

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos de Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ciencias de la Vida
con orientación en Biología Ambiental**

**Variación morfológica de las hormigas *Myrmecocystus* de las dunas
costeras de Baja California, México**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Samuel Antonio Hernández Jiménez

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
Samuel Antonio Hernández Jiménez

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Fadia Sara Ceccarelli
Codirectora de tesis

Dr. Andrés Martínez Aquino
Codirector de tesis

Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo

Dr. Raúl Ramón Castro Escamilla



Dr. Edgardo Alfredo Sepúlveda Sánchez Hidalgo
Coordinador del Posgrado en Ciencias de la vida

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Samuel Antonio Hernández Jiménez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

Variación morfológica de las hormigas *Myrmecocystus* de las dunas costeras de Baja California, México

Resumen aprobado por:

Dra. Fadia Sara Ceccarelli

Codirectora de tesis

Dr. Andrés Martínez Aquino

Codirector de tesis

La península de Baja California cuenta con dunas costeras aisladas sobre las cuales se distribuyen hormigas del género *Myrmecocystus* Snelling, 1976, cuya distribución se restringe en estos hábitats; la artropofauna de estas dunas es poco conocida. Se evaluaron las diferencias morfológicas de *Myrmecocystus* de seis poblaciones recolectadas a lo largo de la península de Baja California correspondientes a seis dunas. Para medir las diferencias morfológicas de las poblaciones, se analizaron 109 individuos, 20 por cada duna, a excepción de una duna en donde sólo se recolectaron nueve individuos. Para evaluar los cambios de forma intra e interpoblacionales, se analizaron dos estructuras morfológico-funcionales: 1) cabeza, incluyendo el clípeo relacionada con la competencia y alimentación y 2) tórax, incluyendo el propodeo, que muestra la diferencia de casta entre obreras. Con una cámara fija montada en un microscopio estereoscópico se tomaron 198 microfotografías digitales, para evaluar cambios de forma mediante un análisis de morfometría geométrica. Se detectaron diferencias asociadas al aislamiento geográfico. La variación observada en la cabeza puede ayudar a diferenciar las poblaciones del norte de la península (Santa Rosalita, Punta Mazo, Guerrero Negro y Punta Abreojos) y las del sur (Las Barrancas y Bahía Magdalena), la variación morfológica del tórax no mostró diferencias significativas. Existen variaciones intraespecíficas que podrían ser consecuencia de las condiciones ambientales (fenotípicas) o por procesos aleatorios como la deriva génica. El presente estudio arroja datos de la variación morfológica de seis poblaciones que representan dos especies de *Myrmecocystus* aun no descritas para la península de Baja California. Estos resultados repercutirán en la descripción y un aumento documentado de la biodiversidad de la artropofauna bajacaliforniana.

Palabras clave: Alometría, Especiación, Morfometría Geométrica, Forma, Especies no descritas

Abstract of the thesis presented by **Samuel Antonio Hernández Jiménez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation Environmental Biology.

Morphological variation of *Myrmecocystus* ants from the coastal dunes of Baja California, Mexico

Abstract approved by:

Dra. Fadia Sara Ceccarelli
Codirectora de tesis

Dr. Andrés Martínez Aquino
Codirector de tesis

The Baja California peninsula has isolated coastal dunes on which ants of the genus *Myrmecocystus* Snelling, 1976 are distributed, whose distribution is restricted in these habitats; The arthropofauna of these dunes is poorly understood. The morphological differences of *Myrmecocystus* were evaluated from six populations collected along the Baja California peninsula corresponding to six dunes. To measure the morphological differences of the populations, 109 individuals were analyzed, 20 for each dune, except for one dune where only nine individuals were collected. To evaluate intra- and inter-population shape changes, two morphological-functional structures were analyzed: 1) head, including the clypeus related to competition and feeding, and 2) thorax, including the propodeum, which shows the caste difference between workers. With a fixed camera mounted on a stereoscopic microscope, 198 digital microphotographs were taken to evaluate shape changes through a geometric morphometry analysis. Differences associated with geographic isolation were detected. The variation observed in the head can help to differentiate the populations of the north of the peninsula (Santa Rosalíita, Punta Mazo, Guerrero Negro, and Punta Abreojos) and those of the south (Las Barrancas and Magdalena Bay), the morphological variation of the thorax did not show significant differences. There are intraspecific variations that could be a consequence of environmental conditions (phenotypic) or random processes such as gene drift. The present study yields data on the morphological variation of six populations representing two species of *Myrmecocystus* not yet described for the Baja California peninsula. These results will have an impact on the description and a documented increase in the biodiversity of the Baja Californian arthropofauna.

Keywords: Allotometry, Speciation, Geometric Morphometry, Shape, Undescribed Species

Dedicatoria

Dedicado especialmente a mamá Chelo, los genios del L´Atelier y la comunidad de mis redes sociales “Memorias Entomológicas”.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y Posgrado en Ciencias de la Vida, por permitirme trabajar en sus instalaciones, hacer uso de su equipo y sobre todo otorgarme apoyo económico para lograr finalizar con éxito mi proyecto.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), por el apoyo económico brindado a través de la beca 1095088.

A la Dra. Sara Ceccarelli, por su confianza, compañía y seguimiento a mi proyecto. Por estar pendiente de las necesidades académicas de sus alumnos y, sobre todo, por permitir que yo forme parte de su equipo de trabajo.

A mi comité de tesis, mi codirector Dr. Andrés Martínez y sinodales, Dr. Horacio de la Cueva y Dr. Raúl Castro, por sus valiosas observaciones, correcciones y consejos.

Un especial agradecimiento a la Dra. Rosalía Aguilar Medrano de la división de Oceanología del CICESE, por reforzar mis conocimientos en morfometría geométrica, guiarme en el uso de la herramienta y la interpretación de mis datos. Su ayuda fue pieza clave para concluir la investigación.

Al departamento de Biología y Conservación. A todos los doctores que contribuyeron en mi formación académica. A los técnicos académicos propiamente al Oc. Eulogio López, por ayudar en la recolecta de los ejemplares. Al personal administrativo, en especial a Adriana Mejía y Wendy Camacho por estar pendiente de nosotros con los trámites burocráticos y siempre atendernos con mucha paciencia.

A mis compañeros del Museo de Artrópodos de Baja California, en especial a LeRoy A. Sankey por permitir que trabajara con él en un proyecto en conjunto. Al maestro y próximamente Dr. Luis Carlos Hernández por su ayuda en cuestiones técnicas con los programas de diseño, por sus observaciones a mi tesis y por ser uno de los pocos amigos con los cual puedes mantener una charla productiva.

A la bibliotecaria Elizabeth Avilés, por su ayuda en la edición de mi documento, por su paciencia y su buena charla.

Agradezco inmensamente a mis tíos el fotógrafo y matemático Jesús Jiménez y al Dr. Roberto Gonzales, por su apoyo incondicional, por tratarme como aún hijo, estar al pendiente de mí y, sobre todo, porque sin ellos, nada de esto sería posible.

Quiero agradecer a todos los amigos que estuvieron cerca brindándome su apoyo emocional. A las personas que me acompañaron de forma efímera en el transcurso de estos dos años, por último y no menos importante, quiero agradecer a todas esas personas que me brindan su apoyo a través de mis redes sociales “Memorias Entomológicas”.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	8
1.2 Justificación	10
1.3 Hipótesis.....	11
1.4 Objetivos	11
1.4.1 Objetivo general	11
1.4.2 Objetivos específicos.....	11
Capítulo 2. Metodología.....	12
2.1 Recolecta de hormigas	12
2.2 Montaje y toma de fotografías	12
2.3 Toma de landmarks y semilandmarks.....	16
2.4 Análisis estadístico	19
Capítulo 3. Resultados	23
3.1 Cabeza de Myrmecocystus.....	23
3.2 Tórax.....	27
3.3 Alometría.....	33
Capítulo 4. Discusión.....	38
Capítulo 5. Conclusiones	42
Literatura citada	43

Lista de figuras

Figura	Página
1. Imagen representativa donde se muestran se muestran los caracteres morfométricos que se miden comúnmente en Morfometría Tradicional (MT) de hormigas.....	4
2. Imagen representativa de la cabeza de hormiga <i>Myrmecocystus</i> , mostrando la posición de cuatro landmarks digitalizados pertenecientes al cípeo. La posición de los landmarks en un plano 2D puede estar definido con dos coordenadas, uno para el eje X y otra para el eje Y. Las líneas amarillas son un ejemplo, de donde estarían los valores de los landmarks 1 (X1, Y1) y 2 (X2, Y2). Las líneas no fueron dibujadas para los landmarks 3 y 4 para no provocar confusiones en el ejemplo.....	5
3. Método para estimar el tamaño centroide. Tomado de Ibacache et al. (2010).....	5
4. Representación gráfica de la cabeza de una hormiga de <i>Myrmecocystus</i> , donde se muestra como la forma no se ve afectada por el (a) tamaño, (B) posición y (C) orientación.....	7
5. Mapa de la península de Baja California, con los sitios de recolecta de las hormigas <i>Myrmecocystus</i> y las ecorregiones donde se localizan.	13
6. Representación gráfica del tórax de hormiga <i>Myrmecocystus</i> en vista dorsal, donde se puede observar los tres tipos de hitos según Bookstein (1991). Tipo I: Intersección de la sutura premesonotal e inicio del escudo que cubre el cérvix; Tipo II: Puntos de máxima curvatura, sutura premesonotal y bordes; Tipo III: constructo en el borde del mesonoto a un semilandmarks de la sutura premesonotal.....	17
7. Superposición de Procrustes, los componentes de la variación no relacionados con forma se eliminan reescalando al mismo tamaño las configuraciones de landmarks, desplazando a la misma ubicación los centroides, y girando los landmarks a una posición común.....	19
8. Gráfica de análisis de componentes principales de las cabezas de las dos poblaciones <i>Myrmecocystus</i> sp. "sur". Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de las cabezas representados por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y líneas en la gráfica del plano cartesiano	27
9. Gráfica del ACP del tórax de <i>Myrmecocystus</i> de las seis poblaciones de la Península de Baja California. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de del tórax representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y las líneas en la gráfica del plano cartesiano.	30
10. Gráfica del ACP de los tórax de <i>Myrmecocystus</i> de las cuatro poblaciones norteñas, Punta Mazo, Santa Rosalita, Guerrero Negro, Punta Abrejos. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de las cabezas representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y líneas en la gráfica del plano cartesiano.	31

11. Gráfica de análisis de componentes principales del tórax de *Myrmecocystus* de las 2 poblaciones sureñas, Las Barrancas y Bahía Magdalena. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones del tórax representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecian los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y las líneas en la gráfica del plano cartesiano. 32
12. Gradillas de deformación representando los cambios de formas de las cabezas de cada una de las seis poblaciones de las seis poblaciones de *Myrmecocystus* (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosalíta, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abreojos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena) con relación al cambio de tamaño, en donde los valores bajos (-) representan cabezas pequeñas y los valores altos (+) cabezas grandes..... 35

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Número de individuos fotografiados para cada duna costera para la toma de datos morfométricos de cabeza y tórax. Los colores mencionados para cada duna costera corresponden a la figura 1	16
2. Valores de significancia (P) de las distancias entre las configuraciones de la cabeza de las 6 poblaciones muestreadas (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosaliíta, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abreojos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena), basadas en un PERMANOVA de una vía. Las celdas sombreadas en gris son comparaciones interespecíficas.	25
3. Valores de significancia (P) de las distancias entre las configuraciones del tórax de las 6 poblaciones muestreadas (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosaliíta, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abreojos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena), basadas en un PERMANOVA de una vía. Las celdas sombreadas en gris son comparaciones interespecíficas.	29
4. Valor del Generalized Goodall F-test (F) y valor de significancia (P) de la correlación (R^2) entre el tamaño y la forma de la cabeza y del tórax para <i>Myrmecocystus</i> sp. "norte" y <i>Myrmecocystus</i> sp. "sur", y sus seis poblaciones (PM = Punta Mazo, SR = Santa Rosaliíta, GN = Guerrero Negro, PA = Punta Abreojos, LB = Las Barrancas, BM = Bahía Magdalena). Los valores en negrita representan casos en donde se detectó variación alométrica.	37

Capítulo 1. Introducción

Todas las formas de vida son producto de la interacción entre organismos y ambiente, este fenómeno, ha fascinado a los naturalistas y biólogos evolutivos. Repetidamente ha surgido la pregunta de si las diferencias de forma entre poblaciones y especies geográficamente aisladas representan adaptaciones locales, o si son el resultado de cambios morfológicos por procesos aleatorios como la deriva génica (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Cols, 1999). También, los ambientes parecidos pueden favorecer rasgos similares en diferentes linajes evolutivos, debido a procesos de convergencia o selección estabilizadora (Losos, 2011).

Los ambientes extremos son idóneos para contestar estas preguntas, dado que se tienden a encontrar especies con adaptaciones morfológicas específicas para sobrevivir en ellos (Sommer y Wehner, 2012). Un ejemplo de ambientes extremos son las dunas costeras, formaciones sedimentarias originadas por vientos que se encuentran por encima de la velocidad umbral (μ) (5 m/seg) (viento que inicia el movimiento de las partículas del suelo), con un suministro continuo de arena, y una barrera (vegetación o sedimento) que disminuya la velocidad del viento y acumule la arena transportada. Su formación puede ser desde pequeños montículos de 0.5 m (“dunas embrionarias”), hasta los 100 a 130 m de altura, extendidas por varios kilómetros tierra adentro (Chen, 2015; Espejel et al., 2017; Glasier et al., 2019). Las dunas costeras se clasifican según la dirección y velocidad del viento, de forma transversal, parabólica, barján, longitudinal y estrella. Están presentes en tres tipos de paisajes, 1) valles fluviales, 2) regiones áridas, y 3) costas marinas y lacustres (Gornish y Miller, 2010; Semarnat, 2013; Muñoz- Vallés y Cambrollé, 2015).

Entre los distintos tipos de dunas no existen diferencias en cuanto a los principios físicos que rigen su movimiento ni en los procesos aerodinámicos de la dirección del viento, las principales diferencias son ocasionadas por factores bióticos y abióticos propios de las dunas (Psuty, 2008; Maun, 2009). La vegetación es un elemento esencial para la formación de dunas, ya que de ella depende su estabilidad, y movilidad, que sean semimóviles o estabilizadas. La vegetación de las dunas costeras se le denomina “vegetación halófitas”, y se caracteriza principalmente por la tolerancia a la sal y otras características como, sequía, alta temperatura superficial, abrasión por arena y baja cantidad de nutrientes (Hesp, 1991; André et al., 1994; Hesp, 2000). Las dunas costeras se encuentran limitadas a las playas arenosas y a la dinámica de su vegetación halófitas y exposición al viento (Ranwell, 1972; Malavasi et al., 2013; Jiménez- Orozco et al., 2015).

En México las dunas costeras cubren 1% de su superficie (≈ 8000000 ha) distribuidas en un 80% del litoral costero mexicano. La península de Baja California cuenta con las dunas con menor perturbación antropogénica en comparación con las dunas localizadas en el Golfo de México (Russell y Johnson, 2000; Durán et al., 2007; Jiménez Orozco et al. 2015). La mayoría de las dunas de Baja California carece de estudios relacionados con la fauna que las habitan, se conoce mejor su geomorfología y sobre la vegetación que se desarrolla sobre ellas (Jiménez- Orozco et al., 2015). La península de Baja California se formó durante el mioceno tardío (5-6 millones de años), por el desplazamiento de las placas tectónicas del Pacífico y de América del Norte, el resultado fue la separación de la península bajacaliforniana de la costa mexicana continental y la expansión del mar de Cortés (Grismes, 2000; Riemann y Ezcurra, 2005). Los complejos montañosos que se extienden de norte a sur de la península crean un gradiente fisiográfico con una diversidad de ecosistemas únicos que albergan a diversos organismos terrestres, en su mayoría endémicos. A comparación de los sistemas montañosos, la formación de las dunas costeras ha sido relativamente reciente y aun no se cuenta con mucha información sobre su surgimiento. Johnson (2021) menciona la existencia de dunas “fossilizadas” después de la glaciación hace 125, 000 años. A lo largo de la península las dunas costeras abarcan cerca de 250, 000 ha, cada una con características propias (Semarnat, 2013; Jiménez- Orozco et al., 2015).

Las dunas son consideradas sistemas discretos en el tiempo debido a que influyen sobre la dinámica población de las distintas especies que las habitan (McLachlan, 1991; van der Maarel, 2003; Muños- Vallés y Cambrollé, 2015). Las dunas costeras, por estar separadas entre si a lo largo de las costas pueden albergar biodiversidad de manera similar al de las islas de archipiélagos. Por ello, son un modelo idóneo para estudiar las adaptaciones y las diferencias en formas de las poblaciones y especies que las habitan. Las hormigas son un grupo que parece estar particularmente bien adaptados a las dunas costeras de la península de Baja California. Algunas especies de hormigas del género *Myrmecocystus* (Snelling, 1976) que habitan las dunas costeras, presentan características conspicuas, tales como, la ausencia de obreras que almacenan azúcares (repletas), menor tamaño que otras especies de su género, una coloración marrón oscura, que dificulta su identificación (van Elst, 2021; Grzés et al., 2021; Sankey-Alamilla Com. Pers.). Como muchas hormigas, las *Myrmecocystus* son sensibles a las perturbaciones que alteran la forma de las dunas costeras, por lo tanto, son indicadores de perturbación (Chen et al., 2015; Durou et al., 2002).

Las hormigas mieleras *Myrmecocystus* presentan afinidad Neártica, se distribuyen desde el norte del estado de Washington, limitadas por las montañas Rocallosas al este, hasta el sur del altiplano mexicano (Latke, 2003; Fisher y Cover, 2007). *Myrmecocystus* incluye especies endémicas de hábitats áridos y semiáridos, por lo tanto, las especies de *Myrmecocystus* predominan en los cuatro desiertos americanos,

la Gran Cuenca y los desiertos de Mojave, Sonora y Chihuahua (Snelling, 1976; 1982). De las 29 especies descritas de *Myrmecocystus*, 16 son nativas de Baja California (Guenard et al., 2017). En un complejo de seis dunas costeras de la costa del Pacífico bajacaliforniano, con base en análisis filogenéticos de datos moleculares se detectaron dos especies de *Myrmecocystus* nuevas para la ciencia y sin descripción de su diferenciación morfológica (ver Johnson y Ward, 2002; Sankey Alamilla, Com. Pers). Debido a la falta de caracteres morfológicos que ayuden a delimitar especies morfológicas, distintos autores han señalado dentro del género *Myrmecocystus* la presencia de especies crípticas (especies morfológicamente idénticas, pero genéticamente distintos) (Kronauer et al., 2004; van Elst et al., 2021).

El tema de las especies crípticas en hormigas ha generado controversia entre taxónomos y biólogos evolutivos en las clasificaciones filogenéticas (Seiferd, 2009). Por ejemplo, Mayr (1936) hipotetizó que el poco desarrollo de rasgos morfológicos en insectos se debe a la sofisticada comunicación química, como sucede con las hormigas. Por otra parte, los rasgos morfológicos pueden presentar una manifestación diagnóstica diminuta o inusual en la forma de los organismos estudiados, lo que causa que se manifiesten como especies pseudocrípticas (Smith y Cognato, 2022). De la existencia de especies crípticas o pseudocrípticas en hormigas ha resultado la necesidad de analizar su variación morfológica con nuevas técnicas de estudio para conocer mejor su diversidad dentro de los ecosistemas. En el caso de las *Myrmecocystus* de las dunas costeras del Pacífico bajacaliforniano, el uso de los marcadores moleculares ha sido implementado para delimitar especies que no se pueden distinguir con métodos morfométricos tradicionales (van Elst et al., 2021).

Gracias a los avances de la biología molecular, existen técnicas basadas en muestras de ADN para detectar posibles especies crípticas (Herbert et al., 2003; Stoeckle, 2003). El complementar estudios moleculares con análisis morfológicos, permite medir los cambios del fenotipo de los individuos y poner a prueba la veracidad de las “especies crípticas” con enfoques integrativos. Considerando alternativas a los estudios moleculares, se han desarrollado dos métodos de cuantificación morfométrica basados en los análisis uni y multivariados, la morfometría tradicional (MT) y la morfometría geométrica (MG).

