribución de error binomial, la variable de respuesta fue la proporción de semillas remanentes en el último conteo, teniendo 3 factores fijos: horario (día-noche), área (con y sin actividad de hormigas) y la especie (*M. geometrizans* y *O. Piliifera*) y el factor aleatorio fueron los hormigueros. En este modelo encontré una alta colinearidad entre los predictores lineales, para solventar esto, centre la variable de respuesta (proporción de semillas en el último conteo). Centrar una variable consiste en restar a sus valores el promedio, esto hace que al promediar los valores de la variable se obtenga un promedio igual a cero y una desviación estándar igual a 1; este procedimiento permite realizar comparaciones independientes de los valores observados y reduce la correlación entre los factores fijos y la interacción entre ellos.

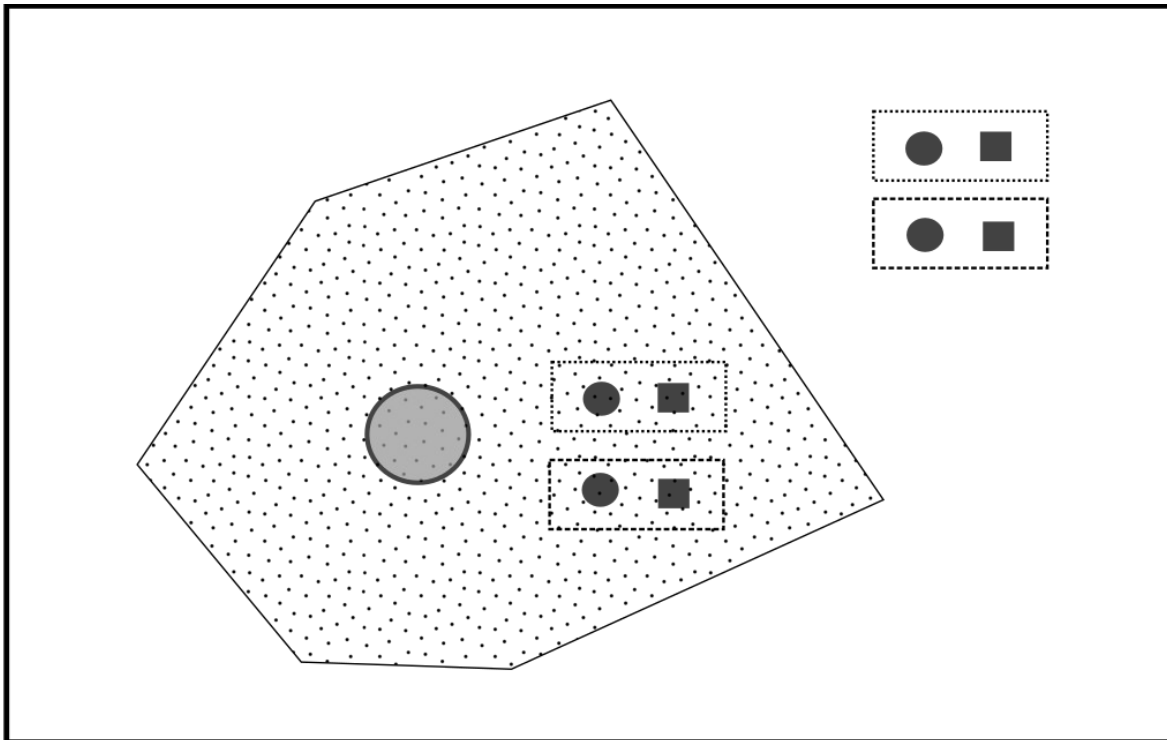


Figura 3. Diseño experimental de parcelas sub-sub-divididas. El marco indica el bloque, la zona punteada ejemplifica el área de actividad (polígono convexo) el círculo gris ejemplifica el montículo del hormiguero; la zona blanca representa el área sin actividad; los marcos pequeños se dividen en día (puntos) y noche (guiones); las figuras dentro de los rectángulos son las estaciones por especie, círculo *M. geometrizans* y el cuadrado *O. Pilifera*.

Ya con la variable de respuesta centrada hice un modelo lineal mixto, con la misma estructura del modelo con distribución de error binomial, pero en este caso use una distribución de error normal, ya que las variables centradas son continuas y no están acotadas entre el 0 y el 1, como ocurre con las proporciones. Evalué la interacción entre dos de los factores fijos: hora  $\times$  área, también evalué el efecto de la especie individualmente en la proporción de semillas sin evaluar su interacción con los otros factores fijos del modelo, ya que al incluir esta interacción en el modelo la colinearidad aumenta y los resultados son muy difíciles de interpretar. Para este modelo también calculé el valor de  $\Omega_0^2$  para ver si la variación de los predictores calculados por el modelo explica la variación de los valores

observados. Para el análisis, construcción e interpretación de los modelos estadísticos usé el programa R versión 3.2.2 (R Core Team 2015) en combinación con la paquetería “lme4” (Douglas Bates, Martin Maechler & Walker 2015), “car” (Fox & Weisberg 2011), “MASS” (Venables & Ripley 2002) y “languageR” (Baayen 2013).

### *Caracterización del material transportado al hormiguero*

Caracterice el material transportado al hormiguero, capturando a todas las hormigas que regresaban al hormiguero con algún objeto, las hormigas capturadas fueron colocadas en un frasco para que soltaran el material que transportaban, después fueron liberadas en zonas alejadas de los hormigueros para no perturbar la actividad de los hormigueros, los frascos con los materiales fueron etiquetados, para su posterior identificación. Se muestreó en periodos continuos de 20 minutos durante 4 veces en diferentes horarios (9:00 a 18:00 horas) y días (1 de julio al 24 de julio) de su actividad. Cada muestreo duro 20 minutos, debido a que después de este tiempo las hormigas comienzan ser muy agresivas al observador y el muestreo se vuelve imposible (observación personal de P. Luna). Todos los materiales colectados fueron categorizados por el tipo de objeto transportado: ramas, piedras, hojas, invertebrados, fragmentos de invertebrados, semillas, frutos y flores. Para los análisis solo tome en cuenta las semillas, frutos, flores e invertebrados; considere a cada flor y fruto como una semilla, pues estas hormigas transportan los frutos dentro de sus hormigueros y ahí separan las semillas (Whitford 1978).

Los datos de caracterización del material transportado por las hormigas los use para poder estudiar cómo interactúan los hormigueros con los diferentes recursos que depredan

las obreras y cómo varían los materiales que las obreras de cada hormiguero colectan entre diferentes individuos de una población. Use un análisis de redes complejas, con el cual estudie las interacciones que ocurren dentro de un arreglo de especies, usando un enfoque intrapoblacional donde cada hormiguero representa un individuo, usando matrices de interacciones para describir su estructura topológica (Bascompte & Jordano 2007). Los nodos de las redes representan del lado izquierdo los hormigueros y del lado derecho los recursos que cada hormiguero transporta.

Para la construcción de las matrices use los datos de caracterización del material transportado por las obreras de cada hormiguero. Construí 6 matrices en total para medir la topología de 3 redes; 3 matrices ponderadas, usando valores de frecuencia (cuantas veces una misma semilla, fruto o flor de cada especie fue colectada por cada hormiguero) y 3 matrices de incidencia (0 cuando una especie no fue colectada y 1 cuando fue colectada), usando un enfoque intrapoblacional (ej. Dáttilo, Fagundes et al. 2014; Dáttilo, Serio-Silva, et al. 2014; Dáttilo et al. 2015), teniendo en todas las matrices a las plantas e invertebrados en las columnas y hormigueros en las filas. Las redes que analice tienen la siguiente estructura: una red que incluye a todos los recursos transportados al interior de cada hormiguero de *P. barbatus* (Figura 10), esta la dividí en dos redes, una con hormigueros y los recursos que provienen de plantas (Figura 11) y otra con hormigueros y los invertebrados (Figura 12).

Calculé los siguientes descriptores de las redes: anidamiento, el índice de especialización  $H'_2$  y el solapamiento de nicho.

El anidamiento es un descriptor que nos muestra que una red tiene estructura jerárquica, donde hay organismos que interactúan mucho y organismos que interactúan poco, pero estos que interactúan poco interactúan a su vez con organismos que interactúan mucho (Bascompte *et al.* 2003). En redes de dietas un mayor anidamiento significa que los organismos usan recursos muy similares y esto hace que pueda haber un mayor solapamiento de nicho ya que la mayoría de individuos de una población consumen una gama de recursos similar (Araújo *et al.* 2008, 2010). El anidamiento se mide usando el parámetro NODF (Parámetro de anidamiento basado en el relleno por superposición y disminución) (Almeida-Neto *et al.* 2008), este, nos permite el uso de modelos nulos para poder determinar si los patrones observados están estructurados por alguna causa o son el resultado del azar.

El análisis de redes nos permite medir la especialización de una red con el índice  $H_2$  (entropía de Shannon bidimensional estandarizada) (Blüthgen *et al.* 2006, 2007), con la siguiente expresión:

$$H_2 = - \sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J p_{ij} \cdot \ln p_{ij}$$

$$p_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J a_{ij}}$$

Donde  $i$  representa a las especies de plantas y  $j$  a los hormigueros. El número de interacciones entre  $i$  y  $j$  ( $a_{ij}$ ), es la cantidad de veces que cada hormiguero interactuó con alguna semilla, fruto, flor o invertebrado, se divide por la frecuencia total de interacciones observadas para toda la red.

El valor de especialización de la red  $H'_2$ , se obtiene estandarizando la entropía con una escala entre el valor máximo y mínimo de  $H_2$ , lo que hace que el valor de  $H'_2$  este entre 0 y 1, donde 0 es una red completamente generalista y 1 una red completamente especializada.

$$H'_2 = \frac{H_{2max} - H_2}{H_{2max} - H_{2min}}$$

Este índice es consistente y no se ve afectado por el tamaño de la red, además ayuda a evitar errores generados por el muestreo (Blüthgen *et al.* 2006, 2007).

Para este estudio realice dos modelos lineales generalizados con distribución de error poisson, usando descriptores de las redes como variables de respuesta. Uno con el grado como variable de respuesta (el grado entendido, en la teoría de grafos, como el número de conexiones asociadas a un vértice de una red) y el área de actividad de cada hormiguero como variable explicativa, para ver si el área de actividad de cada hormiguero explica la estructura del grado de las redes; en el otro modelo tuve como variable de respuesta el grado y como variable explicativa el tamaño del montículo de los hormigueros, para ver si el tamaño del montículo explica la estructura del grado de las redes. Hice también una prueba de correlación de Pearson para ver si el rango de anidamiento de los hormigueros en la red de semillas y de invertebrados esta asociado, el rango de anidamiento sirve para ver como los nodos de una red contribuyen al anidamiento de la misma.

Para calcular el anidamiento usé el programa ANINHADO (Guimaraes & Guimaraes 2006) usando las matrices de incidencia, calcule el parámetro NODF(Ce) (Bascompte *et al.* 2003) que se basa en el uso de modelos nulos para determinar si los patrones observados en campo son aleatorios o no. Para dibujar las redes y calcular sus

descriptores use el programa R (R Core Team 2015) con la paquetería “bipartite” (Iriando et al. 2015).

## **Resultados**

### *Riqueza de plantas representadas por sus semillas en áreas de actividad*

El suelo en áreas sin actividad de *P. barbatus* no alberga una mayor riqueza de especies de plantas representadas por sus semillas que el suelo en áreas con actividad (Con actividad<sub>promedio</sub> ± EE= 2.5 ± 1.2; Sin actividad<sub>promedio</sub> ± EE= 3.08 ± 1.53;  $\chi^2=0.728$ , gl=1,  $P = 0.393$ ). Esto indica que hay factores que no se tomaron en cuenta en este trabajo que pueden estar influyendo en la riqueza de semillas en el suelo con y sin actividad de la hormiga.

### *Abundancia de semillas en áreas de actividad*

La abundancia de semillas en el suelo de áreas con actividad de *P. barbatus* es menor que en el suelo de áreas sin actividad (Con actividad<sub>promedio</sub> ± EE= 6.40 ± 1.22; Sin actividad<sub>promedio</sub> ± EE= 31.42 ± 1.37;  $\chi^2=185.08$ , gl=1,  $P < 0.0001$ ). En los conteos de semillas en el suelo de áreas con actividad, se puede observar que la distribución de los datos es uniforme, pero en los conteos de semillas en el suelo de áreas sin actividad, la distribución de los datos varía (Figura 5).

