



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA DIVERSIDAD
TAXONÓMICA Y FILOGENÉTICA DE HORMIGAS DE LA PENÍNSULA DE BAJA
CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARRILLO-VERGARA EFRAIN DE JESUS

TUTOR PRINCIPAL: DR MILAN JANDA

LABORATORIO NACIONAL DE ANÁLISIS Y SÍNTESIS ECOLÓGICA ENES MORELIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DR CRISÓFORO FABRICIO VILLALOBOS CAMACHO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.

MORELIA, MICHOACÁN, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta 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 titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA DIVERSIDAD
TAXONÓMICA Y FILOGENÉTICA DE HORMIGAS DE LA PENÍNSULA DE BAJA
CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARRILLO-VERGARA EFRAIN DE JESUS

TUTOR PRINCIPAL: DR MILAN JANDA

LABORATORIO NACIONAL DE ANÁLISIS Y SÍNTESIS ECOLÓGICA ENES MORELIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DR CRISÓFORO FABRICIO VILLALOBOS CAMACHO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.

MORELIA, MICHOACÁN, 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/1137/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de octubre de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **CARRILLO VERGARA EFRAIN DE JESÚS** con número de cuenta **308186745** con la tesis titulada **“Influencia de los factores ambientales sobre la diversidad taxonómica y filogenética de hormigas de la Península de Baja California.”**, realizada bajo la dirección del **DR. MILAN JANDA** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
Vocal: DR. HERNANDO ALONSO RODRÍGUEZ CORREA
Vocal: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Secretario: DR. CRISÓFORO FABRICIO VILLALOBOS CAMACHO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 05 de diciembre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por brindarme la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de maestría y agradezco las facilidades otorgadas para concluir el programa satisfactoriamente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca de maestría y de esta manera, llevar a cabo mi proyecto de investigación sin dificultad.

Al proyecto que otorga el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el proyecto #282471 "Ecología y evolución de las hormigas a lo largo de gradientes ambientales: un enfoque integrativo". Con el cual, se hizo posible el financiamiento requerido para las salidas de campo.

Al proyecto de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) PAPIIT #IN206818 "Reconstrucciones comparativas de la historia ecológica - integrando la genética, la biogeografía y los datos ambientales de las hormigas". Con el cual, se hizo posible el financiamiento requerido para materiales y equipo de trabajo.

A mi tutor, el Dr. Milan Janda y los miembros del comité tutorial, el Dr. Mauricio Ricardo Quesada Anvedaño y el Dr. Crisósforo Fabricio Villalobos Camacho. Gracias por el apoyo en las asesorías y por la comprensión que siempre me brindaron.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco el apoyo de mi familia y seres queridos, quienes depositaron su confianza y apoyo incondicional en este nuevo capítulo en mi vida académica, quienes sus ánimos y su fuerza me motiva cada día a seguir adelante, papá, mamá, abuelita, hermanos, tías y tíos, gracias por ser parte de este grupo de apoyo familiar.

Al Dr. Milan Janda por apoyarme más allá de las responsabilidades académicas y brindarme la confianza de seguir adelante a la cabeza del proyecto, su experiencia y su comprensión fueron grandes cualidades que me ayudaron durante mi formación.

A mi compañera en este viaje de locura académica, Fátima Sandoval, tu experiencia, tu apoyo, tu cariño son grandes impulsores que cada día me llevan a superar los retos. Gracias por tus palabras de aliento, por tus comentarios, por tu amor y por enseñarme lo que hay más allá del mundo de las hormigas.

ÍNDICE

| SECCIÓN | PÁGINA |
|---|--------|
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT | 3 |
| INTRODUCCIÓN..... | 5 |
| ANTECEDENTES | 6 |
| Patrones espaciales de biodiversidad | 6 |
| Reguladores ambientales | 8 |
| Aislamiento, efecto península y endemismo | 9 |
| OBJETIVO..... | 11 |
| Objetivos particulares | 11 |
| HIPÓTESIS | 11 |
| MÉTODOS | 13 |
| Área de estudio | 13 |
| Colecta de muestras..... | 14 |
| Distribución espacial y bases de datos..... | 17 |
| Distribución espacial de hormigas | 17 |
| Datos filogenéticos | 17 |
| Datos ambientales | 18 |
| Análisis de datos..... | 22 |
| Diversidad alfa..... | 22 |
| Diversidad beta..... | 23 |
| Estructura filogenética del ensamblaje | 23 |
| Endemismo..... | 24 |
| Predictores ambientales | 25 |
| RESULTADOS | 26 |
| Características geomorfológicas y del sustrato. | 27 |
| Características de la vegetación..... | 28 |
| Diferencias climáticas del LGM respecto al clima actual. | 32 |
| Comunidad de hormigas de la PBC. | 35 |
| Patrones de diversidad | 36 |
| Predictores Ambientales de la Diversidad..... | 41 |
| Endemismo..... | 45 |
| DISCUSIÓN | 49 |
| Diversidad alfa taxonómica (alfa-tax). | 49 |
| Diversidad alfa filogenética (alfa_phy)..... | 51 |
| Diversidad beta taxonómica (beta-tax) y filogenética (beta-phy). | 52 |
| Estructura filogenética (NTI, NRI). | 56 |
| Endemismo..... | 56 |

| | |
|---|-----------|
| CONCLUSIONES | 58 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 61 |
| ANEXOS..... | 73 |
| Anexo 1. Inventario de especies..... | 73 |
| Anexo 2. Rango de distribución de las hormigas encontradas en la PBC. | 78 |
| Anexo 3. Análisis de Componentes Principales. | 80 |

RESUMEN

Los patrones de diversidad son un tema de los más estudiados e interesantes en la disciplina de la ecología. Recientemente, un enfoque integrativo ha permitido entender mejor los procesos que subyacen los patrones de diversidad al escalar desde una perspectiva de riqueza (diversidad alfa) y recambio de especies (diversidad beta), hasta incorporar la diversidad filogenética como parte de la variabilidad evolutiva, que contribuye a un mejor entendimiento de los procesos ecológicos y las respuestas de las comunidades a los gradientes ambientales que modulan la distribución actual de las especies. En este trabajo se integraron las métricas de diversidad taxonómica, filogenética y endemismo de hormigas para determinar los factores subyacentes a los patrones de diversidad observados en la Península de Baja California, una región al noroeste de México considerada un *hotspot* de biodiversidad, pero que también comprende grandes extensiones dedicadas a la conservación de flora y fauna. Por lo que, estudiar esta región brinda un entendimiento de cómo responden las comunidades biológicas en su hábitat natural bajo la crisis de cambio climático inminente. Los objetivos de este estudio fueron 1) describir y analizar los patrones de riqueza y diversidad filogenética alfa y beta de las hormigas que habitan la península, desde una perspectiva espacial, 2) describir y analizar los patrones de endemismo y finalmente, 3) determinar los factores ambientales que modulan los patrones observados. Los registros de hormigas fueron extraídos de 70 sitios de colecta y de los repositorios digitales disponibles en línea. Los factores ambientales evaluados incluyeron variabilidad climática, variabilidad geomorfológica, diversidad y composición de sustrato y diversidad y estructura de la vegetación. Se incluyó además un análisis de factores climáticos históricos desde el último máximo glacial (LGM). Todos los registros ambientales fueron extraídos de repositorios digitales en línea. Se encontraron 204 especies en 39 géneros y seis subfamilias de hormigas en un total de 2931 registros únicos ubicados en 72 celdas de 0.5° (~ 2500 km²) en la península. Sólo el 5% de las especies válidas fueron endémicas a la península. El análisis de completitud de inventario mostró que el 67% de las celdas (48) tuvieron al menos el 50% del inventario, las cuales fueron consideradas para los siguientes análisis. El patrón de riqueza de especies (alfa), fue heterogéneo en la península, se encontraron picos de diversidad (mayor a 30 especies) en toda la franja central al norte, centro y sur de la península. La diversidad filogenética estuvo correlacionada con la diversidad de especies $R^2=0.84$, por lo tanto, el patrón observado fue muy similar al de riqueza de especies. El patrón de diversidad beta taxonómico observado, fue una tendencia de aumento de los valores de beta de la punta a la base de la península, sin embargo, los valores de beta fueron bajos (0.43 en promedio), aunque la región media fue la que mostró las celdas con los valores más bajos (menor a 0.3). El patrón de diversidad beta filogenética, no estuvo correlacionado con el patrón de beta-taxonómico $R^2=0.01$, por lo que, a diferencia del patrón de beta anterior, los mayores valores de beta filogenética se encontraron en algunas zonas costeras al noroeste, en el centro y sur de la península, aunque los menores valores (menor 0.4) de beta se encontraron en las celdas desde la franja central a la mitad de la península hasta la base. El patrón de endemismo, tanto la riqueza de especies endémicas,

como endemismo ponderado (WE) fueron consistentes. En ambos se observó una tendencia de aumento de la base a la punta de la península, donde la región oeste de la península media y la región sur mostraron los mayores valores en ambas métricas. Los resultados obtenidos sobre la influencia de los factores ambientales en las métricas de diversidad mostraron que es posible que la variabilidad climática del LGM y las diferencias climáticas del LGM respecto al presente, tengan una mayor influencia sobre el patrón de riqueza de especies (alfa), que el resto de las métricas que fueron mejor explicadas por las condiciones ambientales recientes. En la diversidad alfa-filogenética, el rango de elevación fue el factor que mayor contribuyó a la explicación del patrón. Por el contrario, las métricas de beta-taxonomía y filogenética la longitud, la precipitación y la composición del sustrato explicaron mejor los patrones observados. Por su parte, la variabilidad climática en conjunto con elevación y estructura de la vegetación, influyeron en la abundancia de las especies endémicas de corto rango de distribución, pero la composición del sustrato y la variabilidad en temperatura influyeron más sobre las especies endémicas de amplio rango de distribución. Los resultados sugieren una influencia del LGM sobre el patrón de riqueza de especies de hormigas actual, en contraste a una fuerte influencia de la longitud, variabilidad de la precipitación reciente y composición del sustrato que regula el recambio de especies y linajes de hormigas, y que las condiciones métricas son fuertes predictores de endemismo de estos organismos en la península.

ABSTRACT

Patterns of diversity are one of the most studied and interesting topics in the discipline of ecology. Recently, an integrative approach has allowed a better understanding the processes underlying diversity patterns by scaling from a species richness (alpha diversity) and species turnover (beta diversity) perspective, to incorporate phylogenetic diversity as part of evolutionary variability, which contributes to a better understanding of the ecological processes and the responses of the communities to the environmental gradients that modulate the current distribution of the species. In this work, the metrics of ant taxonomic, phylogenetic and endemism diversity were integrated to determine the factors underlying the diversity patterns observed in the Baja California Peninsula, a region in northwestern Mexico considered a biodiversity hotspot, but which also includes large extensions dedicated to the conservation of flora and fauna. Therefore, studying this region provides an understanding of how biological communities in their natural habitat respond under the impending climate change crisis. The goal of this study was 1) describe and analyze ant diversity patterns of alpha and beta phylogenetic and species richness that inhabit the peninsula, from a spatial perspective, 2) describe and analyze the patterns of ant endemism, and 3) determine the environmental factors that underlaying the observed patterns. Ant records were extracted from 70 plots throughout the peninsula and from digital repositories available online. The environmental factors evaluated included, climatic variability, geomorphological variability, diversity and composition of the substrate, and diversity and structure of the vegetation. An analysis of historical climatic factors since the last glacial maximum (LGM) was also included. All environmental records were extracted from online. A total of 204 species in 39 genera and six subfamilies of ants were found on the peninsula on 2931 unique records plotted in 72 grids of size 0.5° (~2500 km²). Only 5% of valid species were endemic to the peninsula. The inventory completeness analysis showed that 67% of the grids (48) had at least 50% of the inventory, which were considered for the following analyses. The pattern of species richness (alpha) was heterogeneous in the peninsula, peaks of diversity (greater than 30 species) were found throughout the central strip to the north, center and south of the peninsula. Phylogenetic diversity was correlated with species diversity $R^2=0.84$, therefore, the pattern was very similar to that of species richness. The pattern of taxonomic beta diversity was a trend of increasing beta values from the tip to base of the peninsula, however, the beta values were low (0.43 on average), although the middle region was the one that showed the grids with the lowest values (less than 0.3). The phylogenetic beta diversity pattern was not correlated with beta-taxonomic pattern $R^2=0.01$, so, unlike the previous beta pattern, the highest phylogenetic beta values were found in some coastal areas to northwest, center and south of the peninsula, although the lowest values (less than 0.4) were found in the grids from central strip in the middle peninsula to the base. The pattern of endemism, both endemic species richness and weighted endemism (WE) were consistent. In both, a trend of increase from the base to the tip of the peninsula was observed, where the western region from middle peninsula and southernmost region showed the highest values in both metrics. The results obtained on the

influence of environmental factors on diversity metrics showed that the climatic variability from LGM and the climatic differences of the LGM with respect to the present, had a greater influence on the pattern of species richness (alpha), than the rest of the biodiversity metrics, which were better explained by recent environmental conditions. In the alpha-phylogenetic diversity, the geomorphology (elevation range) was the factor that contributed the most to the explanation of the pattern. In contrast, beta-taxonomic and beta-phylogenetic metrics where longitude, precipitation, and substrate composition better explained the patterns. On the other hand, climatic variability together with elevation and vegetation structure influenced the abundance of endemic species with a narrow range distribution, but the composition of the substrate and variability in temperature influenced more on endemic species with a wide range distribution. The results suggest an influence of the LGM on the current ant species richness pattern, in contrast to a strong influence of longitude, variability of recent precipitation and substrate composition that regulates the turnover of ant species and phylobeta diversity, and that mesic conditions are strong predictors of ant endemism in the peninsula.

INTRODUCCIÓN

Entender y explicar los factores que determinan la distribución y composición de los ensamblajes de las especies a través del tiempo y espacio, sigue siendo uno de los objetivos centrales en el estudio de la biogeografía y ecología de las comunidades (Mittelbac y MacGill, 2019).

Las grandes diferencias resultado de la complejidad paisajística y biológica de los distintos ecosistemas, complican aún más encontrar dichas respuestas, por lo que se vuelve necesario comprender estos aspectos desde una perspectiva integrativa, actualmente reconocida como macroecología (Rodríguez et al., 2017).

La macroecología se centra en el estudio de la abundancia y distribución de las especies, la cual, busca explicar los patrones ecológicos en amplias escalas espacio-temporales, considerando las propiedades estadísticas que emergen en dichos sistemas complejos (Maurer y Brown, 1989; Brown, 1995; Marquet, 2009, Rodríguez et al., 2017).

El gradiente latitudinal de diversidad de especies (LGD) ha sido ampliamente evaluado en los estudios macroecológicos en la distribución actual de plantas y animales (Rodríguez et al., 2017). Y, aunque aún no existe un consenso general sobre los factores que lo expliquen, algunos trabajos consideran la hipótesis de conservadurismo tropical, la cual sugiere que, debido a una mayor área con estabilidad climática por un tiempo prolongado, y una fuerte radiación solar como ocurre en las regiones tropicales, se reducen las tasas de extinción y aumentan las tasas de especiación, en comparación con las regiones templadas hacia los polos, lo que podría explicar el actual patrón global de biodiversidad (Hawkins y DeVries, 2009; Pie, 2016; Economo et al., 2018).

Sin embargo, a pesar de que el LGD explique los patrones de distribución de especies a nivel global, puede no ser claro cómo se expresa a menor escala como el patrón de biodiversidad regional.

A escala regional, se ha enfatizado en la importancia de las variables ambientales (filtro ambiental), como los principales factores que estructuran el ensamblaje de especies y su distribución (Del Toro, 2013; Arnan et al., 2015; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015; Moura et al., 2017). Donde destacan los cambios de temperatura y precipitación que suponen teórica y empíricamente una mayor diversidad de especies en los sitios más cálidos y húmedos (Stevens y Gavilanez, 2015).

Aunque geográficamente las regiones fuera de los trópicos presentan menor temperatura y mayor variabilidad climática (estacionalidad), dicha variabilidad climática local puede estar en función del relieve, y de esta manera, la topografía directa o indirectamente tiene un papel importante en la diversidad y distribución de las especies (Battisti, 2014; Fine, 2015; Moura et al., 2017). Por ejemplo, localmente el gradiente de altitud concentra mayor diversidad de especies de zonas bajas o intermedias en el gradiente, pero a escala regional,

las cadenas montañosas pueden ser barreras físicas que históricamente hayan fragmentado las poblaciones o comunidades y posiblemente aumentar la riqueza de especies y la diversidad filogenética y funcional de algunas localidades (Dröse et al., 2019).

Los patrones de biodiversidad se han estudiado desde un contexto de riqueza y el recambio de especies y su relación con los gradientes espaciales, temporales y/o ambientales (Iknayan et al., 2014), pero actualmente se proponen trabajos integrativos que incorporen métricas de diversidad adicional como la filogenética, que incorpora la variabilidad evolutiva, que contribuye a un mejor entendimiento de los procesos ecológicos y las respuestas de las comunidades a los gradientes ambientales que modulan la distribución actual de las especies (Swenson, 2011; Nowrouzi et al., 2019; Massante et al., 2021).

En México, a pesar de los grandes esfuerzos por determinar los factores subyacentes que explican los patrones de biodiversidad, se les ha puesto principal interés a algunos grupos como las plantas y vertebrados terrestres (Luna-Vega et al., 2013; Moura et al., 2017; Cuéllar-Martínez y Sosa, 2016; Morrone, 2019), y poca atención han recibido otros taxones como los insectos, uno de los grupos de invertebrados terrestres con mayor diversidad, de importancia ecológica y de amplia distribución.

ANTECEDENTES

Patrones espaciales de biodiversidad

El gradiente latitudinal de la biodiversidad (LGD) es un patrón biogeográfico que define la forma en que los componentes de las dimensiones taxonómica (SD) y filogenética (PD), cambian con la posición latitudinal en el espacio. La mayoría de las investigaciones han considerado solo la biodiversidad taxonómica, generalmente la riqueza de especies (Rodríguez et al., 2017).

El patrón general es que la riqueza de especies aumente de las regiones polares a las tropicales (Willig et al., 2003; Hillebrand, 2004), independientemente del taxa estudiado (ej., mamíferos, peces, insectos, plantas, etc.) o el entorno geográfico en el que se encuentran (ej., África, América del Sur, Océano Atlántico, etc.).

Se ha encontrado que estos patrones son aplicables a los organismos que han existido al menos desde los últimos 70 millones de años hasta la actualidad (Willig y Presley, 2013); además, es aplicable en tres escalas espaciales, incluyendo amplias zonas climáticas (Dunn et al., 2009), conjuntos de subdivisiones geográficas arbitrarias (Hawkins y DeVries, 2009) y en condiciones ecológicas de comunidades locales (α), así como entre las escalas (β , γ) (Dröse et al., 2019).

En este sentido, se ha documentado que los mecanismos que rigen los LGD incluyen efectos ecológicos, evolutivos, procesos históricos y estocásticos que influyen sobre las tasas de

especiación, extinción y dispersión de las especies (Rohde, 1992; Willig y Presley, 2013; Swenson, 2011), los cuales han incluido la diversidad filogenética (PD), y la diversidad funcional (FD), como un aporte complementario al patrón de riqueza de especies que incluyen información útil sobre la variabilidad evolutiva y ecológica de los taxones. Estas contribuyen a un mejor entendimiento de los procesos subyacentes de la riqueza y distribución de la biodiversidad respecto a eventos históricos y factores ambientales que pudieron originar el ensamblaje comunitario (Swenson, 2011; Arnan et al., 2015; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015; Naeem et al., 2016; Guariento et al., 2020), y entender el origen del LGD (Dunn et al., 2009; Boyero et al., 2012; Peixoto et al., 2017; Massante et al., 2019; Rowan et al., 2019).

Por otra parte, el LGD no solo influye en la distribución de las especies, sino también en las interacciones que ocurren entre los organismos y comunidades. Por ejemplo, las redes de interacciones de polinizadores presentan diferentes tendencias en los gradientes latitudinales, (Dalsgaard et al., 2013), la herbívora, la depredación de carnívoros y parasitismo (Zvereva y Kozlov 2021), las cual se asocia principalmente a la relación latitud-clima teniendo un efecto directo en los distintos componentes de diversidad (α , β , γ ; Dáttilo y Vasconcelos, 2019).

En particular, la diversidad beta (β) puede entonces interpretarse no sólo en términos de los cambios en composición de especies entre las comunidades, sino también respecto al conjunto regional de interacciones entre especies (CaraDonna et al., 2017; Carstensen et al., 2014; Novotny, 2009; Poisot et al., 2015; Poisot et al., 2017).

Los invertebrados, particularmente los insectos, son un modelo biológico excelente para entender estos procesos en escalas espacio-temporales. Para las hormigas, se ha mencionado que su distribución en los gradientes latitudinales-longitudinales, puede estar limitada por las barreras geográficas existentes (ej. cuerpos de agua o sistemas montañosos), y la distancia espacial, las cuales delimitan la dispersión de los organismos, y por lo tanto, restringen su área de distribución (Szewczyk y McCain, 2016).

Un ejemplo de ello es lo que ocurre con el género *Acromyrmex*, que tiene un amplio espectro de distribución en América, que está delimitado al Sur por su incapacidad de cruzar el desierto de Atacama y el levantamiento de los Andes (Simões-Gomes et al., 2017). Por otra parte, la contribución de los factores evolutivos en las distintas escalas espaciales influye de manera importante en las características adaptativas que presentan las especies, tal como ocurre con el género megadiverso de *Pheidole* (Economato et al., 2019).

Sin embargo, como se ha mostrado, existe una correlación directa entre los gradientes espacio-temporales y los aspectos ambientales asociados a dichas características. De modo que la diversidad se regula entonces por la heterogeneidad ambiental producida por las diferencias latitudinales y longitudinales presentes en el espacio.

Reguladores ambientales

La heterogeneidad ambiental incluye aspectos relacionados con las características climáticas presentes e históricas, así como las relaciones paisajísticas originadas por la geomorfología, tipos de suelo y vegetación (Tscharrntle *et al.*, 2012; Stein *et al.*, 2014; Fine, 2015; Svenning *et al.*, 2015).

Estos aspectos han evolucionado a través del tiempo, y con ello, las formas de vida que se presentan en las distintas regiones del mundo. Es bien conocido que el clima representa un regulador ambiental principal en la distribución de las especies; en particular, la temperatura y humedad que son fundamentales para las especies ectotermas y termófilas como lo son las hormigas (Dunn *et al.*, 2009).

Estos factores, además, también influyen en las redes de interacciones intra e interespecíficas, encontrando que, en las zonas tropicales que tienen una mayor estabilidad en la temperatura, se observan comunidades ricas en especies particulares de climas cálidos, lo que favorece la diferenciación y especialización de nicho (Martín-González *et al.*, 2015; Trøjelsgaard y Olesen, 2013). En estas regiones, la temperatura se vuelve entonces el promotor principal en la distribución de las hormigas (Lattke, 2003; Longino *et al.*, 2019; Pérez-Toledo *et al.*, 2021a). En contraste, la respuesta de las comunidades en ambientes áridos, donde también se presenta un efecto directo de la precipitación (Davidson, 1997; Delsinne *et al.*, 2010; Segev, 2010;

A pesar de la inconsistencia en los patrones de riqueza de hormigas relacionados con la precipitación, existen estudios que afirman que algunos gremios de hormigas están positivamente correlacionados con la precipitación como el trabajo de Davidson (1977) y Vasconcelos y colaboradores (2010), las hormigas del desierto en Paraguay (Delsinne *et al.*, 2010) y las hormigas del desierto de Namibia (Marsh, 1986). Sin embargo, una ausencia de esta relación puede deberse a un gradiente térmico que va en contra del gradiente de lluvia y que contrarresta los efectos negativos de la aridez (Pfeiffer *et al.*, 2003), o una alta variabilidad edáfica dentro del área de estudio (Morton y Davidson, 1988).

Por otra parte, el clima escala global, ha experimentado fuertes cambios a través de millones de años (Ruddiman, 2014), por lo tanto, se espera que los patrones de biodiversidad tengan cierta dependencia al paleoclima, y a su vez, una influencia sobre los ecosistemas (Svenning *et al.*, 2015).

La influencia del paleoclima puede entenderse principalmente como el producto de la diversificación dentro del Cenozoico, es decir, con base en los últimos 66 millones de años, lo cual resulta en distintos eventos de calentamiento, enfriamiento y oscilaciones glaciales-interglaciales ocurridas en tal periodo (Ruddiman, 2014; Svenning *et al.*, 2015).

Desde una perspectiva evolutiva, el paleoclima tiene un papel fundamental en el conservadurismo de nicho de las especies y los procesos relacionados a su diversidad en los

componentes SD y PD (Hawkins et al., 2014; Couvreur et al., 2015; Svenning et al., 2015). Y, además, esto tiene implicaciones a escalas espaciales mayores, es decir, con respecto a las redes de interacciones y los mecanismos coevolutivos que suceden en los ecosistemas (Schleuning et al., 2014; Svenning et al., 2015).

Así como el clima, otros componentes paisajísticos también han sufrido cambios espacio-temporales, resultado de la historia evolutiva geomorfológica del planeta, e influye directamente sobre los ecosistemas y las especies que los habitan (Fine, 2015). En este sentido, aspectos como barreras biogeográficas existentes, y la presencia de distintos tipos de suelo y vegetación como resultado de dichos procesos, funcionan como filtro en la distribución espacial de los organismos (Swanson, 1980; Stein et al., 2014).

Los tipos de suelo, vegetación y diferencias en los gradientes espaciales reflejan distintos mecanismos de supervivencia de los organismos, y conducen al posible aislamiento geográfico que puede llevar a procesos de especiación a través del tiempo (Fine, 2015).

Aislamiento, efecto península y endemidad

El aislamiento geográfico como resultado de los procesos espacio-ambientales en el planeta, tiene un papel relevante en la configuración de la diversidad (Itescu et al., 2020); y puede originar centros de riqueza y especialización de los organismos. Esto ocurre más comúnmente en regiones insulares que se han originado de los continentes y que tienen distintas historias biogeográficas en el tiempo y espacio, lo cual ha sido abordado mayormente desde la teoría de biogeografía de islas (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007; Meiri, 2017; Itescu et al., 2020).

Sin embargo, desde el siglo XX, estudios en la península de Florida, Baja California, Alaska, Labrador y Nueva Escocia, encontraron un patrón de diversidad espacial particular. Se observó que, aún con distintos grupos biológicos, existe un declive de la diversidad desde la base peninsular hacia la punta; a partir de este momento, se acuñó el término de la Hipótesis del efecto peninsular Simpsoniano (SPH) (Simpson, 1964; Battisti, 2014).

El efecto península es actualmente uno de los procesos biogeográficos clásicos que se han propuesto para explicar los gradientes en la riqueza de especies, focalizado en regiones con distinta historia biogeográfica, taxones y origen (peninsular o de hábitat) (Olivier et al., 2017). Esta característica biogeográfica hace que dichas regiones sean sitios no solo altamente diversos en cuanto a número de especies presentes, sino también respecto a especies exclusivas o endémicas de la región (Garcillan y Ezcurra, 2010).

En un sentido estricto, se esperaría que el patrón de endemismos sea consistente con el decremento observado en el patrón del efecto península; sin embargo, se ha documentado que en penínsulas *sensu stricto*, el patrón de endemismos es invertido. Es decir, existe una mayor diversidad de especies endémicas en la punta de la península y decrece hacia la base

(Rieman y Ezcurra, 2007). Una de las regiones donde se puede observar dicho efecto se localiza en el noreste mexicano, en la Península de Baja California (PBC), la segunda península más grande y geográficamente más aislada en el mundo. En donde su dinámica geológica, ha tenido un efecto profundo sobre la evolución, distribución y estructura genética de su biodiversidad (Grismer, 2000)

Aunque parte de la biota de la PBC es similar a las regiones adyacentes de las que formó parte, se ha encontrado un gran número de endemismos de plantas (Garcillán et al., 2003; Rieman y Ezcurra, 2005, 2007), reptiles, anfibios, aves, mamíferos (Riddle et al., 2000; Ramírez-Acosta et al., 2012), arácnidos, (Due y Polis, 1986; Maya-Morales y Jiménez, 2013.) y algunos grupos de insectos (Donahue, 1989; Brown y Faulkner, 1997; Johnson, 2000; Johnson y Ward, 2002; Aalbu y Smith, 2020). Por lo que se le ha considerado un hotspot de biodiversidad dentro de la región biogeográfica a la que pertenece.

Sin embargo, a pesar de la riqueza de endemismos de la PBC, aún son pocos los estudios que evalúen sistemáticamente los patrones de diversidad en toda el área. Y aunque existen estudios para algunos grupos, muchos de ellos han sido realizados décadas atrás y han utilizado datos bastante limitados sobre la distribución de las especies (Taylor y Regal, 1978; Johnson y Ward 2002; Varela-Hernández y Jones, 2013).

En este sentido, estudiar la comunidad de hormigas en ambientes con alta heterogeneidad paisajística y complejidad biogeográfica como ocurre en la PBC puede proveer información relevante sobre los mecanismos que rigen los procesos evolutivos alrededor de estos ambientes y las especies que los colonizan.

De modo que las hormigas representan un modelo adecuado para estudiar los patrones de distribución de especies y endemismos a través de la PBC, expresados en riqueza de especies (SD) y diversidad filogenética (PD) y evaluar las características ambientales que influyen en su distribución.

OBJETIVO.

Determinar cómo influyen los gradientes ambientales recientes e históricos sobre los patrones de diversidad de hormigas en la Península de Baja California (PBC) expresados en riqueza de especies, diversidad filogenética y endemismo.

Objetivos particulares

- Describir los patrones de diversidad alfa taxonómica y filogenética y evaluar cuáles son los predictores ambientales asociados que mejor explican este patrón.
- Describir los patrones de disimilitud beta taxonómica y filogenética, determinar si la disimilitud encontrada se deriva del componente de recambio o anidamiento (turnover-nestness) y evaluar cuáles son los predictores asociados que mejor explican este patrón.
- Identificar el patrón y áreas de mayor endemismo de las hormigas de la PBC y evaluar su relación con los predictores ambientales.

