

Biogeografía

Biogeografía de una invasión: distribución, sesgos y expansión de *Linepithema humile* en México

Biogeography of an invasion: distribution, biases and expansion of Linepithema humile in Mexico

Diego López-Collar ^a, César Maximiliano Vázquez-Franco ^b,
Diego Gil-Tapetado ^c y Tania Escalante ^{d, *}

^a Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Grupo de Biología Evolutiva y de la Conservación, Ciudad Universitaria, C/ José Antonio Novais, 12, Moncloa-Aravaca, 28040 Madrid, España

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Evolutiva, Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México

^c Universidad de Murcia, Campus Espinardo, Facultad de Biología, Departamento de Ecología e Hidrología, 30100 Murcia, España

^d Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Evolutiva, Grupo de Biogeografía de la Conservación, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: tescalante@ciencias.unam.mx (T. Escalante)

Recibido: 14 mayo 2025; aceptado: 1 junio 2026

Resumen

Linepithema humile (Mayr, 1868), es una de las especies invasoras más dañinas a escala global. En este estudio analizamos su distribución en México mediante un enfoque areográfico y temporal y modelamos su distribución potencial a partir de la literatura científica, colecciones biológicas y plataformas de ciencia ciudadana. Asimismo, evaluamos el grado de expansión urbana y la presencia de supercolonias en la Ciudad de México. La especie se registró en 14 estados y 15 ecorregiones, con una alta concentración en la Ciudad de México y áreas del centro del país y presencias dispersas en otros entornos urbanos. Encontramos un aumento pronunciado de registros desde 2015, impulsado por las plataformas de ciencia ciudadana. Los modelos de distribución potencial predicen una alta idoneidad ambiental en Baja California y en la Faja Volcánica Transmexicana, especialmente en zonas urbanizadas. En la Ciudad de México, *L. humile* ocupó 13 alcaldías y los ensayos de agresividad indicaron la existencia de una única supercolonia. Los resultados destacan el papel de la urbanización en la dinámica de invasiones, la necesidad de abordar los sesgos asociados a la procedencia de los datos y el valor de la ciencia ciudadana para el monitoreo de esta especie.

Palabras clave: Ciencia ciudadana; Distribución geográfica; Especie exótica; Formicidae; Supercolonia

Abstract

Linepithema humile (Mayr, 1868), is one of the most damaging invasive species worldwide. We analyzed its distribution in Mexico using an areographic and temporal approach, and modeled its potential distribution based on records from scientific literature, biological collections, and citizen science platforms. In addition, we assessed its degree of urban occupancy and the presence of supercolonies in Mexico City. The species was recorded in 14 states and 15 ecoregions, with a high concentration in Mexico City and adjacent areas of central Mexico, and scattered occurrences elsewhere, primarily in urban environments. Records showed a pronounced increase since 2015, in part driven by citizen science platforms. Potential distribution models predicted high environmental suitability in Baja California and the Trans-Mexican Volcanic Belt, particularly in urbanized areas. In Mexico City, *L. humile* occupied 13 boroughs, and aggression assays indicate the presence of a single supercolony. Our results emphasize the central role of urbanization in invasion dynamics, the need to address biases associated with data origin and highlight the value of citizen science for monitoring this species.

Keywords: Citizen science; Geographic distribution; Exotic species; Formicidae; Supercolony

Introducción

Linepithema humile (Mayr, 1868), conocida comúnmente como la hormiga argentina, en referencia al país donde se recolectaron los ejemplares utilizados para su descripción (Mayr, 1868; Newell y Barber, 1913), ha adquirido una notable relevancia debido a los impactos ecológicos que genera fuera de su área de distribución nativa (Wetterer et al., 2009), lo que ha motivado su inclusión entre las 100 especies invasoras más perjudiciales a escala global (Global Invasive Species Database, 2009).

El establecimiento de *L. humile* fuera de su área de distribución natural provoca impactos negativos significativos sobre las comunidades nativas de hormigas (Holway et al., 2002; Menke et al., 2018; Zina et al., 2020) y otros artrópodos (Stanley y Ward, 2012), además de alterar múltiples interacciones ecológicas, con efectos en cascada sobre vertebrados y relaciones planta-animal (Álvarez-Blanco et al., 2017; Blancafort y Gómez, 2005; Gómez y Abril, 2008; Gómez y Oliveras, 2003; Suarez y Case, 2002). Asimismo, *L. humile* presenta una marcada capacidad para establecerse en entornos alterados antropogénicamente (Holway y Suarez, 2006; Stringer et al., 2009; Touyama et al., 2003), donde constituye un problema relevante al generar pérdidas económicas asociadas a daños en infraestructuras, molestias en propiedades privadas y, especialmente, impactos en el sector agrícola, en gran medida vinculados a su relación mutualista con plagas agrícolas del suborden *Sternorrhyncha* (Aphididae y Coccoidea) (Gómez y Abril, 2008; Harris, 2002; Newell y Barber, 1913; Suzuki et al., 2025; Zina et al., 2020). En conjunto, estas características dificultan los programas de control y erradicación, que requieren una elevada inversión de recursos y planificación a largo plazo (Angulo et al., 2022, 2024).

Linepithema humile es originaria de la región subtropical de América del Sur, con una distribución nativa asociada a la cuenca del río Paraná (Wetterer et al., 2009). Sin embargo, esta hormiga se ha expandido ampliamente a escala global como consecuencia de la actividad humana, principalmente a través del transporte de mercancías y el comercio internacional (Angulo et al., 2024; Queiroz y Alves, 2018). En la actualidad, *L. humile* se encuentra ampliamente distribuida en regiones templadas y subtropicales en todo el mundo, incluyendo extensas áreas del sur de Europa, el sureste y la costa oeste de los EUA, algunas localidades en Japón, el suroeste y sureste de Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica y amplias regiones de América Central y del Sur, además de diversos archipiélagos e islas, como Azores, Canarias o Hawai entre otras (Guénard et al., 2017; Wetterer et al., 2009).

La vía de introducción de esta hormiga invasora en México no es clara; sin embargo, se ha propuesto que su llegada estuvo asociada al comercio internacional, mediante la importación de productos procedentes de su área nativa o de otras regiones previamente invadidas (Rosas-Mejía y Janda, 2017), un patrón coherente con lo observado a escala global (Queiroz y Alves, 2018; Roura-Pascual et al., 2009; Suarez et al., 2001; Wetterer et al., 2009). Ante la ausencia de evidencias de dispersión natural secundaria, se plantea que su expansión dentro del territorio mexicano ha estado mediada principalmente por la actividad humana (Rosas-Mejía y Janda, 2017), tal como se ha documentado en otras regiones del mundo (Roura-Pascual et al., 2009; Ward et al., 2005). Actualmente, *L. humile* está catalogada como especie no nativa invasora en México y forma parte del listado de 42 especies no nativas registradas para el país (Bolton, 2024; DOF, 2016; Rosas-Mejía et al., 2021). Asimismo, ha sido evaluada mediante

el método de evaluación rápida de invasividad (MERI), en el que se le asigna un riesgo de invasividad y de dispersión muy elevado (Conabio, 2016).

El potencial invasor de *L. humile* ha sido revisado por diversos autores mediante modelos de nicho ecológico y de distribución potencial, evidenciando, para la región Neártica, una marcada afinidad por territorios meridionales, como la costa del Golfo de México, así como por la costa oeste de los EUA (Hartley et al., 2006; Jung et al., 2022; Li et al., 2024; Roura-Pascual et al., 2004). En el caso de México, estos modelos identifican áreas con elevada idoneidad climática en la península de Baja California, las zonas elevadas de la Faja Volcánica Transmexicana y la península de Yucatán (Jung et al., 2022; Roura-Pascual et al., 2011). A escala global, un rasgo recurrente en las regiones invadidas por la especie es la alta idoneidad de las áreas costeras, donde la influencia marítima atenúa la continentalidad, incrementa la humedad ambiental y suaviza los extremos térmicos (López-Collar et al., 2024; Roura-Pascual et al., 2011). No obstante, persisten importantes lagunas en la comprensión de los patrones de idoneidad y distribución potencial de *L. humile* a escalas espaciales más finas, especialmente en relación con factores antrópicos como el grado de urbanización, que se ha demostrado determinante en la distribución de especies asociadas a ambientes perturbados (Polidori et al., 2021), incluida la propia hormiga argentina (López-Collar et al., 2024; Roura-Pascual et al., 2011).

La urbanización constituye uno de los principales motores contemporáneos a escala global de la introducción, establecimiento y expansión de especies exóticas e invasoras, al generar entornos altamente perturbados que favorecen a organismos con rasgos sinantrópicos y elevada plasticidad ecológica (Borden y Flory, 2021; McKinney, 2006). En este contexto, *L. humile* muestra una notable capacidad para colonizar áreas urbanas, donde la disponibilidad constante de recursos, la reducción de competidores nativos y la conectividad asociada a las infraestructuras humanas facilitan su persistencia y expansión (Holway y Suarez, 2006; Park et al., 2014). En México, las áreas urbanas concentran una proporción especialmente elevada de registros de hormigas exóticas (Rosas-Mejía et al., 2021), lo que las convierte en escenarios clave tanto para el seguimiento temprano de las invasiones biológicas como para la evaluación del grado de expansión espacial de las especies invasoras. La Ciudad de México, una de las mayores metrópolis a nivel mundial, constituye un sistema particularmente relevante para analizar la distribución local de *L. humile* y sus patrones de establecimiento y expansión en un entorno altamente urbanizado. Asimismo, el estudio de la invasión de esta especie permite incorporar una

dimensión poblacional y de comportamiento mediante la evaluación de la existencia de supercolonias, entendidas como redes de colonias genéticamente relacionadas y carentes de agresión intraespecífica (Angulo et al., 2024; Sunamura et al., 2009). Estas estructuras sociales, cuya presencia ha sido documentada en distintas regiones del mundo (Sunamura et al., 2009; Vogel et al., 2010), están estrechamente ligadas al éxito invasor de *L. humile* y a la intensificación de sus impactos ecológicos, al favorecer la cooperación a gran escala, la homogeneización biótica y el desplazamiento de las comunidades nativas (Angulo et al., 2024; Blight et al., 2012; Brandt et al., 2009; Suhr et al., 2009).

La ciencia ciudadana, ya sea a través de iniciativas participativas a escala local —como School of Ants (Lucky et al., 2014), Correo Real (Rendón-Salinas et al., 2026) o el urban Butterfly Monitoring Scheme (uBMS; Guzmán et al., 2023)— o mediante plataformas globales (p. ej., eBirds.org, iNaturalist.org, Observation.org), se ha consolidado como una fuente relevante de información para el estudio y la conservación de la biodiversidad, al aportar grandes volúmenes de datos con amplia cobertura espacial y temporal (Chandler et al., 2017), complementarios a los procedentes de la literatura científica y las colecciones biológicas. Estos datos se han utilizado mayoritariamente para estimar áreas de distribución geográfica y patrones biogeográficos (Mason et al., 2025), pero también son especialmente relevantes para documentar la presencia de especies exóticas (Demetriou et al., 2025; Hiller y Haelewaters, 2019), el seguimiento de especies invasoras (Johnson et al., 2020) o la mejora de modelos de idoneidad ambiental y distribución potencial (Dimson et al., 2023). En este contexto, la ciencia ciudadana resulta particularmente relevante para monitorear especies asociadas a entornos antropizados, como es el caso de especies invasoras con comportamiento similar al de plagas (p. ej., *L. humile*), donde puede aumentar la probabilidad de detección y reporte por parte de la ciudadanía (Werenkraut et al., 2025). Sin embargo, la concentración de participación de observadores en áreas urbanas puede generar un sesgo espacial hacia entornos densamente poblados (Geldmann et al., 2016; Mair y Ruete, 2016). Además, persisten problemas relacionados con la calidad y consistencia de los datos, como identificaciones erróneas y sesgos taxonómicos y temporales, especialmente para especies crípticas, factores que explican la reticencia a emplear estos datos en determinados estudios si no se aplican procedimientos de validación adecuados (Burgess et al., 2017).

Ante la necesidad de abordar la invasión de *L. humile* en México desde un enfoque biogeográfico sintético, que combine múltiples fuentes de información, se proponen

los siguientes objetivos: *i*) actualizar la distribución geográfica conocida de *L. humile* en México, *ii*) analizar su expansión espacial y temporal mediante un enfoque biogeográfico que integre análisis areográficos y modelos de distribución potencial. Asimismo, *iii*) evaluar el papel de la ciencia ciudadana en el seguimiento de la especie y la influencia de la urbanización en su proceso de invasión, considerando explícitamente los sesgos taxonómicos, espaciales y temporales asociados a las fuentes de datos. Por último, *iv*) evaluar el grado de expansión y la presencia de supercolonias en la Ciudad de México.