Para este modelo el valor de  $\Omega_0^2 = 0.998$  indica que los predictores explican adecuadamente la variación observada en la variable de respuesta, por lo que el factor aleatorio tiene influencia en la variación de los datos observados. Este valor corrobora que los resultados del modelo son consistentes, hay una porción de la variación que esta siendo explicada por los valores observados de la variable de respuesta.

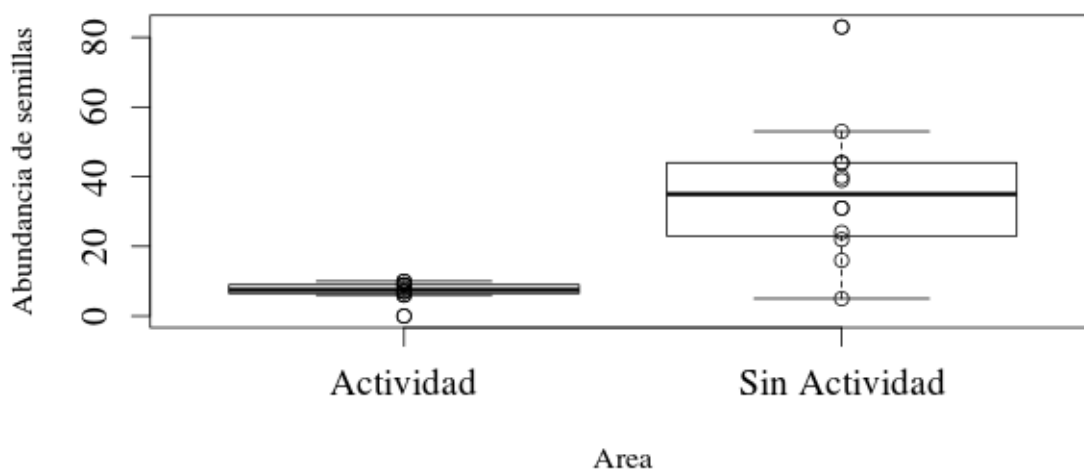


Figura 5. Abundancia de semillas en áreas con y sin actividad. Los alambres representan el primero y cuarto cuartil, la caja representa el segundo y tercer cuartil y la línea al interior de la caja representa la mediana para cada grupo. Los puntos representan la distribución de los datos dentro del intervalo de valores.

Las especies de semillas en el suelo en sitios con y sin actividad, por especie de planta y su abundancia se pueden observar en la Figura 6. La mayoría de las especies que encontré son más abundantes en los sitios sin actividad. Algunas especies solo las encontré en sitios con actividad y otras solo en sitios sin actividad. La mayoría de los valores observados de la abundancia de semillas en los sitios sin actividad, no se presentan en sitios con actividad.

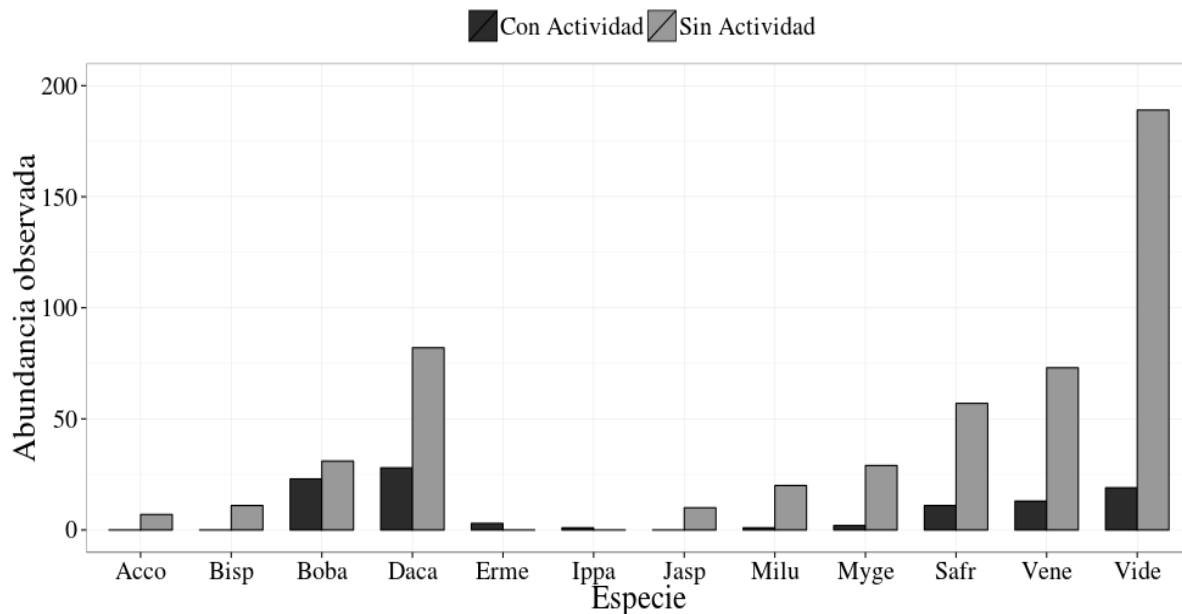


Figura 6. Abundancia y riqueza de semillas en el suelo con y sin actividad de *P. barbatus*. Clave para las especies: Boba, *Bouteloua barbata*; Daca, *Dalea carthagensis*; Erme, *Eragrostis mexicana*; Ippa, *Ipomea pauciflora*; Milu, *Mimosa luisana*; Myge, *Myrtillocactus geometrizans*; Safr, *Sanvitalia fruticosa*; Vene, *Verbesina neotenorensis*; Vide *Viguiera dentata*; Acco, *Acacia constricta*; Bisp, *Bidens sp.*; Jasp, *Jaquemontia sp.*

### *Composición y abundancia de semillas en los montículos de los hormigueros*

No encontré que algún microhábitat del suelo de los montículos de *P. barbatus* albergara una mayor riqueza de especies ( $Afuera_{Promedio} \pm EE = 3.33 \pm 1.47$ ;  $Disco_{Promedio} \pm EE = 3.75 \pm 1.46$ ;  $Basurero_{Promedio} \pm EE = 3.16 \pm 1.17$ ;  $\chi^2 = 0.633$ ,  $gl = 2$ ,  $P = 0.7287$ ) (Figura 4). La abundancia y riqueza de especies de semillas encontradas, categorizadas en “dañadas” y “sin daño” se muestran en el Cuadro 2, donde se aprecia un patrón contrastante, ya que las especies de semillas que están dañadas no son las mismas que las especies de semillas sin daño.

Cuadro 1. Abundancia y riqueza de la composición de semillas en los montículos de *P. barbatus*. Se muestran las semillas que se encontraron “con daño” (sin embrión) y la semillas intactas (descartadas sin daño evidente).

Especie	Afuera		Disco		Basurero	
	Con daño	Intactas	Con daño	Intactas	Con daño	Intactas
<i>Viguiera dentata</i>	29	----	227	----	1362	----
<i>Dalea carthagenensis</i>	36	----	91	----	710	----
<i>Verbesina neotenorensis</i>	13	----	35	----	378	----
<i>Mimosa luisana</i>	----	9	----	40	----	112
<i>Sanvitalia fruticosa</i>	6	----	98	----	85	----
<i>Eragrostis mexicana</i>	6	----	26	----	64	----
<i>Ipomea pauciflora</i>	----	6	----	20	----	37
<i>Bouteloua barbata</i>	4	----	10	----	51	----
<i>Lantana achryranthifolia</i>	1	----	----	----	51	----
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	3	----	4	----	27	----
<i>Bursera schlechtendalii</i>	4	----	19	----	2	----
<i>Prosopis laevigata</i>	8	----	5	----	11	----
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	----	----	1	----	19	----
<i>Parkinsonia praecox</i>	----	1	----	4	----	12
<i>Opuntia pilifera</i>	1	----	1	----	14	----
<i>Melochia tomentosa</i>	1	----	3	----	8	----
<i>Bidens sp.</i>	----	----	----	----	11	----
<i>Vallesia glabra</i>	----	----	1	----	5	----
<i>Cordia curassavica</i>	----	----	1	----	1	----

### Depredación de semillas

La proporción de semillas remanentes en el último conteo es mayor en las unidades experimentales diurnas en los sitios sin actividad que en los sitios con actividad. Las unidades experimentales nocturnas tuvieron una remoción de semillas similar en los dos sitios (con y sin actividad de *P. barbatus*). Las semillas de garambullo (*M. geometrizzans*) fueron más depredadas que las de nopal (*O. pilifera*), esto sin importar el horario o sitio (Cuadro 3, Figura 8). La remoción de semillas tuvo un máximo entre las 36-60 horas, siendo que en las áreas donde *P. barbatus* estaba activa en algunas unidades experimentales todas las semillas desaparecieron, todas las unidades experimentales dentro de los sitios con actividad y de día presentaron remoción de semillas, para las estaciones diurnas en sitios sin actividad hubo 9 unidades experimentales sin remoción de semillas; 13 unidades experimentales no presentaron remoción en el horario nocturno. Esto es más claro en las figuras 8 y 9, donde se aprecia que durante el día y en sitios con actividad ocurrió una mayor remoción de semillas y se puede observar que hay una menor variación en estas proporciones con respecto a las de los demás tratamientos.

Cuadro 2. Tabla de devianza del modelo mixto para la proporción de semillas remanentes. Mostrando el valor de  $\chi^2$ , los grados de libertad y el valor de  $P$  ( $\Omega_0^2 = 0.367$ ).

<b>Factor fijo</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b>gl</b>	<b><math>P</math></b>
<b>Hora</b>	0.880	1	0.348
<b>Área</b>	12.461	1	< 0.001
<b>Especie</b>	5.894	1	< 0.01
<b>Hora × Área</b>	3.754	1	< 0.001

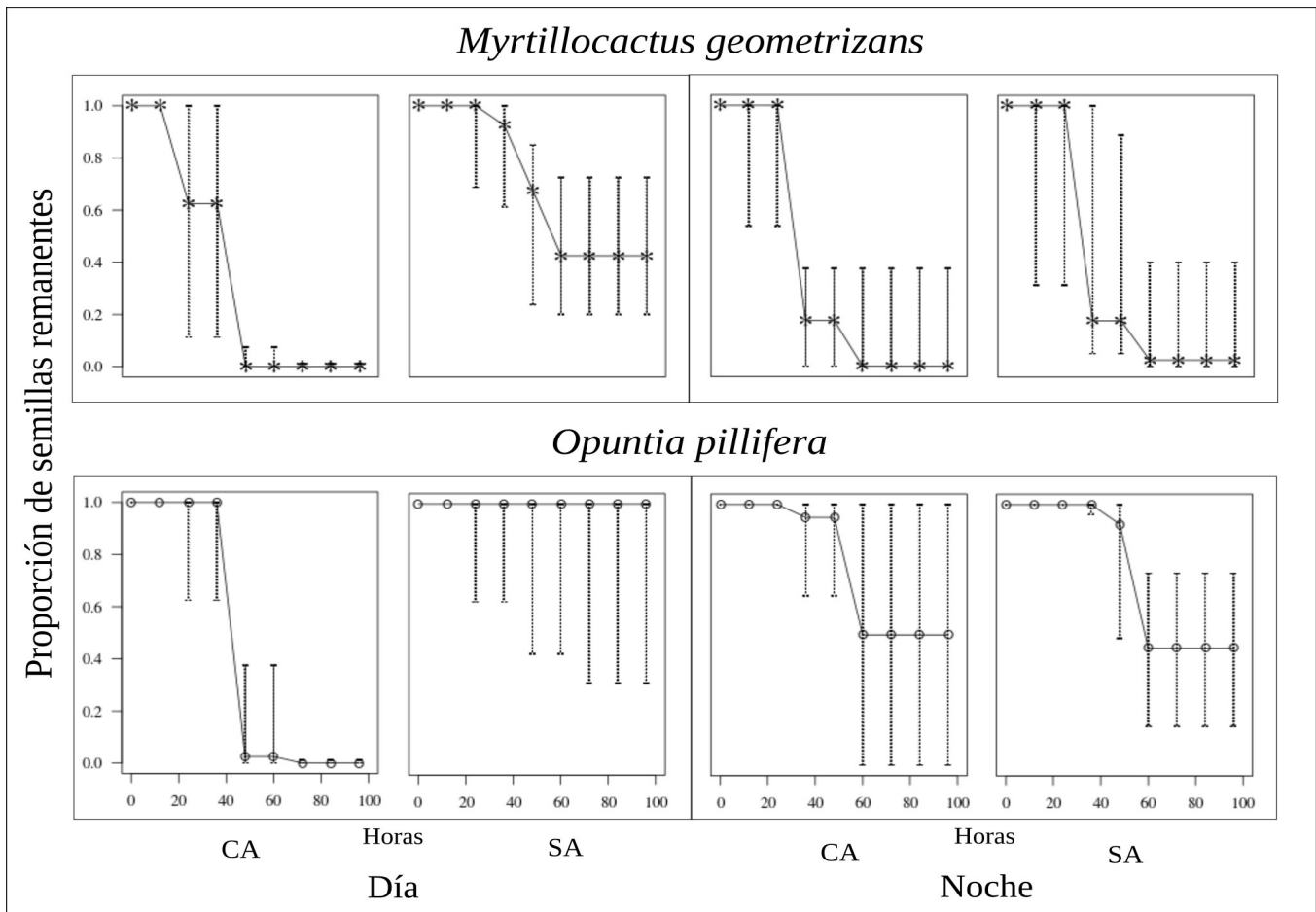


Figura 8. En el eje Y esta la variable de respuesta Proporción de semillas remanentes, en el eje X el tiempo en horas, a partir de que comenzó el experimento hasta que se dio por concluido. Los puntos y asteriscos representan la mediana de la proporción y las líneas punteadas el segundo y tercer cuartil. “CA” indica las unidades experimentales en áreas con actividad y “SA” indica las unidades experimentales sin actividad.