HIPÓTESIS

Siguiendo la propuesta sobre la hipótesis heterogeneidad ambiental, i) se espera encontrar que el patrón de diversidad especies (alfa-tax) esté determinado por factores ambientales contrastantes. Por lo que áreas con amplios rangos ambientales (p.e. una combinación de amplios rangos de elevación, condiciones climáticas, tipos de vegetación y diferentes tipos de sustratos) serán fuertes predictores de riqueza de especies.

Debido a que, una alta diversidad de especies es comúnmente asociada a una alta diversidad filogenética (Faith, 1992), se espera encontrar que los patrones espaciales de diversidad filogenética estén asociados con los de diversidad de especies.

Sin embargo, algunos estudios comentan que el último máximo glacial (LGM) tuvo un mayor impacto sobre el hemisferio norte (Dunn et al., 2009), por lo que ii) se espera que los factores climáticos históricos tengan una fuerte influencia sobre los patrones de diversidad como respuesta a fluctuaciones ambientales extremas en un corto periodo de tiempo vía extinción selectiva o recolonización como lo propone Svenning y colaboradores (2015).

Diferente a la diversidad alfa, iii) se espera encontrar un gradual aumento en la diversidad beta taxonómica de la base hacia la punta de la PBC, debido a su prolongado aislamiento geográfico y amplia extensión territorial, que pueda favorecer la formación de ensamblajes de hormigas únicos.

Con ello, se espera que la contribución de la beta-diversidad esté dominada por un recambio de especies (turnover) en esa región. Pero que también, las variables asociadas con la distancia geográfica tendrán una fuerte contribución para explicar el patrón debido a la limitada capacidad de dispersión de algunas hormigas.

Finalmente, iv) debido a la historia geográfica y climática de la PBC, se espera encontrar que el patrón y los índices de endemismo aumenten gradualmente hacia la punta que se ubica en la zona más aislada geográficamente de la península y presenta condiciones climáticas subtropicales y que pudo fungir como refugio de especies sobre las condiciones ambientales históricas del LGM (Moreau y Bell, 2013; Cab-Sulub, 2016; Valdivia-Carrillo et al., 2017).

MÉTODOS

Área de estudio

La Península de Baja California (PBC, Figura 1), se ubica al noroeste de México, es una región que comprende 1300 Km de extensión norte-sur entre la latitud más al norte 32°30' y hasta 23°00' en su porción más al sur; con un ancho promedio de 95 km, pero de más de 250 km en la porción más ancha (Cartron et al., 2005; Garcillán et al., 2010).

Geológicamente la PBC presenta una gran cordillera casi intermitente, que se extiende de Norte a Sur en la porción central y representan los picos más altos de elevación, 3400 msnm en la Sierra de San Pedro Mártir al norte, y 2000 msnm en la Sierra de la Laguna al Sur (Garcillán et al., 2010; Morrone, 2019).

La cordillera genera dos vertientes contrastantes, al oeste, la del Pacífico con un clima controlado por las corrientes marinas frías provenientes del norte, así como precipitación invernal y niebla costera, y la vertiente del este, la del golfo de California, presenta un clima más cálido y con precipitación en el verano (Garcillán y Ezcurra, 2003).

La variación climática determinada por la cordillera (E-W), y la latitud (N-S), ha formado las diferentes ecorregiones en la PBC. González-Abraham y colaboradores (2010), reconocieron 13 regiones ecológicas que representan diferentes tipos de vegetación excluyendo los territorios insulares del pacífico norte.

En la región del noroeste, se presentan cuatro ecorregiones, matorrales costeros de arbustos deciduos, matorral costero rosetófilo de especies suculentas, chaparral siempre verde de arbustos esclerófilos y bosques de *Pinus* y *Abies*, esta porción representa la mayor heterogeneidad del paisaje con clima mediterráneo semi-seco y templado, y la mayor precipitación al norte de la PBC, 500-600 mm promedio anual (González-Abraham et al., 2010; INEGI, 2017a).

Al noreste existe una extensión del desierto de Colorado, con clima cálido-seco, y representado por arbustos de hoja reducida (Garcillán y Ezcurra, 2003; González-Abraham et al., 2010).

Las ecorregiones centrales de la PBC, el desierto central y desierto del Vizcaíno al oeste y la costa central del Golfo al este, tienen un clima cálido-seco o semiseco y representan la región más caliente y seca de la península, 100 mm de precipitación promedio anual (INEGI, 2017a, b). La humedad y la precipitación puede ser localizada, y puede haber grandes periodos prolongados de sequía (Garcillán y Ezcurra, 2003; González-Abraham et al., 2010). Sin embargo, son uno de los puntos importantes de endemismos, principalmente de vegetación xerófila (Wehncke et al., 2012), aunque también de vertebrados terrestres (Ramírez-Acosta et al., 2012), arácnidos (Due y Polis, 1986) e himenópteros como abejas, avispa (Falcon-Brindis et al., 2019) y hormigas (Johnson y Ward, 2002).

En la porción sur de la PBC, al suroeste la sierra de la Giganta y las planicies de la Magdalena, son de clima cálido-semiseco y con precipitación durante el verano, (González-Abraham et al., 2010), presentan vegetación de transición entre plantas suculentas de los desiertos centrales al norte y plantas leñosas tropicales como las leguminosas del sur (Garcillán y Ezcurra, 2003; Garcillán et al., 2003).

La punta de la península al sur tiene un clima subtropical y es la región con mayor precipitación sureña con 500-600 mm promedio al año (INEGI, 2017b), se encuentran tres ecorregiones, matorral sarcocaula en tierras bajas, bosque tropical de hoja caduca en altitudes intermedias (400- 1500 msnm aprox.) y bosque templado de pino-encino en tierras altas (> 1500 msnm), conocida en conjunto como la región del cabo (Garcillán y Ezcurra, 2003; González-Abraham et al., 2010; Ortega-Rubio et al., 2012). Y también es una zona de endemismos de plantas, vertebrados e invertebrados terrestres (Ortega-Rubio et al., 2012; León de la Luz et al., 2017; Morrone, 2019).

Colecta de muestras

La comunidad de hormigas fue representada a través de 70 sitios de colecta que muestran la heterogeneidad de los tipos de vegetación de la PBC (Figura 1), pero también, la variabilidad de sustratos como rocosos, arenosos o mixtos. Cada sitio seleccionado tuvo el menor grado de perturbación humana posible (p.e. lo más alejado posible de asentamientos urbanos, separados de carreteras principales al menos 500m, dentro de manchones vegetales naturales o áreas naturales protegidas). La distancia entre los diferentes sitios de colecta varió desde 300 metros hasta 1216Km entre los sitios más alejados.

Las primeras colectas (45 transectos), fueron realizadas en el año 2018 en el estado de Baja California Sur, y las siguientes (25 transectos) fueron hechas en el año 2019 en el estado de Baja California durante la misma época. Las colectas fueron en la temporada húmeda de la península entre los meses de octubre-noviembre (González-Abraham et al., 2010) para representar la mayor cantidad de especies y evitar la poca representación de las especies debido a la estacionalidad (Figura 1).

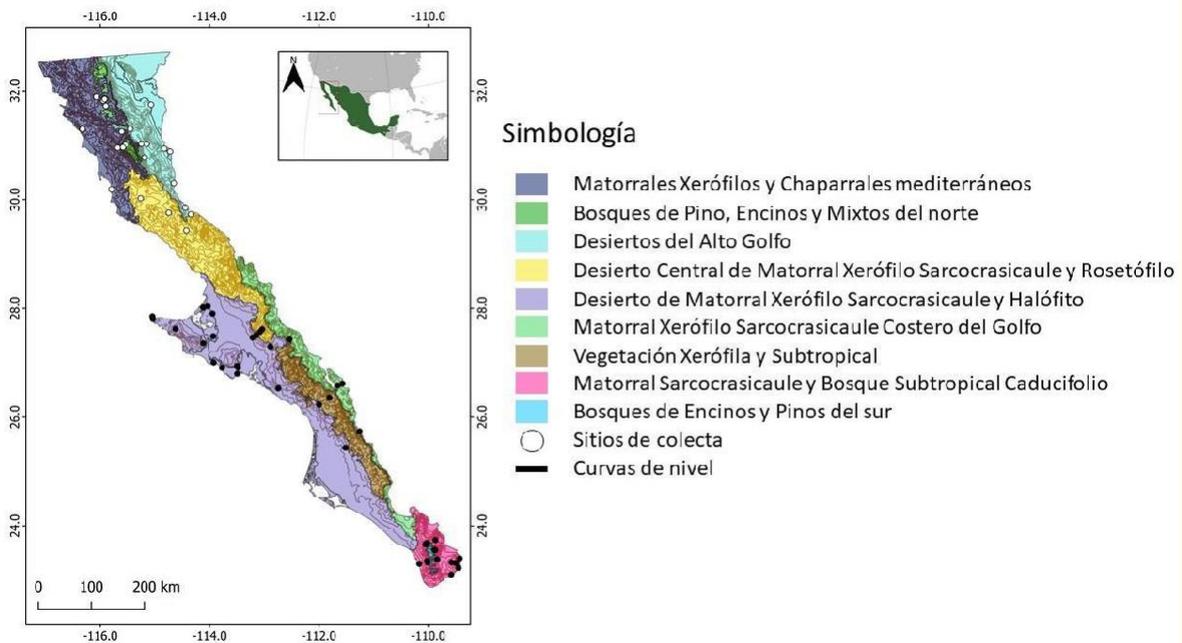


Figura 1. Península de Baja California. Círculos negros: sitios de colecta 2018. Círculos blancos: sitios de colecta 2019. Extraído del Mapa de Ecorregiones Terrestres de México, INEGI-CONABIO-INE (2007).

En cada sitio de colecta, se realizó un transecto de 100m y se colocaron 10 trampas de cebo separadas entre sí 10m. La trampa fue una tarjeta de papel de 15 x 15 cm con atún y miel en igual proporción como atrayente, durante un tiempo de 60 minutos, posteriormente, todas las hormigas dentro del cuadro de papel fueron colectadas.

Además, se colectaron hormigas manualmente en un área de 20m a la derecha e izquierda a lo largo del transecto por tres personas/hora, buscando nidos bajo rocas, ramas, troncos vivos o muertos, vegetación y suelo. Las hormigas forrajeras del suelo o que se encontraban caminando en cualquier otro sustrato dentro del transecto, también fueron colectadas. El horario de colecta fue entre las 09:00 y las 18:00 horas evitando las horas máximas de temperatura (13:00-15:00 horas), que corresponden a horarios de poca actividad de las hormigas diurnas.

Todas las hormigas colectadas en trampas o manualmente, se colocaron en viales con alcohol absoluto para su traslado al laboratorio. En cada sitio, se tomaron fotografías para representar la composición florística y estructura edáfica. La ubicación geográfica de cada sitio se registró a través de un GPS Garmin xt10.

Finalmente, cada hormiga fue identificada con claves especializadas a nivel genérico (Fisher y Cover, 2007; Mackay y Mackay, 2000) y a nivel específico con ayuda de claves para algunos géneros extraídas de AntWiki (www.antwiki.org) y comparaciones morfológicas de imágenes de AntWeb (www.antweb.org) y la ratificación de las identificaciones por el Dr Milan Janda. Las hormigas no identificadas, fueron catalogadas a morfoespecie.

Todos las hormigas colectadas y la colección de referencia en seco, fueron depositadas en la colección entomológica de la ENES Morelia.

Adicionalmente, se generó una caracterización ambiental para cada sitio de muestreo, en la cual, fueron descritas el tipo y composición de la vegetación siguiendo los estatutos de clasificación del tipo de vegetación de INEGI (2016) y características del sustrato.

Los elementos descriptivos de la vegetación fueron clasificados en tres categorías principales, la altura del estrato dominante, la permanencia del follaje de la cobertura vegetal y el porcentaje de cobertura vegetal sobre el sustrato, mientras que la estructura del sustrato fue clasificada en cinco categorías (Tabla 1). Todas las clasificaciones de la vegetación y sustrato de los sitios de muestreo fueron hechas a través de las fotografías tomadas en campo

Tabla 1. Descripción del método de caracterización ambiental para la vegetación y estructura del sustrato.

| Altura vegetación dominante | Permanencia de follaje | Porcentaje de cobertura vegetal sobre sustrato | Estructura del sustrato |
|--|--|--|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • Arbóreo <ul style="list-style-type: none"> Alto: >20m Mediano: 4-20m Bajo: <4m • Arbustivo <ul style="list-style-type: none"> Alto: > 3m Mediano: 1-3m Bajo: <1m • Herbáceo <ul style="list-style-type: none"> Alto: >1m Mediano: 0.5-1m Bajo:< 0.5m | <ul style="list-style-type: none"> • Perennifolio • Subperennifolio • Subcaducifolio • Caducifolio | Formas de vida <ul style="list-style-type: none"> • %Arbóreo • %Arbustivo • %Herbáceo • %Otros (p.e. cactáceas, agaváceas, suculentas) | <ul style="list-style-type: none"> • Mixto: proporción similar suelo-fragmentos rocosos • Rocoso: fragmentos rocosos sobre el sustrato >50% • Arenoso: sustrato compuesto por arena • Dunas: sustrato compuesto por arena costera • Hojarasca: sustrato cubierto por hojarasca |

Distribución espacial y bases de datos

Distribución espacial de hormigas

Adicional a los registros de colecta, se añadieron los registros disponibles en línea de Global Ants Biodiversity Information - GABI hasta el 01 de enero del año 2020 en (www.antmaps.org, Guénard et al., 2017), los registros del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México – SNIB, disponibles hasta el 20 de junio del año 2020 en (www.snib.mx, CONABIO, 2021), además la base de datos compilada por Dáttilo y colaboradores (2020). Del conjunto de datos, se excluyeron registros duplicados, registros de islas, y que no tuvieran referencia geográfica, fecha de colecta o nombres válidos.

Para evitar los sesgos relacionados a los métodos e intensidad de colecta, pero también conservar la mayor cantidad de información posible, como lo propone Lobo y Martin-Piera (2002), se generó una cuadrícula de 0.5° ($\sim 50 \text{ Km}^2$) en la PBC, en donde se mapearon los registros de hormigas. Para los registros de colecta, se utilizó únicamente la presencia-ausencia de las especies encontradas en cada transecto. Como medida de abundancia de las especies, se consideró la frecuencia de incidencia o número de registros únicos por especie y morfoespecie en cada celda.

La cuadrícula y la representación cartográfica de los registros de hormigas se realizaron con un Sistema de Información Geográfica (QGIS Development Team, 2021)

Finalmente, se realizó un análisis de completitud de inventario usando el número total de registros como unidades de muestreo contra el número de especies encontradas en cada cuadro, para obtener un porcentaje de cobertura. Sólo los cuadros que tuvieron $\geq 50\%$ de cobertura de muestra, siguiendo las recomendaciones de Jenkins y colaboradores (2011), fueron considerados. Más detalles se describen en análisis de datos más adelante. Los análisis fueron realizados con la paquetería iNEXT en el lenguaje estadístico R 4.1.2 (Hsieh et al., 2016; R Core Team, 2022).

Datos filogenéticos

La información filogenética a nivel de especies fue obtenida del árbol filogenético de hormigas, construido por el método máxima verosimilitud (ML) basados sobre 11 loci y datado con 509 taxones fósiles en el trabajo de Economo et al., (2018). El super árbol fue podado para obtener un árbol filogenético general de todas las especies de hormigas encontradas en la PBC. Se revisaron las relaciones filogenéticas de cada género, disponibles en www.antwiki.org, para que el árbol general de la PBC conservara la misma topología y cuando fue necesario, manualmente se modificaron sólo las puntas del árbol. Dado que no se encontraron politomias en el árbol general, no fue necesario aleatorizar las especies en las puntas.

Adicionalmente, las morfoespecies también fueron incluidas dentro del árbol filogenético de la PBC para tener una mayor representación de los patrones de diversidad filogenética. Para ello, inicialmente se le asignó a cada morfoespecie, una especie similar morfológicamente dentro del mismo género, que estuviera representada en la filogenia general de la PBC. Cuando no hubiera alguna especie similar, entonces, se le asignó la misma información filogenética de una especie hermana dentro del mismo género.

Posteriormente, cada morfoespecie fue añadida al árbol filogenético de la PBC repitiendo la información filogenética de las especies similares o hermanas según fuera el caso como politomias en las puntas del árbol, las nuevas puntas fueron renombradas con el nombre de cada morfoespecie y finalmente, la topología del árbol fue revisada nuevamente. La poda del súper árbol, la revisión de las relaciones filogenéticas y la inserción de las morfoespecies fueron hechas con el software Mezquite versión 3.61.(Maddison y Maddison, 2019).

Datos ambientales

La información climática reciente se obtuvo de la base de datos de WorldClim Ver. 2.1 (Fick y Hijmans, 2017). Con base en estudios previos que indican que las variables asociadas a la temperatura y precipitación media anual (Pérez-Toledo et al., 2021a,b)), así como las que representan la estacionalidad climática a lo largo del año, influyen en los patrones de diversidad de especies (Kaspari et al., 2000, Kaspari et a., 2003), sólo diez de las diecinueve variables climáticas fueron consideradas (Tabla 2).

Tabla 2. Descripción de los factores climáticos obtenidos de WorldClim (Fick y Hijmans, 2017)

| Factores climáticos | Descripción |
|----------------------------|---|
| bio1 | Temperatura media anual. |
| bio8 | Temperatura media del trimestre más húmedo. |
| bio9 | Temperatura media del trimestre más seco. |
| bio10 | Temperatura media del trimestre más cálido. |
| bio11 | Temperatura media del trimestre más frío. |
| bio12 | Precipitación anual. |
| bio16 | Precipitación del trimestre más húmedo. |
| bio17 | Precipitación del trimestre más seco. |
| bio18 | Precipitación del trimestre más cálido. |
| bio19 | Precipitación del trimestre más frío. |

Para revisar cómo influye la variación climática sobre las métricas de diversidad, se extrajeron los valores de las variables climáticas para cada registro de la base de datos de hormigas de la PBC. Posteriormente, se calculó el rango de variación de cada variable en cada celda (máximo-mínimo). De esta manera, valores cercanos a cero indicaron poca variación.

Para evitar que las variables altamente correlacionadas tuvieran una influencia sobre los análisis, se realizó un correlograma, utilizando el coeficiente de correlación Pearson y también el índice de la inflación de la varianza (VIF) con un umbral menor a 10 para detectar las variables que pueden ser utilizadas sin riesgo de colinealidad (Dormann et al., 2013). Sin embargo, debido a que la bio1 y bio12 fueron variables altamente correlacionadas con las demás, sólo estas dos variables fueron consideradas para análisis posteriores.

Adicionalmente, para incluir las variables de estacionalidad, se realizó un análisis de componentes principales (PCA), para reducir la dimensionalidad de las 10 variables en dos primeros componentes.

Las variables que representaron el paisaje fueron, i) la variación geomorfológica, ii) la diversidad de tipos de vegetación, iii) complejidad de la vegetación (EVI), iv) diversidad de suelo, i y v) la composición del sustrato.

La variación geomorfológica fue obtenida del cálculo del rango de los valores obtenidos de la capa ráster del modelo digital de elevación (DEM)(Fick y Hijmans, 2017), y los registros de hormigas en cada cuadro. La capa ráster fue extraída de WorldClim Ver. 2.1 a 30'' (1Km) de resolución (Fick y Hijmans, 2017)

La diversidad de tipos de vegetación y tipos de suelo, fueron obtenidas a partir de la suma de los diferentes tipos de vegetación o suelo de cada registro de hormigas en cada cuadro de la PBC. Los tipos de vegetación fueron extraídos de la capa de uso de suelo y vegetación serie VI de INEGI (2017 a,b). Los diferentes tipos de cultivo fueron considerados un solo tipo de vegetación. La capa de suelos fue extraída del conjunto de datos vectoriales edafológicos escala 1:250000 de INEGI (2014).

La complejidad de la vegetación fue calculada a través del índice de mejorado de vegetación (EVI) de cada registro para cada cuadro en la PBC. Esta métrica es derivada de las imágenes del espectrorradiómetro de imágenes de resolución moderada (MODIS) (Tuanmu y Jetz, 2015). El EVI fue extraído del coeficiente de variación de la base de datos de la heterogeneidad del hábitat global a una resolución de 30''(1km) descargada de www.earthenv.org (Tuanmu y Jetz, 2015).

La composición del sustrato estuvo representada por el rango de variación del porcentaje de arcilla, limo, arena, materia orgánica y fragmentos rocosos de la superficie a los primero 5 cm de profundidad, extraídos de los modelos de predicción de las propiedades del suelo de

www.soilgrid.org (2017). El rango de variación de cada variable en cada celda de la PBC, fue calculado de manera similar a las variables anteriores.

Para reducir la dimensionalidad en la composición del sustrato, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) y se utilizaron los primeros dos componentes.

Como siguiente paso, se realizó un correlograma con el coeficiente de correlación Pearson para detectar alguna correlación entre todas las variables. Adicionalmente, también se utilizó el índice de la inflación de la varianza (VIF) con un umbral menor a 10 para determinar las variables que pueden ser utilizadas sin riesgo de colinealidad (Dormann et al., 2013). Los resultados de esta prueba mostraron que *clim_pca1* y *bio12* tuvieron problemas de colinealidad, pero, aun así, fueron consideradas para los análisis posteriores debido a que se ha encontrado que tanto la precipitación anual, como la temperatura estacional, pueden influir sobre los patrones de diversidad de hormigas (Delsinne et al., 2010; Segev, 2010; Del Toro, 2013).

Otro conjunto de datos representó la variabilidad climática histórica desde el último máximo glacial (LGM) ~21,000 años atrás extraídas de la base de datos de Brown y colaboradores (2018). De manera similar al clima reciente, se utilizaron las mismas diez variables históricas (ver Tabla 3), para cada registro de hormigas y posteriormente, el rango de variación de cada variable fue calculado en cada cuadro. Las *bio1* y *bio12* del pasado fueron utilizadas para análisis posteriores y el resto fueron sustituidas en los dos primeros componentes de un PCA como se realizó anteriormente.

Adicionalmente, se calculó la diferencia climática de las 10 variables del presente respecto a las del pasado para cada registro de hormigas y posteriormente, se calculó el rango de variación climática en cada cuadro. En este caso, se consideró la diferencia de la *bio1* y *bio12* (*dif_clim_bio1* y *dif_clim_bio12* respectivamente) y el resultado de los dos primeros componentes de un PCA como sustituto de las diferencias en la variabilidad climática del presente respecto al pasado como se realizó anteriormente. Este conjunto de variables representó el cambio en el clima desde LGM respecto al clima reciente.

Finalmente, para las variables históricas también se realizó un correlograma con el coeficiente de correlación Pearson y el índice de inflación de la varianza (VIF) con un umbral menor a 10 y determinar las variables con riesgo de colinealidad (Dormann et al., 2013). Los resultados de estas pruebas mostraron que cuatro variables tuvieron problemas de colinealidad, pero fueron igualmente utilizadas en los análisis debido a que representan la variabilidad estacional del clima en el pasado (*dif_clim_bio12* y *clim_pca1_pa*), distancia geográfica (*lat*) y la diferencia estacional respecto al presente (*clim_pca1_df*).

El conjunto de factores ambientales fueron en total 20 variables continuas, diez representaron las condiciones ambientales del presente, ocho fueron condiciones ambientales del pasado y dos variables espaciales conformadas por el centroide geográfico

latitud-longitud de las celdas anteriormente realizadas. Cada una describiendo características climáticas o del paisaje que pueden influir sobre los patrones de diversidad (Tabla 3).

La extracción de la información de las capas, el cálculo de los rangos y el análisis de PCA se realizaron a través de sistemas de información geográfica QGIS 3.22.1 y de la paquetería vegan (Oksanen et al., 2013) en el lenguaje estadístico R 4.2.1.

Tabla 3. Descripción de los factores ambientales recientes e históricos utilizados en el análisis.

| Tiempo | Factor explicativo | Descripción |
|------------------------------|---------------------------|---|
| Recientes (1970-2000) | bio1_pr | Rango de variación temperatura media anual. |
| | bio12_pr | Rango de variación precipitación media anual. |
| | pca1_clim_pr | Rango de variación en la heterogeneidad climática actual. |
| | pca2_clim_pr | Rango de variación en la heterogeneidad climática actual. |
| | Dem | Rango de elevación. |
| | Evi | Rango de heterogeneidad del hábitat. |
| | Veg | Diversidad de tipos de vegetación. |
| | Soil | Diversidad de tipos de suelo |
| | pca1_soil | Rango de composición del suelo 1. |
| | pca2_soil | Rango de composición del suelo 2. |
| Históricos (LGM~21ka) | bio1_pa | Rango de variación temperatura media anual tiempo LGM. |
| | bio12_pa | Rango de variación precipitación media anual LGM tiempo. |
| | pca1_clim_pa | Rango de variación en la heterogeneidad del clima pasado 1. |
| | pca2_clim_pa | Rango de variación en la heterogeneidad del clima |

| | | |
|------------------|--------------|--|
| | | pasado 2. |
| | dif_bio1 | Diferencia de rango bio1_pr - bio1_pa. |
| | dif_bio12 | Diferencia de rango bio12_pr - bio12_pa. |
| | pca1_clim_df | Diferencia de rango pca1_clim_pr - pca1_clim_pa 1. |
| | pca2_clim_df | Diferencia de rango pca2_clim_pr - pca2_clim_pa 2. |
| Distancia | latitud | Distancia espacial Norte-Sur. |
| | longitud | Distancia espacial Oeste-Este. |

Análisis de datos

La completitud del inventario de la PBC y para cada celda se realizó con el número de registros como el número de unidades de muestreo contra el número de especies reportadas como se describió anteriormente. Debido a la diferencia de completitud entre las celdas que varió de 0.03 hasta 0.92, se estandarizó la riqueza observada (Chao y Jost, 2012).

Primero, sólo las celdas con al menos el 50% de completitud de inventario, en total 48 de 72 fueron considerados. Segundo, generamos las curvas de interpolación-extrapolación para cada celdas y tercero, la riqueza de especies de cada celda fue interpolada al menor valor de cobertura (50%) y se obtuvieron los valores de riqueza estandarizada para cada celda.

Los valores de riqueza estandarizada (Sp-extr), fueron utilizados para los análisis posteriores. Todos los cálculos y análisis fueron realizados con la paquetería iNEXT en el lenguaje estadístico R 4.1.2 (Hsieh et al., 2016; R Core Team, 2022).

Diversidad alfa

Para identificar el patrón de diversidad de hormigas a través de la PBC, la riqueza estandarizada (Sp-extr), fue considerada como la diversidad α de especies de hormigas en cada celda, que fue calculada a través de números de Hill de orden $q=0$ (riqueza observada). El orden de diversidad $q=0$, es insensible a las frecuencias de especies y favorece las ponderaciones a las especies raras siguiendo la siguiente fórmula (Jost, 2006; Chao et al., 2014).

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde S es el número de especies en el ensamblaje, i es la iésima especie y p es la abundancia relativa de la iésima especie. Por lo que cuando q=0, entonces, la iésima especie tiene abundancia relativa $p_i = 1/S$, que es la riqueza de especies (Chao et al., 2014).

La diversidad α filogenética (PD α) fue calculada como la suma de la longitud de las ramas PD (Faith, 1992), representadas por las especies presentes en cada celda del árbol filogenético del pool regional de hormigas de la PBC.

Los cálculos PD fueron realizados en el lenguaje estadístico R 4.1.2 con la paquetería Picante (Hsieh et al., 2016, Kembel et al., 2010; R Core Team, 2022).

Diversidad beta

El patrón del recambio espacial del ensamblaje de las hormigas fue determinado a través del índice de disimilitud pareada Sorensen como medida de diversidad beta (B-total) la cual fue fraccionada en recambio (B-sim) y anidamiento (B-Nes) como lo proponen los trabajos de Baselga, 2010 y Kreft y Jetz, 2010.

Inicialmente, se generó una matriz de disimilitud de especies pareada entre las 48 celdas de la PBC con la siguiente fórmula:

$$1 - (a / (\min(b, c) + a))$$

Donde a: es el número total de especies entre dos cuadros y b y c son el número de especies únicas de cada cuadro. De manera similar fue calculada la matriz de disimilitud filogenética entre las 48 celdas de la PBC. De tal manera que a: fue la longitud total de las ramas entre dos cuadros y b y c fueron la longitud de las ramas únicas de cada cuadro respecto a la fórmula anterior (Baselga, 2010).

El valor promedio de la disimilitud para cada cuadro respecto a los demás, fue utilizado para representar la diversidad beta de especies (beta-tax) o la diversidad beta filogenética (beta-phy) y mapear el patrón espacial de la diversidad beta en la PBC. En ambas métricas, también se utilizaron los valores promedio de recambio y anidamiento para mostrar el patrón espacial de la beta fraccionada, derivadas del cálculo de diversidad Sorensen (para más detalles ver Baselga, 2010). Todos los cálculos se realizaron con las paqueterías betapart, Picante y raster en el lenguaje estadístico R 4.1.2 (Baselga y Orme, 2012; Kembel et al., 2010; Hijmans et al., 2015; R Core Team, 2022).

Estructura filogenética del ensamblaje

Para entender mejor los procesos mecanísticos que subyacen los patrones de diversidad filogenética, se realizó un análisis de la estructura filogenética con el índice del taxón más

cercano (NTI), que se basa en la distancia filogenética media del vecino más cercano (MNTD). Para ello, se generó una matriz pareada de distancia media filogenética de cada taxon en cada celda y su vecino más cercano en el árbol del pool de especies de la PBC.

Posteriormente, cada valor de MNTD fue contrastado con modelos nulos para observar si el patrón observado es diferente de lo esperado por el azar, calculado por el tamaño del efecto estandarizado (SES). Para ello, la función “independentswap” fue utilizada para aleatorizar la matriz de la comunidad de especies manteniendo la frecuencia de ocurrencia y número de especies en cada celda como lo propone Gotelli y Entsminger (2003). Los cálculos fueron realizados en la paquetería Picante del lenguaje estadístico R 4.1.2 (Kembel et al., 2010; R Core Team, 2022).