La MT es un método cuyos datos primarios se basan en distancias, índices y ángulos (Figura 1). Con la MT es posible cuantificar la covariación en las medidas morfológicas y evaluar los patrones de variación dentro y entre las muestras. Sin embargo, la MT presenta diversos problemas tanto en la metodología en la captura de datos, así como, los análisis estadísticos que se aplican (Aguirre y Prado, 2018; Tatsuta et al., 2018). Adams et al., (2004) enlistan 4 problemas de la MT: 1) Las diferencias de la forma basados en distancias lineales describen fundamentalmente diferencias en el tamaño, el tamaño o la escala de los

organismos no se eliminan. 2) La homología en las distancias lineales son difíciles de evaluar, porque muchas distancias no están definidas por puntos homólogos. 3) Dentro del conjunto de datos pueden existir medidas iguales de dos formas diferentes, sin que estas distancias sean equivalentes u homólogas, lo que podría ocasionar errores al momento de traspasarlos. 4) No es posible visualizar los cambios de la forma a partir de gráficas debido a que las relaciones geométricas entre las variables no se conservan.

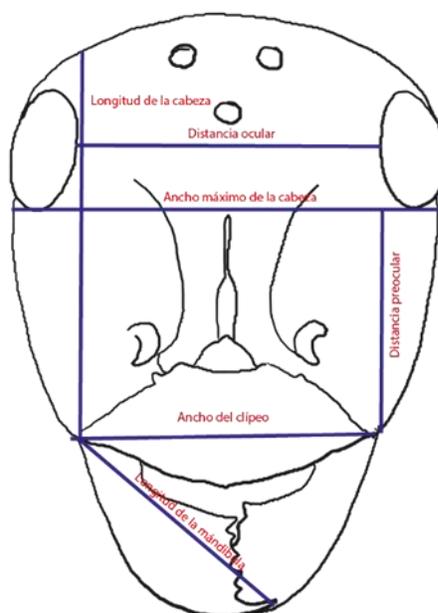


Figura 1. Imagen representativa donde se muestran los caracteres morfométricos que se miden comúnmente en Morfometría Tradicional (MT) de hormigas

Por otro lado, la MG es un método cuyos datos primarios están basados en puntos homólogos o puntos anatómicos de referencia denominados en inglés como “landmarks” (en lo sucesivo en este estudio se utilizará landmarks para referirse a los puntos anatómicos). Los landmarks se encuentran dispuestos en los ejes de un plano cartesiano, que pueden ser de dos (X, Y), o tres dimensiones (X, Y, Z). El uso de landmarks con coordenadas cartesianas permite describir la variación de la forma, manteniendo intacta la estructura geométrica de la configuración. Así, la forma no se ve afectada por el tamaño, posición y orientación del organismo en cuestión (Aguirre y Prado, 2018) (ver Figura 2). A diferencia de la de la MT, el tamaño no se correlaciona con la forma, esta se elimina debido al escalado de las configuraciones y el tamaño centroide (la distancia entre landmarks y el centro de la forma). Por lo tanto, la forma del objeto de estudio no se describe en términos de sus dimensiones, sino con base en la relación espacial entre sus partes (Ibacache et al., 2010; Galán, 2016).

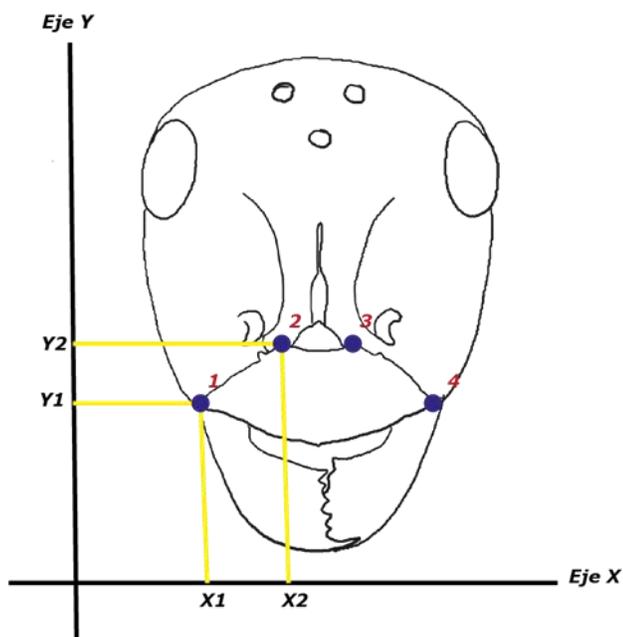


Figura 2. Imagen representativa de la cabeza de hormiga *Myrmecocystus*, mostrando la posición de cuatro landmarks digitalizados pertenecientes al clipeo. La posición de los landmarks en un plano 2D puede estar definido con dos coordenadas, uno para el eje X y otra para el eje Y. Las líneas amarillas son un ejemplo, de donde estarían los valores de los landmarks 1 (X_1, Y_1) y 2 (X_2, Y_2). Las líneas no fueron dibujadas para los landmarks 3 y 4 para no provocar confusiones en el ejemplo.

El tamaño del centroide de la forma de un organismo se basa en todos los landmarks en torno a su medida, para una pequeña variación isotrópica de las coordenadas de los landmarks en su forma total, se encuentra en el centro de las configuraciones y se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre el centro geométrico de la forma y sus landmarks (Bookstein, 1991) (ver Figura 3). Estos elementos (landmarks, centroides y su variación) permite observar a posteriori, tanto estadísticamente como visualmente, que región o estructura está variando de forma y como están ocurriendo estos cambios morfológicos, sin importar el origen que los provoca, por ejemplo, cuestiones genéticas, ambientales o aleatorias (desconocidas) (Adams et al., 2004; Ibacache et al., 2010; Jaramillo, 2011; Menéndez, 2011).

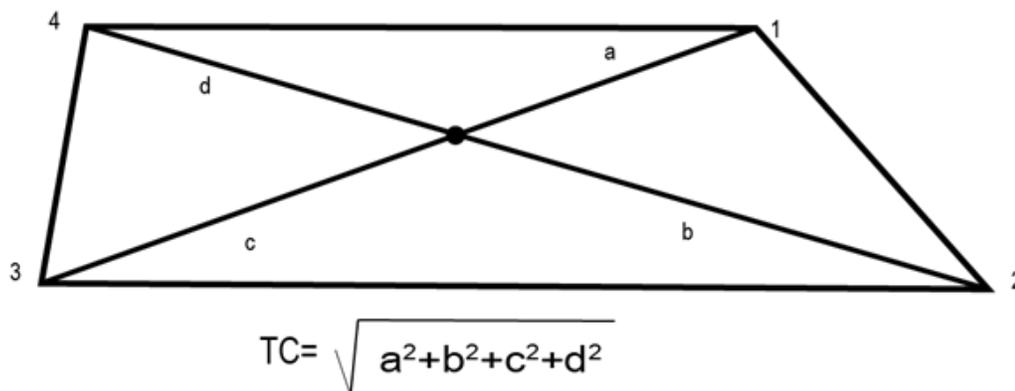


Figura 3. Método para estimar el tamaño centroide. Tomado de Ibacache et al. (2010).

Los análisis con métodos de MG permiten realizar interpretaciones biológicas precisas acerca de las diferencias morfológicas entre individuos, poblaciones y especies (Klingenberg, 2013; Benítez y Püschel, 2014; Friedrich et al 2014; Villalobos-Leiva y Benítez, 2020).

La importancia de definir la “forma” de los organismos, radica en su valoración de conocer con precisión qué es, qué propiedades exhibe y como puede ser interpretada. Kendall (1977) la define como “toda información geométrica que resulta de retirar los efectos de la posición, escala y rotación de un objeto”. Esta definición ha sido utilizada en distintos trabajos morfométricos; sin embargo, aunque logra capturar gran parte de las características visuales, no incluye la parte sensorial de los objetos, lo que impide una interpretación completa de la forma. A grandes rasgos, Costa y César (2001) definen la “forma” como “cualquier entidad visual única, distinta, completa y unida”. Esta definición podría complementar la definición de Kendall (1977), ya que también toma en cuenta la superficie como una entidad de la forma (ver Figura 4).

La integración de las características de la “forma” se puede representar a través del concepto matemático de “conectividad”, denominado como “*shape*” en inglés, y que se refiere a cualquier conjunto de puntos conectados que pueden estar dados por valores continuos y discretos (Costa y Cesar, 2001; Dryden y Kent, 2015). Zelditch et al., (2004) definen a “*shape*” como puntos discretos en el espacio, bien definidos.

Debido a que el término “*shape*” no tiene una traducción al castellano, muchas publicaciones en español toman el término “forma” para referirse a la “forma pura” o “*shape*” de los objetos u organismos a medir. En este estudio se usará el concepto de “forma” para referirse a la configuración de los individuos y todas sus características y propiedades (para más detalle ver van der Molen et al., 2007; Ibacache et al., 2010; Jaramillo, 2011; Benítez y Püschel, 2014).

En la MG, la forma de los organismos se obtiene por la superposición de los landmarks sobre las estructuras biológicas, para posteriormente convertirlas en coordenadas. Las coordenadas obtenidas corresponden a datos crudos donde se encuentra la información de la variación de la forma, así como las diferencias causadas por el tamaño, la orientación y la posición en la que fueron tomadas las estructuras morfológicas, con estos datos no es posible hacer una comparación de los cambios en la forma, ni de la dirección que está tomando, por ello es necesario recurrir a un análisis de ordenamiento estadístico como los análisis de Procrustes (Jaramillo, 2011).

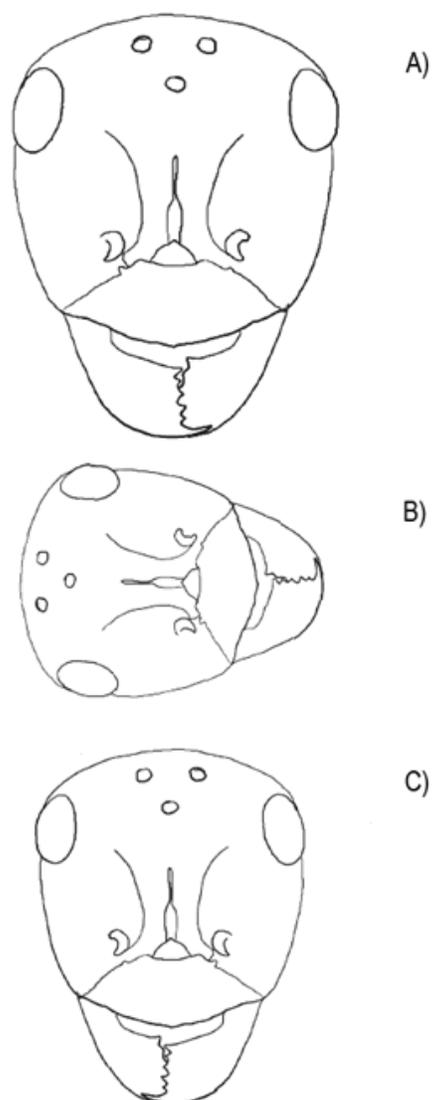


Figura 4. Representación gráfica de la cabeza de una hormiga de *Myrmecocystus*, donde se muestra como la forma no se ve afectada por el (a) tamaño, (B) posición y (C) orientación.

A pesar de que el tamaño y la forma son variables independientes, a menudo se correlacionan. En casos donde el tamaño y la forma cambian con proporciones diferentes (i.e., desproporcionalmente), este proceso de crecimiento se le denomina “alométrico”. La alometría en los organismos se puede detectar comparando la misma estructura de individuos en diferentes etapas de desarrollo (alometría ontogenética), la misma estructura (comparando dos o más estructuras) en individuos/poblaciones de un mismo estadio (alometría estática), o comparando estructuras dentro de un marco filogenético (alometría

evolutiva) (Cock, 1966; Kilngenberg y Zimmermann, 1992). Así la alometría puede deberse al desarrollo y crecimiento natural u ontogenético de los organismos vivos (Ibacache et al., 2010; Galán, 2016).

1.1 Antecedentes

Los primeros estudios en dunas costeras en México, realizados por grupos de investigadores extranjeros son desde la década de 1960, se enfocaron en su dinámica vegetal y sedimentaria (Psuty, 1965; Inman et al., 1966). Los estudios por ecólogos latinoamericanos iniciaron hace 50 años; particularmente en México hubo un incremento de este tipo de estudios entre las décadas de 1990-2010, y la mayor producción de artículos se presenta en la última década (v.g. Martínez et al., 2006; Jiménez- Orozco et al., 2015). La flora de las dunas costeras de México está compuesta por vegetación halófila constituida por 153 familias, 897 géneros y 2075 especies (Espejel et al., 2017). A nivel nacional, la pérdida de vegetación dentro de estos ecosistemas ha sido registrada hasta de un 14.2%, lo que equivale a 259 km² de territorio desde el 1976 - 2000 (Seingier et al., 2009). A pesar de la gran extensión que tienen las dunas costeras en México, estos ecosistemas han sido poco valorados y por ende poco estudiados (Semarnat, 2013).

En cuanto a su fauna y sus procesos ecológicos, las dunas costeras también han sido poco estudiadas (Jiménez- Orozco et al., 2015). En México, el panorama ecológico de estos ecosistemas es de ambientes muy deteriorados, donde las dunas costeras han perdido cerca del 50% de su territorio, las cuales han sido convertidos en sitios agropecuarios o zonas urbanizadas (Martínez et al., 2006; Gornish y Miller, 2010; Jiménez- Orozco et al., 2015). Las dunas del Golfo de México han estado sujetas a constantes presiones de cambio por el establecimiento de puertos industriales y comerciales, mientras que las dunas del Pacífico norte están menos perturbadas (Russell y Johnson. 2000; Dúran et al., 2007).

La atención que se le ha brindado a las hormigas en las dunas costeras ha sido menor que otro tipo de fauna dunar. Las hormigas de las dunas costeras contribuyen con servicios ecosistémicos muy importantes como la compactación y remoción del suelo, el mantenimiento del material vegetal, disminuyendo la capa de la materia orgánica. Son competidores y reguladores directos de los artrópodos marinos, disminuyen las poblaciones de insectos herbívoros y contribuyen a la dispersión de semillas (Duruo et al., 2002; Bonte et al., 2003; Cuautle et al., 2015; Chen et al., 2015; Glasier et al., 2019). Como la mayoría de las hormigas, estas presentan sensibilidad a la perturbación del hábitat y responden a los cambios de manera similar a otros taxa (Chen et al., 2015).

La mayor riqueza y abundancia de hormigas dentro de las dunas se distribuye según aumenta la altitud desde el nivel del mar. Se ha comprobado que las hormigas que habitan las dunas costeras tienen una estrecha relación con el tipo de vegetación dunar y más con las que se forman por una vegetación arbustiva (ver Díaz- Castelazo et al., 2004; Lassau y Hochuli, 2004; Gornish y Miller, 2010). Las dunas costeras proveen a las hormigas un ecosistema idóneo para su diversificación, su tipo de suelo arenoso les facilita la excavación para la construcción de túneles a comparación con los suelos con mayor contenido de arcilla (Howe et al., 2010; Grzés et al., 2021). Dentro de las dunas se encuentran seis de los siete grupos funcionales de hormigas existentes propuestos por Andersen (1955; 1997): Dolichoderinae dominantes, Camponitini subordinadas, especialistas en determinado clima, especies diminutas (especies de hormigas que son difíciles de ver debido a su tamaño muy pequeño; en cuanto a grupos funcionales), oportunistas y Myrmicinas generalistas. El único grupo que no coloniza las dunas costeras son las depredadoras especialistas, mientras que las oportunistas son las más diversas en este ecosistema (Chen et al., 2015).

En estudios de MG de insectos, se han propuesto estructuras anatómicas de análisis como las alas (e.g, lepidóptera, hemíptera, odonata, himenóptera y ortóptera), cabeza, tórax, forma del cuerpo, élitros (e.g, coleópteros), mandíbulas y genitales (Roth y Mercer, 2000; Hernández et al., 2015 y Tatsuta et al., 2018). La estructura poco recomendada en estudios de MG de insectos es el abdomen ya que presenta grandes cambios en la forma producto de la alimentación (Jaramillo, 2011). Las hormigas cuentan con estructuras como un exoesqueleto firme y una morfología que no varía después de la fase adulta, característica que comparte con la mayoría de los hexápodos. Estas características facilitan el estudio de la MG, ya que sus rasgos son claramente diferenciables, lo que facilita la descripción de la variación de la forma y pueden ser reproducibles por cualquier entomólogo (Tatsuta et al., 2018; Csósz et al., 2021). Las estructuras más estudiadas en el grupo de las hormigas han sido el contorno de la cabeza (Giley et al., 2010; Perfilieva, 2010), el pronoto y tórax (Yazdi, 2014; Galbán et al., 2021), las mandíbulas (Manting et al., 2015) los genitales en los machos (Tozetto y Latke, 2020), y las alas en fases reproductoras (reina y macho), al igual que en hormigas fosilizadas donde esta estructura se ha conservado (Perfilieva, 2010; Katze et al., 2018). Actualmente son pocos los estudios realizados para comparar el ritmo de evolución entre los diferentes rasgos morfológicos de las hormigas; sin embargo, los cambios morfológicos podrían ser un indicativo de lo que está ocurriendo entre la vegetación y su ambiente (Yates et al., 2014; Friedman et al., 2020).

La morfología de las hormigas *Myrmecocystus* se debe al resultado de la acción directa de la presión ambiental que impulsa la expresión fenotípica mediado por genes. Uno de los resultados de estos cambios de forma es el polimorfismo de castas, lo cual se divide en cuatro formas diferentes (reina, obrera mayor y obrera menor) y una para el macho (Snelling 1976; 1982; Hölldobler y Wilson 1990). En cuanto al

comportamiento social de las *Myrmecocystus*, se han registrado especies con conducta de pleometrosis; colonias fundadas por múltiples reinas que podrían estar emparentadas o no. Este comportamiento sugiere una historia evolutiva adaptativa para *Myrmecocystus*, ya que ofrece ventajas para las reinas fundadoras, con más probabilidad de sobrevivir en el forrajeo y así acelerar el crecimiento de una colonia que provoca poblaciones con la posibilidad de abarcar áreas más extensas de territorio y de esta forma tomar el control de los recursos (van Elst et al., 2021).

Las dos especies de *Myrmecocystus* detectadas con base en análisis filogenéticos con datos moleculares (Sankey Alamilla, com. Pers.) y aún sin describir de las dunas costeras del Pacífico bajacaliforniano, se encuentran distribuidas en dunas costeras discretas y separadas geográficamente, en un eje de norte a sur. Debido a su gran similitud morfológica, se tendería a sugerir que podrían compartir un ancestro común reciente, y por causa de poco tiempo de divergencia no se ha desarrollado suficiente variación morfológica entre ellas. Sin embargo, estas dos especies de *Myrmecocystus* no son especies hermanas ni están asociados a un mismo clado filogenético (Sankey Alamilla, Com. Pers.) Esto último podría ser indicativo de procesos de convergencia morfológica en ambientes parecidos. A niveles poblaciones, se podría inferir la existencia de cambios en la forma de sus individuos, resultado de adaptaciones locales o cambios genéticos aleatorios. Por tanto, resulta importante analizar cómo es la variación morfológica de las poblaciones de las dos especies nuevas de *Myrmecocystus* de Baja California, y realizar inferencias ecológico-evolutivos sobre los posibles procesos que la causan.

1.2 Justificación

Las dunas costeras son ambientes únicos y seriamente amenazados por los cambios antropogénicos, incluyendo el del cambio climático global. Así mismo, están en riesgo de extinción los organismos adaptados a vivir de forma exclusiva en ellas. Por ende, impera el estudio de su fauna, ya que no se dispone de información detallada y confiable sobre su historia natural, como es el caso de las especies del género *Myrmecocystus*. Estas especies presentan complejidad taxonómica debido a la presencia de especies crípticas (Kronauer et al., 2004; van Elst et al., 2021). Los estudios genéticos de poblaciones y de especies aportan al conocimiento de la taxonomía, sistemática y biodiversidad; sin embargo, dichos estudios conllevan un costo elevado y se requiere de la integración de métodos que describan información sobre la variación de la forma asociada a una caracterización molecular. La morfometría geométrica, además de su bajo costo, ha sido una excelente herramienta fiable para los estudios de la delimitación de especies, inclusive para “especies crípticas”. Por tanto, en este estudio se pone a prueba la morfometría geométrica

como herramienta para vislumbrar la variación de las formas de *Myrmecocystus* de las dunas costeras bajacalifornianas, lo cual permitirá avanzar en un futuro con más estudios de este tipo para otras especies del género, así como para otros organismos dunares.