Materiales y métodos

Para el análisis areográfico y la evaluación de la expansión geográfica y temporal de *L. humile* en México, los registros de presencia se obtuvieron de las siguientes fuentes: *i*) el Global Biodiversity Information Facility (GBIF; referencia de descarga: GBIF.org, 2025a; www.gbif.org), que aloja datos con licencia de uso explícita procedentes de la plataforma colaborativa iNaturalist (iNaturalist, 2026); *ii*) bases de datos especializadas en mirmecología, incluyendo Antmaps (Guénard et al., 2017; Janicki et al., 2016; www.antmaps.org;) y AntWeb (AntWeb, 2024; www.antweb.org); *iii*) bibliografía científica; y *iv*) registros adicionales obtenidos por los autores a través de comunicaciones personales y muestreos directos.

Para comprobar la fiabilidad de los datos procedentes de plataformas de ciencia ciudadana, se utilizaron los registros de iNaturalist atribuidos a la categoría de “research grade” (es decir, datos validados por la plataforma para su uso en investigación) disponibles a través de GBIF.

Los datos de presencia fueron sometidos a un proceso de revisión y filtrado para asegurar su fiabilidad (fig. 1). Por un lado, se constató la precisión y congruencia territorial, y se descartaron aquellos puntos correspondientes a centroides de espacios geopolíticos de grandes dimensiones geográficas (p. ej., estados), localizaciones incongruentes o situadas fuera de la línea de costa correspondiente a los límites geopolíticos de México, que no pudieran ser reasignados a localizaciones precisas por la ausencia de la descripción de las localidades. Asimismo, se descartaron registros con georreferencias duplicadas, respetando la coincidencia de coordenadas si existía diferencia temporal o suponían especímenes diferentes pertenecientes a la misma colección científica.

Particularmente en el caso de los datos de iNaturalist, las observaciones debían ser no cautivas (para excluir potencialmente las colonias de hormigas domésticas cuyo origen no representa una presencia natural o establecida en la zona), con ubicaciones no ocultas y una

incertidumbre geográfica de menos de 5 km. Los registros de iNaturalist contenidos en GBIF (GBIF.org, 2025a) pasaron de 349 a 315 registros antes de ser sometidos al proceso de validación mostrado a continuación. Con el objetivo de realizar una selección rigurosa de los registros fotográficos que reflejara el potencial de la plataforma para detectar indicios de la presencia de *L. humile*, se elaboró un sistema de puntuación para categorizar la calidad científica de los datos (fig. 1).

Validación morfológica

El primer paso consistió en la valoración morfológica de los individuos fotografiados, de manera que se otorgó una puntuación en función del número de caracteres diagnóstico con base en la descripción de *L. humile* propuesta por Wild (2007) que fueran visibles (0-No; 1-Muy pocos; 2-Algunos; 3-Mayoría) e incluyen una combinación de escapos antenales largos, llegando a superar fácilmente el margen posterior de la cabeza en vista frontal; cabeza en vista frontal más larga que ancha, alcanzando su punto más ancho justo detrás de los ojos compuestos y estrechada en la parte anterior, con los márgenes laterales convergiendo en dirección a las mandíbulas, lo que la hace tener un aspecto triangular y alargado; en vista lateral se aprecia el pronoto y mesonoto formando una línea convexa continua con una sutura mesopropodeal algo marcada y el propodeo inclinado hacia adelante; el pronoto y los 2 primeros terguitos del gáster sin setas erectas son caracteres clave, pero difícilmente apreciables en fotografías con resolución limitada; el cuerpo y los apéndices normalmente de tonos marrón rojizo y amarillento; en ciertos casos la cabeza y gáster de un color grisáceo más oscuro que el mesosoma; gáster normalmente de color gris oscuro de forma alargada y terminado en pico; cuerpo de tamaño pequeño (2.3-3 mm) y estilizado.

Validación experta

A partir de esta puntuación inicial, se añadió un punto adicional en 2 situaciones: *i*) con el objetivo de incorporar el criterio experto, cuando existía consenso entre 2 o más usuarios de iNaturalist con experiencia demostrada en mirmecología, reflejada en sus perfiles mediante la afiliación a instituciones de investigación de reconocido prestigio (centros de investigación o universidades) y una trayectoria constatada en la identificación de observaciones naturalistas, que mostrara más de 10,000 identificaciones; y *ii*) cuando se disponía de otras observaciones con una puntuación de caracteres morfológicos igual a 3 dentro de un radio ≤ 100 m. En este último caso, se asumió la disponibilidad de un mayor número de caracteres diagnósticos visibles al tratarse

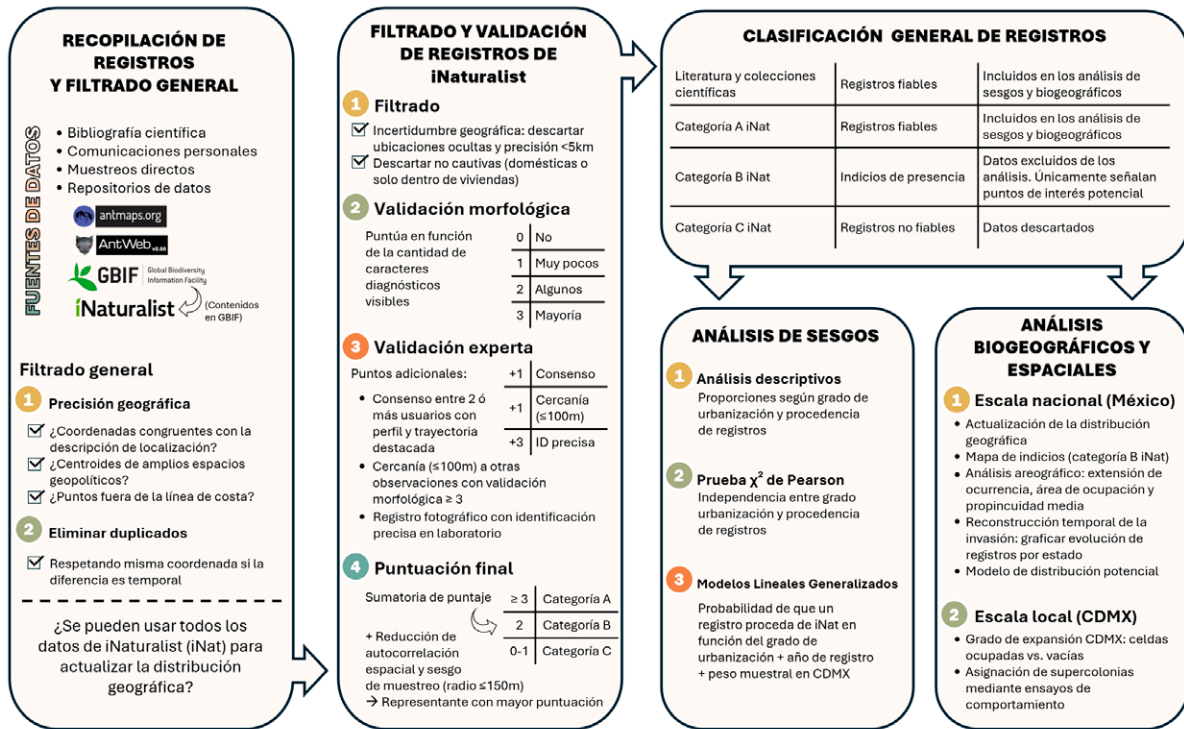


Figura 1. Flujo de trabajo que resume la recopilación y el filtrado de datos, el esquema de validación de registros de iNaturalist y la clasificación de los registros. También se indican los análisis realizados en paralelo: sesgos temporales y espaciales, y análisis biogeográficos a escala regional y local.

de fotografías pertenecientes a un mismo conjunto de observaciones o a individuos de la misma colonia.

Asimismo, se añadieron 3 puntos a aquellas observaciones asociadas a muestras con ejemplares colectados que pudieron ser identificados paralelamente mediante una lupa binocular. Con base en la puntuación total obtenida, cada registro fue asignado a una categoría de calidad: puntuación ≥ 3 (categoría A), puntuación = 2 (categoría B) y puntuación = 0-1 (categoría C). Finalmente, con el fin de reducir la autocorrelación espacial y el sesgo asociado al esfuerzo de muestreo, las observaciones localizadas dentro de un radio ≤ 150 m fueron agrupadas y representadas por el registro de mayor categoría.

Procedencia y clasificación de los registros de presencia

A continuación, se detalla el número de registros en función de su procedencia (tabla 1), categoría de fiabilidad y aplicación en el presente estudio. Literatura y colecciones científicas: este conjunto incluye 35 registros, correspondientes a 32 georreferencias únicas de especímenes depositados en colecciones científicas y

observaciones realizadas por especialistas publicadas en la literatura científica. A efectos de este estudio, estos registros presentan el máximo nivel de fiabilidad, dado que su procedencia garantiza una correcta identificación taxonómica. Por ello, fueron utilizados para los análisis biogeográficos, la evaluación de sesgos y los modelos de distribución potencial. Categoría A (iNaturalist): estos 65 registros, correspondientes a 125 observaciones tras la eliminación de la autocorrelación espacial, se basan en fotografías de calidad suficiente, en las que la postura de los individuos permite reconocer de forma inequívoca la combinación de caracteres diagnósticos suficiente para su correcta identificación, generalmente incluyendo vistas lateral y dorsal, y en algunos casos frontal. Estos datos, junto con los de literatura y colecciones científicas se utilizaron para los análisis biogeográficos, la evaluación de sesgos y los modelos de distribución potencial. Categorías B y C (iNaturalist): debido a la imposibilidad de observar con claridad los caracteres diagnósticos y a la ausencia de consenso experto, 190 registros asociados a fotografías no fueron considerados para su uso directo en investigación. En consecuencia, estos registros fueron excluidos de los

Tabla 1

Número de registros antes y después del proceso de filtrado y validación atendiendo al ámbito geográfico y de análisis. CDMX: Ciudad de México; MDP: modelo de distribución potencial; GBIF: Global Biodiversity Information Facility; Coord.: coordenadas; FAE: filtro de autocorrelación espacial; des.: descartados.

Ámbito geográfico/ análisis	Procedencia	Número de registros inicial	Filtrado y procesamiento			Número de registros final
General México (Nacional)			Filtrado general			
	Literatura	5	5		35	100 (35 + 65)
	Colecciones científicas	30	27		(32 coord. únicas)	(97 coord. únicas)
	iNaturalist	349 (224 des.)	Filtrado general 315	Validación Categoría A: 125 Categoría B: 75 Categoría C: 115	FAE ≤ 150m 65 55 -	
CDMX (Local)			Filtrado general			
	Literatura y colecciones científicas	10	8		10 (8 coord. únicas)	55 (10 + 45) (53 coord. únicas)
	iNaturalist	192 (112 des.)	Filtrado general 174	Validación Categoría A: 80 Categoría B: 41 Categoría C: 53	FAE ≤ 150m 45 29 -	Cuadros 1 × 1km: 47 (presencias) 23 (indicios)
MDP			Filtrado general			
	Nacional	100	97		80	
	Global (GBIF)	5,993	1,874 (1,777+97)		1,344	

análisis biogeográficos. No obstante, los registros de la categoría B (55 observaciones no autocorrelacionadas espacialmente) se emplearon para señalar puntos de interés (p. ej., con vistas a futuras campañas de muestreo) y deben interpretarse únicamente como indicios de la posible presencia de *L. humile*.

Análisis areográfico y reconstrucción temporal de la invasión

Con base en los datos, se elaboró un mapa de distribución de *L. humile* en México con registros validados pertenecientes a la literatura, colecciones científicas y la categoría A (iNaturalist), así como un mapa de indicios complementario representando los registros de la categoría B (material suplementario 1: fig. S1) mediante QGIS Desktop 3.44.5 (QGIS.org, 2025).

Para el análisis areográfico, los registros procedentes de la literatura, colecciones científicas y categoría A se

superpusieron geográficamente a los estados geopolíticos de México, las ecorregiones (Olson et al., 2001) y un mapa de vegetación y cambio de uso de suelo (INEGI, 2023). Además, los registros obtenidos fueron utilizados para reconstruir el área de distribución geográfica conocida mediante 3 procedimientos: extensión de presencia, área de ocupación (IUCN, 2019) y propinquidad media (Rapoport, 1975). Los 2 primeros métodos fueron obtenidos en QGIS con las herramientas de mínima geometría delimitadora y calculadora de malla. El método de propinquidad media fue obtenido con las medidas de la media y desviación estándar, empleando la librería “fossil” (Vavrek, 2011) en RStudio 2025.09.2+418 (Posit team, 2025) y la herramienta de agregar atributos de geometría, estadísticas para campos y buffer en QGIS.

Para reconstruir temporalmente la invasión de *L. humile* en los estados geopolíticos de México, se graficó el número de registros por año y en función de su procedencia

(literatura y colecciones científicas o categoría A). Asimismo, se graficaron los registros acumulados por año para observar la progresión en la detección de *L. humile*. Para reconstruir la invasión de manera visual en el espacio geográfico se empleó la herramienta “Temporal” en QGIS para construir los 61 cuadros (1 por año de 1965 a 2025). Posteriormente, fueron usados para elaborar un GIF y un archivo de video (extensión mp4) en Ezgif.com (ezgif.com).

