

MÁSTERES de la UAM

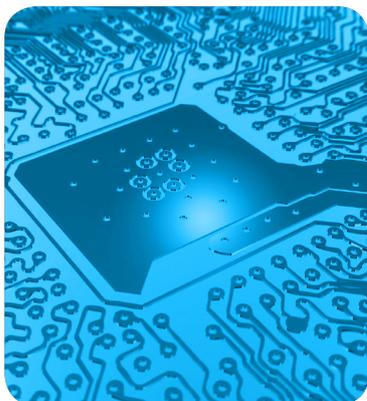
Facultad de Ciencias
/ 14-15

Ecología



**Patrones altitudinales
de cambio en las
comunidades
de hormigas en
pastizales de la Sierra
de Guadarrama**

Omar Flores Rodríguez



Índice

- Introducción	página 1
- Patrón aleatorio	página 1
- Patrón de reemplazamiento	página 2
- Patrón de anidamiento	página 2
- Perspectiva frente al cambio climático	página 3
- Objetivos e hipótesis	página 3
- Metodología	página 4
- Área de estudio	página 4
- Muestreos	página 4
- Análisis estadísticos	página 6
- Resultados	página 8
- Discusión	página 14
- Conclusiones	página 19
- Bibliografía	página 20

Patrones altitudinales de cambio en las comunidades de hormigas en pastizales de la Sierra de Guadarrama

Autor: Omar Flores Rodríguez (omar.flores@estudiante.uam.es)

Resumen: En este trabajo se ha estudiado el patrón biogeográfico altitudinal de las comunidades de hormigas en pastizales de la Sierra de Guadarrama. Para ello se realizaron dos muestreos entre finales de mayo y finales de julio de 2014, mediante la captura indirecta de hormigas con trampas pitfall, situadas en mallas regulares en pastizales de diferentes altitudes, desde los 768m hasta los 2351m de altitud. Las hormigas recogidas fueron identificadas hasta nivel de especie, resultando un total de 43 especies de hormigas. Con esos datos se realizaron los pertinentes análisis estadísticos para determinar si el patrón de distribución espacial es aleatorio, de reemplazamiento o de anidamiento. El resultado fue que el patrón encontrado es una combinación de los patrones de reemplazamiento y de anidamiento, con una mayor influencia del primero. Además se pudo dividir el gradiente altitudinal en tres rangos de altitud caracterizados por diferencias en la riqueza y la incidencia de las especies de hormigas. Se prevé que en un escenario futuro, contemplando el calentamiento climático, los rangos de distribución de las especies se desplacen ascendiendo por el gradiente altitudinal, y provocando alteraciones en los pastizales por la desaparición de algunas especies y la aparición de otras nuevas en las diferentes cotas altitudinales. En particular, cinco de las especies encontradas están restringidas a las altitudes superiores, de manera que son las más susceptibles a desaparecer por completo de la zona.

Abstract: In this work it has been studied the altitudinal biogeographic pattern of ant communities in grasslands of the Sierra de Guadarrama. For this two samplings were realized between late May and late July 2014, by indirect capture of ants with pitfall traps, situated on regular grids in grasslands at different altitudes, from 768m up to 2351m. The ants collected were identified to species level, resulting in a total of 43 species of ants. With this information relevant statistical analysis were performed to determine whether the pattern of spatial distribution is random, replacement or nestedness. The result was that the found pattern is a combination of replacement and nestedness patterns, with higher influence of the first. Also could divide the altitudinal gradient in three altitude ranges characterized by differences in richness and incidence of ant species. It is forecast that in the future scenario, contemplating global warming, the ranges of species could move up through the altitudinal gradient, causing changes in grasslands by the disappearance of some species and the emergence of new ones at different altitudes. In particular, five of the found species are restricted to higher altitudes, so are most susceptible to disappear completely in the area.

Palabras clave: anidamiento, cambio climático, gradiente, reemplazamiento, temperatura.

Agradecimientos: a Francisco Martín Azcárate y Javier Seoane Pinilla por dirigir este trabajo; a Víctor Pascual por su contribución en el diseño, los muestreos y las identificaciones; a Cristina Rota y Violeta Hevia por su ayuda con los muestreos e identificaciones; a Carlos Pérez, Jesús Miranda, Esperanza Iranzo y Camille Delaplace por su ayuda en los muestreos; y a Xavier Espadaler por su asesoramiento sobre la identificación de ejemplares.

Introducción

A la hora de abordar estudios de biogeografía ecológica se suelen emplear gradientes latitudinales y altitudinales. Esto permite cuantificar la variación de una magnitud a lo largo del espacio, ubicando localidades de muestreo a diferentes latitudes o altitudes. En particular, los gradientes altitudinales cuentan con dos propiedades convenientes: las variaciones espaciales en las condiciones ambientales pueden ser muy notables en poca distancia, y además los fenómenos ecológicos a estudiar están menos afectados por la historia geológica y biogeográfica que en gradientes latitudinales.

Junto con la variación de las condiciones ambientales se estudian organismos que responden a esa variación, mostrando cambios a lo largo del gradiente. Las hormigas pueden resultar muy útiles en este sentido, dado que presentan atributos que las convierten en un adecuado "grupo bioindicador": son dependientes de las condiciones ambientales, son fáciles de muestrear, tienen una amplia distribución, son numéricamente abundantes, su movilidad está relativamente limitada, pueden ser identificadas taxonómicamente y tienen un importante papel en el ecosistema. Por otro lado, el estudio de las comunidades de especies ofrece una visión mucho más completa y útil que el de especies en particular. En concreto, los patrones de distribución de las especies pueden ser un buen reflejo de la tolerancia de las especies a los factores climáticos, así como de las interacciones bióticas que condicionan su distribución.

En este trabajo se abordará la cuestión de cómo afecta el factor de la altitud a los patrones de las comunidades, y en particular se estudiará en las comunidades de hormigas en un gradiente altitudinal marcado en pastizales de la Sierra de Guadarrama. El patrón de distribución de especies de hormigas se aproximará más a un estándar u otro, de entre los posibles: patrón aleatorio, patrón de reemplazamiento y patrón de anidamiento (Baselga, 2010). Se dice que una comunidad está estructurada cuando se encuentra alguna organización en la misma que no se debe al simple azar, sino que tiene una causa biológica (Kodric-Brown & Brown, 1993). Cuando el patrón no es aleatorio, todas las situaciones se pueden describir solo con los patrones de reemplazamiento y anidamiento, o una combinación de ambos (Baselga, 2010).

Patrón aleatorio

El patrón aleatorio significa que la composición de las comunidades se aproxima a lo que cabría esperar por azar. En relación al gradiente altitudinal cabría esperar que las especies ocupen varios rangos de altitud, y se mezclen sin un orden claro.

Patrón de reemplazamiento

El reemplazamiento supone la pérdida y ganancia de especies entre diferentes áreas; se da como consecuencia de la clasificación ambiental o por limitaciones espaciales e históricas (Gaston *et al.*, 2007; Baselga, 2010). El reemplazamiento es alto cuando la proporción de especies compartidas entre dos áreas es baja, y las proporciones de pérdida y de ganancia de especies de un área a otra son similares (Koleff & Gaston, 2002). Existen dos principales marcos teóricos para los patrones de reemplazamiento, basados en la limitación de nicho y en la limitación de la dispersión (Gaston *et al.*, 2007).

De acuerdo a este patrón se podría esperar que las especies se repartieran en el gradiente altitudinal ocupando cada especie un rango de altitudes concretas, y no estando presente en el resto (ni a altitudes inferiores ni superiores), de modo que en cada altitud se encuentre un conjunto de especies que desaparecen al ascender o descender en el gradiente altitudinal.

