

T. Rou. 24/27

T 4/22

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 8/6/01
ENTRADA NUM. 2158

UNIVERSIDAD DE GRANADA
30 MAYO 2001
COMISION DE DOCTORADO

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA

ECOLOGÍA DE ARTRÓPODOS DE LA ALTA MONTAÑA DE
SIERRA NEVADA: UNA APROXIMACIÓN A MÚLTIPLES
ESCALAS

TESIS DOCTORAL

ADELA GONZÁLEZ MEGÍAS
2001

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA

ECOLOGÍA DE ARTRÓPODOS DE LA ALTA MONTAÑA DE SIERRA
NEVADA: UNA APROXIMACIÓN A MÚLTIPLES ESCALAS

MEMORIA PRESENTADA POR LA LICENCIADA ADELA GONZÁLEZ
MEGÍAS PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

Los Directores



Fdo: Dr. **Francisco Sánchez-Piñero**



Fdo: Dr. **José María Gómez Reyes**



Fdo: Dr. **José Miguel Ávila Sánchez-Jofré**

Director del Departamento



Fdo: Dr. **Manuel García Gallego**

La Licenciada



Fdo.: **Adela González Megías**

Índice

Capítulo 1: Introducción general

Introducción	3
La alta montaña Mediterránea: Sierra Nevada	6
La fauna de artrópodos de Sierra Nevada: antecedentes	9
Objetivos	10
Bibliografía	11

Capítulo 2: Variación altitudinal en la abundancia y diversidad de artrópodos

Introducción	21
Métodos	23
Zona de estudio	23
Diseño de muestreo y análisis de las muestras	24
Cálculo de la diversidad de artrópodos	26
Caracterización del hábitat	27
Análisis estadísticos	28
Resultados	29
Descripción de la comunidad de artrópodos y coleópteros	29
Diferencias entre zonas en la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros	30
a) Fauna epigea	30
b) Fauna asociada a matorral	32
Relación entre la diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros con la altitud	34
a) Fauna epigea	34
b) Fauna asociada a matorral	36
Características del hábitat relacionadas con la diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros	37
a) Fauna epigea	37
b) Fauna asociada a matorral	38
Diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros asociados a <i>J. communis</i> y <i>H. spinosa</i>	38
a) Diferencias entre zonas en abundancia y diversidad	39
b) Relación entre la abundancia y diversidad con la altitud	41
Variabilidad temporal en la distribución de artrópodos y coleópteros	42
<i>Variabilidad estacional</i>	42
a) Fauna epigea	42
b) Fauna asociada a matorral	46
Discusión	48
Altitud y complejidad del hábitat: sus efectos en la abundancia y diversidad de artrópodos	49
Recambio faunístico y altitud	51
Efecto de la altitud en la distribución temporal de los individuos	53
Conclusiones	55
Bibliografía	56

Capítulo 3: Efecto de la heterogeneidad espacio-

temporal en las comunidades de artrópodos	
Introducción	64
Definición de heterogeneidad	67
Métodos	68
Zona de estudio	68
Diseño de muestreo y análisis de las muestras	68
Estima de la diversidad para cada escala considerada	69
Cuantificación de la heterogeneidad ambiental	70
Análisis estadísticos	71
Resultados	72
Abundancia de individuos y número de especies de coleópteros por hábitat	72
Variación espacio-temporal en los valores de abundancia, biomasa y diversidad	73
a) Artrópodos	73
b) Coleópteros	
Relación entre la diversidad y la heterogeneidad ambiental	75
a) Artrópodos	77
b) Coleópteros	77
Variación espacial en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental	78
a) Variación entre hábitat	78
b) Variación entre zonas dentro de hábitat	80
Variación temporal en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental	81
a) Variación entre años	81
b) Variación entre muestreos	82
Variación espacio-temporal en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental	83
a) Escala espacial	83
b) Escala temporal	87
Discusión	88
Variación espacio-temporal de la diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros: la importancia de los descriptores de la comunidad	88
Variación espacio-temporal en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental	91
Efecto de la escala en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental	95
Conclusiones	97
Bibliografía	98
Capítulo 4: Perturbación biótica por ungulados: efectos sobre las comunidades de artrópodos	
Introducción	110
Métodos	112
Zona de estudio	112
Diseño de muestreo y análisis de las muestras	112
Cálculo de la diversidad de artrópodos	114

Estructura del hábitat	114
Análisis estadísticos	115
Resultados	115
Diferencias entre zonas en la estructura del hábitat	115
Efecto de los ungulados en la abundancia y biomasa de artrópodos	116
a) Abundancia y biomasa de la fauna epigea	116
b) Abundancia y biomasa de la fauna asociada a matorral	119
Efecto de los herbívoros ungulados en la abundancia de gremios tróficos de artrópodos de la comunidad	121
a) Fauna epigea	121
b) Fauna asociada al matorral	122
Efecto de los herbívoros ungulados en la composición trófica de la comunidad	123
a) Fauna epigea	123
b) Fauna asociada a matorral	124
Efecto de la herbivoría por ungulados en la diversidad de artrópodos	125
a) Fauna epigea	125
b) Fauna asociada a matorral	126
Variabilidad estacional en los patrones de abundancia	127
a) Fauna epigea	127
b) Fauna asociada a matorral	129
Variabilidad estacional en los patrones de diversidad de coleópteros	130
a) Fauna epigea	130
b) Fauna asociada a matorral	132
Discusión	133
Efecto de los ungulados sobre los artrópodos y coleópteros: variabilidad espacial	134
Efecto de los ungulados sobre la comunidad de artrópodos vía la alteración de los recursos	136
Efecto de la variabilidad temporal en la abundancia y diversidad de artrópodos	139
Diversidad vs composición específica	141
Artrópodos vs coleópteros: la importancia del nivel taxonómico	141
Conclusiones	142
Bibliografía	142

Capítulo 5: Patrones de distribución espacial de *Timarcha lugens*

Introducción	152
Métodos	154
Historia Natural de <i>Timarcha lugens</i>	154
Zona de estudio	154
Distribución de <i>Timarcha lugens</i>	155
4) Análisis estadísticos	156
Resultados	158
Datos descriptivos de las poblaciones de planta hospedadora	158
Relación entre <i>Timarcha lugens</i> y la planta hospedadora	161
Variabilidad temporal en la abundancia de <i>T. lugens</i> dentro de población	162
Diferencias entre poblaciones de <i>H. spinosa</i> en la densidad de	

<i>Timarcha lugens</i>	163
Eventos de extinción de <i>T. lugens</i> en las poblaciones de <i>H. spinosa</i>	164
Densidad de individuos de <i>T. lugens</i>	165
Discusión	170
Efecto de la autocorrelación espacial	170
Condiciones climáticas vs calidad del recurso: Causas de la variabilidad entre poblaciones en la probabilidad de extinción y la densidad de <i>T. lugens</i> entre poblaciones	172
Extinción vs densidad de <i>T. lugens</i> : La importancia de la variabilidad temporal	177
Dinámica regional	178
Conclusiones	179
Bibliografía	180

Capítulo 6: Variabilidad espacio-temporal en los patrones de abundancia de *Timarcha lugens*