Finalmente, el NTI fue calculado multiplicando la media filogenética pareada del tamaño del efecto estandarizado (SES.MNTD) por (-1). Como en la siguiente fórmula:

$$\text{MNTD.obs} - (\text{SES.MNTD}) / \text{SES.MNTD}_{\text{sd}}$$

Donde MNTD.obs: es la distancia media pareada del taxón más cercano observada, SES.MNTD: tamaño del efecto estandarizado de la distancia media del taxón más cercano calculada por modelos nulos y SES.MNTD_sd: es la desviación estándar. Valores >0 indican agrupamiento filogenético, <0 indican sobredispersión filogenética (Kembel y Hubbell, 2006)

Todos los cálculos anteriores fueron realizados con la paquetería Picante y ape en el lenguaje estadístico R 4.1.2 (Kembel et al., 2010; Paradis et al., 2019; R Core Team, 2022).

Endemismo

Para representar el patrón de endemismo, sólo las especies de hormigas con rango de distribución exclusivo a la PBC fueron utilizadas, excluyendo aquellas especies que sólo contaban con un registro. Posteriormente, el resultado fue mapeado en la cuadrícula de la PBC.

Para evaluar el grado de endemidad se utilizó la métrica de endemismo ponderado (WE) (Crisp et al., 2001). Esta métrica ponderó el endemismo respecto al rango de distribución de las especies en la región y la riqueza de especies endémicas en cada celda, sólo 45 celdas tuvieron al menos un registro de ocurrencia, y el endemismo fue calculado con la siguiente fórmula:

$$\text{WE} = \sum_{\{t \in T\}} r_t / R_t$$

donde R_t representa el rango geográfico completo de la especie t y r_t es el rango local de la especie t . El rango de una especie es cuantificado en unidades del número de cuadros en la cual dicha especie se encuentra (Daru et al., 2020).

El cálculo de WE y el mapa de distribución fueron realizados con la paquetería ráster en el lenguaje estadístico R 4.1.2 y el Sistema de Información Geográfica QGIS 3.22.1 respectivamente (Hijmans et al., 2015, R Core Team, 2022)

Predictores ambientales

Se ajustaron modelos lineales generalizados GLM (Bolker et al., 2009), para evaluar las relaciones entre las variables ambientales como factores explicativos y las métricas de diversidad de especies y filogenética alfa y beta fueron variables respuesta. Los modelos fueron calculados por separado para factores ambientales recientes y factores ambientales históricos.

Se asumió una distribución tipo Poisson para la métrica de riqueza de especies (Sp-extr) y tipo Gamma para el resto de las métricas (alfa_phy, beta-tax y beta-phy). Se utilizó la función “stepwise-backward” para determinar los factores que contribuyen más explicación a la devianza del modelo y la información del criterio de Akaike (AIC) para seleccionar el mejor modelo que tuvo la mayor explicación al patrón.

El desempeño de cada modelo seleccionado fue revisado mediante diagramas de Q-plots, distancias Cook y normalidad de los residuales. Cuando fue necesario, se reajustaron los modelos para evitar sobredispersión, con una distribución quasipoisson para el modelo de diversidad de especies o gaussiano (inverso o logaritmo) para el resto de las métricas. Finalmente se aplicó una prueba de χ^2 y p-values para obtener la devianza fraccionada significativa de cada variable. Todos los cálculos y análisis se realizaron con la paquetería vegan y stats en el lenguaje estadístico R 4.1.2 (Oksanen et al., 2013, Calcagno y Mazancourt, 2010, R Core Team, 2022).

Adicionalmente, se utilizó un análisis de redundancia (RDA), para entender cómo influyen los factores ambientales sobre la distribución de las especies endémicas de hormigas de la PBC. Para este análisis, fueron utilizadas dos matrices, una matriz biológica compuesta por la frecuencia de ocurrencia de las especies dentro de las celdas como sitios y, una matriz ambiental que estuvo representada por la variabilidad climática reciente utilizada en el análisis de GLM para cada celda.

Finalmente se calculó la R^2 ajustada del RDA para determinar la fuerza de la correlación de las variables ambientales respecto a la distribución de las especies endémicas. Los cálculos fueron realizados con la paquetería vegan en el lenguaje estadístico R 4.1.2 (Oksanen et al., 2013, R Core Team, 2022).

RESULTADOS

La base de datos conjunta estuvo conformada por 2929 registros únicos de hormigas en la Península de Baja California (Figura 2a), de un periodo de colecta desde 1970 al año 2021. El 81% fueron extraídos de los repositorios en línea y el 19.1% fueron generados a partir de las colectas en campo. Los registros estuvieron distribuidos en 72 celdas de ~50x50 Km (Figura 2b), de las cuales sólo 48 celdas tuvieron una completitud de muestreo superior o igual al 50% en los que se representó el 89.8% de los registros de hormigas (Figura 2c).

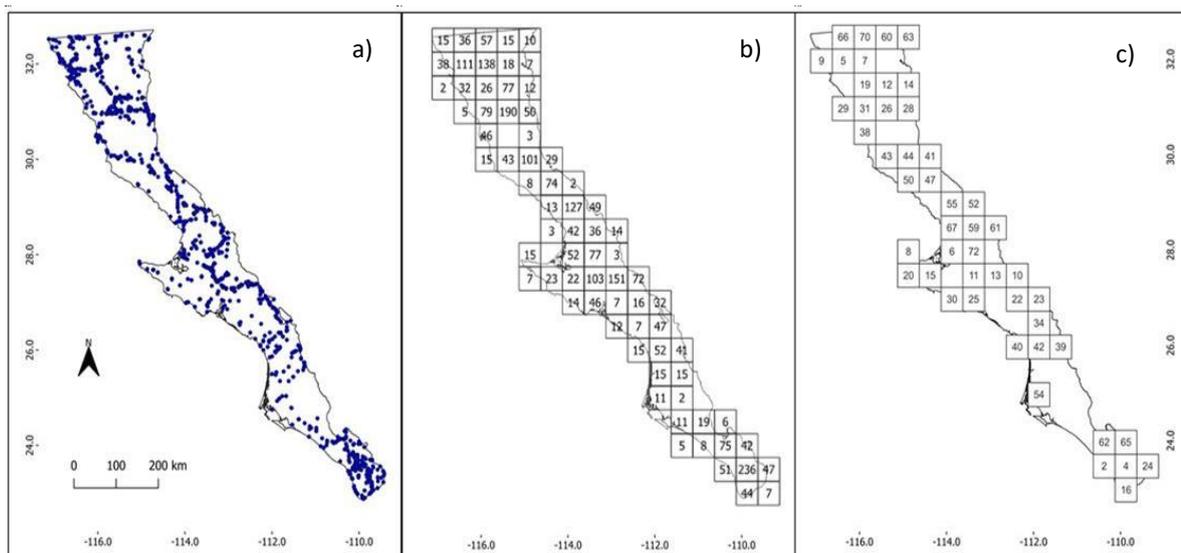


Figura 2. Puntos de registros de hormigas de la PBC (a). Número de ocurrencias en cuadrícula de 0.5° (b). Celdas con el 50% de cobertura de muestra (c).

Gradiente ambiental actual

Características climáticas.

Las variables relacionadas con el clima, principalmente temperatura y precipitación en donde se localizaron los registros de hormigas de la PBC, variaron a lo largo de la cuadrícula, en promedio se encontró que el rango de variación de la temperatura media anual (bio1_pr) fue de 2.5°C para cada celda.

Sin embargo, el 22.9% de las celdas superaron al promedio desde 1.3 hasta 4.7 veces y se ubicaron principalmente en la región norte central y noreste (Figura 3a). Las cuales también presentaron los valores promedio de temperatura media anual más bajos en toda la península ~15°C.

Por otra parte, 12.5% de las celdas ubicadas en la región oeste desde el centro al norte de la PBC (Figura 3a), mostraron los menores rangos de variación en bio1, en promedio 0.61°C, con una temperatura promedio anual de 18.6°C.

El resto de las celdas, 62.5%, variaron desde 1°C hasta 2.8°C y presentaron en promedio 20.7°C de temperatura media anual, estas fueron distribuidas en la región este y la porción central desde la zona media hasta el sur del PBC (Figura 3a).

El rango de precipitación anual (bio12_pr) fue en promedio 95.3 mm para cada celda. El 29% de ellas, superaron el promedio del rango de precipitación, desde 1.05 hasta 4.6 veces ubicándose en el centro-norte de la península y al sur (Figura 3b), donde se encontraron los mayores valores de precipitación anual, en promedio 309.68mm.

Por su parte, 27% de las celdas presentaron bajo rango de variación en este factor, con 17.3mm a lo largo del año, encontrándose principalmente en la región oeste desde la península media hasta la base en el norte (Figura 3b), representando las zonas con la precipitación anual relativamente constante a lo largo del año, en promedio 118.2mm.

Respecto al análisis de componentes principales (PCA), los dos primeros componentes explicaron 87.6% de la variación climática actual en la cuadrícula de la PBC (Anexo 3)

En el primer componente (clim_pca1_pr), que agrupó la variabilidad en el rango de temperatura media anual y temperatura estacional en los meses fríos, cálidos y secos, en conjunto con la variación en la precipitación de los meses fríos. Se encontraron dos agrupaciones, las regiones norte y sur presentaron mayor variación de temperatura estacional, así como mayor rango de variación de la precipitación en la estación invernal (el cuarto más frío). En contraste, toda la región central de la península tuvo menor rango de variación en estos factores (Figura 3c).

El segundo componente (clim_pca2_pr), agrupó la variabilidad en el rango de la precipitación (bio12, bio16, bio18). Se encontró que toda la región sur presentó mayor variación respecto al resto de la península, por lo que la región media y norte, parecen mantener una precipitación anual y precipitación del cuarto cálido-húmedo más constante a lo largo del año (Figura 3d).

Características geomorfológicas y del sustrato.

Relacionado con el rango de elevación (dem) como una aproximación a la variación geomorfológica en la PBC, se encontró que cada celda en promedio tuvo un rango en la elevación de 575 msnm. Sin embargo, el 37.5% de las celdas fueron superiores al promedio desde 1.05 hasta 3.06 veces, ubicándose en toda la franja central de la península, las cuales corresponden a la cadena montañosa que recorre la PBC de norte a sur (Figura 3e).

Por su parte, las zonas costeras del oeste desde la península media al norte fueron las que menor variación tuvieron en la elevación (<100 msnm) que representaron el 12.5% de las celdas en la PBC (Figura 3e).

Por otra parte, se encontraron 18 tipos de suelos asociados a las ocurrencias de las hormigas de la península. En promedio, cada celda tuvo 7.8 suelos diferentes, sin embargo, 23% de las celdas presentaron mayor heterogeneidad edáfica albergando más de 10 tipos de suelos diferentes ubicándose principalmente al oeste de la península de la región media al norte (Figura 3f).

Sólo un 4% de las celdas fueron más homogéneas respecto al tipo de sustrato (<2), las cuales se ubicaron al suroeste en la península (Figura 3f). Aunque en general, la distribución de las hormigas sobre los tipos de suelo en la península fue heterogénea, los suelos con mayores ocurrencias de hormigas fueron regosol-eutrico y leptosol.

Referente a la composición del sustrato, el análisis de PCA explicó en sus primeros dos componentes el 81.8% de la variación de las propiedades del sustrato de la PBC. El primer componente (soil_pca1) agrupó el porcentaje de arena (snd) y limo (slt), donde sólo 12.5% de las celdas tuvieron los mayores porcentajes y se ubicaron principalmente en la región central y oeste de la península media hacia el norte con un porcentaje promedio de 38.9 en contenido de arena y 25.2% en contenido de limo (Figura 3g).

En cuanto al segundo componente (soil_pca2), agrupó al porcentaje de materia orgánica (mo), fragmentos rocosos (crf) y arcilla (cly); y se encontró que las celdas con cubierta vegetal boscosa o subtropical como los bosques templados y las selvas bajas caducifolias, presentaron sustratos con mayor porcentaje de estos componentes ubicados al centro de la región norte y sur de la península (Figura 3h).

En contraparte, la península media presentó menores porcentajes de mo y crf, pero un aumento en el contenido de arcillas (cly), principalmente del centro de la península hacia oeste (Figura 3h). Sin embargo, el 79% de las celdas de la PBC, mostraron una composición del suelo con valores promedio en porcentaje de fragmentos rocosos (23.54%), arcilla (16.02%) y materia orgánica (0.928%).

Características de la vegetación.

Se encontraron 28 tipos de vegetación y usos de suelo asociados a las ocurrencias de las hormigas de la PBC, donde los matorrales sarcocaulales y sarco-crasicaules fueron los más representativos.

Respecto al número de tipos de vegetación como una aproximación de la heterogeneidad del paisaje en cada celda, se encontró un promedio de 4 hábitats. Sin embargo, el 29% de las celdas fueron las más heterogéneas presentando de 1.5 hasta 2.5 veces más tipos de

vegetación superior al promedio. Estas se ubicaron en la franja central de la península de norte a sur y hacia el oeste, donde se localizan las transiciones entre bosque de encino-selva baja caducifolia-matorral subtropical en el sur, y bosque de pino-chaparral-matorral xerófilo costero en el norte (Figura 3i).

Sin embargo, 14.5% de las celdas ubicadas en las zonas costeras al oeste de la península media, fueron las zonas menos heterogéneas (<3 hábitats), dominados por vegetación sarcocaula y vegetación halófila xerófila (Figura 3i).

Finalmente, el índice de vegetación mejorado (EVI), como una medida de la complejidad en la estructura de vegetación donde se encontraron las hormigas de la península, cada celda mostró un valor promedio de EVI de 1669.6, sin embargo, el 27% de las celdas mostraron valores desde 1.2 hasta 5 veces más EVI respecto al valor promedio.

Estas celdas se ubicaron en la franja central de norte a sur de la PBC y hacia el oeste (Figura 3j), que corresponden con vegetación de chaparral, matorrales sarco-crasicaules y zonas de cultivo alrededor de zonas urbanas.

Por el contrario, 33% de las celdas tuvieron en promedio 663.3 de EVI, las cuales fueron bajos respecto al promedio general encontrado para la península. Y se encontraron principalmente en las regiones costeras al este y oeste (Figura 3j).

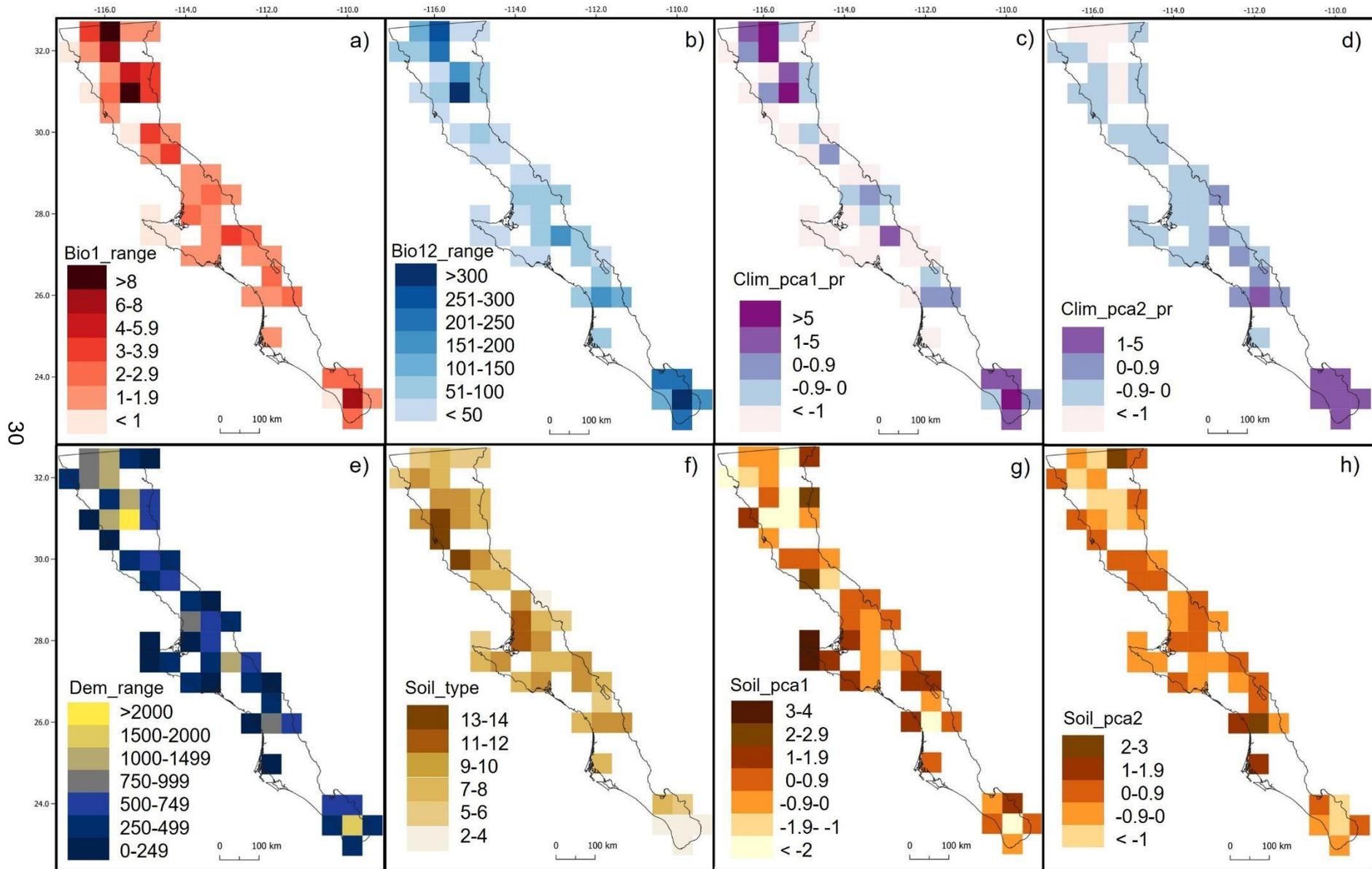


Figura 3. Factores ambientales recientes (1970-2000) de la PBC. Cuadros superiores: variabilidad climática. Cuadros inferiores: geomorfología, tipos de suelo y composición de sustrato.

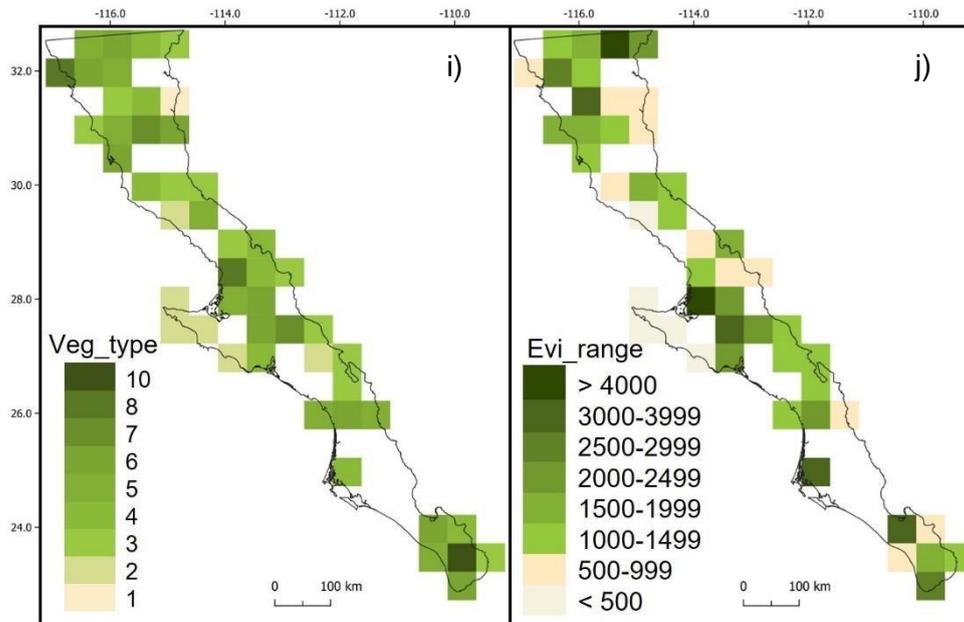


Figura 3 (continuación). Variación de la vegetación y EVI a través de la PBC.

Gradiente ambiental histórico (LGM ~21,000 años).

Características climáticas históricas.

Las condiciones climáticas que se han predicho para la Península de Baja California durante el último máximo glacial fueron contrastantes con las condiciones climáticas actuales.

Inicialmente, se encontró un aumento en el rango de variación promedio de la temperatura media anual para cada celda (7.4 °C), es decir, 2.9 veces superior al promedio de variación de temperatura media anual observada para el clima reciente. Sin embargo, 31% de las celdas presentaron los mayores rangos de temperatura media anual durante el GLM (bio1_pa) que fueron desde 1.3 hasta 2.7 veces superior al promedio.

Estas celdas se localizaron principalmente de la franja central de la península media hacia el este (Figura 5), y presentaron una temperatura media anual promedio de 12°C la cual fue menor al promedio de bio1_pa para toda la península que fue de 16°C.

En contraste, las celdas de las zonas costeras presentaron los menores rangos de variación en bio1_pa, en promedio 2.3°C, representando el 27% del total de las celdas, sin embargo, la mayoría se localizaron en la costa oeste (Figura 4a).

El promedio del rango de precipitación anual histórica (bio12_pa) fue de 84.3 mm para cada celda, sin embargo, fue 1.13 veces menor al promedio del rango de variación de la precipitación anual actual.

Por su parte, 29% de las celdas fueron superiores al promedio de variación en bio12_pa desde 1.2 hasta 3.6 veces, presentando un rango promedio de 190.4mm. Estas áreas se ubicaron principalmente en la franja central del norte y sur de la península y al este de la península media (Figura 4b).

En contraste, el 39.5% de las celdas en la península mostraron bajos rangos en bio12_pa, con promedio 22.7mm. Estos se ubicaron principalmente en la península media y las zonas costeras (Figura 4b), las cuales representaron las zonas con la precipitación más constante a lo largo del año durante el último máximo glacial.

Los dos primeros componentes en el análisis de componentes principales (PCA), explicaron 81.5% de la variación climática histórica de la PBC. El primer componente (clim_pca1_pa), agrupó el rango de variación de temperatura media anual y estacional de los trimestres fríos, cálidos, húmedos y secos (Anexo 3).

En clim_pca1_pa, se observó que gran parte de la franja central de norte a sur, que corresponde con la zona montañosa de la PBC fue la que presentó mayores rangos de variación relacionados con la temperatura. Y similar a lo observado con bio1_pa, las zonas costeras y gran parte de la península media fueron las que presentaron menor rango de variación de estos factores (Figura 4c).

Por otra parte, el segundo componente (clim_pca2_pa), agrupó los rangos de variación en la precipitación anual y de las estaciones húmedas, secas y frías. En este caso, la franja central y hacia el oeste de la base y la punta de la península mostraron los mayores rangos en estos factores a diferencia de la región central y las zonas costeras que tuvieron los menores rangos de variación (Figura 4d).

Diferencias climáticas del LGM respecto al clima actual.

Se encontró que el promedio de la temperatura media anual del último máximo glacial (bio1_pa) fue 1.3 veces inferior que el promedio actual de temperatura (bio1_pr). Por lo que la diferencia de temperatura promedio del LGM a la actualidad (bio1_df), fue de 4.6°C.

Sin embargo, 41% de las celdas presentaron las mayores diferencias, desde 1.3 (> 6°C) hasta 3.9 (> 18°C) veces superior al promedio. Se localizaron principalmente en la península media y algunas zonas costeras mostradas en color rojo en la Figura 4e.

En contraste a las celdas de la franja central norte y hacia el oeste de la base de la península, así como algunas zonas costeras al oeste de la península media, tuvieron un decremento en bio1 desde 0.41 hasta 1.3 veces inferior al promedio, por lo que, estas zonas son más frías actualmente de lo que fueron durante el LGM mostradas en color azul en la Figura 4e.

Por otra parte, se observó que el promedio de precipitación anual encontrado en las celdas durante el LGM fue 1.08 veces mayor respecto a la media de precipitación anual actual. Por

lo que la diferencia de precipitación anual (bio12_df) del LGM respecto a la precipitación actual fue en promedio de -14.6.

Alrededor del 23% de las celdas presentaron las mayores diferencias de precipitación desde 1.6 (>20mm) hasta 5.5 veces (>80mm) superiores al promedio. Estas celdas tuvieron una diferencia promedio de 39.3mm de precipitación, y se localizaron principalmente en la punta y la península media mostradas en color rojo en la Figura 4f.

En contraste, más del 50% de las celdas presentaron un decremento de la bio12_df, desde -1mm hasta -228.9mm de precipitación anual, las cuales se ubicaron de la península media hacia el norte de la península, siendo la base la que presentó las mayores diferencias observadas en la Figura 4f en color azul.

Con relación a las diferencias en las condiciones climáticas estacionales del LGM respecto al clima actual, los dos primeros componentes del PCA, explicaron el 80.6% de la variación en las celdas (Anexo 3). El primer componente (clim_pca1_df), agrupó las diferencias en temperatura anual y la temperatura estacional de los trimestres húmedos, secos, fríos y cálidos.

En el clim_pca_df se observó que las celdas con valores positivos ascendentes agruparon las zonas con mayores diferencias positivas de los factores agrupados. Por lo que, además significaron un aumento de la temperatura desde el LGM respecto a la temperatura actual, las cuales se localizaron en la franja central de la península media hacia la punta (Figura 4g).

En contraste, las celdas con valores negativos en el PCA, mostraron las menores diferencias de temperatura e incluso, aquellas celdas (12.5%), que presentaron una disminución de la temperatura del LGM respecto a la actual en todos los factores de temperatura asociados en el PCA, ubicándose al norte de la península, mostradas en color azul intenso en la Figura 4g.

El segundo componente (clim_pca2_df), agrupó las diferencias en precipitación anual y la precipitación de las estaciones húmedas, secas y frías del LGM respecto a la precipitación reciente. En este caso particular, los valores positivos del PCA se asociaron a las celdas que tuvieron mayores diferencias positivas (aumento de precipitación), o las menores diferencias negativas (disminución de la precipitación) de las variables de precipitación agrupadas en este componente.

Estas áreas con valores positivos representaron el 25% del total de las celdas y se localizaron principalmente en la franja central de la península media hacia la punta (Figura 4h). En

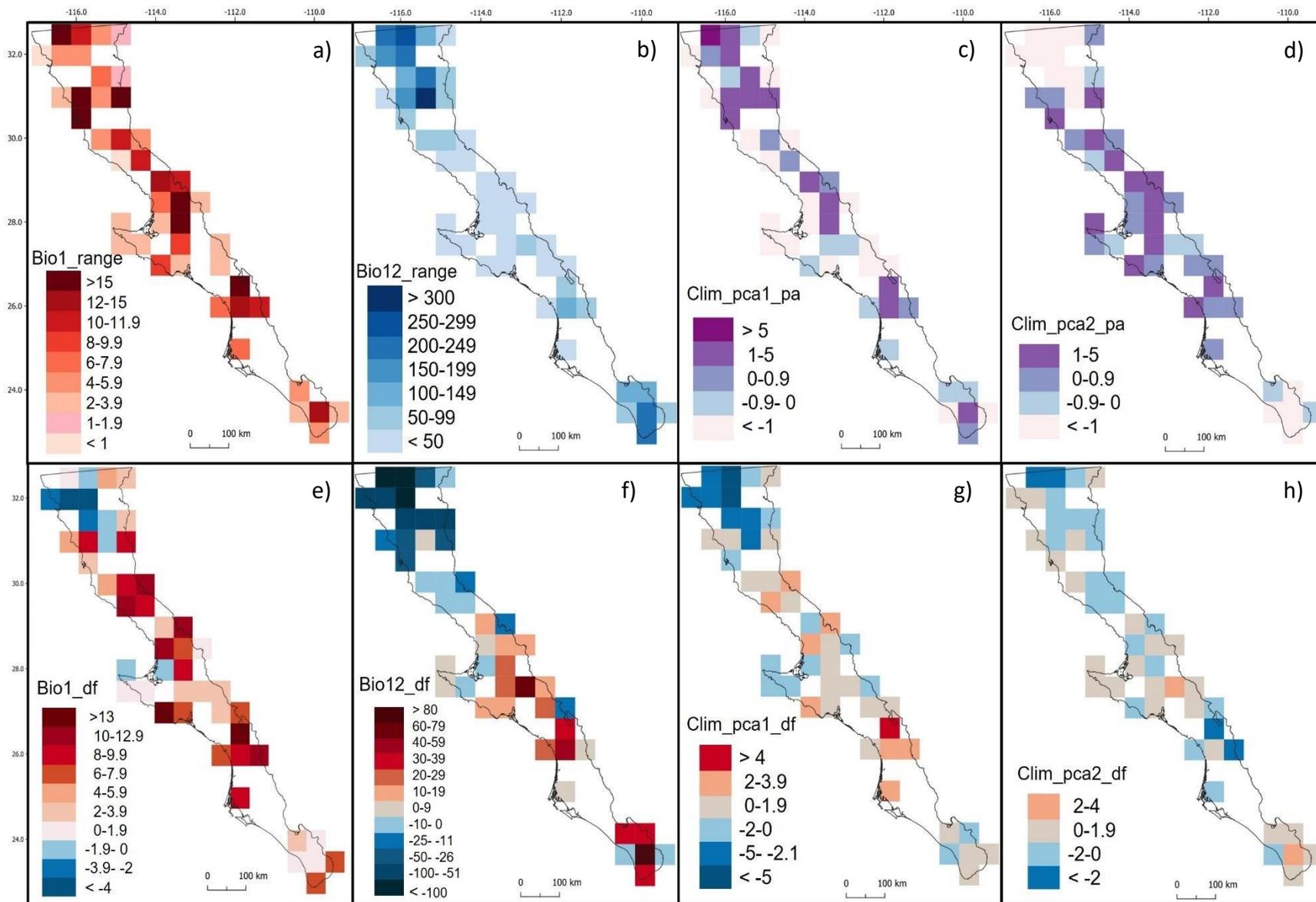


Figura 4. Gradientes ambientales históricos de la PBC. Cuadros superiores: variabilidad climática en el LGM. Cuadros inferiores: diferencia climática del LGM respecto al presente

contraste, los valores negativos se asociaron con las celdas que tuvieron las mayores diferencias (disminución de la precipitación) del LGM respecto a la precipitación actual.