1.3 Hipótesis

Dado el aislamiento geográfico de las dunas costeras de la Península de Baja California, aunado a sus características bióticas y abióticas extremas de cada duna costera, se espera encontrar variación morfológica entre las especies y poblaciones de hormigas *Myrmecocystus* spp.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Identificar si existen variación morfológica entre las especies y poblaciones de hormigas *Myrmecocystus* de las dunas costeras del Pacífico bajacaliforniano para detectar los rasgos morfológicos que delimitan

1.4.2 Objetivos específicos

1. Identificar si existen diferencias morfológicas intra e interespecíficas en las diferentes poblaciones de hormigas.
2. Identificar diferencias morfológicas con relación al tamaño de los individuos por cada población.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Recolecta de hormigas

Las hormigas utilizadas para el estudio de morfometría geométrica fueron recolectadas de manera directa (con aspiradoras bucales) en seis dunas costeras ubicados en la península de Baja California a lo largo de la costa del pacífico. De norte a sur, las dunas muestreadas se encuentran representadas por un color para distinguirlas dentro de la figura 5, como sigue: Punta Mazo (Verde) (30.424333° N; -116.012529° S), Santa Rosalía (Azul) (28.933796° N; -114.488113° S), Guerrero Negro (Rojo) (28.048205° N; -114.033533° S), Punta Abreojos (Naranja) (26.719174° N; -113.559251° S), Las Barrancas (Morado) (25.990841° N; -112.194048° S) y Bahía Magdalena (Amarillo) (24.604968°N; -111.789952° S). En un estudio previo, las hormigas muestreadas se trataron de identificar a nivel especie con claves dicotómicas morfológicas (Snelling 1976; 1982); sin embargo, no se lograron identificar, por lo que se les aplicó métodos de identificación molecular (Sankey Alamilla, Com. Pers.). Con base en los resultados moleculares, se logró delimitar dos especies de hormigas *Myrmecocystus*: una especie representada por las poblaciones presentes en las cuatro dunas norteñas (i.e., Punta Mazo, Santa Rosalía, Guerrero Negro y Punta Abreojos), y una segunda especie representada por las poblaciones de las dos dunas sureñas (i.e., Las Barrancas y Bahía Magdalena). En este contexto, en el presente trabajo y en lo consecutivo, se nombrarán como *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur”, respectivamente. Después de la recolecta, los individuos se limpiaron las muestras de agentes externos como arena y otros artrópodos, se preservaron en alcohol al 96% y se procedieron a preservar en el congelador hasta su montaje.

2.2 Montaje y toma de fotografías

El proceso de preservación de las hormigas se llevó a cabo a través de montaje entomológico. Para ello las hormigas fueron montadas utilizando pequeños triángulos de papel (3mm de ancho x 7 mm de largo, tamaño estándar), utilizando la parte más ancha para colocar los alfileres (figura 6). El montaje de hormigas se realizó en la región inferior de la zona torácica, esta región no afecta la identificación taxonómica de las hormigas y con este montaje se puede apreciar todas las partes de su cuerpo (ver Figura 7). El proceso de montaje consistió en abrir con los alfileres las mandíbulas y las antenas. Las propatas se

dirigieron hacia el frente, las mesopatas y metapatatas hacia atrás. Todos los individuos se montaron completamente secos (Vásquez – Bolaños, 2022).



Figura 5 Mapa de la península de Baja California, con los sitios de recolecta de las hormigas *Myrmecocystus* y las ecorregiones donde se localizan.

Para implementar el método de MG, es necesario contar con una serie de imágenes fotográficas de las estructuras de los organismos a analizar. Estas imágenes pueden estar en formato 2D o 3D. Las imágenes en 3D presentan algunos problemas a la hora de interpretar los datos debido a la dimensión de la figura. Por otro lado, las imágenes en 2D mantienen la coplanaridad de los puntos anatómicos de referencia y son claramente definibles (Zelditch et al., 2004; Ibacache et al., 2010). En este estudio se decidió trabajar con imágenes en 2D de las formas de la cabeza y tórax, debido a que son las estructuras más estudiadas dentro de las hormigas y presentan más diferenciación de forma a niveles intra e interespecífico.

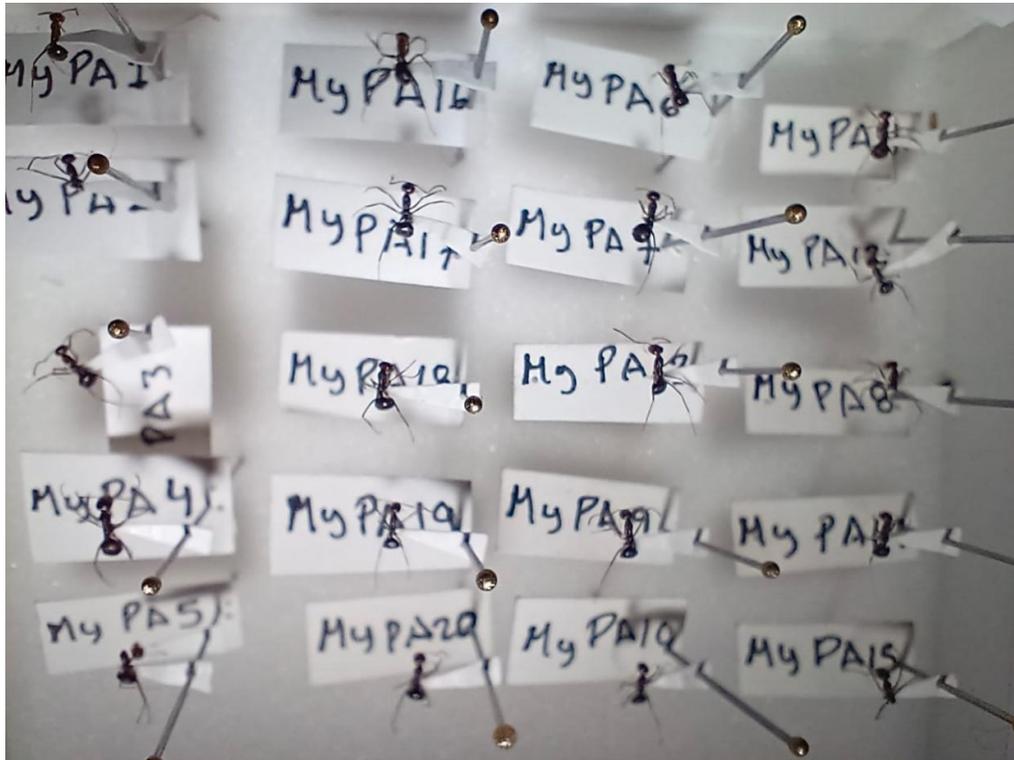


Figura 6. Fotografía de hormigas del género *Myrmecocystus* preservadas con la técnica de montaje entomológico, siguiendo los criterios de Vásquez-Bolaños (2022) con una escala de 10 mm.

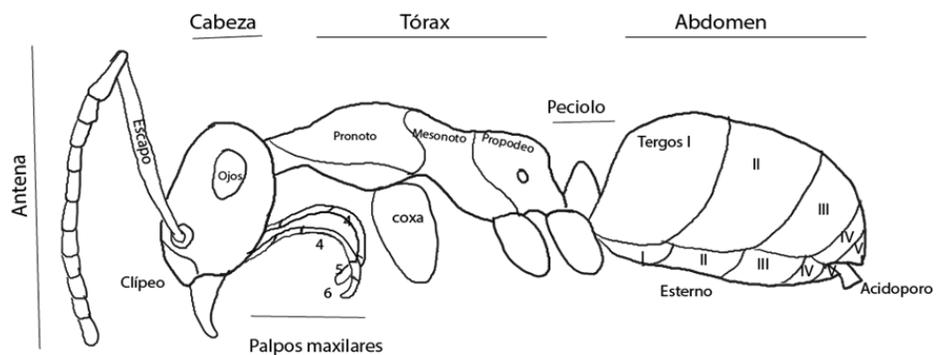


Figura 7. Morfología general de las hormigas del género *Myrmecocystus*, se distingue fácilmente gracias a sus palpos maxilares en donde el 4 segmento es más largo que el 5 y el 6.

Para las fotografías se utilizó una plataforma de unicel de 2 cm de alto, con el fin de estandarizar todas las muestras para que se encuentren a la misma distancia focal del microscopio estereoscópico. En la toma de fotografías se utilizó una cámara de microscopio INFINITY 1-1 M de Lumenera, con una resolución de 1280 x 1024 y 120 fps (fotogramas por segundo). Para estandarizar la proporción entre las dimensiones de los individuos, se utilizó una escala de 10 mm (Figura 8).

Se tomaron fotografías de 105 individuos del plano frontal para la cabeza, y de 93 individuos para el tórax en vista dorsal. El número de individuos fotografiados por población varió debido a que no se pudieron recolectar de manera homogénea en cada duna (en Bahía Magdalena solo se recolectaron 9 individuos) o porque los individuos se encontraron maltratados ya sea en la cabeza o en el tórax. El total de individuos fotografiados por cada duna costera se enlista en la tabla 1.



Figura 8. Fotografía de la plataforma de unicel de 2 cm de alto, para la estandarización con respecto a la distancia focal del microscopio.

Tabla 1. Número de individuos fotografiados para cada duna costera para la toma de datos morfométricos de cabeza y tórax. Los colores mencionados para cada duna costera corresponden a la figura 1

Duna Costera	Morfología de cabezas	Morfología de tórax
1) Punta Mazo (verde)	18	15
2) Santa Rosalíita (azul)	20	15
3) Guerrero Negro (rojo)	20	20
4) Punta Abreojos (naranja)	20	18
5) Las Barrancas (morado)	18	16
6) Bahía Magdalena (amarillo)	9	9
Total:	105	93

La cabeza y el tórax son las estructuras más utilizadas dentro de la morfometría geométrica, son las estructuras mayormente esclerotizadas, que no se deforman ya que no cuentan con presencia de tejidos blandos (Giley et al., 2010). Para estandarizar la toma de fotografías de los rasgos utilizados para observar los cambios de forma, se siguieron las indicaciones sugeridas en la guía de montaje de hormigas de AntWeb (2010). La posición de la cabeza se hizo de manera frontal, asegurando que el clipeo se encuentre en el mismo plano que la cabeza. El tórax se tomó en vista dorsal, asegurándonos que el cuerpo de la hormiga no se incline demasiado hacia el frente o hacia atrás y que el punto del plano superior del enfoque se encuentre en el centro.

2.3 Toma de landmarks y semilandmarks

Los landmarks son puntos superpuestos que mantienen una homología ya que se encuentran situados en un mismo plano dentro de las intersecciones anatómicas de cada organismo, de esta forma cada una de las configuraciones de puntos deben ser iguales en todas las fotografías y pueden identificarse de manera fiable (Zelditch et al., 2004; Webster et al., 2010; Ibacache et al., 2010; Torcida y Pérez, 2012; Villalobos-Leiva y Benítez, 2020). Un landmark es el espacio que posee un “nombre” que le proporciona el operador. En nuestro caso se utilizó un acrónimo para cada fotografía nombrada con las iniciales del género, la duna a la que pertenece y el número del individuo, por ejemplo: “MyPA04”. El landmark, además del nombre incluye las coordenadas cartesianas que pueden ser de forma bidimensional (X,Y) o tridimensional (X, Y, Z) los cuales cumplen con la función de describir su posición en el espacio (Ibacache et al., 2010).

Para visualizar la forma total del organismo de estudio, se implementa el uso de semilandmarks para describir las estructuras curvas de las formas analizadas en donde las intersecciones no son visibles o simplemente no existen (Webster y Sheets, 2010). Para facilitar y diferenciar la forma dentro de las estructuras de los organismos, Bookstein (1991) sugirió una clasificación para los tres tipos de landmarks, 1) Tipo I, son aquellos puntos que cuentan con mayor evidencia biológica de su homología. 2) Tipo II, son aquellos que definen puntos de mínima o máxima curvatura (semilandmarks). 3) Tipo III, son puntos con al menos una coordenada ambigua (Torcida y Pérez, 2012; Sánchez, 2014; Galán, 2016) (Figura 9).

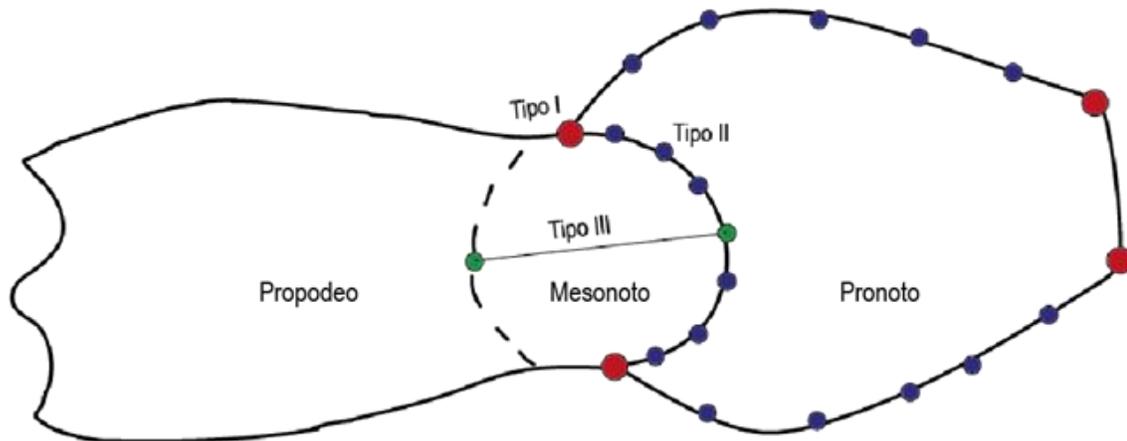


Figura 9. Representación gráfica del tórax de hormiga *Myrmecocystus* en vista dorsal, donde se puede observar los tres tipos de hitos según Bookstein (1991). Tipo I: Intersección de la sutura premesonotal e inicio del escudo que cubre el cérvix; Tipo II: Puntos de máxima curvatura, sutura premesonotal y bordes; Tipo III: constructo en el borde del mesonoto a un semilandmarks de la sutura premesonotal.

Para este estudio, la toma de landmarks y semilandmarks, así como los mismos análisis morfométricos se llevaron a cabo en la serie de TPs de Rohlf (2014). A cada individuo se le tomaron de la cabeza ocho landmarks y 27 semilandmarks. Los ocho landmarks fueron colocados de la manera siguiente: dos landmarks en los límites inferior y dos en los límites superior de los ojos; dos en ambos extremos del vértice donde inicia el clípeo; además se tomaron dos landmarks en los vértices superiores de la porción media del clípeo. Los semilandmarks fueron colocados de la manera siguiente: 20 para cubrir el contorno de la cabeza, cinco para el contorno de la parte superior del clípeo, que junto con los semilandmarks del contorno inferior de la cabeza forman una figura pentagonal con el vértice inferior semicurvo. Por último, se tomaron dos semilandmarks en la parte anterior de los ojos (Figura 10).

Para el contorno del tórax se colocaron seis landmarks y 34 semilandmarks. Los landmarks fueron distribuidos de la manera siguiente: dos landmarks al inicio del escudo que cubre el cuello cervical, dos en

los extremos laterales de la sutura premesonotal y dos en la parte posterior del lóbulo del propodeo (lóbulo propodeal), es decir, la región donde termina el tórax y comienza el pecíolo. Mientras que 28 semilandmarks se distribuyeron para cubrir el contorno, y seis sobre la sutura premesonotal para capturar la forma completa del pronoto, que es el primer segmento del tórax y cuyo tamaño es superior al del mesonoto y propodeo (Snelling, 1976; 1982) (Figura 11)

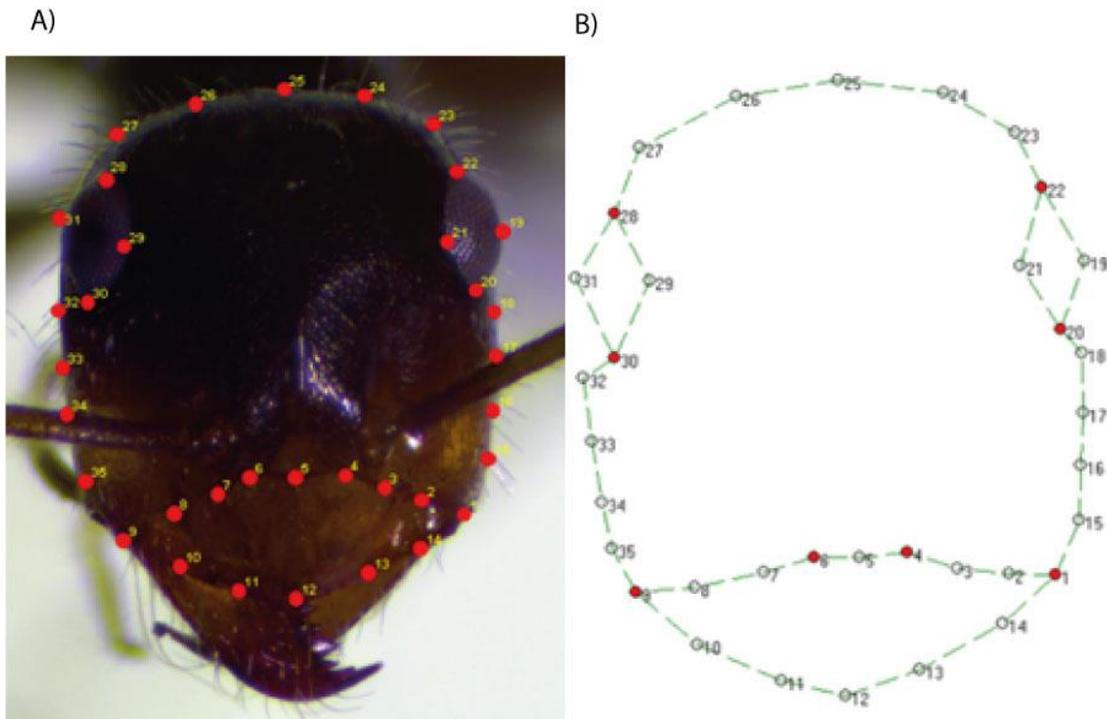


Figura 10. A) Distribución de landmarks y semilandmarks sin diferenciar sobre una fotografía de una cabeza en vista frontal de *Myrmecocystus* y B) representación vectorial de la forma en donde se diferencian los landmarks (puntos rojos) y de los semilandmarks (puntos blancos).

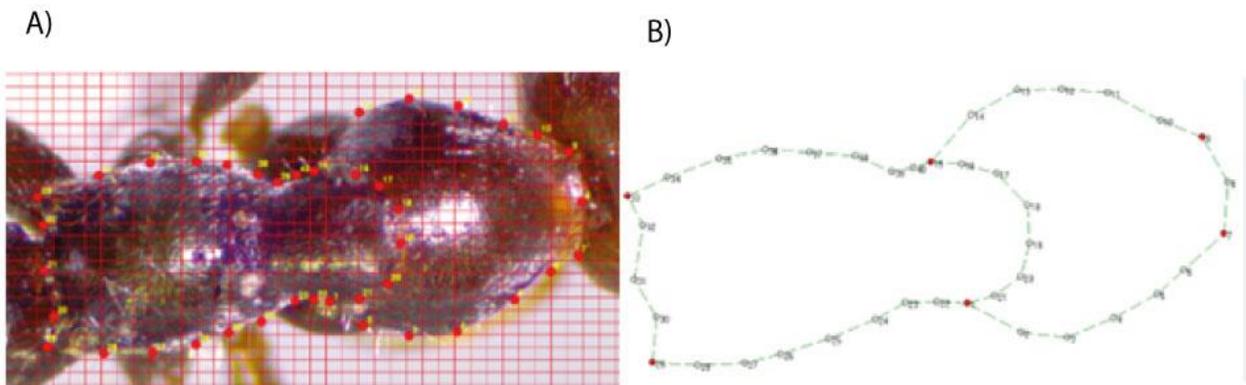


Figura 11. A) Distribución de landmarks y semilandmarks sin diferenciar sobre una fotografía del tórax en vista dorsal de *Myrmecocystus* (izquierda). B) Representación vectorial de la forma (derecha) en donde se diferencian los landmarks (puntos rojos) y de los semilandmarks (puntos blancos).