Patrón de anidamiento

El patrón de anidamiento (o encajamiento) es aquel en el que la composición de especies de un pequeño conjunto es un subconjunto encajado en un conjunto mayor (Ulrich *et al.*, 2009), lo que refleja un proceso no aleatorio de pérdida de especies como consecuencia de cualquier factor que promueve la desagregación ordenada de conjuntos (Baselga, 2010). En general, el anidamiento en las comunidades puede deberse a varias causas, como los procesos de colonización y extinción (y el balance entre ellos) (Darlington, 1957; Hanski, 1982; Patterson & Atmar, 1986; Patterson, 1990; Wright & Reeves, 1992; Cook & Quinn, 1995; Hecnar & M'Closkey, 1997), la distribución anidada de hábitats (Cody, 1983), la facilitación de la colonización entre especies (Guégan & Hugueny, 1994; Worthen, 1996), la competencia (Begon *et al.*, 1988), la heterogeneidad de hábitat (Patterson & Brown, 1991) (estas dos últimas pueden disminuir el anidamiento, o aumentarlo si se combinan (Wilson, 1987; Patterson & Brown, 1991; Simberloff & Martin, 1991; Worthen, 1996; McLain & Pratt, 1999)), o la especiación (Cook & Quinn, 1995); además puede encontrarse anidamiento por efecto del muestreo pasivo a causa de las meras diferencias de abundancia entre especies (Andrén, 1994; Cutler, 1994). En general, es muy difícil inferir el proceso responsable de la estructura observada, simplemente mediante el examen de dicha estructura (Patterson & Atmar, 1986).

Un patrón de anidamiento en un gradiente altitudinal supondría encontrar a determinadas altitudes subconjuntos de especies comprendidos dentro de los conjuntos de especies encontrados a otras

altitudes, reflejando la pérdida de especies a lo largo del gradiente, como consecuencia del estrés ambiental asociado a la altitud (por ejemplo el descenso de la temperatura al aumentar la altitud).

Perspectiva frente al cambio climático

Uno de los intereses de este proyecto de investigación es su utilidad para contribuir a predecir el efecto que tendrá el cambio climático sobre las comunidades de hormigas en pastizales de la Sierra de Guadarrama, efecto que podrá inferirse del patrón altitudinal de distribución de las especies. Las respuestas de la biodiversidad al calentamiento climático se han documentado a través del estudio de los cambios en la distribución, abundancia, fenología de especies individuales o en medidas más integradas, como la riqueza y composición de especies de la comunidad (Devictor *et al.*, 2008). Las áreas de distribución geográfica de muchas especies se han desplazado hacia los polos y hacia arriba en elevación asociada con el calentamiento climático, lo que lleva al aumento de la riqueza de especies en las altas latitudes y elevaciones (Wilson *et al.*, 2007). En particular, el calentamiento global en el hemisferio norte puede tener el efecto de extender los rangos de especies de insectos hacia el norte y a altitudes más altas (Fielding *et al.*, 1999).

Objetivos e hipótesis

Con este trabajo de investigación se pretende determinar cuál es el patrón de la composición de comunidades de hormigas a lo largo de un gradiente altitudinal en pastizales de la Sierra de Guadarrama. En función de las especies registradas en los distintos puntos de muestreo del gradiente, se concluye si el patrón de las comunidades sigue una distribución por reemplazamiento, anidada o aleatoria. Y en base a eso, se plantean hipótesis sobre el futuro de esas comunidades de hormigas considerando únicamente el efecto del cambio climático, por lo que podrán refinarse cuando se incluyan otros factores que pueden ser relevantes en el devenir de esas comunidades de hormigas. En particular este trabajo se centra en el factor altitud y su relación con la variable de temperatura, pues pese a que el cambio climático también tendrá importantes efectos mediados por la variación del régimen hídrico, hay una mayor incertidumbre sobre cómo será esa variación, mientras que se sabe con mayor certeza cómo variará la temperatura.

Con un patrón aleatorio, se esperaría que los efectos del cambio climático en estas comunidades de hormigas no estén claramente orientados hacia una modificación concreta de su composición.

Ante el caso de darse un patrón de reemplazamiento, la hipótesis es que las especies se desplazarán ascendiendo en el gradiente altitudinal, y las que se encuentren a mayores altitudes podrían ver su distribución reducida, llegando incluso a desaparecer algunas especies.

Frente a un patrón por anidamiento, la hipótesis es que algunas especies que estén presentes solo en rangos inferiores de altitud con respecto a otras áreas superiores disponibles (aquellas cuyos rangos de tolerancia ecológica no incluyan las condiciones ambientales de las zonas altas) podrían aumentar su distribución a mayores altitudes, sin que ello signifique desplazar a las especies ya presentes allí (aquellas más eurioicas), puesto que el patrón de anidamiento muestra que las especies pueden compartir áreas de distribución.

Metodología

Área de estudio

El estudio se ha llevado a cabo en la vertiente meridional de la Sierra de Guadarrama, entendiendo como tal las cuencas de los ríos Aulencia, Guadarrama, Manzanares y Guadalix (excluyendo altitudes inferiores a 650m), así como la vertiente sur del Macizo de Peñalara. En total, el área de estudio comprende 210.000 hectáreas de territorio continuo y sin fronteras biogeográficas.

Muestreos

Se seleccionaron varios pastizales situados en diferentes puntos de la Sierra de Guadarrama, a diferentes altitudes entre los 768m y los 2351m, con una distribución lo más regular posible a lo largo del gradiente altitudinal. El hecho de seleccionar pastizales (el hábitat más rico en especies de hormigas) y no más hábitats pretende aislar el efecto del tipo de hábitat. Se minimizó en la medida de lo posible la variación de otros factores abióticos, escogiendo como pastizales de estudio aquellos que son más similares. En concreto, se tomaron pastizales orientados total o parcialmente hacia el sur, con poca pendiente, y evitando aquellos con una estructura arbustiva tal que apunte a un nivel muy bajo de pastoreo.

En cada uno de los pastizales se colocó una parcela de muestreo con veinticuatro trampas pitfall, formando una cuadrícula de 4x6 trampas (**Fig. 1**). Cada trampa estuvo compuesta por un bote cilíndrico de plástico de 5cm de profundidad y 3cm de diámetro, que fue enterrado a ras de suelo. Dentro de cada bote se puso una mezcla de proporción 3:1 entre etanol y etilenglicol, respectivamente.

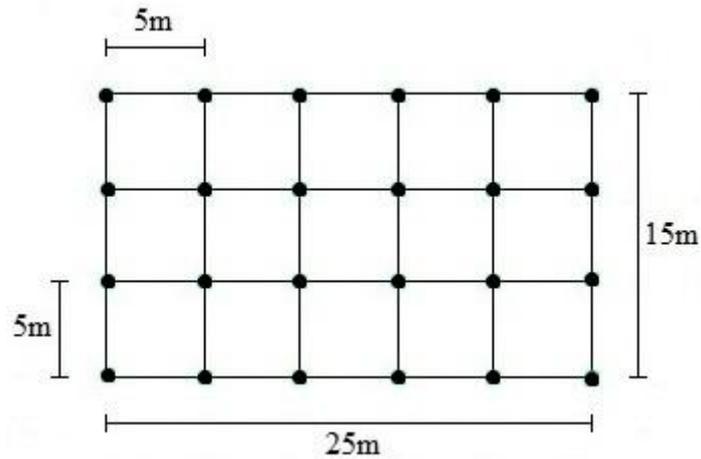


Figura 1. Esquema de una parcela de muestreo. Los puntos corresponden a las trampas pitfall.

Se realizaron dos muestreos siguiendo ese procedimiento. En cada muestreo se pusieron las trampas correspondientes en un solo día, para evitar diferencias en los resultados achacables a diferentes tiempos de muestreo. Las trampas permanecieron en el campo una semana, siendo retiradas al cabo de la misma (también en un solo día). El primer muestreo tuvo lugar entre el 29 de mayo y el 5 de junio, y el segundo muestreo tuvo lugar entre el 17 y el 23 de julio. Se cuentan como una sola unidad de muestreo todas las trampas de cada pastizal para ambas semanas de muestreo, puesto que el dato que interesa para este trabajo es el listado de especies que aparecen a cada altitud, no cuántas caigan en cada trampa.

Además se colocaron bitácoras digitales en esas parcelas de muestreo para tener datos de temperatura, pues ese factor condiciona la actividad de las hormigas (y a mayor actividad, mayor probabilidad de caer en las trampas). De hecho, se ha comprobado que la media anual de temperatura es el mejor predictor singular de la variación de la densidad de especies de hormigas (Jenkins *et al.*, 2011). La medida directa de la temperatura permite calibrar hasta qué punto la altitud tiene un efecto mediado por ella o influye por sí misma. Se colocaron las bitácoras digitales sobre el suelo, fijadas pero no enterradas, y registraron datos desde el 1 de agosto hasta el 10 de octubre.