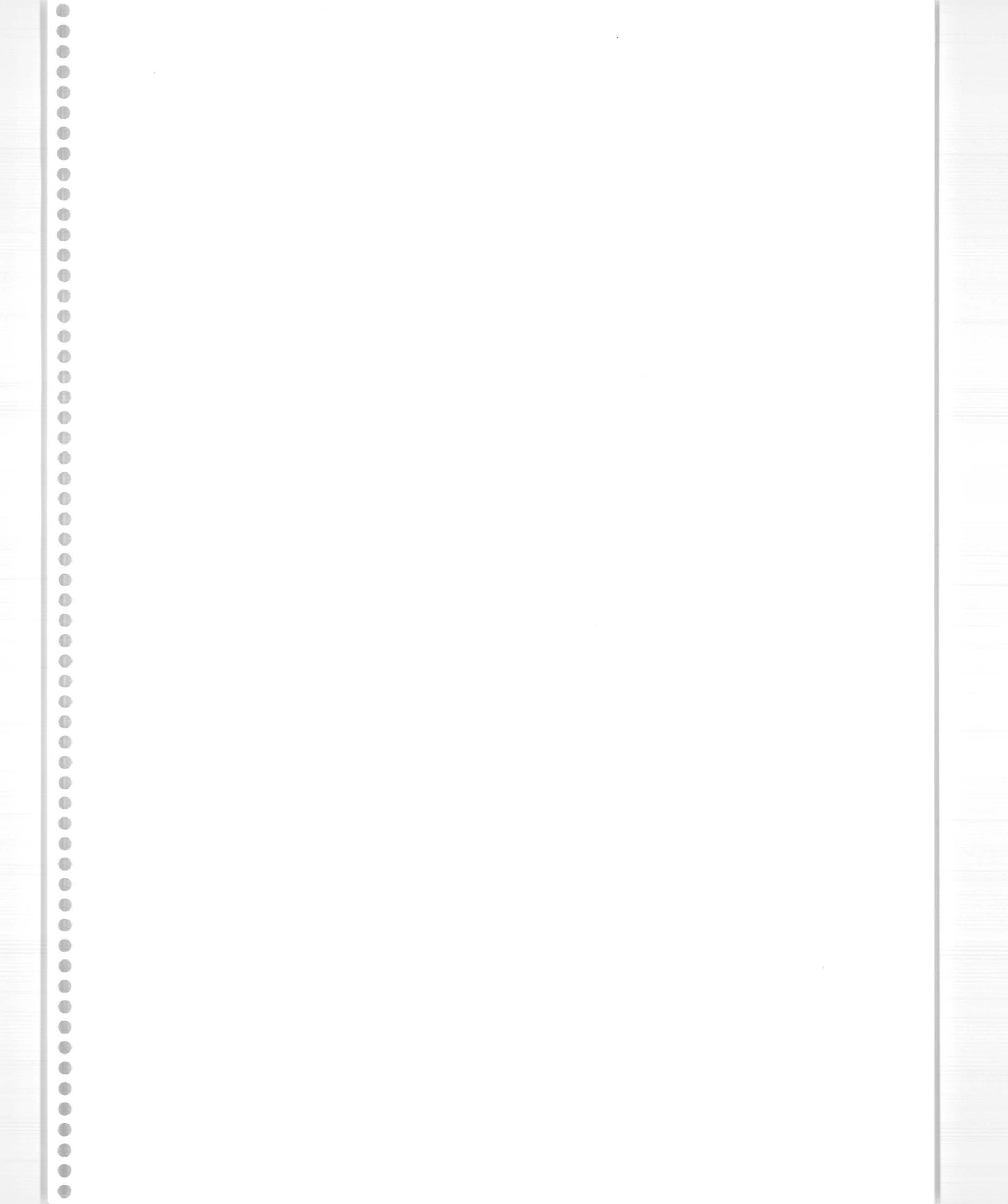
Introducción	190
Métodos	192
Zona de estudio	192
Diseño de muestreo y análisis de las muestras	192
Análisis estadísticos	194
Resultados	195
Tamaño de la población	197
Relación entre el tamaño de la planta y la abundancia de <i>T. lugens</i>	199
Tiempo transcurrido entre las recapturas	202
Distancias recorridas	203
Actividad copuladora	205
Supervivencia de los individuos	207
Discusión	208
Tasas de recaptura	208
Variabilidad estacional de la actividad	209
Selección de hábitat: movilidad y características del recurso	212
Conclusiones	217
Bibliografía	218

Capítulo 7: Las interacciones entre especies como mecanismos estructuradores de las comunidades de artrópodos

Introducción	226
El sistema de estudio	230
Historia natural de los principales herbívoros	232
Métodos	232
Zona de estudio	232
Diseño experimental	233
Toma de datos	234
Análisis estadísticos	235
Resultados	237
Efectividad del experimento y efecto caja	237
Efecto recíproco entre <i>T. lugens</i> y los ungulados	238

Efecto de los ungulados en la intensidad de daño por <i>T. lugens</i>	240
Efecto de la exclusión de <i>T. lugens</i> sobre los ungulados	241
Efecto de ungulados y <i>T. lugens</i> en la reproducción de las plantas	242
Efecto de los tratamientos sobre la abundancia de gorgojos	243
Efecto del experimento en la comunidad de artrópodos del follaje de <i>H. spinosa</i>	244
Discusión	251
Efecto recíproco entre los ungulados y <i>T. lugens</i>	251
Efecto de los herbívoros focales en <i>Ceutorhynchus</i> sp.	252
Efecto de los herbívoros focales sobre los insectos de las estructuras vegetativas del matorral	253
Efecto compensatorio de <i>T. lugens</i> a la exclusión de los ungulados	255
Efecto de las exclusiones sobre la diversidad y composición de la comunidad	256
Conclusiones	257
Bibliografía	257
Conclusiones	275

Introducción General



INTRODUCCIÓN

La comprensión de la Naturaleza está sometida a nuestra capacidad de aprehender su complejidad. Sin ningún género de duda, una de las propiedades más remarcables de los sistemas ecológicos, y responsable de gran parte de la complejidad que observamos, es su inherente variabilidad (Maurer 1999). Esta variabilidad es una consecuencia de la heterogeneidad del ambiente con el que necesariamente interaccionan los organismos, que ha provocado la aparición de una enorme diversidad sobre el planeta, cuya gran variedad de soluciones en aras a la supervivencia ha incrementado el mosaico ecológico que observamos. Esta combinación de diferencias físicas en el ambiente abiótico y de los organismos que lo utilizan puede resumir, de una forma intuitiva, la existencia de distintas escalas en la naturaleza.

La importancia de la escala ha sido evidente para ecólogos y geomorfólogos desde hace más de tres décadas (Allen & Starr 1982, Wiens 1989, O'Neill & King 1998, Ludwing et al. 2000). En el campo de la geomorfología, por ejemplo, el uso de la escala ha sido muy utilizado para tomar decisiones sobre cuales de las muchas escalas geológicas son necesarias para explicar los cambios específicos del paisaje (O'Neill & King 1998). Esta conexión entre la escala temporal y la escala espacial es también evidente en los procesos ecológicos (Addicott et al. 1987, Levin 1992, O'Neill & King 1998, Turner et al. 1995, Scheiner et al. 2000). Sin embargo, aunque desde hace años los ecólogos han reconocido la importancia que tiene la escala de observación en sus descripciones de la distribución y abundancia de las especies, la mayoría de ellos han pasado por alto si los patrones y los procesos que los producen son sensibles a los cambios de escala (Wiens 1989, Pimm 1991).

Con frecuencia los investigadores que se hacen las mismas preguntas llevan a cabo sus trabajos a escalas espaciales completamente distintas, lo cuál conduce a la obtención de resultados contradictorios (Wiens 1989). La capacidad de predecir fenómenos ecológicos depende de la relación entre la escala espacial y la escala temporal de variación. Por escala espacial nos referimos a la distancia entre dos puntos, área, etc., a la que debemos trabajar para que nuestro objeto de estudio cambie significativamente (microhábitat, escala local, mesoescala, escala regional). Un incremento en la escala espacial lleva asociado un incremento en la escala temporal (Wiens 1989). Cuando hablamos de escala temporal nos referimos al tiempo que uno debe esperar para obtener cambios significativo en la unidad que se este analizando (horas, días, estaciones, años, décadas etc., Powell 1989, Holling 1992).

La heterogeneidad ambiental es percibida de forma distinta por organismos de diferente tamaño, capacidad de movimiento, longevidad, etc., que se relacionan de forma distinta con su entorno y, por ello, la escala a la cual los organismos interaccionan con el ambiente va a variar entre taxones (Addicott et al. 1987, Holling 1992, Levin 1992, Turner et al. 1995, Scheiner et al. 2000). De esta forma, las propiedades de la escala van a ser diferentes entre diferentes tipos de organismos (herbívoros *vs* carnívoros, pequeños *vs* grandes), entre diferentes tipos de ambientes (zona muy productiva *vs* zona poco productiva), o entre diferentes momentos temporales (estación seca *vs* estación húmeda) (Holling 1992, Ludwig et al. 2000). Por tanto, la descripción de cualquier sistema va a depender de la escala espacial, de la escala temporal y del nivel de organización elegido (Wiens 1989).

Un término que a menudo se confunde con la escala es el nivel. Sin embargo, mientras que la escala se refiere a las dimensiones físicas de un fenómeno o entidad observado, el nivel se refiere a las diferentes secciones de organización en un sistema jerárquico organizado y son independientes de escalas particulares, ej. individuo, población, comunidad etc.. Así aunque un nivel de organización no es una escala puede tener una escala (Allen & Starr 1982, Allen 1998, O'Neill & King 1998).

Por escala también nos referimos a la escala de observación, las dimensiones espaciales y temporales a las cuales y sobre las cuales los fenómenos son observados. La escala de la observación tiene dos partes: el grano, que es el intervalo temporal o espacial mínimo en un conjunto de observaciones, y la extensión, que sería el área total o el tiempo total a las cuales se observa un grano particular (Addicott et al. 1987, Kotliar & Wiens 1990, Holling 1992, Palmer & White 1994, O'Neill & King 1998).