2.4 Análisis estadístico

Para eliminar los efectos causados por el tamaño, orientación y traslación de las configuraciones, y poder obtener la forma pura de los organismos a estudiar, es necesario utilizar el método de mínimos cuadrados generalizados o método de superposición de Procrustes. Este método es fundamental dentro de los estudios de la forma ya que enlaza la teoría de los espacios de forma sugerido por Kendall (1997), y proporciona la base matemática para la observación de la variación de las configuraciones (van der Molen et al., 2007). La serie de procedimientos que engloban los análisis de superposición de Procrustes se resumen a continuación (Bookstein, 1991) (Figura 12):

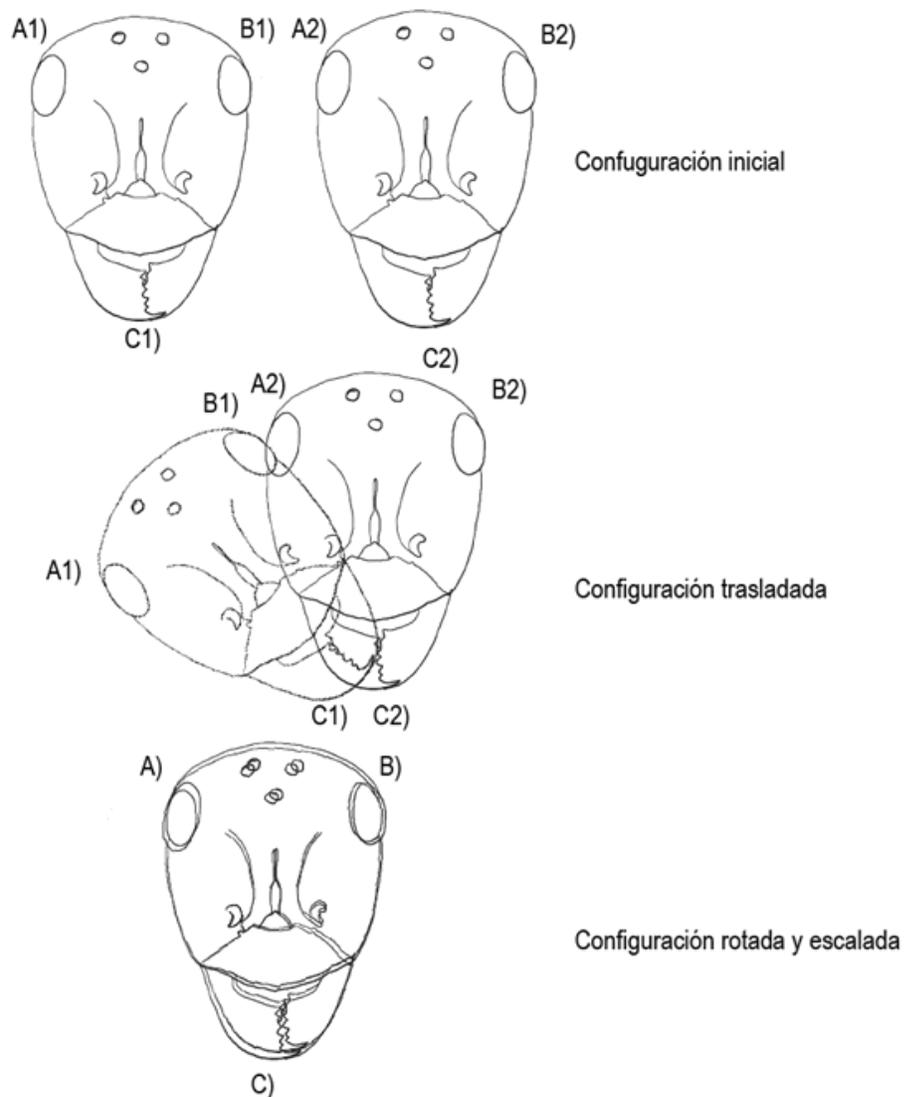


Figura 12. Superposición de Procrustes, los componentes de la variación no relacionados con forma se eliminan reescalando al mismo tamaño las configuraciones de landmarks, desplazando a la misma ubicación los centroides, y girando los landmarks a una posición común.

1. Todas las formas obtenidas son dirigidas al origen del espacio (coordenadas 0, 0), y ajustados a la forma media de la muestra para una ubicación homogénea.
2. Se elimina el tamaño escalando las configuraciones para generar un tamaño centroide. Este procedimiento no elimina las diferencias alométricas en la forma.
3. La variación de la posición se elimina cambiando las configuraciones para que compartan el mismo centro de gravedad.
4. Se rotan las configuraciones en relación con la primera forma hasta minimizar la suma de las diferencias cuadradas entre los landmarks homólogos.
5. Se repite el punto 1 al 4 con los datos obtenidos de los primeros análisis de formas para eliminar los efectos de la escala en las configuraciones (configuración consenso).
6. La configuración consenso se elimina cuando alcanza la superposición óptima de las formas.

Una vez obtenida la superposición óptima de las formas, es posible realizar operaciones estadísticas en el espacio tangente lineal asociado. Una manera de visualizar la forma de los organismos es a través de las gradillas de transformación de D'Arcy Thompson (1917). Esta gradilla nos permite visualizar el conjunto de puntos que se encuentran distribuidos en el espacio (Zelditch et al., 2004) (Figura 13).

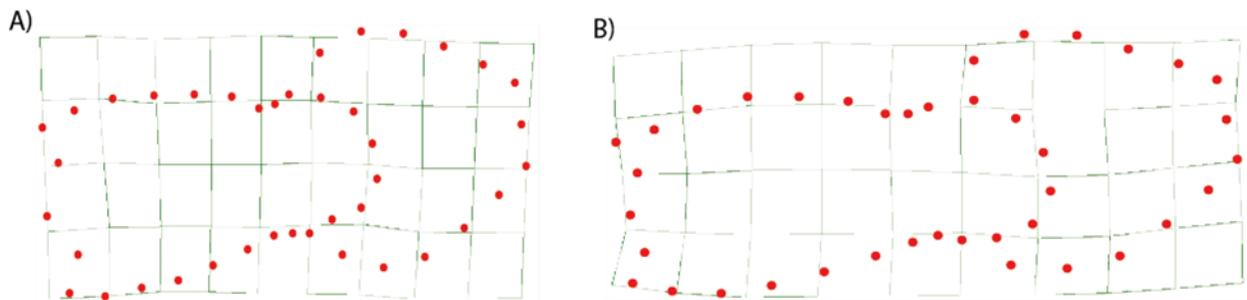


Figura 13. Representación vectorial sobredimensionada del tórax de *Myrmecocystus* para mostrar un ejemplo de deformación dentro de las gradillas, basados en el trabajo de Thompson (1917) en una configuración de 40 landmarks. A) Se representa una reducción del tórax. B) Se representa un alargamiento del tórax.

La función de las gradillas de deformación se basa en la metáfora de una placa de metal infinitamente delgada donde se encuentra localizada una configuración de landmarks (Bookstein, 1991; Ibacache et al.,

2010). Para poder visualizar los cambios de forma en un conjunto de landmarks, es necesario utilizar una configuración de landmarks como base, las demás configuraciones se van a tratar de manera independiente deslizándose sobre la configuración base dentro de las coordenadas X, luego en las coordenadas Y. Este deslizamiento hace que la placa sufra una distorsión que dependerá de las diferencias y similitudes de las configuraciones y se mide en términos de “energía de torsión” (Webster y Sheets, 2010). La energía de torsión se puede medir constituyendo variables de forma que abarca todas las dimensiones del espacio de la forma que se calcula con $2K-4$ para datos en 2D y con $3K-7$ para datos en 3D, donde K es el número de landmarks. Es decir, la visualización pierde grados de libertad para los análisis estadísticos que pueden realizarse de manera independiente (van der Molen et al., 2007; Ibacache et al., 2010).

En este estudio se puso a prueba las variaciones interespecíficas e intraespecíficas para lo cual se llevaron a cabo análisis estadísticos con las seis poblaciones juntas (representando las dos especies de *Myrmecocystus*), así como con las cuatro poblaciones norteñas (*Myrmecocystus* sp. “norte”) y las dos poblaciones sureñas (*Myrmecocystus* sp. “sur”). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el programa PASTv 3.11 (Hammer et al., 2001). Los landmarks y semilandmarks se superpusieron con los Análisis de Procrustes Generalizado. Después se calcularon los “relative warp (RW)” (los RW son los componentes principales de una distribución de formas en el espacio tangente al espacio de forma de Kendall, y se usan para describir las mayores tendencias en la variación morfológica entre especímenes dentro de una muestra (van der Molen et al., 2007)). Los RW se usaron como variables de la forma (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993). Así, se obtuvieron las gradillas de deformación de las poblaciones y especies para facilitar la observación y el análisis de la variación morfológica entre poblaciones y especies.

Los principales ejes de variación morfológica entre las seis poblaciones y las dos especies se analizaron mediante el análisis de componentes principales (ACP), apoyado por los análisis discriminantes (AD). El ACP es un método de ordenación que reduce la dimensionalidad de un conjunto de datos este se obtiene posterior a los análisis de Procrustes. Los datos se reducen realizando una descomposición de valores singulares de la matriz de varianza-covarianza y extrayendo los vectores propios resultantes, que posteriormente formarán los componentes principales (CP). Los CP que se producen son un conjunto de datos con menos combinaciones lineales y no correlacionadas de las variables del conjunto de datos original. Estos CP son estadísticamente independientes entre sí y, por tanto, pueden examinarse uno por uno (Strauss, 2010, Aguirre y Prado, 2018; Sayriama, 2018). Los análisis con ACP se utilizan para visualizar los cambios ocurridos en la forma a *posteriori* de los métodos estadísticos más robustos, y se calculan de tal manera que las variables del primer componente (CP1) represente la mayor variabilidad posible junto

con el segundo componente (CP2), lo cual es el eje ortogonal del CP1. El CP3 contiene la mayor variabilidad no contenida en los primeros dos componentes, lo cual es el eje ortogonal del CP1 y CP2. El conjunto de CP1 y CP2 obtendrá la mayor variabilidad de formas posibles y así sucesivamente, hasta que se reduce la dimensionalidad de los datos. Por otro lado, el AD es un análisis de agrupamiento sintético que asume que los grupos ya son conocidos; por lo tanto, optimiza la discriminación entre grupos por uno o más ejes (Strauss, 2010).

Para poder evaluar la significancia de la distancia en la que se encuentran nuestras configuraciones (cabeza, tórax) de cada población dentro de nuestro espacio muestral, se realizó un análisis de varianza multivariada permutacional (PERMANOVA), la cual es una prueba estadística no paramétrica de una sola vía y con los datos obtenidos en los ACP se corrió con 9999 permutaciones en el programa PAST v3.11 (Hammer et al., 2001). Debido a que los vectores de nuestras configuraciones se encuentran dentro de un espacio euclidiano bidimensional, los cambios en las formas están dados por valores positivos o negativos, según la distribución de los datos dentro de nuestros ejes X, Y. Esta relación puede ser interpretada de la manera siguiente: 1) las variables correlacionadas positivamente se encuentran cercanas entre sí (ángulo cercano a 0°); 2) las variables correlacionadas negativamente presentan sentidos opuestos (ángulo cercano a 180°); y 3) las variables no correlacionadas se encuentran a 90° (Kassambara, 2017).

Por último, se calculó la prueba de F de Goodall para probar las diferencias generales de las formas en relación con el tamaño entre las poblaciones. Esta estadística se basa en la relación entre la distancia de Procrustes al cuadrado entre las medias de cada muestra y la suma de la distancia de Procrustes al cuadrado de cada espécimen a la media de su grupo (González-José et al., 2003) (Tabla 4).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Cabeza de *Myrmecocystus*

Basado en los análisis de componentes principales de las 105 fotografías de la cabeza, derivados de las seis poblaciones analizadas en conjunto desde la península de Baja California existe un 51.67% de variación acumulada en los primeros dos componentes (PC1= 37.6%, PC2= 14%). En el ACP se puede apreciar una segregación entre las poblaciones de las dos especies. Por un lado, se encuentran agrupadas las poblaciones que corresponden a la especie *Myrmecocystus* sp. “norte”, provenientes de Punta Mazo, Santa Rosalita, Guerrero Negro y Punta Abrejos; por el otro lado, se agrupan las poblaciones que conforman la especie *Myrmecocystus* sp. “sur” de las dunas costeras de Las Barrancas y Bahía Magdalena (figura 14).

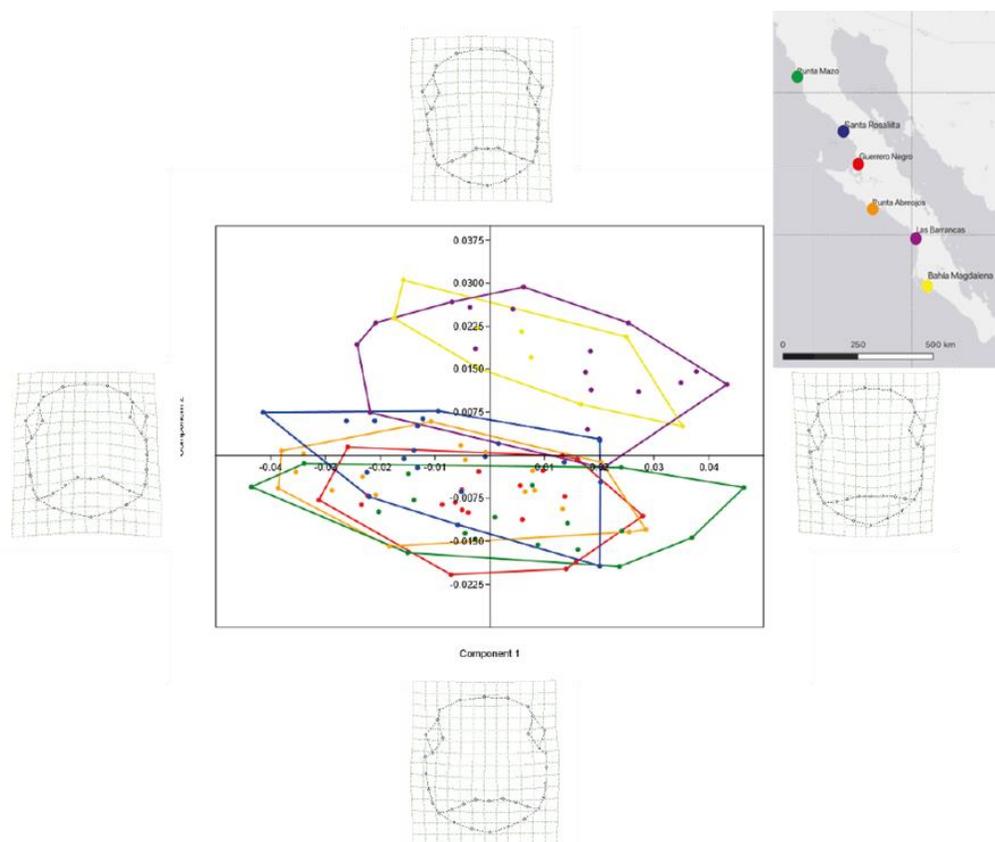


Figura 14. Gráfica del análisis de componentes principales de las cabezas de *Myrmecocystus* de las seis poblaciones de la Península. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de las cabezas representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y las líneas de la gráfica del plano cartesiano.

Para el CP1 negativo se encuentra una cabeza ensanchada a los laterales y comprimida en la región occipital; la forma de la cabeza es cuasi cuadrada donde hay segmentos de circunferencia con zonas semiplanas; el clípeo se ensancha y la porción media del clípeo se estira con dirección superior abarcando un área mayor dentro del contorno inferior de la cabeza; el contorno del clípeo forma una figura de polígono irregular con cuatro vértices marcadas y tres aristas semiplanas, y la arista inferior es curva. El CP1 positivo representa una cabeza que se comprime en los laterales, se estira desde el margen occipital provocando un leve alargamiento en la cabeza; la región inferior de la cabeza termina en una semipunta en la parte inferior; el clípeo se reduce con dirección a la parte inferior de la cabeza.

El CP2 negativo representa una cabeza que se ensancha a los laterales con una comprensión mínima en la región occipital, no hay estiramientos ni comprensión en la parte inferior, por tanto, nos muestra una cabeza cuasi redonda; el clípeo es largo y se ensancha en la porción media; el contorno del clípeo forma un polígono irregular con cuatro vértices bien marcados, tres aristas semiplanas y una arista curva que forma la parte inferior de la cabeza. El CP2 positivo representa una forma de la cabeza que se alarga en la parte occipital, se reduce en los laterales, sin comprensión ni estiramientos en la parte inferior de la cabeza y esta forma una figura ovalada, con los laterales semirectas y la parte posterior e inferior de la región cefálica es curva; la longitud del clípeo se reduce, pero se ensancha en la porción media dirigiéndose hacia la parte superior, abarcando un área mayor en el contorno inferior de la cabeza; se mantiene la forma de polígono irregular con cuatro vértices, tres aristas semirectas y el arista inferior curva (figura 14). El agrupamiento de la región cefálica de las hormigas nos indica “cabezas” con valores negativos para *Myrmecocystus* sp “norte” y valores positivos para *Myrmecocystus* sp. “sur”.

Las distancias basadas en la PERMANOVA para la significancia entre las configuraciones de las cabezas de las seis poblaciones se muestran en la Tabla 2. Se puede apreciar que las distancias interespecíficas son significativas ($F= 4.68$, $P < 0.001$).

Se presentan los resultados de los ACP de las poblaciones de cada especie por separado. Para *Myrmecocystus* sp. “norte”, la diferencia en la forma de las cabezas entre poblaciones fue debido a cuatro componentes que sumaron 68.4% de la variación acumulada (PC1= 41.7%, PC2= 10.4%, PC3= 8.65% y PC4= 7.69%). Los componentes 2 y 4, fueron los que mejor representaron los cambios en la forma de la cabeza en las figuras (Figura 15). Debido a que la variación de la forma de la cabeza en las cuatro poblaciones de *Myrmecocystus* sp “norte” fueron levemente visibles dentro del ACP, se llevó a cabo el AD para obtener el modelo predictivo para la pertenencia del grupo, donde los primeros dos ejes nos muestran un 86.5 de variación acumulada (eje 1= 71.03% eje 2= 15.5%). En cuanto a la variación de la cabeza completa, el ACP

arrojo que la población de Santa Rosalíta se diferencia de las tres poblaciones restantes en valores negativos de CP1, siendo también la única población con diferencias significativas con respecto a las demás poblaciones de su especie (ver Tabla 2). Punta Mazo se diferencia levemente de Punta Abreojos y Guerrero Negro, dentro de los valores del CP2 positivos, mientras que Guerrero Negro se inclina más al CP1 positivo y Punta Abreojos se agrupa dentro del CP2 negativo. Esta separación de los grupos (i.e., poblaciones) se puede apreciar mejor en la gráfica del AD (Figura 16).

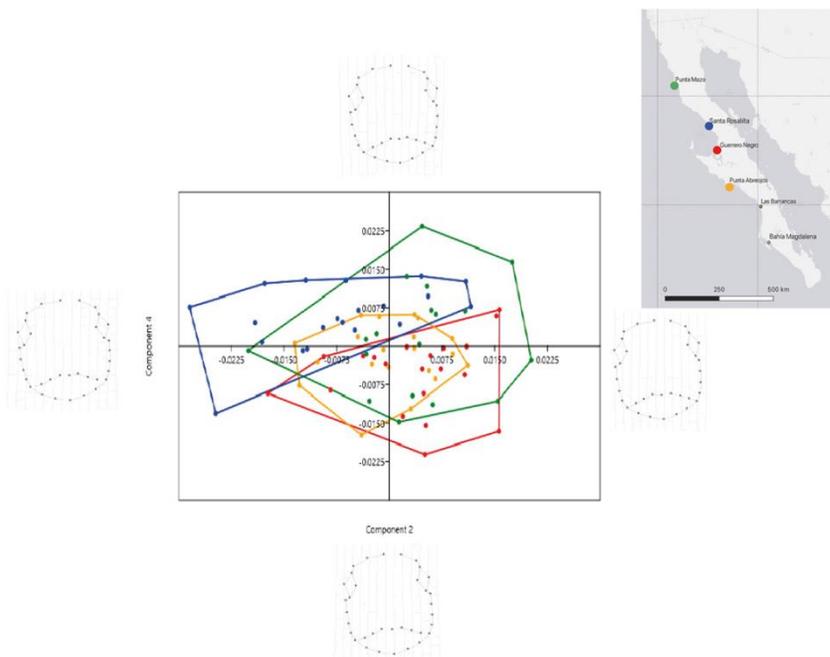


Figura 15. Gráfica de análisis de componentes principales de las cabezas de las cuatro poblaciones de *Myrmecocystus* sp. "norteñas". Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de las cabezas representadas por la gradilla de deformaciones. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y las líneas en la gráfica del plano cartesiano

Tabla 2. Valores de significancia (P) de las distancias entre las configuraciones de la cabeza de las 6 poblaciones muestreadas (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosalíta, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abreojos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena), basadas en un PERMANOVA de una vía. Las celdas sombreadas en gris son comparaciones interespecíficas.