Análisis del sesgo de urbanización y procedencia de los datos

Para evaluar posibles sesgos asociados al grado de urbanización y a la procedencia de los registros, se clasificaron todas las observaciones en 3 categorías de tamaño poblacional humano como “proxy” del nivel de urbanización de acuerdo con la base de datos Gridded Population of the World (GPW), correspondiente al año 2015 (CIESIN-CIAT, 2024): rural (< 250 habitantes/km²), periurbano (> 250 habitantes /km²) y urbano ($\geq 1,000$ habitantes /km²). En primer lugar, se exploraron diferencias en el número de registros entre categorías de urbanización y respecto a la procedencia de los datos (literatura/colecciones científicas o iNaturalist), tanto a nivel general sobre el conjunto de datos como por cada estado, mediante análisis descriptivos. Además, la asociación entre la categoría de población humana y la procedencia de los registros se evaluó mediante una prueba de independencia χ^2 de Pearson. Posteriormente, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial y enlace logit para modelar la probabilidad de que un registro procediera de iNaturalist, en lugar de literatura o colecciones científicas en función de la categoría de población. Para controlar el efecto del incremento temporal del uso de plataformas de ciencia ciudadana, se incorporó el año de registro como covariable continua, previamente centrada. Dado el fuerte peso muestral de Ciudad de México, se realizaron análisis de sensibilidad excluyéndola, con el fin de evaluar la robustez de los resultados frente a la concentración espacial de registros.

Modelado de la distribución potencial

Este modelo (MDP) se utilizó para revelar áreas susceptibles de albergar la presencia de *L. humile*, basándose en la idoneidad del hábitat en función de variables climáticas y de urbanización. El modelo se construyó a partir de registros globales de presencia de *L. humile* obtenidos de GBIF (GBIF.org, 2025b) y correspondientes únicamente a datos de colecciones científicas, evitando el posible sesgo taxonómico de los datos de ciencia ciudadana a escala mundial. Tras eliminar

los duplicados y referencias dudosas el número de registros se redujo de 5,993 a 1,874 (tabla 1). Los registros de México se actualizaron con los 100 registros procedentes de la literatura, colecciones científicas y categoría A empleados en el presente trabajo. Para reducir la autocorrelación espacial y el sesgo de muestreo, se realizó un filtrado espacial de 1 km² siguiendo a López-Collar et al. (2024). El conjunto definitivo quedó constituido por 1,344 registros de presencia a escala global, contando con 80 georreferencias para México (tabla 1).

La distribución potencial basada en la idoneidad del hábitat se estimó mediante el paquete sabinaNSDM (Mateo et al., 2024). Para representar la distribución completa de la especie a escala global (modelo global) y en México (modelo nacional, equivalente al modelo regional en el marco metodológico de Mateo et al. [2024]), se llevó a cabo un modelo jerárquico anidado a una resolución de 30 segundos de arco (~ 1 km²), obteniéndose modelos adicionales que incorporaron el modelo global como covariable (modelo con covariable). Los algoritmos empleados fueron: modelo aditivo generalizado (GAM), modelo lineal generalizado (GLM), gradient boosting model (GBM), random forest (RF) y el GLM ajustado mediante máxima entropía (MaxNet). Un modelo consenso final se construyó basado en el promedio de 75 modelos individuales con covariable (es decir, 15 iteraciones $\times$ 5 algoritmos).

Para el “background” se construyeron 10,000 puntos mediante la función NSDM.FormattingData del paquete sabinaNSDM (Mateo et al., 2024) y la evaluación interna se llevó a cabo mediante el área bajo la curva ROC (AUC), el true skill statistic (TSS) y el coeficiente kappa de Cohen (Kappa) para cada modelo individual y para el modelo final. La importancia relativa de cada variable y algoritmo se calculó para el modelo nacional ensamblado y para el modelo global como covariable utilizando los paquetes sabinaNSDM y biomod2 (Mateo et al., 2024). El modelo ensamblado final con covariable se convirtió en un modelo binario de presencia/ausencia utilizando el umbral de corte (0.261) que maximizó el TSS (fig. S2).

Las 19 variables bioclimáticas se obtuvieron del conjunto de datos WorldClim 2.1 (Fick y Hijmans, 2017; <http://www.worldclim.org>), con un tamaño de celda de 30 arcosegundos (~ 1 km²). Además, se utilizó la densidad de población humana como “proxy” del grado de urbanización proporcionada por GPW correspondiente al año 2015 (CIESIN-CIAT, 2024) para explorar la relación de *L. humile* con el entorno urbano.

Para establecer un conjunto de variables climáticas no correlacionadas, se caracterizaron las variables con los puntos de “background”, se realizó un análisis de correlación y, posteriormente, se eliminó una variable de

cada par que presentaba un coeficiente de correlación de Pearson > 0.7 . Después, se aplicó un análisis iterativo del factor de inflación de la varianza (VIF) (Lin et al., 2011) para eliminar aquellas variables con $VIF > 5$ que pudieran aportar información redundante al modelo (material suplementario 1: fig. S3). Finalmente, se utilizó la función `NSDM.SelectCovariates` del paquete `sabinaNSDM` (Mateo et al., 2024) para reducir el número de variables a las más relevantes para el modelo. Los MDP fueron realizados en R 4.5.0 y RStudio 2025.09.2+418. La visualización de los mapas de idoneidad se llevó a cabo mediante QGIS.

Para reflejar el grado de expansión en la Ciudad de México se tuvieron en cuenta aquellos registros pertenecientes a la literatura, colecciones científicas e iNaturalist ubicados dentro de los límites geopolíticos de las alcaldías (INEGI, 2020a). Con el propósito de sistematizar el seguimiento a largo plazo de la hormiga argentina en la Ciudad de México y evitar el sesgo de muestreo, se creó una malla de 1 km^2 y se asignaron los puntos a los cuadros correspondientes, distinguiendo aquellos pertenecientes a literatura, colecciones y categoría A de aquellos indicios pertenecientes a la categoría B. Como referencia espacial se añadió la capa de área geoestadística básica urbana y las áreas naturales protegidas de la ciudad (Conabio, 2020; INEGI, 2019).

Ensayos de comportamiento para la asignación de supercolonias

Sobre el mapa de la Ciudad de México, se delimitaron zonas para la búsqueda y recolección de *L. humile*, priorizando localizaciones previamente conocidas o áreas adyacentes, con distancias entre puntos superiores a 1 km para garantizar la independencia e identidad de cada nido. En cada sitio, se recolectaron aproximadamente entre 30 y 70 obreras, las cuales fueron mantenidas vivas en recipientes plásticos circulares (8 cm de alto y 5 cm de diámetro) con tapas perforadas para permitir la ventilación. Siempre que fue posible, se incluyó parte del sustrato del nido o, en su defecto, torundas de algodón humedecido para asegurar la supervivencia temporal de los especímenes. Parte de las muestras fueron preservadas en etanol 96° y depositadas en la Colección de Entomología de la Universidad Complutense de Madrid (UCME). Los sitios de colecta se representaron sobre el mapa de la Ciudad de México (fig. 8). Se tomaron las consideraciones pertinentes en relación con el manejo responsable de fauna silvestre, en primer lugar, contando con los permisos de colecta necesarios emitidos por la Subsecretaría de Política Ambiental y Recursos Naturales de la Dirección General de Vida Silvestre con el oficio N° SGPA/DGVS/10697/23 y, en segundo lugar, recibiendo la aprobación por parte de la Comisión de Ética Académica

y Responsabilidad Científica (CEARC/Bioética/1190226) de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los enfrentamientos individuales se llevaron a cabo en laboratorio siguiendo un protocolo estandarizado que permite la detección de diferentes supercolonias (i.e.: diferentes linajes genéticos) con un grado muy alto de fiabilidad (Blight et al., 2017; Giraud et al., 2002; Sunamura et al., 2009; Vogel et al., 2010). En placas Petri de 5.2 cm de diámetro, se colocaron 2 obreras de diferentes localidades y se observaron durante 10 minutos, registrando si ocurría una interacción de agresión, amistosa o ausencia de contacto. Una agresión implica el reconocimiento de los pares de individuos como pertenecientes a supercolonias distintas y una interacción amistosa como el reconocimiento de la misma supercolonia (Blight et al., 2017; Giraud et al., 2002; Suhr et al., 2009). Para cada par de localizaciones se establecieron 5 repeticiones de enfrentamientos individuales con obreras diferentes. Los detalles metodológicos adicionales y el material suplementario están disponibles en el repositorio en línea en: <https://zenodo.org/records/21844722>.

Resultados

Proceso de filtrado y validación de registros

Del total de 349 registros asociados a fotografías procedentes de iNaturalist albergados en GBIF a fecha de 06 de diciembre de 2025, 224 (64%) no superaron el filtro impuesto. La mayoría de los registros descartados se debieron a la imposibilidad de evaluar adecuadamente los caracteres diagnósticos necesarios para la correcta identificación de *L. humile*. Esto ocurrió principalmente por la baja resolución de las fotografías, la excesiva distancia entre la cámara y el ejemplar, o la posición desfavorable del organismo en la imagen —ya fuera por el ángulo de captura o por la ocultación parcial de estructuras corporales relevantes. En otros casos, la determinación taxonómica inicial resultó errónea debido a confusiones con taxones morfológicamente similares, como ejemplares pertenecientes a los géneros *Azteca* Forel, 1878 y *Dorymyrmex* Mayr, 1866.

Por su parte, los datos provenientes de la literatura y colecciones científicas se actualizaron tras su revisión, resultando en un total de 35 registros, de los cuales 32 están asociadas a georreferencias únicas. Por ejemplo: la cita de *L. humile* en Baja California reportada por Johnson y Ward (2002), presenta una imprecisión geográfica que se ha reproducido en trabajos posteriores (Dáttilo et al., 2019) y en bases de datos como GABI (Guénard et al., 2017). Dado que en dicho estado la especie se restringía a la Provincia Florística de California, es posible que el

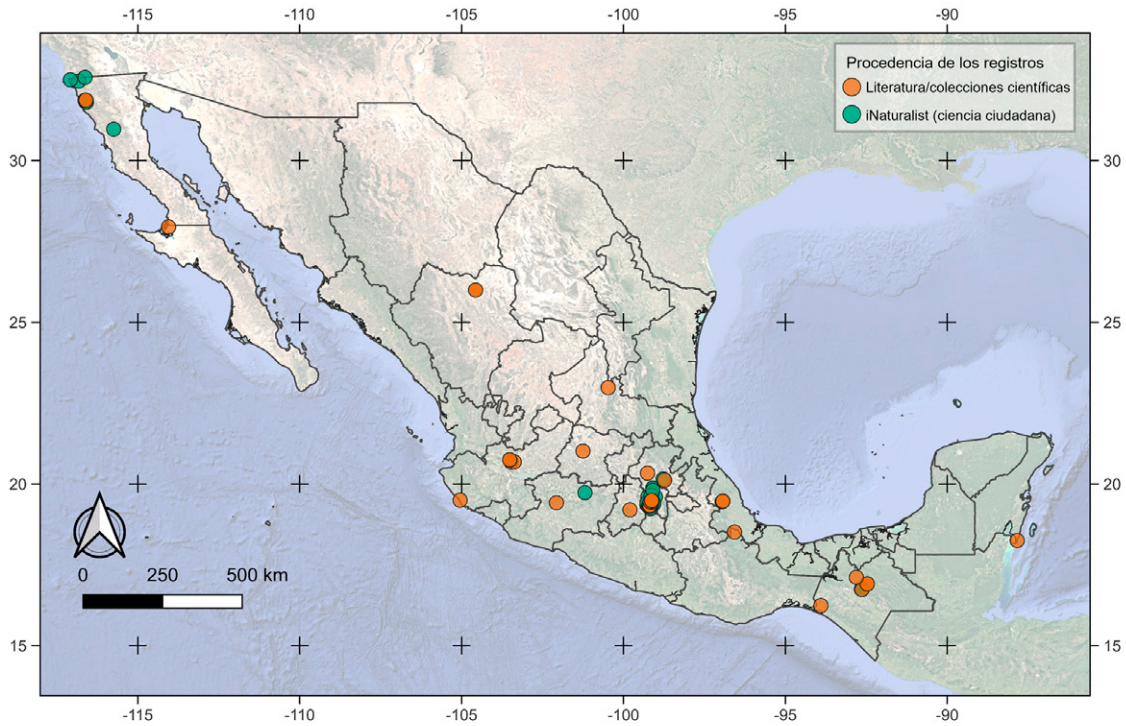


Figura 2. Mapa de los registros históricos de *Linepithema humile* en México. Los puntos naranjas indican registros procedentes de la literatura y colecciones científicas mientras que los puntos verdes indican observaciones procedentes de la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist.

registro correspondiera al entorno urbano o al municipio de Ensenada, coherente con la descripción original de la localidad, aunque no con las coordenadas que fueron asignadas posteriormente. En el caso del estado de Chihuahua, existe un registro cuya validez es incierta, ya que, aunque su presencia se refleja en Antmaps (Guénard et al., 2017) como un registro de museo, no se especifica la localidad exacta ni la institución donde se encuentra depositado, por lo que se descartó para los propósitos de este trabajo. El conjunto final de registros filtrados y validados se encuentran recopilados en el material suplementario 2 de este trabajo.