La escala a la cuál se estudia la Naturaleza puede tener importante efectos en los patrones observados, de forma que a diferentes escalas emergen diferentes patrones en prácticamente cualquier aspecto de un sistema ecológico (Addicott et al. 1987, Wiens 1989). Hay que tener en cuenta que un cambio de escala espacial y temporal puede crear homogeneidad frente a heterogeneidad, y viceversa, y la información contenida a un determinado nivel puede aparecer como un ruido a otro nivel (Holling 1992, Levin 1992, Dutilleul 1993, Scheiner et al. 2000). Por ejemplo, la relación entre el clima y la vegetación, que es tan aparente a una escala amplia, puede desaparecer a una escala menor como consecuencia de los efectos provocados por la competencia u otros procesos biológicos locales (Wiens 1989, Holling 1992). Aunque en algunas ocasiones es posible extrapolar resultados de unas escalas a otras (los denominados dominios,

Ludwing et al. 2000), es frecuente que la relación entre los patrones y los procesos cambie de forma muy acusada con la escala, por lo que extrapolar los resultados es muy difícil e incluso imposible (O'Neill et al. 1986, Addicott et al. 1987, Allen & Hoekstra 1992, O'Neill & King 1998, Ludwing et al. 2000). Esto se debe a que al aumentar de escala no sólo tiene lugar un aumento en el tamaño sino que los procesos en sí mismos cambian totalmente (Holling 1992, O'Neill & King 1998). Esta observación de dinámicas que cambian con la escala ha sido la base para desarrollar la teoría jerárquica en ecología, en la que se propone que la estructura espacial de la naturaleza esta intrínsecamente jerarquizada (Allen & Starr 1982, Kotliar & Wiens 1990, Holling 1992, O'Neill & King 1998, Ludwing et al. 2000), de forma que niveles inferiores están encajados en niveles superiores sucesivamente. Otros autores sugieren que la escala no se puede definir a intervalos fijos y determinados, sino que los patrones van a cambiar de forma gradual y continua como una función de la escala (Palmer & White 1994).

Cuál o cuales son las escalas de estudio adecuadas ha sido tema de controversia durante los últimos años por parte de la comunidad científica y, por supuesto, va a depender de los objetivos del estudio (O'Neill 1989, Powell 1989, Allen & Starr 1982, Allen & Hoekstra 1992, Palmer & White 1994). Desde hace años los ecólogos reconocen que definir un ambiente como heterogéneo y la forma en que se puede cuantificar depende de la escala de la observación y de la escala del patrón y el proceso que es estudiado (Palmer & White 1994, Ludwing et al. 2000).

Diversidad y heterogenidad

Una de las cuestiones más interesantes, a pesar de lo cual ha sido poco estudiada hasta la actualidad, es la escala a la que varía la diversidad y abundancia de los organismos (Menge & Olson 1990, Kolasa & Waltho 1998, Banks 1998, Bradshaw 1998). La diversidad con frecuencia varía dentro de una misma localidad (escala local), entre localidades en una región (mesoescala), y entre regiones (escala geográfica) (Caley & Schluter 1997, Menge & Olson 1990, Robinson et al 2000). Los factores que causan esta variación son tanto físicos como biológicos y su importancia como reguladores de los patrones de la comunidad van a variar también con la escala (Menge & Olson 1990, Kolasa & Waltho 1998, Banks 1998, Bradshaw 1998). Pero el número de especies y su variación con la escala esta tremendamente influenciada por la unidad mínima que hemos elegido para muestrear (el grano), así como por la escala máxima elegida (la extensión) (Palmer & White 1994, Gross et al. 2000).

El desarrollo de un marco teórico predictivo de la estructura de la comunidad debe de ser jerárquico, como modelos simples a escala local encajados dentro de otros modelo a mayor escala (Menge & Olson 1990, Palmer & White 1994, Rosenzweig & Ziv 1999). Esto debe ir necesariamente acompañado de estudios empíricos que explícitamente consideren la heterogeneidad subyacente al cambio de escala. Por ejemplo, aunque tradicionalmente se ha considerado que la diversidad de especies aumenta al reducirse la intensidad de las interacciones locales, tanto de competencia, según el principio de exclusión competitiva, como de depredación (Holt 1993, McLaughlin & Roughgarden 1993, Speight et al. 1999), muchos autores consideran que la diversidad aumenta con la escala de estudio (Menge & Olson 1990, Holt 1993, Palmer & White 1994, Caley & Schluter 1997). Una de las explicaciones a este resultado es que un aumento de escala lleva implícito un aumento de la heterogeneidad espacial (Addicott et al. 1987, Auerbach & Shmida 1987, Kotliar & Wiens 1990, Holt 1993). Un aumento de la heterogeneidad implica un mayor número de nichos potenciales, y por tanto, según la teoría del nicho, un mayor número de especies podrán ocupar estos nichos (Auerbach & Shmida 1987, McLaughlin & Roughgarden 1993, Huston 1994, Wettstein & Schmid 1999). La heterogeneidad es por tanto un concepto que va implícito en la escala, es decir, es escala dependiente o escala específico (Dutilleul 1998).

Para comprender los patrones de variación de la diversidad es necesario llevar a cabo estudios con un mayor nivel de resolución en los que pueda obtenerse información sobre como varía la distribución y abundancia de las especies en relación con las características del ambiente donde se desenvuelve. Esto lleva directamente al estudio de poblaciones de especies concretas, de los que podemos conocer como determinadas especies responden a las variaciones en el espacio y en el tiempo que se producen en su hábitat. Por este motivo, complementar los estudios de comunidades con otros estudios realizados en otros niveles de organización, como la población, permitiría obtener una visión más profunda del funcionamiento de los sistemas ecológicos.

La alta montaña mediterránea: Sierra Nevada

La heterogeneidad ambiental es especialmente alta en los ecosistemas mediterráneos, que soportan una de las biotas más diversas del mundo (Mittermeier et al. 1998, Blondel & Aronson 1999). Esta excepcional riqueza de plantas y animales en la región Mediterránea es la consecuencia de su complejidad topográfica, climatológica y edáfica

(Blondel & Aronson 1999). La complejidad topográfica es el resultado de las numerosas cadenas montañosas, originadas por la colisión de las placas tectónicas Africana y Euroasiática, que conforman esta región. La fuerte heterogeneidad de los paisajes mediterráneos constituyen, por otra parte, una consecuencia de las variables condiciones climáticas, especialmente influenciado por los contrastes de temperatura y humedad derivados de la fuerte estacionalidad de estos ambientes. De este modo, la sequía estival, por ejemplo, constituye uno de los factores mas limitantes y condicionantes de las comunidades vegetales y del paisaje.

La alta montaña se caracteriza por la duras condiciones climáticas a la que se ven sometidos los organismos que la habitan (Mani 1968, Block & Sømme 1983, Sømme 1989, Laether et al. 1993). Estas condiciones provocan que las altas cumbres actúen como auténticas islas, de forma que vamos a encontrar un alto grado de endemidad tanto vegetal como animal (Mittermeier et al. 1998, Blondel & Aronson 1999). Como ocurre en la mayoría de los ambientes terrestres, los artrópodos constituyen uno de los grupos dominantes debido a su abundancia y diversidad (Price 1984, Primack 1995, Stork 1997, Speight et al. 1999). Los artrópodos de la alta montaña van a presentar adaptaciones de tipo morfológico, fisiológico y comportamental, que les van a permitir la supervivencia y establecimiento de poblaciones en este tipo de ambientes (Mani 1968, Block & Sømme 1983, Sømme 1989, Laether et al. 1993, Sømme et al. 1996). Y por ello, van a constituir un fascinante objeto de estudio.

El presente estudio se ha llevado a cabo en el interior del Parque Natural y Nacional de Sierra Nevada, perteneciente al sector oriental de las cordilleras Béticas y que se sitúa entre las provincias de Granada y Almería. Existen varios factores que hacen a Sierra Nevada un lugar idóneo para la realización de este estudio: en primer lugar, muestra un gradiente altitudinal que va desde los 600 m en su base hasta los 3481 m de su pico más alto, el Mulhacén, hallándose representados todos los pisos bioclimáticos, principalmente el oro y crioromediterráneo, en los que se situarían nuestras zonas de estudio (entre los 2000 y los 3000 m de altitud). En segundo lugar, Sierra Nevada es el macizo montañoso más meridional de Europa que presenta comunidades alpinas.

El clima

Las zonas de estudio se encuentran localizadas en la región climática de la Alta Montaña (Rodríguez Martínez & Martín-Vivaldi 1996). Esta región climática

comprendería el espacio comprendido entre los 2000 m de altitud y las zonas de mayor altitud. La característica climática más destacable es un importante déficit térmico. Como consecuencia de la gran altitud, el aire se encuentra más enrarecido, al estar desprovisto de vapor de agua y de partículas sólidas que le permiten la captación de radiaciones solares o del calor oscuro procedente del recalentamiento del suelo. Las temperaturas medias para el invierno y el verano son respectivamente -2 y 15 °C (Roldán et al. 1996). Estas condiciones térmicas tan extremas existe prácticamente durante todo el año ya que es frecuente registrar incluso en verano temperaturas por debajo de cero grados.