Las unidades experimentales presentaron poca evidencia de que la semillas fueran depredadas por aves o roedores ya que solo en dos de ellas se encontraron huellas de estos dos grupos de vertebrados. Durante los conteos de semillas de la remoción nocturna (6:00 horas) encontré a 5 especies de hormigas depredando semillas de *M. geometrizans* estas fueron: *Tetramorium spinosum*, *Nylanderia* sp, *Dorymyrmex* sp y *Pheidole* spp; así como una especie depredando semillas de *O. pillifera* esta fue: *Atta mexicana*. El resto de la

remoción ocurrió en zonas donde *P. barbatus* estaba activa y durante el monitoreo de las estaciones fue fácil observar como esta hormiga depredaba las semillas ofrecidas.

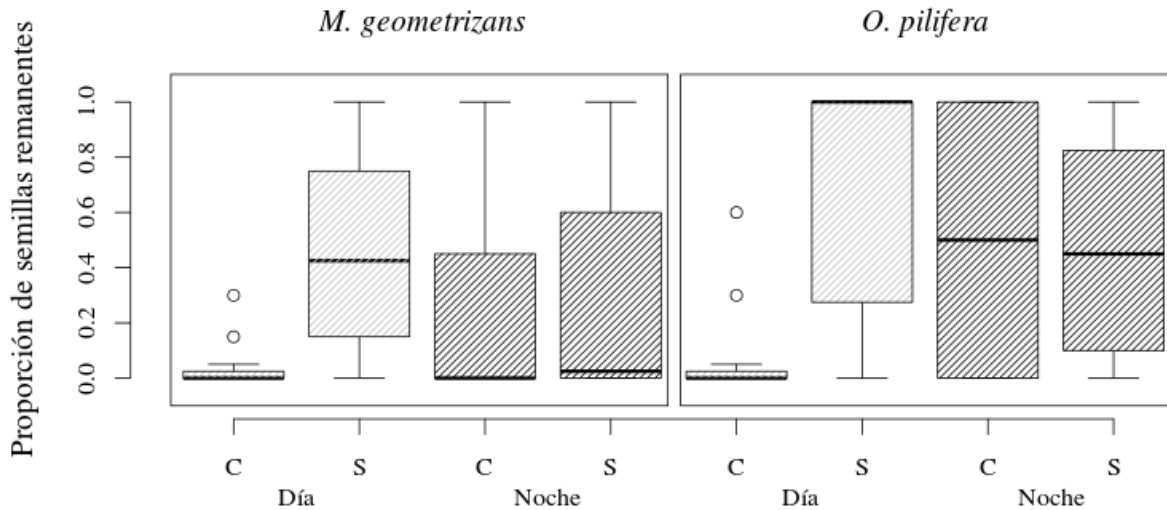


Figura 9. En el eje Y esta la variable de respuesta proporción de semillas remanentes en el último conteo y en el eje X los factores fijos, divididos por especie, horario y sitio. La “C” indica el sitio con actividad de *P. barbatus* y la “S” sitios sin actividad de *P. barbatus*. Los alambres representan el primero y cuarto cuartil, la caja representa el segundo y tercer cuartil y la línea al interior de la caja representa la mediana para cada grupo.

### Análisis de redes

En los modelos lineales generalizados que hice para buscar si el valor del grado (número de conexiones asociadas a un vértice de la red) de las redes esta siendo estructurado por el área de actividad o el tamaño del montículo, no encontré dependencia entre las variables ( $P > 0.05$ ). La correlación de Pearson entre el rango de anidamiento de los hormigueros de la red hormiguero-semillas y la red hormiguero-invertebrados muestra que existe una asociación positiva entre los rangos de anidamiento de las dos redes ( $r = 0.646$ ,  $P < 0.05$ ) (Figura 10).

### Correlación del rango de anidamiento

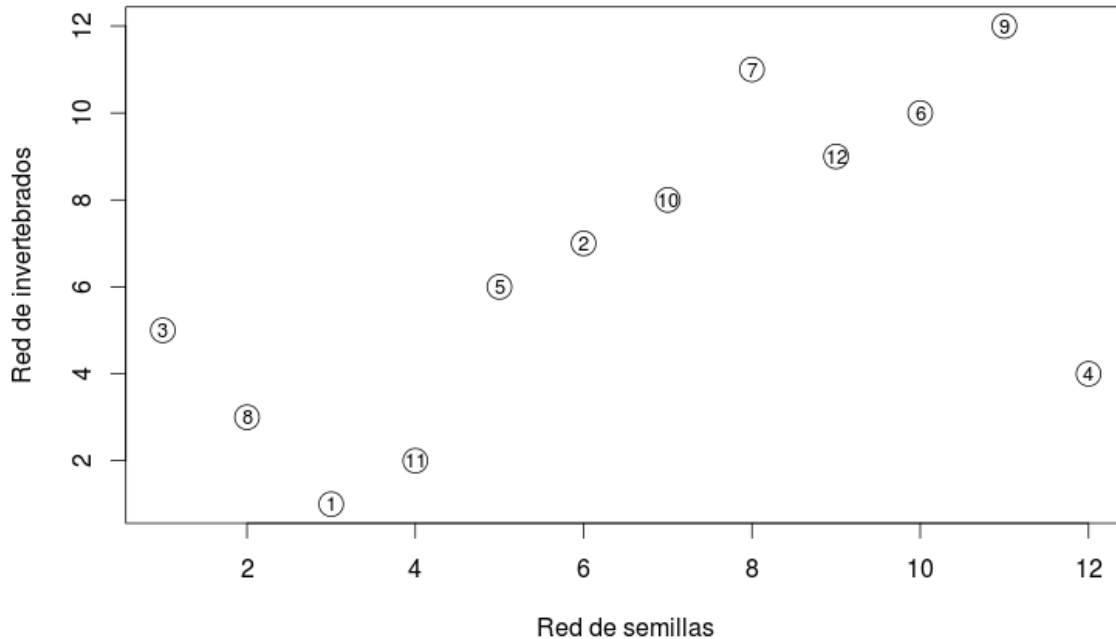


Figura 10. Asociación entre los rangos de anidamiento entre la red hormiguero-semillas y la red hormiguero-invertebrados. Los círculos representan a los hormigueros y los números dentro de los círculos representan su identidad.

Todas las redes están anidadas (Red total:  $NODF(Ce) = 45.52$ ,  $P = 0.01$ ; Red de semillas:  $NODF(Ce) = 47.00$ ,  $P = 0.03$ ; Red de invertebrados:  $NODF(Ce) = 42.52$ ,  $P = 0.04$ ). La red total ( $H'_2 = 0.268$ ) es una red generalista, los valores del índice  $H'_2$  me dicen que la red hormiguero-semilla ( $H'_2 = 0.27$ ) es más generalista que la red hormiguero-invertebrado ( $H'_2 = 0.673$ ) ya que esta red muestra un valor de especialización más alto. El valor de sobrelapamiento de nicho de la red total me dice que todos los hormigueros explotan recursos similares; la red total (Sobrelapamiento de nicho = 0.519) y la red de semillas (Sobrelapamiento de nicho = 0.511) tienen un sobrelapamiento de nicho similar, indicando que la mitad de las semillas que son transportadas a los hormigueros son las mismas para todos los hormigueros (Figuras 11, 12), la red hormiguero-invertebrado (Sobrelapamiento

de nicho= 0.673) es la que mayor solapamiento de nicho presenta, a pesar de que son hormigueros diferentes estos depredan una gama de invertebrados muy similar, más de la mitad de invertebrados que depredan son los mismos; depredando en mayor cantidad insectos de la familia Formicidae (Figura 13).

Las especies de plantas representadas por sus semillas que *P. barbatus* transportó a sus hormigueros, nombradas por frecuencia son las siguientes:

*Sanvitalia fruticosa*, *Dalea carthagenensis*, *Opuntia pilifera*, *Prosopis laevigata*, *Viguiera dentata*, *Mimosa luisana*, *Bursera schlechtendalii*, *Lantana achyranthifolia*, *Agave sp*, *Vallesia glabra*, *Echinopterys eglandulosa*, *Verbesina neotenorensis*, *Eragrostis mexicana*, *Ipomea pauciflora*, *Mammillaria haageana*, *Lantana camara*, *Cordia curassavica*, *Parkinsonia praecox*, *Melochia tomentosa*, *Castela erecta*, *Hibiscus phoenicus*, *Bouteloua barbata*, *Aeschynomene sp*, *Acacia constricta*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Asclepias sp*, *Rivina humilis*, *Rhynchelytrum repens*, *Agave sp2*, *Opuntia decumbens*.

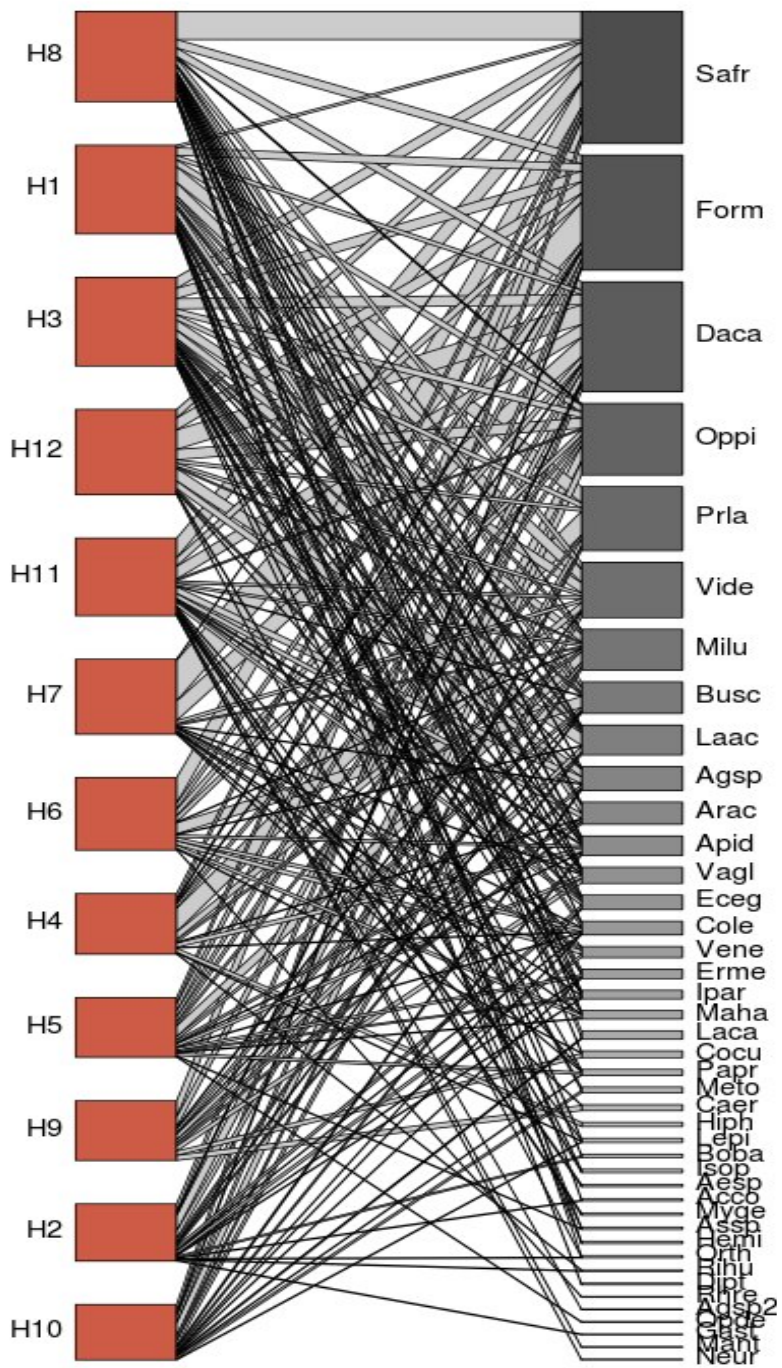


Figura 11. Red total, las cajas representan del lado izquierdo a los hormigueros y del lado derecho a las semillas e invertebrados que *P. barbatus* transporta a su hormiguero. El tamaño de las cajas y de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