Distribución de *Linepithema humile* en México

Tras el proceso de filtrado y validación, el número total de registros para *L. humile* en México fue de 100, de los cuales 30 corresponden a ejemplares preservados en colecciones científicas, 5 a registros documentados en la literatura y 65 a observaciones de categoría A provenientes de la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist. La extensión geográfica que abarcan los registros fue entre 32.57° y 16.23° de latitud norte y

-117.08° y -87.84° de longitud este (fig. 2). La figura S1 del material suplementario 1 muestra el mapa de registros pertenecientes a la categoría B entendidos como indicios de la presencia de la especie.

Análisis areográfico y reconstrucción temporal de la invasión

De acuerdo con los datos obtenidos y los diferentes métodos de inferencia de áreas de distribución, se obtuvo que *L. humile* se distribuye en 14 de los 32 estados de México (fig. 3a). La mayor concentración de registros se localiza en la Ciudad de México (anteriormente Distrito Federal, con 55 registros), seguida de Baja California (9) y el Estado de México (9). Los restantes estados presentan 8 o menos registros. En cuanto a las ecorregiones, *L. humile* se distribuye en 15 de ellas (fig. 3b), siendo el matorral del centro de México el que concentra el mayor número de registros (54), seguido de los bosques de pino-encino de la Faja Volcánica Transmexicana (14) y de salvia y chaparral costero de California (9). Finalmente, para los tipos de vegetación y uso de suelo, se encontraron registros en 15 categorías, 4 de ellas correspondientes

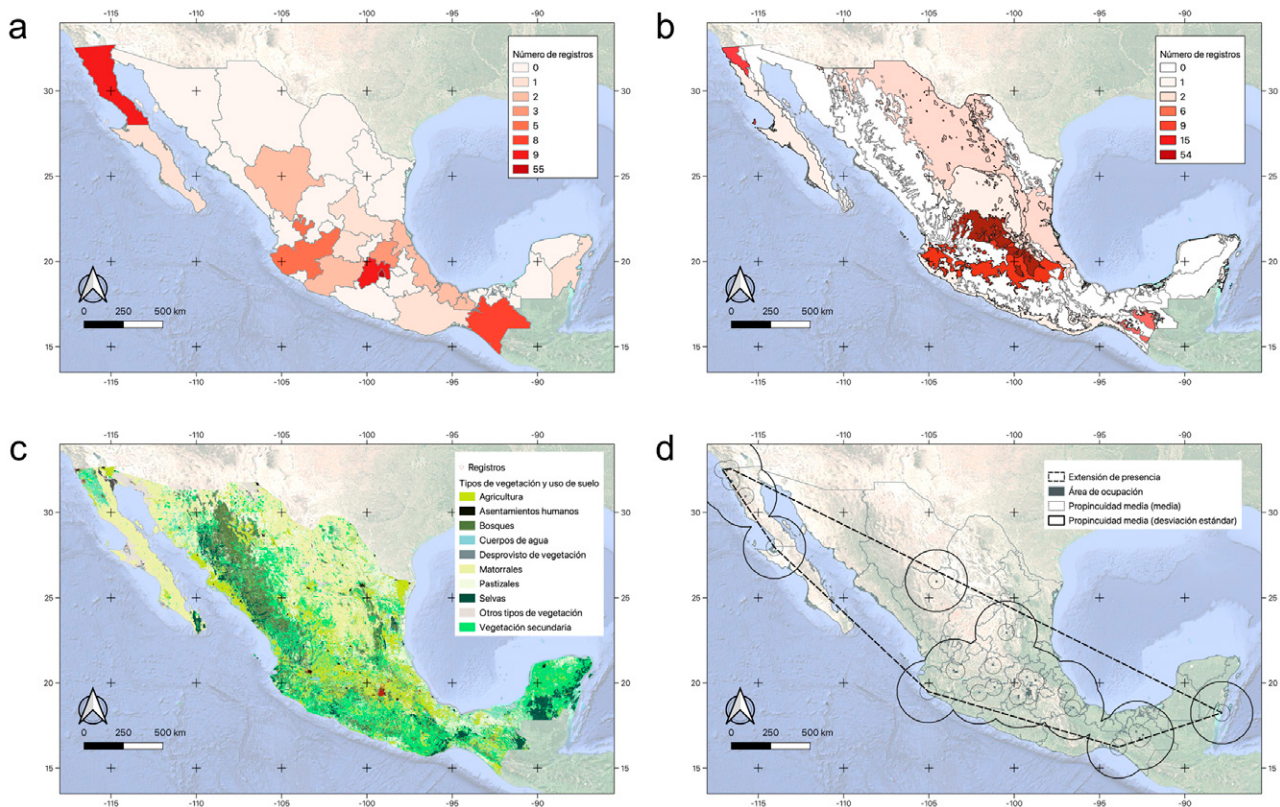


Figura 3. Análisis areográfico de los registros de *Linepithema humile* en México: a) estados geopolíticos; b) ecorregiones (Olson et al., 2001); c) tipos de vegetación y uso de suelo de México (INEGI, 2023); d) distribución geográfica de *L. humile* en México inferida con 3 métodos: extensión de presencia (línea discontinua), área de ocupación (cuadros grises) y propinquidad media con el valor de la media (línea punteada) y la desviación estándar (línea negra continua).

a agricultura de temporal o riego, y una de vegetación secundaria, destacando, además, la presencia en áreas de asentamientos humanos (fig. 3c). La mayor cantidad de registros se obtuvo precisamente en zonas urbanas (74 registros), seguidas por áreas de agricultura de temporal anual (5 registros) y 4 categorías con 3 registros cada una: agricultura de riego anual y semipermanente, agricultura de temporal permanente, bosque cultivado y matorral desértico micrófilo.

El área de distribución geográfica obtenida mediante las 3 metodologías empleadas es congruente entre sí (fig. 3d). No obstante, los métodos de área de ocupación y propinquidad media utilizando el valor de la media podrían estar subestimando el área de distribución real de la especie. Por su parte, la extensión de presencia y propinquidad media con desviación estándar predicen que *L. humile* podría estar presente en prácticamente todos los estados del país, con excepción de Yucatán.

El registro confirmado más antiguo de la presencia de *L. humile* en México data de 1965, mientras que el más

reciente, considerado en este estudio como presencia válida (categoría A), corresponde a abril de 2025 (figs. 3, 4) y como indicio a noviembre de 2025 (categoría B). La distribución temporal de los registros no es continua, se destaca la década de 1975 a 1985 como el intervalo más prolongado sin registros. Hasta 2015, la acumulación de registros fue gradual, sin superar las 3 citas anuales (fig. 4). A partir de 2016 se observa un incremento progresivo en el número de registros a nivel nacional (fig. 5). Este aumento es especialmente notable en la Ciudad de México, aunque en otros estados, como Baja California y el Estado de México, también experimentan este fenómeno (fig. 4). Los años con mayor cantidad de registros fueron 2022 (16 registros), 2023 (38) y 2024 (24), mostrando una tendencia creciente en el tiempo. Los datos procedentes de literatura y colecciones científicas aportan las primeras citas (4 y 10 respectivamente) para todos los estados donde se ha detectado la presencia de *L. humile* (material suplementario 1: tabla S1). Por su parte, los datos procedentes de iNaturalist, si bien no aportan nuevos

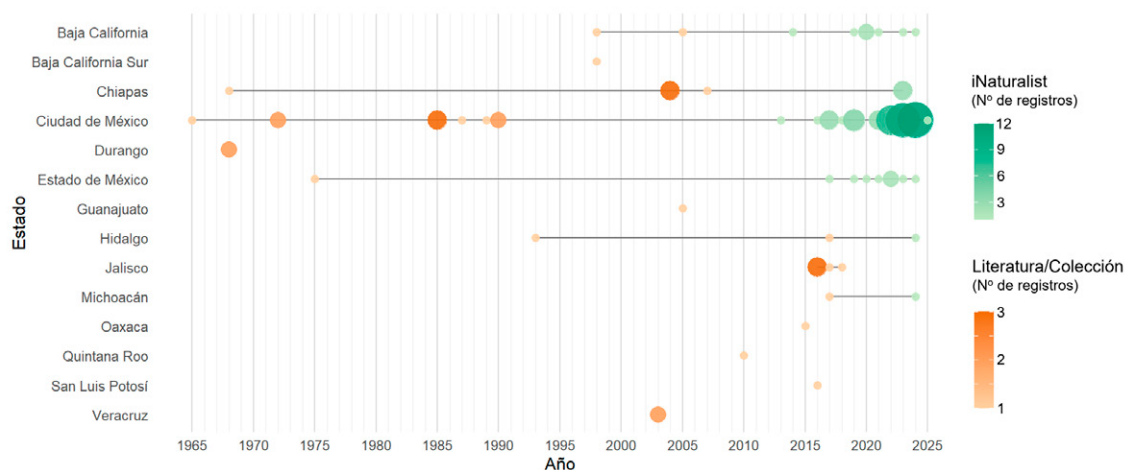


Figura 4. Evolución temporal del número de registros de *Linepithema humile* para cada estado de México. En color naranja se representan los registros provenientes de literatura y/o colecciones científicas y en color verde los provenientes de plataformas de ciencia ciudadana (iNaturalist). El tamaño de los círculos y la intensidad de color son proporcionales al número de citas por año.

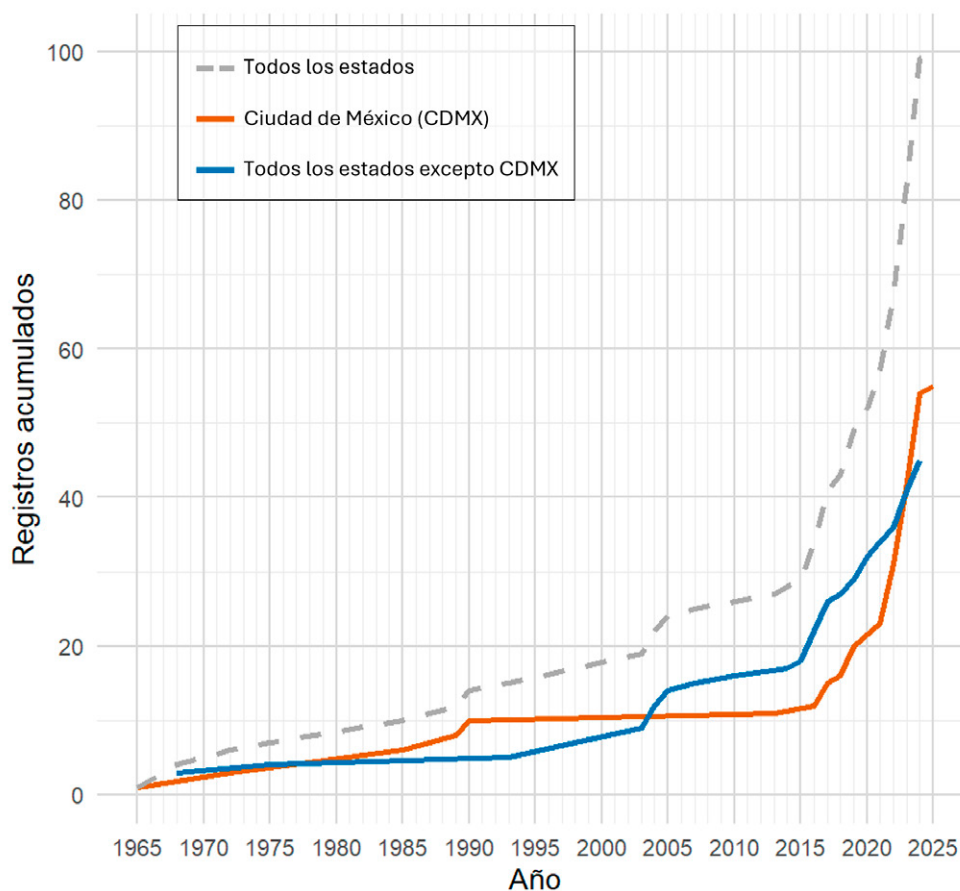


Figura 5. Evolución temporal de los registros acumulados de *Linepithema humile* para la Ciudad de México (línea naranja), el resto de los estados (línea azul) y el conjunto de estados (línea gris discontinua).

registros a nivel de estado, confirman su presencia en la última década en 6 de ellos (fig. 4). El análisis espacial de la invasión, representado en el video, evidencia los periodos en los que no se registran observaciones y la acumulación progresiva de registros en la Ciudad de México, así como hallazgos esporádicos en otros estados (video: <https://youtu.be/0yXOEUIDXD8>).

Análisis del sesgo de urbanización y procedencia de los datos

El número de registros mostró diferencias claras entre las categorías de población, con una mayor concentración de observaciones en entornos urbanos en comparación con zonas periurbanas y áreas rurales (fig. 6a). La proporción de observaciones provenientes de iNaturalist fue mayor en entornos urbanos mientras que los registros de literatura y colecciones científicas predominan en entornos rurales (fig. 6b). Los datos revelaron que la Ciudad de México concentra un número de registros urbanos muy grande dominados mayoritariamente por observaciones procedentes de iNaturalist. Esta situación, aunque con un número de registros mucho menor, también se da en los estados de México y Baja California, en contraste con otros estados del país, donde la contribución relativa de literatura y colecciones es mayor (fig. 6c).