Esta región se caracteriza por las altas tasas de precipitación que proceden de la confluencia de los efectos ciclónicos atlánticos, mediterráneos, e híbridos. La precipitación media es de aproximadamente 926 mm/año (Rodríguez Martínez & Martín-Vivaldi 1996), siendo el 95% de la precipitación en forma de nieve. La mayoría de las precipitaciones se registran en invierno (45.5%), seguido de la primavera (26.3%) y el otoño (20%), representando el verano escasamente el 7% de la precipitación total. Esto genera que la zona de estudio permanezca cubierta por la nieve desde principios de Noviembre hasta Abril, viéndose afectada por una fuerte sequía en los meses de verano (Montávez et al. 1996).

Flora

Derivado de su localización geográfica, las comunidades animales y vegetales de Sierra Nevada están compuestas de una mezcla de elementos de origen boreo-alpino con elementos de origen mediterráneo, lo que genera unas comunidades muy diversas (Molero et al. 1992). De hecho, Sierra Nevada presenta la flora más rica y variada de toda la región mediterráneo occidental, con más de 2000 especies de plantas, lo que representan la cuarta parte del total de la flora peninsular (Blanca, 1991). A esto hay que añadir que su importancia no radica sólo en la riqueza de especies, sino también en el nivel de endemidad; así, entre el 30 y el 40 % de las especies vegetales que habitan las altas cumbres de Sierra Nevada son endémicas del macizo (Blanca 1991). Además, la elevada heterogeneidad de las sierras Béticas, unida a su situación geográfica y a la complicada evolución geológica y climatológica de toda la cuenca del mediterráneo a partir del terciario, ha favorecido la aparición de vicarianza o procesos dispersivos particularmente complejos, así como que estas áreas actúen de refugio para elementos termófilos del pleistoceno (Balleto & Casale 1991).

La fauna de artrópodos de Sierra Nevada: antecedentes

La situación geográfica de Sierra Nevada así como su gran altitud han atraído la atención, desde hace bastante tiempo, de investigadores que han reconocido no sólo su importancia biológica, sino también la necesidad de su conservación. Por ello, desde el siglo XIX Sierra Nevada ha sido secularmente visitada por zoólogos de tan alto prestigio como Rambur o Rosenhauer.

Frente al interés por la botánica nevadense, destaca el hecho de que la fauna de Sierra Nevada ha escapado a la atención de la mayoría de los investigadores a pesar de ser asimismo rica, diversa y con alto grado de endemidad (Tinaut 1992). Sólo algunas especies de vertebrados emblemáticos, como la cabra montes *Capra pyrenaica* o el águila real *Aquila chrysaetos*, se han estudiado lo suficiente como para garantizar su conservación. Por el contrario, existe un gran desconocimiento de la fauna de artrópodos que habita el macizo nevadense. Y esto ocurre a pesar de que estos organismos son el principal componente de la diversidad biológica de la mayor parte de los ecosistemas terrestres (Willson 1987).

A pesar de lo señalado anteriormente, Sierra Nevada es una de las sierras Béticas en las que se ha realizado un mayor número de estudios sobre entomofauna, encontrándose gran número de citas de especies colectadas en este macizo montañoso en numerosos catálogos faunísticos y monografías taxonómicas. Los primeros trabajos publicados específicamente sobre la fauna de insectos de Sierra Nevada (por ejemplo, Español 1954, Rourier 1954, Mateu 1954) constituyen algunas de las primeras aportaciones sobre la diversidad de especies que habitan este sistema montañoso. Estos trabajos, sin embargo, estaban basados en colectas realizadas de modo puntual y no sistemáticas, ofreciendo sólo una visión muy parcial de la riqueza faunística de la Sierra Nevada. A partir de la década de los años setenta se comenzó el estudio de la entomofauna nevadense utilizando muestreos sistemáticos y mucho más rigurosos, que ofrecen una valiosa información sobre las especies de distintos grupos de insectos que habitan Sierra Nevada. Entre estos trabajos cabe citar los elaborados sobre distintos grupos de coleópteros (Sáinz-Cantero et al. 1985, 1987; Ávila & Pascual 1986, 1987, 1988, 1989), himenópteros (Tinaut 1984; Madero & Tinaut 1985, 1987), ortópteros (Pascual 1977, 1978), dípteros (Vilchez & Casas 1987), lepidópteros (Fernández-Rubio & Gómez 1972, Calle 1980, Pérez-López 1989) y plecópteros y efemerópteros (Alba 1979, 1981; Sánchez-Ortega & Alba 1989, 1990). En algunos de estos trabajos se

abordan cuestiones relacionadas con la ecología de comunidades, como el efecto de la altitud y los distintos pisos bioclimáticos sobre la composición de la fauna (Pascual 1977), la variación de los patrones fenológicos en las especies como consecuencia de los efectos de la altitud (Avila & Pascual 1988) o adaptaciones que aparecen en la fauna endémica del sureste ibérico (Cobos 1987). Recientemente, algunos trabajos han abordado y profundizado sobre la ecología y biología de especies habitantes de las zonas de alta montaña, como *Proformica longiseta* Collingwood (Fernández-Escudero 1994), *Baetica ustulata* Rambur (Barranco et al. 1995) o *Rossomyrmex minuchae* Tinaut (Ruano & Tinaut 1999).

En contraste con la cantidad de estudios faunísticos realizados, no existe, sin embargo, ningún estudio en el que se aborden los patrones de variación de la diversidad a lo largo del gradiente altitudinal o los efectos de la heterogeneidad, característica de los sistemas montañosos mediterráneos, sobre los patrones de diversidad y abundancia de artrópodos. Si bien el abundante material de artrópodos recolectado este trabajo incrementará el conocimiento que tenemos sobre la entomofauna nevadense, no podemos ofrecer un listado de las especies capturadas en el momento de la elaboración de esta memoria, dado que la mayor parte de este material se encuentra en estos momentos en proceso de determinación por diversos especialistas.

OBJETIVOS

El objetivo principal que planteamos en esta memoria es estudiar los patrones de diversidad y abundancia de los artrópodos de la alta montaña de Sierra Nevada considerando diferentes escalas espacio-temporales y distintos niveles de organización. Atendiendo a este objetivo, hemos dividido la memoria en dos bloques principales correspondientes a cada uno de los niveles de organización elegidos: la comunidad y la población.

La comunidad hace referencia al conjunto de artrópodos que aparecen en las zonas de estudio (Capítulos 2, 3 y 4). Este nivel ha sido estudiado tratando distintos componentes de su estructura como son la abundancia, la biomasa y la diversidad. Dentro de este nivel, en cada capítulo, hemos considerado un nivel taxonómico inferior, el orden Coleoptera.

Para estudiar el nivel de organización poblacional se eligió una especie abundante en las altas cumbres de Sierra Nevada, *Timarcha lugens* Rosenhauer (Chrysomelidae, Coleoptera) (Capítulos 4, 5 y 6). Esta especie ha sido seleccionada por

ser un coleóptero endémico de la alta montaña de Sierra Nevada. Este escarabajo es además monófago de un matorral almohadillado, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae).

Cada uno de los niveles de organización elegidos ha sido estudiado a diferentes escalas espaciales: mesoescala (seleccionando como principal fuente de heterogeneidad la altitud), y escala local (donde la principal fuente de heterogeneidad es la intrínseca de una determinada zona). Y a diferentes escalas temporales: estacionalidad y año.

El hecho de utilizar distintas escalas tanto temporales como espaciales nos permite por un lado, comprobar la relación entre los organismos objeto de estudio y la heterogeneidad estructural de cada una de las escalas tanto espaciales como temporales. Por otro lado, nos permite comprobar si estas relaciones se mantienen con la escala y nivel de organización elegido, e intentar identificar los patrones, si los hay, y los procesos que los originan. Esta organización permite subdividir cada uno de los bloques descritos en tres capítulos independientes:

En el Bloque 1, hemos considerado la comunidad de artrópodos (y coleópteros) a dos escalas espaciales distintas. En el capítulo 2 se hace un análisis de las variaciones altitudinales (mesoescala) de la diversidad y abundancia, así como identificar los posibles factores que determinan esta distribución. En los siguientes capítulos se hace un análisis a escala local de los efectos de la heterogeneidad estructural (Capítulo 3) y la provocada por una perturbación biótica (Capítulo 4) sobre distintos parámetros descriptores de la comunidad de artrópodos.