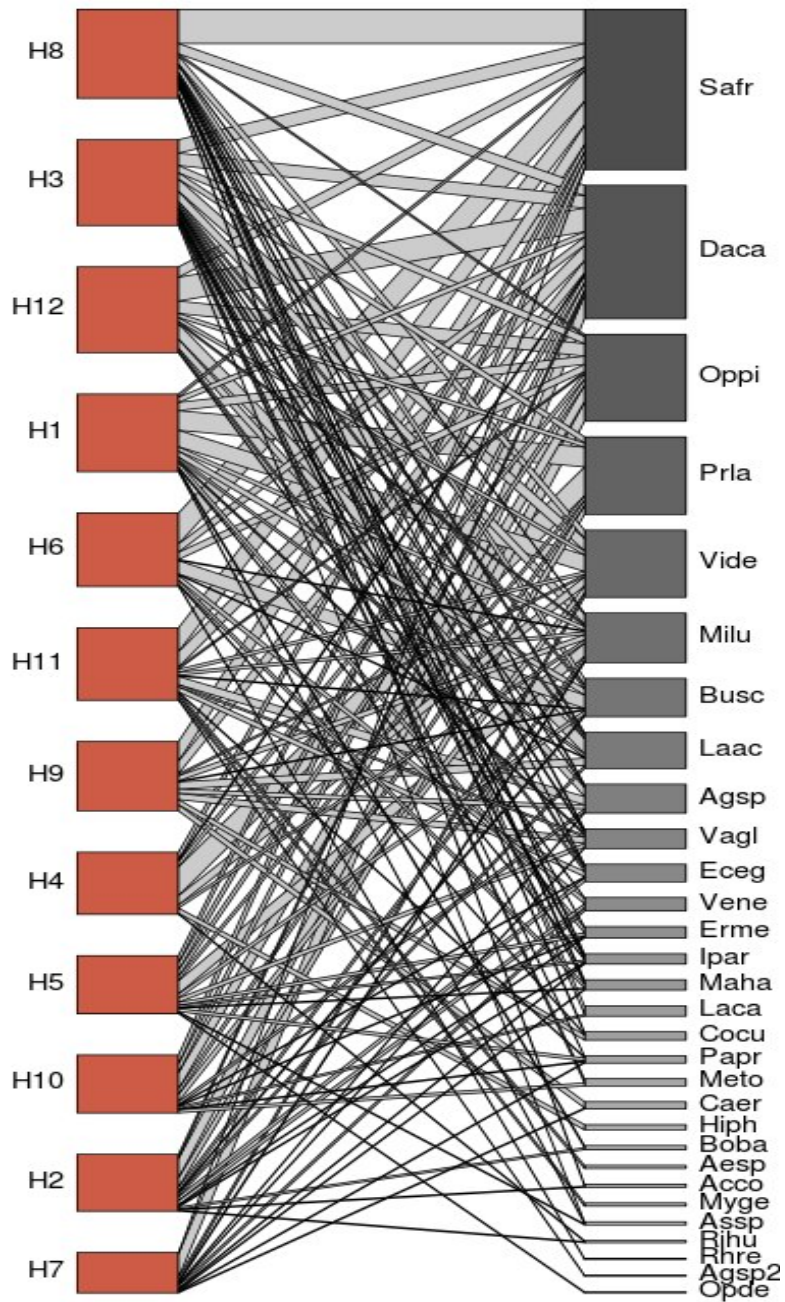


Figura 12. Red con semillas, las cajas representan del lado izquierdo a los hormigueros y del lado derecho a las semillas que *P. barbatus* transporta a su hormiguero. El tamaño de las cajas y de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

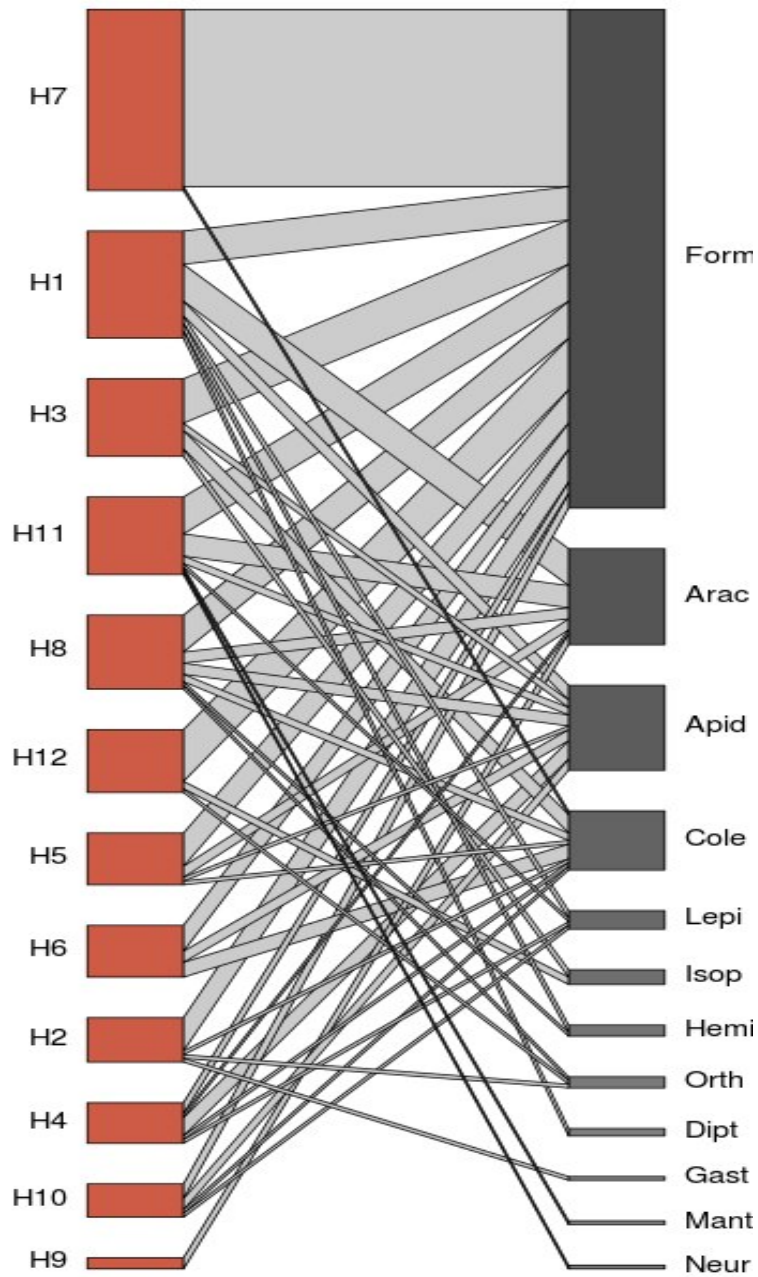


Figura 13. Red con invertebrados, las cajas representan del lado izquierdo a los hormigueros y del lado derecho a los invertebrados que *P. barbatus* transporta a su hormiguero. El tamaño de las cajas y de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

## Discusión

Si la etapa de semillas es importante en la dinámica poblacional de las plantas que depreda *Pogonomyrmex barbatus*, entonces podemos esperar que su impacto en la comunidad de plantas sea considerable, reflejándose en el sentido *top-down* del efecto de las comunidades. En este sentido, y debido a que *P. barbatus* está removiendo semillas de 30 especies de plantas, con formas de vida muy diversas (plantas anuales, hierbas y arbustos perennes, cactáceas y rosetófilas), es muy probable que la depredación de semillas de algunas especies esté afectando significativamente a la dinámica poblacional de las plantas y por tanto *P. barbatus* es una especie que influye en la estructura vegetal del Valle de Zapotitlán.

En el suelo de la “tetechera” encontré que la actividad granívora de *P. barbatus*, genera un impacto sobre la abundancia de semillas en el suelo. En los sitios donde esta hormiga tiene una mayor actividad la abundancia de semillas es menor que en sitios donde no tiene actividad, esto puede ser debido a que *P. barbatus* sigue una estrategia de forrajeo central (CPF) (Oster & Wilson 1978; Wilson & Hölldobler 1990), explotando de manera muy efectiva los recursos dentro de los sitios donde forrajea, optimizando la obtención de energía del hormiguero como unidad evolutiva (Brown *et al.* 1979; Wilson & Hölldobler 1990). El experimento de remoción de semillas es consistente con este resultado, pues encontré que en los sitios donde la hormiga forrajea ocurre una mayor remoción de semillas, esto ocurre durante el día; ya que durante la noche estos patrones parecen ser diferentes, no encontré evidencia de que los roedores depredaran semillas de manera

significativa como las hormigas lo hacen en el día. Los resultados de este estudio indican que en la noche las hormigas como *Tetramorium spinosum* y *Pheidole* sp, *Nylanderia* sp y *Dorymyrmex* sp son las especies que podrían estar depredando semillas, sin embargo, por las características del experimento, esto no es muy claro, por lo que sería interesante hacer estudios experimentales donde se estime la importancia relativa de estas especies de hormigas, junto con *P. barbatus*.

De acuerdo a mi predicción en los sitios sin actividad las semillas en el suelo son más abundantes, en estos sitios la abundancia de semillas es mayor porque *P. barbatus* no se presenta. El experimento de remoción de semillas revela un patrón similar a este, mostrando que en los sitios donde *P. barbatus* no está activa la remoción de semillas es menor. Varios autores que han estudiado a esta especie de hormiga en la zona (García-Chávez *et al.* 2010; Cano-Salgado *et al.* 2012; Guzmán-Mendoza *et al.* 2012) sugieren que el papel ecológico de esta hormiga es importante. Este estudio revela algunos patrones que confirman esta idea, pues *P. barbatus* modifica la distribución espacial de las semillas en el suelo al disminuir su abundancia en los sitios donde forrajea, esto podría verse reflejado en la comunidad de plantas ya que en los sitios donde *P. barbatus* forrajea se esperaría menor establecimiento de las plantas que esta hormiga depreda, lo contrario podría pasar en sitios donde la hormiga no forrajea.

Crist y colaboradores (1992) reportan que *Pogonomyrmex occidentalis* disminuye la densidad de semillas en los sitios más cercanos a sus hormigueros, ya que es donde se concentra su actividad de forrajeo, también reportan que al aumentar la distancia con respecto al hormiguero la densidad de semillas aumenta porque la actividad forrajera

declina. En este estudio los resultados señalan que en el suelo donde *P. barbatus* forrajea las semillas son más depredadas y su abundancia es menor que en el suelo donde no forrajea. Esto sugiere que las hormigas de este género ejercen mayor influencia en los sitios donde están más activas. Estos patrones revelan información acerca del papel que estas hormigas pueden tener sobre la dinámica de una comunidad de plantas, no obstante este papel está limitado a las zonas donde concentran su forrajeo.