	PM	SR	GN	PA	LB	BM
PM						
SR	0.007					
GN	0.0614	0.0017				
PA	0.0656	0.0994	0.1253			
LB	0.0003	0.0001	0.0001	0.0002		
BM	0.0004	0.0011	0.0001	0.0007	0.6347	

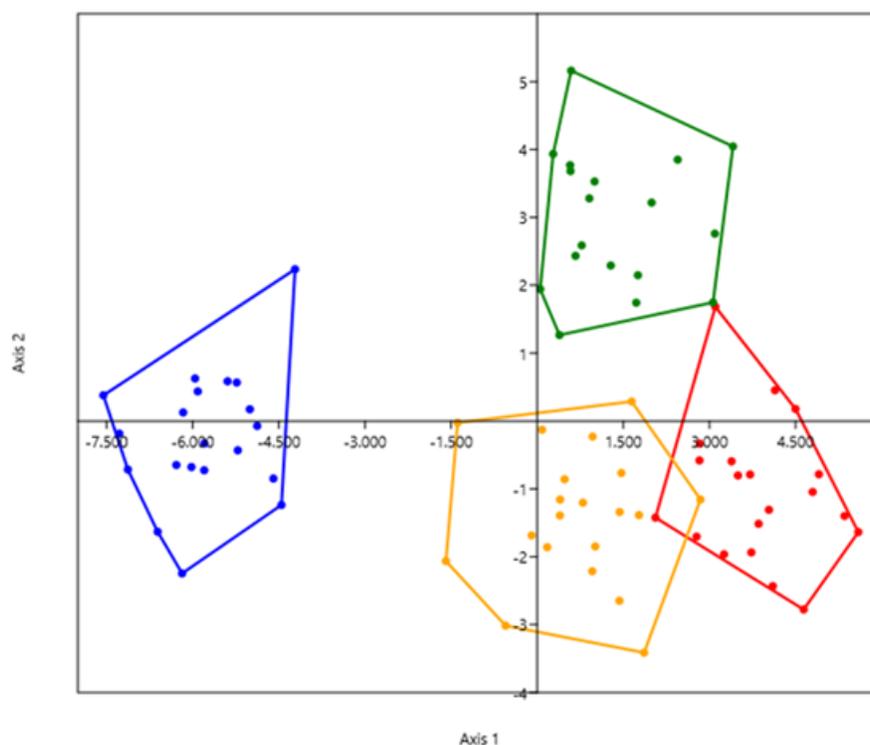


Figura 16. Gráfica del Análisis Discriminante (AD) perteneciente a las cuatro poblaciones de *Myrmecocystus* sp. “norte”. Los colores representan las poblaciones norteñas, azul= Santa Rosalíta, verde= Punta Mazo, rojo= Guerrero Negro, naranja= Punta Abrejos

Con base en el ACP para las dos poblaciones de *Myrmecocystus* sp. “sur”, se observa una tendencia de cambios de forma con los resultados de seis componentes que en conjunto muestran un 86.8% de la variación acumulada (PC1= 40.2%, PC2= 14.43%, PC3= 13.06%, PC4= 9.81%, PC5= 5.21%, PC6= 4.07%); los componentes 5 y 6 fueron los que mejor representaron la diferenciación de la forma. La agrupación de la forma en estas dos poblaciones (i.e., 5 y 6) fueron mínimas y no significativas (ver Tabla 2).

Sin embargo, en Bahía Magdalena, hay una tendencia de hormigas con cabeza ovalada, con un clípeo reducido de forma pentagonal semiabierto con la porción media del clípeo dirigido hacia la parte inferior de la cabeza, estas diferencias se encuentran en el CP1 positivo. En el caso de Las Barrancas, hay una tendencia de hormigas con cabezas ovaladas y un clípeo reducido pero ancho en la porción media, con una forma de polígono irregular con cuatro vértices y tres aristas semirectas y una curva; estas diferencias se encuentran en el CP2 positivo (Figura 17)

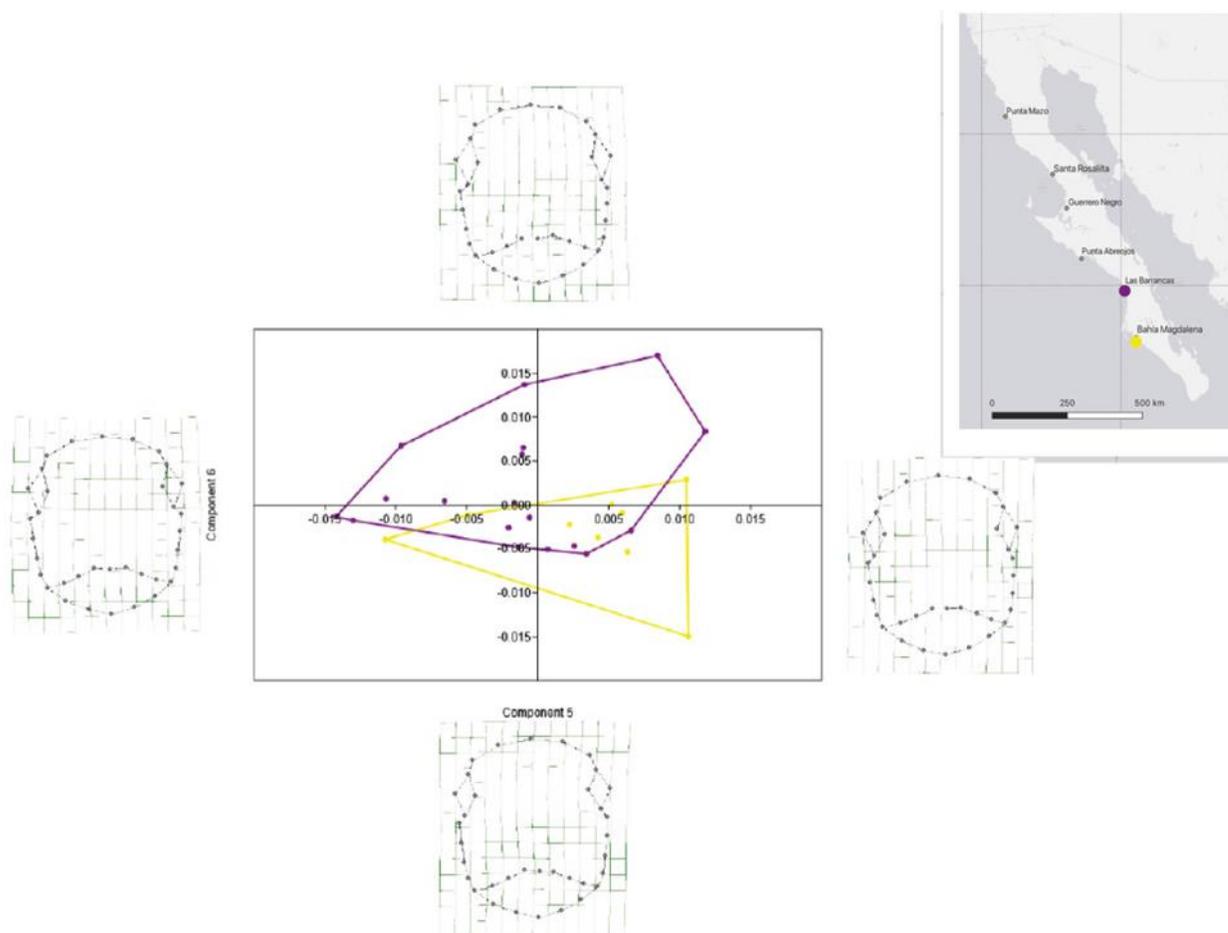


Figura 17. Gráfica de análisis de componentes principales de las cabezas de las dos poblaciones *Myrmecocystus* sp. “sur”. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de las cabezas representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y líneas en la gráfica del plano cartesiano

3.2 Tórax

Con los resultados obtenidos por el ACP, la diferenciación de la forma del tórax en las seis poblaciones de *Myrmecocystus* presenta tres componentes, los cuales representan el 52.13% de la variación acumulada (ie., PC1= 26.08%, PC2= 14.2%, PC3= 10.94%). Los componentes 1 y 3 fueron los que mejor representaron las diferencias de la forma. Se procedió a obtener el Análisis Discriminante (AD) para visualizar mejor la pertenencia al grupo, en donde en los primeros dos ejes hay 61.81% de variación acumulada (i.e., eje 1= 46.26%; eje 2= 20.55%). Dentro de los componentes negativos y positivos se puede observar un tórax que no difiere tanto en la forma en regiones donde se encuentra el mesonoto y propodeo. Sin embargo, existen ligeras diferencias en el pronoto. Los CP1 negativos representan un tórax largo que se ensancha hacia los laterales; un pronoto con forma biconvexa que comienza a partir del escudo que cubre el cuello cervical,

ensanchándose más a los laterales en forma semiplana (plano y medio curvo) hasta llegar en los vértices que se forman en los extremos laterales de la sutura premesonotal; la sutura premesonotal se encuentra bien desarrollada y profunda. El escudo que cubre el cuello cervical se comprime con dirección a la sutura premesonotal, que provoca que el pronoto tenga un aspecto reducido.

Los CP1 positivos representan un tórax largo que se comprime en los laterales, con un pronoto en forma biconvexa que comienza a partir del escudo que cubre el cuello cervical, ensanchándose hacia los laterales en forma semiplana que se curva antes de llegar a los vértices de los extremos de la sutura premesonotal. La sutura premesonotal se encuentra bien desarrollada y poco profunda. El escudo que cubre la parte cervical se estira haciendo que el pronoto se alargue. Los CP2 negativos representan un tórax alargado, poco ensanchado en los laterales; el pronoto es de forma biconvexa que comienza a partir del cuello cervical, ensanchándose hacia los laterales, en forma semicurva (i.e., más curva que recta) hasta llegar al vértice de los laterales de la sutura premesonotal. La sutura premesonotal está bien desarrollada, aunque poco profunda. El escudo que cubre el cérvix se comprime levemente y da un aspecto de la forma del pronoto medianamente reducido. El CP2 positivo presenta un tórax largo, delgado; el pronoto es de forma biconvexa que comienza a partir del escudo que cubre el cérvix, ensanchándose hacia los laterales de forma curva hasta llegar al vértice de los laterales de la sutura premesonotal. La sutura premesonotal es profunda y bien desarrollada. El escudo que cubre el cuello cervical sufre un pequeño estiramiento hacia afuera, provocando que la forma del tórax se alargue levemente.

La tendencia de los cambios de forma es señalada en la figura 18, se describe a continuación. Las Barrancas (morado) se encuentran un poco más separada de Punta Mazo y Santa Rosalíta que permanecen en dirección del componente CP1 negativo. Sin embargo, Santa Rosalíta tiene una tendencia al CP2 positivo. Bahía Magdalena (amarillo), permanece en el centro de todos los cuadrantes; sin embargo, tiene una tendencia a pertenecer dentro del CP2 negativo. Guerrero Negro (rojo) y Punta Abreojos (naranja), a pesar de que ocupan una extensa área dentro de nuestros componentes en el ACP, tienden a dirigirse hacia CP1 positivo; sin embargo, Guerrero Negro a pesar de que no se separa completamente de Punta Abreojos tiene una tendencia al CP2 negativo, agrupándose levemente con Las Barrancas. A diferencia de la región cefálica, no hubo una diferenciación de forma del tórax que agrupe a las seis poblaciones que se separan, Santa Rosalíta (CP2 positivo), Punta Mazo (CP1 negativo) y Bahía Magdalena (CP2 negativo), pertenecen a ambas especies. Por otro lado, las tres poblaciones restantes, Guerrero Negro (CP1 positivo), Punta Abreojos (CP2 negativo) y Las Barrancas (CP2 negativo) permanecen agrupadas y también pertenecen a ambas especies, la pertenencia de grupo se puede observar mejor en el AD de la figura 19. Las distancias para la significancia entre las configuraciones de las seis poblaciones se muestran en la tabla 3. De manera

general se puede ver que hay una diferencia interpoblacional ($F= 3.43$, $P< 0.001$), y que la población de Las Barrancas (*Myrmecocystus* sp. “sur”) difiere significativamente de todas las demás, incluyendo la otra población de su misma especie (i.e., Bahía Magdalena). De manera parecida, dentro de *Myrmecocystus* sp. “norte”, la población de Santa Rosalíita difiere significativamente de todas las demás poblaciones, excepto la de Punta Mazo. Por último, hay una diferencia significativa a nivel $P<0.05$ entre la forma del tórax de las poblaciones de Punta Mazo y Guerrero Negro.

Tabla 3. Valores de significancia (P) de las distancias entre las configuraciones del tórax de las 6 poblaciones muestreadas (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosalíita, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abreojos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena), basadas en un PERMANOVA de una vía. Las celdas sombreadas en gris son comparaciones interespecíficas.

	PM	SR	GN	PA	LB	BM
PM						
SR	0.1781					
GN	0.0103	0.0005				
PA	0.0717	0.0019	0.3897			
LB	0.0001	0.0001	0.0006	0.0004		
BM	0.1085	0.0136	0.304	0.4366	0.0002	

Con base en los resultados del ACP del tórax para las poblaciones de *Myrmecocystus* sp. “norte”, las diferencias en la forma se deben a cuatro componentes que en conjunto representan el 61.2% (PC1= 25.2%, PC2= 15.06%, PC3= 10.8%, PC4= 10.08%). Los componentes que mejor representaron la diferenciación de forma del tórax fueron el 2 y 4 (Figura 20). Debido a que la variación de la forma del tórax en las cuatro poblaciones presentaron diferencias que no se lograron visualizar con los ACP, se llevó a cabo el AD para obtener el modelo predictivo para la pertenencia al grupo, en donde los primeros dos ejes nos muestran un 91.98% de variación acumulada (i.e., eje 1= 75.45%; eje 2= 16.53). Santa Rosalíita y Punta Mazo tienen una tendencia a dirigirse a CP1 negativo y se separan ligeramente de Guerrero Negro y Punta Abreojos, estos últimos con una tendencia a CP2 positivo. El AD muestra una pertenencia de grupo independiente para las cuatro poblaciones que se dirigen como sigue: Guerrero Negro en el CP1 negativo, Punta Abreojos en el CP2 negativo, Santa Rosalíita en el CP2 positivo, y Punta Mazo en el CP1 positivo (Figura 21).

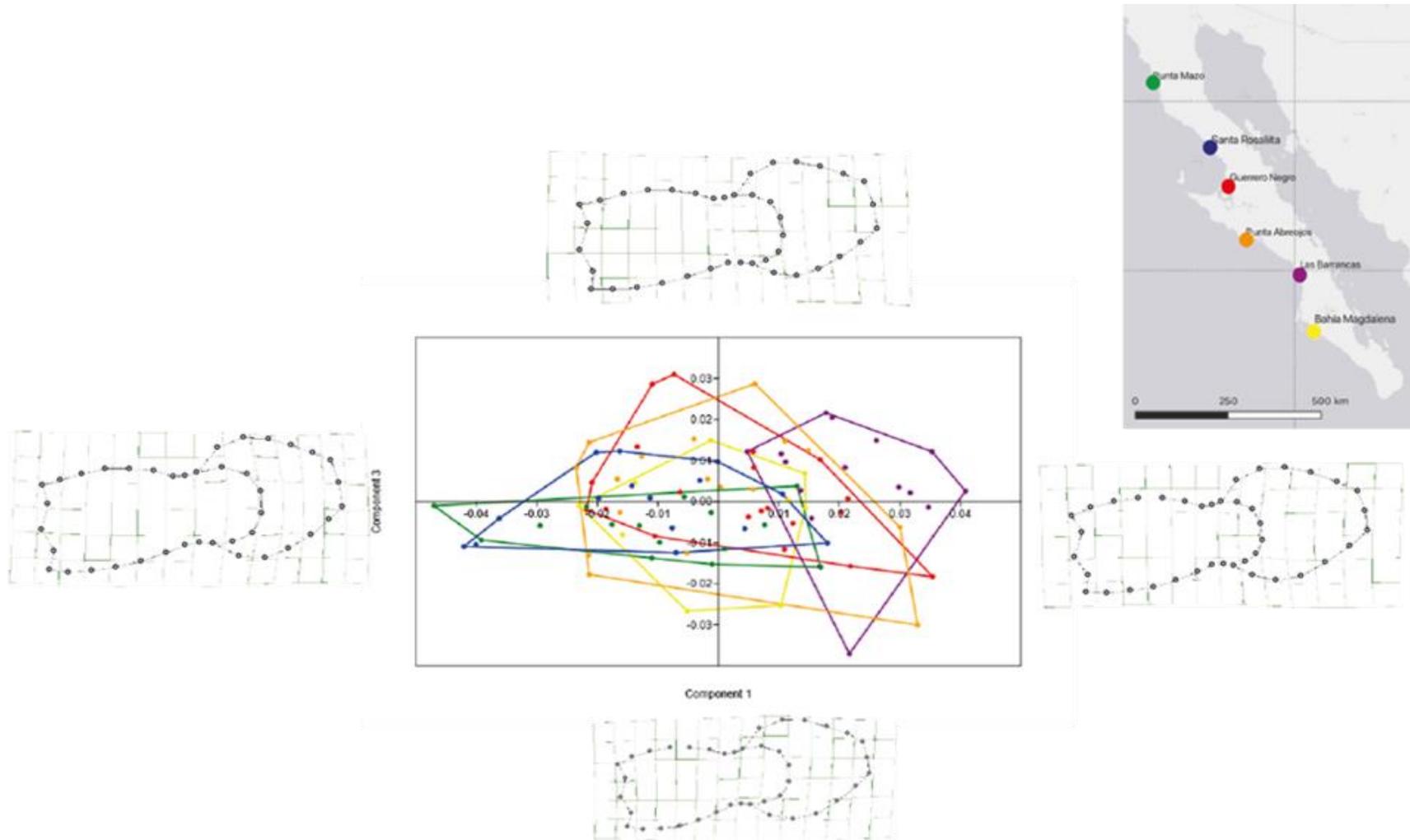


Figura 18. Gráfica del ACP del tórax de *Myrmecocystus* de las seis poblaciones de la Península de Baja California. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de del tórax representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y las líneas en la gráfica del plano cartesiano.

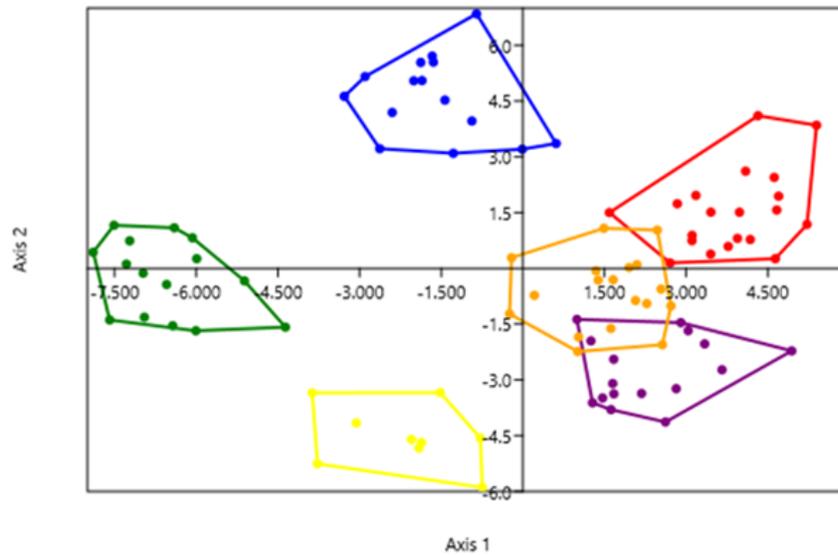


Figura 19. Gráfica del Análisis Discriminante (AD) del tórax de las seis poblaciones muestreadas. Los colores corresponden a los sitios muestreados: verde= Punta Mazo, Azul= Santa Rosalíta, Rojo= Guerrero Negro, naranja= Punta Abrejos, morado= La Barrancas, amarillo= Bahía Magdalena.

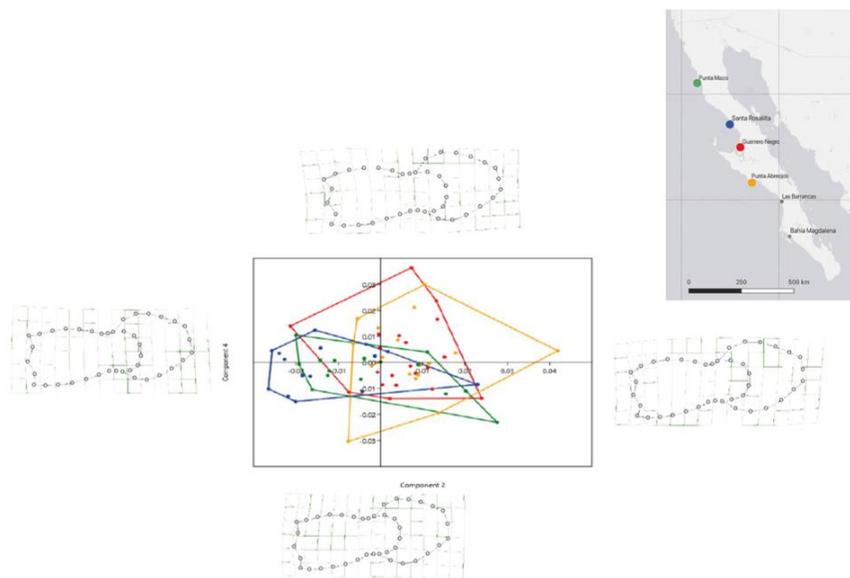


Figura 20. Gráfica del ACP de los tórax de *Myrmecocystus* de las cuatro poblaciones norteñas, Punta Mazo, Santa Rosalíta, Guerrero Negro, Punta Abrejos. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones de las cabezas representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecia los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y líneas en la gráfica del plano cartesiano.