El Bloque 2 incluye ambas escalas espaciales referidas en el bloque anterior, pero a nivel de población. En el Capítulo 5 se estudia la distribución espacial y temporal de *T. lugens* a lo largo de todo su rango de distribución (mesoescala), así como se analizan los factores que determinan esta distribución. A continuación, a una menor escala espacial (escala local), abordamos la variación espacial y temporal en la abundancia y distribución de *T. lugens* dentro de una población de *H. spinosa*, su planta hospedadora (Capítulo 6), y analizamos como influye la heterogeneidad provocada por los herbívoros ungulados sobre *T. lugens*, su planta hospedadora y la comunidad de artrópodos asociados a *H. spinosa* (Capítulo 7).

BIBLIOGRAFÍA

- Addicott J. F., J. M. Aho, M. F. Antolin, D. K. Padilla, J. S. Richardson & D. A. Soluk
1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.

- Alba Tercedor J. 1979. Larvas de plec6pteros de las estribaciones de Sierra Nevada (Granada). Factores que intervienen en su distribuci6n. Bolet6n de la Asociaci6n espa1ola de Entomolog6a 3: 193-198.
- Alba Tercedor J. 1981. Datos ecol6gicos, distribuci6n y ciclos de desarrollo de efemer6pteros de Sierra Nevada. I. *Baetis maurus* Kimmins, 1938 (Efemeroptera, Baetidae). Actas I Congreso Espa1ol de Entomolog6a: 179-188.
- Allen T. & T. Starr 1982. Hierarchy. Perspective for ecological complexity. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 310 pp.
- Allen T. & Hoekstra T. 1992. Toward a Unified Ecology. Complexity in Ecological Systems Serie. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 382.
- Auerbach M. & A. Shmida 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. Trends in Ecology and Evolution 2: 238-242.
- Avila J. M. & Pascual F. 1986. Contribuci6n al estudio de los escarabeidos copr6fagos de Sierra Nevada. 2. Relaciones con la vertiente, naturaleza del suelo y el grado de dureza, humedad y vegetaci6n del sustrato. (Coleoptera, Scarabaeoidea). Bol. Soc. Port. Entomol. N6 77: 1-14.
- Avila J. M. & Pascual F. 1987. Contribuci6n al estudio de los escarabeidos (Coleoptera, Scarabaeoidea) copr6fagos de Sierra Nevada. 1. Introducci6n e inventario de especies. Bolet6n de la Asociaci6n espa1ola de Entomolog6a 11: 81-86.
- Avila J. M. & Pascual F. 1988. Contribuci6n al estudio de los escarabeidos copr6fagos de Sierra Nevada. 5. Autoecolog6a de las especies. Familia Scarabeidae y Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Eos-Revista espa1ola de Entomolog6a 64: 15-38.
- Avila J. M. & Pascual F. 1989. Los Scarabaeoidea (Col.) copr6fagos de los prados h6medos de alta monta1a en Sierra Nevada (Granada, Espa1a). Bolet6n de la Asociaci6n espa1ola de Entomolog6a 13: 57-65.
- Balleto E. & A. Casale 1991. Mediterranean insects conservation. En: Collins M. N. & J. A. Thomas (eds.), The conservation of insects and their habitats. Academic Press, London, UK, 121-142 pp.
- Banks J. 1998. The scale of landscape fragmentation affects herbivore response to vegetation heterogeneity. Oecologia 117: 239-246.
- Barranco, P., M.D. Campos & F. Pascual 1995. Findings concerning the ecology of *Baetica ustulata* (Rambur , 1838) (Orthoptera, Tettigoniidae). Zoologica baetica 6: 105-110.

- Blanca, G. 1991. Joyas Botánicas de Sierra Nevada. Editorial La Madraza, Granada, España, 171 pp.
- Block W. & L. Sømme 1983. Low temperature adaptations in beetles from the sub-antarctic island of South Georgia. *Polar Biology* 2: 109-114
- Blondel J. & J. Aronson 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean Region. Oxford University Press, Oxford, UK, 328 pp.
- Bradshaw G. A. 1998. Defining ecologically relevant change in the process of scaling up: Implications for monitoring at the "landscape level". En: Peterson D. L. & V. T. Parker (eds.), *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Columbia, EEUU, pp 227-249.
- Caley M. J. & D. Schluter 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78: 70-80.
- Calle J. 1980. Noctuidae recolectados en Sierra Nevada (Granada)(Contribución a los Noctuidae españoles, Nº 26). *Revista Lepidopterológica* 8: 201-202.
- Cobos A. 1987. La coleopterofauna endémica almeriense. *Graellsia* 43: 3-17.
- Dutilleul P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 1646-1658.
- Español F. 1954. Coleópteros de Sierra Nevada "Tenebrionidae". *Arch. Inst. Aclimatación Almería* 2: 111-122.
- Fernández-Escudero I. 1994. Estudio de la biología de *Proformica longiseta* Collingwood, 1978 (Hymenoptera, Formicidae). Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- Fernández-Rubio F. & M. R. Gómez 1972. Les Rhopalocéres et zygénes de la Sierra Nevada. *Alexandria* 7: 339-345.
- Gross K. L., M. R. Willig, L. Gough, R. Inouye & S. B. Cox 2000. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos* 89: 417-427.
- Holling C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 64: 447-502.
- Holt R. 1993. Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, EEUU, pp 77-88

- Kolasa J. & N. Waltho 1998. A hierarchical view of habitat and its relationship to species abundance. En: Peterson D. & V. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 55-78.
- Kotliar N. B. & J. A. Wiens 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- Leather S., K. Walters & J. Bale 1993. *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 255 pp.
- Levin 1992, The problem of patterns and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Ludwing J. A. 2000. A scaling rule for landscape patches and how it applies to conserving soil resources in Savannas. *Ecosystems* 3: 84-97.
- Madero A. & A. Tinaut 1985. Distribución altitudinal de los véspidos en Sierra Nevada (Granada, España) (Hymenóptera, Vespidae). *Actas congreso ibérico de Entomología* 2 (3): 383-392.
- Madero A. & A. Tinaut 1987. Fenología de los véspidos (Hym., Vespidae) en Sierra Nevada (Granada, España). *Boletín de la Asociación española de Entomología* 11: 159-169.
- Mani M. S. 1968. *Ecology and biogeography of high altitude insects*. R. W. Junk N. V. Publishers . The Hague, Holanda, 527 pp.
- Mateu J. 1954. Coleópteros de Sierra Nevada. Familias: Dytiscidae, Hydrophilidae, Dryopidae, Catopidae, Silphidae, Pselaphidae, Histeridae, Cleridae, Cantharidae, Dasytidae, Aderidae, Anthicidae. *Archivos del Instituto de Aclimatación* 2: 89-101.
- Mauren, B.A. 1999. *Untangling ecological complexity. The macroscopic perspective*. Chicago University Press, Chicago, IL, EEUU, 251 pp.
- McLaughlin J. F. & J. Roughgarden 1993. Species interactions in space. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 89-98.
- Menge B. A. & A. M. Olson 1990. Role of scale and environmental factors regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 52-57.
- Mittermeier R., N. Myers, J. N. Thomsen, G. de Fonseca & S. Olivieri 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12: 516-520.

- Molero J., F. Pérez & F. Valle 1992. Parque natural de Sierra Nevada. Paisaje, fauna, flora e itinerarios. Editorial Rueda, Madrid, 520 pp.
- O'Neill R. V. 1989. Perspective in hierarchy and scale. In: Roughgarden J, R. May & Levin S. (eds), *Perspective in Ecological Theory*. Princeton University Press, New Jersey, EEUU, pp 394.
- O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waides & T.F.H. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU, 253 pp.
- O'Neill R. V. & A. W. King 1998. Homage to St. Michael; or, Why are there some many books on scale? En: D. Peterson & V. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 3-16.
- Palmer M. W. & P. S. White 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *The American Naturalist* 144: 717-740.
- Palmer M. & P. S. White 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science* 5: 279-282.
- Pascual F. 1977. Estudio preliminar de los ortópteros de Sierra Nevada 1. Distribución altitudinal. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 1: 163-165.
- Pascual F. 1978. Estudio preliminar de los ortópteros de Sierra Nevada 5. Introducción general e inventario de especies. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 2: 49-63.
- Pérez-López F. J. 1989. Aproximación a un catálogo de los noctuidos de Sierra Nevada. Tesis de Licenciatura, Universidad de Granada, Granada, 441 pp.
- Pimm. S.L. 1991. *The balance of Nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. Chicago University Press, Chicago, IL, EEUU, 434 pp.
- Primack R. B. 1995. *A primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, EEUU, 277 pp.
- Powell T. 1989. Physical and biological scales of variability in lakes, estuaries, and the coastal ocean. In: Roughgarden J, R. May & Levin S. (eds), *Perspective in Ecological Theory*. Princeton University Press, New Jersey, EEUU, pp 394.
- Robinson W. D., J. D. Brawn & S. K. Robinson 2000. Forest bird community structure in central Panama: influence of spatial scale and biogeography. *Ecology* 70: 209-2235.
- Rosenzweig M. L. & Y. Ziv 1999. The echo pattern of species diversity: pattern and processes. *Ecography* 22: 614-628.