La prueba χ^2 de Pearson reveló una asociación significativa entre la categoría de población y la procedencia de los datos ($\chi^2 = 13.06$, $gl = 2$, $p = 0.0015$), indicando que la distribución de las fuentes no es independiente del grado de urbanización. Los modelos binomiales confirmaron este patrón (tabla 2). En el modelo sin covariables temporales (modelo A), los registros procedentes de entornos urbanos mostraron una probabilidad significativamente mayor de corresponder a iNaturalist en comparación con los entornos rurales. Al incorporar el año de registro como covariable (modelo B), el efecto de la categoría urbana se mantuvo significativo, mientras que el efecto del año fue positivo y estadísticamente significativo, reflejando un incremento progresivo en la contribución relativa de iNaturalist a lo largo del tiempo. Este modelo presentó una mejora sustancial del ajuste (reducción marcada de la desviación residual y del AIC), lo que sugiere que el sesgo urbano está parcialmente mediado por un fuerte componente temporal asociado al incremento en la última década del uso de plataformas de ciencia ciudadana. El análisis de sensibilidad tras excluir los registros de Ciudad de México (modelo C) mostró que el efecto temporal mantenía su significación, mientras que el efecto de la urbanización se atenúa y dejaba de ser estadísticamente significativo, lo que señala el gran peso que tienen los datos de la capital.

Áreas de distribución potencial y papel de la urbanización

De acuerdo con el modelo consenso, la distribución potencial de *L. humile* en México se explica por las siguientes 5 variables: Bio7 - rango anual de temperatura, Bio5 - temperatura máxima del mes más cálido, Bio19 - precipitación del trimestre más frío, Bio15 - estacionalidad de las precipitaciones y densidad de población (proxy de urbanización). La contribución de las variables a los modelos se muestra en el material suplementario 1: tablas S2, S3). La evaluación del modelo consenso obtuvo buenos resultados con una calibración de $AUC > 0.993$, $TSS > 0.913$ y $Kappa > 99.97$ (material suplementario 1: tabla S4).

Los modelos denotan un alto grado de idoneidad en zonas altamente urbanizadas en torno al centro del país (fig. 7, idoneidad > 0.7) como por ejemplo en la Ciudad de México, Toluca, Puebla, Xalapa, Pachuca, Querétaro, Guanajuato, León o Aguascalientes, acompañadas de zonas de menor idoneidad en áreas naturales circundantes (idoneidad en torno a 0.5). En términos biogeográficos corresponden a localizaciones hacia el sur de la Sierra Madre Occidental y del desierto Chihuahuense junto con la Faja Volcánica Transmexicana, parte de la Sierra Madre del Sur y territorios en las Tierras Altas de Chiapas. El estado de Baja California, a lo largo de toda su costa oeste, también presenta valores de idoneidad altos. El resto del país presenta valores de idoneidad bajos, incluso en zonas costeras, con excepción de los núcleos urbanos repartidos por todo el territorio nacional. En el norte del país destaca la alta idoneidad en ciudades como Monterrey, Torreón, Chihuahua o Ciudad Juárez, aunque también hay zonas naturales de menor idoneidad que se extienden por la Sierra Madre Occidental y el norte de Chihuahua. En los modelos, los territorios que rodean el golfo de México, coincidiendo con Tamaulipas, las áreas costeras de Veracruz, Tabasco y la península de Yucatán obtienen valores de idoneidad muy bajos o nulos. Los resultados apoyan la idea de que la urbanización desempeña un papel importante en el patrón de distribución observado de *L. humile*.

Grado de expansión en la Ciudad de México

El número total de registros de *L. humile* en la Ciudad de México (hasta noviembre de 2025) asciende a 84, correspondientes a 121 observaciones antes de aplicar el filtro de autocorrelación espacial. De estos, 10 registros proceden de fuentes bibliográficas y de colecciones científicas, mientras que 74 corresponden a observaciones de iNaturalist, de las cuales 45 se consideran presencias válidas y 29 indicios. En consecuencia, se dispone de un total de 55 puntos de presencia válidos de *L. humile* en la Ciudad de México.

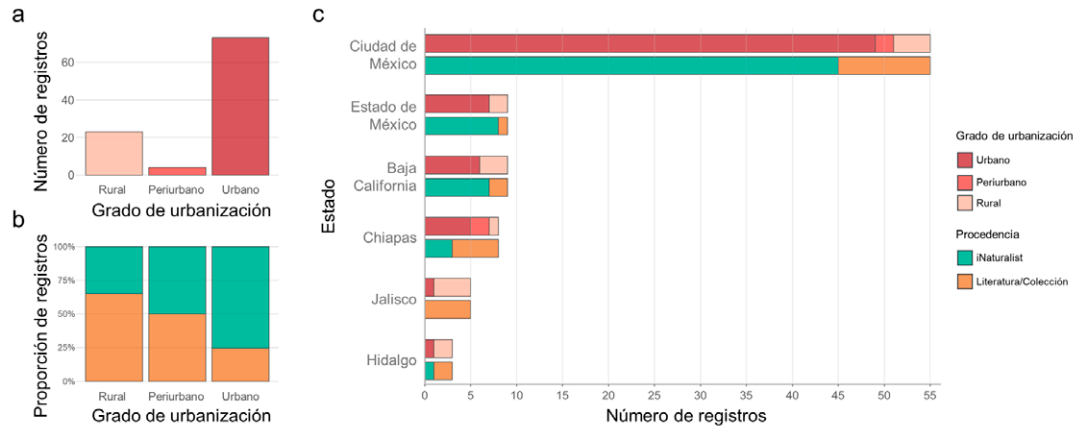


Figura 6. a) Proporción de registros de *Linepithema humile* en México atendiendo a la procedencia (literatura y/o colecciones científicas y la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist) según el grado de urbanización (rural: < 250 habitantes/km²; periurbano: > 250 habs./km²; urbano: ≥ 1,000 habs./km²); b) número de registros por estado (se muestran los 6 estados con más registros) atendiendo al grado de urbanización (barra superior) y la procedencia de los datos (barra inferior).

Tabla 2

Modelos lineales generalizados binomiales que evalúan el efecto del nivel de urbanización y el tiempo (años) sobre la probabilidad de que los registros de *Linepithema humile* provengan de datos de ciencia ciudadana (iNaturalist) en lugar de la literatura o colecciones biológicas. Los coeficientes (β) se muestran en la escala logit $\pm$ error estándar. Se utilizaron entornos rurales (< 250 habitantes/km²) como categoría de referencia (periurbanos > 250 habs./km²; urbanos ≥ 1,000 habs./km²). El modelo de sensibilidad excluye los registros de Ciudad de México del modelo B. Niveles de significación: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)

Predictor	Modelo A: sin covariables	Modelo B: covariable temporal (año)	Modelo C: sensibilidad
Intercepto	-0.63 $\pm$ 0.44	-4.77 $\pm$ 1.74**	-6.18 $\pm$ 2.63
Periurbano	0.63 $\pm$ 1.09	4.89 $\pm$ 14.38	-3.66 $\pm$ 4,612.21
Urbano	1.75 $\pm$ 0.52***	3.47 $\pm$ 1.32**	2.53 $\pm$ 1.57
Año	—	0.77 $\pm$ 0.24**	0.99 $\pm$ 0.40*
N° observaciones	100	100	45
Residuo de desviación	116.81	21.63	13.63
AIC	122.81	29.63	21.63

A efectos de los análisis biogeográficos realizados en este estudio, se excluyeron 112 de los 192 registros procedentes de iNaturalist, lo que representa 58.3% del total de datos aportados por esta plataforma a través de GBIF. Tras la superposición de una malla de cuadros de 1 $\times$ 1 km, se identificaron 47 cuadros con presencias válidas y 23 cuadros que representan indicios de la presencia de la especie (fig. 8), lo que supone 4.34% de cuadros (de un total de 1,612) con presencia confirmada o posible por parte de *L. humile* en CDMX.

Linepithema humile tiene presencia en 13 de las 16 alcaldías que componen la división administrativa de la Ciudad de México. Las alcaldías con mayor número de cuadros con presencias válidas se sitúan hacia el núcleo urbano: Coyoacán (10), Cuauhtémoc (5), Benito Juárez (4) y Miguel Hidalgo (4). Si bien *L. humile* se expande principalmente por las áreas urbanizadas, cabe destacar la presencia de la especie en zonas naturales o parques urbanos como es el caso de los Viveros de Coyoacán y en el entorno de la Ciudad Universitaria, por su cercanía

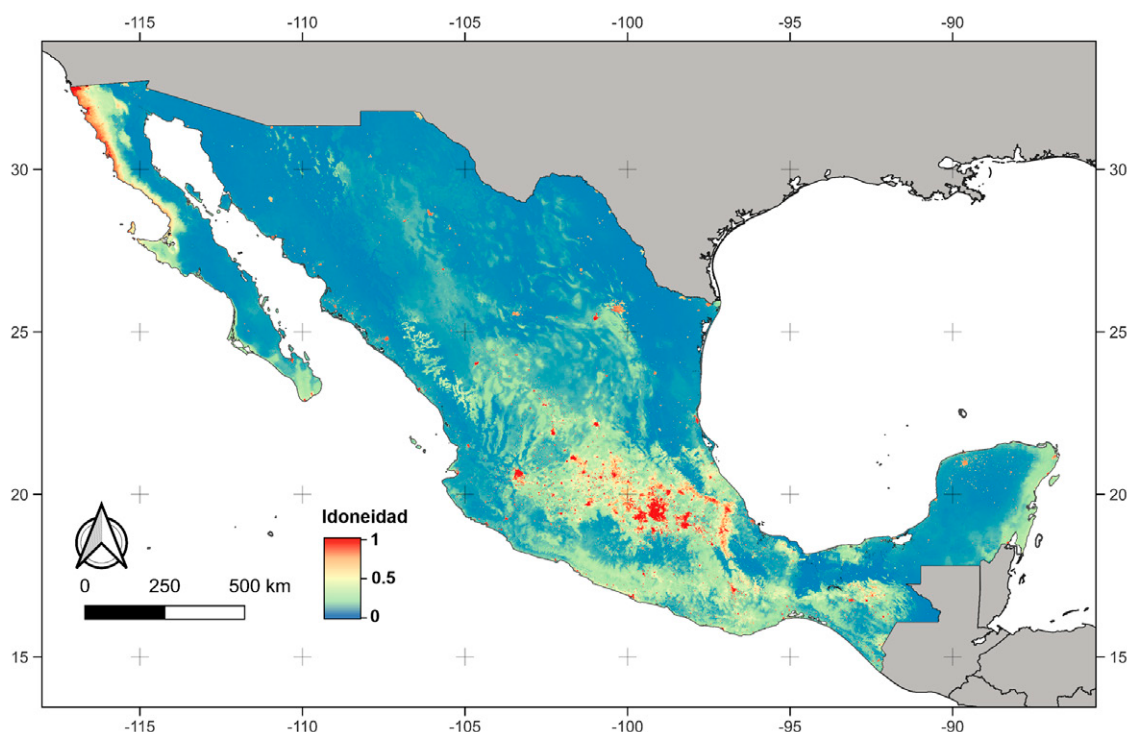


Figura 7. Mapa de la distribución potencial de *Linepithema humile* atendiendo a variables climáticas y densidad de población en los límites geopolíticos de México.

a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (fig. 8). Asimismo, existen indicios de su presencia cerca de El Tepeyac, al norte de la ciudad y hacia el sur, en las zonas de conservación ecológica de los ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco, La Loma y la zona ecológica y cultural del bosque de Tlalpan.

Asignación de supercolonias

En total se recolectaron 14 muestras correspondientes a 11 de las 16 alcaldías que conforman la ciudad (tabla S5), con distancias entre puntos de muestreo que variaron entre 1.6 km y 23.8 km. Se realizaron 175 ensayos de comportamiento, en los cuales todos los cruces resultaron en interacción amistosa (en ningún caso se dio una señal de enfrentamiento) entre los pares de individuos (tabla S6), lo que indica la presencia de una única supercolonia en la Ciudad de México con base en las pruebas realizadas con las muestras recolectadas.

Discusión

La distribución de *L. humile* en México no muestra una continuidad geográfica clara, sino un patrón espacialmente fragmentado a lo largo de gran parte del

territorio nacional. Además, el patrón es temporalmente discontinuo durante los aproximadamente 60 años desde sus primeros registros en el país. Este patrón es consistente con el observado en numerosas especies sinantrópicas a escala global, caracterizadas por distribuciones amplias fuera de sus áreas nativas y por una fuerte asociación con actividades humanas (Faeth et al., 2011). En este contexto, las hormigas destacan como uno de los grupos animales con mayor número de especies globalmente distribuidas, estrechamente ligadas al ser humano y capaces de colonizar tanto ambientes antrópicos como entornos naturalizados fuera de su distribución geográfica nativa (Bertelsmeier, 2021; Carpintero et al., 2014; Menke et al., 2011; Vonshak y Gordon, 2015).