Basado en los resultados del ACP para las poblaciones de *Myrmecocystus* sp. “sur”, se nota una tendencia de cambios de forma con los resultados de los primeros tres componentes que suman un 58.43% (pc1= 25.83%, PC2= 18.05%, PC3= 14.54%); los componentes 1 y 3 fueron los que mejor representaron la

diferenciación de forma. Bahía Magdalena presenta una tendencia que corresponde al CP1 positivo, mientras que Las Barrancas corresponde al CP1 negativo (Figura 22).

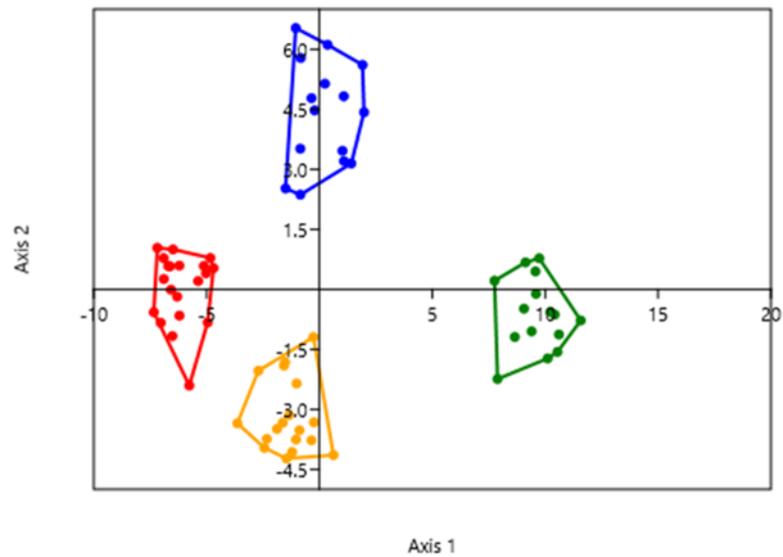


Figura 21. Gráfica del Análisis Discriminante (AD) del tórax de las cuatro poblaciones norteñas. Los colores corresponden a los sitios muestreados: verde= Punta Mazo, Azul= Santa Rosalita, Rojo= Guerrero Negro, naranja= Punta Abrejos.

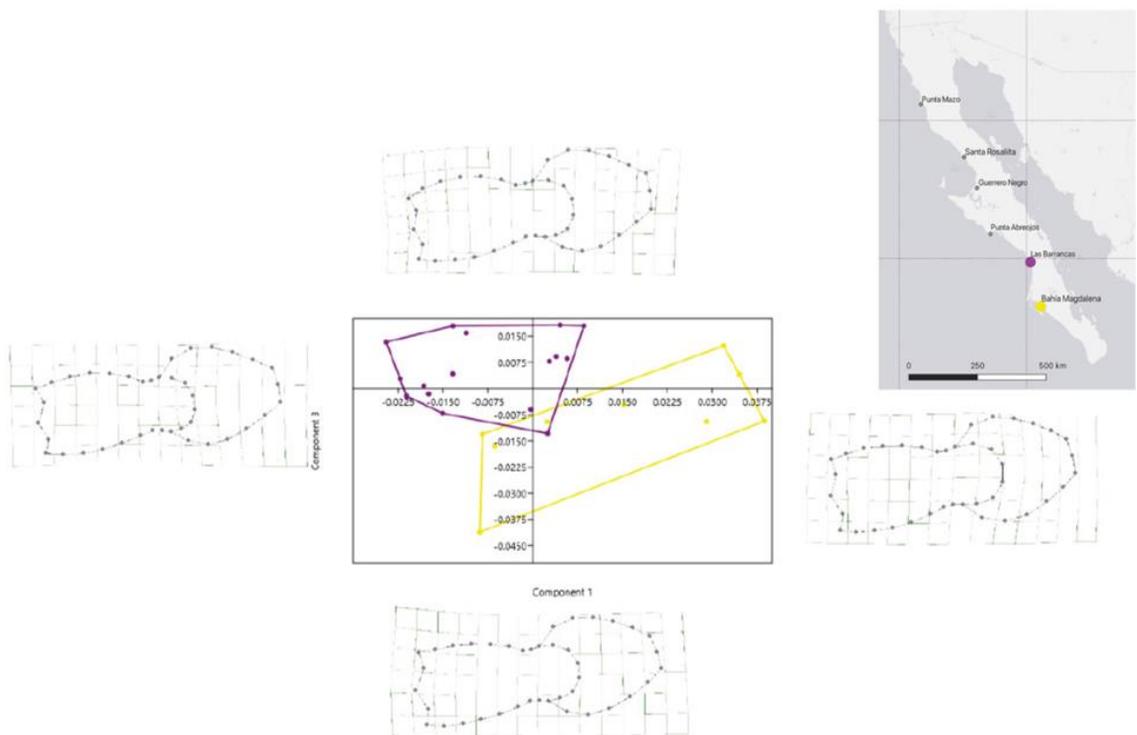


Figura 22. Gráfica de análisis de componentes principales del tórax de *Myrmecocystus* de las 2 poblaciones sureñas, Las Barrancas y Bahía Magdalena. Sobre los ejes, se encuentran las transformaciones del tórax representadas por la gradilla de deformación. En el mapa (esquina superior derecha) se aprecian los sitios de muestreo con los puntos de colores que corresponden a los colores de los puntos y las líneas en la gráfica del plano cartesiano.

3.3 Alometría

Juntando a las 4 poblaciones norteñas de hormigas *Myrmecocystus* sp. "norte" (Punta Mazo, Santa Rosalíita, Guerrero Negro y Punta Abreojos) se encontró una correlación significativa entre la forma con respecto a la talla (Tabla 4), lo cual indica que no hay variaciones alométricas. Las variaciones morfológicas relacionadas con el tamaño se expresan principalmente en el tamaño de la cabeza; para valores bajos (i.e., cabezas pequeñas) la cabeza tiende a ensancharse al igual que el clípeo, la forma de la cabeza es cuasi cuadrada donde hay segmentos de circunferencia con zonas semiplanas, mientras que para valores altos (i.e., cabezas grandes), la cabeza se alarga y se hace más angosta, al igual que el clípeo. De la misma manera, la ausencia de variación alométrica, dada por la correlación significativa entre la forma y la talla de la cabeza (Tabla 4), fue detectada para las poblaciones de *Myrmecocystus* sp. "sur". Las variaciones se presentaron en el tamaño de la cabeza, ya que valores bajos presentan una forma ensanchada casi redonda, y el clípeo se reduce y se comprime. Para los valores altos, la cabeza se hace relativamente más angosta, el clípeo se reduce, pero se ensancha en la porción media (Figura 23).

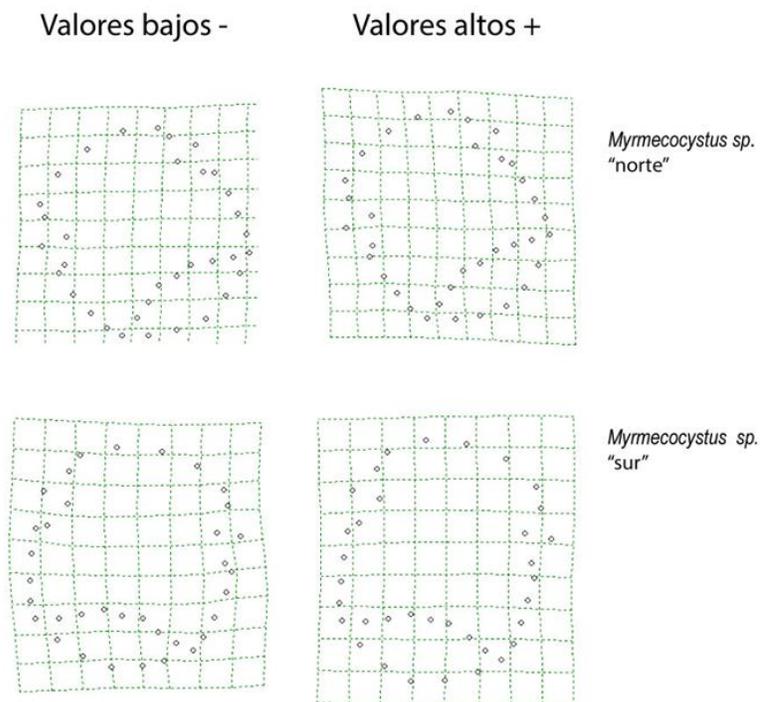


Figura 23. Gradillas de deformación representando el cambio de formas de las cabezas de las dos especies de *Myrmecocystus* con relación al cambio de tamaño, en donde los valores bajos (-) representan cabezas pequeñas y los valores altos (+) las cabezas grandes.

Para *Myrmecocystus* sp. "norte" existe una correlación alométrica significativa de la forma del tórax con relación a la talla (ver Tabla 4). Las principales variaciones se encuentran en un tórax ancho que se comprime, un pronoto que se alarga y una sutura premesonotal poco profunda. Para los valores bajos (tórax pequeño) el tórax presenta un leve ensanchamiento hacia los laterales, se encoge ligeramente hacia los extremos, el pronoto se alarga y se encoge la sutura premesonotal. Para los valores altos (tórax grande), el tórax se comprime levemente a los laterales, se estira hacia los extremos, la sutura premesonotal se vuelve más profunda y el pronoto da un aspecto alargado. Para los valores de la especie de *Myrmecocystus* sp "sur" la correlación de la forma con el tamaño fue significativa (Tabla 4), con los valores bajos en un tórax levemente comprimido hacia los extremos, un pronoto alargado con una sutura premesonotal profunda y para los valores altos, se observa un tórax que se expande con un pronoto levemente más ancho y una sutura premesonotal igualmente profunda (Figura 24).

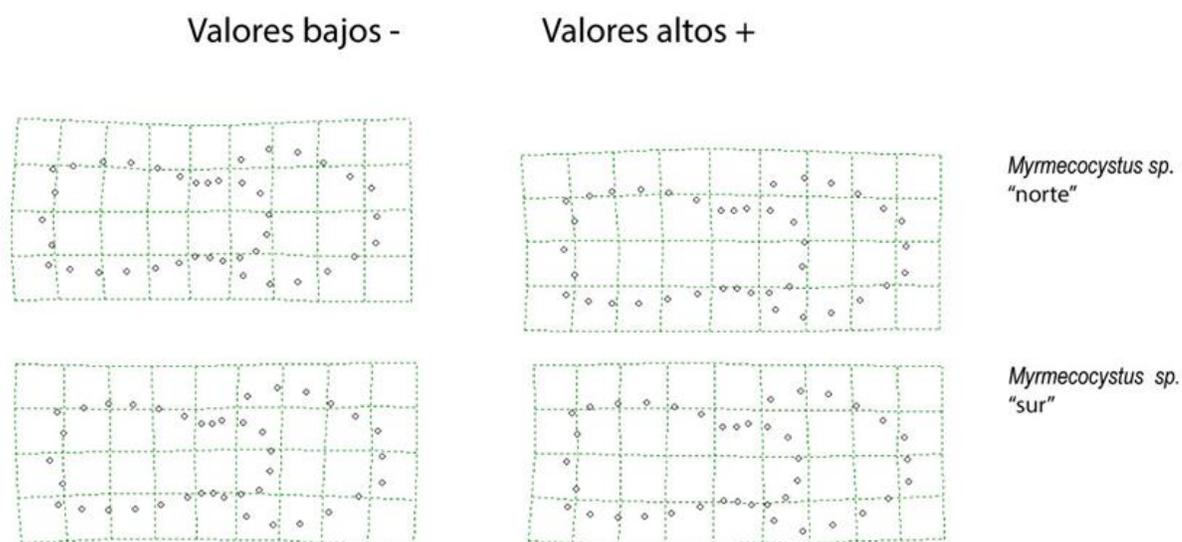


Figura 24. Gradillas de deformación representando el cambio de formas de los tórax de las dos especies de *Myrmecocystus* con relación al cambio de tamaño, en donde los valores bajos (-) representan cabezas pequeñas, y valores altos (+) cabezas grandes.

Por último, los resultados de las regresiones realizadas a nivel intrapoblacional, arrojaron correlaciones significativas para las cabezas de tres poblaciones (i.e., Guerrero Negro, Punta Abreojos y Las Barrancas) y en otras no (i.e., Punta Mazo, Santa Rosalíita y Bahía Magdalena) (Figura 25) (Tabla 4), indicando cambios significativos entre la forma y talla en los individuos de estas tres últimas poblaciones. Mientras que para el tórax la correlación entre la forma y la talla fue significativa para tres poblaciones (i.e., Punta Mazo, Santa Rosalíita y Guerrero Negro) y no para Punta Abreojos, Las Barrancas y Bahía Magdalena (Figura 26).

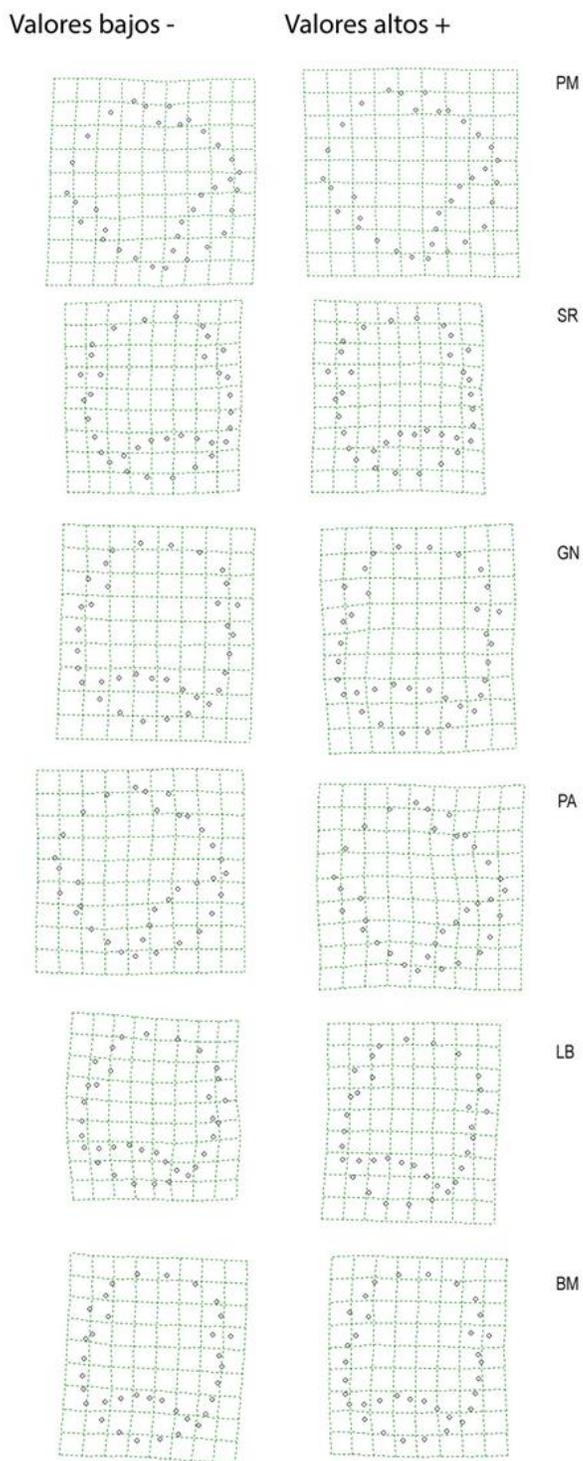


Figura 25. Gradillas de deformación representando los cambios de formas de las cabezas de cada una de las seis poblaciones de las seis poblaciones de *Myrmecocystus* (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosalía, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abreojos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena) con relación al cambio de tamaño, en donde los valores bajos (-) representan cabezas pequeñas y los valores altos (+) cabezas grandes

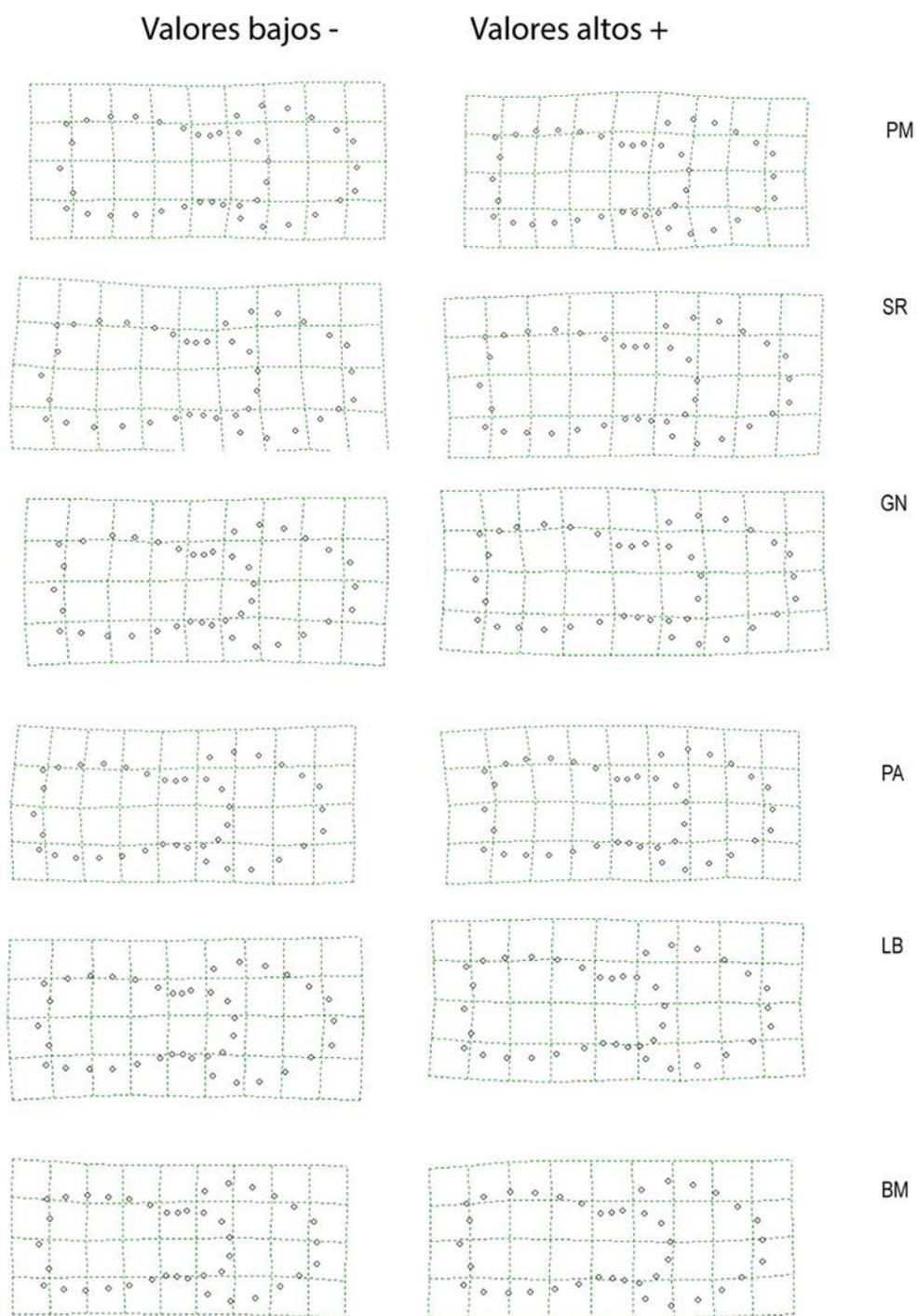


Figura 26. Gradillas de deformación representando el cambio de forma de los tórax de cada una de las seis poblaciones de *Myrmecocystus* (PM= Punta Mazo, SR= Santa Rosalita, GN= Guerrero Negro, PA= Punta Abrejos, LB= Las Barrancas, BM= Bahía Magdalena) con relación al cambio de tamaño, en donde los valores bajos (-) representan tórax reducidos y valores altos (+) tórax alargados.