Las hormigas recogidas fueron identificadas hasta el nivel taxonómico de especie. Se tuvieron en cuenta solo las identificaciones de obreras, sin incluir los alados identificados, ya que esos pueden provenir de lugares distantes al pastizal. Los análisis fueron realizados agrupando todas las identificaciones de cada parcela en ambos muestreos. Se analizaron otros enfoques, como la variación temporal entre ambos muestreos, pero los resultados no aportaron diferencias sustanciales, de manera que no se exponen en este trabajo.

Análisis estadísticos

En primer lugar, se empleó un método de ordenación NMDS (escalado multidimensional no métrico) para comprobar cómo se distribuyen las parcelas en función de su composición de especies. Este método muestra una gráfica bidimensional creada a partir de datos multidimensionales, por lo que se evaluó la bondad del ajuste, realizando un diagrama de Shepard.

Después se analizaron los posibles patrones, evaluando si la estructura aparente de las comunidades es real; en el caso del patrón de anidamiento se cuenta con métodos estadísticos ya desarrollados. En general, lo que hacen dichos métodos es generar comunidades ficticias (usando el mismo número de localidades de muestreo y de especies que la real) y luego compararlas con la observada, para evaluar cuál es la probabilidad de que la comunidad real aparezca por azar. Si el anidamiento es perfecto no debería encontrarse ninguna ausencia intercalada entre las presencias, ni al contrario. Cuantos más datos extremos aparezcan intercalados, menor será el anidamiento (Cutler, 1991). El anidamiento puede variar de modo continuo desde el apilamiento perfecto de las presencias de la tabla hasta un desorden considerable; no es algo que simplemente está presente o no. Por debajo de un umbral de ordenación, detectable mediante esos métodos estadísticos, se considera que no existe una estructura anidada. Si el anidamiento resulta ser real, esos métodos permiten obtener un índice que indica cuánto se aproxima al anidamiento perfecto.

Los análisis de encajamiento se realizaron en R (v 3.0.2; R Core Team 2014) con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2013). Hay tres pasos en un análisis de anidamiento: 1) cálculo de una métrica para cuantificar el patrón de anidamiento en una matriz; 2) comparación con un modelo nulo apropiado o una prueba de aleatorización para evaluar la significación estadística de la métrica; 3) inferencia del mecanismo que genera el patrón de anidamiento (Ulrich *et al.*, 2009).

Se emplearon dos índices de encajamiento: la "temperatura de anidamiento" (índice T), una métrica que decrece con el anidamiento; y la métrica propuesta por Almeida-Neto *et al.* (2008), que es una métrica de anidamiento basada en la superposición y el llenado decreciente (NODF), sobre una matriz elaborada como describen estos autores (Almeida-Neto *et al.*, 2008), y que aumenta con el anidamiento. Se evaluó la significación estadística de estos índices empleando los modelos nulos r00, c0 y r1. El modelo nulo r00 es un algoritmo no

secuencial para matrices binarias que solo mantiene el número de presencias, es decir, distribuye las presencias (el número de ellas en la matriz de datos reales) aleatoriamente por toda la matriz. El modelo nulo c0 es un algoritmo no secuencial para matrices binarias que mantiene las frecuencias de especies (columnas) (Jonsson, 2001). Y el modelo nulo r1 es un algoritmo no secuencial para matrices binarias que mantiene las frecuencias de los sitios (filas), pero usa las frecuencias marginales de las columnas como probabilidades de seleccionar las especies (Patterson & Atmar, 1986).

Dado que estos procedimientos estadísticos reordenan las matrices de datos de manera que las especies (columnas) estén en orden decreciente de frecuencia, y los sitios (filas) estén en orden decreciente de riqueza, se puede encontrar una estructura significativamente anidada pero que no se corresponda con el orden del gradiente altitudinal. Por ello es necesario hacer una regresión entre el orden de los sitios en la tabla reordenada y la altitud de las parcelas, y analizando la varianza de esa regresión se comprueba si el aparente encajamiento se da en el gradiente altitudinal. También se realizó una regresión entre la altitud y la temperatura media registrada en cada parcela, para comprobar que se relacionan linealmente.

En cuanto a la evaluación del otro patrón, el reemplazamiento entre dos cuadrantes es fundamentalmente una medida de la diferencia entre las listas de especies presentes en cada uno. Se mide utilizando índices de disimilitud, como la diversidad beta, aunque no existe un marco unificado para la medición de la diversidad beta y la partición de las contribuciones de reemplazamiento y anidamiento. Sin embargo, la medida de Simpson de disimilitud por pares, recuperada por Lennon *et al.* (2001) sobre la base de Simpson (1943), y su generalización a múltiples sitios han demostrado discriminar eficazmente el reemplazamiento del anidamiento y de las situaciones mixtas (Simpson, 1943; Lennon *et al.*, 2001; Koleff *et al.*, 2003; Baselga *et al.*, 2007; Baselga, 2010).

En este estudio se han empleado la disimilaridad de múltiples sitios basada en Sorensen (β_{sor}), la disimilaridad de múltiples sitios basada en Simpson (β_{sim}), y la disimilaridad de múltiples sitios resultante de encajamiento (β_{nes}).

$$\beta_{\text{SOR}} = \frac{\left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]}$$

$$\beta_{\text{SIM}} = \frac{\left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{\left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}$$

$$\beta_{\text{NES}} = \frac{\left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right] - \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \times \frac{\sum_i S_i - S_T}{\left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}$$

Figura 2. Fórmulas de las disimilaridades de múltiples sitios basadas en Sorensen (β_{SOR}) y en Simpson (β_{SIM}), y de encajamiento (β_{NES}) (Baselga, 2010).

En las fórmulas de la **Figura 2**, S_i es la riqueza de especies en cada parcela i , S_T es la riqueza total de especies compartidas por todas las parcelas (el número de especies que aparecen en todas las parcelas), b_{ij} es el número de especies presentes en la parcela i que no aparecen en la parcela j (siendo i y j dos parcelas adyacentes), y b_{ji} es el número de especies presentes en la parcela j que no están presentes en la parcela i (para las mismas parcelas i y j).

A la hora de interpretar esos índices, la β_{SOR} es una medida de disimilitud que contabiliza todos los aspectos de la beta diversidad, y que se puede dividir en dos componentes aditivos: el reemplazamiento puro (representado por β_{SIM}) y el anidamiento (representado por β_{NES}). Por tanto, $\beta_{\text{SOR}} = \beta_{\text{SIM}} + \beta_{\text{NES}}$ (Baselga, 2010).

Resultados

Empleando los datos obtenidos en nueve parcelas, se identificaron en total 43 especies entre ambos muestreos. En el primer muestreo hubo 33 especies, y en el segundo 38 especies; 28 de esas especies aparecieron en ambos muestreos. La riqueza en cada parcela osciló entre 5 y 22 especies (**Tabla 1**).

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9
Altitud (m)	768	1011	1171	1331	1624	1786	1919	2158	2351
Temperatura (°C)	28.92	25.2	25.62	22.96	21.06	17.47	17.03	15.3	15.57
Riqueza	14	19	20	22	11	9	5	7	9

Tabla 1. Las nueve parcelas con sus valores de altitud, temperatura, y riqueza de especies entre ambos periodos de muestreo.

La ordenación bidimensional del NMDS (**Fig. 4**) recoge la mayor parte de la disimilitud (multidimensional) entre las parcelas de estudio de acuerdo a su composición de especies ($R^2 = 0.99$) (**Fig. 3**). El eje NMDS1 parece recoger en buena medida la varianza asociada con la altitud, mientras que el eje NMDS2 parece más influenciado por otros factores, como la incidencia de especies en las parcelas.