A pesar de la afinidad generalmente descrita de *L. humile* por territorios costeros en regiones invadidas a escala global (Hartley et al., 2006; Roura-Pascual et al., 2004, 2011), en México su distribución se concentra principalmente en áreas del interior del país, con una clara asociación con entornos urbanizados. Los modelos de distribución potencial indican una alta idoneidad climática en regiones centrales, en concordancia con lo propuesto por algunos autores (Hartley et al., 2006; Jung et al., 2022; Li et al., 2024), mientras que la mayor

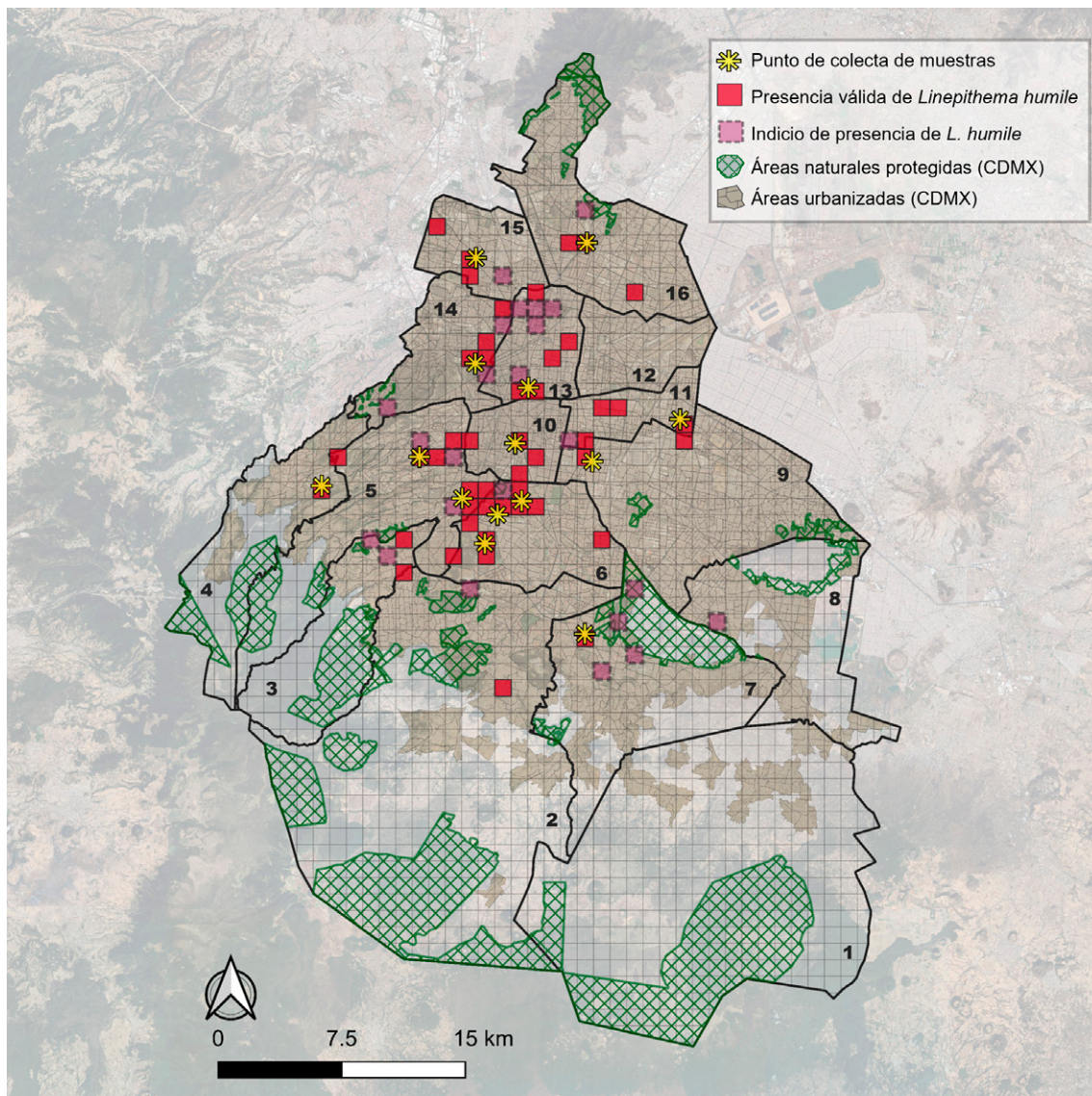


Figura 8. Mapa de las localizaciones de *Linepithema humile* en la Ciudad de México. Los cuadros rojos indican presencias válidas, cuyos datos proceden de literatura, colecciones científicas y registros válidos de iNaturalist (categoría A). Los cuadros rosas con línea punteada indican indicios de presencia (categoría B de iNaturalist). Las estrellas amarillas indican los puntos de colecta de muestras utilizadas en los ensayos de agresividad. La malla verde indica porciones de áreas naturales protegidas dentro de la Ciudad de México. En marrón, dentro de los límites de las alcaldías, aparece el área geoestadística básica urbana (entorno urbanizado). Las alcaldías de la ciudad se muestran en línea sólida: 1- Milpa Alta, 2 - Tlalpan, 3 - Magdalena Contreras, 4 - Cuajimalpa de Morelos, 5 - Álvaro Obregón, 6 - Coyoacán, 7 - Xochimilco, 8 - Tláhuac, 9 - Iztapalapa, 10 - Benito Juárez, 11 - Iztacalco, 12 - Venustiano Carranza, 13 - Cuauhtémoc, 14 - Miguel Hidalgo, 15 - Azcapotzalco, 16 - Gustavo A. Madero.

parte del litoral mexicano —con la excepción de algunos núcleos urbanos y la costa noroeste de la península de Baja California— presenta una idoneidad ambiental baja, en contraste con patrones descritos previamente (Roura-Pascual et al., 2004). Este patrón sugiere que la presencia de *L. humile* en México está fuertemente condicionada

por la disponibilidad de ambientes antropizados que proporcionan condiciones favorables para su establecimiento, como áreas urbanas con espacios verdes o zonas agrícolas irrigadas, incluso en regiones que, desde un punto de vista climático, podrían resultar limitantes para su supervivencia.

Las vías de introducción de *L. humile* en México no están claramente identificadas (Rosas-Mejía y Janda, 2017). No obstante, el registro histórico más antiguo datado en 1965 en la Ciudad de México (leg. N.L.H. Krauss; Wetterer et al., 2009), junto con el papel central de esta urbe como nodo de comercio nacional e internacional, sugiere que la especie pudo haber sido introducida accidentalmente a través del transporte de mercancías procedentes de otras regiones del continente americano o de áreas previamente invadidas. De hecho, la distribución histórica previa a la década de 1990 muestra una concentración de registros en la Ciudad de México y las observaciones posteriores, sin considerar los registros de la península de Baja California, se han ido sucediendo en estados adyacentes o muy próximos a la capital del país, llegando a territorios más alejados en las últimas décadas como Chiapas, Quintana Roo o Jalisco.

Sin embargo, no puede descartarse la existencia de introducciones independientes no documentadas en otras regiones del país producidas con anterioridad. En concreto, Baja California constituye actualmente una de las entidades con mayor número de registros, concentrados principalmente en la ciudad de Tijuana y sus alrededores. Considerando la amplia presencia de *L. humile* en la vecina ciudad de San Diego (EUA) y que la primera cita confirmada para el estado de California data de 1905 (Smith, 1936; Wetterer et al., 2009), resulta plausible que una de las vías de entrada de la especie en México haya sido a través de la frontera con California.

No obstante, la interpretación de los patrones espaciales y temporales descritos debe considerarse a la luz de las limitaciones inherentes a las fuentes de datos disponibles. La distribución fragmentada y la aparente expansión reciente de *L. humile* en México pueden estar condicionadas, al menos en parte, por diferencias en el esfuerzo de muestreo, la accesibilidad a determinadas regiones y un marcado sesgo espacial hacia entornos urbanos, donde la probabilidad de detección y reporte es mayor. Asimismo, el incremento de registros en las últimas décadas coincide con la consolidación de plataformas de ciencia ciudadana, como iNaturalist, lo que puede amplificar tendencias temporales que no necesariamente reflejan cambios reales en la distribución de la especie. Adicionalmente, la fiabilidad taxonómica de los registros procedentes de estas plataformas depende de procesos de validación rigurosos, especialmente en grupos con especies morfológicamente similares y de tamaño pequeño. En conjunto, estos aspectos ponen de manifiesto la necesidad de evaluar críticamente el papel de las distintas fuentes de información empleadas y justifican un análisis específico de los sesgos y limitaciones asociados

al uso de datos de ciencia ciudadana en el seguimiento de *L. humile* en México.

Papel de la ciencia ciudadana en el seguimiento de Linepithema humile en México: sesgos y limitaciones

En los últimos años, las plataformas de ciencia ciudadana han adquirido un papel cada vez más relevante en el estudio de la distribución y dinámica espacial de especies, especialmente en contextos donde los datos procedentes de muestreos sistemáticos son escasos o desigualmente distribuidos (Chandler et al., 2017). En el caso de *L. humile* en México, la incorporación de registros procedentes de iNaturalist a escala regional ha permitido ampliar de forma significativa la cobertura temporal de la información disponible; sin embargo, su contribución ha sido más limitada desde el punto de vista espacial. Por ejemplo, no ha detectado nuevas citas a nivel de estado, aunque aporta indicios de su presencia en el estado de Aguascalientes.

A escala local, la aportación de iNaturalist resulta más relevante, al haber advertido la presencia de la especie en localidades concretas previamente no documentadas en la literatura o en colecciones científicas, como Tecate y San Quintín en Baja California, o varias localidades del Estado de México (p. ej., Zumpango de Ocampo, Santa María Cuevas, Bosques de Ixtacala y Tultepec), así como indicios en Toluca de Lerdo y áreas circundantes. No obstante, es en la Ciudad de México donde la contribución de iNaturalist resulta más evidente, al revelar la presencia de *L. humile* en una proporción considerable de su extensión urbana.

No obstante, el uso de este tipo de datos con fines biogeográficos conlleva limitaciones inherentes, relacionadas tanto con sesgos de muestreo —como la sobrerrepresentación de entornos urbanos y accesibles— como con la variabilidad en la calidad taxonómica de las observaciones. Estas limitaciones hacen necesario un análisis crítico de la información generada por plataformas participativas y la aplicación de criterios de validación específicos, particularmente en especies invasoras con implicaciones ecológicas y de gestión relevantes. En el caso de *L. humile*, los errores de identificación pueden derivarse de la variabilidad en la calidad de las imágenes, de la ausencia de caracteres diagnósticos clave visibles o de la confusión con especies ecológica y morfológicamente afines —por ejemplo, dentro de la subfamilia Dolichoderinae, géneros como *Azteca*, *Dorymyrmex* o *Tapinoma* Foerster, 1850—, lo que limita el uso directo de estos registros con fines biogeográficos sin la aplicación de procesos adicionales de validación taxonómica.

En este contexto, el sistema de validación aplicado en el presente estudio responde a la necesidad de asegurar la fiabilidad taxonómica y espacial de los registros procedentes de iNaturalist, manteniendo al mismo tiempo su valor informativo para el análisis biogeográfico. La clasificación de las observaciones en categorías A, B y C, basada en la visibilidad de caracteres morfológicos diagnósticos, el grado de consenso experto y la coherencia espacial entre registros próximos, permitió discriminar entre presencias confirmadas, indicios plausibles y observaciones poco confiables para análisis espaciales. En conjunto, la estrategia adoptada proporciona un marco metodológico replicable que integra el potencial de la ciencia ciudadana con criterios de calidad acordes con estudios biogeográficos y de seguimiento de especies invasoras (Dimson et al., 2023; Johnson et al., 2020); esto limita el sesgo de muestreo y la sobrerrepresentación de registros asociados a variables antrópicas como la densidad de población (Mair y Ruete, 2016).

Los resultados evidencian un marcado sesgo espacial en los registros de *L. humile* en México procedentes de iNaturalist hacia entornos urbanos, mientras que los registros de literatura y colecciones científicas adquieren más relevancia en áreas rurales. Este patrón no puede atribuirse exclusivamente a un artefacto metodológico: aunque la concentración de observadores en grandes áreas metropolitanas introduce un sesgo de muestreo evidente, la elevada densidad de registros en la Ciudad de México también sugiere una realidad biológica, coherente con la alta idoneidad de los entornos urbanos para la expansión de esta especie invasora asociada a ambientes antropizados.

El efecto temporal detectado en los modelos estadísticos sugiere que el sesgo urbano se ha intensificado en años recientes, en paralelo al crecimiento de la ciencia ciudadana. Este resultado refuerza la necesidad de considerar explícitamente el año de registro en análisis basados en datos de presencia, especialmente cuando se combinan fuentes heterogéneas. El análisis de sensibilidad tras excluir la Ciudad de México indica que, si bien el sesgo temporal es generalizado, la intensidad del patrón urbano se concentra espacialmente, lo que sugiere que las grandes áreas metropolitanas actúan como amplificadores tanto del esfuerzo de muestreo como de la señal ecológica subyacente.