Tabla 4. Valor del Generalized Goodall F-test (F) y valor de significancia (P) de la correlación (R^2) entre el tamaño y la forma de la cabeza y del tórax para *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur”, y sus seis poblaciones (PM = Punta Mazo, SR = Santa Rosalía, GN = Guerrero Negro, PA = Punta Abreojos, LB = Las Barrancas, BM = Bahía Magdalena). Los valores en negrita representan casos en donde se detectó variación alométrica.

•	Cabeza			Tórax		
	R^2	F (df)	P	R^2	F (df)	P
sp. “norte”	0.04	3.827 (66, 5016)	<0.001	0.04	3.365 (76, 5016)	<0.001
sp. “sur”	0.08	2.436 (66, 1650)	<0.001	0.06	1.522 (76, 1748)	0.003
PM	0.04	0.774 (66, 1056)	0.907	0.1	1.604 (76, 988)	0.001
SR	0.06	1.203 (66, 1188)	0.133	0.1	1.523 (76, 988)	0.004
GN	0.07	1.443 (66, 1188)	0.013	0.2	4.757 (76, 1368)	<0.001
PA	0.13	2.757 (66, 1188)	<0.001	0.6	1.091 (76, 1216)	0.282
LB	0.14	2.728 (66, 1056)	<0.001	0.08	1.219 (76, 1064)	0.104
BM	0.8	0.661 (66, 462)	0.981	0.1	0.795 (76, 532)	0.893

Capítulo 4. Discusión

En este estudio de variación morfológica de hormigas *Myrmecocystus* de las dunas costeras del Pacífico bajacaliforniano, se lograron separar con análisis morfométricos a las especies *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur”, las cuales anteriormente no se pudieron distinguir con las claves dicotómicas de Snelling (1976; 1982). Por tanto, se puede sugerir que *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur” representan dos especies pseudocrípticas. Se les define como “especies pseudocrípticas”, ya que a diferencia de las especies crípticas donde no es posible diferenciar los cambios morfológicos (Smith y Cognato, 2022), entre *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur” si existe una manifestación diagnóstica en la región cefálica que hace posible diferenciarlas al utilizar herramientas analíticas de su forma; ie., morfometría geométrica.

La presencia de especies crípticas tiene repercusiones negativas en los estudios de biodiversidad en sus distintos niveles (v.g., poblacional, comunidad, regionales, entre otros), ya que causa una subestimación sobre la riqueza de especies observada (Bickford et al., 2007). El uso de herramientas moleculares como la del “código de barras” es una solución para delimitar especies que carecen de caracteres morfológicos diagnósticos; sin embargo, cuando los fondos de investigación son limitados, es posible aplicar herramientas de análisis de variación de la forma igualmente versátiles. Este estudio ofrece evidencia empírica de como la morfometría geométrica es una excelente herramienta para enfrentar problemas de organismos morfológicamente indiferenciables a simple vista. Al usar la MG, es necesario seleccionar de manera correcta las estructuras para medir y contrastar, para que los datos sean confiables y robustos. En hormigas, algunas de estas estructuras son la cabeza y el tórax, las cuales en la mayoría de los hexápodos en estado adulto se encuentran bien esclerotizadas, delimitados, sin presencia de tejidos blandos que atrofien la forma real y, sobre todo, no cambian entre especies (Tatsuta et al., 2018).

La región cefálica se ha utilizado para separar a otras especies pseudocrípticas de hormigas como fue el caso de *Myrmica matini* Seifert et al., 2014, desde el complejo de especies crípticas de *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846 (Seifert et al., 2014). También, la región cefálica ha sido efectiva para delimitar especies híbridas de hormigas como *Myrmica vandeli* Bondroit, 1919 y *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846 (Yazdi et al 2012), así como para separar especies cogenéricas en *Temnothorax* Mayr, 1861 (Seifert y Csösz, 2015). De manera parecida, en otros himenópteros como avispas del género *Nosonia* Ashmead, 1904, se ha encontrado que la morfometría de la cabeza funciona para diferenciar especies y contrastar los cambios de forma con los de sus procesos genéticos (Cohen et al., 2021). También, la región cefálica se usó para

discriminar el sexo y su especie en abejas del género *Megalopta* Smith, 1853, (Oliveira y Goncalves, 2023), y para delimitar especies de abejorros; ie., *Bombus vagans* Smith, 1854, *B. sandersoni* Franklin, 1913, y *B. perplexus* Cresón, 1863 (Millam et al 2020).

Al pertenecer las especies de *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur” a dos clados distintos (Sankey Alamilla, com. Pers.), se esperaría encontrar diferencias morfológicas entre ellas; sin embargo, con base en su variación morfológica medida con taxonomía tradicional (ie., claves dicotómicas), no se logró diferenciar a ambas especies en términos morfológicos. El hecho de que las diferencias en la cabeza no fueron evidentes a primera vista, sino que hubo que recurrir a técnicas especializadas de MG, nos permite inferir dos posibles explicaciones. 1) Todas las especies de *Myrmecocystus* tienen poca diferenciación en cuanto a su morfología general. 2) Las especies de *Myrmecocystus*, al haberse especializado en vivir en ambientes parecidos, experimentaron convergencia de forma.

La primera inferencia se puede rechazar, dado que las especies pertenecientes al subgénero *Endiodictes* sugeridas por Snelling (1976), como *Myrmecocystus wheeleri* Snelling, 1971, *Myrmecocystus mimicus* Wheeler y Wheeler, 1968, y *Myrmecocystus flaviceps* Wheeler, 1912, (Sankey Alamilla, com. Pers) son relativamente diferentes en cuanto a la forma de la cápsula de su cabeza, y tienen rasgos morfológicos diagnósticos como el tipo, el tamaño y la distribución de los pelos en la cabeza y en el tórax, también se diferencian por los patrones de la coloración del cuerpo. Sin embargo, nuestras especies (*Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur” son muy parecidas a otro subgénero (i.e., *Eremnocystus*), especialmente con especies de *Myrmecocystus creightoni* Snelling, 1971, y *Myrmecocystus yuma* (Wheeler, 1912), lo cual podría confundirse a través de las claves dicotómicas como las proporcionadas por Snelling, (1976; 1982) (no hay estudios filogenéticos que evalúen el grado de evolución de la cabeza de las hormigas *Myrmecocystus*, por lo que las diferencias se tomaron a partir de las descripciones dadas por la morfometría tradicional realizados por Snelling 1976; 1982). Entonces, la forma general de las cabezas de *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur” pueden ser parecidas por estar viviendo en ecosistemas similares.

Podemos inferir que las diferencias interespecíficas de la región cefálica entre *Myrmecocystus* sp. “norte” y *Myrmecocystus* sp. “sur”, en donde las hormigas norteañas poseen cabezas redondas y un clipeo menos ancho, y las *Myrmecocystus* sp. “sur” una cabeza alargada y un clipeo más reducido, pudieran deberse a consecuencia de sus funciones ecológicas locales, donde una cabeza alargada es un indicativo de una mayor herbivoría; por otra parte, el ancho de la cabeza pudiera ser un indicativo del tamaño de las entrada de los nidos (Ossola et al., 2015). Si bien, se tiene conocimiento de que la mayoría de las hormigas

pertenecientes al género *Myrmecocystus* tienen una dieta variada, el tipo de alimento depende de las condiciones temporales que se encuentren presentes en el momento de su recolecta (y por consecuencia de su análisis) (Snelling, 1976; 1982). Un clípeo bien esclerotizado es señal de madures para el forrajeo fuera de la colonia y posee diversas formas, por esta razón, es un rasgo que pesa en la delimitación taxonómica de especies (Hölldobler y Wilson, 1990). Debido a que las dunas costeras presentan fuertes cambios físicos en su estructura, lo que dificulta el forrajeo, se espera que estas hormigas sean en mayoría omnívoras, pero que secundariamente se estén alimentando de plantas y áfidos (Andersen, 1986; Chen et al., 2015), especialmente las *Myrmecocystus* sp. “sur”, ya que la región del sur presenta menos perturbación vegetal dentro de sus dunas, en contraste con la región norte de la península bajacaliforniana (Jiménez-Orozco et al., 2015).

Las diferencias interespecíficas marcadas en la forma de la cabeza para *Myrmecocystus* no se vieron reflejadas entre poblaciones de la misma especie, a excepción de los individuos de las dunas de Santa Rosalita, las cuales tienen la forma de la cabeza diferente de las demás poblaciones de su especie (ie., *Myrmecocystus* sp. “norte”). De manera parecida, en estudios previos se ha encontrado variación en la forma de la cabeza entre poblaciones geográficamente aisladas en salamandras (Alarcón- ríos et al., 2017) y peces (O’Reilly y Horn 2004; Turan et al., 2005). En el caso de las poblaciones de escarabajos distribuidos en la “sky islands” de Arizona, la forma de la cabeza resultó ser menos variable que la del pronoto (Ober y Connolly, 2015). Las dunas costeras son sistemas discretos de reciente formación (~125,000 años; Johnson, 2021); por tanto, algunas especies especializadas a vivir en dunas costeras se podrían encontrar en un proceso de especiación. Se ha detectado en las hormigas del género *Formica* Linneo, 1758, la presencia de una divergencia evolutiva ocurrida en periodos de tiempo cortos (menores a mil años), y cuyos cambios morfológicos asociados a los de su ecosistema se ven reflejados en la región cefálica (Gilev et al., 2010). Por tanto, podríamos hipotetizar que las poblaciones y especies de *Myrmecocystus* de nuestro estudio, pudieron haber divergido recientemente, similar al caso de algunas especies de lagartijas del género *Aspidocelis* Fitzinger, 1943, en las dunas de yeso, cuya formación oscila entre los 2,000 y 5, 000 años (Rosenblum y Harmon, 2011).

En este estudio, no se encontró una variación significativa en el tórax completo de las dos especies de *Myrmecocystus*. Las variaciones entre poblaciones fueron aleatorias en el sentido de que no se pueden explicar por distancia geográfica, ni por pertenencia a una u otra especie. De manera parecida, se han registrado diferencias en la forma de poblaciones de cangrejos y sin congruencias geográfica (Solva et al., 2010). Otro estudio realizado con saltamontes encontró las mismas incongruencias geográficas debido a la sutileza de los datos obtenidos, tanto en la región cefálica como en el pronoto (Tonzo et al., 2019). En

cuanto a este estudio se refiere, se puede inferir que la forma del tórax probablemente no está bajo selección natural, y que las diferencias observadas son divididas a procesos como la deriva génica, los cuales ocurren cuando existe aislamiento geográfico entre poblaciones.

Considerando las variaciones entre poblaciones que se encontraron en el ACP, el pronoto, que es la primera estructura que comprende el tórax y cuyo tamaño es más grande que el mesonoto y propodeo, presentó ligeras diferencias. La forma del pronoto ha sido útil para delimitar a otras especies de insectos como las de las chinches de la subfamilia Phymatinae (Masonick y Weirauch, 2020). El pronoto es un indicativo del tamaño corporal de las hormigas y a menudo refleja el uso de recursos. En hormigas donde existe la presencia de castas trabajadoras en obreras, el pronoto suele ser más grande en obreras mayores (ie., soldados) (Galbán et al., 2021). Sin embargo, las especies de *Myrmecocystus* registradas en las dunas de la península parecen no tener castas en obreras (Snelling, 1976; 1982), lo cual puede explicar su tamaño relativamente uniforme que se mantienen en las seis poblaciones. La diferencia entre el pronoto va de más robustos y compactos, hacia alargados y delgados, con una sutura premesonotal que varía entre profundo y poco profundo. Estas variaciones pueden estar también sujetas a las presiones ambientales, así como, en la vegetación (Galbán et al., 2021), las mínimas variaciones podrían ser solo parte de las adaptaciones que se presentan en el ambiente, por lo cual están sujetas a una convergencia evolutiva o evolución paralela. En este estudio, la cabeza fue de mayor utilidad para delimitar las dos especies de *Myrmecocystus*, al igual que estudios previos con hormigas del género *Odontomachus* Latreille, 1809, (Sanmung et al 2022) y *Pheidole* Smith, 1860, en castas menores (obreras) (Casadei- Ferreira et al., 2022).

En cuanto a la diferencia alométrica del tamaño con relación a la forma, no se encontraron variaciones alométricas en ninguna de las dos especies, ni para la cabeza, ni para el tórax, lo cual indica que, a grandes rasgos, no hay diferenciación de castas obreras en *Myrmecocystus* de las dunas costeras de Baja California. Seifert et al (2014) mencionan que en ausencia de variación alométrica, las proporciones y la forma de los organismos están relacionados a los cambios morfogenéticos. Sin embargo, hay indicaciones de variación alométrica en algunas poblaciones por separado en la cabeza y en el tórax. Mientras esto no es indicativo de la presencia de castas (debido a que no se han reportado castas en especies de *Myrmecocystus*; Snelling 1976; 1982), puede ser un indicativo de que las presiones selectivas propias de cada duna están actuando en generar y mantener variaciones morfológicas entre individuos. Así, se esperaría que, en las poblaciones más grandes, como las de Guerrero Negro mantengan mayor variación (genética y por ende morfológica) (Sankey Alamilla, com. Pers). La distancia geográfica, así como la estructura y composición de las dunas podría estar afectando la disponibilidad de los recursos, por tanto, estructuras como la cabeza y el tórax, de manera separada podrían estar reguladas por las condiciones ambientales.

Capítulo 5. Conclusiones

En este estudio se ha encontrado que una forma de delimitar a las especies pseudocrípticas de *Myrmecocystus* puede ser a través de técnicas de cuantificación analítica de bajo costo, como la morfometría geométrica.

Se ha demostrado también que la región cefálica de las hormigas es un rasgo con potencial para delimitar de forma morfológica a las especies pseudocrípticas de hormigas, como *Myrmecocystus* sp. "norte" y *Myrmecocystus* sp. "sur" de las dunas costeras del pacífico bajacaliforniano.

El tórax como estructura no tiene señal morfométrica suficiente para poder delimitar a las especies de *Myrmecocystus* de las dunas costeras del Pacífico bajacaliforniano. En cambio, esto nos habla de que podría haber selección para minimizar la variación en la forma del tórax en este grupo de hormigas.

La variación intraespecífica en la forma de las cabezas y los tórax, así como, la variación alométrica de algunas poblaciones, podrían indicar que, a pesar de la presión selectiva para mantener las formas homogéneas, existen diferenciaciones en algunas poblaciones, sea por presiones selectivas de cada duna con sus condiciones ambientales propias, o bien, por procesos de cambios aleatorios, como la deriva génica.

Por último, podemos mencionar que, debido a su reciente formación y aislamiento geográfico donde hay alteraciones fisicoquímicas en el ambiente, se pueden presentar procesos de especiación propios de las dunas, como lo son las hormigas *Myrmecocystus*. Esto incrementa el valor intrínseco de las dunas, al ser ecosistemas únicos, cada uno con su acervo genético, y de reciente evolución.

Literatura citada

- Adams, D. C, Rohlf, F. J, y Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian journal of zoology*, 71(1), 5-16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Aguirre, W. E, y Prado, P. J. (2018). *Guía práctica de morfometría geométrica: aplicaciones en la ictiología*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE).
- Alarcón-Ríos, L., Velo-Antón, G., y Kaliontzopoulou, A. (2017). A non-invasive geometric morphometrics method for exploring variation in dorsal head shape in urodeles: sexual dimorphism and geographic variation in *Salamandra salamandra*. *Journal of Morphology*, 278(4), 475-485. <https://doi.org/10.1002/jmor.20643>
- Andersen, A. N. (1997). Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24(4), 433-460. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1997.00137.x>
- Andersen, A. N. (1995). A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 15-29. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- Andersen, A. N. (1986). Diversity, Seasonality and Community Organization of Ants at Adjacent Heath and Woodland Sites in Southeastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 34(1), 53. <https://doi.org/10.1071/ZO9860053>
- André, H. M, Noti, M. I. y Lebrun, P. (1994). The soil fauna: the other last biotic frontier. *Biodiversity and Conservation*, 3(1), 45-56. <https://doi.org/10.1007/BF00115332>
- AntWeb. (2023). Versión 8.83.5. Academia de Ciencias de California, en línea en <https://www.antweb.org>
- Ashmead, W. (1904). Descriptions of New Genera and Species of Hymenoptera from the Phillipine Islands. *Proceedings of the US National Museum*, 28(1387), 127. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.28-1387.127>
- Benítez, H. A. y Püschel, T. A. (2014). Modelando la varianza de la forma: morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32(3), 998-1008 <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022014000300041>
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., ... y Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology and evolution*, 22(3), 148-155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Bondroit, J. (1919). Notas diversas sur des fourmis d'Europe. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 59:143-158. <https://www.antcat.org/catalog/439578>
- Bonte, D., Dekoninck, W., Provoost, S., Cosijns, E. y Hoffmann, M. (2003). Microgeographical distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae) in coastal dune grassland and their relation to the soil structure and vegetation. *Animal Biology*, 53(4), 367-377. <http://dx.doi.org/10.1163/157075603322556274>

- Bookstein, F. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Casadei-Ferreira, A., Feitosa, R. y Pie, M. (2022). Size and shape in the evolution of the worker head in *Pheidole* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Zoology*, 317(4), 270-282. <https://doi.org/10.1111/jzo.12978>
- Castro, S., Álvarez, M. y Munguira, M. (2015). Morphology of the stridulatory organs of Iberian myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Italian Journal of Zoology*, 82(3), 387-397. <https://doi.org/10.1080/11250003.2015.1038323>
- Chen, X., Adams, B., Bergeron, C., Sabo, A. y Hooper-Bui, L. (2015). Ant community structure and response to disturbances on coastal dunes of Gulf of Mexico. *Journal of Insect Conservation*, 19(1), 1-13. <http://dx.doi.org/10.1007/s10841-014-9722-9>
- Cock, A. (1966). Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 41(2), 131-190. <https://doi.org/10.1086/404940>
- Cohen, L., Jewell, R., Moody, D., Arsala, D., Werren, J. y Lynch, J. (2021). Genetic, morphometric, and molecular analyses of interspecies differences in head shape and hybrid developmental defects in the wasp genus *Nasonia*. *Genetics Society of America*, 11(12), 1-12. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab313>
- Costa, L. y Cesar Jr, R. (2001). *Shape Analysis and Classification*. Theory and Practice. CRC Press, London
- Csősz, S., Seifert, B., Mikó, I., Boudinot, B., Borowiec, M., Fisher, B., ... y Elek, Z. (2021). Insect morphometry is reproducible under average investigation standards. *Ecology and evolution*, 11(1), 547-559. <https://doi.org/10.1002/ece3.7075>
- Cuautle, M., Rico-Gray, V. y Diaz-Castelazo, C. (2005). Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(1), 67-77. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00525.x>
- Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Oliveira, P., y Cuautle, M. (2004). Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Écoscience*, 11(4), 472-481. <https://doi.org/10.1080/11956860.2004.11682857>
- Dryden, I. y Kent, J. (Eds.). (2015). *Geometry driven statistics*. Chichester: Wiley.
- Durán, R., Méndez, M., Dorantes, E. y Dzib, G. (2007). *Evaluación, diagnóstico y restauración de la vegetación y flora nativa de la duna costera en el norte de Yucatán*. Informe final, SEMARNAT, Mérida, México
- Durou, S., Dejean, A., Olmsted, I., y Snelling, R. (2002). Ant diversity in coastal zones of Quintana Roo, Mexico, with special reference to army ants. *Sociobiology*, 40(2), 385-402. https://www.researchgate.net/publication/285730059_Ant_diversity_in_coastal_zones_of_Quintana_Roo_Mexico_with_special_reference_to_army_ants