Estas áreas representaron el 20% de las celdas y se localizaron principalmente en la península media hacia este, aunque algunas regiones al noroeste también presentaron estas diferencias (Figura 4h).

Comunidad de hormigas de la PBC.

En los registros de los sitios de colecta, fueron encontradas 112 especies de hormigas en 31 géneros y seis subfamilias. El 17% de las especies fueron exclusivamente encontradas por este método. En cambio, en los registros en línea, se encontraron 154 especies en 37 géneros y seis subfamilias, de los cuales el 44% fueron registros exclusivos (Anexo 1).

En total, se encontraron 204 especies en 39 géneros y seis subfamilias de hormigas que se distribuyen en la PBC. La subfamilia más diversa y ampliamente distribuida (ver material suplementario) fue Myrmicinae con 98 especies que representaron el 58% del total de los registros, seguida de la subfamilia Formicinae con 72 especies que representó el 26% de los registros (Figura 5).

Las especies más comunes fueron *Pogonomyrmex californicus*, *Solenopsis xyloni*, *Veromessor julianus*, *Pheidole vistana*, *Crematogaster coarctata*, *Camponotus mina*, *Pogonomyrmex tenuispinus*, *Forelius pruinosus*, *Veromessor pergandei*, *Camponotus festinatus*. Que en conjunto conformaron el 37.7% de los registros de la comunidad (Anexo 1).

El rango de distribución de las especies nativas en la PBC fue amplio, de 1 hasta 48 celdas (equivalentes a 2500 y 120,000 km² respectivamente), distribuidas en un rango de elevación desde 0 hasta 2519 msnm. Las especies más ampliamente distribuidas corresponden también con algunas especies endémicas como *Veromessor julianus* y *Pogonomyrmex laevinodis*. Sin embargo, el 34% de las especies tuvieron una distribución restringida a 1 celda (~2500 km²) (Anexo 2).

También fueron registradas diez especies de hormigas exóticas con potencial invasor, principalmente asociadas a zonas urbanas al norte y al sur de la PBC, aunque también, fueron localizadas en hábitats naturales como chaparrales, selva baja caducifolia y matorrales xerófilos. El rango de distribución de las especies exóticas varió de 1 hasta 11 celdas (2500-27500 km²) distribuidas en un rango de elevación desde 1 hasta 1771 msnm. Las especies exóticas más ampliamente distribuidas fueron *Paratrechina longicornis* y *Linepithema humile* (Anexo 2).

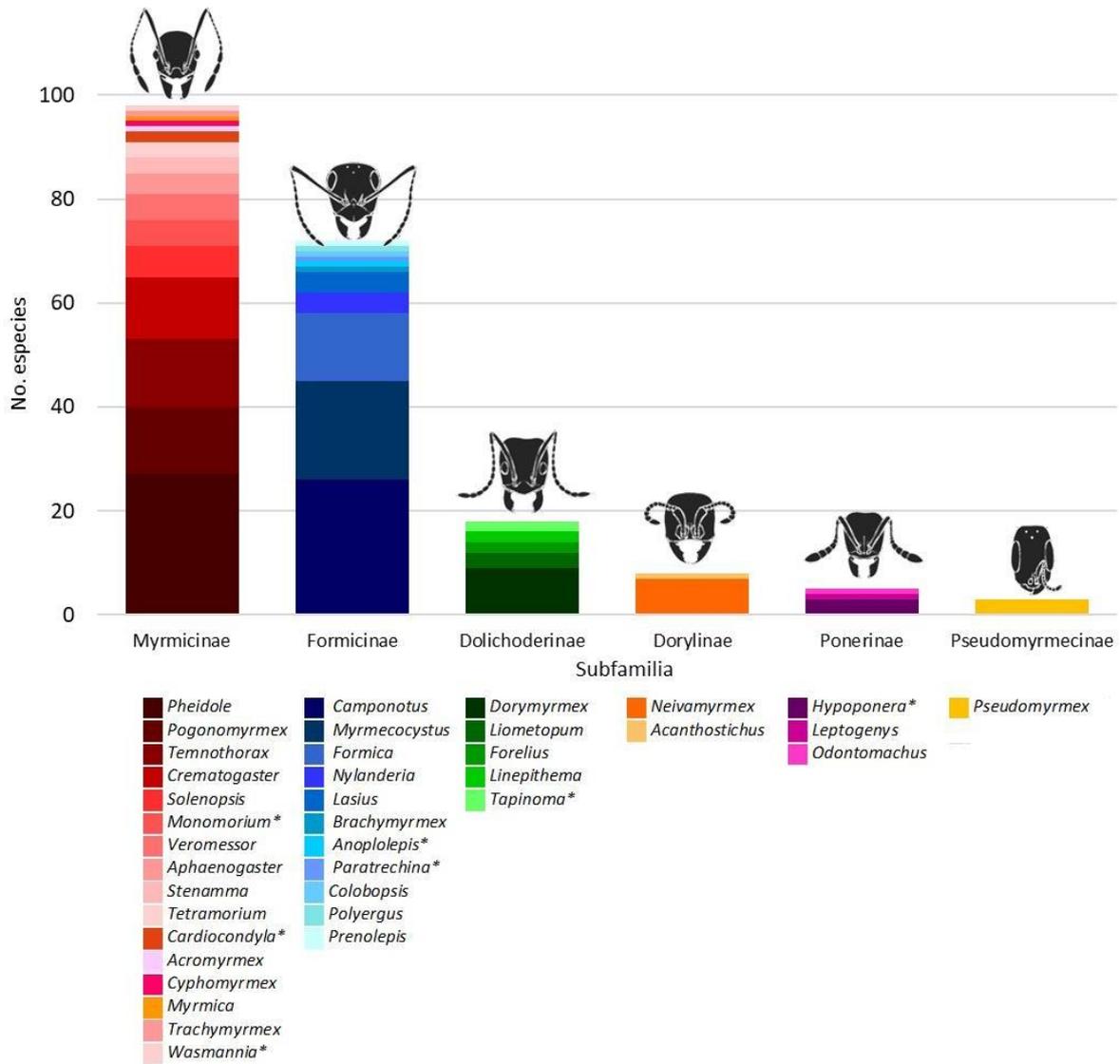


Figura 5. Subfamilias y géneros encontrados en la PBC. *indica presencia de especies exóticas.

Patrones de diversidad

Diversidad alfa taxonómica. El patrón de la diversidad de hormigas (**alfa-tax**) en la PBC fue heterogéneo, en promedio cada celda albergó 19.6 especies. Sin embargo, las zonas con mayor diversidad estuvieron en el norte, entre 43 a 46 especies, seguida de 34 a 38 especies en el centro y 38 especies en el sur. Por lo tanto, las celdas de la franja central o intercosteras de la península fueron más diversas y representaron más del 70% de los registros de hormigas (Figura 6a).

Las regiones costeras fueron las menos diversas, pero las costas del Pacífico tuvieron la menor diversidad, entre 2 y hasta 23 especies, a diferencia de las costas del golfo de California que registraron de 4 hasta 27 especies, siendo la región del norte la menos

diversa en ambas costas (Figura 6a). Esta comunidad costera en conjunto representó el 26% de los registros del ensamblaje regional.

Diversidad alfa filogenética. El patrón de diversidad filogenética (**alfa-phy**) fue altamente similar al patrón de diversidad de especies (alfa-tax), con un valor de correlación $r^2 = 0.84$ en índice de regresión no paramétrica (LOESS) (Jacoby, 2000) que puede verse en la Figura 6c, por lo que la distribución espacial de la diversidad filogenética también fue heterogénea en la PBC con un promedio de alfa-phy de 1335.9 para cada celda.

Se encontró que 10.4% de las celdas ubicadas en el norte, centro y sur de la península mostraron alta alfa-phy (>2000) que representan el 17.7% del total de la diversidad filogenética. Sin embargo, la franja central de la punta de la península mostró el mayor valor (2490.66), de la comunidad de hormigas y representó el 3.88% del total acumulado.

Las costas del Golfo y del Pacífico tuvieron los menores valores de alfa-phy (< 1000), respecto a la franja central de la península. Las costas del Golfo presentaron mayor acumulación de diversidad filogenética respecto a las Pacífico, y con una tendencia a aumentar hacia la punta de la península. El patrón inverso se observó en las costas del Pacífico (Figura 6b).

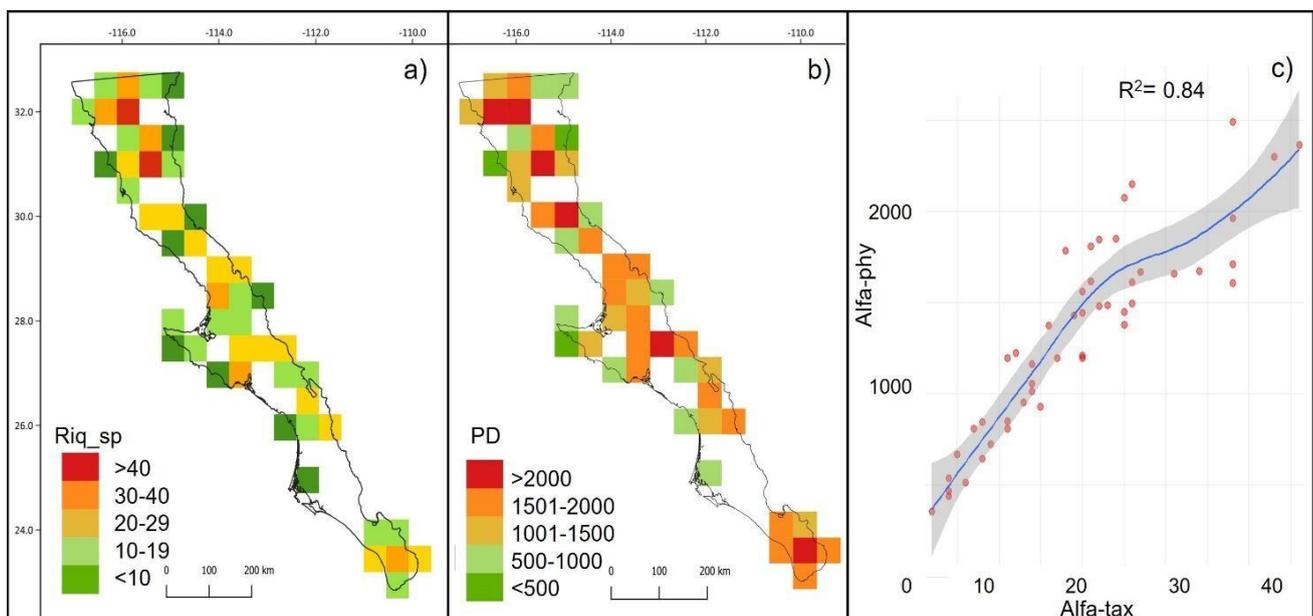


Figura 6. Distribución espacial de la diversidad alfa. Riqueza de hormigas: sp_extr (a), diversidad filogenética: PD (b), relación entre ambas métricas (c).

Geográficamente, no se encontró algún patrón definido de la diversidad alfa taxonómica y filogenética relacionados con el espacio latitudinal y longitudinal de la península (Figura 7), sin embargo, los picos de diversidad en ambas métricas se encontraron en la latitud 23.7° al norte y entre los 31 al 32° de latitud al sur.

Por su parte, la distribución longitudinal en ambas métricas también fue variable, aunque los mayores picos se localizaron en la región oeste entre los -115.6° hasta -116.1° (Figura 7b) que, en la geografía de la PBC, fueron celdas ubicadas de la franja central al oeste en la base de la península.

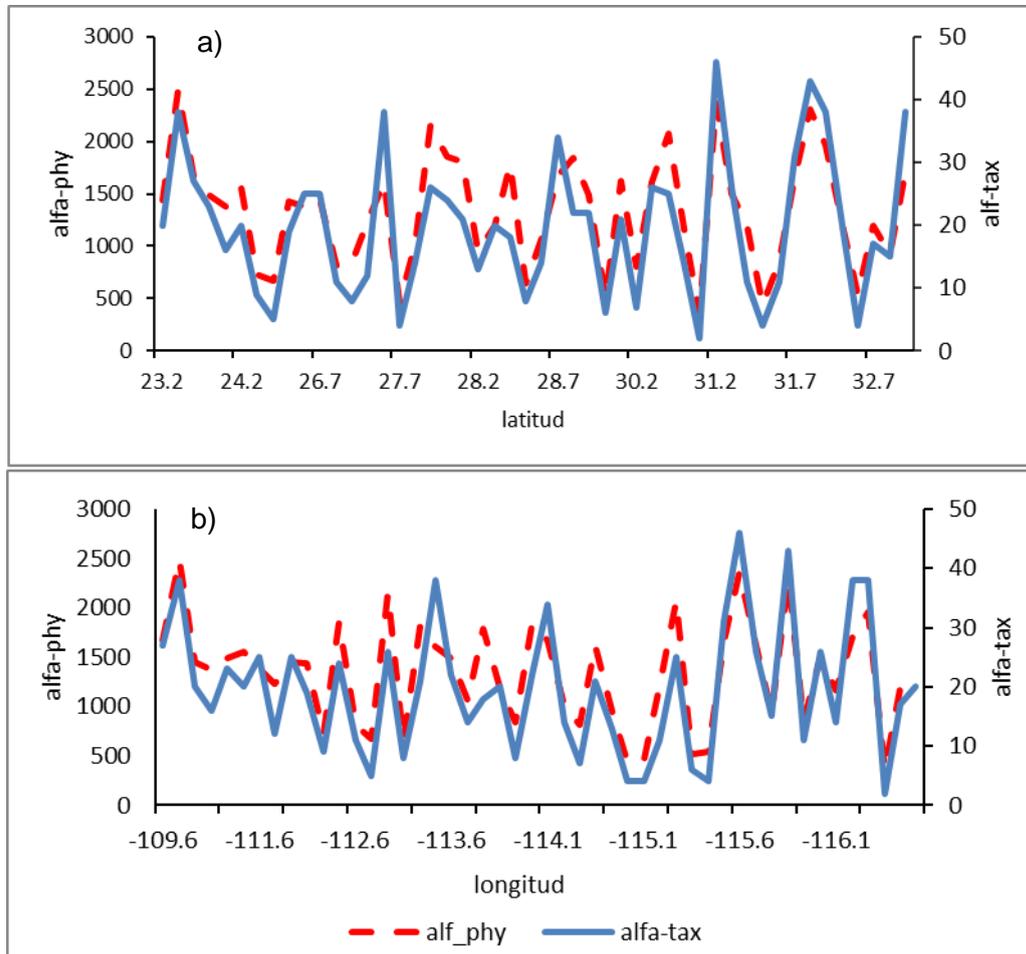


Figura 7. Distribución latitudinal (a) y longitudinal (b) de la diversidad de hormigas (sp_extr) y diversidad filogenética (alfa_phy) en la PBC

Diversidad beta taxonómica. Particularmente se encontraron bajos valores de diversidad beta taxonómica (beta-tax) en la península. En promedio para cada celda se calculó una beta-tax de 0.44, sin embargo, el 20% tuvieron mayores valores de disimilitud (>0.50 del índice de Sørensen), y se encontraron desde las zonas costeras en la región norte hasta la península media (Figura 8a).

Por su parte, el 80% de las celdas tuvieron bajos valores de disimilitud < 0.50 , y estuvieron ubicadas en la franja central de la región norte y la península media y hasta la punta incluyendo las zonas costeras del sur (Figura 8a).

Diversidad beta filogenética. La disimilitud filogenética (beta-phy), no tuvo relación con beta-tax, ambas métricas tuvieron correlación de $R^2= 0.014$ en índice de regresión no paramétrica LOESS (Jacoby, 2000) (Figura 8c), contrastando con lo encontrado en las métricas de diversidad alfa. En promedio, se calculó una beta-phy de 0.43 en cada celda, los cuales fueron bajos como lo observado anteriormente en beta-tax.

El 19% de las celdas tuvieron valores de beta-phy superiores al 0.50, las cuales se localizaron cercanas a las costas al norte, centro y sur de la península (Figura 8b). Mientras que el resto de las celdas mostraron valores inferiores a 0.50, ubicándose principalmente de la península media hacia la base de la PBC (Figura 8b).

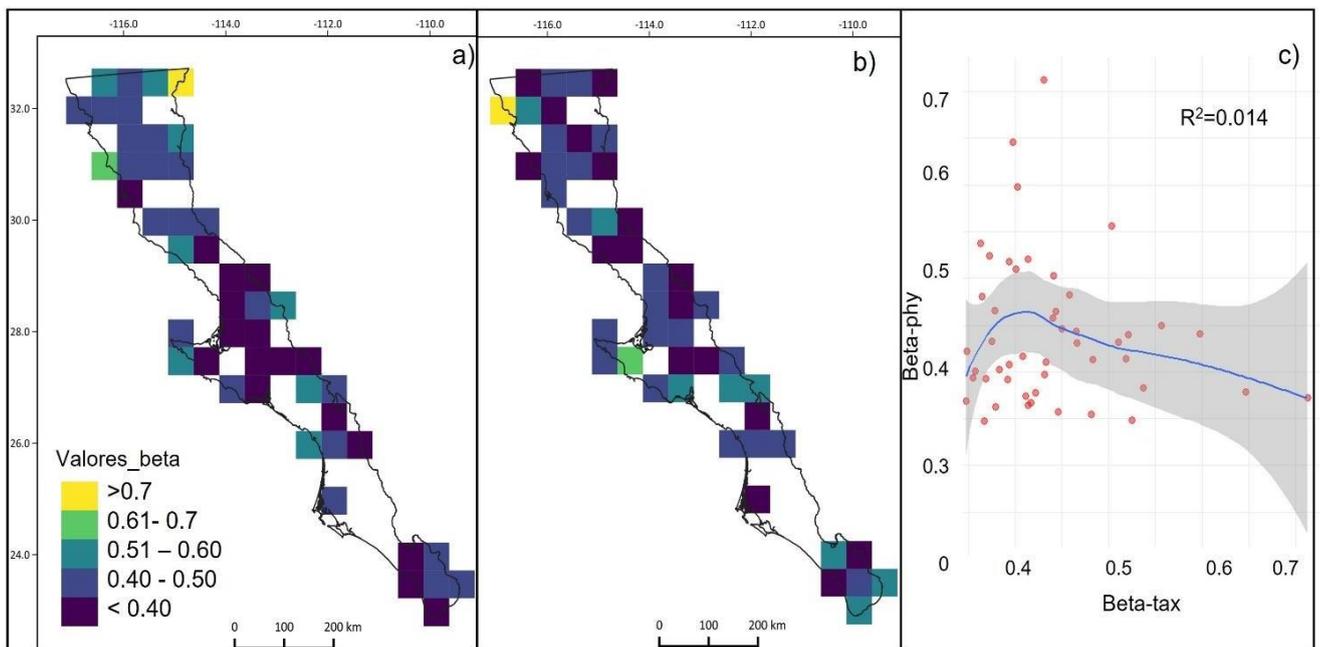


Figura 8. Distribución espacial de la diversidad beta. Diversidad beta de taxonómica: beta-tax (a), diversidad beta filogenética: beta-phy (b), relación entre ambas métricas (c).

Similar a lo observado en la diversidad alfa, no se encontró algún patrón definido de la diversidad beta taxonómica y filogenética relacionados con el espacio latitudinal y longitudinal de la península, sin embargo, se observó una ligera tendencia de aumento de los valores de diversidad beta de la punta hacia la base de la península, en donde se encontraron los mayores picos de diversidad en ambas métricas entre los 30.2° y 32.7° de latitud (Figura 9a)

Por su parte, la distribución longitudinal de ambas métricas también fue variable, aunque se observó una ligera tendencia de aumentar hacia la región oeste de la PBC, en donde se observaron los mayores picos de diversidad beta, entre los -115.1° hasta -117.1° (Figura 9b) que, en la geografía de la PBC, fueron celdas ubicadas principalmente al oeste de la base de la península.

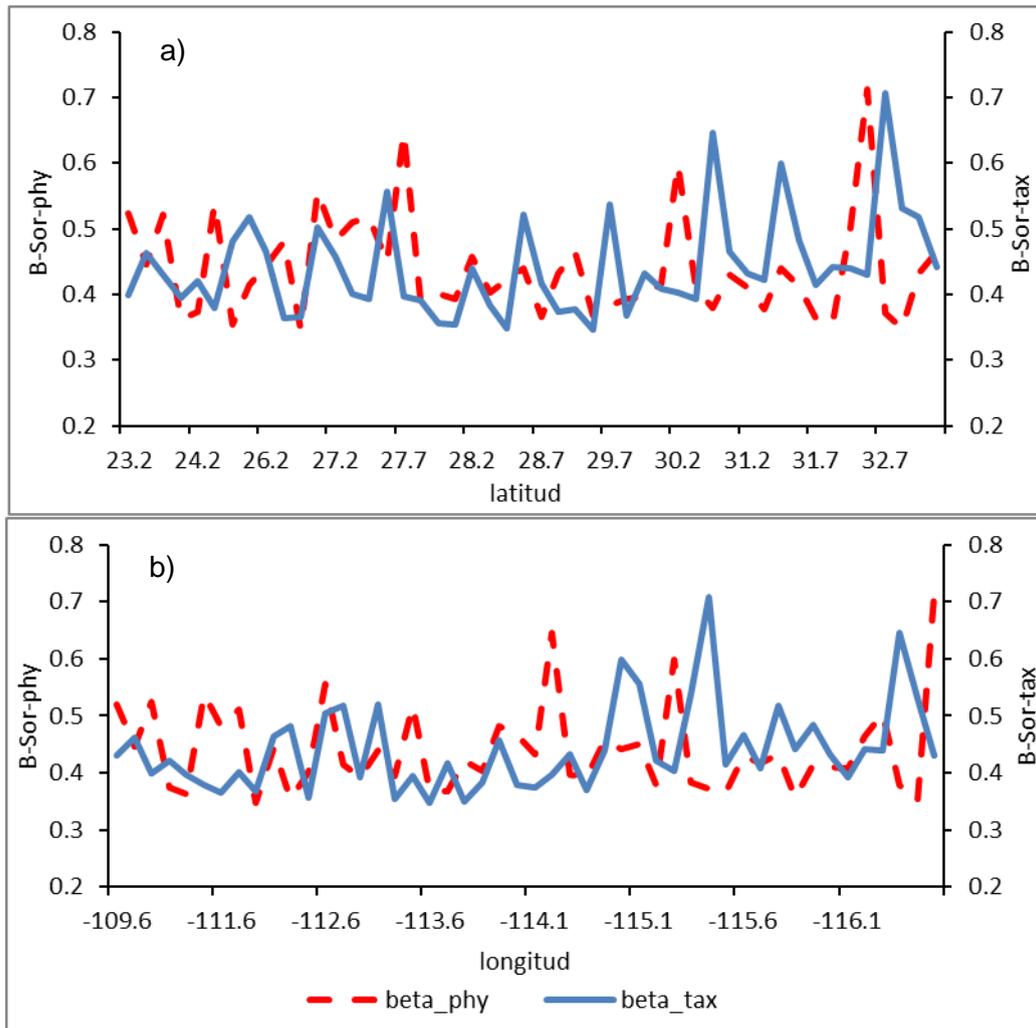


Figura 9. Distribución latitudinal (a) y longitudinal (b) de la diversidad beta de hormigas (beta-tax) y diversidad beta filogenética (beta_phy) alfa en la PBC.

Diversidad beta fraccionada.

En el 69% las celdas, la diversidad beta estuvo determinada por un recambio (B-tur) tanto en la diversidad taxonómica como en la filogenética, y se ubicaron de manera heterogénea en toda la PBC. Sin embargo, la fracción B-tur taxonómica estuvo en la mayoría de las celdas de la franja central de norte a sur, a diferencia de la B-tur filogenética que fue más común en las celdas cercanas a las zonas costeras (Figura 10a).

La fracción de diversidad beta anidada B-nes fue menor, sin embargo, estuvo representada en el 31% de la diversidad beta taxonómica y filogenética en las celdas. La fracción B-nes taxonómica, estuvo mayormente agrupada de la península media a la base en las celdas cercanas a las zonas costeras, a diferencia de la B-nes filogenética que fue más común en las celdas de la franja central de norte a sur (Figura 10b).

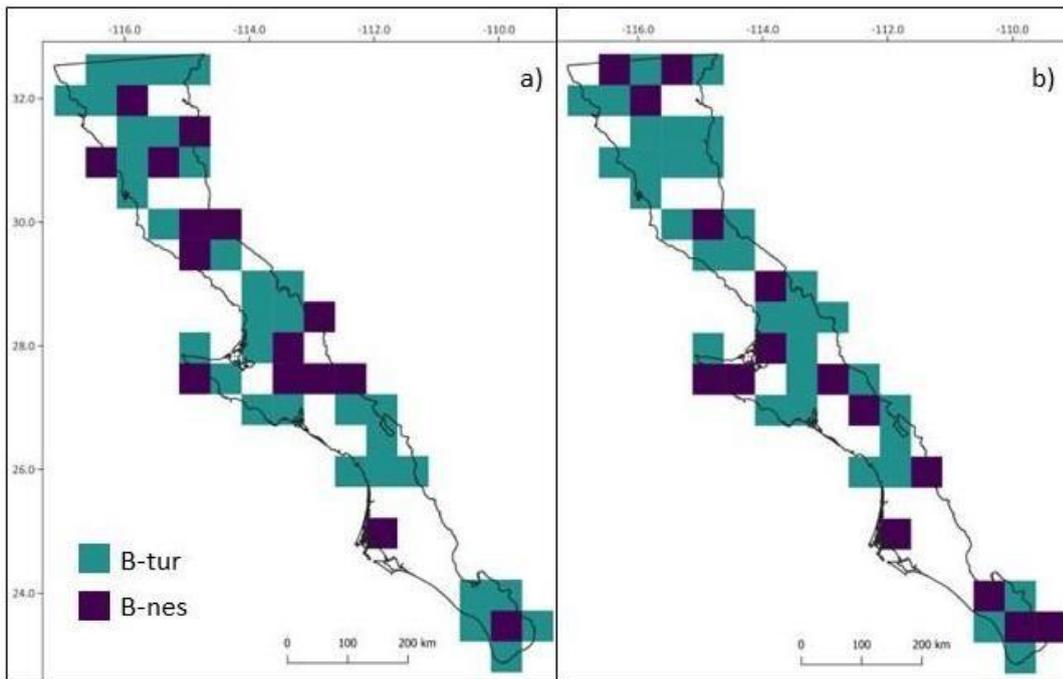


Figura 10. Distribución espacial de la diversidad beta fraccionada. Diversidad beta de especies: beta-tax (a), diversidad beta filogenética: beta-phy (b).

Predictores Ambientales de la Diversidad

Asociación de los factores ambientales y la diversidad alfa taxonómica y filogenética

Factores ambientales recientes. La evaluación de los factores ambientales y la diversidad alfa-taxonómica en los GLM's, reveló que el mejor modelo explicó el 51.5% de la devianza con un valor de AIC: 380.51. Este modelo, estuvo representado por cinco variables de las cuales, sólo el rango de elevación fue significativo $p < 0.05$, y explicó el 17.1% de la devianza fraccionada (Tabla 4).

Para la diversidad filogenética, el mejor modelo explicó el 61.25% de la devianza con un AIC: 720.53, que estuvo representado por tres variables todas significativas. Pero el rango de elevación fue el que más aporte tuvo a la explicación de la devianza fraccionada 44.6% (ver Tabla 4).

Factores ambientales históricos. Por su parte, el mejor modelo de variables históricas explicó el 59.39% de la devianza relacionada a la diversidad alfa-taxonómica de hormigas, con un AIC: 358.88. Este modelo lo representaron seis variables de las cuales sólo 3 fueron significativas $p < 0.05$, y en conjunto explicaron el 19.7% de la devianza fraccionada. Pero de ellas, la variabilidad climática (clim_pca1_pa) fue la tuvo mayor aporte 8.6% (ver Tabla 4).

Relacionado a la diversidad alfa-filogenética, el mejor modelo explicó el 60.6% de la devianza con un valor AIC:715.43 Estuvo representado por tres variables, y sólo dos fueron significativas $p < 0.05$. La variabilidad climática histórica (clim_pca1_pa) fue el factor que mayor explicación tuvo sobre la devianza fraccionada con un 46.6% (Tabla 4).

Tabla 4. Mejores modelos para las relaciones de las facetas de diversidad alfa taxonómica y filogenética. Valores en negritas: porcentaje de la devianza explicada por cada modelo. * sig $p \leq 0.05$, ** sig $p \leq 0.01$, ***sig $p \leq 0.001$, ns: no significativo, NA: no considerado

| Modelo | Taxonómico (sp-extr) | | | Filogenético (PD) | | |
|----------------------------|----------------------|----------|---------|-------------------|----------|--------|
| | % DEV | Pr(> t) | AIC | % DEV | Pr(> t) | AIC |
| Factores recientes | 51.57 | | 380.514 | 61.25 | | 720.53 |
| dem | (+)17.11 | *** | | (-)44.6 | *** | |
| veg | | ns | | | NA | |
| soil | | ns | | (-)6.77 | ** | |
| lat | | ns | | | NA | |
| clim_pc2_pr | | ns | | | NA | |
| long | | NA | | (-)7.99 | ** | |
| Factores históricos | 59.39 | | 358.880 | 60.66 | | 715.43 |
| bio1_pa | | ns | | | NA | |
| clim_pca1_pa | (+)8.6 | * | | (+)46.2 | *** | |
| clim_pca2_pa | (-)6.4 | * | | | ns | |
| dif_clim_bio1 | | ns | | | NA | |
| clim_pca1_df | (-)4.7 | * | | (-)11.2 | ** | |
| clim_pc2_df | | ns | | | NA | |

Asociación de los factores ambientales y la diversidad beta taxonómica y filogenética

Factores ambientales recientes. En la diversidad beta-taxonómica, el modelo de las variables ambientales recientes que mejor se ajustó, explicó el 78.52% de la devianza con un AIC: -123.25. Estuvo conformado por ocho variables de las cuales seis fueron significativas $p < 0.05$, y en conjunto explicaron el 47.5% de la devianza fraccionada. La Longitud fue el factor que mayor contribución tuvo en el modelo 28.4% (Tabla 5).