- Rourier A. 1954. Coleópteros de Sierra Nevada "Curculionidae". Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería 2: 123-138.
- Ruano F. & A. Tinaut 1999. Raid process, activity pattern and influences of abiotic conditions in *Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera: Formicidae), a slave-maker ant species. Insectes Sociaux 46: 341-347.
- Sáinz-Cantero C. E., A. Sánchez Ortega & J. Alba Tercedor J. 1985. Datos de la distribución y autoecología de los coleópteros Dryopidae en Sierra Nevada (España). Actas del Congreso ibérico de Entomología 2: 333-341.
- Sáinz-Cantero C. E., A. Sánchez Ortega & J. Alba Tercedor 1987. Distribución y autoecología de Hydraenidae (Col.) en Sierra Nevada (España). Boletín de la Asociación española de Entomología 11: 355-365.
- Sánchez Ortega A. & J. Alba Tercedor 1989. Características de fenología y distribución de especies de las especies de Plecópteros de Sierra Nevada (Insecta, Plecoptera). Boletín de la Asociación española de Entomología 13: 213-230.
- Sánchez Ortega A. & J. Alba Tercedor 1990. Los Plecópteros de Sierra Nevada (Granada, España). Zoologica Baetica 1: 77-146.
- Scheiner S., S. Cox, M. Willig, G. Mittelbach, C. Osenberg & M. Kaspari 2000. Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. Evolutionary Ecology Research 2: 791-802.
- Sømme L. 1989. Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. Biological Review 64: 367-407
- Sømme L., R. L. Davidson & G. Onore 1996. Adaptations of insects at high altitudes of Chimborazo, Ecuador. European Journal of Entomology 93: 313-318.
- Stork N. E. 1997. Measuring global biodiversity and its decline. En: Readka-Kudla M. J., D. E. Wilson & O. Wilson (eds.), Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. 438-489 pp.
- Tinaut A. 1984. Estudio de los formícidos de Sierra Nevada. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada.
- Tinaut A. 1992. Fauna. En: Molero J., F. Pérez y F. Valle. Parque Natural de Sierra Nevada. Editorial Rueda.
- Vilchez A. & J. Casas 1987. Quironómidos (Diptera) de los ríos de Sierra Nevada (Granada, España). En Toja J. (Eds), Actas del 4º Congreso Español de Limnología. Sevilla, 5-8 de mayo de 1978. Servicio de publicaciones, Universidad de Sevilla, Sevilla. 223-232.

- Wettstein W. & B. Schmid 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36: 363-373.
- Wiens J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.



**Capítulo 2: Variación altitudinal en la abundancia y diversidad de
artrópodos.**

INTRODUCCIÓN

El rango geográfico de la mayoría de las especies depende de una miríada de factores, entre los que destacan especialmente las condiciones abióticas, las interacciones con otras especies acompañantes, la capacidad de dispersión y la distribución y abundancia de sus principales recursos (Andrewartha & Birch 1954, MacArthur 1972, Rapoport 1975, McLaughlin & Roughgarden 1993, Huston 1994, Brown 1995, Jay-Robert et al. 1997). Sin embargo, debido a que todos los ambientes son heterogéneos a varias escalas espaciales, con la consiguiente variación en el ambiente ecológico que esto conlleva (Wiens 1989, Levin 1992, McLaughlin & Roughgarden 1993), las especies no presentan iguales abundancias a todo lo largo de su rango de distribución (McLaughlin & Roughgarden 1993, Huston 1994). Un patrón prominente de variación en las condiciones ecológicas que se repite para casi cada especie estudiada ocurre cuando nos movemos desde el centro del área de distribución, donde las condiciones son cercanas al óptimo requerido por esa especie, hacia zonas marginales, donde disminuye la calidad de las condiciones ambientales (Lawton et al. 1987, Huston 1994, Brown 1995, Kolasa & Waltho 1998). Esto provoca que la abundancia de las especies varíe de forma gradual rastreando esta variación en sus requerimientos (Huston 1994, Hanski 1997, Stacey et al. 1997). Este gradiente de abundancia puede estar dirigido por un cambio en los recursos, lo que se denomina gradiente de recurso, o por un cambio gradual en las condiciones abióticas, lo que se denomina gradiente de regulación (Huston 1994).

Uno de los gradientes de abundancia más comunes y dramáticos es el que tiene lugar con la altitud (Huston 1994, Körner 1999). El factor principal que cambia con la altitud es la temperatura, aunque otros factores importantes como la disponibilidad de agua, la presión y la disponibilidad de nutrientes en el suelo, también cambian en este gradiente (Mani 1968, Huston 1994, Sømme 1989). Trabajos realizados desde mediados del siglo pasado ponen de manifiesto que un cambio en el gradiente altitudinal lleva asociado un cambio en la riqueza de especies (Turner & Broadhead 1974, Lawton et al. 1987, Gauld 1987, McCoy 1990, Stevens 1992, Rahbek 1995, Sánchez-Rodríguez & Baz 1995). Sin embargo, este cambio con la altitud puede ser negativo, de forma que conforme aumentamos en altitud la riqueza de especies disminuye (Pascual 1978, Stevens 1992, Sánchez-Rodríguez & Baz 1995). Puede ser nulo, en determinados grupos de insectos asociados a determinadas plantas hospedadoras (Lawton et al. 1987), e incluso positivo en grupos como abejas o psocópteros (Turner & Broadhead 1974, Gauld 1987). A veces, la riqueza de especies es menor en las zonas más bajas y más

altas del rango altitudinal y mayor en las zonas intermedias (ver McCoy 1990 para revisión). Algunos autores ponen de manifiesto que los picos a altitudes medias pueden ser un efecto derivado de la corta duración de los muestreos (Wolda 1987a). Uno de los principales problemas a la hora de la comparación entre localidades es la escala temporal a la que los estudios usualmente se llevan a cabo. Los resultados para una determinada variable entre estudios que se han realizado en diferente años o estaciones, o que tienen diferente duración, pueden ser diferentes debido otros factores distintos al que se está analizando (Underwood & Petraitis 1993).

Los factores generales que van a influir en la diversidad de especies son muy variados e incluyen además del clima, la estructura del hábitat, la productividad, los factores geográficos (tamaño del área y grado de aislamiento) y los factores históricos (Gutiérrez 1997, Jay-Robert et al. 1997, Wettstein & Schmid 1999). En un gradiente altitudinal, un aumento en altitud implica cambios en el tipo de comunidades vegetales, tanto en su diversidad como en su fenología y estructura, lo que provocará cambios en la comunidad de insectos, tanto a nivel de abundancia como de composición y diversidad (Mani 1968, Lawton et al. 1987). Es de esperar, además, que un aumento en la altitud lleve implícito un cambio en los picos de actividad de las especies, ya que las condiciones climáticas adecuadas estarán desplazadas temporalmente (Lawton et al. 1987).

Se ha propuesto que este cambio de la riqueza de especies con la altitud puede ser debida a varios procesos no excluyentes (Lawton et al. 1987, Rahbek 1995): a) una reducción del área del hábitat conforme aumenta la altitud, b) una reducción de la productividad primaria, c) ambientes más extremos e impredecibles y c) una disminución en la diversidad de los recursos, etc. (Sánchez-Rodríguez & Baz 1995, Romero-Alcaraz & Avila 2000). La alteración del hábitat por parte de los seres humanos, mediante repoblaciones, agricultura, ganadería etc., es otra de las causas principales que pueden ayudar a explicar los patrones obtenido en la distribución altitudinal de las especies (Sánchez-Rodríguez & Baz 1995, Wettstein & Schmid 1996, Romero-Alcaraz & Avila 2000).

Si bien hoy en día es difícil encontrar zonas naturales sin alteración antrópica, el estudio en zonas poco manejadas o sometidas a una misma alteración a lo largo de todo el gradiente de estudio nos permitiría disminuir la importancia que este tipo de eventos tienen sobre la comunidad a estudiar. Aunque no exentas de manejo, las zonas de alta montaña, por encima del límite forestal, han sido tradicionalmente poco alteradas, salvo

en el caso de la ganadería y el turismo. Estas zonas se caracterizan además por una complejidad climática que van a influir de forma fundamental la comunidad tanto vegetal como animal que vive en ellas (Mani 1968, Sømme 1989).