En los microhábitats afuera, disco y basurero de los montículos de *P. barbatus* no encontré que alguno de estos albergara una mayor riqueza de especies de plantas representadas por su semilla, los resultados indican que estos tres microhábitats albergan la misma riqueza de especies de plantas representadas por sus semillas. Esto puede ser por varias razones, la primera es por que estas hormigas al depredar más semillas en las cercanías de sus hormigueros homogeneizan la distribución espacial de las semillas en estos sitios. Otra razón puede ser por que los hormigueros de *P. barbatus* que estudie tienen un nicho trófico similar, pues encontré que por lo menos la mitad de las especies de semillas que transportan a sus hormigueros son las mismas, indicando que diferentes hormigueros tienen dietas similares. Sin embargo en los montículos algo interesante puede ocurrir ya que *P. barbatus* deshecha semillas usadas (sin embrión) y descarta semillas sin muestras de algún daño (con embrión; *Mimosa luisana*, *Ipomea pauciflora* y *Parkinsonia praecox*), entonces si un hormiguero muere alguna de estas semillas podría llegar a germinar y establecerse, viéndose beneficiada por el micro-hábitat creado por la hormiga. Hay que agregar que el suelo de los hormigueros y montículos de hormigas como *P. barbatus* contienen niveles de nutrientes como N, P, K más altos que los del suelo que los rodea, ya

que durante toda su vida estas hormigas acumulan grandes cantidades de recursos y mueven mucho material orgánico e inorgánico enriqueciendo el suelo (Wagner *et al.* 1997); además no hay muchas plantas establecidas alrededor de un hormiguero de *P. barbatus* ya que son removidas (Wu 1990) y si agregamos que hay pocas semillas alrededor del montículo (Crist & Macmahon 1992 y este trabajo), la competencia inter e intraespecífica entre plantulas sería mínima. Esto indica que el impacto que *P. barbatus* genera no sólo es antagónico para las plantas, también podría beneficiar a algunas especies de forma accidental.

En el experimento de depredación, las semillas de *M. geometrizzans* fueron más depredadas, esto puede ser porque son más pequeñas y ligeras que las semillas de *O. pilifera* y para un hormiguero es mejor que sus obreras hagan muchos viajes transportando recursos ligeros, esto optimiza la ganancia de energía del hormiguero como unidad de selección natural (Oster *et al.* 1977; Brown *et al.* 1979; Wilson & Hölldobler 1990), si hacen pocos viajes transportando recursos más pesados el hormiguero como unidad no se beneficia (Oster *et al.* 1977; Wilson & Hölldobler 1990). También la depredación de semillas se ve influenciada por el tamaño de las semillas, ya que granívoros como las hormigas *Pogonomyrmex* tienden a explotar parches de semillas pequeñas (Crist & Macmahon 1992; MacMahon *et al.* 2000), pero esto está sujeto a debate ya que para algunas especies de plantas se cumple esta predicción y para otras no (ej. Pirk & Lopez De Casenave 2006). La elección de las semillas también puede estar mediada por su contenido energético, su morfología y la abundancia relativa de cada especie (MacMahon *et al.* 2000).

Encontré evidencia que indica que *P. barbatus* podría estar depredando recursos que son abundantes en el suelo, ya que el anidamiento en la red hormiguero-semilla podría estar parcialmente explicado por la abundancia de recursos en el suelo (Figura 10). Algunas de las semillas depredadas por *P. barbatus* son de las más abundantes en el suelo (Figura 6 y 10). En este estudio describo por primera vez la interacción de una hormiga con el material que depreda usando redes complejas, demostrando que el anidamiento es una propiedad de esta interacción. Hulme y colaboradores (1998, 2002) proponen que el forrajeo por granívoros en función de la frecuencia-abundancia seleccionará en contra de las plantas más abundantes, esto facilitaría el establecimiento de especies raras, esto puede prevenir que una sola planta domine una comunidad, promoviendo la diversidad de plantas. Este estudio demuestra que un organismo granívoro podría estar actuando sobre las semillas más abundantes en el suelo, evidencia que sugiere que el mecanismo propuesto por Hulme podría cumplirse. Belchior y colaboradores (2012) indican que *Pogonomyrmex naegelii* al parecer también depreda los recursos más abundantes en el suelo.

La interacción de *P. barbatus* con las semillas que depreda es más generalista que la interacción con los invertebrados que recolecta del suelo, esto puede ser por que las semillas son un recurso predecible y abundante (Pirk & Lopez De Casenave 2006). Este hallazgo es similar a lo que propone Guzmán-Mendoza et.al (2012), donde mencionan que *P. barbatus* tiende a reducir la amplitud de su nicho trófico en la temporada de lluvias que es la temporada cuando la productividad en este ecosistema es mayor. En este estudio encontré que la recolección de los invertebrados, de acuerdo al análisis de redes, puede tener una importancia nutricional tan relevante como la recolección de semillas. Whitford y Jackson

(2007), mencionan que el aporte proteico de los invertebrados puede ser importante para el hormiguero, pues encontraron que *Pogonomyrmex rugosus* puede modificar su comportamiento, para concentrar su actividad en recolectar cigarras. Esto sugiere que el aporte de proteínas que estos recursos le brindan a *P. barbatus* también podría ser importante, pues encontré que la interacción con estos recursos es más especializada. Encontré que el anidamiento de la red hormiguero-invertebrados (Figura 11) también podría estar parcialmente explicado por la abundancia de recursos en el suelo, ya que los invertebrados más depredados son hormigas de diferentes géneros y se sabe que unos de los insectos más abundantes en el suelo de esta zona y del mundo son hormigas (Wilson & Hölldobler 1990; Ríos-Casanova *et al.* 2006).

El rango de anidamiento de los hormigueros entre las redes homiguero-semillas y hormiguero-invertabrados esta asociado, esto indica que hay hormigueros que son generalistas sin importar el recurso que recolectan, al igual hay hormigueros que están más especializados ya sea para coleccionar semillas o invertebrados. Esto puede estar dado por la heterogeneidad espacial de la región. Hormigueros que son generalistas pueden estar ubicados en sitios donde los recursos son más abundantes y así no se especializan en la recolección de algún recurso en específico, es decir que explotan los recursos por igual. Hormigueros especialistas pueden estar ubicados en zonas donde la disponibilidad de recursos los hace especializarse, esta estrategia iría de acuerdo con lo propuesto por la Teoría del forrajeo óptimo (Begon *et al.* 2006).

En el desierto de Monte en Argentina, Pirk y colaboradores (2006) encontraron que *Pogonomyrmex rastratus* y *Pogonomyrmex pronotalis* depredan principalmente semillas de

pastos, pero estas no son las más abundantes y parece ser que estas hormigas depredan los pastos en mayor cantidad por ser un recurso que esta disponible todo el año. *P. barbatus* depreda en mayor cantidad algunas especies de plantas, pero al parecer en función de la abundancia de las semillas en el suelo y no por que las hormigas depreden especies de plantas presentes todo el año, sino que depende de que semillas estén disponibles en cada temporada. Belchior y colaboradores (2012) encontraron que *Pogonomyrmex naegelii* depreda principalmente semillas de pastos en la temporada cuando estos son más abundantes y también reportan que esta hormiga depreda en mayor cantidad hormigas y termitas debido a que son organismos dominantes en el suelo.

Es necesario dejar claro que no sólo factores bióticos pueden afectar en la dinámica ecológica de las semillas. En este estudio se encontró evidencia de que la abundancia de semillas en los suelos se ve afectada por la actividad de *P. barbatus*, pero hay factores que no se tomaron en cuenta, como el viento que puede tener influencia importante en el movimiento y distribución de las semillas en los suelos. No podemos ignorar que las semillas y las hormigas son organismos que se mueven distancias cortas; las semillas por lo general necesitan de un agente dispersor para moverse y las hormigas viven en hormigueros que tienen áreas de forrajeo limitadas, esto también puede tener influencia en que estos sean los recursos más recolectados.

Este estudio revela que *P. barbatus* tiene un papel ecológico importante en la dinámica de la comunidad de plantas de la “tetechera”, influyendo de manera directa sobre la abundancia de semillas en el suelos, modificando la composición de semillas en el suelo, siendo un importante depredador de estas, pero también teniendo influencia positiva

beneficiando a algunas plantas accidentalmente y al parecer también podría estar promoviendo la diversidad de plantas en esta asociación. Por último debo mencionar que el papel de *P. barbatus* puede cambiar de una asociación vegetal a otra, pues la intensidad de la depredación es distinta (García-Chávez *et al.* 2010) y porque la interacción incluye otras especies de plantas, pues la composición cambia entre asociaciones vegetales (Zavala-Hurtado 1982).

En conclusión, encontré que el efecto de *P. barbatus* en la abundancia de semillas es importante, pues remueven cantidades significativas de por lo menos 30 especies de plantas, dispersadas por varios medios, tales como la anemocoria y zoocoria. Este efecto puede repercutir en la estructura de las comunidades vegetales y contribuir a su heterogeneidad espacial. El papel ecológico de esta hormiga puede ser más complejo de lo que se tiene pensado y este estudio genera nuevo conocimiento para este género de hormigas y su influencia en la comunidad de plantas. Se esperaría que la dinámica y composición de la interacción estudiada cambie entre las estaciones del año y entre las diferentes asociaciones vegetales del Valle de Tehuacán – Cuicatlán. Se sugiere seguir con más estudios en la zona, ya que esta especie está presente en todo el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y estudiar su impacto a escalas espacio-temporales revelaría información valiosa sobre las comunidades de plantas de esta región y sobre la ecología de esta hormiga.

## **Bibliografía**

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

2. Araújo, M.S., Guimarães, P.R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Dos Reis, S.F., *et al.* (2008). Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89, 1981–1993.
3. Araújo, M.S., Martins, E.G., Cruz, L.D., Fernandes, F.R., Linhares, A.X., Reis, S.F. Dos, *et al.* (2010). Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, 119, 81–88.
4. Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 100, 9383–9387.
5. Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th edn. Blackwell Publishing.
6. Belchior, C., Del-Claro, K. & Oliveira, P.S. (2012). Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: Daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range. *Arthropod. Plant. Interact.*, 6, 571–582.
7. Bigwood, D.B. & Inouye, D.L. (1988). Spatial pattern analysis of seed banks : An improved method and optimised sampling. *Ecology*, 69, 497–507.
8. Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol.*, 6.
9. Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Curr. Biol.*, 17, 341–346.
10. Brown, J.H., Reichman, O.J. & Davidson, D.W. (1979). Granivory in Desert Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 201–227.
11. Cano-Salgado, A., Zavala-Hurtado, J.A., Orozco-Segovia, A., Valverde-Valdés, M.T. &

Pérez-Rodríguez, P. (2012). Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: Patrones de variación espacial y temporal. *Rev. Mex. Biodivers.*, 83, 437–446.

12. Clark, W.H. & Comanor, P.L. (1975). Removal of Annual Plants from the Desert Ecosystem by Western Harvester Ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Environ. Entomol.*, 4, 52–56.

13. Crist, T.O. & MacMahon, J. a. (1991). Foraging Patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a Shrub-Steppe Ecosystem: The Roles of Temperature, Trunk Trails, and Seed Resources. *Environ. Entomol.*, 20, 265–275.

14. Crist, T.O. & Macmahon, J.A. (1992). Harvester Ant Foraging and Shrub-Steppe Seeds: Interactions of Seed Resources and Seed Use, 73, 1768–1779.

15. Dáttilo, W., Aguirre, A., Quesada, M. & Dirzo, R. (2015). Tropical Forest Fragmentation Affects Floral Visitors but Not the Structure of Individual-Based Palm-Pollinator Networks. *PLoS One*, 10, e0121275.

16. Dáttilo, W., Fagundes, R., Gurka, C.A.Q., Silva, M.S.A., Vieira, M.C.L., Izzo, T.J., *et al.* (2014a). Individual-Based Ant-Plant Networks: Diurnal-Nocturnal Structure and Species-Area Relationship. *PLoS One*, 9, e99838.

17. Dáttilo, W., Serio-Silva, J.C., Chapman, C. a. & Rico-Gray, V. (2014b). Highly nested diets in intrapopulation monkey-resource food webs. *Am. J. Primatol.*, 76, 670–678.

18. Davidson, A.D.W., Inouye, R.S. & Brown, J.H. (1984). Granivory in a desert ecosystem: Experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents, 65, 1780–1786.