En la faceta de diversidad beta-filogenética, el mejor modelo explicó el 70.51% de la devianza con AIC: -130.34. El modelo lo representaron siete variables y sólo dos no fueron significativas. En conjunto las variables significativas $p < 0.05$, explicaron el 51% de la devianza fraccionada, pero nuevamente, la longitud fue el factor que mayor contribución tuvo en este modelo 30.07% (Tabla 5).

Factores ambientales históricos. Respecto al clima histórico, el modelo que mejor se ajustó a la beta-taxonomía, explicó el 66.1% de la devianza con un AIC: -109.96. El modelo estuvo representado por tres variables, todas significativas $p < 0.05$, que en conjunto explicaron el 33.9% de la devianza fraccionada. Pero similar a los modelos anteriores la longitud fue el factor que mayor contribución tuvo en el modelo con 14.6% (Tabla 5).

Por su parte, el mejor modelo del clima histórico sobre la beta-filogenética explicó el 51% de la devianza con un AIC: -113.97. El modelo fue representado por tres variables todas significativas $p < 0.05$, que en conjunto explicaron el 30.8% de la devianza fraccionada. En este caso, la variabilidad climática (clim_pca1_pa) fue el factor que mayor contribuyó a la explicación 13.15% (Tabla 5).

Tabla 5. Mejores modelos para las relaciones de las facetas de diversidad alfa taxonómica y filogenética. Valores en negritas: porcentaje de la devianza explicada por cada modelo. * sig $p \leq 0.05$, ** sig $p \leq 0.01$, ***sig $p \leq 0.001$, ns: no significativo, NA: no considerado.

| Modelo | Taxonómico (beta-taxonomic) | | | Filogenético (beta-phylogenetic) | | |
|----------------------------|-----------------------------|----------|---------|----------------------------------|----------|----------|
| | % DEV | Pr(> t) | AIC | % DEV | Pr(> t) | AIC |
| Factores recientes | 79.18 | | -123.25 | 70.51 | | -130.344 |
| dem | (-)5.91 | *** | | (-)2.50 | . | |
| clim_pca1_pr | (+)6.21 | *** | | | NA | |
| clim_pc2_pr | - | Ns | | | NA | |
| evi | (+)1.82 | * | | (+)2.19 | . | |
| veg | (-)2.84 | * | | (-)3.54 | * | |
| soil | - | Ns | | (-)5.69 | ** | |
| soil_pca1 | (-)2.36 | * | | (-)4.24 | * | |
| bio1_pr | | NA | | (+)2.80 | . | |
| long | (-)28.41 | *** | | (-)30.07 | *** | |
| Factores históricos | 66.18 | | -109.96 | 51.09 | | -113.97 |
| | | | 6 | | | |
| bio1_pa | (-)9.96 | *** | | | NA | |
| clim_pca1_df | (+)9.37 | *** | | (+)10.44 | ** | |
| clim_pca1_pa | - | NA | | (-)13.15 | *** | |
| long | (-)14.65 | *** | | (-)7.24 | * | |

Estructura filogenética

El 10% de las celdas que representaron la diversidad filogenética de hormigas de la PBC fue significativamente diferente de lo esperado por el azar (Figura 11a). Y se concentraron en la región central del norte y otra celda en la costa oeste de la península media, donde la PD varió entre 1000-2500.

Los índices de estructura filogenética (NRI y NTI) mostraron que las regiones centrales del norte y la península media fueron significativamente diferentes a los esperados por los modelos nulos. Estas regiones presentaron valores positivos en un rango de 1 hasta 3. Lo cual sugiere que los ensamblajes de estas regiones están gobernados por un agrupamiento filogenético (Figura 11b,c).

Diferente a la punta y las regiones costeras que presentaron valores negativos en un rango entre -1.9 hasta -0.008 que, aunque no fueran significativamente diferentes de lo esperado por el azar, sugiere que los ensamblajes de hormigas subtropicales y costeras están compuestos por sobredispersión filogenética (Figura 11b, c).

En general, la estructura filogenética en toda la PBC fue heterogénea, con una tendencia a un agrupamiento filogenético de la comunidad de hormigas en la península media hacia el norte en los hábitats semiáridos y templados y una sobredispersión filogenética hacia el sur, en los hábitats subtropicales y zonas costeras.

Sin embargo, se puede observar que los índices no son del todo consistentes en la sobredispersión filogenética desde la península media hacia el sur (Figura 11b,c), mientras que el índice de relación neta (NRI) calculó una sobredispersión filogenética en estas zonas basado en la distancia media filogenética de cada celda respecto a toda la comunidad, el índice del taxón más cercano (NTI) mostró agrupamiento filogenético, basado en la distancia media filogenética del taxón más cercano de cada taxón en la filogenia para cada celda, las cuales en ambos casos no fueron diferentes significativamente de lo esperado por el azar.

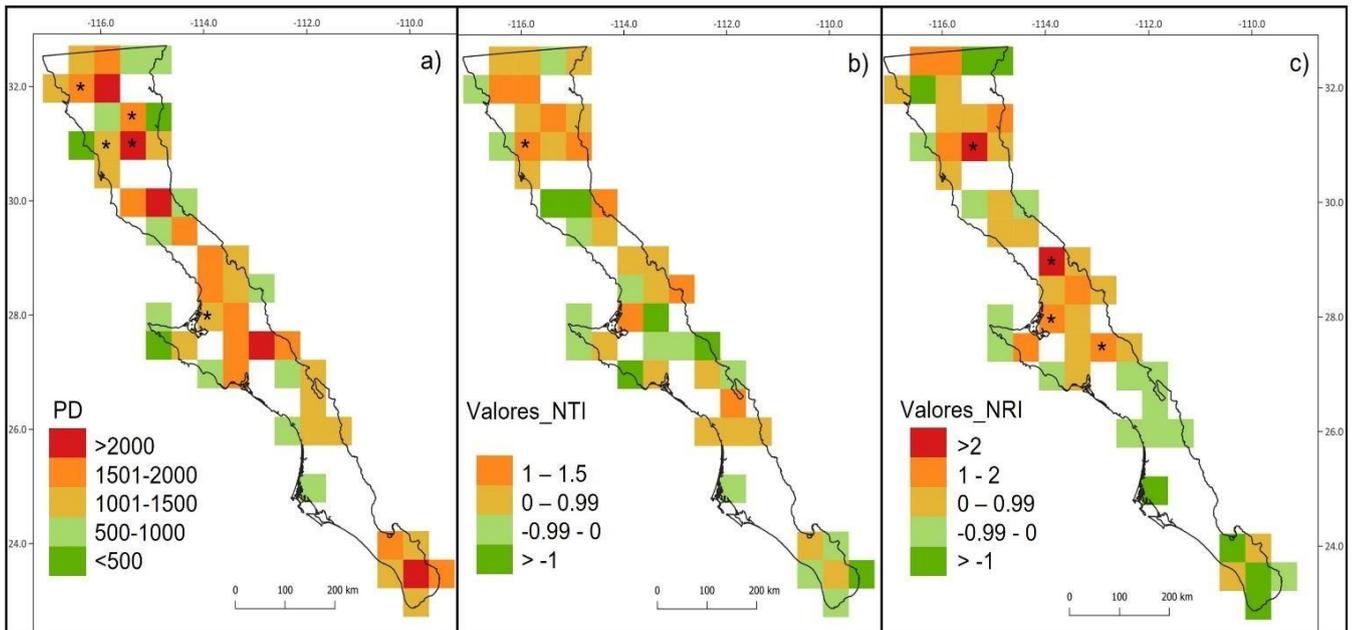


Figura 11. Estructura filogenética de la comunidad de hormigas de la PBC. PD: diversidad filogenética (a), * indica diferencia significativa $p < 0.05$ respecto a modelos nulos. NRI: índice de relación neta (b), * indica diferencia significativa $p < 0.05$ respecto a modelos nulos en mpd. NTI: índice de taxón más cercano (c), * indica diferencia significativa $p < 0.05$ respecto a modelos nulos en mntd.

Endemismidad

Las especies con distribución restringida a la península fueron 10 con un total de 79 registros que representaron el 3% de la comunidad de hormigas de la PBC. Dos especies fueron dominantes y ampliamente distribuidas representando el 72% de los registros. En contraste, a tres especies que sólo tuvieron un registro y representaron el 3.7% del total. En cada celda en las que se encontraron especies endémicas tuvieron en promedio 2 especies.

La distribución de la riqueza de especies endémicas fue mayor en la punta de la PBC, con 3 a 5 especies, pero también se pudo observar otra importante zona con alta riqueza en la península media cercanas a las costas del pacífico que albergaron hasta 4 especies endémicas. Por otro lado, las costas del pacífico y del golfo y en general la región norte, mostraron baja riqueza de especies endémicas con un solo registro (Figura 12a).

El patrón del endemismo ponderado (WE) fue muy similar al patrón de riqueza de especies endémicas (Figura 12b). La región sur, mostró altos valores de WE (1.69), pero también al centro de la PBC en las costas del Pacífico (WE=0.83) y en el desierto del Vizcaíno (WE=0.77). En contraste a los bajos valores encontrados sobre las costas del golfo (WE=0.02-0.08).

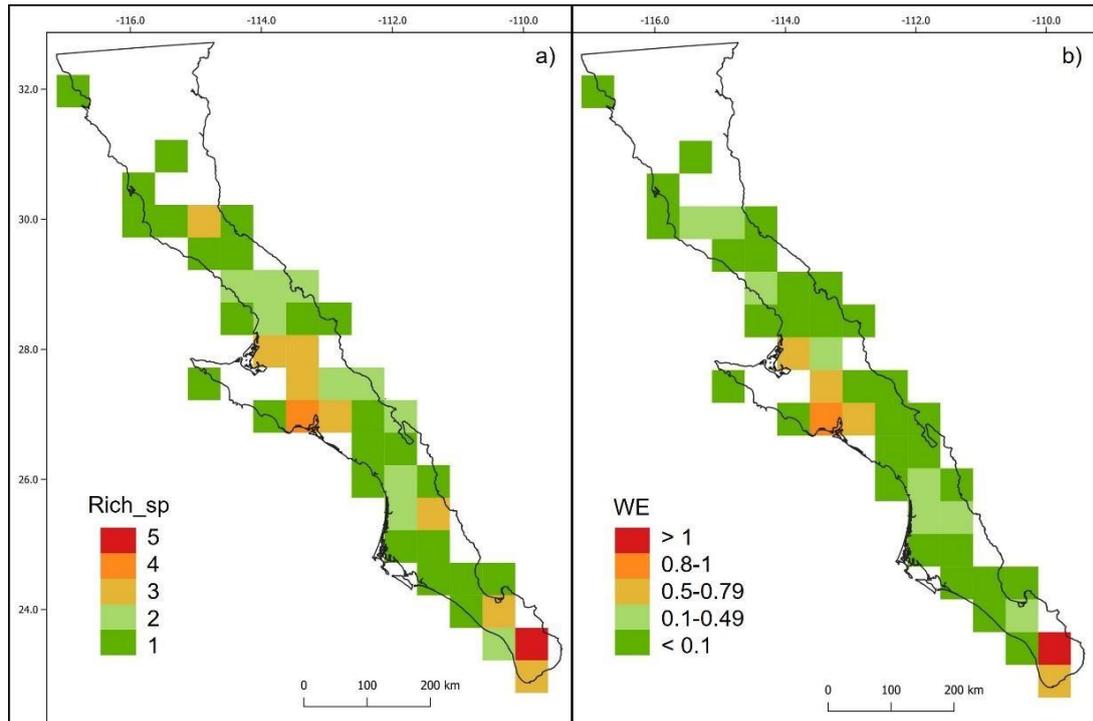


Figura 12. Patrón de distribución de endemismo. Distribución de la riqueza de especies endémicas (a), endemismo ponderado WE (b)

Latitudinalmente, se observó un gradiente en aumento de endemividad y WE en dirección norte-sur, y particularmente los valores de WE estuvieron asociados con una mayor riqueza de especies. Aunque los mayores picos fueron en el sur cerca de los 23.5° de latitud, en la península media también se encontraron altos valores de endemismo entre los 27.5° y 27° (Figura 13a).

Por otra parte, en el espacio geográfico longitudinal, también se observó una tendencia de aumento de los valores en endemismo en una orientación oeste-este, los picos de endemividad (riqueza de especies y WE) se encontraron en la región este cerca de los -109.9° de longitud, pero también entre -112.4° y -113.9° cercanos a la zona costera del oeste (Figura 13b).

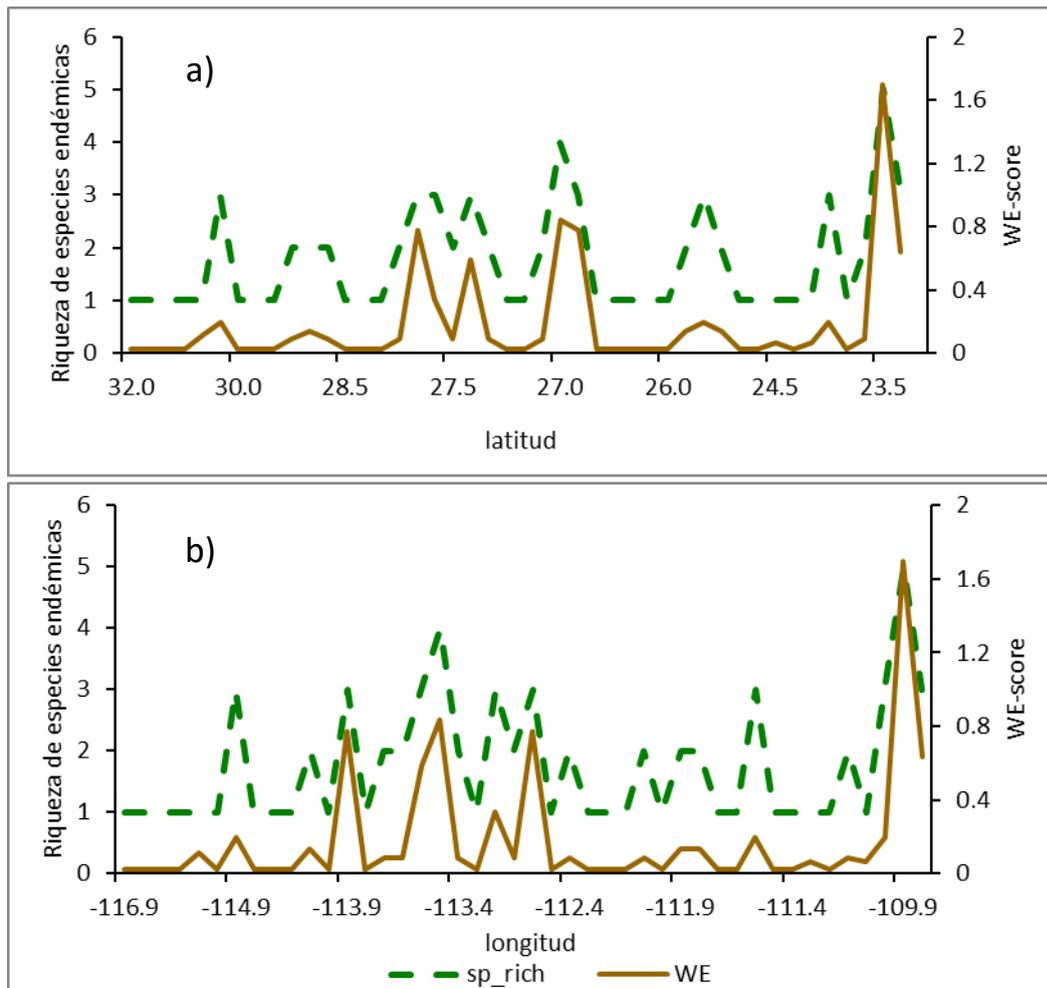


Figura 13. Distribución latitudinal (a) y longitudinal (b) de la endemidad de la PBC. Riqueza de especies endémicas: sp_rich y endemismo ponderado: WE.

De las diez especies endémicas a la PBC, sólo ocho contaron con suficientes registros (>2) para considerarse en el análisis. Los resultados del análisis de redundancia (RDA, Figura 14) explicaron el 18.3% de la variabilidad de los datos, sugiriendo que el 37.5% de las especies estuvieron relacionadas con el rango de la precipitación (bio12) y la elevación (dem). En contraste, otro 37.5% de las especies, fueron influenciadas por la variabilidad de la precipitación estacional (clim_pca2) y la estructura de la vegetación (evi).

Por otra parte, de las especies endémicas con amplio rango de distribución (material suplementario). La primera (*Pogonomyrmex laevinodis*), estuvo influenciada por el rango de temperatura (bio1) y la cantidad de fragmentos rocosos (soil_pca2). A diferencia de la segunda especie (*Veromessor julianus*) que se relacionó con la variabilidad climática en la temperatura estacional (clim_pca1), y la composición del sustrato en arena y limo (soil_pca1).

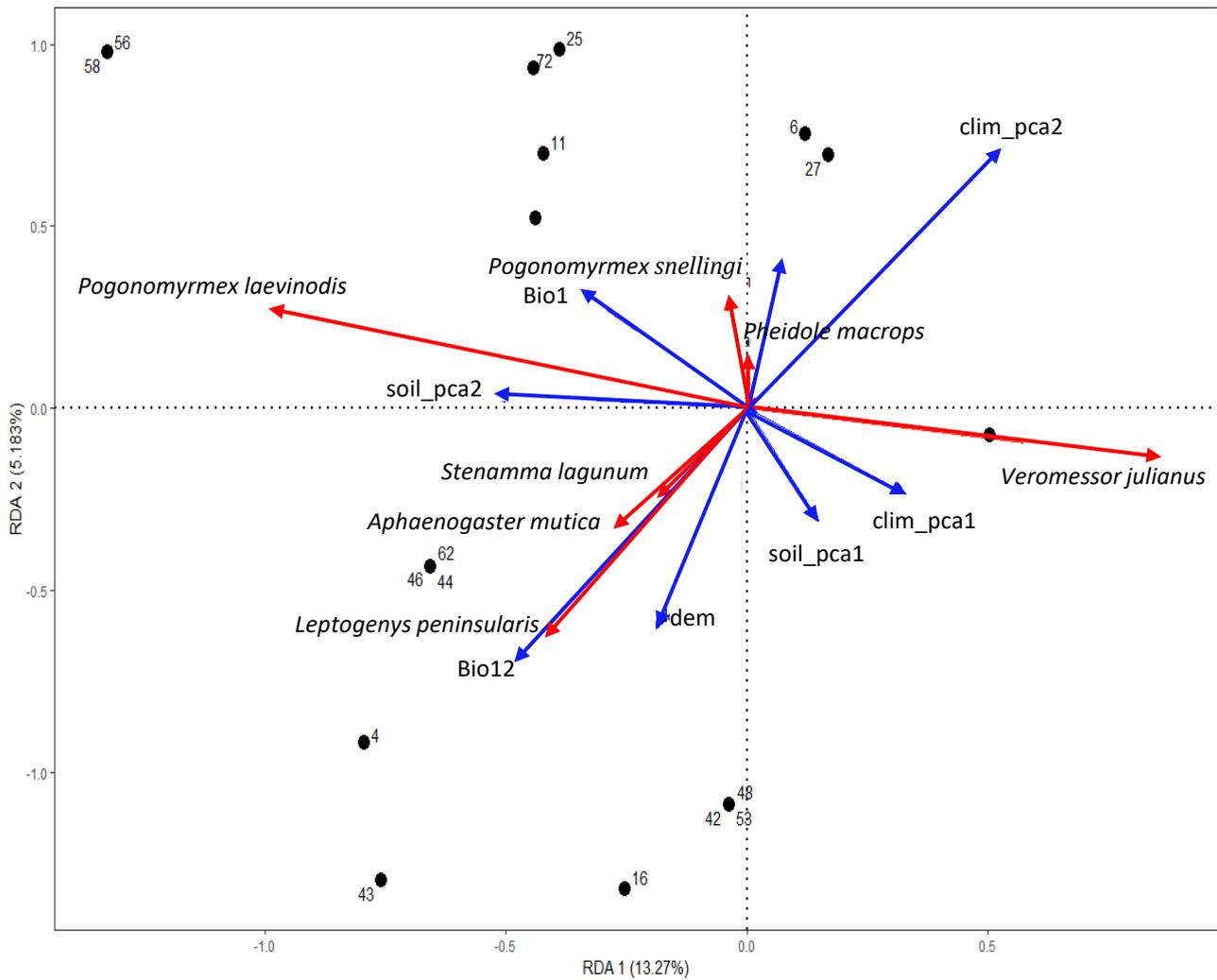


Figura 14. Análisis de Redundancia de especies endémicas y las características ambientales de la PBC. Etiquetas de flechas azules: variables ambientales (bio1: temperatura media anual, bio12: precipitación anual, clim_pca1: agrupación de los rangos en temperatura anual y estacional (bio1, bio9, bio10 y bio11), clim_pca2: agrupación de rangos en precipitación anual y estacional (bio12, bio16, bio18 y bio19), dem: rango de elevación, soil_pca1: porcentaje de composición del sustrato en arena y limo, soil_pca2: porcentaje en composición del sustrato en fragmentos rocosos, arcilla y materia orgánica, evi: índice de vegetación mejorada), etiquetas de flechas rojas: especies, valor en puntos negros: identificador de la celda.

DISCUSIÓN

A pesar de las brechas de información sobre la ocurrencia de las especies de hormigas de la península los datos obtenidos a la fecha comprendieron el conjunto de información más exhaustiva sobre las hormigas de la Península de Baja California.

Thornhill et al., (2017) y Scherson et al., (2018) mostraron que, con un inventario más completo de plantas vasculares de la provincia de California, es posible representar los patrones espaciales de la diversidad hasta con el 50% de las celdas bien muestreadas.

Dado que en este trabajo se consideraron las celdas con al menos un 50% de completitud de muestreo, por lo tanto, los patrones observados pueden representar la distribución de la biodiversidad taxonómica y filogenética de hormigas en la PBC.

Diversidad alfa taxonómica (alfa-tax).

El patrón de la diversidad de hormigas de la PBC fue heterogéneo. Diferente a un gradiente latitudinal de diversidad, que suelen presentar mayor riqueza de especies hacia los trópicos, o efecto península (Battisti, 2014), donde la diversidad de especies tiende a disminuir hacia la punta como lo reportaron para hormigas Johnson y Ward (2002).

Esta heterogeneidad en la diversidad de especies fue mejor explicada por la acción conjunta de la variación climática del Último Máximo Glacial (LGM) y las diferencias en la variación climática del pasado respecto al clima reciente.

Algunos estudios han mostrado la importancia que los periodos glaciares han tenido sobre la distribución de la biodiversidad actual (Svenning et al., 2015; Pinkert et al., 2018). Señalando que la variación en la temperatura durante este periodo es uno de los principales factores que pueden limitar la distribución de las especies.

La diversidad de hormigas de la PBC fue influenciada por la temperatura del LGM consistente con lo encontrado en otros grupos (Pinkert et al., 2018). En la península, se observó que las áreas con mayor rango de variación de la temperatura promedio anual (bio1_pa) o estacional (clim_pca1), albergaron también mayor diversidad de especies. Lo cual, también aproxima el rango de tolerancia térmica que tienen las hormigas que habitan estas regiones (entre 8 a 15°C).

El estudio de Boet y colaboradores (2020), de hormigas mediterráneas encontraron que las tolerancias térmicas de los ensamblajes en estas regiones, pueden influir en la riqueza de especies. Por ejemplo, los taxones de la biorregión neártica en la que se encuentra la península, son capaces de tener amplios rangos de tolerancias térmicas, favoreciendo una amplia dispersión (Hawkins y DeVries, 2009), por lo que quizá otros factores más relevantes

como capacidad de dispersión, interacciones y deriva ecológica y evolutiva puedan estar determinando los patrones de diversidad en estas regiones.

Por otro lado, en contraste a la variación térmica, los mayores rangos en la precipitación estacional en el LGM (clim_pca2) estuvieron negativamente relacionados con la riqueza de especies, sugiriendo que las áreas con precipitación histórica constante a lo largo del año, generalmente presentaron, mayor número de especies.

Sin embargo, la influencia de la variación de la precipitación histórica, en grupos de invertebrados ha sido poco estudiada (Svenning et al., 2015). Los trabajos que han abordado esta relación han encontrado poca influencia de la precipitación respecto a la riqueza de especies (Pie, 2016). Por lo tanto, los resultados de esta investigación son relevantes enfatizando el impacto que puede tener la precipitación histórica sobre el patrón de biodiversidad de las hormigas, o de otros grupos de insectos ampliamente distribuidos.

Dunn y colaboradores (2009), encontraron para el caso de las hormigas, un impacto asimétrico del LGM a escala global. Apuntando que el hemisferio norte fue mayormente impactado a diferencia del hemisferio sur.

Regiones climáticamente estables a lo largo del tiempo, han mostrado albergar una gran diversidad (Wilson y Pitts, 2012., Fine, 2015., Svenning et al., 2015., Cab-Sulub, 2016). Que puede deberse a una mayor tasa de especiación y bajas tasas de extinción, como lo que se ha visto en zonas tropicales, (Moreau y Bell, 2013; Pie, 2016; Economo et al., 2018) y la alta riqueza encontrada en la punta de la península, puede sustentar esta hipótesis.

Por otro lado, fuera de los trópicos se han encontrado algunos sitios nombrados “refugios pleistocénicos” (Svenning et al., 2015; Cab-Sulub, 2016), que han mantenido las condiciones climáticas en los periodos glaciares-interglaciares, y con ello, han albergado un gran número de especies cuando los climas extremos pudieron limitar su distribución.

La hipótesis de los refugios pleistocénicos ha sido ampliamente probada para grupos de vertebrados como aves, anfibios y reptiles (Svenning et al., 2015), en regiones extra-tropicales, donde se ha visto que, de estos sitios, se han expandido las poblaciones para recolonizar nuevos espacios (Cab-Sulub, 2016).

A pesar de que el objetivo de este estudio no fue probar la existencia de estos refugios, algunos trabajos en la PBC han localizado regiones con estas características en la región mediterránea al noroeste, la región central y la punta de la península evaluado en plantas (Nason et al., 2002.; Fehlberg y Ranker, 2009; Holmgren et al., 2011), mamíferos, (Cab-Sulub, 2016), reptiles (Valdivia-Carrillo et al., 2017; Harrington et al., 2018) e invertebrados (Wilson y Pitts, 2012; Graham et al., 2014; González-Trujillo et al., 2016).

Por lo tanto, las regiones subtropicales de la península pudieran potencialmente ser refugios en el LGM como lo han propuesto algunos estudios (Graham et al., 2014; Cab-Sulub, 2016; Valdivia-Carrillo et al., 2017), pero, quizá no sería tan claro para las regiones montañosas templadas del norte que también mantiene una alta diversidad de hormigas.

Sin embargo, los resultados obtenidos sobre diferencia de temperatura media anual y estacional (clim_pca1_df) desde el LGM al presente en la PBC, apuntan que las regiones norte y centro-oeste tuvieron poca diferencia, es decir, estas regiones se han mantenido relativamente estables, al menos en la temperatura desde el LGM a la actualidad.

Esta poca variación en la temperatura puede promover la alta diversidad taxonómica y filogenética de hormigas con diferentes preferencias de nichos ambientales como lo predicho por los modelos lineales generalizados en las zonas montañosas templadas al norte, y las zonas montañosas subtropicales en el centro y sur de la PBC.

A pesar de ello, las condiciones ambientales históricas en conjunto apenas explicaron el 20% de la variación del patrón de diversidad alfa taxonómico de hormigas en la península, por lo que, explorar las interacciones entre las variables no significativas en el modelo, o considerar otros factores no contemplados, pudieran añadir una mejor explicación en términos ambientales sobre la diversidad de hormigas de la península.

Diversidad alfa filogenética (alfa_phy).

Diferente a lo que se observó con la riqueza de especies, la diversidad filogenética (alfa-PD) estuvo mejor explicada por los factores ambientales recientes, donde la composición del sustrato tuvo una fuerte influencia en el patrón observado.

Aunque los gradientes ambientales del LGM no fueron los mejores predictores del patrón de PD para hormigas de la PBC, es posible que el paleoclima tuviera un efecto, si las fluctuaciones climáticas intervinieron vía extinción selectiva o recolonización, y la capacidad de dispersión de las especies hacia un clima novedoso posterior al LGM muestre una señal filogenética (Svenning et al., 2015).

Con ello, es posible que linajes adaptados a condiciones climáticas heterogéneas y climas novedosos como la aridez, estén influenciados por las condiciones ambientales recientes dentro de un periodo de adaptación postglacial, por lo que se esperaría encontrar ensamblajes de especies filogenéticamente emparentadas en estos ambientes (Svenning et al., 2015).

De tal manera, aunque los patrones de riqueza de especies de hormigas en PBC fueran influenciados por el clima del LGM, el patrón de PD fue mejor explicado por el gradiente ambiental reciente como la adaptación de los linajes a las nuevas condiciones ambientales,

lo que explicaría el agrupamiento filogenético encontrado en la comunidad de hormigas de las zonas áridas y templadas.

Por otro lado, se ha encontrado que la composición y el tipo de sustrato influyen diferencialmente en los patrones de diversidad de reptiles (Jácome-Flores et al., 2015), hormigas (Del Toro, 2013; Arnan et al., 2015; Ríos-Casanova et al., 2006; da Costa-Milanez et al., 2017), y otros grupos (Hernández y Knudsen, 2012).