- Espeche, B., Brigada, A. y Rivera, P. (2023). Morphometric Variability in Lizards of the Genus *Teius*: A Comparative Study of Species with Different Reproductive Modes. *Journal of Herpetology*, 57(2), 238-245. <http://dx.doi.org/10.1670/21-044>
- Espejel, I, Jiménez-Orocio, O., Castillo-Campos, G, Garcillán, P., Álvarez, L., Castillo-Argüero, S., Durán, R., Ferrer, M., Infante-Mata, D., Iriarte, S., León de la Luz, J., López-Rosas, H., Medel-Narváez, A., Monroy, R., Moreno-Casasola, P., Rebman, J., Rodríguez-Revelo, N., Sánchez-Escalante, J. y Vanderplank, S. (2017). Flora en playas y dunas costeras de México. *Acta botánica mexicana*, (121), 39-81. <https://doi.org/10.21829/abm121.2017.1290>
- Falconer, D. y Mackay, T. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. London: Longman Group Limited.
- Fisher, B. y Cover, S. (2007). *Ants of North America. A guide to the genera*. University of California Press, Los Angeles, California.
- Fitzinger, L. (1843). *Fasciculus primus, Amblyglossae*. Vienna: Braumüller et Seidel, 106.
- Friedheim, S. (2016). Comparison of species identification methods: DNA barcoding versus morphological taxonomy. *Mānoa Horizons*, 1(1), 74-86. <http://hdl.handle.net/10125/76618>
- Friedman, N., Lecroq, B., Fischer, G., Sarnat, E., Huang, J., Knowles, L., y Economo, E. (2020). Macroevolutionary integration of phenotypes within and across ant worker castes. *Ecology and evolution*, 10 (17), 9371-9383. <https://doi.org/10.1002/ece3.6623>
- Friedrich, F., Matsumura, Y., Pohl, H., Bai, M., Hörschemeyer, T., y Beutel, R. (2014). Insect morphology in the age of phylogenomics: innovative techniques and its future role in systematics. *Entomological Science*, 17(1), 1-24. <https://doi.org/10.1111/ens.12053>
- Galan, A. (2016). Morfometría geométrica: el estudio de la forma y su aplicación en biología. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 19 (55), 53-59. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022020000601818>
- Galbán, A., Cuezco, F., y Torréns, J. (2021). The pronotum of worker of *Camponotus borellii* emery (hymenoptera: formicidae): how can it affect performance of the head, work division, and development of the worker caste? *Neotropical Entomology*, 50(1), 78-89. <http://dx.doi.org/10.1007/s13744-020-00828-0>
- Gilev, A., Zinov'ev, E. y Vasil'ev, A. (2010). Analysis of changes in morphology of head capsule of *Formica lemani* Bondroit, 1917 in West Siberia in the last one thousand years with the methods of geometrical morphometry. *Contemporary Problems of Ecology*, 3, 537-540. <http://dx.doi.org/10.1134/S1995425510050061>
- Glasier, J., Nielsen, S., Acorn, J. y Pinzon, J. (2019). Boreal sand hills are areas of high diversity for boreal ants (Hymenoptera: Formicidae). *Diversity*, 11(2), 22. <https://doi.org/10.3390/d11020022>
- González-José, R., González-Martín, A., Hernández, M., Pucciarelli, H., Sardi, M., Rosales, A. y Van der Molen, S. (2003). Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature*, 425(6953), 62-65. <https://doi.org/10.1038/nature01816>
- Gornish, E. y Miller, T. (2010). Effects of storm frequency on dune vegetation. *Global Change Biology*, 16(10), 2668-2675. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02144.x>

- Grismer, L. (2000). Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26), 14017–14018. <https://doi.org/10.1073/pnas.260509697>
- Grześ, I., Rozej-Pabijan, E., Stefanowicz, A. y Woch, M. (2021). Community composition of ants beneath invasive plant *Rosa rugosa*. *Entomological Science*, 24(4), 361-365. <https://doi.org/10.1111/ens.12488>
- Guenard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N. y Economo, E. (2017). The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News/Osterreichische Gesellschaft fur Entomofaunistik*, 24, 83-89. <http://id.nii.ac.jp/1394/00000179/>
- Hammer, Ø., Harper, D. y Ryan, P. (2001). PAST: paquete de programas de estadística paleontológica para enseñanza y análisis de datos. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 4. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/spain.htm
- Hebert P., Cywinska A., Ball S. y deWaard J. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270: 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Hernández, M., Dujardin, J., Gorla, D. y Catalá, S. (2015). Can body traits, other than wings, reflect the flight ability of Triatominae bugs? *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 48, 682-691. <https://doi.org/10.1590/0037-8682-0249-2015>
- Hesp, P. (2000). *Coastal Sand Dunes: Form and Function*. Rotorua: Forest Research.
- Hesp, P. (1991). Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of arid environments*, 21(2), 165-191. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)30681-5](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)30681-5)
- Hickling, R. y Brown, R. (2000). Analysis of acoustic communication by ants. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 108(4), 1920-1929. <https://doi.org/10.1121/1.1290515>
- Hölldobler, B. y Wilson, E.O. (1990). *The ants*. Springer-Verlag, Berlin
- Howe, M., Knight, T. y Clee, C. (2010). The importance of coastal sand dunes for terrestrial invertebrates in Wales and the UK, with particular reference to aculeate Hymenoptera (bees, wasps & ants). *Journal of Coastal Conservation*, 14(2), 91-102. <http://dx.doi.org/10.1007/s11852-009-0055-x>
- Ibacache, M., Manríquez-Soto, G. y Suazo-Galdames, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022010000400001>
- Inman, D., Ewing, G. y Corliss, J. (1966). Coastal sand dunes of Guerrero Negro, Baja California, Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 77(8), 787-802. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1966\)77\[787:CSDOGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1966)77[787:CSDOGN]2.0.CO;2)
- Jaramillo, N. (2011). *Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. Fronteras de investigación en enfermedades infecciosas. Modelo enfermedad de Chagas*. Universidad de Antioquia. Antioquia, Colombia.

- Jiménez-Orocio, O., Espejel, I. y Martínez, M. (2015). La investigación científica sobre dunas costeras de México: origen, evolución y retos. *Revista mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 486-507. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.022>
- Johnson, M. (2021). *Baja California's Coastal Landscapes Revealed: Excursions in Geologic Time and Climate Change*. University of Arizona Press.
- Kassambara, A. (2017). *Practical guide to principal component methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra*, 2. STHDA. Marsella.
- Katzke, J., Barden, P., Dehon, M., Michez, D. y Wappler, T. (2018). Giant ants and their shape: revealing relationships in the genus *Titanomyrma* with geometric morphometrics. *PeerJ Journals*, 6, 1-36. <https://doi.org/10.7717/2Fpeerj.4242>
- Kendall, D. (1977). The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9:428-30. <https://doi.org/10.2307/1426091>
- Klingenberg, C. (2013). Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*, 24(1), 15. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-7691>
- Klingenberg, C. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2):353- 367. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Klingenberg, C. y Zimmermann, M. (1992). Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. *The American Naturalist*, 140(4), 601-620. <http://dx.doi.org/10.1086/285430>
- Kronauer, D., Hölldobler, B. y Gadau, J. (2004). Phylogenetics of the new world honey ants (genus *Myrmecocystus*) estimated from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(1), 416-421. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.03.011>
- Lassau S. y Hochuli D. (2004). Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27:157–164. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03675.x>
- Latreille, P. (1809). *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata*. Tomo 4. Parisiis et Argentorati [= París y Estrasburgo]: A. Koenig, 399 pp.
- Lattke, J. (2003). Conservación de una colección de hormigas. pp. 211-218. En: Fernández F. (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia
- Linneo, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, clases secundum, ordines, géneros, especies, cum caracteribus, differentiis, sinonimis, locis*. Tomo I. Editio décima, reformata. Holmiae [= Estocolmo]: L. Salvii
- Losos, J. (2011). Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution*, 65(7), 1827-1840. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x>
- Lynch, M., Pfrender, M., Spitze, K., Lehman, N., Hicks, J., Allen, D., Latta, L., Ottene, M., Bogue, F. y Colbourne, J. (1999). The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species. *Evolution* 53, 100–110. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05336.x>

- Malavasi, M., Santoro, R., Cutini, M., Acosta, A. y Carranza, M. (2013). What has happened to coastal dunes in the last half century? A multitemporal coastal landscape analysis in Central Italy. *Landscape and Urban Planning*, 119, 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.06.012>
- Manting, M., Torres, M. y Demayo, C. (2015). Mandibular shape variation in the three species of *Odontomachus* Latreille 1804 (Hymenoptera: Formicidae). *Advances in Environmental Biology*, 9(19), 104-114. <https://go.gale.com/ps/i.do?p=AONE&u=googlescholar&id=GALE|A440635616&v=2.1&it=r&sid=AO NE&asid=92aeaf42>
- Martínez, M., García-Franco, J. y Rico-Gray, V. (2006). Las adaptaciones y las interacciones de las especies. En P. Moreno-Casasola (Ed.), *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha* (pp. 273–283). Xalapa: Instituto de Ecología, A.C.
- Masonick, P. y Weirauch, C. (2020). Integrative species delimitation in Nearctic ambush bugs (Heteroptera: Reduviidae: Phymatinae): insights from molecules, geometric morphometrics and ecological associations. *Systematic Entomology*, 45(1), 205-223. <https://doi.org/10.1111/syen.12388>
- Maun, M. (2009). *The biology of coastal sand dunes*. Oxford University Press
- Mayr, G. (1861). *Die europäischen Formiciden. Nach der analytischen Methode Bearbeitet*. Viena: C. Gerolds Sohn, 80 págs.
- McLachlan, A. (1991). Ecology of coastal dune fauna. *Journal of Arid Environments*, 21(2), 229-243. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)30684-0](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)30684-0)
- Menéndez, L. y Pérez, S. (2011). Información morfométrica en estudios interpoblacionales: una comparación de técnicas basadas en proporciones y coordenadas Procrustes. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 13 (1): 105-111. <https://revistas.unlp.edu.ar/raab/article/view/411>
- Milam, J., Johnson, D., Andersen, J., Fassler, A., Narango, D. y Elkinton, J. (2020). Validating morphometrics with DNA barcoding to reliably separate three cryptic species of *Bombus* Cresson (Hymenoptera: Apidae). *Insects*, 11(10), 669. <https://doi.org/10.3390/insects11100669>
- Muñoz-Vallés, S., y Cambrollé, J. (2015). The threat of native-invasive plant species to biodiversity conservation in coastal dunes. *Ecological Engineering*, 79, 32-34. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.03.002>
- Nylander, W. (1846). Anotaciones en monographiam formicarum borealium Europae. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae*, 2, 875-944. https://mbd-db.osu.edu/hol/publications/81923459-7e08-4443-bafd-da9274bcd2be?&search_type=fast
- Ober, K. y Connolly, C. (2015). Geometric morphometric and phylogenetic analyses of Arizona Sky Island populations of *Scaphinotus petersi* Roeschke (Coleoptera: Carabidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(1), 107-118. <https://doi.org/10.1111/zoj.12269>
- Oliveira, P. y Gonçalves, R. (2023). Head geometric morphometrics as a reliable method to discriminate sexes and species of *Megalopta*, a nocturnal bee genus (Hymenopter Apoidea). *Apidologie*, 54(5), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s13592-023-01020-0>

- O'Reilly, K. y Horn, M. (2004). Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric morphometric analysis. *Journal of Fish Biology*, 64(4), 1117-1135. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00379.x>
- Ossola, A., Nash, M., Christie, F., Hahs, A. y Livesley, S. (2015). Urban habitat complexity affects species richness but not environmental filtering of morphologically diverse ants. *PeerJ Journals* 3: 1- 19. <https://doi.org/10.7717/2Fpeerj.1356>
- Perfilieva, K. (2010). Trends in evolution of ant wing venation (Hymenoptera, Formicidae). *Entomological Review*, 90, 857-870. <https://doi.org/10.1134/S0013873810070043>
- Psuty, N. (1965). Beach-ridge development in Tabasco, Mexico 1. *Annals of the Association of American Geographers*, 55(1), 112-124. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1965.tb00509.x>
- Psuty, N. (2008). The coastal foredune: a morphological basis for regional coastal dune development. *Coastal dunes: ecology and conservation*, 11-27. https://doi.org/10.1007/978-3-540-74002-5_2
- Ranwell, D. (1972). *Ecology of salt marshes and sand dunes*. Chapman and Hall, London, 258 pp
- Riemann, H., y Ezcurra, E. (2005). Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biological Conservation*, 122(1), 141-150. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.008>
- Rohlf, F. (1993). Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. *Contributions to morphometrics*, 8, 131-159. https://www.researchgate.net/publication/265726933_Relative-warp_analysis_and_an_example_of_its_application_to_mosquito_wings
- Rohlf, F. (2014). The tps series of software. *HYSTRIX* 26(1): 2015. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>
- Rosenblum, E. y Harmon, L. (2011). "Same same but different": replicated ecological speciation at White Sands. *Evolution*, 65(4), 946-960. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01190.x>
- Roth, V. y Mercer, J. (2000). Morphometrics in development and evolution. *American zoologist*, 40(5), 801-810. <https://doi.org/10.1093/icb/40.5.801>
- Ruane, S. (2015). Using geometric morphometrics for integrative taxonomy: an examination of head shapes of milksnakes (genus *Lampropeltis*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(2), 394-413. <https://doi.org/10.1111/zoj.12245>
- Russell, P. y Johnson, M. (2000). Influence of seasonal winds on coastal carbonate dunes from the recent and Plio-Pleistocene at Punta Chivato (Baja California Sur, Mexico). *Journal of Coastal Research*, 16, 709-723. <http://www.jstor.org/stable/4300081>
- Samung, Y., Chaiphongpachara, T., Ruangsittichai, J., Sriwichai, P., Phayakkaphon, A., Jaitrong, W., ... y Sumruayphol, S. (2022). Species discrimination of three *Odontomachus* (Formicidae: ponerinae) species in Thailand using outline morphometrics. *Insects*, 13(3), 287. <https://doi.org/10.3390/insects13030287>
- Sánchez, M. (2014). *Morfometría geométrica aplicada al estudio evolutivo de los espermatozoides y su relación con determinantes de la fertilidad en roedores*. Madrid: Universidad Autónoma de Madrid.

- Sankey, A. (2023). Comunicación personal.
- Savriama, Y. (2018). A step-by-step guide for geometric morphometrics of floral symmetry. *Frontiers in Plant Science*, 9(1433), 1-23. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01433>
- Seifert, B. (2009). Cryptic species in ants (Hymenoptera: Formicidae) revisited: we need a change in the alpha-taxonomic approach. *Myrmecological News*, 12(12), 149-166. https://www.researchgate.net/publication/279654876_Cryptic_species_in_ants_Hymenoptera_Formicidae_revisited_we_need_a_change_in_the_alpha-taxonomic_approach
- Seifert, B. y Csösz, S. (2015). *Temnothorax crasecundus* sp. n.—a cryptic Eurocaucasian ant species (Hymenoptera, Formicidae) discovered by Nest Centroid Clustering. *ZooKeys*, (479), 37. <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.479.8510>
- Seifert, B., Yazdi, A. y Schultz, R. (2014). *Myrmica martini* sp. n.—a cryptic species of the *Myrmica scabrinodis* species complex (Hymenoptera: Formicidae) revealed by geometric morphometrics and nest-centroid clustering. *Myrmecological News*, 19, 171-183. https://www.researchgate.net/publication/286744684_Myrmica_martini_spn_-_A_cryptic_species_of_the_myrmica_scabrinodis_species_complex_Hymenoptera_Formicidae_revealed_by_geometric_morphometrics_and_nest-centroid_clustering
- Seingier, G., Espejel, I. y Almada, J. (2009). Cobertura vegetal y marginación en la costa mexicana. *Investigación ambiental*, 1(1), 54-69. <https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/INVEAMB000005.pdf>
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2013). *Manejo de ecosistemas de dunas costeras, criterios ecológicos y estrategias*. México, D.F.: Semarnat
- Silva, I., Mesquita, N. y Paula, J. (2010). Lack of population structure in the fiddler crab *Uca annulipes* along an East African latitudinal gradient: genetic and morphometric evidence. *Marine Biology*, 157, 1113-1126. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-010-1393-9>
- Smith, F. (1853). *Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British museum....* London: Printed by order of the Trustees. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.20858>
- Smith, F. (1854). *Catalogue of Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum, Part 2* Apidae. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.20858>
- Smith, F. (1860). Descriptions of new species of hymenopterous insects collected by Mr. A. R. Wallace at Celebes. *Journal and Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology* 5(17b) (suppl. to vol. 4):57-93. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1860.tb01021.x>
- Smith, S. y Cognato, A. (2022). New non-native pseudocryptic *Cyclorhipidion* species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Xyleborini) found in the United States as revealed in a multigene phylogeny. *Insect Systematics and Diversity*, 6(4), 2. <https://doi.org/10.1093/isd/ixac014>
- Snelling, R. (1982). A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus*, first supplement (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 81(2), 69-86. https://www.antwiki.org/wiki/images/6/62/Snelling_1982b.pdf

- Snelling, R. (1971). Studies on California ants. 6. Three new species of *Myrmecocystus* (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science (Los Angeles)* 214:1-16. <https://doi.org/10.5962/p.241200>
- Snelling, R. (1976). A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus* (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County*. 24, 1–166. https://www.antwiki.org/wiki/images/d/da/Snelling_1976.pdf
- Sommer, S. y Wehner, R. (2012). Leg allometry in ants: extreme long-leggedness in thermophilic species. *Arthropod structure & development*, 41(1), 71-77. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2011.08.002>
- Stoeckle, M. (2003). Taxonomy, DNA, and the bar code of life. *BioScience*, 53(9), 796-797. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0796:TDATBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0796:TDATBC]2.0.CO;2)
- Strauss, R. (2010). Discriminating groups of organisms. *Morphometrics for nonmorphometricians*, 124, 73-91. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-95853-6_4
- Tambussi, C., Degrange, F. y Tirao, G. (2014). Neo y paleoornitología virtual. *El hornero*, 29(2), 51-60. <http://hdl.handle.net/11336/9399>
- Tatsuta, H., Takahashi, K. y Sakamaki, Y. (2018). Geometric morphometrics in entomology: Basics and applications. *Entomological Science*, 21(2), 164-184. <https://doi.org/10.1111/ens.12293>
- Thomson, J. (1917). *On growth and form*. Cambridge University Press.
- Tonzo, V., Papadopoulou, A. y Ortego, J. (2019). Genomic data reveal deep genetic structure but no support for current taxonomic designation in a grasshopper species complex. *Molecular Ecology*, 28(17), 3869-3886. <https://doi.org/10.1111/mec.15189>
- Torcida, S. y Pérez, S. (2012). Análisis de Procrustes y el estudio de la variación morfológica. *Revista argentina de antropología biológica*, 14(1), 131-141. <https://www.redalyc.org/pdf/3822/382239056012.pdf>
- Tozetto, L. y Lattke, J. (2020). Revealing male genital morphology in the giant ant genus *Dinoponera* with geometric morphometrics. *Arthropod structure & development*, 57, 100943. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100943>
- Turan, C., Yalçın, S., Turan, F., Okur, E. y Akyurt, I. (2005). Morphometric comparisons of African catfish, *Clarias gariepinus*, populations in Turkey. *Folia Zoologica*, 54(1/2), 165. https://www.ivb.cz/wp-content/uploads/54_165-172.pdf
- van der Maarel, E. (2003). Some remarks on the functions of European coastal ecosystems. *Phytocoenologia* 33 (2-3):187-202. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2003/0033-0187>
- van der Molen, S., Martínez, A. y González, J. (2007). *Introducción a la morfometría geométrica*. Unidad de Barcelona, España.
- van Elst, T., Eriksson, T., Gadau, J., Johnson, R., Rabeling, C., Taylor, J. y Borowiec, M. (2021). Comprehensive phylogeny of *Myrmecocystus* honey ants highlights cryptic diversity and infers evolution during aridification of the American Southwest. *Molecular phylogenetics and evolution*, 155, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.107036>

- Vásquez-Bolaños, M. (2022). Hormigas de México. <https://sites.google.com/udg.mx/hormigasdemexico>
- Villalobos-Leiva, A. y Benítez, H. (2020). Morfometría geométrica y sus nuevas aplicaciones en ecología y biología evolutiva. Parte 2. *International Journal of Morphology*, 38(6), 1818-1836. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022020000601818>
- Webster, M. y Sheets, H. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *The paleontological society papers*, 16, 163-188. <http://dx.doi.org/10.1017/S1089332600001868>
- Wheeler, G. y Wheeler, J. (1968). The ant larvae of the subfamily Formicinae (Hymenoptera: Formicidae): supplement. *Annals of the Entomological Society of America* 61:205-222. <https://doi.org/10.1093/aesa/61.1.205>
- Wheeler, W. (1912). Additions to our knowledge of the ants of the genus *Myrmecocystus* Wesmæl. *Psyche* (Cambridge) 19:172-181. <https://doi.org/10.1155/1912/59057>
- Yates, M., Andrew, N., Binns, M. y Gibb, H. (2014). Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ journals*, 2, 1-20. <https://doi.org/10.7717/peerj.271>
- Yazdi, A. (2014). Application of geometric morphometrics to analyse allometry in two species of the genus *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae). *Soil Organisms*, 86(1), 77-84. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:56415702>
- Yazdi, A., Muench, W. y Seifert, B. (2012). A first demonstration of interspecific hybridization in *Myrmica* ants by geometric morphometrics (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 17, 121-131. https://www.researchgate.net/publication/285721633_A_first_demonstration_of_interspecific_hybridization_in_Myrmica_ants_by_geometric_morphometrics_Hymenoptera_Formicidae
- Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, H. y Fink, W. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier Academic Press.