19. Dávila, P., Del, M., Arizmendi, C., Villaseñor, J.L., Casas, A. & Lira, R. (2002). Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodivers. Conserv.*, 421–442.

20. García-Chávez, J.H. (1998). Remoción de semillas de *Myrtillocactus geometrizans* (C. Martius) Console (garambullo) y *Zizipus amole* (Sesse and Mociño) M: C Jhonston (Cholulo) encontradas en excrementos de mamíferos carnívoros en un semidesierto intertropical. Dissertation, Instituto d.
21. García-Chávez, J., Sosa, V.J. & Montaña, C. (2010). Variation in post-dispersal predation of cactus seeds under nurse plant canopies in three plant associations of a semiarid scrubland in central Mexico. *J. Arid Environ.*, 74, 54–62.
22. Gentry, J.B. & Stiritz, K.L. (1972). The Role of the Florida Harvester Ant, *Pogonomyrmex badius*, in Old Field Mineral Nutrient Relationships. *Environ. Entomol.*, 1, 39–41.
23. Guimaraes, P.R. & Guimaraes, P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Model. Softw.*, 21, 1512–1513.
24. Guzmán-Mendoza, R., Castaño-Meneses, G. & Zavala-Hurtado, J.A. (2012). Foraging activity and trophic spectrum of red ant *Pogonomyrmex barbatus* Smith, 1858, in productivity-contrasted microenvironments. *Psyche (Stuttg.)*, 2012.
25. Hulme, P.E. (1994). Its Magnitude in Grassland : Seed Predation of Variation and Sources. *J. Ecol.*, 82, 645–652.
26. Hulme, P.E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 1, 32–46.
27. Hulme, P.E. & Benkman, C.W. (2002). Granivory. In: *Animal-plant Interaction: An Evolutionary Approach*. BLACKWELL PUBLISHING, pp. 132–154.
28. Janzen, D.H. (1971). Seed Predation by Animals. *Annu. Rev. Ecol. Systematics*, 2, 465–492.

29. Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, pp. 125–166.
30. Kelt, D. a., Meserve, P.L. & Gutiérrez, J.R. (2004). Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *J. Biogeogr.*, 31, 931–942.
31. L., R.M. & Dávila, P.A. (1997). Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Gymnospermae*.
32. Mackay, W.P. & Mackay, E.E. (1989). Diurnal Foraging Patterns of Pogonomyrmex Harvester Ants ( Hymenoptera : Formicidae ). *Southwest. Nat.*, 34, 213–218.
33. Mackay, W.P. & Mackay, E.E. (2002). *The ants of New Mexico:(Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellen Press.
34. MacMahon, J. a., Mull, J.F. & Crist, T.O. (2000). Harvester ants (Pogonomyrmex spp.): Their Community and Ecosystem Influences. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 265–291.
35. Mares, M. a & Rosenzweig, M.L. (1978). Granivory in North and South American Deserts: Rodents, Birds, and Ants. *Ecology*, 59, 235–241.
36. M. Herrera, C. & Pellmyr, O. (2002). *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. BLACKWELL PUBLISHING.
37. Montiel, S. & Montaña, C. (2003). Seed bank dynamics of the desert cactus Opuntia rastrera in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecol.*, 166, 241–248.
38. Mull, J.F., Macmahon, J.A., Dame, N., Dame, N. & Macmahon, J.A. (1997). Spatial Variation in Rates of Seed Removal by Harvester Ants (Pogonomyrmex occidentalis) in a Shrub-steppe Ecosystem. *Am. Midl. Nat.*, 138, 1–13.

39. Oster, G., Eshel, I. & Cohen, D. (1977). Worker-queen conflict and the evolution of social insects. *Theor. Popul. Biol.*, 12, 49–85.
40. Oster, G.F. & Wilson, E.O. (1978). *Caste and ecology in the social insects*. Monogr. *Popul. Biol.* Princeton University Press.
41. Parmenter, R.R., Macmahon, J.A. & Van Der Wall, S.B. (1984). The measurement of granivory by desert rodents, birds and ants: a comparison of an energetics approach and a seed-dish technique. *J. Arid Environ.*, 7, 75–92.
42. Pirk, G.I. & Lopez De Casenave, J. (2006). Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Soc.*, 53, 119–125.
43. Pol, R. & De Casenave, J.L. (2004). Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the Central Monte Desert, Argentina. *J. Insect Behav.*, 17, 647–661.
44. Porter, S.D. & Jorgensen, C.D. (1988). Longevity of harvester ant colonies in southern Idaho. *J. Range Manag.*, 41, 104–107.
45. Ríos-Casanova, L., Valiente-Banuet, A. & Rico-Gray, V. (2006). Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica*, 29, 316–323.
46. Rissing, S.W. (1986). Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia*, 68, 231–234.
47. Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. 1ra Edición. CONABIO.
48. Smith, M.R. (1969). *Pogonomyrmex* Harvester Ants: A Study of the Genus in North America. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 15, 157–158.

49. Taber, S.W. (1998). *The world of the harvester ants*. Texas A & M University Press.
50. Team, R.D.C. (2015). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
51. Thompson, K. (1987). Seeds and Seed Banks. *New Phytol.*, 106, 23–34.
52. Wagner, D., Brown, M.J.F. & Gordon, D.M. (1997). Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia*, 112, 232–236.
53. Weller, S.A. (2010). *Plantas de la Reserva de la Biósfera Tehuacán – Cuicatlán*. 1ra Edición.
54. White, G.C. & Garrot, R.A. (1990). *Analysis of radio-tracking data*. Academic Press, San Diego, California, USA.
55. Whitford, W.G. (1978). Foraging in Seed-Harvester Ants *Pogonomyrmex* SPP. *Ecology*, 59, 185–189.
56. Whitford, W.G. & DiMarco, R. (1995). Variability in soils and vegetation associated with harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on a Chihuahuan Desert watershed. *Biol. Fertil. Soils*, 20, 169–173.
57. Wilson, E.O. & Hölldobler, B. (1990). *The ants*. Belknap Press.
58. Wu, H.J. (1990). Disk clearing behavior of the red harvester ant, *Pogonomyrmex barbatus* Smith. *Bull. Inst. Zool. Acad. Sin.*, 29, 153–164.
59. Xu, R. (2003). Measuring explained variation in linear mixed effects models. *Stat. Med.*, 22, 3527–3541.
60. Zavala-Hurtado, J.A. (1982). Estudios ecologicos en el valle semiárido de Zapotitlan,

Puebla I. Clasificación numerica de la vegetación basada en atributos binarios de prescencia o ausencia de las especies. *Biotica*, 7, 99–120.

61.Zavala-Hurtado, J.A., Valverde, P.L., Diaz-Solis, A., Vite, F. & Portilla, E. (1996). Vegetation-environment relationships based on a life-forms classification in a semiarid region of tropical Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 44, 581–590.

## Anexo 1

### Código de R

Áreas de actividad y polígonos convexos

```
setwd("/home/pedro/Documentos/ecologia/tesis/datos xls")
Angulos y distancias para obtener los poligonos de actividad de los
hormigueros
poli<-read.table("angulospoligono.csv",header=T);poli
attach(poli)
names(poli)
# colonia = hormiguero, hormi = es cada hormiga que segui por hormiguero
# ang = angulo(hay un angulo por cada hormiga que segui)
# sen = seno del angulo cos = coseno del angulo
# dist = distancia recorrida por cada hormiga

levels(colonia)

hist(dist,main="", ylab="Frecuencia", xlab="Distancia en metros")
summary(dist)
shapiro.test(dist)

# Multiplicamos coseno por la distancia para graficar el eje y
cos.col.1<-c((cos[colonia=="n1"])*(dist[colonia=="n1"]));cos.col.1
cos.col.2<-c((cos[colonia=="n2"])*(dist[colonia=="n2"]));cos.col.2
cos.col.3<-c((cos[colonia=="n3"])*(dist[colonia=="n3"]));cos.col.3
cos.col.4<-c((cos[colonia=="n4"])*(dist[colonia=="n4"]));cos.col.4
cos.col.5<-c((cos[colonia=="n5"])*(dist[colonia=="n5"]));cos.col.5
cos.col.6<-c((cos[colonia=="n6"])*(dist[colonia=="n6"]));cos.col.6
cos.col.7<-c((cos[colonia=="n7"])*(dist[colonia=="n7"]));cos.col.7
cos.col.8<-c((cos[colonia=="n8"])*(dist[colonia=="n8"]));cos.col.8
cos.col.9<-c((cos[colonia=="n9"])*(dist[colonia=="n9"]));cos.col.9
cos.col.10<-c((cos[colonia=="n10"])*(dist[colonia=="n10"]));cos.col.10
cos.col.11<-c((cos[colonia=="n11"])*(dist[colonia=="n11"]));cos.col.11
cos.col.12<-c((cos[colonia=="n12"])*(dist[colonia=="n12"]));cos.col.12

# Multiplicamos seno por la distancia para graficar el eje x
sen.col.1<-c((sen[colonia=="n1"])*(dist[colonia=="n1"]));sen.col.1
sen.col.2<-c((sen[colonia=="n2"])*(dist[colonia=="n2"]));sen.col.2
sen.col.3<-c((sen[colonia=="n3"])*(dist[colonia=="n3"]));sen.col.3
sen.col.4<-c((sen[colonia=="n4"])*(dist[colonia=="n4"]));sen.col.4
sen.col.5<-c((sen[colonia=="n5"])*(dist[colonia=="n5"]));sen.col.5
sen.col.6<-c((sen[colonia=="n6"])*(dist[colonia=="n6"]));sen.col.6
sen.col.7<-c((sen[colonia=="n7"])*(dist[colonia=="n7"]));sen.col.7
sen.col.8<-c((sen[colonia=="n8"])*(dist[colonia=="n8"]));sen.col.8
sen.col.9<-c((sen[colonia=="n9"])*(dist[colonia=="n9"]));sen.col.9
sen.col.10<-c((sen[colonia=="n10"])*(dist[colonia=="n10"]));sen.col.10
sen.col.11<-c((sen[colonia=="n11"])*(dist[colonia=="n11"]));sen.col.11
sen.col.12<-c((sen[colonia=="n12"])*(dist[colonia=="n12"]));sen.col.12
```

Graficamos en un plano cartesiano los puntos obtenido de la multiplicación del seno y coseno por la distancia

```
par(pty = "s",family="serif")
plot(sen.col.1~cos.col.1,type="n",ylim=c(-28,28),xlim=c(-28,28),
      xlab="Distancia en m",ylab="Distancia en m")
```

```
points(0,0,cex=36,col="grey65", pch=16)
points(0,0,cex=12,col=0,pch=16)
points(0,0,pch="*", cex=2)
```

```
points(sen.col.1~cos.col.1,cex=0.7)
points(sen.col.2~cos.col.2,cex=0.7)
points(sen.col.3~cos.col.3,cex=0.7)
points(sen.col.4~cos.col.4,cex=0.7)
points(sen.col.5~cos.col.5,cex=0.7)
points(sen.col.6~cos.col.6,cex=0.7)
points(sen.col.7~cos.col.7,cex=0.7)
points(sen.col.8~cos.col.8,cex=0.7)
points(sen.col.9~cos.col.9,cex=0.7)
points(sen.col.10~cos.col.10,cex=0.7)
```

```
rect(6,6,8,8,density = 60)
rect(16,16,18,18,density = 60)
text(8,7,"Con actividad",pos = 4)
text(18,17,"Sin actividad",pos = 4)
```

```
# Función para obtener el area dentro de cada poligono
area.polig <- function(x,y){
  suma <- 0
  for(i in 1:length(x)){
    if(i==length(x))
      (x[length(x)]*y[1]-x[1]*y[length(x)])+suma ->suma
    else
      (x[i]*y[i+1]-x[i+1]*y[i])+suma ->suma
  }
  print(suma*.5)
}
```

```
# Area del poligono del homiguero 1
x1<-sen.col.1
y1<-cos.col.1
ho1<-abs(area.polig(x1,y1))
# Area del poligono del homiguero 2
x2<-sen.col.2
y2<-cos.col.2
ho2<-abs(area.polig(x2,y2))
# Area del poligono del homiguero 3
x3<-sen.col.3
y3<-cos.col.3
ho3<-abs(area.polig(x3,y3))
# Area del poligono del homiguero 4
```

```

x4<-sen.col.4
y4<-cos.col.4
ho4 <- abs(area.polig(x4,y4))
# Area del poligono del homiguero 5
x5<-sen.col.5
y5<-cos.col.5
ho5<-abs(area.polig(x5,y5))
# Area del poligono del homiguero 6
x6<-sen.col.6
y6<-cos.col.6
ho6<-abs(area.polig(x6,y6))
# Area del poligono del homiguero 7
x7<-sen.col.7
y7<-cos.col.7
ho7<-abs(area.polig(x7,y7))
# Area del poligono del homiguero 8
x8<-sen.col.8
y8<-cos.col.8
ho8<-abs(area.polig(x8,y8))
# Area del poligono del homiguero 9
x9<-sen.col.9
y9<-cos.col.9
ho9<-abs(area.polig(x9,y9))
# Area del poligono del homiguero 10
x10<-sen.col.10
y10<-cos.col.10
ho10<-abs(area.polig(x10,y10));ho10
# Area del poligono del homiguero 11
x11<-sen.col.11
y11<-cos.col.11
ho11<-abs(area.polig(x11,y11));ho11
# Area del poligono del homiguero 12
x12<-sen.col.12
y12<-cos.col.12
ho12<-abs(area.polig(x12,y12));ho12