Particularmente el sustrato puede influir en la riqueza de especies de hormigas debido a que mucha de la mirmecofauna de regiones áridas suele anidar en los suelos (Marsh, 1986; Ríos-Casanova et al., 2006; Sagev, 2010). Por lo que, la preferencia por anidar en el suelo el confiere a las especies y los diferentes linajes resistencia a condiciones de temperatura y precipitación extremas en regiones climáticamente heterogéneas y estacionales como las que se encuentran en la PBC.

Mayores valores de PD en la península fueron asociados a suelos con mayor porcentaje de materia orgánica y fragmentos rocosos. Mientras que los fragmentos rocosos determinan la textura de los suelos y pueden representar mayor disponibilidad de hábitat, la materia orgánica puede ser un indicativo indirecto de la cubierta vegetal, y mejor retención de humedad, que influyen en la disponibilidad de recursos para las hormigas.

Estos resultados enfatizan la importancia de los suelos sobre los patrones de diversidad regional filogenética de hormigas a diferencia de la distancia geográfica o la heterogeneidad del paisaje que se ha visto, influyen más fuertemente en la diversidad filogenética de hormigas en regiones tropicales (Pérez-Toledo et al., 2021b, 2022), mediterráneas y áridas (Arnan et al., 2015).

A pesar de que el rango de elevación o la distancia no fueron fuertes predictores de PD en la PBC, se encontró que la longitud explicó una pequeña fracción significativa del patrón de PD. La influencia de la longitud sobre la distribución regional de las especies, puede estar asociada a otros factores como gradientes de elevación, temperatura o precipitación (Vasconcelos et al., 2010).

En la península, es posible que la longitud esté relacionada con otros predictores como el rango de elevación aumentando la heterogeneidad geomorfológica influyendo en la diversidad de PD como resultado de la diferenciación de nicho propiciado por diferencias en composición de sustrato, estructura vegetal, y microclimas que favorecen el aumento de riqueza de especies y linajes como lo proponen Johnson y Ward (2002).

Diversidad beta taxonómica (beta-tax) y filogenética (beta-phy).

Los patrones de diversidad beta taxonómica y filogenética estuvieron fuertemente influenciados por factores ambientales y espaciales recientes como lo que se ha encontrado

para otras regiones y taxones (Jankowski et al., 2009; Piñero et al., 2011; Del Toro, 2013; Myers et al., 2013; Arnan et al., 2015). Lo que enfatiza el papel que tiene el ambiente sobre los patrones regionales de diversidad de hormigas.

Aunque particularmente, algunos trabajos asocian los patrones de diversidad longitudinal a eventos de dispersión postglacial (Loboda y Buddle, 2018). La aparición de climas novedosos como la aridez posterior a las glaciaciones, está determinado los patrones de recambio sobre las condiciones climáticas actuales y es por ello que el gradiente ambiental reciente tenga mejor valor explicativo en comparación al clima histórico (Sevening et al., 2015).

Particularmente, la distancia longitudinal, fue un factor que mejor explicó el recambio de especies de hormigas en la PBC. Y se ha encontrado que los factores asociados con la distancia espacial pueden limitar la dispersión de muchos vertebrados e invertebrados terrestres en una escala regional (Arnan et al., 2015; Heino et al., 2019; Loboda y Buddle, 2018), lo que determina la composición de los ensamblajes en un área determinada.

Específicamente la longitud en el espacio geográfico puede estar asociado con otros factores como la precipitación, la temperatura o la elevación que indirectamente influyen en el patrón espacial de la diversidad en una orientación E-O, como lo han observado en los ensamblajes de hormigas tropicales en la Amazonía (Vasconcelos et al., 2010; Guilherme et al., 2022) o en leguminosas en la península de Baja California (Garcillán y Ezcurra, 2003; Garcillán et al., 2003).

En la PBC, la longitud puede estar asociada a otros factores como el rango de elevación y rangos de precipitación (Garcillán y Ezcurra, 2003), los cuales pueden afectar el patrón de recambio de especies, y aunque las interacciones entre los factores ambientales y la longitud no fueron exploradas en este estudio, no se descarta la posibilidad de que influyan sobre los patrones de diversidad de hormigas observados en la península.

Encontramos que el rango promedio de distribución de las especies de hormigas en la PBC fue de 7 celdas (cerca de 17,500 Km²), sin embargo, 7% son de amplia distribución (mayor o igual a 20 celdas 50, 000 km²) mientras que el 56% fueron de distribución restringida (entre 2500-5000 km²), que se pueden considerar como una aproximación de capacidad de dispersión para cada especie.

Las especies con distribución limitada determinan el recambio de las especies a lo largo del espacio en la península, distribuyéndose de la porción central hacia el oeste, y contribuyendo más a la fracción de diversidad beta dada por un recambio de especies (Bturn), a diferencia de los ensamblajes de la región este que son más similares entre sí, pero su diferencia está dada por pérdida de especies (Bnes).

En escalas globales, se ha encontrado que cambios drásticos en el gradiente ambiental puede provocar un aumento de la diversidad beta generada por recambio de especies

dependiendo del grupo de estudio (Peixoto et al., 2017; Myers et al., 2013; Baselga *et al.*, 2012). Para el caso de las hormigas de la península, este recambio puede estar asociado al gradiente de precipitación provocado por la cadena montañosa que recorre la península N-S, y la presencia de las corrientes marinas cálidas en el este y frías en el oeste que provocan un efecto buffer de humedad a lo largo de las costas (Castro et al., 2006)

Las condiciones de la costa oeste forman sitios con mayor humedad más constante a lo largo año, representativo de la región mediterránea en el noroeste de la península, que disminuye hacia el sur, a diferencia de la costa este que tiene condiciones más estacionales cálido-húmedas en la punta a árido-secas hacia la base (Vanderplank, 2013). A pesar de que el rango de precipitación no fue tan fuerte predictor como la longitud, estuvo significativamente relacionado con la diversidad beta taxonómica y filogenética similar a lo encontrado en ambientes altamente diversos como lo es el Amazonas (Vasconcelos et al., 2010; Guilherme et al., 2022).

A diferencia de la temperatura, que ha sido un fuerte predictor de recambio de especies en hormigas y otros grupos (Arnan et al, 2015; Guilherme et al., 2022; Peixoto et al., 2017; Ramos et al., 2018; Kaspari et al., 2000) contrasta con lo observado para la comunidad de la PBC.

En escalas regionales la precipitación ha sido poco relevante respecto a los patrones de diversidad beta (Arnan et al, 2015), sin embargo, es posible que tenga una fuerte influencia en las regiones áridas y semiáridas que presentan una gran variabilidad del recurso hídrico modulando la diversidad y el recambio de especies (Peixoto et al., 2017; Jácome-Flores et al., 2015; Fernandez-Going et al., 2013; Falcon-Brindis et al., 2019),

Las áreas con menor variabilidad de precipitación media a lo largo del año se asociaron con un aumento en la beta taxonómica, por lo que estos ambientes albergaron ensamblajes de especies únicos, a diferencia de las regiones con menor precipitación, pero muy variable, como las zonas áridas, que mostraron ensamblajes de hormigas más similares, lo que sustenta la idea de que el filtro ambiental en la escala regional juega un papel determinante en los patrones de diversidad de hormigas (Arnan et al., 2015)

En la PBC, más del 60% del territorio lo componen ambientes áridos donde la precipitación puede ser muy escasa o intermitente a lo largo del año (Rebman y Roberts, 2012). Sin embargo, a pesar de ello, es posible encontrar diferentes tipos de vegetación, principalmente matorrales xerófilos sarco-crasicales y rosetófilos (Garcillán y Ezcurra, 2003; Garcillán et al., 2003; Riemann y Ezcurra, 2005; Rebman y Roberts, 2012).

Por lo que, a diferencia de las ecorregiones o provincias florísticas que se encuentran en los desiertos de la península, la composición de los ensamblajes de hormigas en estos ambientes fue muy similar. Pero es consistente con los patrones de diversidad observados

para hormigas (Ríos-Casanova et al., 2006; Paknia y Pfeiffer, 2011; Del Toro, 2013) y roedores (Peixoto et al., 2017) en zonas áridas.

En los desiertos de la península de baja california y península ibérica, se ha observado que el recurso hídrico suele ser un factor que modula la diversidad de himenópteros en una escala local (Piñero et al., 2011), como ocurre en los oasis (Falcon-Brindis et al., 2019), lo que sugiere que el posible efecto de los oasis sobre los ensamblajes de hormigas puede ser significativo en una escala más local. Sin embargo, el efecto de los oasis no fue considerado para este estudio.

A pesar de ello, los mayores valores de diversidad beta taxonómica y filogenética se localizaron del centro a la base de la península y cercanos a las costas, alejados de la ubicación de los oasis, lo que sugiere que, en ambientes áridos y costeros, la distancia al mar puede ser un factor más importante que los oasis, que modulan los patrones de diversidad de las comunidades (Piñero et al., 2011; da Silva et al., 2012).

Por otra parte, se encontró que la diversidad de tipos de suelos (soil) y la composición del sustrato (soil_pca1 y 2) explicaron significativamente los patrones de diversidad beta taxonómico y filogenético, siendo más influyentes sobre los patrones de diversidad filogenética.

Los tipos de suelos indirectamente engloba la composición del sustrato determinada por procesos geológicos-históricos, que, en conjunto con la estructura vegetal, pueden modificar condiciones microclimáticas en ambientes estresantes como las zonas áridas afectando los patrones de diversidad local y regional (Ríos-Casanova et al., 2006; da Costa-Milanez et al., 2017; Paknia y Pfeiffer, 2011).

En el caso de las hormigas, Ríos-casanova y colaboradores (2006), encontraron que los suelos arenosos de las zonas semiáridas de Tehuacán aumentaron la densidad de las especies, pero no influyó sobre la composición. En la Península de Baja California Jácome-Flores y colaboradores (2015), encontraron que el tipo de suelo es un fuerte predictor de diversidad que favorece la preferencia de hábitat de reptiles.

Los fragmentos rocosos y la materia orgánica pueden representar mayor disponibilidad de hábitat para las hormigas, los cuales, pueden asociarse con retención de humedad, mayor fertilidad y complejidad de la estructura vegetal, que también influye en la disponibilidad de recursos (Doblas-Miranda et al., 2009; Piñero et al., 2011)

Los resultados en este estudio mostraron que los mayores picos de recambio taxonómico y filogenético se asociaron a suelos con mayor contenido de fragmentos rocosos y porcentaje de materia orgánica, y, por lo tanto, enfatizan la importancia del suelo sobre los patrones de biodiversidad de hormigas en la península que impactan en la distribución y composición de hormigas de regiones semiáridas (Paknia y Pfeiffer, 2011; Rios-Casanova et al., 2006).

Estructura filogenética (NTI, NRI).

La mayoría de los ensamblajes que componen la comunidad de hormigas de la península fueron de especies estrechamente relacionadas, y se encontraron principalmente en las regiones climáticas más estresantes como las zonas áridas y la región templada.

El estrés ambiental regularmente relacionado con agua y energía, afecta la composición de las especies capaces de soportar estas condiciones vía selección a través de tolerancias fisiológicas de las especies mostrando estructuras filogenéticas de especies estrechamente relacionadas (Cavender-Bares et al., 2009).

A pesar de que la comparación con modelos nulos mostró que la mayoría de la estructura filogenética observada no fue diferente del azar, sólo el 10% de las celdas fueron significativamente diferentes presentando ensamblajes de especies estrechamente relacionadas, lo que sugiere que el filtro ambiental tiene un efecto sobre los ensamblajes de hormigas en la PBC.

Por ejemplo, aunque en la porción sur, y las costas las comunidades de hormigas parecen estar más sobre dispersas filogenéticamente, que corresponden con sitios más húmedos o con menor rango en la precipitación ninguna celda con esta estructura mostró diferencias significativas del azar, sugiriendo que a pesar de que las condiciones ambientales favorezcan una mayor diversidad y recambio de especies de linajes lejanamente emparentados, estructurando una comunidad más compleja, esta puede ser resultado del azar derivados de deriva ecológica, evolutiva y capacidad de dispersión (Cavender-Bares et al., 2009)

Otra posible explicación es la que sugiere Rhode (2002), en la que postula que las regiones montañosas de la península media fueron muy similares a la región mediterránea al noroeste durante el LGM, por lo que, esta zona pudiera albergar una gran diversidad de especies de hormigas, mostrando ensamblajes lejanamente emparentadas. Y, al finalizar la glaciación, pocas especies colonizaron los nuevos climas áridos.

Sin embargo, estos resultados deben interpretarse con cautela dado que los resultados obtenidos puedan verse influenciados por las brechas de información sobre la ocurrencia de especies que subestimen la estructura filogenética de las hormigas en la península.

Endemismo.

Generalmente el endemismo suele ser alto en las zonas insulares y peninsulares debido al aislamiento reproductivo que puede conducir a divergencia genética y contribuir a los patrones de diversidad regional (Brown, 2004; Battisti, 2014).

El patrón encontrado para la riqueza de especies endémicas y el endemismo ponderado (WE) fueron consistentes con los patrones de endemismo encontrados para hormigas y

otros invertebrados de la PBC (Johnson y Ward, 2002; Brown 2004), y contrastantes con el patrón de endemismo de plantas (Riemann y Ezcurra 2005, 2007).

Lo encontrado en este estudio sugiere que los patrones de endemismo pueden atribuirse al aislamiento y eventos vicariantes por distancia de la punta de la península a tierra continental como lo postulan Due y Polis (1986) y Johnson y Ward (2002).

El endemismo sólo se expresó a nivel específico, donde el 5% de las especies fueron catalogadas como únicas para la península similar a lo que se encontró con lepidópteros (Brown, 2004), sin embargo, un gran número de especies fueron identificadas a morfotipos, por lo que las deficiencias taxonómicas pueden subestimar el endemismo real de las hormigas de la PBC que puede ascender hasta 26% de la comunidad.

El alto valor potencial de endemismo para un grupo taxonómico bastante estudiado como las hormigas, sugiere que aún se conoce poco sobre los ensamblajes de estos y otros insectos en áreas con alta complejidad, como lo son las penínsulas (Pryke y Samways, 2009).

A pesar de que la base de la península presentó bajo o nulo endemismo, en las regiones montañosas templadas del norte, se encuentran especies de distribución restringida asociadas a estos ambientes. Sin embargo, debido a la delimitación política de la zona de estudio, no fueron consideradas estrictamente endémicas a la península

No obstante, al considerar los rangos de distribución de estas especies dentro de ensamblajes de hormigas altamente diversos, estas regiones potencialmente podrían considerarse centros de alta diversidad con ensamblajes únicos, como el parque Constitución 1857 y Sierra San Pedro Mártir englobados en las celdas 7 y 26 respectivamente.

El 18% de la variabilidad en el modelo de la distribución de especies endémicas en el RDA, estuvo explicado por las condiciones ambientales de la península. Y la respuesta fue diferencial para los ensamblajes dependiendo de su ubicación en la PBC.

El 30% de las especies respondieron al rango de elevación (dem) y al rango de precipitación media anual (bio_12), principalmente aquellas con mayor abundancia hacia la punta de la península. Mientras que otro 30% estuvieron mejor influenciado por la variación estacional de la precipitación (clim_pca1_pr) y la estructura de la vegetación (evi), siendo más abundantes en la región central de la península.

Estos ensamblajes representaron las especies con mediano a corto rango de distribución (1-9 celdas). Por lo que, para estas especies, los factores subyacentes son consistentes con lo encontrado en otras penínsulas y otros taxones (Martín et al., 2000; Crisp et al., 2001; Andersen, 2022)

Sin embargo, a diferencia de las especies endémicas de distribución restringida, las especies endémicas de amplia distribución (16-41 celdas), estuvieron asociados a los rangos de temperatura y composición de los sustratos.

Particularmente, la composición de suelos ricos en arena, limo y arcilla y mayores rangos de temperatura mediana anual se asociaron a la distribución de *Pogonomyrmex laevinodis*, mientras que los suelos con mayor porcentaje de fragmentos rocosos y materia orgánica, con amplios rangos de precipitación estacional, explicaron la distribución de *Veromessor julianus*.

Ambas especies pertenecen al gremio de hormigas granívoras que anidan estrictamente en el suelo, es por ello que la composición de los sustratos influye en su distribución. Por otra parte, la respuesta diferencial a las condiciones climáticas sugiere que *Veromessor julianus* no es tolerante a amplios rangos de temperatura a diferencia de *Pogonomyrmex laevinodis* que tolera amplios rangos de temperatura, pero no de precipitación.

Los resultados sugieren que las tolerancias fisiológicas pueden influir fuertemente sobre los patrones de riqueza (Diamond et al., 2012; Liu et al., 2017; Chick et al, 2020) y endemismo de especies de amplia distribución, pero la heterogeneidad del paisaje, asociados al rango de elevación y la complejidad de la vegetación son mejores predictores de riqueza de especies endémicas menos dispersas.

CONCLUSIONES

La Península de Baja California alberga una gran diversidad de hormigas, 204 especies que representan cerca del 23% del total de especies que se registran para todo el país (911 antweb.org).

Con la información obtenida sobre la distribución de las especies de hormigas en la península, encontramos que la riqueza de especies fue mejor explicada por condiciones climáticas históricas del último máximo glacial (LGM) y las diferencias de temperatura respecto al clima reciente.

Un amplio rango de temperatura en el LGM (entre 8 a 15 grados) parece que favorece el número de especies. Contrario al rango de precipitación, el cual apunta a que los sitios con precipitación más constantes a lo largo del año, es decir, menor rango de precipitación, tuvieron mayor diversidad de hormigas. Por su parte, sitios que tuvieron las menores diferencias promedio de temperatura respecto al presente, también albergaron mayor diversidad y se ubicaron principalmente la región oeste de la península hacia las costas. Por lo tanto, la precipitación constante del LGM y la poca diferencia de temperatura del LGM respecto al presente, influyen positivamente en una mayor diversidad de especies en la PBC.

A diferencia de la métrica taxonómica, la diversidad filogenética fue mejor explicada por las condiciones ambientales actuales, donde los mayores rangos de elevación fueron fuertes predictores de alta diversidad filogenética, por lo que la heterogeneidad geomorfológica brinda indirectamente variabilidad de microambientes y heterogeneidad paisajística y de sustrato, lo cual influye en una mayor diversidad de linajes de hormigas en la península. Sin embargo, los resultados también sugieren un efecto del LGM sobre el patrón de diversidad filogenética, cuando observamos una tendencia de aumento de diversidad filogenética, hacia las regiones con menor diferencia en temperatura del LGM al presente, y los menores rangos de precipitación durante el LGM similar a lo observado con la riqueza de especies. En contraste a la región costera del este que tuvo menor diversidad filogenética pero también presentó los mayores rangos de diferencia en temperatura y precipitación del LGM al presente.

Las métricas de diversidad beta taxonómica y filogenética fueron mayormente explicadas por el recambio de especies o linajes que por anidamiento, sin embargo se obtuvieron bajos valores de recambio en ambos casos, por lo tanto, estos resultados sugieren que muchas de las especies y linajes que habitan la península tiene una gran capacidad de dispersión. La distancia en longitud fue el mayor predictor de diversidad beta en ambas métricas, que se asoció con gradientes de precipitación, elevación y composición de sustrato propiciados por la cadena montañosa que divide la península este oeste en la franja central. Por lo tanto, el gradiente de precipitación asociado a la longitud fue un fuerte predictor de un alto recambio de especies y linajes en la península.

La estructura filogenética de los ensamblajes de hormigas de la PBC fue de especies estrechamente relacionadas, las cuales se ubicaron en los ambientes más estresantes como las zonas áridas o templadas de la península. Por lo tanto, los resultados sugieren la influencia del filtro ambiental sobre los mecanismos de ensamblaje regional de hormigas en la PBC, sin descartar la posibilidad del efecto de las condiciones climáticas del LGM sobre la estructura filogenética observada.

Aunque sólo 5% de las especies válidas son endémicas a la península, las morfoespecies aún no identificadas podrían aumentar la endemidad hasta un 25%.

Aunque la mayoría de las especies fueron de distribución restringida (menor a 2 grid), dos especies fueron ampliamente distribuidas (mayor a 30 grid) y se encontraron en toda la península.

El patrón de endemismo en la península sugiere una influencia del aislamiento sobre la endemidad, ya que los mayores picos de endemidad se encontraron en la punta de la península. Por lo tanto, las condiciones métricas se asociaron a un mayor endemismo, que a las condiciones climáticas estresantes.

Sin embargo, esta interpretación aún debe ser considerada con cautela debido a que existen morfoespecies que habitan la región montañosa al norte, las cuales pueden cambiar el patrón de endemismo observado y cambiar los predictores asociados a ello.

Es importante considerar que, a pesar de las limitaciones relacionadas a las brechas de información de ocurrencias de las especies, en este estudio se logró conformar una comprensiva base de datos de las hormigas que habitan la PBC y muchas de estas especies son las más comunes de la región, por lo que fue posible evaluar su distribución a través de un amplio gradiente ambiental y los resultados obtenidos pueden representar los patrones de diversidad de hormigas en la península.

Sin embargo, se enfatiza la importancia de generar esfuerzos de muestreo en localidades poco representadas como lo son algunas serranías ubicadas en la región centro-sureste, suroeste y las regiones costeras de la PBC que contribuyan a tener un mejor entendimiento sobre los patrones de diversidad de hormigas y los factores ambientales asociados a su distribución.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aalbu, R. L., y Smith, A. D. (2020). A new genus with six new species of *Edrotini* (Coleoptera Tenebrionidae: Pimeliinae) from the Baja California Peninsula, Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist*, 96(3), 197-209.
- Andersen, A. N. (2022). *Diversity, Biogeography and Community Ecology of Ants*. SBN 978-3-0365-2786-4
- AntWeb. Versión 8.81 California Academy of Science, en <https://www.antweb.org>. Ingresó el 25 febrero 2022.
- AntWiki. <https://www.antwiki.org>. Ingresó el 25 febrero 2022.
- Arnan, X., Cerdá, X., y Retana, J. (2015). Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3, e1241.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143.
- Baselga, A., Lobo, J. M., Svenning, J. C., y Araujo, M. B. (2012). Global patterns in the shape of species geographical ranges reveal range determinants. *Journal of Biogeography*, 39(4), 760-771.
- Baselga, A., y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in ecology and evolution*, 3(5), 808-812.
- Battisti, C. (2014). Peninsular patterns in biological diversity: historical arrangement, methodological approaches and causal processes. *Journal of Natural History*, 48(43-44), 2701-2732.
- Boet, O., Arnan, X., y Retana, J. (2020). The role of environmental vs. biotic filtering in the structure of European ant communities: A matter of trait type and spatial scale. *PloS one*, 15(2), e0228625.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., y White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology y evolution*, 24(3), 127-135.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Dudgeon, D., Ferreira, V., Graça, M. A. S., Gessner, M. O., Boulton, A. J., Chauvet, E., Yule, C. M., Albariño, R. J., Ramírez, A., Helson, J. E., Callisto, M., Arunachalam, M., Chará, J., Figueroa, R., Mathooko, J. M., Gonçalves, J. F., Moretti, M. S., ... Barmuta, L. A. (2012). Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography*, 21(1/2), 134-141.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press, 1995
- Brown, J. L., Hill, D. J., Dolan, A. M., Carnaval, A. C., y Haywood, A. M. (2018). PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific data*, 5(1), 1-9.
- Brown, J. W. (2004). Preliminary assessment of Lepidoptera diversity on the Peninsula of Baja California, Mexico, with a list of documented species. *Folia entomologica Mexicana*, 43, 87-114.

- Brown, J. W., y Faulkner, D. K. (1997). A New Species of *Litoprosopus* (Lepidoptera: Noctuidae) from Baja California, Mexico. *Pan Pacific Entomologist*, 73(2), 122-126.
- Cab-Sulub, L. L. (2016). *Refugios pleistocénicos de roedores en la península de Baja California, México*. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California.
- Calcagno, V., y de Mazancourt, C. (2010). glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of statistical software*, 34(12), 1-29.
- CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., y Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology letters*, 20(3), 385-394.
- Carstensen, D. W., Sabatino, M., Trøjelsgaard, K., y Morellato, L. P. C. (2014). Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One*, 9(11).
- Cartron, J. L. E., Ceballos, G., y Felger, R. S. (2005). Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico. Oxford University Press.
- Castro, R., Mascarenhas, A., Martínez-Díaz-de-León, A., Durazo, R., y Gil-Silva, E. (2006). Spatial influence and oceanic thermal response to Santa Ana events along the Baja California peninsula. *Atmósfera*, 19(3), 195-211.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., y Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, 12(7), 693-715.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1), 45-67.
- Chao, A., y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547.
- Chick, L. D., Lessard, J. P., Dunn, R. R., y Sanders, N. J. (2020). The coupled influence of thermal physiology and biotic interactions on the distribution and density of ant species along an elevational gradient. *Diversity*, 12(12), 456.
- CONABIO (2021). *Catálogo de autoridades taxonómicas de especies de flora y fauna con distribución en México*. Base de datos SNIB-CONABIO, México.
- Córdova-Tapia, F., y Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78-87
- Couvreur, T. L., Kissling, W. D., Condamine, F. L., Svenning, J. C., Rowe, N. P., y Baker, W. J. (2015). Global diversification of a tropical plant growth form: environmental correlates and historical contingencies in climbing palms. *Frontiers in genetics*, 5, 452.
- Crisp, M. D., Laffan, S., Linder, H. P., y Monro, A. N. N. A. (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, 28(2), 183-198.
- Cuéllar-Martínez, M., y Sosa, V. (2016). Diversity patterns of monocotyledonous geophytes in Mexico. *Botanical Sciences*, 94(4), 687-699.

- da Costa-Milanez, C. B., Majer, J. D., Castro, P. D. T. A., y Ribeiro, S. P. (2017). Influence of soil granulometry on average body size in soil ant assemblages: implications for bioindication. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(2), 102-108.
- da Silva, F. R., Almeida-Neto, M., do Prado, V. H. M., Haddad, C. F. B., y de Cerqueira Rossa-Feres, D. (2012). Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 39(9), 1720-1732.
- Dalsgaard, B., Trøjelsgaard, K., Martín González, A. M., Nogués-Bravo, D., Ollerton, J., Petanidou, T., ... y Olesen, J. M. (2013). Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. *Ecography*, 36(12), 1331-1340.
- Dáttilo, W., Vásquez-Bolaños, M., Ahuatzin, D. A., Antoniazzi, R., Chávez-González, E., Corro, E., ... y MacGregor-Fors, I. (2020). Mexico ants: incidence and abundance along the Nearctic–Neotropical interface. *Ecology*, e02944
- Dáttilo, W., y Vasconcelos, H. L. (2019). Macroecological patterns and correlates of ant–tree interaction networks in Neotropical savannas. *Global Ecology and Biogeography*, 28(9), 1283-1294.
- Daru, B. H., Farooq, H., Antonelli, A., y Faurby, S. (2020). Endemism patterns are scale dependent. *Nature Communications*, 11(1), 1-11.
- Davidson, D. W. (1977). Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58(4), 711-724.
- Del Toro, I. (2013). Diversity of Eastern North American ant communities along environmental gradients. *Plos one*, 8(7), e67973.
- Delsinne, T., Roisin, Y., Herbauts, J., y Leponce, M. (2010). Ant diversity along a wide rainfall gradient in the Paraguayan dry Chaco. *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1149-1155.
- Diamond, S. E., Sorger, D. M., Hulcr, J., Pelini, S. L., Toro, I. D., Hirsch, C., ... y Dunn, R. R. (2012). Who likes it hot? A global analysis of the climatic, ecological, and evolutionary determinants of warming tolerance in ants. *Global Change Biology*, 18(2), 448-456.
- Doblas-Miranda, E., Sánchez-Piñero, F., y González-Megías, A. (2009). Different microhabitats affect soil macroinvertebrate assemblages in a Mediterranean arid ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 41(3), 329-335.
- Donahue, J. P. (1989). The Sphingidae (Lepidoptera) of Baja California, Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 43(3), 184-209.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... y Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46.
- Dröse, W., Podgaiski, L. R., Dias, C. F., y Mendonca Jr, M. D. S. (2019). Local and regional drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: A taxonomic and phylogenetic approach. *PloS one*, 14(4), e0215310.
- Due, A. D., y Polis, G. A. (1986). Trends in scorpion diversity along the Baja California peninsula. *The American Naturalist*, 128(4), 460-468.

- Dunn, R. R., Agosti, D., Andersen, A. N., Arnan, X., Bruhl, C. A., Cerdá, X., ... y Sanders, N. J. (2009). Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecology letters*, 12(4), 324-333.
- Economio, E. P., Huang, J. P., Fischer, G., Sarnat, E. M., Narula, N., Janda, M., ... y Knowles, L. L. (2019). Evolution of the latitudinal diversity gradient in the hyperdiverse ant genus *Pheidole*. *Global Ecology and Biogeography*, 28(4), 456-470.
- Economio, E. P., Narula, N., Friedman, N. R., Weiser, M. D., y Guénard, B. (2018). Macroecology and macroevolution of the latitudinal diversity gradient in ants. *Nature*
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61(1), 1-10.
- Falcon-Brindis, A. (2019). *Ecología de anidación de abejas y avispas solitarias en oasis de la península de Baja California: una aproximación experimental*. Tesis de doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California.
- Fehlberg, S. D., y Ranker, T. A. (2009). Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsular Deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(2), 326-335.
- Fernandez-Going, B. M., Harrison, S. P., Anacker, B. L., y Safford, H. D. (2013). Climate interacts with soil to produce beta diversity in Californian plant communities. *Ecology*, 94(9), 2007-2018.
- Fick, S.E. y Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37 (12): 4302-4315.
- Fine, P. V. (2015). Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 369-392.
- Fisher, B. L., y Cover, S. P. (2007). *Ants of North America: a guide to the genera*. University of California Press.
- Garcillán P.P., González C.A. y Ezcurra E. (2010). The Cartographers of Life: Two Centuries of Mapping the Natural History of Baja California. *Journal of the Southwest*, 52 (1): 1-40.
- Garcillán, P. P., Ezcurra, E., y Riemann, H. (2003). Distribution and species richness of woody dryland legumes in Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 475-486.
- Garcillán, P. P., y Ezcurra, E. (2003). Biogeographic regions and β -diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 859-868.
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P., y Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la sociedad botánica de México*, (87), 69-82.
- González-Trujillo, R., Correa-Ramírez, M. M., Ruiz-Sanchez, E., Salinas, E. M., Jiménez, M. L., y García-De León, F. J. (2016). Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) on the Baja California Peninsula. *Journal of Arachnology*, 367-379.
- Gotelli, N. J., y Entsminger, G. L. (2003). Swap algorithms in null model analysis. *Ecology*, 84(2), 532-535.