Importancia de la urbanización: el ejemplo de la Ciudad de México

La distribución actual de *L. humile* en México puede interpretarse como el resultado de una marcada afinidad por los entornos urbanos, entendida tanto como una preferencia ecológica como por un comportamiento

adaptativo frente a ambientes fuertemente antropizados (Borden y Flory, 2021; López-Collar et al., 2024).

Los resultados de los modelos de idoneidad respaldan la hipótesis de que la afinidad de *L. humile* por entornos urbanos constituye un factor clave en su dispersión en México (Roura-Pascual et al., 2009). El papel de las ciudades como “islas climáticas”, documentado tanto para *L. humile* en otras regiones invadidas como para otras especies sinantrópicas (López-Collar et al., 2024; Polidori et al., 2021), resulta coherente con la fragmentación espacial y la marcada asociación urbana observadas en el país. En este contexto, las áreas urbanas pueden funcionar como refugios bioclimáticos en regiones donde las condiciones ambientales generales serían limitantes, favoreciendo la persistencia local de la especie a modo de reservorios y actuando como focos de dispersión a escalas espaciales más amplias.

Además, la prevalencia de *L. humile* en zonas urbanas se alinea con un patrón común entre especies no nativas en México, cuyos registros son más frecuentes en contextos urbanos (Rosas-Mejía et al., 2021). Las áreas verdes, parques y jardines botánicos ubicados en ciudades proporcionan microhábitats que permiten condiciones ideales de humedad, recursos alimenticios y refugio, favoreciendo la formación de nuevas colonias de la hormiga argentina (Hartley y Lester, 2003; López-Collar y Cabrero-Sañudo, 2021; Suarez et al., 2001). El comercio y translocación de plantas ornamentales y materiales de jardinería entre viveros, otros espacios verdes urbanos y hogares, puede desempeñar un papel importante en la propagación e introducción accidental de estas colonias en nuevas áreas a través de ciudades y puertos (Obregón y Reyes-López, 2016; Rosas-Mejía et al., 2021; Ward et al., 2005).

En este marco, la Ciudad de México —la segunda entidad federativa más poblada del país, con más de 9.2 millones de habitantes (INEGI, 2020b)— reúne de manera excepcional estos factores, configurándose como un entorno altamente favorable para la expansión de *L. humile*. Las colonias de esta hormiga ocupan amplias extensiones en parques y áreas verdes urbanas y se observan con frecuencia formando largas hileras en calles arboladas y zonas residenciales adyacentes a jardines privados (López-Collar, D., obs. pers.). La coexistencia de otras especies exóticas o invasoras, como *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius, 1793) y *Paratrechina longicornis* (Latreille, 1802), sugiere además un escenario de fuerte presión sobre las comunidades de hormigas nativas, potencialmente asociado a procesos de desplazamiento y homogenización biótica (Vázquez-Franco, C. M., obs. pers.).

Finalmente, los ensayos de agresividad realizados indican la posible presencia de una única supercolonia de *L. humile* en la Ciudad de México, lo que implica la ocupación de cientos de km² por un mismo sistema cooperativo. Este patrón ha sido documentado en otras regiones invadidas, como Australia, donde Suhr et al. (2009) describen una supercolonia ampliamente extendida en la ciudad de Melbourne y genéticamente similar a colonias de otras ciudades, lo que apunta a la existencia de una estructura supercolonial a escala continental. Las consecuencias ecológicas de estas estructuras supercoloniales, aún poco estudiadas en entornos urbanos, podrían ser particularmente graves para la diversidad de hormigas nativas y para el funcionamiento de los ecosistemas urbanos en México. Si bien las colonias de la Ciudad de México no han podido asignarse a ningún linaje previamente descrito —debido a la ausencia de análisis comparativos con poblaciones de otras regiones, así como de estudios de hidrocarburos cuticulares o marcadores genéticos (Blight et al., 2017; Vogel et al., 2010)—, el presente trabajo constituye un punto de partida para futuras investigaciones orientadas a analizar la dinámica de supercolonias en México y su integración en un contexto global, lo que permitiría avanzar en la reconstrucción del proceso de invasión de la especie.

La combinación de fuentes de información heterogéneas —literatura científica, colecciones biológicas y plataformas de ciencia ciudadana— ha resultado esencial para reconstruir la dinámica espacial y temporal de la invasión de *L. humile* en México. Sin embargo, ha puesto de relieve la necesidad de aplicar protocolos rigurosos de validación taxonómica y de abordar explícitamente los sesgos espaciales y temporales asociados a los datos procedentes de iNaturalist. La presencia de *L. humile* en México no responde a un patrón de expansión continua producido únicamente por la idoneidad climática regional, sino a un proceso espacialmente fragmentado y estrechamente vinculado a la urbanización. Los entornos urbanos actúan como núcleos de establecimiento, persistencia y dispersión secundaria, funcionando como “islas bioclimáticas” que mitigan las restricciones ambientales a escala regional y favorecen la consolidación de poblaciones viables. Especialmente en la Ciudad de México, la amplia expansión detectada, junto con la evidencia preliminar de una única supercolonia, sugiere un elevado grado de integración poblacional, con potenciales consecuencias significativas para la estructura de las comunidades de hormigas nativas y para los procesos ecológicos en este entorno urbano. En conjunto, los resultados de esta investigación destacan la importancia de enfoques que integren muestreos sistemáticos y herramientas participativas sometidas a

procesos rigurosos de validación taxonómica en análisis biogeográficos, y subrayan la necesidad de incorporar la dimensión urbana en las estrategias de monitoreo, prevención y gestión de *L. humile* y otras especies invasoras en México.

Agradecimientos

Diego Gabriel Rosas-Barrera, Frida Cecilia Sánchez-Rivera, Frida Itzel Madrid-Mier, Ana Mitzi Ramírez-Arellano, Omar Barrera-Moreno, Alina Katia Juárez-Medina y Gerardo Rodríguez-Tapia proporcionaron retroalimentación en versiones preliminares de este manuscrito. Agradecemos a Eduardo Martínez Alpizar y a Verónica Rincón Rubio por su asistencia en la recolección de muestras en la Ciudad de México. Extendemos los agradecimientos a todas las personas que han contribuido al conocimiento biogeográfico de *Linepithema humile* en México a través de la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist. Agradecemos extensamente la donación, por parte del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera (UNAM) a la Colección de Entomología de la Universidad Complutense de Madrid, de los ejemplares de *L. humile* recolectados en Ciudad de México. Agradecemos a los revisores anónimos sus comentarios y sugerencias que mejoraron sustancialmente este trabajo.

Referencias

- Álvarez-Blanco, P., Caut, S., Cerdá, X. y Angulo, E. (2017). Native predators living in invaded areas: responses of terrestrial amphibian species to an Argentine ant invasion. *Oecologia*, 185, 95–106. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3929-x>
- Angulo, E., Guénard, B., Balzani, P., Bang, A., Frizzi, F., Masoni, A. et al. (2024). The Argentine ant, *Linepithema humile*: natural history, ecology and impact of a successful invader. *Entomologia Generalis*, 44, 41–61. <https://dx.doi.org/10.1127/entomologia/2023/2187>
- Angulo, E., Hoffmann, B. D., Ballesteros-Mejía, L., Taheri, A., Balzani, P., Bang, A. et al. (2022). Economic costs of invasive alien ants worldwide. *Biological Invasions*, 24, 2041–2060. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02791-w>
- AntWeb. (2024). Versión 8.112. California Academy of Sciences. Recuperado el 26 octubre, 2024 de: <https://www.antweb.org>
- Bertelsmeier, C. (2021). Globalization and the anthropogenic spread of invasive social insects. *Current Opinion in Insect Science*, 46, 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.01.006>
- Blancafort, X. y Gómez, C. (2005). Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica*, 28, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.02.004>

- Blight, O., Berville, L., Vogel, V., Hefetz, A., Renucci, M., Orgeas, J. et al. (2012). Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among three supercolonies of the Argentine ant in Europe. *Molecular Ecology*, 21, 4106–4121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05668.x>
- Blight, O., Josens, R., Bertelsmeier, C., Abril, S., Boulay, R. y Cerdá, X. (2017). Differences in behavioural traits among native and introduced colonies of an invasive ant. *Biological Invasions*, 19, 1389–1398. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1353-5>
- Bolton, B. (2024). An online catalog of the ants of the World. California Academy of Sciences. Recuperado el 30 mayo, 2023 de: <http://antcat.org>
- Borden, J. B. y Flory, S. L. (2021). Urban evolution of invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19, 184–191. <https://doi.org/10.1002/fee.2295>
- Brandt, M., Van Wilgenburg, E. y Tsutsui, N. D. (2009). Global-scale analyses of chemical ecology and population genetics in the invasive Argentine ant. *Molecular Ecology*, 18, 997–1005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04056.x>
- Burgess, H. K., DeBey, L. B., Froehlich, H. E., Schmidt, N., Theobald, E. J., Ettinger, A. K. et al. (2017). The science of citizen science: exploring barriers to use as a primary research tool. *Biological Conservation*, 208, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.014>
- Carpintero, S., Retana, J., Cerdá, X., Reyes-López, J. y Arias de Reyna, L. (2014). Exploitative strategies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) and native ant species in a southern Spanish pine forest. *Environmental Entomology*, 36, 1100–1111. <https://doi.org/10.1093/ee/36.5.1100>
- Chandler, M., See, L., Copas, K., Bonde, A. M., López, B. C., Danielsen, F. et al. (2017). Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological Conservation*, 213, 280–294. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.004>
- CIESIN-CIAT (Center for International Earth Science Information Network - Centro Internacional de Agricultura Tropical). (2024). Gridded population of the world, Version 3 (GPWv3). CIESIN, Columbia University, Palisades, NY. Recuperado el 08 agosto, 2023 de: <https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/collection/gpw-v3>
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2016). Método de evaluación rápida de invasividad (MERI) para especies exóticas en México *Linepithema humile* Mayr, 1868. [Archivo PDF]. http://sivico.cnf.gob.mx/ContenidoPublico/MenuPrincipal/07Fichas%20tecnicas_OK/02Fichas%20tecnicas/Fichas%20t%C3%A9cnicas%20CONABIO_especies%20ex%C3%B3ticas/Fichas%20insectos%20ex%C3%B3ticos%20e%20invasores/Linepithema%20humile.pdf
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2020). Áreas naturales protegidas estatales, municipales, ejidales, comunitarias y privadas de México 2020. Catálogo de metadatos geográficos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado el 16 marzo, 2026 de <http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/anpest20gw.html>
- Dáttilo, W., Vásquez-Bolaños, M., Ahuatzin, D. A., Antoniazzi, R., Chávez-González, E., Corro, E. et al. (2019) Mexico ants: incidence and abundance along the Nearctic-Neotropical interface. *Ecology*, 101, e02944. <https://doi.org/10.1002/ecy.2944>
- Demetriou, J., Borowiec, L., Georgiadis, C., Economo, E. P., Roy, H. E., Martinou, A. F. et al. (2025). Citizen-science supplements species inventories and reveals the invasion of *Monomorium exiguum* and *Pheidole parva* (Hymenoptera: Formicidae) in Cyprus. *Sociobiology*, 72, e11594. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v72i3.11594>
- Dimson, M., Berio-Fortini, L., Tingley, M. W. y Gillespie, T. W. (2023). Citizen science can complement professional invasive plant surveys and improve estimates of suitable habitat. *Diversity and Distributions*, 29, 1141–1156. <https://doi.org/10.1111/ddi.13749>
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2016). Acuerdo por el que se determina la lista de las especies exóticas invasoras para México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Recuperado el 18 septiembre, 2024 de: https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5464456yfecha=07/12/2016#gsc.tab=0
- Faeth, S. H., Bang, C. y Saari, S. (2011). Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, 69–81. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05925.x>
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- GBIF.org. (2025a). GBIF Occurrence Download 6 December 2025 <https://doi.org/10.15468/dl.quoctj>
- GBIF.org. (2025b). GBIF Occurrence Download 18 November 2025 <https://doi.org/10.15468/dl.gd9z9k>
- Geldmann, J., Heilmann-Clausen, J., Holm, T. E., Levinsky, I., Markussen, B. O., Olsen, K. et al. (2016). What determines spatial bias in citizen science? Exploring four recording schemes with different proficiency requirements. *Diversity and Distributions*, 22, 1139–1149. <https://doi.org/10.1111/ddi.12477>
- Giraud, T., Pedersen, J. S. y Keller, L. (2002). Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 6075–6079. <https://doi.org/10.1073/pnas.092694199>
- Global Invasive Species Database. (2009). Species profile: *Linepithema humile*. Recuperado el 20 septiembre, 2024 de: <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=127>
- Gómez, C. y Abril, S. (2008). *Linepithema humile* (Argentine ant). Centre for Agriculture and Biosciences International, CABI Compendium. Recuperado el 15 septiembre, 2024 de <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.30839>
- Gómez, C. y Oliveras, J. (2003). Can the Argentine ant (*Linepithema humile*, Mayr) replace native ants in