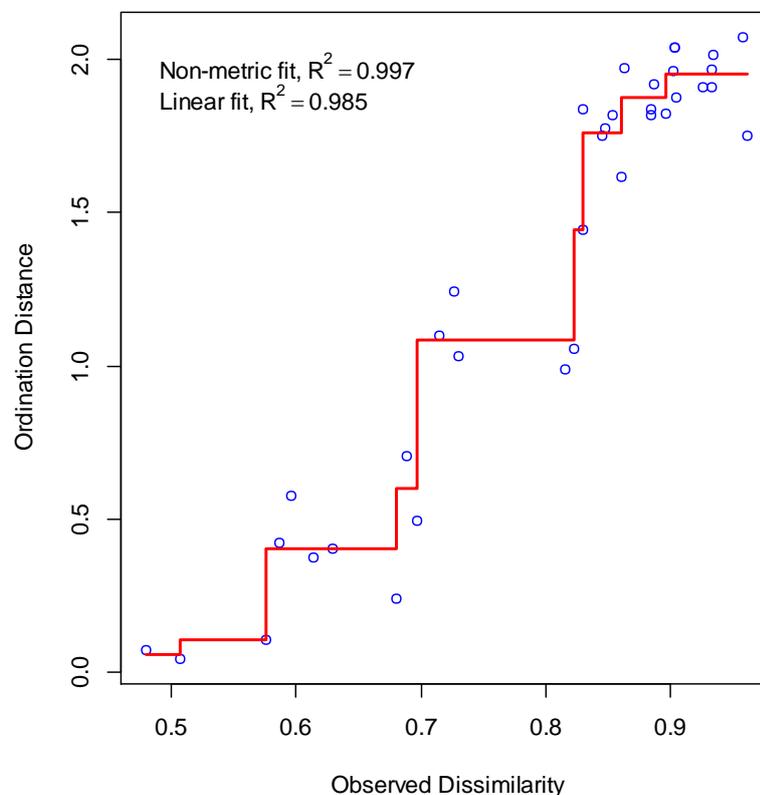


Figura 3. Diagrama de Shepard de la ordenación NMDS.

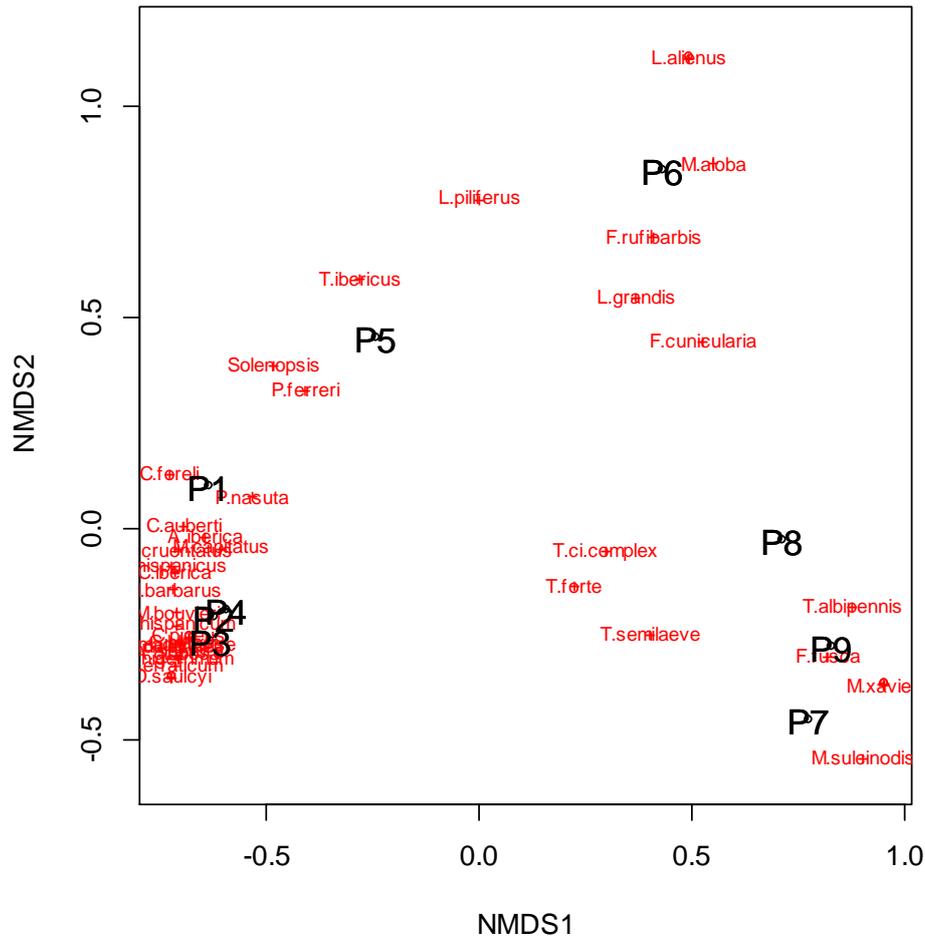


Figura 4. Ordenación mediante NMDS de las parcelas (en color negro) y las especies (en color rojo).

Las cuatro parcelas de menor altitud tienen las mayores riquezas (**Tabla 1**) y comparten la mayoría de las especies que contienen (**Anexo**), con bastantes que se presentan exclusivamente en estas parcelas o que aparecen muy poco en las demás, como las de los géneros *Aphaenogaster*, *Cataglyphis*, *Crematogaster*, *Goniomma*, *Messor* y *Tapinoma*, lo que hace que estas cuatro parcelas estén tan agrupadas en la ordenación (**Fig. 4**); especialmente las parcelas 2, 3 y 4, pues la 1 se aparta un poco por ciertas diferencias, debidas a que presenta el género *Solenopsis* (solo compartido con la parcela 5) y dos especies del género *Camponotus* (una exclusiva de la parcela 1, y otra que se presenta en la 4); además, del género *Aphaenogaster* la parcela 1 presenta solo la especie *A. iberica*, carece de especies del género *Proformica* (presentes en las parcelas 2, 3 y 5), y carece también del género *Tapinoma*, pese a que se mencionó como claramente característico del grupo de parcelas bajas, pues se presenta exclusivamente en las parcelas 2, 3 y 4. Las parcelas intermedias, la 5 y la 6, comparten pocas especies, tanto entre ellas como con el resto, lo que debe justificar su distanciamiento y dispersión con respecto a todas las parcelas. Y finalmente, las tres parcelas de mayor altitud,

aunque comparten pocas especies también tienen poca riqueza, por lo que en proporción comparten más que las intermedias, y por eso están más agrupadas, sin llegar a estarlo tanto como las parcelas bajas. Estas tres parcelas de mayor altitud se caracterizan por la especie *Formica fusca* (aunque también aparece en las parcelas intermedias, pero escasamente) y algunas del género *Myrmica*. Solo el género *Tetramorium* se presentó a lo largo de todo el gradiente altitudinal.

En la matriz de datos, el porcentaje de llenado es 29.97%. El índice T da un valor de encajamiento de 32.51, mientras que el índice NODF da un valor de 42.11 (ambos en una escala de 0 a 100); los índices difieren de forma estadísticamente significativa (para un alfa de 0.05) respecto a los modelos nulos r00 y c0, pero para el modelo r1 no son significativos ninguno de los dos (**Tabla 2**); lo mismo sucede analizando especies y parcelas por separado para el índice NODF, salen ambas significativas respecto a los modelos nulos r00 y c0, y no significativas respecto al modelo nulo r1.

	T	NODF	Especies (NODF)	Parcelas (NODF)
r00	0.01	0.01	0.01	0.01
c0	0.01	0.01	0.01	0.03
r1	0.13	0.07	0.07	0.99

Tabla 2. Resultados de los análisis de encajamiento de los valores conjuntos de ambos muestreos, con los índices T y NODF, y separado especies y parcelas en NODF. La tabla recoge los valores de significación estadística (p) del análisis con cada índice contrastado con cada uno de los modelos nulos (r00, c0 y r1).

Observamos que el encajamiento en las parcelas no es perfecto, hay muchos huecos entre las presencias, y también varias presencias dispersas entre las ausencias. Las gráficas de llenado de matrices de los índices T (**Fig. 5**) y NODF (**Fig. 6**) difieren en el orden de las parcelas, cambiando de posición las parcelas 6 y 9; esto es debido a que al tener la misma riqueza ambas parcelas (**Tabla 1**) sus diferentes valores de encajamiento para cada índice resultan ser mayor en la parcela 6 respecto a la 9 para el índice T, y mayor en la parcela 9 respecto a la 6

para el NODF. También hay diferencias en el orden de las especies, ya que muchas se presentan en el mismo número de parcelas.