- Graham, M. R., Bryson Jr, R. W., y Riddle, B. R. (2014). Late Pleistocene to Holocene distributional stasis in scorpions along the Baja California peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(2), 450-461.
- Grismer, L. 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.
- Guariento, E., Strutzenberger, P., Truxa, C., y Fiedler, K. (2020). The trinity of ecological contrasts: a case study on rich insect assemblages by means of species, functional and phylogenetic diversity measures. *BMC ecology*, 20(1), 1-14.
- Guénard, B., Weiser, M. D., Gomez, K., Narula, N., y Economo, E. P. (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.
- Guilherme, D. R., Pequeno, P. A. C. L., Baccaro, F. B., Franklin, E., dos Santos Neto, C. R., y Souza, J. L. P. (2022). Direct and indirect effects of geographic and environmental factors on ant beta diversity across Amazon basin. *Oecologia*, 198(1), 193-203.
- Harrington, S. M., Hollingsworth, B. D., Higham, T. E., y Reeder, T. W. (2018). Pleistocene climatic fluctuations drive isolation and secondary contact in the red diamond rattlesnake (*Crotalus ruber*) in Baja California. *Journal of Biogeography*, 45(1), 64-75.
- Hawkins, B. A., Rueda, M., Rangel, T. F., Field, R., y Diniz-Filho, J. A. F. (2014). Community phylogenetics at the biogeographical scale: cold tolerance, niche conservatism and the structure of North American forests. *Journal of biogeography*, 41(1), 23-38.
- Hawkins, B. A., y DeVries, P. J. (2009). Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography*, 36(9), 1698-1711.
- Heino, J., Alahuhta, J., y Fattorini, S. (2019). Macroecology of ground beetles: Species richness, range size and body size show different geographical patterns across a climatically heterogeneous area. *Journal of Biogeography*, 46(11), 2548-2557.
- Hernández, R. R., y Knudsen, K. (2012). Late-successional biological soil crusts in a biodiversity hotspot: an example of congruency in species richness. *Biodiversity and Conservation*, 21(4), 1015-1031.
- Hijmans, R. J., Van Etten, J., Cheng, J., Mattiuzzi, M., Sumner, M., Greenberg, J. A., ... y Hijmans, M. R. J. (2015). Package 'raster'. *R package*, 734.
- Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192-211.
- Holmgren, C. A., Betancourt, J. L., y Rylander, K. A. (2011). Vegetation history along the eastern, desert escarpment of the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Quaternary Research*, 75(3), 647-657.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.

- Iknayan, K. J., Tingley, M. W., Furnas, B. J., y Beissinger, S. R. (2014). Detecting diversity: emerging methods to estimate species diversity. *Trends in ecology y evolution*, 29(2), 97-106.
- INEGI-CONABIO-INE. (2007). Ecorregiones terrestres de México, 2007, escala 1: 1000000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad- Instituto Nacional de Ecología. México.
- INEGI. (2014). *Conjunto de Datos Vectorial Edafológico, Escala 1:250,000 Serie II (Continuo Nacional)*. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI. (2016). *Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Cubierta Vegetal y Uso Agrícola, Escala 1:250,000 Serie VI*. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI. (2017a). *Anuario Estadístico y Geográfico de Baja California Sur 2017*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- INEGI. (2017b). *Anuario Estadístico y Geográfico de Baja California 2017*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Itescu, Y., Foufopoulos, J., Pafilis, P., y Meiri, S. (2020). The diverse nature of island isolation and its effect on land bridge insular faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 29(2), 262-280.
- Jacoby, W. G. (2000). Loess: a nonparametric, graphical tool for depicting relationships between variables. *Electoral studies*, 19(4), 577-613.
- Jácome-Flores, M. E., Blazquez, M. C., Sosa, V. J., y Maya, Y. (2015). Type of soil and temperature range explain the preferred habitat and current distribution of the endemic lizard *Aspidoscelis hyperythra* in southern Baja California peninsula. *Journal of Arid Environments*, 113, 126-133.
- Jankowski, J. E., Ciecka, A. L., Meyer, N. Y., y Rabenold, K. N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal ecology*, 78(2), 315-327.
- Jenkins, C. N., Sanders, N. J., Andersen, A. N., Arnan, X., Brühl, C. A., Cerda, X., ... y Dunn, R. R. (2011). Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions*, 17(4), 652-662.
- Johnson, R. A. (2000). Seed-harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) of North America: an overview of ecology and biogeography. *Sociobiology*, 36(1), 89-122.
- Johnson, R. A., y Ward, P. S. (2002). Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *Journal of Biogeography*, 29(8), 1009-1026.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375
- Kaspari, M., Alonso, L., y O'Donnell, S. (2000). Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1442), 485-489.

- Kaspari, M., Yuan, M. y L. Alonso. 2003. Spatial Grain and the Causes of Regional Diversity Gradients in Ants. *The American Naturalist*, 161(3): 459-477.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... y Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*. 26(11), 1463-1464.
- Kembel, S. W., y Hubbell, S. P. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87(sp7), S86-S99.
- Kreft, H., y Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37(11), 2029-2053.
- Lattke, J. E. (2003). Biogeografía de las hormigas neotropicales. En: Fernández, F. (ed), Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia.
- León de la Luz, J. L., Medel Narváez, A., y Domínguez Cadena, R. (2017). A new species of *Bursera* (Burseraceae) from the East Cape Region in Baja California Sur, Mexico. *Acta botánica mexicana*, (118), 97-103.
- Liu, C., Dudley, C. L., Xu, Z-H. y E. P. Economo. 2017 Mountain metacomunities: climate and spatial connectivity shape ant diversity in a complex landscape. *Ecography*, 40, 1-11.
- Lobo, J. M. y Martín-Piera, F. (2002). Searching for a predictive model for Iberian dung beetle species richness based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16, 158-173.
- Loboda, S., y Buddle, C. M. (2018). Small to large-scale patterns of ground-dwelling spider (Araneae) diversity across northern Canada. *Facets*, 3(1), 880-895.
- Longino, J. T., Branstetter, M. G., y Ward, P. S. (2019). Ant diversity patterns across tropical elevation gradients: effects of sampling method and subcommunity. *Ecosphere*, 10(8), e02798.
- Luna-Vega, I., Espinosa, D., Rivas, G., y Contreras-Medina, R. (2013). Geographical patterns and determinants of species richness in Mexico across selected families of vascular plants: implications for conservation. *Systematics and Biodiversity*, 11(2), 237-256.
- Mackay, W. y Mackay, E. (2000). Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). Universidad de Texas, 37 pp.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. (2019) Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 3.61. <http://mesquiteproject.org>
- Marquet, P. A. (2009). Macroecological perspectives on communities and ecosystems. En S. A. Levin (Ed.), *The Princeton guide to ecology* (pp. 386–394). Princeton: Princeton University Press.
- Marsh A. C. (1986). Checklist, biological notes and distribution of ants in the central Namib Desert. *Madoqua*, 14, 333-344.
- Martín, J., García-Barros, E., Gurrea, P., Luciañez, M. J., Munguira, M. L., Sanz, M. J., y Simón, J. C. (2000). High endemism areas in the Iberian Peninsula. *Belgian Journal of Entomology*, 2, 47-57.

- Martín-González, A. M., Dalsgaard, B., Nogués-Bravo, D., Graham, C. H., Schleuning, M., Maruyama, P. K., ... y Martínez, N. D. (2015). The macroecology of phylogenetically structured hummingbird–plant networks. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1212-1224.
- Massante, J. C., Götzenberger, L., Takkis, K., Hallikma, T., Kaasik, A., Laanisto, L., ... y Gerhold, P. (2019). Contrasting latitudinal patterns in phylogenetic diversity between woody and herbaceous communities. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Massante, J. C., Köbel, M., Pinho, P., Gerhold, P., Branquinho, C., y Nunes, A. (2021). Phylogenetic structure of understorey annual and perennial plant species reveals opposing responses to aridity in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Science of The Total Environment*, 761, 144018.
- Maurer, B. A., y Brown, J. H. (1989, January). Distributional consequences of spatial variation in local demographic processes. In *Annales Zoologici Fennici*, (pp. 121-131)
- Maya-Morales, J. y Jiménez, M. L. (2013) Rothilena (Araneae: Agelenidae) a new genus of funnel-web spiders endemic to the Baja California Peninsula, Mexico. *Zootaxa*, 3718 (5), 441-466.
- Meiri, S. (2017). Oceanic island biogeography: Nomothetic science of the anecdotal. *Frontiers in Biogeography*, 9, e32081.
- Mittelbach, G. G., y McGill, B. J. (2019). Community ecology. Oxford University Press.
- Moreau, C. S. y Bell, C. D. 2013. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. *Evolution*, 67:2240-2257
- Morrone, J.J. (2019). Biogeographic regionalization and biotic evolution of Mexico: Biodiversity's crossroads of the New World. *Rev. Mex. Biodivers*, 90, e902980
- Morton, S. R., y Davidson, D. W. (1988). Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs*, 58(1), 19-38.
- Moura, M. R., Argôlo, A. J., y Costa, H. C. (2017). Historical and contemporary correlates of snake biogeographical subregions in the Atlantic Forest hotspot. *Journal of Biogeography*, 44(3), 640-650.
- Myers, J. A., Chase, J. M., Jiménez, I., Jørgensen, P. M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., y Seidel, R. (2013). Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology letters*, 16(2), 151-157.
- Naeem, S., Prager, C., Weeks, B., Varga, A., Flynn, D. F., Griffin, K., ... y Schuster, W. (2016). Biodiversity as a multidimensional construct: a review, framework and case study of herbivory's impact on plant biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20153005.
- Nason, J. D., Hamrick, J. L., y Fleming, T. H. (2002). Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution*, 56(11), 2214-2226.

- Novotny, V. (2009). Beta diversity of plant–insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity*, 2(1), 5-9.
- Nowrouzi, S., Bush, A., Harwood, T., Staunton, K. M., Robson, S. K., y Andersen, A. N. (2019). Incorporating habitat suitability into community projections: Ant responses to climate change in the Australian Wet Tropics. *Diversity and Distributions*, 25(8), 1273-1288.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’hara, R. B., ... y Oksanen, M. J. (2013). Package ‘vegan’. Community ecology package, version, 2(9), 1-295.
- Olivier, P. I., Rolo, V., y Van Aarde, R. J. (2017). Pattern or process? Evaluating the peninsula effect as a determinant of species richness in coastal dune forests. *Plos one*, 12(4), e0173694.
- Ortega-Rubio, A., Lagunas-Vásquez, M., y Beltrán-Morales, L. F. (2012). Evaluación biológica y ecológica de la Reserva de la Biosfera Sierra La Laguna, Baja California Sur: avances y retos. La Paz, BCS: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, 422.
- Paknia, O., y Pfeiffer, M. (2011). Hierarchical partitioning of ant diversity: implications for conservation of biogeographical diversity in arid and semi-arid areas. *Diversity and Distributions*, 17(1), 122-131.
- Paradis, E., y Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526-528.
- Peixoto, F. P., Villalobos, F., Melo, A. S., Diniz-Filho, J. A. F., Loyola, R., Rangel, T. F., y Cianciaruso, M. V. (2017). Geographical patterns of phylogenetic beta-diversity components in terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography*, 26(5), 573-583.
- Pérez-Toledo, G. R., Valenzuela-González, J. E., Moreno, C. E., Villalobos, F., y Silva, R. R. (2021 a). Patterns and drivers of leaf-litter ant diversity along a tropical elevational gradient in Mexico. *Journal of Biogeography*, 48(10), 2512-2523.
- Pérez-Toledo, G. R., Villalobos, F., Silva, R. R., Moreno, C. E., Pie, M., y Valenzuela-González, J. E. (2021b). Phylogenetic α -and β -Diversities Jointly Reveal Leaf-Litter Ant Community Assembly Mechanisms Along a Tropical Elevational Gradient. *Scientific reports*, 12(1), 1-13.
- Pérez-Toledo, G. R., Villalobos, F., Silva, R. R., Moreno, C. E., Pie, M. R., y Valenzuela-González, J. E. (2022). Alpha and beta phylogenetic diversities jointly reveal ant community assembly mechanisms along a tropical elevational gradient. *Scientific reports*, 12(1), 1-13.
- Pfeiffer, M., Chimedregzen, L., y Ulykpan, K. (2003). Community organization and species richness of ants (Hymenoptera/Formicidae) in Mongolia along an ecological gradient from steppe to Gobi desert. *Journal of Biogeography*, 30(12), 1921-1935.
- Pie, M. R. (2016). The macroevolution of climatic niches and its role in ant diversification. *Ecological Entomology*, 41(3), 301-307.
- Pinkert, S., Dijkstra, K. D. B., Zeuss, D., Reudenbach, C., Brandl, R., y Hof, C. (2018). Evolutionary processes, dispersal limitation and climatic history shape current diversity patterns of European dragonflies. *Ecography*, 41(5), 795-804.

- Piñero, F. S., Tinaut, A., Aguirre-Segura, A., Miñano, J., Lencina, J. L., Ortiz-Sánchez, F. J., y Pérez-López, F. J. (2011). Terrestrial arthropod fauna of arid areas of SE Spain: Diversity, biogeography, and conservation. *Journal of Arid Environments*, 75(12), 1321-1332.
- Poisot, T., Guéveaux-Julien, C., Fortin, M. J., Gravel, D., y Legendre, P. (2017). Hosts, parasites and their interactions respond to different climatic variables. *Global ecology and biogeography*, 26(8), 942-951.
- Poisot, T., Stouffer, D. B., y Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124(3), 243-251.
- Pryke, J. S., y Samways, M. J. (2009). Recovery of invertebrate diversity in a rehabilitated city landscape mosaic in the heart of a biodiversity hotspot. *Landscape and Urban Planning*, 93(1), 54-62.
- QGIS.org. (2022). QGIS 3.22.1. Geographic Information System . QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team, 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ramirez-Acosta, J., Castellanos, A., Arnaud, G., Breceda, A., y Rojas-Soto, O. (2012). Conservation of endemic terrestrial vertebrates in the protected areas of the Baja California Peninsula, Mexico. *Natural Areas Journal*, 32(1), 15-30.
- Ramos, C. S., Isabel Bellocq, M., Paris, C. I., y Filloy, J. (2018). Environmental drivers of ant species richness and composition across the Argentine Pampas grassland. *Austral Ecology*, 43(4), 424-434.
- Rebman, J., Roberts N., y Ezcurra E. (2012). "Baja California." Plant field guide. San Diego Natural History Museum, San Diego.
- Rhode, D. (2002). Early Holocene juniper woodland and chaparral taxa in the central Baja California peninsula, Mexico. *Quaternary Research*, 57(1), 102-108.
- Riddle, B. R., Hafner, D. J., Alexander, L. F., y Jaeger, J. R. (2000). Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26), 14438-14443.
- 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.
- Riemann, H., y Ezcurra, E. (2007). Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 18(3), 327-336.
- Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2006. Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica* 29:316-323.
- Rodríguez, P., Villalobos, F., Sánchez-Barradas, A., y Correa-Cano, M. E. (2017). La macroecología en México: historia, avances y perspectivas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88, 52-64.

- Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 514-527.
- Rowan, J., Beaudrot, L., Franklin, J., Reed, K. E., Smail, I. E., Zamora, A., y Kamilar, J. M. (2020). Geographically divergent evolutionary and ecological legacies shape mammal biodiversity in the global tropics and subtropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(3), 1559-1565.
- Ruddiman WF. 2014. *Earth's Climate: Past and Future*. New York: Freeman
- Scherson, R. A., T. Fuentes-Castillo, R. Urbina-Casanova, and P. Plissock. 2018. Phylogeny-based measures of biodiversity when data is scarce: examples with the vascular flora of Chile and California. In R. A. Scherson and D. P. Faith [eds.], *Phylogenetic diversity: applications and challenges in biodiversity science*, 131–144. Springer, Cham, Switzerland
- Schleuning, M., Ingmann, L., Strauss, R., Fritz, S. A., Dalsgaard, B. O., Matthias Dehling, D., ... y Dormann, C. F. (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology letters*, 17(4), 454-463.
- Segev, U. (2010). Regional patterns of ant-species richness in an arid region: The importance of climate and biogeography. *Journal of Arid Environments*, 74(6), 646-652.
- Simões-Gomes, F. C., Cardoso, D. C., y Cristiano, M. P. (2017). Geographical distribution patterns and niche modeling of the iconic leafcutter ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Science*, 17(2).
- Simpson, G. G. (1964). Species density of North American recent mammals. *Systematic zoology*, 13(2), 57-73.
- Stein, A., Gerstner, K., y Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, 17(7), 866-880.
- Svenning, J. C., Eiserhardt, W. L., Normand, S., Ordonez, A., y Sandel, B. (2015). The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 551-572.
- Stevens, R. D., y Gavilanez, M. M. (2015). Dimensionality of community structure: phylogenetic, morphological and functional perspectives along biodiversity and environmental gradients. *Ecography*, 38(9), 861-875.
- Swanson, F. J. (1980). Geomorphology and Ecosystems. *Forests: Fresh Perspectives from Ecosystem Analysis*, 159.
- Szewczyk, T., y McCain, C. M. (2016). A systematic review of global drivers of ant elevational diversity. *PloS one*, 11(5), e0155404.
- Taylor, R. J., y Regal, P. J. (1978). The peninsular effect on species diversity and the biogeography of Baja California. *The American Naturalist*, 112(985), 583-593.
- Thornhill, A. H., Baldwin, B. G., Freyman, W. A., Nosratinia, S., Kling, M. M., Morueta-Holme, N., ... y Mishler, B. D. (2017). Spatial phylogenetics of the native California flora. *BMC biology*, 15(1), 1-18.
- Trøjelsgaard, K., y Olesen, J. M. (2013). Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 149-162.

- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685.
- Tuanmu, M. N., y Jetz, W. (2015). A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1329-1339.
- Valdivia-Carrillo, T., García-De León, F. J., Blázquez, M. C., Gutiérrez-Flores, C., y González Zamorano, P. (2017). Phylogeography and ecological niche modeling of the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird y Girard 1852) in the Baja California Peninsula. *Journal of Heredity*, 108(6), 640-649.
- Vanderplank, S. (2013). Correlates of Plant Biodiversity in Mediterranean Baja California, Mexico. University of California, Riverside.
- Varela Hernández, F., y Jones, R. (2013). Patrones biogeográficos de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la península de Baja California y Sonora, México, mediante el uso de PAE. *Dugesiana*, 20(2), 111-119.
- Vasconcelos, H. L., Vilhena, J. M., Facure, K. G., y Albernaz, A. L. (2010). Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography*, 37(3), 432-440.
- Wehncke, E. V., Rebman, J., López-Medellín, X., y Ezcurra, E. (2012). Sierra de la Libertad: A major transition between two desert regions in Baja California, Mexico. *Botanical Sciences*, 90(3), 239-261.
- Whittaker, R. J., & Fernández-Palacios, J. M. (2007). Island biogeography: ecology, evolution, and conservation. Oxford University Press.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., y Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 273-309.
- Willig, M. R., y Presley, S. J. (2013). Latitudinal gradients of biodiversity. Levin SA. *Encyclopedia of Biodiversity*, 2, 612-626.
- Wilson, J. S., y Pitts, J. P. (2012). Identifying Pleistocene refugia in North American cold deserts using phylogeographic analyses and ecological niche modelling. *Diversity and Distributions*, 18(11), 1139-1152.
- www.soilgrid.org (2017). <https://soilgrids.org>. Ingresó 15 agosto 2021

ANEXOS

Anexo 1. Inventario de especies.

Tabla 1. Inventario taxonómico de hormigas en la península de Baja California. Colecta (18-19): registros de hormigas colectados del trabajo de campo en 2018 y 2019, SNIB: registros de hormigas encontrados en el Sistema Nacional de Información la Biodiversidad de la CONABIO, Dáttilo: registros de hormigas encontrados en el trabajo de Dáttilo y colaboradores (2020), GABI: registros de hormigas descargadas de *Global Ant Biodiversity Informatics* (Guénard et al., 2017).

| Subfamilia | Genero | Especie | Colecta (18-19) | SNIB | Dattilo | GABI |
|-------------------------------|-----------------------|---------------------------------|-----------------|------|---------|------|
| Dolichoderinae | <i>Dorymyrmex</i> | <i>Dorymyrmex bicolor</i> | 11 | 16 | 28 | 7 |
| | | <i>Dorymyrmex flavopectus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | | <i>Dorymyrmex flavus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Dorymyrmex insanus</i> | 11 | 0 | 19 | 12 |
| | | <i>Dorymyrmex lipan</i> | 3 | 0 | 1 | 0 |
| | | <i>Dorymyrmex</i> sp1 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Dorymyrmex</i> sp2 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Dorymyrmex</i> sp3 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Dorymyrmex</i> sp4 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Forelius</i> | <i>Forelius mccookii</i> | 19 | 2 | 21 | 5 |
| | | <i>Forelius pruinosus</i> | 36 | 6 | 35 | 13 |
| | <i>Linepithema</i> | <i>Linepithema dispertitum</i> | 0 | 2 | 0 | 0 |
| | | <i>Linepithema humile</i> | 5 | 5 | 2 | 0 |
| | <i>Liometopum</i> | <i>Liometopum apiculatum</i> | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | | <i>Liometopum luctuosum</i> | 1 | 2 | 6 | 3 |
| | | <i>Liometopum occidentale</i> | 3 | 5 | 19 | 4 |
| | <i>Tapinoma</i> | <i>Tapinoma melanocephalum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | <i>Tapinoma sessile</i> | 5 | 3 | 10 | 7 |
| Dorylinae | <i>Acanthostichus</i> | <i>Acanthostichus davisii</i> | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | <i>Neivamyrmex</i> | <i>Neivamyrmex californicus</i> | 0 | 2 | 1 | 2 |
| | | <i>Neivamyrmex leonardi</i> | 0 | 0 | 6 | 0 |
| | | <i>Neivamyrmex minor</i> | 0 | 0 | 26 | 0 |
| | | <i>Neivamyrmex nigrescens</i> | 2 | 2 | 17 | 5 |
| | | <i>Neivamyrmex nyensis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 |
| | | <i>Neivamyrmex opacithorax</i> | 0 | 0 | 2 | 1 |
| <i>Neivamyrmex swainsonii</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | | |
| Formicinae | <i>Anoplolepis</i> | <i>Anoplolepis gracilipes</i> | 0 | 1 | 3 | 0 |
| | <i>Brachymyrmex</i> | <i>Brachymyrmex depilis</i> | 0 | 2 | 2 | 1 |
| | <i>Camponotus</i> | <i>Camponotus absquatulator</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | <i>Camponotus acutirostris</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | <i>Camponotus anthrax</i> | 0 | 0 | 6 | 3 |
| | | <i>Camponotus clarithorax</i> | 0 | 7 | 14 | 1 |
| <i>Camponotus dumetorum</i> | 0 | 1 | 5 | 5 | | |

| | | | | | |
|------------------------|------------------------------------|----------------------------|---|----|----|
| | <i>Camponotus essigi</i> | 0 | 2 | 9 | 0 |
| | <i>Camponotus festinatus</i> | 2 | 2 | 71 | 2 |
| | <i>Camponotus fragilis</i> | 11 | 2 | 0 | 25 |
| | <i>Camponotus hyatti</i> | 1 | 2 | 2 | 2 |
| | <i>Camponotus keiferi</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus laevigatus</i> | 0 | 4 | 4 | 2 |
| | <i>Camponotus laevissimus</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus mina</i> | 23 | 3 | 69 | 4 |
| | <i>Camponotus ocreatus</i> | 6 | 4 | 37 | 6 |
| | <i>Camponotus sansabeanus</i> | 0 | 1 | 4 | 1 |
| | <i>Camponotus sayi</i> | 1 | 0 | 3 | 0 |
| | <i>Camponotus semitestaceus</i> | 0 | 5 | 8 | 0 |
| | <i>Camponotus sp2</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus sp4</i> | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus sp6</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus sp7</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus sp8</i> | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus sp9</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus sp10</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Camponotus vicinus</i> | 0 | 5 | 6 | 0 |
| | <i>Camponotus yogi</i> | 0 | 0 | 3 | 0 |
| <i>Colobopsis</i> | <i>Colobopsis papago</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Formica</i> | <i>Formica argentea</i> | 3 | 1 | 3 | 3 |
| | <i>Formica francoeuri</i> | 0 | 2 | 11 | 7 |
| | <i>Formica gnava</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | <i>Formica integroides</i> | 2 | 1 | 7 | 4 |
| | <i>Formica lasioides</i> | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | <i>Formica moki</i> | 0 | 0 | 8 | 5 |
| | <i>Formica perpilosa</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | <i>Formica sp2</i> | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Formica sp3</i> | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Formica sp5</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Formica sp6</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Formica subpolita</i> | 6 | 1 | 6 | 3 |
| | <i>Formica xerophila</i> | 3 | 2 | 0 | 0 |
| | <i>Lasius</i> | <i>Lasius californicus</i> | 0 | 0 | 5 |
| <i>Lasius neoniger</i> | | 0 | 2 | 0 | 0 |
| <i>Lasius sp1</i> | | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Lasius sp2</i> | | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Myrmecocystus</i> | <i>Myrmecocystus cf tenuinodis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Myrmecocystus creightoni</i> | 0 | 0 | 2 | 1 |
| | <i>Myrmecocystus flaviceps</i> | 6 | 3 | 25 | 3 |
| | <i>Myrmecocystus intonsus</i> | 0 | 0 | 6 | 2 |
| | <i>Myrmecocystus kennedyi</i> | 7 | 1 | 8 | 11 |
| | <i>Myrmecocystus melliger</i> | 3 | 1 | 1 | 0 |
| | <i>Myrmecocystus mendax</i> | 0 | 0 | 2 | 0 |

| | | | | | | |
|---------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|----|----|----|----|
| | | <i>Myrmecocystus mexicanus</i> | 4 | 1 | 6 | 4 |
| | | <i>Myrmecocystus mimicus</i> | 0 | 2 | 23 | 13 |
| | | <i>Myrmecocystus navajo</i> | 0 | 2 | 6 | 3 |
| | | <i>Myrmecocystus perimeces</i> | 0 | 1 | 3 | 2 |
| | | <i>Myrmecocystus semirufus</i> | 8 | 2 | 6 | 2 |
| | | <i>Myrmecocystus</i> sp3 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Myrmecocystus</i> sp4 | 12 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Myrmecocystus</i> sp7 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Myrmecocystus</i> sp8 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Myrmecocystus testaceus</i> | 0 | 2 | 5 | 1 |
| | | <i>Myrmecocystus wheeleri</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Myrmecocystus yuma</i> | 1 | 1 | 7 | 4 |
| | <i>Nylanderia</i> | <i>Nylanderia bruesii</i> | 1 | 0 | 7 | 1 |
| | | <i>Nylanderia hystrix</i> | 4 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Nylanderia nodifera</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Nylanderia</i> sp3 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Paratrechina</i> | <i>Paratrechina longicornis</i> | 6 | 6 | 10 | 0 |
| | <i>Polyergus</i> | <i>Polyergus vinosus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | <i>Prenolepis</i> | <i>Prenolepis imparis</i> | 1 | 2 | 2 | 0 |
| Myrmicinae | <i>Acromyrmex</i> | <i>Acromyrmex versicolor</i> | 3 | 5 | 22 | 4 |
| | <i>Aphaenogaster</i> | <i>Aphaenogaster boulderensis</i> | 2 | 0 | 2 | 0 |
| | | <i>Aphaenogaster megommata</i> | 2 | 4 | 26 | 2 |
| | | <i>Aphaenogaster mutica</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | <i>Aphaenogaster patruelis</i> | 0 | 2 | 3 | 0 |
| | <i>Cardiocondyla</i> | <i>Cardiocondyla mauritanica</i> | 1 | 0 | 1 | 0 |
| | | <i>Cardiocondyla obscurior</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Crematogaster</i> | <i>Crematogaster cerasi</i> | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | | <i>Crematogaster coarctata</i> | 13 | 4 | 76 | 7 |
| | | <i>Crematogaster crinosa</i> | 7 | 0 | 1 | 1 |
| | | <i>Crematogaster depilis</i> | 10 | 3 | 25 | 7 |
| | | <i>Crematogaster emeryana</i> | 0 | 0 | 6 | 2 |
| | | <i>Crematogaster laeviuscula</i> | 0 | 0 | 5 | 1 |
| | | <i>Crematogaster lineolata</i> | 6 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Crematogaster</i> sp8 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Crematogaster</i> sp10 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Crematogaster</i> sp11 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Crematogaster torosa</i> | 0 | 10 | 22 | 5 |
| | <i>Crematogaster vermiculata</i> | 6 | 1 | 5 | 1 | |
| | <i>Cyphomyrmex</i> | <i>Cyphomyrmex wheeleri</i> | 2 | 0 | 5 | 0 |
| | <i>Monomorium</i> | <i>Monomorium cyaneum</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | <i>Monomorium ergatogyna</i> | 8 | 0 | 13 | 4 |
| | | <i>Monomorium floricola</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Monomorium minimum</i> | | 7 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Monomorium viridum</i> | | 0 | 1 | 1 | 0 | |
| <i>Myrmica</i> | <i>Myrmica tahoensis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | |
| <i>Pheidole</i> | <i>Pheidole bajaensis</i> | 6 | 2 | 0 | 1 | |