- myrmecochory? *Acta Oecologica*, 24, 47–53. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(03\)00042-0](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(03)00042-0)
- Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N. y Economo, E. P. (2017). The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*, 24, 83–89. https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_024:083
- Guzmán, P., Bhowmik, S., Gaya, G., Cercós, J., Cabrero, F. J., Pino, J. et al. (2023). Informe anual uBMS 2023. Bellaterra: CREA. Informe inédito.
- Harris, R. J. (2002). Potential impact of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in New Zealand and options for its control. En I. Mackenzie (Ed.), *Science of conservation* 196. Wellington: Department of Conservation.
- Hartley, S. y Lester, P. J. (2003). Temperature-dependent development of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): a degree-day model with implications for range limits in New Zealand. *New Zealand Entomologist*, 26, 91–100. <https://doi.org/10.1080/00779962.2003.9722113>
- Hartley, S., Harris, R. y Lester, P. J. (2006). Quantifying uncertainty in the potential distribution of an invasive species: climate and the Argentine ant. *Ecology Letters*, 9, 1068–1079. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00954.x>
- Hiller, T. y Haelewaters, D. (2019). A case of silent invasion: citizen science confirms the presence of *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) in Central America. *Plos One*, 14, e0220082. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220082>
- Holway, D. A. y Suarez, A. V. (2006). Homogenization of ant communities in mediterranean California: the effects of urbanization and invasion. *Biological Conservation*, 127, 319–326. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.016>
- Holway, D. A., Lach, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D. y Case, T. J. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 181–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150444>
- iNaturalist. (2026). Una comunidad para naturalistas. Acceso el 23 de enero de 2026 de <https://www.inaturalist.org>
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). (2019). Área geoestadística básica urbana, 2019. Catálogo de metadatos geográficos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado el 16 marzo, 2026 de: <http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/agbumge19gw.html>
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). (2020a). Áreas Geoestadísticas Municipales. Límites de las Alcaldías. Marco Geoestadístico. Recuperado el 20 febrero, 2024 de: <https://www.inegi.org.mx/temas/mg/>
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). (2020b). Población total (Número de habitantes). Recuperado el 20 febrero, 2024 de: [https://cuentame.inegi.org.mx/poblacion/habitantes.aspx?tema=P#:~:text=Ciudad%20de%20M%C3%A9xico%20\(9%2C209%2C944\)%20y](https://cuentame.inegi.org.mx/poblacion/habitantes.aspx?tema=P#:~:text=Ciudad%20de%20M%C3%A9xico%20(9%2C209%2C944)%20y)
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). (2023). Biblioteca digital de Mapas. Recuperado el 20 febrero, 2024 de: <https://www.inegi.org.mx/app/mapas/>
- IUCN. (2019). Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Recuperado el 20 septiembre, 2024 de: <https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines>
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B. y Economo, E. P. (2016). Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps. *Ecological Informatics*, 32, 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.02.006>
- Johnson, B. A., Mader, A. D., Dasgupta, R. y Kumar, P. (2020). Citizen science and invasive alien species: an analysis of citizen science initiatives using information and communications technology (ICT) to collect invasive alien species observations. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00812. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00812>
- Johnson, R. A. y Ward, P. S. (2002). Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *Journal of Biogeography*, 29, 1009–1026. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00746.x>
- Jung, J. M., Kim, S. H., Jung, S. y Lee, W. H. (2022). Spatial and climatic analyses for predicting potential distribution of an invasive ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological Science*, 25, e12527. <https://doi.org/10.1111/ens.12527>
- Li, T., Jiang, P., Liu, J., Zhu, J., Zhao, S., Li, Z. et al. (2024). Considering climate change impact on the global potential geographical distribution of the invasive Argentine ant and little fire ant. *Bulletin of Entomological Research*, 114, 454–465. <https://doi.org/10.1017/S0007485324000270>
- Lin, D., Foster, D. P. y Ungar, L. H. (2011). VIF regression: a fast regression algorithm for large data. *Journal of the American Statistical Association*, 106, 232–247. <https://doi.org/10.1198/jasa.2011.tm10113>
- López-Collar, D. y Cabrero-Sañudo, F. J. (2021). Update on the invasion status of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr, 1868), in Madrid, a large city in the interior of the Iberian Peninsula. *Journal of Hymenoptera Research*, 85, 161–177. <https://doi.org/10.3897/jhr.85.65725>
- López-Collar, D., Cabrero-Sañudo, F. J. y Gil-Tapetado, D. (2024). The urban island: climatic suitability of *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) and the role of cities in the invasion of the Western Palearctic. *Integrative Zoology*, 20, 1169–1184. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12903>
- Lucky, A., Savage, A. M., Nichols, L. M., Castracani, C., Shell, L., Grasso, D. A. et al. (2014). Ecologists, educators, and writers collaborate with the public to assess backyard diversity in The School of Ants Project. *Ecosphere*, 5, 78. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00364.1>
- Mair, L. y Ruete, A. (2016). Explaining spatial variation in the recording effort of citizen science data across multiple taxa. *Plos One*, 11, e0147796. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147796>
- Mason, B. M., Mesaglio, T., Heitmann, J. B., Chandler, M., Chowdhury, S., Gorta, S. B. Z. et al. (2025). iNaturalist

- accelerates biodiversity research. *Bioscience*, 75, 953–965. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaf104>
- Mateo, R. G., Morales-Barbero, J., Zarzo-Arias, A., Lima, H., Gómez-Rubio, V. y Goicolea, T. (2024). sabinaNSDM: an R package for spatially nested hierarchical species distribution modelling. *Methods in Ecology & Evolution*, 15, 1796–1803. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14417>
- Mayr, G. (1868). Formicidae novae Americanae collectae a Prof. P. de Strobel. *Annuario della Società dei Naturalisti e Matematici, Modena*, 3, 161–178.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- Menke, S. B., Guénard, B., Sexton, J. O., Weiser, M. D., Dunn, R. R. y Silverman, J. (2011). Urban areas may serve as habitat and corridors for dry-adapted, heat tolerant species; an example from ants. *Urban Ecosystems*, 14, 135–163. <https://doi.org/10.1007/s11252-010-0150-7>
- Menke, S. B., Ward, P. S. y Holway, D. A. (2018). Long-term record of Argentine ant invasions reveals enduring ecological impacts. *Ecology*, 99, 1194–1202. <https://doi.org/10.1002/ecy.2200>
- Newell, W. y Barber T. C. (1913). *The Argentine Ant*. Washington DC: U.S. Department of Agriculture. Bureau of Entomology Bulletin. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.109851>
- Obregón, R. y Reyes-López, J. (2016). Primera cita de la hormiga invasora *Linepithema humile* (Mayr, 1868) en el País Vasco (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Gaditana de Entomología*, 7, 515–518.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C. et al. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth: a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bioscience*, 51, 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Park, S. H., Hosoiishi, S. y Ogata, K. (2014). Long-term impacts of Argentine ant invasion of urban parks in Hiroshima, Japan. *Journal of Ecology and Environment*, 37, 123–129. <https://doi.org/10.5141/ecoenv.2014.015>
- Polidori, C., García-Gila, J., Blasco-Aróstegui, J. y Gil-Tapetado, D. (2021). Urban areas are favouring the spread of an alien mud-dauber wasp into climatically non-optimal latitudes. *Acta Oecologica*, 110, 103678. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103678>
- Posit team. (2025). RStudio: integrated development environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL <http://www.posit.co/>
- QGIS.org. (2025). QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Queiroz, A. I. y Alves, D. (2018). People, transports and the spread of the Argentine ant in Europe, from c. 1850 to the present. *CEM Cultura, Espaço y Memória*, 7, 37–62.
- Rapoport, E. H. (1975). *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Ciudad de México: Fondo de Cultura Económica.
- Rendón-Salinas, E., Vieyra-Domínguez, R., Cruz-Piña, M., Mondragón-Contreras, G. Mendoza-Pérez M. y Martínez-Pacheco, A. (2026). Superficie forestal ocupada por las colonias de mariposas monarca en México durante la hibernación de 2025–2026. WWF México. <https://www.correoreal.mx/>
- Rosas-Mejía, M. y Janda, M., (2017). Reporte final con la revisión de cuatro especies de hormigas con potencial invasor en México: *Linepithema humile*, *Nylanderia fulva*, *Solenopsis invicta* y *Pheidole megacephala* así como información de hormigas introducidas en el país. Proyecto GEF-Invasoras. Informe técnico. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.21713.63841>
- Rosas-Mejía, M., Guénard, B., Aguilar-Méndez, M. J., Ghilardi, A., Vázquez-Bolaños, M., Economo, E. P. et al. (2021). Alien ants (Hymenoptera: Formicidae) in Mexico: the first database of records. *Biological Invasions*, 23, 1669–1680. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02423-1>
- Roura-Pascual, N., Bas, J. M., Thuiller, W., Hui, C., Krug, R. M. y Brotons, L. (2009). From introduction to equilibrium: reconstructing the invasive pathways of the Argentine ant in a Mediterranean region. *Global Change Biology*, 15, 2101–2115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01907.x>
- Roura-Pascual, N., Hui, C., Ikeda, T., Leday, G., Richardson, D. M., Carpintero, S. et al. (2011). Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 220–225. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011723108>
- Roura-Pascual, N., Suarez, A. V., Gómez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A. L. et al. (2004). Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 2527–2535. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2898>
- Smith, M. R. (1936). Distribution of the Argentine ant in the United States and suggestions for its control or eradication. *United States Department of Agriculture Circular*, 387, 1–39.
- Stanley, M. C. y Ward, D. F. (2012). Impacts of Argentine ants on invertebrate communities with below-ground consequences. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2653–2669. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0324-0>
- Stringer, L. D., Stephens, A. E., Suckling, D. M. y Charles, J. G. (2009). Ant dominance in urban areas. *Urban Ecosystems*, 12, 503–514. <https://doi.org/10.1007/s11252-009-0100-4>
- Suarez, A. V. y Case, T. J. (2002). Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. *Ecological Applications*, 12, 291–298. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0291:BUEOPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0291:BUEOPO]2.0.CO;2)
- Suarez, A. V., Holway, D. A. y Case, T. J. (2001). Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 1095–1100. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1095>

- Suhr, E. L., McKechnie, S. W. y O'Dowd, D. J. (2009). Genetic and behavioural evidence for a city-wide supercolony of the invasive Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae) in southeastern Australia. *Australian Journal of Entomology*, 48, 79–83. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2008.00688.x>
- Sunamura, E., Hatsumi, S., Karino, S., Nishisue, K., Terayama, M., Kitade, O. et al. (2009). Four mutually incompatible Argentine ant supercolonies in Japan: inferring invasion history of introduced Argentine ants from their social structure. *Biological Invasions*, 11, 2329–2339. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9419-7>
- Suzuki, A., Seko, Y., Sakamoto, H., y Goka, K. (2025). Detection of honey bee pathogenic viruses in Argentine ants *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) invading Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 60, 1–7. <https://doi.org/10.1007/s13355-025-00904-0>
- Touyama, Y., Ogata, K. y Sugiyama, T. (2003). The Argentine ant, *Linepithema humile*, in Japan: assessment of impact on species diversity of ant communities in urban environments. *Entomological Science*, 6, 57–62. <https://doi.org/10.1046/j.1343-8786.2003.00008.x>
- Vavrek, M. J. (2011). Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, 14, 1–16.
- Vogel, V., Pedersen, J. S., Giraud, T., Krieger, M. J. y Keller, L. (2010). The worldwide expansion of the Argentine ant. *Diversity and Distributions*, 16, 170–186. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00630.x>
- Vonshak, M. y Gordon, D. M. (2015). Intermediate disturbance promotes invasive ant abundance. *Biological Conservation*, 186, 359–367. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.03.024>
- Ward, D. F., Harris, R. J. y Stanley, M. C. (2005). Human-mediated range expansion of Argentine ants *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) in New Zealand. *Sociobiology*, 45, 401–407.
- Werenkraut, V., Lescano, M. N., Elizalde, L. y Pirk, G. I. (2025). Citizen science quickly reveals the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr, 1868) distribution in an invaded urban area and provides unexpected findings. *Neotropical Entomology*, 54, 133. <https://doi.org/10.1007/s13744-025-01348-5>
- Wetterer, J. K., Wild, A. L., Suarez, A. V., Roura-Pascual, N. y Espadaler, X. (2009). Worldwide spread of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12, 187–194.
- Wild, A. L. (2007). *Taxonomic revision of the ant genus Linepithema (Hymenoptera: Formicidae)*. Berkeley: University of California Publications in Entomology.
- Zina, V., Branco, M. y Franco, J. C. (2020). Impact of the invasive argentine ant in citrus agroecosystems: effects on the diversity and frequency of native ant species foraging on tree canopy. *Insects*, 11, 785. <https://doi.org/10.3390/insects11110785>