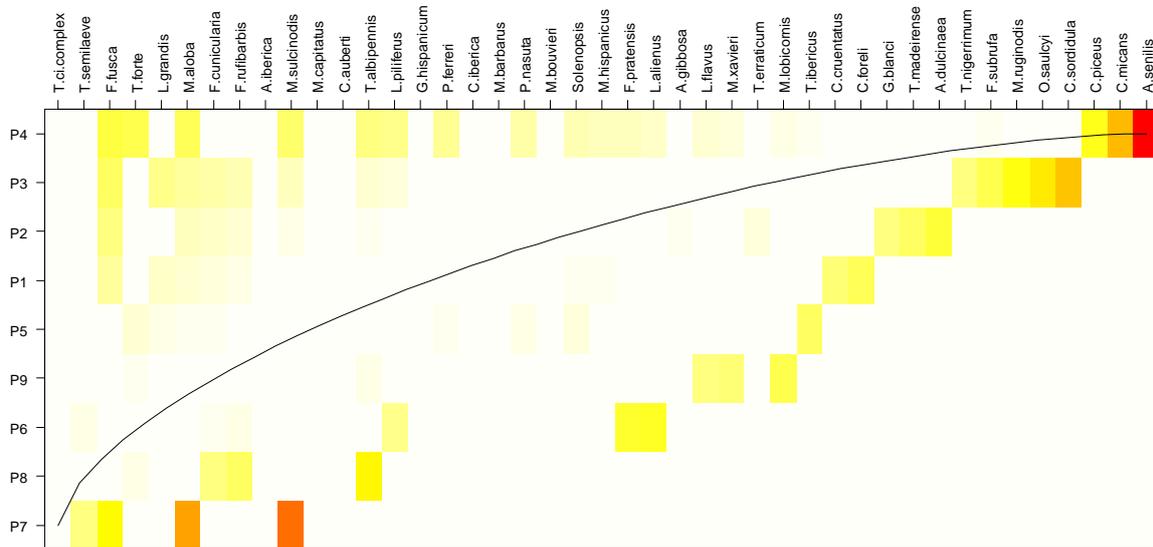


Figura 5. Gráfica de llenado de la matriz de las parcelas con la reordenación del índice T de encajamiento. En el eje vertical se encuentran las parcelas, y en el eje horizontal las especies. Los cuadros coloreados indican la contribución de cada presencia al índice T: cuanto más intenso es el color y más tiende hacia el rojo, mayor es la contribución a T (indicando que reduce el anidamiento); por el contrario, los colores más tenues, que tienden al blanco-amarillo, indican menor contribución a T (y mayor al anidamiento).

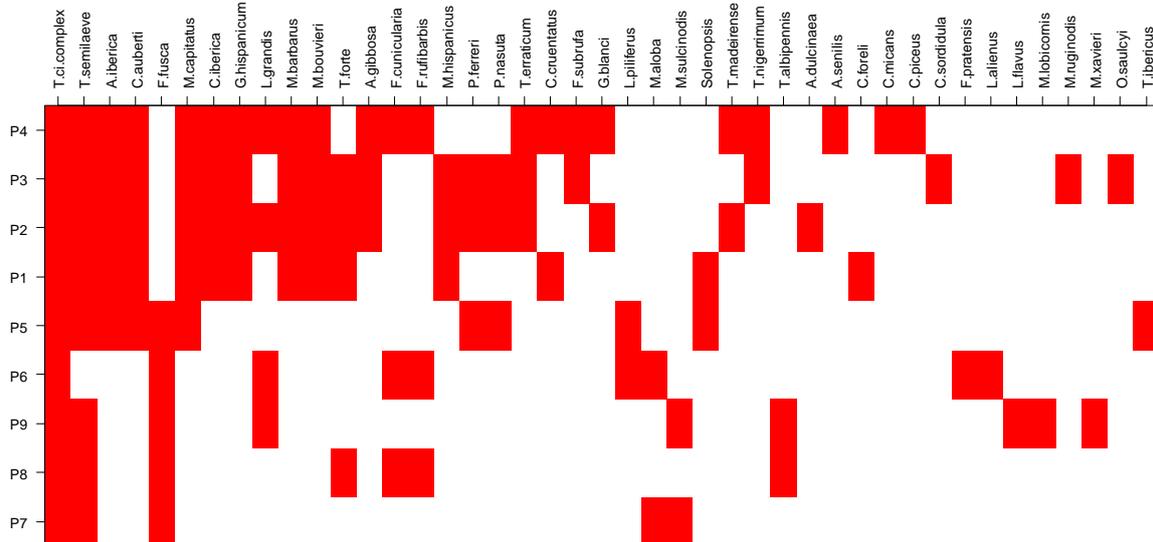


Figura 6. Gráfica de llenado de la matriz de las parcelas con la reordenación del índice NODF de encajamiento. En el eje vertical se encuentran las parcelas, y en el eje horizontal las especies. Los cuadros coloreados indican presencias, y los espacios en blanco son ausencias.

En caso de presentarse un marcado encajamiento relacionado con la altitud, cabría esperar un buen ajuste en la regresión entre la altitud de las parcelas y su reordenación en la matriz de encajamiento del índice T; pero esa regresión recoge solo un 52% de la varianza de los datos (**Fig. 7**). También se observa que las cuatro parcelas inferiores y las tres superiores parecen formar dos grupos que muestran tendencias casi perpendiculares a la recta de regresión, lo cual concuerda con la agrupación en tres conjuntos de parcelas comentada anteriormente con la ordenación. En cambio la regresión entre la altitud de las parcelas y la temperatura sí muestra una clara relación lineal negativa entre ambas variables, que recoge un 96% de la varianza (**Fig. 8**).

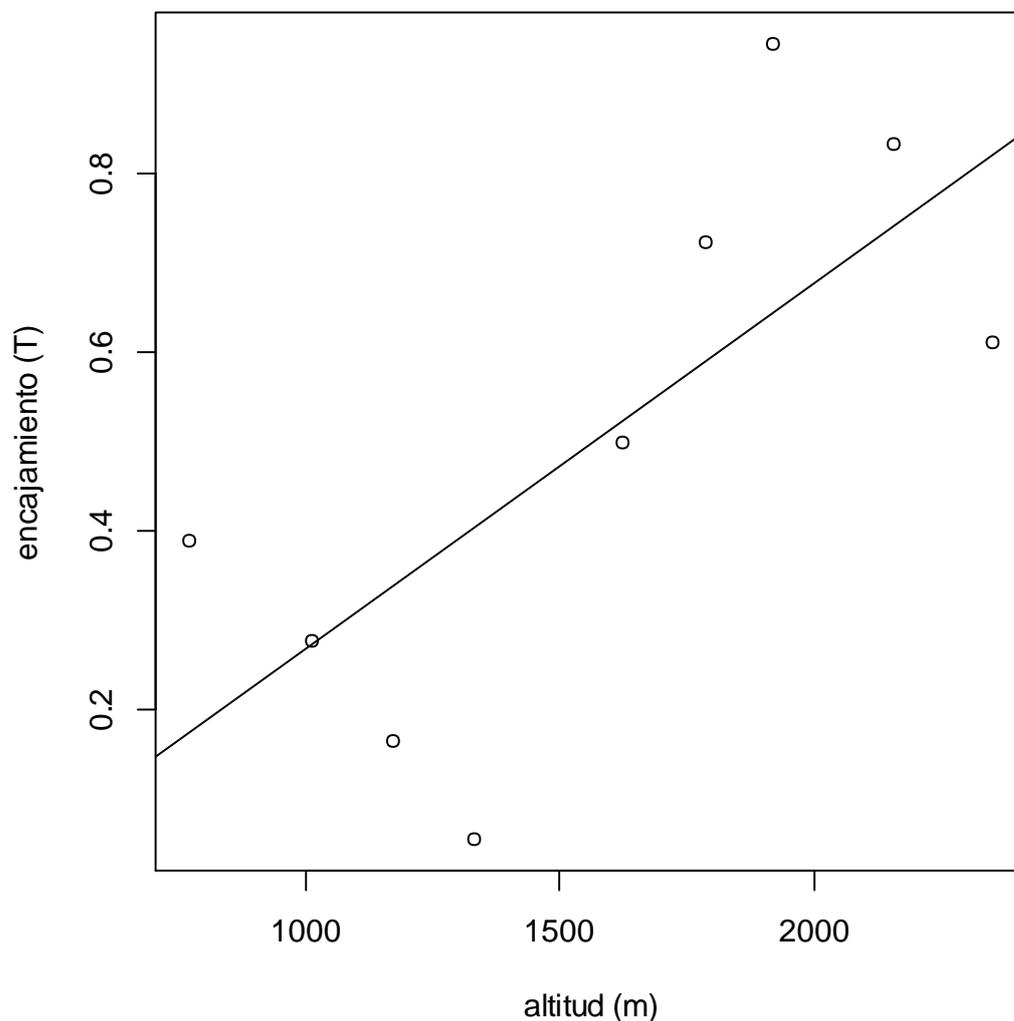


Figura 7. Regresión entre la altitud de las parcelas y su valor de encajamiento con el índice T expresado de 0 a 1. $p = 0.029$; $R^2 = 0.52$.