```

Regresión lineal simple de áreas de actividad con el grado que cada hormiguero tiene en la red, para ver si el área de actividad explica el grado (grado = número de interacciones por hormiguero)

```

area <- c(ho1,ho2,ho3,ho4,ho5,ho6,ho7,ho8,ho9,ho10,ho11,ho12)
mean(area)
k<- c(N1,N2,N3,N4,N5,N6,N7,N8,N9,N10,N11,N12)
N1<-19
N2<-17
N3<-21
N4<-13
N5<-17
N6<-13
N7<-13
N8<-21
N9<-11

```

```

N10<-15
N11<-19
N12<-13

plot(area~k)
mod1<-lm(area~k)
summary(mod1)
abline(lm(area~k),lty=3)

#limpiamos la consola y borramos los objetos para el siguiente script

Modelo mixto para los conteos de semillas en áreas con actividad y sin actividad de hormigas

acti<-read.table("acti.csv",header=T);acti
attach(acti)
names(acti)

act <- semi[area=="act"]
sact <- semi[area=="s_act"]

Grafica para el conteo de semillas en las muestras de suelos con y sin actividad de P. barbatus son 12 bloques
con 2 niveles cada uno Actividad y Sin actividad de hormigas
par(family="serif")
boxplot(semi~area, names=c("Actividad","Sin Actividad"),
        ylab= "Abundancia de semillas", xlab= "Area",cex.label=1.2,
        cex.axis=1.2)
points(rep(1,12),act)
points(rep(2,12),sact)

levels(area)

library(lme4)
Para explorar los datos hacemos un "GLIM" quasipoisson para lidiar con la sobredispersión y como se
comportan los datos en un modelo simple

mod0 <- glm(semi~area,quasipoisson)
summary(mod0) # Tabla de contrastes
anova(mod0,test="Chisq") # Para hacer la tabla de devianza
summary(semi)

Modelos lineales mixtos generalizados con distribución de error Poisson para lidiar con el factor aleatorio que
es el bloque (hormiguero)

# Modelo 1
mod1<-glmer(semi~area+(1|nidos),family=poisson) #laplace approximation
summary(mod1) # no hay colinearidad entonces podemos hacer otra
aproximación
# con este mismo modelo, para ver si no cambian los valores de los
predictores

# Modelo 1.1 este modelo hace 25 iteraciones

```

```

modl.1<-glmer(semi~area+(1|nidos),family=poisson,nAGQ = 25) #adaptative
gauss-hermite quadrature
summary(modl.1) # Los resultado son similares al modelo 1 , esto nos dice
que podemos usar los resultados con confianza
par(mfrow=c(2,2))
m1<-lm(semi~area)
plot(m1)
plot(modl)

# Jalamos la librería "car" para una prueba de Wald para Z
library(car) #
Anova(modl.1) # el valor calcula de p para Z es igual al que nos da la
funcion glmer
# de la paquetería lme4, los creadores de la paquetería no confían en los
valores de p así que seguiremos con la interpretación del modelo

#ahora buscamos sobredispersión en el modelo lcon la funcion que sigue
overdisp_fun <- function(model) {
  ## número de parámetros de la varianza en una matriz de varianza-
covarianza n-por-n
  vpars <- function(m) {
    nrow(m) * (nrow(m) + 1)/2
  }
  # Las siguientes dos lineas para calcular los grados de libertad
residuales
  model.df <- sum(sapply(VarCorr(model), vpars)) + length(fixef(model))
  rdf <- nrow(model.frame(model)) - model.df
  # extrae los residuales de Pearson
  rp <- residuals(model, type = "pearson")
  Pearson.chisq <- sum(rp^2)
  prat <- Pearson.chisq/rdf
  # Genera un valor de p. Si es menor a 0.05, los datos tienen
sobredispersión
  pval <- pchisq(Pearson.chisq, df = rdf, lower.tail = FALSE)
  c(chisq = Pearson.chisq, ratio = prat, rdf = rdf, p = pval)
}
# usamos la función
overdisp_fun(modl)
# No tenemos sobredispersión lo que facilita la interpretación del modelo
# esta función también nos da el valor de los grados de libertad para los
residuales (rdf),
# que puede ser muy util despues
#
# Calculamos Omega segun Xu (2003)
# ¿mis predictores realmente explican la varianza en mi modelo?
1-var(residuals(modl))/(var(model.response(model.frame(modl)))) #
Formula en el escrito

# Gráfica de abundancia de semillas en los sitios con actividad - sin
actividad

```

```

library(ggplot2)
library(RColorBrewer)

# Datos para la grafica de ggplot en un data.frame
dat <- data.frame(Sitio = factor(c("Con Actividad")),
                 Abundancia_observada = c(28, 23, 19, 13, 11,
                 3, 2, 1, 1,0,0,0),
                 Especie =
factor(c("Daca", "Boba", "Vide", "Vene", "Safr", "Erme",
        "Myge", "Ippa",
        "Milu", "Jasp", "Acco", "Bisp")))

dat2<-data.frame(Sitio = factor(c("Sin Actividad")),
                 Abundancia_observada = c(189, 82, 73, 57, 31, 29,
                 20,11, 10, 7,0,0),
                 Especie = factor(c("Vide", "Daca", "Vene", "Safr",
        "Boba",
        "Myge", "Milu", "Bisp",
        "Jasp", "Acco", "Ippa",
        "Erme")))

dats<-rbind(dat,dat2)

ggplot(data=dats, aes(x=Especie, y=Abundancia_observada, fill=Sitio))+
ylab("Abundancia observada") +
  geom_bar(colour="black", stat="identity", width=0.7, position="dodge") +
  theme_bw() + ylim(0,200) +
  scale_fill_manual(values=c("grey17", "grey60")) +theme(text =
  element_text(size=25, family="Times"),

legend.position="top", legend.title=element_blank())

## limpiamos la consola y borramos todos los objetos para seguir con el
siguiente script

Modelo mixto para la riqueza de semillas en sitios con y sin actividad de P. barbatus

setwd("/home/pedro/Documentos/ecologia/tesis/datos xls")
# Angulos y distancias para obtener los poligonos de actividad de los
hormigueros
ri<-read.table("riquezaareas.csv", header=T);ri
attach(ri)
names(ri)

act <- riq[area=="act"]
sac <- riq[area=="sact"]

boxplot(riq~area)
par(family="serif", cex=1.1)
boxplot(riq~area, names=c("Actividad", "Sin Actividad"), ylim=c(0,6),

```

```

      ylab= "Riqueza", xlab= "Area",cex.label=1.2, cex.axis=1.2)
points(rep(1,12),act)
points(rep(2,12),sac)

levels(area)

library(lme4)
# Para explorar los datos hacemos un "GLIM" poisson para ver
# como se comportan los datos en un modelo simple

mod0 <- glm(riq~area,poisson)
summary(mod0) # Tabla de contrastes
anova(mod0,test="Chisq") # Para hacer la tabla de devianza
summary(semi)

```

Modelos lineales mixtos generalizados con distribución de error Poisson para lidiar con el factor aleatorio que es el bloque (hormiguero)

```

# Modelo 1
mod1<-glmer(riq~area+(1|nido),family=poisson) #laplace aproximacion
summary(mod1) # no hay colinearidad entonces podemos hacer otra
aproximación
# con este mismo modelo, para ver si no cambian los valores de los
predictores

# Modelo 1.1 este modelo hace 25 iteraciones
mod1.1<-glmer(riq~area+(1|nido),family=poisson,nAGQ = 25) #adaptative
gauss-hermite quadrature
summary(mod1.1) # Los resultado son similares al modelo 1 , esto nos dice
que
# podemos usar los resultados con confianza
exp(0.9163)
exp(0.1826)

exp(0.9163+0.2097)
exp(0.1836+0.2457)

# Jalamos la libreria "car" para una prueba de Wald para Z
library(car) #

Anova(mod1.1) # el valor calcula de p para Z es igual al que nos da la
funcion glmer
# de la paquetería lme4, los creadores de la paquetería no confían en los
valores de p así que seguiremos con la interpretación del modelo

#ahora buscamos sobredispersión en el modelo 1 con la función que sigue
overdisp_fun <- function(model) {
  ## número de parámetros de la varianza en una matriz de varianza-
covarianza n-por-n
  vpars <- function(m) {
    nrow(m) * (nrow(m) + 1)/2
  }
}

```

```

}
# Las siguientes dos lineas para calcular los grados de libertad
residuales
model.df <- sum(sapply(VarCorr(model), vpars)) + length(fixef(model))
rdf <- nrow(model.frame(model)) - model.df
# extrae los residuales de Pearson
rp <- residuals(model, type = "pearson")
Pearson.chisq <- sum(rp^2)
prat <- Pearson.chisq/rdf
# Genera un valor de p. Si es menor a 0.05, los datos tienen
sobredispersión
pval <- pchisq(Pearson.chisq, df = rdf, lower.tail = FALSE)
c(chisq = Pearson.chisq, ratio = prat, rdf = rdf, p = pval)
}
# usamos la función
overdisp_fun(mod1.1)
# No tenemos sobredispersión lo que facilita la interpretación del modelo
# esta función también nos da el valor de los grados de libertad para los
residuales (rdf), que puede ser muy útil después

# Calculamos Omega segun Xu (2003)
# ¿mis predictores realmente explican la varianza en mi modelo?
1-var(residuals(mod1))/(var(model.response(model.frame(mod1)))) #
Formula en el escrito

```

Modelo lineal mixto generalizado con distribución de error binomial para las proporciones del experimento de depredación de semillas

```

setwd("/home/pedro/Documentos/ecologia/tesis/datos xls")
# Datos de todo el experimento
expe<-read.table("experiment.csv",header=T);expe
attach(expe)
names(expe)

# conjunto de datos de el ultimo conteo que fue a las 96 horas
expe2<-read.table("experiment2.csv",header=T);expe2
attach(expe2)
names(expe2)

# Los promedios por exclusión del último conteo
tapply(semil2/20,conte2,mean)
# Los promedios por zona del último conteo
tapply(semil2,zona2,mean)
# Los conteos por zona y estacion del último conteo
tapply(semil2,list(conte2,zona2),mean)
# el boxplot de la proporción de semillas remanentes en el ultimo conteo
boxplot(semil2/20 ~ conte2+zona2,names=c("con actividad","sin
actividad"))