El objetivo principal de este capítulo es estudiar la variación altitudinal de la diversidad de artrópodos en general y de coleópteros en particular en las zonas altas de Sierra Nevada. Los objetivos parciales de este estudio son: 1) Comprobar si existen diferencias entre las zonas estudiadas en la abundancia y diversidad de los artrópodos y coleópteros epigeos y asociados a matorral; 2) Comprobar si existe alguna relación entre la altitud y la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros asociados a ambos sustrato; 3) Comprobar la relación existente entre la abundancia o la diversidad y algunas características estructurales del hábitat; 4) Estudiar para los artrópodos y coleópteros asociados a *Juniperus communis* y *Hormathophylla spinosa*, si hubo diferencias entre zonas en la abundancia y diversidad, y si estos parámetros están relacionados con la altitud; y 5) Estudiar la distribución temporal de la diversidad de artrópodos y coleópteros, y comprobar si hubo diferencias entre zonas en dicha distribución.

MÉTODOS

Zona de estudio

Este estudio se centra en la alta montaña de Sierra Nevada (piso oromediterráneo), dentro del actual Parque Nacional, entre los 2000 y los 3000 metros de altitud. Entre estas altitudes tienen lugar tres comunidades vegetales características de la alta montaña mediterránea. Una comunidad de matorral almohadillado (2000-2300 m), situado en suelo calizo-dolomítico, que está representado principalmente por *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Erinacea anthyllis*, *Ononis tridentata*, *Juniperus sabina* y *Juniperus communis*. El piornal-enebral (2300-2500m), situado sobre suelo silíceo que está representado principalmente por *Genista versicolor*, endemismo de la alta montaña de Sierra Nevada, *Juniperus communis*, *Helianthemum croceum* y *Festuca indigesta*. Y por último, el matorral almohadillado de la serie silícea (2500-3000 m), en la que se distribuye un pequeño matorral pulvinular y/o espinescente compuesto por *Hormathophylla spinosa*, *Arenaria pungens*, *Astragalus sempervirens*, *Thymus serpyllodes*, *Helianthemum croceum*, y dominado principalmente por gramíneas, como *Festuca indigesta*, *Festuca spadicea* (Tabla 2.1). El porcentaje de cobertura disminuye

conforme aumentamos en altitud dando paso a zonas más abiertas donde además los matorrales son de menor altura (Tabla 2.1).

	Altura (m)									
	2000	2100	2200	2300	2400	2500	2600	2700	2800	2900
Leñosas										
<i>Juniperus sabina</i>	7.32	11.74	3.6	3.75	0	0	0	0	0	0
<i>J. communis</i>	0	7.54	9.73	2.66	23.69	4.38	7.76	2.38	1.55	0
<i>Genista versicolor</i>	0	0	0	41.50	8.25					
<i>Ononis aragonensis</i>	0.70	6.38								
<i>Astragalus granatensis</i>	19.97	13.88	25.73	0	0	0	0	0	0	0
<i>Astragalus sempervirens</i>	0	0	0	0	0	0.1	2.90	0	0	0
<i>Prunus sp.</i>	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis hispanica</i>	11.45	2.74	2.27	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vella spinosa</i>	6.80	8.21	7.6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hormathophylla spinosa</i>	0	0.14	0.13	0	0	10.69	5.66	0.46	2.80	4.64
<i>Erinacea antillis</i>	6.45	0.7	5.73	0	0	0	0	0	0	0
Rosacea	0	0	0.8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Satureja intricata</i>	0	0.42	0.13	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helianthemum sp.</i>	0	0	0	0.1	1.18	0	0	0	0	0
<i>Reseda complicata</i>	0	0	0	0	0	0.14	0.1	0.2	1.24	0.28
<i>Sideritis glacialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2.35	0.1	1.12
<i>Thymus serpyllodes</i>	0	0	0	0	0.13	3.43	6.84	9.69	7.14	0
Dicotiledóneas										
<i>Arenaria imbricata</i>	0	0	0	0	0	0.27	0	0.69	0.1	2.95
<i>Marrubium supinum</i>	0	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduus sp.</i>	0	0	1.07	0	0	0.55	0.40	1.53	0	0
Herbáceas	5.86	3.72	10.67	1.25	1.05	2.20	3.16	0.1	0.31	3.23
Monocotiledóneas										
<i>Festuca sp.</i>	0	0	2.53	10.91	18.88	3.29	4.47	2.08	6.52	0.14
Otras Gramíneas	0	0	0	1.25	1.05	2.74	3.55	21.11	0.31	0
Suelo desnudo	25.43	23.49	26.27	31.22	33.25	12.19	11.18	22.84	9.32	20.08
Piedra	14.11	19.78	3.07	6.50	11.13	60.14	53.55	36.33	70.19	67.56
Matorral seco	0.27	1.19	0.27	0.96	1.44	0	0.26	0.35	0.62	0
Diversidad (H')	1.73	1.79	1.92	1.04	1.27	1.77	1.95	1.40	1.51	1.42
Altitud matorral	19.39	17.58	19.62	18.23	8.39	2.99	2.77	3.13	1.41	0.91
C.V vertical	1.16	1.27	1	1.05	1.39	2.06	1.75	1.44	2.23	3.89

Tabla 2.1. Porcentaje de cobertura de las principales especies de plantas y otras características del hábitat para cada una de las zonas muestreadas a distintas altitudes.

El clima pertenece al tipo de Montaña mediterránea. Las temperaturas medias para el invierno y el verano son respectivamente -2 y 15 °C (Roldán et al. 1996). La precipitación media es de aproximadamente 1600 mm/año (Rodríguez Martínez & Martín-Vivaldi 1996), siendo el 95% de la precipitación en forma de nieve. Esto genera que la zona de estudio permanezca cubierta por la nieve desde principios de Noviembre hasta Abril. A partir de estos meses la zona se ve afectada por una fuerte sequía en los meses de verano (Montávez et al. 1996).

Diseño de muestreo y análisis de las muestras

Se seleccionaron diez zonas de muestreos entre los 2000 y los 3000 metros de altitud, siendo la cota de altitud mínima entre cada una de las zonas de 100 m. Atendiendo a esta distribución seleccionamos tres zonas que pertenecen al matorral almohadillado de

la serie caliza (2000-2200 m de altitud), dos zonas en el piornal-enebral de la serie silicea (2300-2400) y cinco zonas en el matorral almohadillado de la serie silícea (2400-2900 m de altitud, Tabla 2.1). En cada una de las zonas se muestreó tanto la fauna epigea como la fauna asociada a matorral.

Para el muestreo de la fauna epigea en cada uno de las zonas seleccionadas se colocaron doce trampas de caída libre sin cebar. Este tipo de trampas es considerada una de las técnicas más eficaces para la estima de las comunidades de artrópodos epigeos (Adis 1979, Greeslade 1964, 1973, Sutherland 1996). Las muestras se distribuyeron en hilera separadas al menos 2 m de distancia para posibilitar la independencia de cada una de ellas (Thomas & Sleeper 1977, Adis 1979). Se emplearon botes de plástico de 65 mm de diámetro y 90 mm de altura. Los botes eran de color blanco, dado el menor efecto atractivo de este color sobre la mayoría de los insectos (Muirhead-Thomson 1991), y se llenaban entre 1/2 y 1/3 con una disolución de hidrato de cloral de 10 g./l. y jabón, para evitar la desecación, disminuir el congelamiento y disminuir la tensión superficial del agua para los insectos de pequeño tamaño. Se ha elegido un período de 48 horas para la retirada de las trampas ya que es el recomendado por diversos autores para obtener muestras representativas de la comunidad de artrópodos (Adis 1979), evitando el efecto de vaciado (Southwood 1978).

Para el muestreo de la fauna asociada a matorral se utilizó el método de vareo (Cooper & Withmore 1990, Sutherland 1996). Este método consiste en golpear las plantas con una vara durante un cierto período de tiempo con el fin de recolectar, mediante una bandeja de plástico de 18.5 x 27.5 cm, los artrópodos que se encontraban en la planta. El tiempo de vareo elegido fue de 20 segundos/planta. Esta metodología ha sido empleada de forma satisfactoria en estudios anteriores y permite el máximo de capturas causando el mínimo daño a la planta (Sánchez-Piñero 1994, Romero-Alcaráz 1999). Los individuos recolectados se introducían en bolsas de celofán y eran transportados al laboratorio para su posterior determinación. En cada muestreo se varearon diez pies de planta de las especies de plantas leñosas más abundantes y representativas de cada uno de las zonas: En la zona 1, situada a 2000 m de altitud, se vareó *Juniperus sabina*, *Vella spinosa*; En las zonas 2 y 3, a 2100 y 2200 m de altitud, *Juniperus communis*, *Vella spinosa*, *Astragalus granatenses*, *Ononis aragonensis* y *Erinacea anthyllis*. En las zonas 4 y 5 situados a 2300 y 2400 m, *Juniperus communis* y *Genista versicolor*. En las zonas 6 y 7, a 2500 y 2600 m, *Hormathophylla spinosa* y *Juniperus communis*. En la zona 8, a 2700 m de altitud, *Reseda complicata* y *Juniperus*

communis. En la zona 9, a 2800 m, *Hormathophylla spinosa* y *Juniperus communis*, y por último, en la zona 10, localizada a 2900 m de altitud, *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata*.