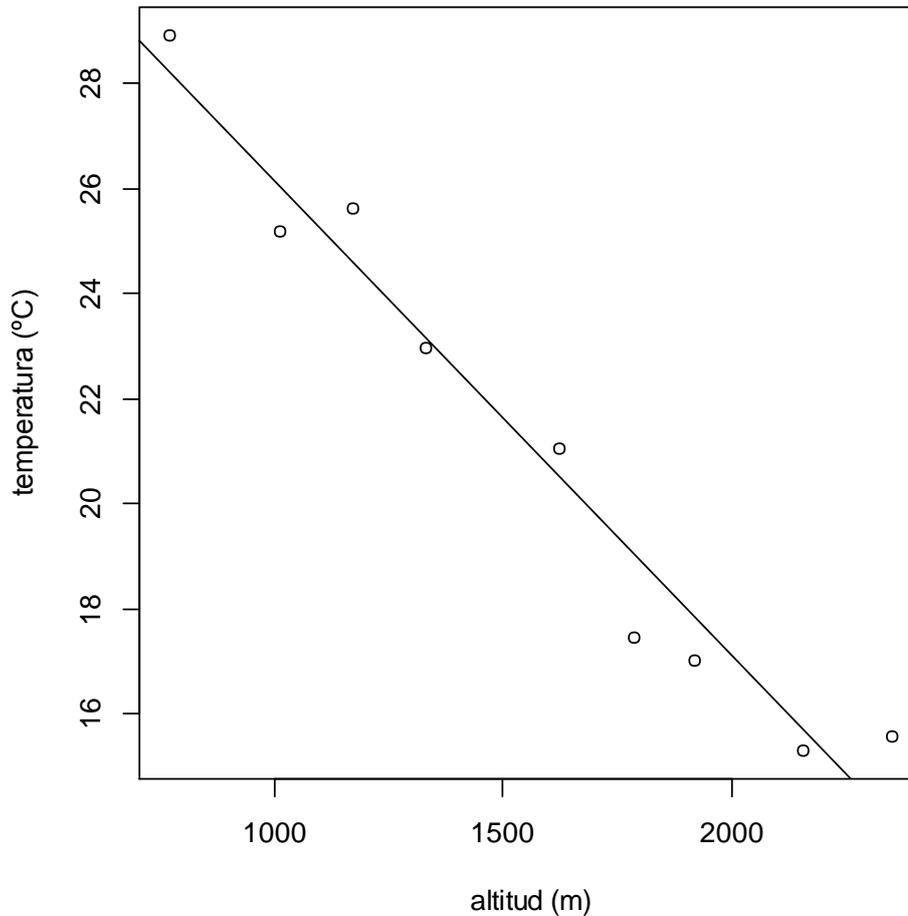


Figura 8. Regresión entre la temperatura media y la altitud de las parcelas. $p = 5.054 \times 10^{-6}$; $R^2 = 0.96$.

Los análisis de diversidad beta muestran que la disimilitud ($\beta_{sor} = 0.31$) se debe tanto al reemplazamiento ($\beta_{sim} = 0.24$) como al anidamiento ($\beta_{nes} = 0.07$).

Discusión

Tal como se pretendía, se ha logrado determinar el patrón de distribución de especies de hormigas en el gradiente altitudinal estudiado. Como sucede a menudo, en este caso el patrón real es una combinación de ambos patrones teóricos, encajamiento y reemplazamiento.

Esto se deduce del análisis de beta diversidad (β_{sor}), en el que los índices de disimilaridad β_{sim} y β_{nes} son no nulos, indicando la presencia de ambos patrones, con una mayor contribución del reemplazamiento (β_{sim}) que del anidamiento (β_{nes}), pues este último tiene un valor inferior a la tercera parte del valor del reemplazamiento puro. Pese a que la contribución del anidamiento al patrón es considerablemente menor, se puede afirmar que aun así hay un anidamiento significativo, tal como muestran los análisis de anidamiento.

El índice T permitirá comparaciones con otros estudios, dado lo frecuente de su empleo en estudios de encajamiento. El índice NODF tiene mejores propiedades estadísticas y permite la cuantificación de la contribución independiente al anidamiento de columnas (debida a la incidencia de especies) y de filas (debida a la composición de los sitios) (Almeida-Neto *et al.*, 2007). De los tres modelos nulos con que se han comparado los resultados de estos índices, el r_{00} simplemente pone a prueba si las comunidades están más anidadas de lo que cabría esperar en un sistema con riqueza y frecuencia de especies distribuidas uniformemente. Claramente, el r_{00} es una prueba insuficientemente restrictiva para la mayoría de los sistemas, ya que carece de la estructura biológica necesaria para generar un patrón realista que podría esperarse para un sistema en el que los sitios varían en riqueza, o en el que algunas especies son más comunes que otras (Moore & Swihart, 2007). Por tanto, el hecho de que los índices de encajamiento den valores significativos comparados con el modelo nulo r_{00} nos informa solo de que los datos no son plenamente aleatorios, sin que sirva para descartar un patrón aleatorio dotado de la estructura biológica comentada.

Por su parte, el modelo nulo c_0 testa las diferencias entre especies, y el que los índices de encajamiento salgan significativos comparados con este modelo (**Tabla 2**) nos indica que el anidamiento observado podría deberse a la variación en la riqueza de especies o su incidencia (el número de parcelas en las que se presentan). Por otro lado, el modelo nulo r_1 da cuenta de las diferencias entre sitios (como las diferentes capacidades de carga) y, parcialmente, de las diferencias entre especies, siendo este encajamiento atribuible a la variación más allá de la riqueza o la incidencia observadas (Seoane *et al.*, 2013). Pero el encajamiento no es estadísticamente significativo para los índices T y NODF contrastados con el modelo nulo r_1 . Así que solo para los modelos nulos r_{00} y c_0 los índices dan un anidamiento claramente significativo, y se puede extraer de todo esto que el encajamiento observado puede explicarse por las diferencias en la riqueza y la incidencia de especies.

El reemplazamiento se daría por la sustitución de especies a lo largo del gradiente, formando unas tres agrupaciones de especies propias de los tres conjuntos de parcelas que se observan en la ordenación (**Fig. 4**), las bajas (1-4), medias (5 y 6) y altas (7-9). A pesar de que muchas especies se presentan exclusivamente en uno u otro de esos conjuntos, también hay bastantes que se presentan mayoritariamente en uno y en menor medida en otro conjunto (varias especies son abundantes en las parcelas bajas y escasas en las parcelas medias), y junto con las que están en todos, y las diferencias en riqueza, generan ese anidamiento observado. La

regresión del índice T frente a la altitud de las parcelas (**Fig. 7**) también representa un débil encajamiento altitudinal, y llama la atención una aparente agrupación de las parcelas en tres conjuntos que coinciden con los mencionados.

A propósito de la riqueza de especies, nos encontramos con que esta es mayor en torno a los 1300m de altitud, y en las parcelas situadas por debajo la riqueza aumenta con la altitud. En cambio, por encima de esa altitud, la riqueza disminuye hasta los 1900m y después aumenta ligeramente (**Tabla 1**). La influencia de la altitud sobre la riqueza se está estudiando actualmente en otro trabajo paralelo a este, en el que se abordará esa cuestión con mayor profundidad.

Este trabajo se enfoca en el patrón de variación espacial de las comunidades de hormigas (a lo largo del gradiente altitudinal detallado); la duración del estudio y el número de muestreos han sido adecuados para reflejar el patrón espacial en ese tiempo concreto, pero no han permitido un análisis exhaustivo de la variación de esas comunidades en el transcurso del tiempo. Los dos muestreos dieron resultados muy parecidos (y su análisis por separado no condujo a nada diferente a lo que resultaba del análisis combinado, motivo por el que aquí solo se exponen los resultados del análisis de datos combinados). Pero otros investigadores han encontrado que las comunidades de hormigas en gradientes altitudinales varían considerablemente en el tiempo, además de en el espacio; se ha observado su variación tanto interanual como a lo largo del año, y concretamente es entre estaciones del mismo año cuando los patrones cambian más, teniendo la variación interanual un menor efecto sobre los patrones de diversidad de hormigas (Bishop *et al.*, 2014).