```

```

# Con esto en mente hacemos lo siguiente
boxplot(semil2 ~ conte2+zona2+sp2)
sem.garam <- semil2[sp2 == "garam" & hora2 == "dia" & zona2 == "acti"]
# Este nuevo objeto lo ordenamos
sort(sem.garam)
mean(semil2[sp2=="garam"])
mean(semil2[sp2=="nopal"])

median(sem.garam)
# viendo la mediana se puede observar que tenemos mucho 0 en los conteos,
en este analisis
# graficaremos las medianas de los datos ya que la mediana en los conteos
es más
# explicativa que el promedio

# Hacemos lo mismo para los de noche y de las 2 sp
sem.g.noch <- semil2[sp2 == "garam" & hora2 == "noch" & zona2 == "sin"]
sem.nopal <- semil2[sp2 == "nopal" & hora2 == "dia" & zona2 == "acti"]
sem.n.noch <- semil2[sp2 == "nopal" & hora2 == "noch" & zona2 == "sin"]
# Los datos de estas exclusiones los insertamos en la gráfica
points(rep(1,12),sem.garam)
points(rep(2,12),sem.g.noch)
points(rep(3,12),sem.nopal)
points(rep(4,12),sem.n.noch)
# La gráfica de las dos zonas
boxplot(semil2 ~ zona2)
sort(semil2[zona2 == "acti"])
# La gráfica con las especies, area de actividad (con y sin) y horario
(día -noche)
boxplot(semil2/20 ~ zona2+hora2+sp2)
par(family="serif")
boxplot(semil2/20 ~ zona2+hora2+sp2, xlab="",ylab="Proporción de semillas
remanentes",
      cex.axis=1,cex.lab=1.2, ylim=c(-0.1,1.1), xlim=c(0.5,8.5),boxwex=
0.7,
      names=c("C","S","C","S","C","S","C","S"), col =
rep(c(0,312),each=2,2),density = 10,
      angle = 45, frame=F)
# Esta función esta en un script aparte :) [shaded boxplot.R]
shaded.bxp(b.c, density=30, boxfill=c(312,312,1,1), lty=1,
xlim=c(0.5,8.5),ylim=c(-0.1,1.1),frame=F,
      ylab="Proporción de semillas
remanentes",cex.axis=1,cex.lab=1.2)
rect(0.5,-0.1,4.455,1.1,density = NULL)
rect(4.555,-0.1,8.5,1.1,density = NULL)

mtext("Día",line = 2 ,at = 1.5 ,side = 1 ,cex = 1)
mtext("Noche",line = 2 ,at = 3.5 ,side = 1 ,cex = 1)
#
mtext("Día",line = 2 ,at = 5.5 ,side = 1 ,cex = 1)
mtext("Noche",line = 2 ,at = 7.5 ,side = 1 ,cex = 1)

```

```

par(font=3)
mtext("M. geometrizzans",line = 0.8 ,at = 2.5 ,side = 3 ,cex = 1.2)
mtext("O. pilifera",line = 0.8 ,at = 6.5 ,side = 3 ,cex = 1.2)

# El análisis de varianza para explorar y entender la logica del analisis
summary(aov(semil2/20 ~ hora2*zona2*sp2))
hist(semil2/20)
# Histograma de la distribución de las proporciones

# Las gráficas de diagnóstico
plot(aov(semil2/20 ~ zona2*sp2*hora2))
# el GLM binomial para los datos, para continuar con la exploración de
los datos
# y para entender la distribucion binomial
pro.sem <- cbind(semil2,20-semil2) # Vector nuevo para la proporción de
semillas

GLMBINOM<-glm(pro.sem ~ hora2*zona2*sp2,binomial)
summary(GLMBINOM)

# vemos la devianza de los residuales y vemos que tenemos sobredispersión
# ahora hacemos otro modelo usando distribución de error quasibinomial
# para ajustar el modelo con el coeficiente de sobredispersión
# OJO NUESTROS DATOS TIENEN UN FACTOR ALEATORIO ESTE ANALISIS ES DE
EXPLORACIÓN Y PARA APRENDER A MANEJAR PROPORCIONES

summary(glm(pro.sem ~ hora2*zona2*sp2,quasibinomial),test="Chi")
# ahora el modelo que se ajusta correctamente a la sobredispersión, al
parecer no hay gran influencia en las proporciones por nuestras variables
ahora hacemos un ajuste usando un modelo mixto generalizado que tome en
cuenta un factor aleatorio y una variable de respuesta con distribución
de error binomial

library(lme4)
library(Rcpp)
# estas librerias son para correr modelos mixtos
# factores fijos = las especie (sp2 = garam y nopal) , zona (zona2)
con actividad
# y sin actividad y el horario dia y noche (dia-noch)
pro.sem <- cbind(semil2,20-semil2)
# Modelo más simple posible, usamos la función "glmer" con un factor fijo
y uno aleatorio
# Formula = glmer(proporción ~ Factor fijo + (1|Factor aleatorio),
family= "binomial")
mod1 <- glmer(pro.sem ~ hora2 + (1|nido2), family = "binomial" )
summary(mod1)
# hay una respuesta con la hora

# Modelo con una interacción
mod2 <- glmer(pro.sem ~ zona2*hora2 + (1|nido2), family = "binomial" )
summary(mod2)

```

```

# En los resultados aparece una tabla la correlación entre los factores
# fijos los valores deben ser lo más cercanos al cero si son mayores a |
# 0.5| significa que existe colinearidad entre los predictores del modelo,
# esto dificulta la interpretación de los resultados y hay que lidiar
# primero con la colinearidad, cuando se incluyen interacciones entre los
# factores fijos, es muy probable que exista colinearidad, siempre hay que
# ver esta tabla de correlación ya que los valores de p para este tipo de
# análisis no funcionan de una manera convencional, ya que los creadores de
# la librería "lme4" están en contra de su uso

# agregamos otra interacción al modelo, solo para ver que pasa con la
# correlación entre
# factores fijos y observemos los valores de p
mod3 <- glmer(pro.sem ~ hora2*zona2*sp2 + (1|nido2), family =
"binomial" )
summary(mod3)
# la tabla de correlación se hizo muy grande y contiene valores muy altos
# esto es malo
# los valores de p para cada factor fijo y cambian drásticamente y
# afortunadamente
# no existe alguna influencia por parte de la triple interacción

# Gráficas
boxplot(semil2~hora2)
boxplot(semil2~hora2*zona2)
# de día y en zonas de actividad existe una menor proporción de semillas
# con esto en mente exploremos la variación del factor aleatorio

# Jalamos "lattice" y "languageR" una para graficar y otra sirve para
# lidiar con factores aleatorios
library(languageR)
library(lattice)
# Graficamos la variación
xylowess.fnc(semil2 ~ hora2+zona2+sp2|nido2 ,
              type = c("g", "smooth"), data = expe2)
# en esta grafica vemos mucha variación entre los diferentes factores
# aleatorios
# podemos modificar el código y quitar algún fijo para ver como se
# comporta la variación bajo diferentes efectos

### Modelo con el menor AIC al parecer no hay efecto entre la iteración
# de especie y zona solo tenemos una interacción para no complicar la
# interpretación
mod4 <- glmer(pro.sem ~ hora2*zona2+sp2 + (1|nido2), family =
"binomial" )
summary(mod4)
# algunos valores de correlación son muy altos, lidiaremos con esto más
# adelante, lo más importante en la tabla de contrastes es el valor del
# predictor (Estimate) y el valor de la error estándar (Std. Error)
# recordemos que los factores fijos tienen influencia en la media de Y

```

```

# para el factor aleatorio hay que ver la varianza y la desviación
estándar, los factores aleatorios tienen influencia en la varianza y
covarianza de Y

# Vemos si los resultados no cambian haciendo 25 iteraciones del modelo
mod4.1 <- glmer(pro.sem ~ hora2*zona2+sp2 + (1|nido2), family =
"binomial", nAGQ = 25)
summary(mod4.1)
# este modelo tiene un valor AIC y BIC menor al mod4
# vemos que existe influencia por parte de los predictores para los
factores fijos

# Ahora lidiaremos con la colinearidad de los factores fijos
#veamos si hay sobredispersión en los modelos 4 y 4.1
overdisp_fun <- function(model) {
  ## número de parámetros de la varianza en una matriz de varianza-
covarianza n-por-n
  vpars <- function(m) {
    nrow(m) * (nrow(m) + 1)/2
  }
  # Las siguientes dos lineas para calcular los grados de libertad
residuales
  model.df <- sum(sapply(VarCorr(model), vpars)) + length(fixef(model))
  rdf <- nrow(model.frame(model)) - model.df
  # extrae los residuales de Pearson
  rp <- residuals(model, type = "pearson")
  Pearson.chisq <- sum(rp^2)
  prat <- Pearson.chisq/rdf
  # Genera un valor de p. Si es menor a 0.05, los datos tienen
sobredispersión
  pval <- pchisq(Pearson.chisq, df = rdf, lower.tail = FALSE)
  c(chisq = Pearson.chisq, ratio = prat, rdf = rdf, p = pval)
}
#usamos la función
overdisp_fun(mod4)
overdisp_fun(mod4.1)
# hay sobredispersión y colinearidad en mis datos
# trabajaremos con los estimadores para corregir todo esto
# y poder interpretar de manera correcta el modelo
centrar_variable <- function(x) {
  scale(x, scale = FALSE)
}
# centramos los datos, usamos la variable original sin sacar la
proporción ya que no podemos usar las porporciones de una variable
centrada (son datos raros),
centra <- centrar_variable(semil2) ;centra
# vemos que nuestra variable para de ser discreta a ser continua y con
valores negativos

# Jalamos "car" para interpretar los resultados y "MASS" para lidiar con
ceros y

```

```

# valores negativos
library(car)
library(MASS)
# Modelo lineal mixto con distribución de error normal solo podemos usar
una variable centrada con esta distribución, al usar un modelo lineal
mixto se hace más facil la interpretación de los resultados
mod4.2 <- lmer(centra ~ hora2*zona2+sp2 + (1|nido2))
summary(mod4.2)
# esta tabla de contrastes nos da un valor de t, el error estandar y los
predcitores
# (Estimate), no hay valor de p xD, pero vemos que la correlación entre
factores
# fijos disminuyo mucho, esto es bueno y facilitara la interpretación,
para los creadores de la paquetería aquí termina el análisis, no existen
tablas de devianza prefabricadas para presentar estos resultados y la
mayoría de los journals piden que uno reporte un valor p, así que hay que
obtenerlo y después construir la tabla

# grafica para el modelo mixto con datos centrados
#
boxplot(centra~hora2*zona2+sp2, ylim= c(-10,15),
        ylab="(Predictor de la variable centrada)",xlab="Factores fijos",
        names=c("DAM","NAM","DSM","NSM","DAO","NAO","DSO","NSO"))
# library(car)
# Usamos la Anova de la libreria "car" para obtener los valores de p
# con una prueba de Wald
anova(mod4.2,test="F")
Anova(mod4.2)
# aqui vemos los valores de p y ya podemos interpretar el modelo con
ayuda de la
# tabla de contrastes y la de devianza
# Calculamos Omega segun Xu (2003)
# ¿mis predictores realmente explican la varianza en mi modelo?
1-var(residuals(mod4.2))/(var(model.response(model.frame(mod4.2))))
# Formula en el escrito, leer articulo para entender esta medida

Análisis de redes complejas
#Limpiar consola y borrar todos los objetos antes de empezar
library(bipartite)
#Carpeta de matrices para el analisis de redes
setwd("/home/pedro/Documentos/ecologia/tesis/redes")

# En esta carpeta hay 3 matrices, los archivos so los siguientes
# redtotal.csv
# redsem.csv
# redinv.csv
red1 <- read.delim("redtotal.csv", row.names=1)
red2 <- read.delim("redsem.csv", row.names=1)
red3 <- read.delim("redinv.csv", row.names=1)

```

```

# exploramos la matriz
visweb(red, type="nested", text="compartment")
visweb(red, circles=TRUE, boxes=FALSE, labsize=1, circle.max=3,
text="no")

# Graficamos la matriz
# red1 - red2 - red3
plotweb (sortweb(red3, sort.order="dec"), method="normal",
text.rot=90,col.high=c(gray.colors(41)),
col.low=c("coral3"))

# distribución de la diversidad de interacciones
# nivel trófico alto son las hormigas en el caso del archivo de
nectarios.txt
# (k) es el promedio del grado(numero de enlaces de un nodo)
## Había una vez un Pheido cuzquillo.
# 3 modelos pueden ajustarse a nuestra matriz, la ley de potencia(power
law)es la que mas se ajusta a redes mutualistas y en general a datos
ecologicos
degreedistr(red)
# El modelo con el valor de AIC mas bajo es el que mejor se ajusta a los
datos

# la linea recta y obscura representa el modelo de ley de potencia,
# la linea curva y obscura representa el modelo de ley de potencia
truncada,
# la linea clara y curva representa el modelo exponencial.

# Conectancia
networklevel(red, index="connectance")

# Índice H'2
# Índice para matriz ponderada
H2fun(red, H2_integer=FALSE)

# Sobrelapamiento de nicho
networklevel(red, index="niche overlap")

```