| | | | | | |
|-----------------------------|----------------------------------|------------------------------|----|----|----|
| | <i>Pheidole barbata</i> | 0 | 1 | 3 | 1 |
| | <i>Pheidole californica</i> | 0 | 4 | 6 | 3 |
| | <i>Pheidole cerebrosior</i> | 0 | 2 | 2 | 1 |
| | <i>Pheidole clementensis</i> | 0 | 1 | 1 | 4 |
| | <i>Pheidole clydei</i> | 0 | 2 | 3 | 2 |
| | <i>Pheidole granulata</i> | 1 | 1 | 12 | 2 |
| | <i>Pheidole hirtula</i> | 9 | 0 | 0 | 1 |
| | <i>Pheidole hyatti</i> | 0 | 6 | 32 | 12 |
| | <i>Pheidole macrops</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | <i>Pheidole pilifera</i> | 0 | 2 | 2 | 0 |
| | <i>Pheidole psammophila</i> | 0 | 1 | 2 | 3 |
| | <i>Pheidole sciophila</i> | 16 | 2 | 6 | 1 |
| | <i>Pheidole sp3</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp4</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp5</i> | 7 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp6</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp7</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp8</i> | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp11</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp12</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp13</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp14</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole sp16</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pheidole vistana</i> | 24 | 7 | 49 | 19 |
| | <i>Pheidole xerophila</i> | 0 | 10 | 16 | 15 |
| | <i>Pheidole yaqui</i> | 2 | 8 | 22 | 16 |
| <i>Pogonomyrmex</i> | <i>Pogonomyrmex californicus</i> | 10 | 14 | 98 | 39 |
| | <i>Pogonomyrmex desertorum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | <i>Pogonomyrmex hoelldobleri</i> | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | <i>Pogonomyrmex imberbiculus</i> | 0 | 1 | 2 | 1 |
| | <i>Pogonomyrmex laevinodis</i> | 7 | 1 | 17 | 8 |
| | <i>Pogonomyrmex magnacanthus</i> | 0 | 0 | 4 | 2 |
| | <i>Pogonomyrmex maricopa</i> | 16 | 1 | 2 | 0 |
| | <i>Pogonomyrmex montanus</i> | 0 | 0 | 4 | 1 |
| | <i>Pogonomyrmex rugosus</i> | 5 | 3 | 18 | 11 |
| | <i>Pogonomyrmex snellingi</i> | 0 | 1 | 2 | 4 |
| | <i>Pogonomyrmex sp5</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Pogonomyrmex subnitidus</i> | 0 | 0 | 3 | 1 |
| | <i>Pogonomyrmex tenuispinus</i> | 20 | 8 | 39 | 25 |
| | <i>Solenopsis</i> | <i>Solenopsis amblychila</i> | 1 | 0 | 2 |
| <i>Solenopsis aurea</i> | | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Solenopsis conjurata</i> | | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Solenopsis geminata</i> | | 2 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Solenopsis molesta</i> | | 0 | 0 | 14 | 8 |
| <i>Solenopsis xyloni</i> | | 43 | 7 | 88 | 20 |
| <i>Stenamma</i> | <i>Stenamma californicum</i> | 0 | 1 | 1 | 0 |

| | | | | | | |
|------------------|-----------------------------|------------------------------------|-----------------------------|----|----|----|
| | | <i>Stenammas diecki</i> | 0 | 0 | 4 | 0 |
| | | <i>Stenammas lagunum</i> | 0 | 6 | 0 | 0 |
| | <i>Temnothorax</i> | <i>Temnothorax andrei</i> | 1 | 2 | 9 | 3 |
| | | <i>Temnothorax gallae</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Temnothorax morongo</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Temnothorax nevadensis</i> | 0 | 0 | 4 | 2 |
| | | <i>Temnothorax nitens</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | <i>Temnothorax obliquicanthus</i> | 0 | 2 | 3 | 1 |
| | | <i>Temnothorax rugatulus</i> | 3 | 0 | 2 | 2 |
| | | <i>Temnothorax silvestrii</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | <i>Temnothorax sp1</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Temnothorax sp2</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Temnothorax sp3</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Temnothorax sp4</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Temnothorax whitfordi</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | <i>Tetramorium</i> | <i>Tetramorium hispidum</i> | 2 | 2 | 0 |
| | <i>Tetramorium sp1</i> | | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | <i>Tetramorium spinosum</i> | | 3 | 0 | 46 | 10 |
| | <i>Trachymyrmex</i> | <i>Trachymyrmex arizonensis</i> | 3 | 0 | 5 | 0 |
| | <i>Veromessor</i> | <i>Veromessor andrei</i> | 0 | 2 | 2 | 1 |
| | | <i>Veromessor julianus</i> | 7 | 17 | 90 | 49 |
| | | <i>Veromessor julianus clarior</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | <i>Veromessor pergandei</i> | 10 | 9 | 40 | 23 |
| | | <i>Veromessor stoddardi</i> | 0 | 6 | 12 | 3 |
| | <i>Wasmannia</i> | <i>Wasmannia auropunctata</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Ponerinae | <i>Hypoponera</i> | <i>Hypoponera opaciceps</i> | 0 | 0 | 8 | 0 |
| | | <i>Hypoponera opacior</i> | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Hypoponera punctatissima</i> | 0 | 1 | 3 | 0 |
| | <i>Leptogenys</i> | <i>Leptogenys peninsularis</i> | 1 | 2 | 11 | 3 |
| | <i>Odontomachus</i> | <i>Odontomachus clarus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Pseudomyrmecinae | <i>Pseudomyrmex</i> | <i>Pseudomyrmex apache</i> | 5 | 7 | 13 | 1 |
| | | <i>Pseudomyrmex pallidus</i> | 0 | 1 | 6 | 1 |
| | | <i>Pseudomyrmex simplex</i> | 0 | 0 | 1 | 0 |

Anexo 2. Rango de distribución de las hormigas encontradas en la PBC.

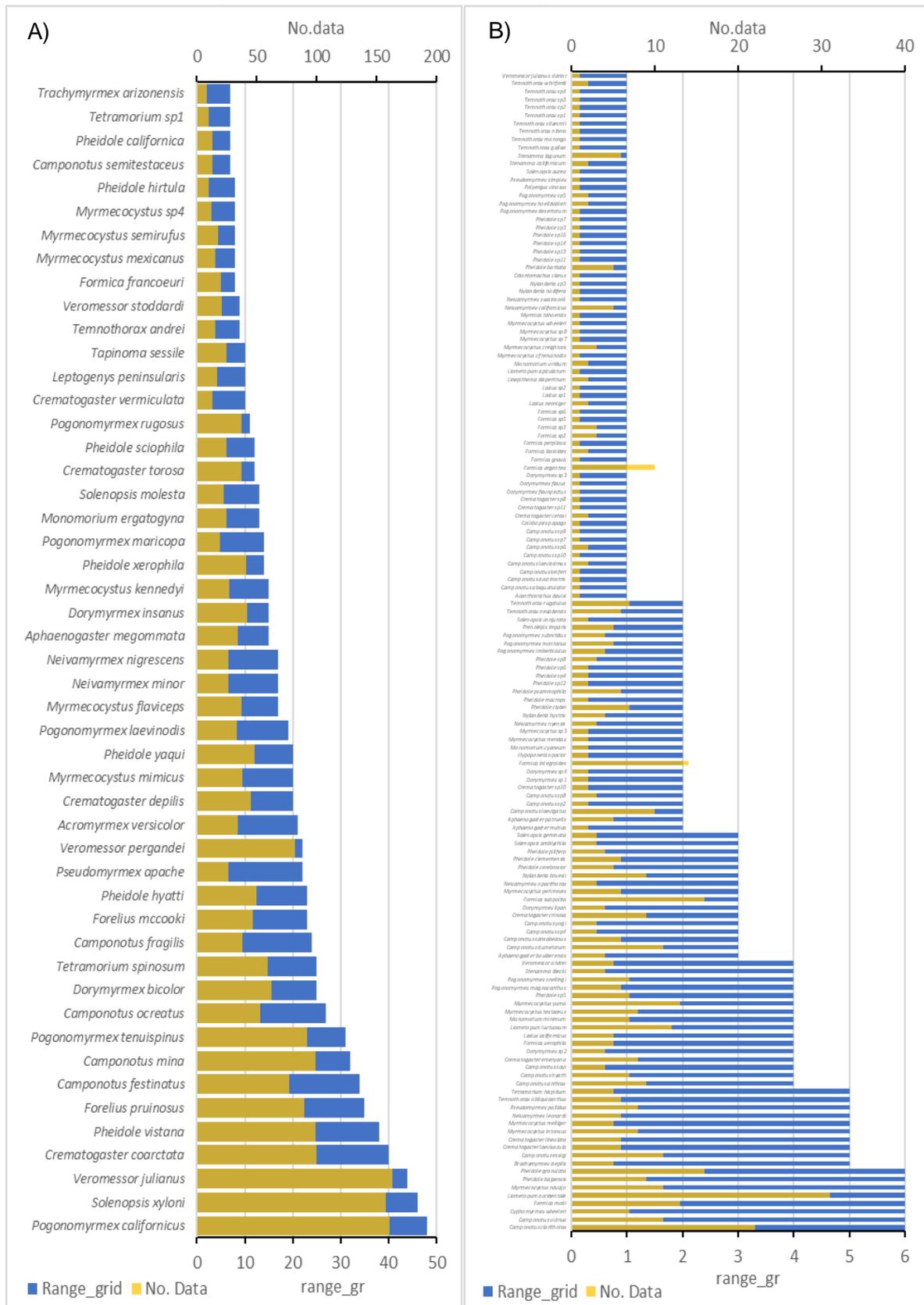


Figura 1. Todas las hormigas localizadas en la PBC. A) Rango de distribución por celdas para hormigas en la PBC mayor al promedio, B) Rango de distribución de hormigas menor al promedio.

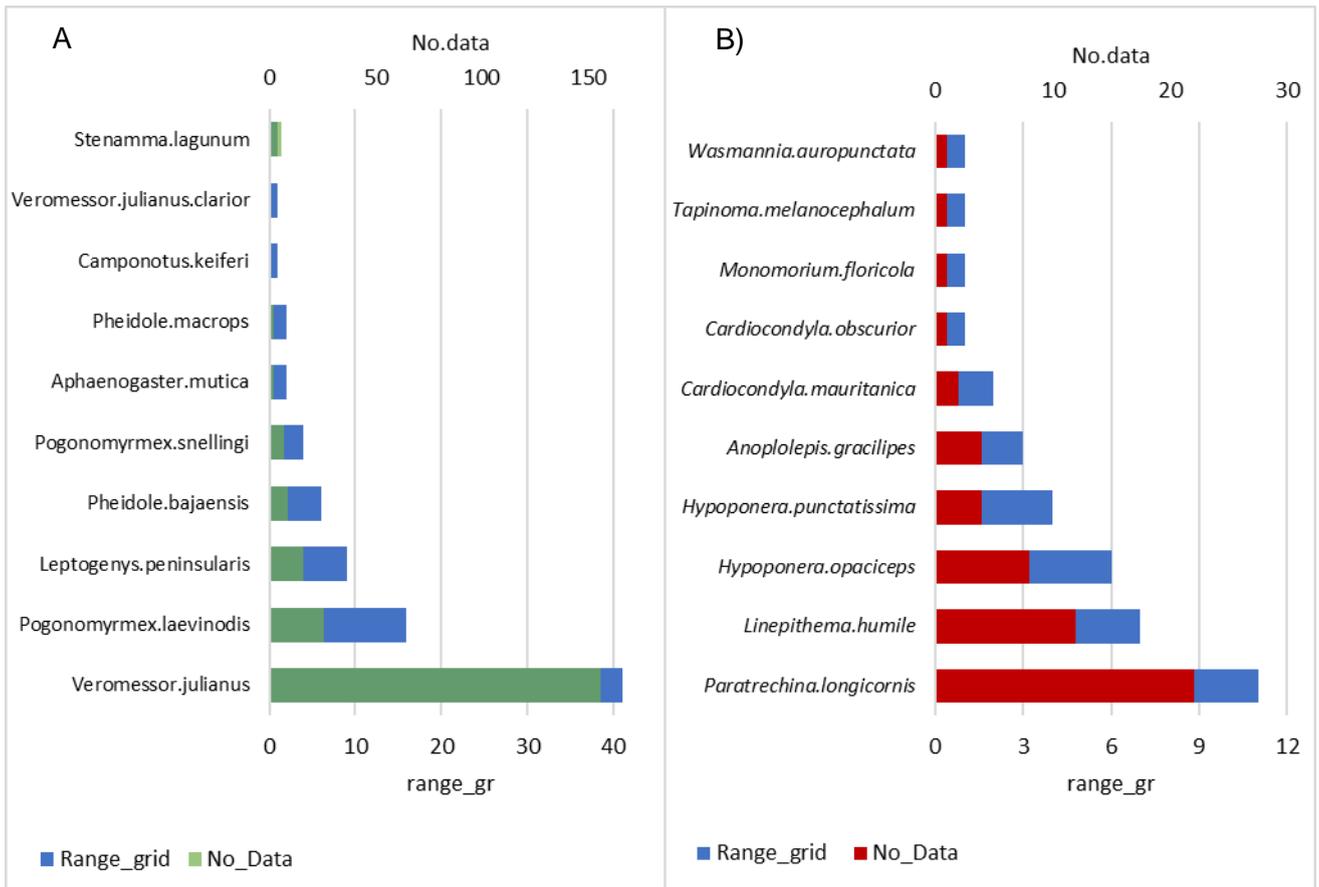


Figura 2. Rango de distribución por celda para las hormigas A) endémicas y B) exóticas de la PBC.

Anexo 3. Análisis de Componentes Principales.

Tabla 1. Resumen del PCA del rango de variación de los factores climáticos del presente pca_env_present (1970-2000). PC1: primer componente, PC2: segundo componente.

| Importance of components: | PC1 | PC2 |
|---------------------------|-----------|---------------|
| Standard deviation | 2.6359 | 1.3495 |
| Proportion of variance | 0.6948 | 0.1821 |
| Cumulative Proportion | 0.6948 | 0.8769 |
| bio1_pr | 0.3633744 | -0.1373249 |
| bio8_pr | 0.2472893 | -0.2497072 |
| bio9_pr | 0.3544572 | -0.1020123 |
| bio10_pr | 0.3606805 | -0.0968652 |
| bio11_pr | 0.3526924 | -0.1413356 |
| bio12_pr | 0.3327422 | 0.34289311 |
| bio16_pr | 0.2616516 | 0.52881924 |
| bio17_pr | 0.3040306 | -0.2110241 |
| bio18_pr | 0.2051065 | 0.61484057 |
| bio19_pr | 0.3361586 | -0.2433875 |

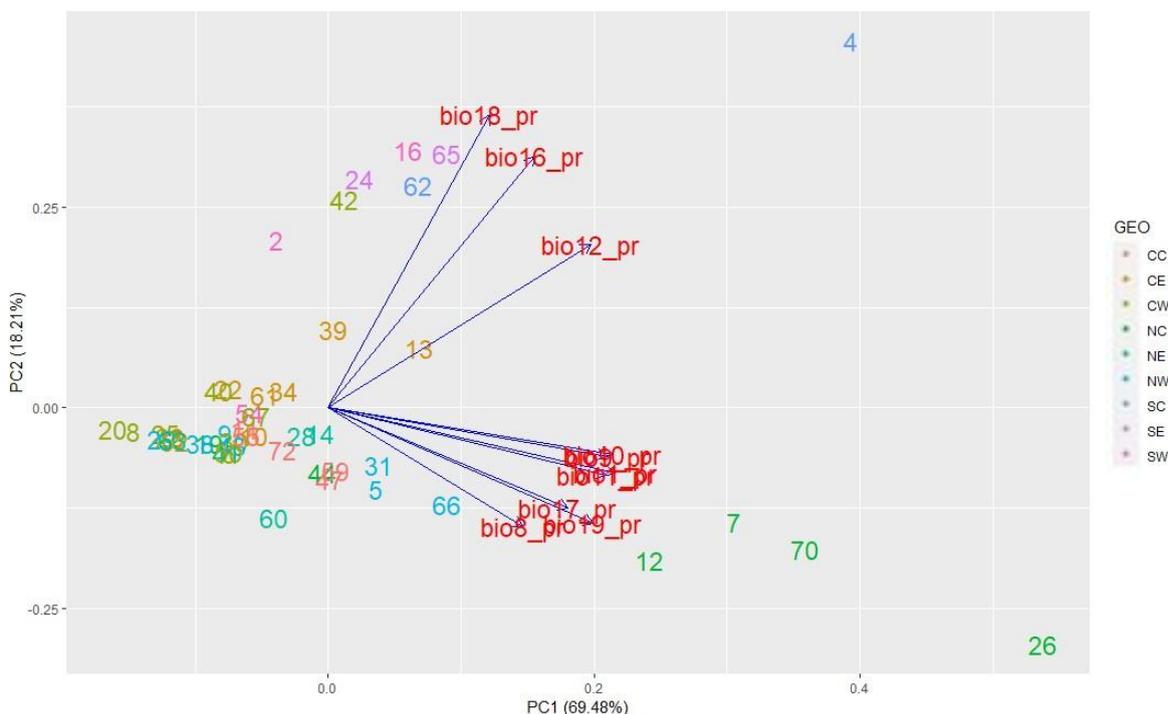


Figura1. Grafica del PCA de variables climáticas del presente. El número indica el identificador de la celda. Geo: indica la posición geográfica. CC: región central de la península media, CE: región este de la península media, CW: región oeste de la península media, NC: región central-norte, NE: región noreste, NW: región noroeste, SC: región central-sur, SE: región sureste, SW: región suroeste.

Tabla 2. Resumen del PCA del rango de variación de los factores climáticos del último máximo glacial LGM, pca_env_past (c.a.21,000). PC1: primer componente, PC2: segundo componente.

| Importance of components: | PC1 | PC2 |
|---------------------------|-----------|---------------|
| Standard deviation | 2.2199 | 1.7973 |
| Proportion of variance | 0.4928 | 0.323 |
| Cumulative Proportion | 0.4928 | 0.8158 |
| bio1_pa | 0.4072414 | 0.2297565 |
| bio8_pa | 0.3622676 | 0.1464228 |
| bio9_pa | 0.3932068 | 0.2307429 |
| bio10_pa | 0.3871121 | 0.253286 |
| bio11_pa | 0.4112697 | 0.1993081 |
| bio12_pa | 0.2508923 | -0.4574762 |
| bio16_pa | 0.2095876 | -0.4444795 |
| bio17_pa | 0.2249171 | -0.4047966 |
| bio18_pa | 0.1358572 | -0.2702046 |
| bio19_pa | 0.231058 | -0.3534617 |

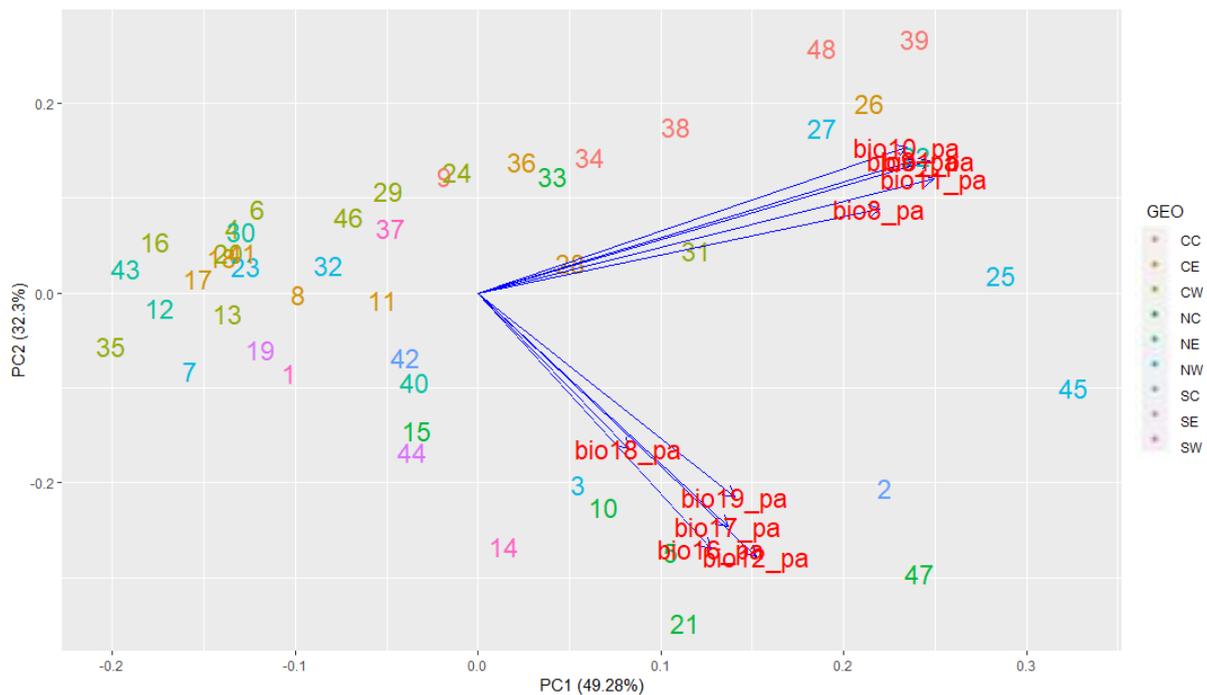


Figura 2. Grafica del PCA de variables climáticas del LGM. El número indica el identificador de la celda. Geo: indica la posición geográfica. CC: región central de la península media, CE: región este de la península media, CW: región oeste de la península media, NC: región central-norte, NE: región noreste, NW: región noroeste, SC: región central-sur, SE: región sureste, SW: región suroeste.

Tabla 3. Resumen del PCA de diferencia en valores promedio de los factores climáticos recientes respecto a los factores climáticos del último máximo glacial LGM, *pca_env_dif*. PC1: primer componente, PC2: segundo componente.

| Importance of components: | PC1 | PC2 |
|---------------------------|------------|---------------|
| Standard deviation | 2.4192 | 1.4866 |
| Proportion of variance | 0.5852 | 0.221 |
| Cumulative Proportion | 0.5852 | 0.8062 |
| bio1_df | 0.37504455 | -0.2566744 |
| bio8_df | 0.35037277 | -0.1719315 |
| bio9_df | 0.34103836 | -0.2902959 |
| bio10_df | 0.34482228 | -0.3041443 |
| bio11_df | 0.35781076 | -0.2057005 |
| bio12_df | 0.31329707 | 0.4070704 |
| bio16_df | 0.29940439 | 0.4073572 |
| bio17_df | -0.2934194 | -0.1943961 |
| bio18_df | 0.00999354 | 0.4033912 |
| bio19_df | 0.31519764 | 0.3915471 |

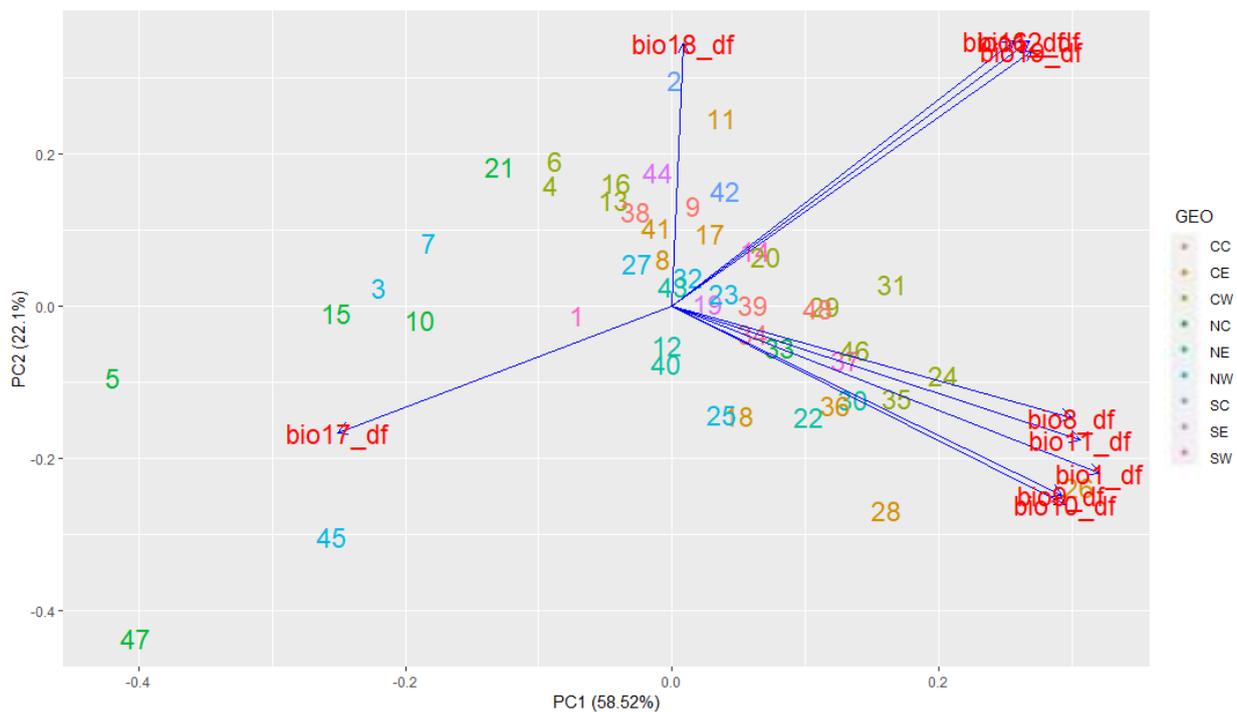


Figura 3. Grafica del PCA de las diferencias en valores promedio de las variables climáticas recientes respecto a las del LGM. El número indica el identificador de la celda. Geo: indica la posición geográfica. CC: región central de la península media, CE: región este de la península media, CW: región oeste de la península media, NC: región central-norte, NE: región noreste, NW: región noroeste, SC: región central-sur, SE: región sureste, SW: región suroeste.

Tabla 4. Resumen del PCA de rango de variación en porcentaje de composición del sustrato de los primeros 5cm de profundidad para cada celda, pca_soil. PC1: primer componente, PC2: segundo componente

| Importance of components: | PC1 | PC2 |
|---------------------------|-------------------|-------------------|
| Standard deviation | 1.7643 | 0.9908 |
| Proportion of variance | 0.6226 | 0.1963 |
| Cumulative Proportion | 0.6226 | 0.8189 |
| cfr_05 | -0.4094442 | -0.5271409 |
| cly_05 | -0.423081 | 0.53546118 |
| slt_05 | -0.4741146 | 0.08936143 |
| snd_05 | -0.5101453 | 0.34337997 |
| om_05 | -0.4102743 | -0.5563349 |

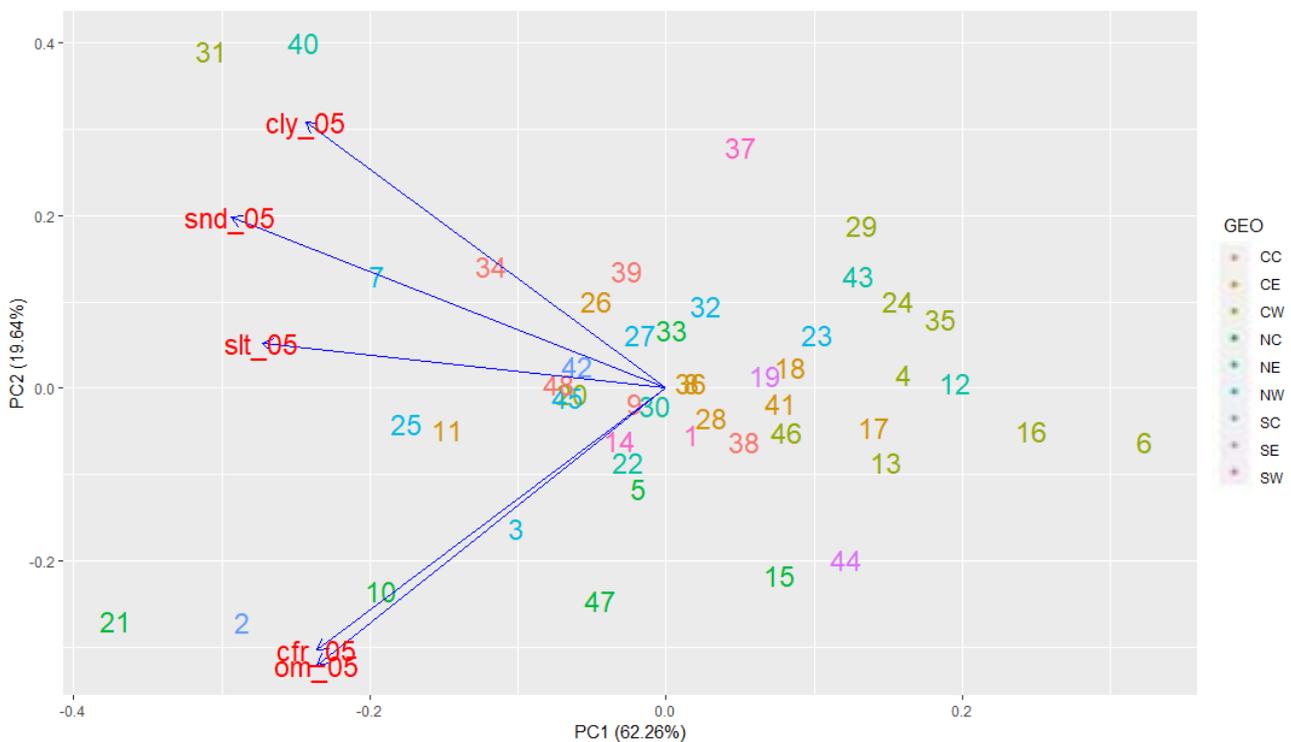


Figura 4. Grafica del PCA del rango de variación de la composición del sustrato para cada celda. El número indica el identificador de la celda. Geo: indica la posición geográfica. CC: región central de la península media, CE: región este de la península media, CW: región oeste de la península media, NC: región central-norte, NE: región noreste, NW: región noroeste, SC: región central-sur, SE: región sureste, SW: región suroeste.