En caso de saberse que las comunidades variasen muy poco con el tiempo (tardando mucho en cambiar), podría suponerse que un estudio puntual de las mismas arroja una visión de ellas a lo largo de más tiempo. Por lo mencionado antes, se puede decir que los resultados aquí mostrados son representativos de las comunidades de hormigas en el área de estudio durante el verano, y el haber realizado dos muestreos con casi dos meses de diferencia aporta una información más sólida de la composición de las comunidades de hormigas en la zona de estudio entre finales de la primavera y el verano, aunque no se pueda extenderlos a otras estaciones; pero sí se puede asumir que la variación entre el verano de 2014 y los veranos de otros años podría ser menor, por lo que estos resultados permiten plantear hipótesis de cierta fiabilidad de cara al futuro de esas comunidades de hormigas.

Esto es así porque, al haber menor variación interanual, la variación dentro de cada año significa que los patrones oscilan en función del clima, retornando a su estado propio de cada estación de un año para otro, con pocas variaciones entre esa estación y la misma del año anterior. Además esto plantea que precisamente el clima es uno de los principales agentes que regulan la variación de las comunidades de hormigas, siendo la temperatura uno de los factores fundamentales que controlan los patrones espaciales y temporales (Bishop *et al.*, 2014). Y en un escenario en el que el clima varía a lo largo de los años siguiendo una tendencia, cabe esperar por tanto que los patrones de diversidad varíen siguiendo esa tendencia, de manera que esas oscilaciones entre estaciones sigan teniendo lugar, pero el estado de las comunidades de hormigas en cada estación se modifique ligeramente año tras año, en una trayectoria de cambio direccional que lleve a una mayor diferenciación con el paso de los años.

Se prevé que el calentamiento climático altere la composición de los ensamblajes (grupos de especies), las dinámicas competitivas, y en consecuencia impacte en los procesos de los ecosistemas (Wiescher *et al.*, 2012). En particular, las hormigas son ecológicamente críticas en su papel como depredadoras, detritívoras y herbívoras (Diamond *et al.*, 2012). Si la variación del clima en la Sierra de Guadarrama altera su patrón de distribución, los pastizales podrían verse alterados al perder especies de hormigas que realizaban funciones clave, y al ser invadidos por otras especies de hormigas no presentes anteriormente en ciertas altitudes. Esto puede suceder porque, dado que el patrón encontrado tiene un fuerte componente de reemplazamiento, hay numerosas especies limitadas a rangos concretos de altitud, y la variación del clima (y en particular el aumento de la temperatura media anual) podría desplazar esos rangos de distribución, ascendiendo en el gradiente altitudinal.

La componente de anidamiento en el patrón nos indica que muchas de las especies pueden coexistir, y por tanto la competencia entre especies no será un problema grave en muchos casos, ya que aunque algunas aumenten su distribución a mayores altitudes, parte de las especies que se encontraban en sus nuevas áreas de distribución están también a menores altitudes, coexistiendo con las que aumentan su distribución; pero quizá se puedan dar algunos casos de exclusión competitiva entre algunas especies (si una al aumentar su rango de distribución obliga a otra a reducir el suyo desapareciendo de las cotas inferiores del mismo), pues el marcado reemplazamiento y el menor anidamiento apuntan a la presencia de competencia que afecta al patrón de distribuciones. Por su parte, las riquezas observadas en

las parcelas de mayores altitudes no sugieren que en los pastizales más altos haya una gran pérdida de especies con respecto a parcelas inferiores, por lo que no cabe esperar que la mera aparición de nuevas especies (por dispersión desde altitudes inferiores) vaya a poner en serio peligro la existencia de especies de rangos restringidos a las mayores altitudes; si estas especies exclusivas de las cotas más altas (que en nuestro estudio son *Lasius flavus*, *Myrmica lobicornis*, *Myrmica sulcinodis*, *Myrmica xavieri* y *Temnothorax albipennis*) se ven amenazadas, entonces se deberá más probablemente a la modificación del clima que a la variación de la composición de especies en los pastizales de alta montaña. En cambio, las especies que ya se presentan en todo el gradiente (*Tetramorium* spp.) muestran una mayor tolerancia a diferentes climatologías y a la competencia con el resto de especies, por lo que serán las que mejor resistan esos cambios.

Lo más preocupante de cara a una posible pérdida de especies de hormigas en pastizales será que el calentamiento climático genere la "muerte ecológica" en los puntos bajos de su rango de distribución altitudinal, suceso que se produce en el momento en que los organismos no puede escapar de su refugio térmico (Diamond *et al.*, 2012). Esto implica que si las temperaturas llegan a ser tan altas que limitan en gran medida el tiempo que las hormigas pueden pasar fuera de los hormigueros, buscando comida y desempeñando sus funciones ecológicas, tales funciones dejarían de ser realizadas en la medida adecuada para el ecosistema, de manera que el papel fundamental de algunas especies podría desaparecer, generando un cambio en las dinámicas del ecosistema del pastizal. Por tanto, no solo hay que tener en cuenta la posible extinción taxonómica local de especies de hormigas en determinadas cotas de altitud, sino que también conviene considerar el riesgo de extinción ecológica de esas especies, que se produce antes y tiene consecuencias más relevantes.

Finalmente, este estudio permite indicar varias vías de investigación para futuros trabajos. Desde una perspectiva puramente metodológica, sería interesante estudiar el efecto del esfuerzo de muestreo en la fiabilidad de la descripción de la comunidad, o en otras palabras, cuál es el mínimo esfuerzo necesario para recoger con suficiente precisión la composición de especies en un pastizal, ya que reducir el esfuerzo por pastizal puede permitir incrementar el número de parcelas de muestreo (o el número de muestreos). Y eso conduce a otro estudio importante, que sería por un lado establecer más parcelas a diferentes altitudes, recogiendo datos más minuciosos del gradiente que permitan analizar en detalle el patrón biogeográfico altitudinal y sus posibles variaciones entre diferentes rangos de altitud; y por otro lado,

establecer réplicas de las parcelas en otros pastizales situados a la misma altitud (o muy parecida), para obtener una riqueza media por altitud y una información más completa de los rangos de distribución de todas las especies.

Más interesante aún sería realizar el mismo tipo de estudio en otros ecosistemas, como matorrales y bosques de montaña, así como en ecosistemas similares sometidos a diferentes usos del suelo, de tal manera que se pueda comprobar el efecto del tipo de hábitat en los patrones altitudinales y sus diferentes perspectivas frente al cambio climático.

Otro enfoque importante es estudiar el patrón temporal de cambio de esas comunidades de hormigas, entre diferentes estaciones, y a lo largo de varios años. También convendría realizar estudios similares en otras cordilleras peninsulares, para comparar los diferentes patrones espaciales de las comunidades de hormigas ibéricas.

Lo más importante de cara a poder estimar el efecto del cambio climático en estas comunidades de hormigas será comprender los diferentes mecanismos por los que influirá en ellas, incluyendo otros factores climáticos diferentes a la temperatura, así como el efecto que tendrá en comunidades de otros organismos, y las interacciones entre estos y las hormigas. Este estudio aporta ya una información útil para poder realizar esas previsiones de escenarios futuros, pero estos no podrán completarse hasta que se analicen y se obtengan datos del resto de variables. Esto puede lograrse en parte realizando estudios similares para otros grupos taxonómicos.

Y por supuesto, el futuro de las comunidades de hormigas dependerá también de otros factores diferentes al cambio climático, como son el cambio en los usos del suelo o la introducción de especies invasoras, aspectos de gran importancia que plantean otras cuestiones.

Conclusiones

Podemos concluir tres puntos importantes de este trabajo:

En primer lugar, se ha comprobado que la altitud tiene un marcado efecto sobre la distribución de especies de hormigas en pastizales a lo largo del gradiente estudiado, separándolo en tres franjas de altitud, con especies características de los pastizales de cada

franja; los mayores cambios a lo largo del gradiente se han detectado aproximadamente en torno a los 1400m y los 1800m de altitud.

En segundo lugar, el patrón biogeográfico de la distribución altitudinal de esas comunidades de hormigas combina el reemplazamiento con el anidamiento de las especies, siendo considerablemente mayor la contribución del reemplazamiento.

Y en tercer lugar, el cambio concreto que cabe esperar en los rangos de distribución a causa del cambio climático es que tiendan a ascender en el gradiente altitudinal, con los límites superiores alcanzando mayores altitudes, y los límites inferiores de los rangos de distribución pueden ascender también (desapareciendo la especie de sus cotas más bajas), aunque algunas especies podrían mantener esos límites inferiores, mientras se dispersan a mayores altitudes y amplían así su rango en el gradiente montañoso estudiado. Además, se han encontrado cinco especies que parecen habitar solo en los pastizales de mayor altitud, de manera que son las más susceptibles de desaparecer del gradiente, y a las que convendrá dedicar una especial atención desde la conservación.

Bibliografía

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr., P.R., Lewinsohn, T.M. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116: 716-722.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Andrén, H. 1994. Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. *Oikos* 70: 489-491.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Baselga, A., Jiménez-Valverde, A., Niccolini, G. 2007. A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters* 3: 642-645.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona.
- Bishop, T.R., Robertson, M.P., Rensburg, J., Parr, C.L. 2014. Elevation-diversity patterns through space and time: ant communities of the Maloti-Drakensberg Mountains of southern Africa. *Journal of Biogeography* 41: 2256-2268.
- Cody, M.L. 1983. The Birds. En: *Island biogeography in the Sea of Cortez* (Case, T.J., Cody, M.L.). 210-245. University of California Press. Berkeley.
- Cook, R.R., Quinn, J.F. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia* 102: 413-424.

- Cutler, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* 5: 496-505.
- Cutler, A. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning* 28: 73-82.
- Darlington, P.J. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley and sons. New York.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Jiguet, F. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 2743-2748.
- Diamond, S.E., Sorger, D.M., Hulcr, J., Pelini, S.L., Del Toro, I., Hirsch, C., Oberg, E., 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: 448-456.
- Fielding, C.A., Whittaker, J.B., Butterfield, J.E.L., Coulson, J.C. 1999. Predicting responses to climate change: the effect of altitude and latitude on the phenology of the Spittlebug *Neophilaenus lineatus*. *Functional Ecology* 13 (Suppl. 1): 65-73.
- Gaston, K.J., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Lennon, J.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F., Blackburn, T.M. 2007. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 1567-1574.
- Guégan, J.F., Huguény, B. 1994. A nested parasite species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure. *Oecologia* 100: 184-189.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hecnar, S.J., M'Closkey, R.T. 1997. Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80: 371-381.
- Jenkins, C.N., Sanders, N.J., Anderson, A.N., Arnan, X., Brühl, C.A., Cerda, X., Ellison, A.M., Fisher, B.L., Fitzpatrick, M.C., Gotelli, N.J., Gove, A.D., Guénard, B., Lattke, J.E., Lessard, J-P., McGlynn, T.P., Menke, S.B., Parr, C.L., Philpott, S.M., Vasconcelos, H.L., Weiser, M.D., Dunn, R.R. 2011. Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions* 17: 652-662.
- Jonsson, B.G. 2001. A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia* 127: 309-313.
- Kodric-Brown, A., Brown, J.H. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology* 74: 1847-1855.
- Koleff, P., Gaston, K.J. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography* 11: 363-375.
- Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.

- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966-979.
- McLain, D.K., Pratt, A.E. 1999. Nestedness of coral reef fish across a set of fringing reefs. *Oikos* 85: 53-67.
- Moore, J.E., Swihart, R.K. 2007. Toward ecologically explicit null models of nestedness. *Oecologia* 152: 763-777.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H. 2013. Vegan: Community Ecology Package. *R package version 2.0-10*. <http://cran.r-project.org/package=vegan> (21/01/15).
- Patterson, B.D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59: 330-342.
- Patterson, B.D., Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- Patterson, B.D., Brown, J.H. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography* 18: 395-402.
- Seoane, J., Villén-Pérez, S., Carrascal, L.M. 2013. Environmental determinants of seasonal changes in bird diversity of Mediterranean oakwoods. *Ecological Research* 28(3): 435-445.
- Simberloff, D., Martin, J.L. 1991. Nestedness of insular avifaunas: simple summary statistics masking complex species patterns. *Ornis Fennica* 68: 178-192.
- Simpson, G.G. 1943. Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science* 241: 1-31.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N.J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Wiescher, P.T., Pearce-Duvet, J.M.C., Feener D.H. 2012. Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia* 169: 1063-1074.
- Wilson, J.B. 1987. Methods for detecting non-randomness in species co-occurrences: a contribution. *Oecologia* 73: 579-582.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Monserrat, V.J. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13:1873-1887.
- Worthen, W.B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76: 417-426.
- Wright, D.H., Reeves, J.H. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92: 416-428.

Anexo

Género	Especie	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9
Aphaenogaster	<i>A. dulcinea</i>	0	6	0	0	0	0	0	0	0
	<i>A. gibbosa</i>	0	9	16	19	0	0	0	0	0
	<i>A. iberica</i>	174	229	152	130	34	0	0	0	0
	<i>A. senilis</i>	0	0	0	10	0	0	0	0	0
Camponotus	<i>C. cruentatus</i>	2	0	0	6	0	0	0	0	0
	<i>C. foreli</i>	88	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>C. micans</i>	0	0	0	6	0	0	0	0	0
	<i>C. piceus</i>	0	0	0	6	0	0	0	0	0
Cataglyphis	<i>C. iberica (*)</i>	149	74	18	271	0	0	0	0	0
Crematogaster	<i>C. auberti</i>	1432	195	117	275	11	0	0	0	0
	<i>C. sordidula</i>	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Formica	<i>F. cunicularia</i>	0	0	0	1	0	4	0	2	0
	<i>F. fusca</i>	0	0	0	0	1	1	56	36	9
	<i>F. pratensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	<i>F. rufibarbis</i>	0	0	0	4	0	21	0	1	0
	<i>F. subrufa</i>	0	0	1	5	0	0	0	0	0
Goniomma	<i>G. blanci</i>	0	1	0	2	0	0	0	0	0
	<i>G. hispanicum</i>	1	18	6	11	0	0	0	0	0
Lasius	<i>L. alienus</i>	0	0	0	0	0	16	0	0	0
	<i>L. flavus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>L. grandis</i>	0	1	0	1	0	11	0	0	1
	<i>L. piliferus</i>	0	0	0	0	316	122	0	0	0
Messor	<i>M. barbarus</i>	224	1107	24	147	0	0	0	0	0
	<i>M. bouvieri</i>	9	150	1	87	0	0	0	0	0
	<i>M. capitatus</i>	8	13	300	72	28	0	0	0	0
	<i>M. hispanicus</i>	33	20	22	0	0	0	0	0	0
Myrmica	<i>M. aloba</i>	0	0	0	0	0	284	2	0	0
	<i>M. lobicornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	8
	<i>M. ruginodis</i>	0	0	6	0	0	0	0	0	0
	<i>M. sulcinodis</i>	0	0	0	0	0	0	9	0	3
	<i>M. xavieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Oxyprormymex	<i>O. saulcyi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Proformica	<i>P. ferreri</i>	0	73	71	0	442	0	0	0	0
	<i>P. nasuta</i>	0	52	45	0	28	0	0	0	0
Solenopsis	<i>Solenopsis sp.</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Tapinoma	<i>T. erraticum</i>	0	22	1056	144	0	0	0	0	0
	<i>T. madeirense</i>	0	9	0	3	0	0	0	0	0
	<i>T. nigerrimum</i>	0	0	269	262	0	0	0	0	0
Temnothorax	<i>T. albipennis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	<i>T. ibericus</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	0
Tetramorium	<i>T. ci. complex (**)</i>	29	89	90	286	76	83	72	106	131
	<i>T. forte</i>	1	266	122	0	0	0	0	295	0
	<i>T. semilaeve</i>	22	17	11	31	23	0	99	32	13

Tabla 3. Listado de especies encontradas entre ambos muestreos, con el número de ejemplares recogidos en cada parcela.

Nota: agrupamos en dos complejos de especies a varias especies que a día de hoy están pendientes de ser mejor clasificadas por los taxónomos:

(*) Por un lado un complejo al que se le ha asignado el nombre de la especie *Cataglyphis iberica*, que comprende ejemplares diferentes pertenecientes a especies pendientes de ser descritas, y que hasta ahora se clasificaban todas como esa única especie.

(**) Y por otro lado el complejo *Tetramorium caespitum-impurum*, con varias especies del género *Tetramorium* (excepto *T. forte* y *T. semilaeve*, que se pueden identificar separándolas del resto de las que se encontraron de ese género).

Patrones altitudinales de cambio en las comunidades de hormigas en pastizales de la Sierra de Guadarrama



FACULTAD DE
CIENCIAS



Omar Flores Rodríguez

22 de enero de 2015