El muestreo para ambos tipos de fauna se realizó cada quince días desde Mayo de 1997 a Abril de 1999. Tanto la ubicación de los botes de caída como la identidad de las plantas muestreadas variaron entre muestreos. Las muestras eran analizadas posteriormente en el laboratorio mediante una lupa binocular. Los especímenes se medían y se determinaban hasta nivel de orden y, en los casos en los que era posible, hasta familia. En el caso de los coleópteros todos los individuos fueron identificados a nivel de especie en la mayoría de los casos, y como morfo-especies cuando esto no fue posible. La utilización de morfo-especies, sobre todo para estudios sobre conservación, ha sido altamente recomendada cuando no es posible una determinación taxonómica más fina debido al escaso margen de error cometido (Olson 1994, Moran et al. 1994, Oliver & Beattie 1996, Perfecto et al. 1997). Para cada uno de los individuos recolectados estimamos el peso seco (W , en mg) utilizando una ecuación alométrica del tipo $W = a L^b$ (ver Hódar 1996). Usamos ecuaciones específicas para cada tipo de artrópodo en vez de una ecuación general, ya que las ecuaciones específicas estiman de una forma mucho más rigurosa la biomasa del individuo (Hódar 1996).

Calculo de la diversidad de artrópodos

La diversidad se calculó para las familias de artrópodos y para las especies de coleópteros. Se usaron cuatro índices de diversidad. 1) riqueza específica, o número de especies o familias por muestra, 2) riqueza numérica, que se halla dividiendo la riqueza específica por el número de individuos capturados, y se uso para minimizar los problemas que surgen cuando los grupos a los que se les quiere comparar la diversidad tienen también distinta abundancia (Magurran 1988), 3) el índice de Shannon-Weiner (H'), y 4) el índice de Hulbert (HP'). Aunque el índice the Shannon-Wiener es el más usado en la literatura, confunde la riqueza específica con la equitatividad en una sola medida y está fuertemente sesgada por el tamaño muestral (Ludwig & Reynolds 1988). Este problema es superado por el índice HP' de Hulbert, que es la probabilidad de que dos individuos muestreados al azar en una comunidad pertenezcan a dos especies diferentes (Probabilidad de Encuentro Interspecífico, o PIE en inglés, Gotelli and

Entsminger 2000). Todos los índices fueron generados por un proceso de aleatorización usando el programa EcoSim v5.53[®] (Gotelli & Entsminger 2000).

La utilización de más de un índice de diversidad se debe a que no todos los estudios realizados en los que se usan estos índices de diversidad utilizan el mismo índice. De esta forma podemos comparar nuestros resultados con los obtenidos por otros autores de una forma más sencilla. Además, cada uno de los índices de diversidad ofrece una faceta diferente de la biodiversidad, de forma que la diversidad no puede expresarse en una única dimensión, desde un punto de vista de la conservación, una única medida de biodiversidad no sería nunca apropiada (Purvis & Hector 2000). El aumento de escala espacial o temporal implicó un nuevo análisis de diversidad utilizando en cada una de las ocasiones el número total de familias o especies totales capturados. Calculamos el índice de similitud cuantitativo de Morisita-Horn (Magurran 1988) para comparar la composición de especies de coleópteros y de familias de artrópodos en cada uno de los hábitat y muestreos.

Caracterización del hábitat

Para determinar la estructura del hábitat utilizamos una variación del método descrito por Wiens & Rotenberry (1981), para medir cobertura horizontal y complejidad vertical. En cada una de las zonas se realizaron 5 transectos de 100 m de longitud. En cada uno de los transectos, a cada intervalo de un metro se tomaron 3 puntos de contacto mediante el uso de una vara graduada: un punto perteneciente al centro del transecto y dos puntos situados a un metro de distancia a derecha e izquierda del transecto. Esto representó un total de 300 puntos de contacto por transecto y 1500 por zona.

La cobertura horizontal se estimó como el porcentaje de puntos en los que la vara contactaba con suelo sin vegetación, piedra, plantas leñosas, dicotiledóneas, monocotiledóneas, y matorral seco, distinguiendo entre las distintas especies vegetales hasta donde fue posible. La complejidad vertical del hábitat se calculó considerando los porcentajes medios estimados de cobertura vegetal a distintas alturas, tomando intervalos de 10 cm. Para ambas medidas descriptivas del hábitat calculamos el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), y el índice de equitatividad PIE de Hulbert (HP'). Como medida de la heterogeneidad vertical utilizamos el coeficiente de variación de las alturas obtenidas (Tabla 2.1).

Análisis estadístico

El número de insectos por bote o por vareo no se ajustó a una distribución normal ni siquiera tras ser transformadas. Por este motivo, la variación en abundancia entre zonas fue explorada estadísticamente mediante modelos lineales generalizados (Proc GENMOD, SAS 1997) con término de interacción, introduciendo como covariante el año de estudio, y como variable dependiente el número de insectos. Este tipo de modelo permite utilizar variables dependientes con distribuciones alejadas de la normalidad (Lindsey 1997, SAS 1997). En nuestro caso, ajustamos el número de insectos por bote o por vareo a una distribución de Poisson, usando como función de enlace la función logarítmica. Para comprobar si existía relación entre las variables descriptivas del hábitat y los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros, y si esta relación era diferente dependiendo del nivel espacial y temporal hemos realizado un contraste de regresiones entre niveles. Utilizamos un análisis de regresión simple para comprobar la dependencia de la diversidad y abundancia de los individuos con una única variable dependiente, la altitud (Proc GLM). Debido al bajo número de muestras, para las relaciones entre abundancia y diversidad de individuos recolectados en diferentes zonas pero en la misma especie de planta utilizamos un análisis de correlación no paramétrico, el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (Proc CORR). Este análisis ha sido altamente recomendado cuando las variables se alejan de la normalidad (Zar 1996).

Los diferentes índices de diversidad calculados para la diversidad de plantas y artrópodos, así como para la complejidad vertical, se compararon entre puntos de muestreo mediante el programa estadístico EcoSim (Gotelli & Entsminger 2000). Este programa permite comparar los diferentes índices de diversidad teniendo en cuenta el número de individuos recogidos en cada una de las muestras mediante una estima de rarefacción. La rarefacción consiste en derivar expresiones que nos darán las medias y varianzas esperadas para un número determinado de individuos en una población. De esta forma, las comunidades más grandes (mayor número de individuos) son rarefactadas por las poblaciones más pequeñas (menor número de individuos). Para ello, tras 1000 iteraciones se genera un intervalo de confianza del 95%, de forma que si el valor observado del índice a comparar queda fuera de este intervalo, la hipótesis nula, es decir, los índices de diversidad dentro y fuera son iguales, es rechazada.

Para explorar la posible dependencia de la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros, como variables dependientes, con las diferentes características descriptivas del hábitat, utilizamos análisis de regresión múltiples. En todos los

modelos, las variables independientes fueron la altura media de la mata, el coeficiente de variación de la estructura vertical, el porcentaje de cobertura vegetal y la diversidad de plantas. Debido al bajo número de muestras, la significación estadística de las pendientes obtenidas se halló mediante un proceso de iteración aleatorizado utilizando el método de Bootstrap (MULTREG BIG v. 1.0., cortesía de Pedro Jordano, 16 de septiembre 1997). El número de iteraciones utilizado en cada uno de los análisis fue de 5000.

Para comprobar las diferencias entre zonas en el patrón temporal de distribución usamos varias técnicas complementarias. En primer lugar, se compararon las distribuciones mediante el análisis no paramétrico para dos muestras de Kolmogorov-Smirnov. Este método se basa en las diferencias en las distribuciones de las frecuencias relativas acumuladas de las dos muestras. La comparación entre los valores observados y los esperados permite detectar si la diferencia máxima en las frecuencias relativas de las distribuciones son significativas (Sokal & Rohlf 1981). En segundo lugar, con el objeto de ver qué proporción del año están los insectos activos a cada altitud, se usó una regresión entre el porcentaje de muestreos en los que hubo al menos una captura con respecto a la altitud (Proc GLM).

Para los análisis paramétricos, se transformaron los datos originales con el objeto de ajustarlos a los presupuestos de normalidad y homoscedasticidad (Zar 1996). Se usó la transformación logarítmica para las medidas lineales y la transformación arcosenica para las variables porcentuales (Zar 1996).

RESULTADOS

Descripción de la comunidad de artrópodos y coleópteros

A lo largo del período de estudio se han recolectado un total de 40.920 artrópodos en las trampas de caída. El orden de artrópodos más abundante fueron los himenópteros, debido a los formícidos, que representaron el 64.8% de los individuos capturados. El segundo orden en abundancia fueron los coleópteros con un 11.2% de las recapturas. Se determinaron un total de 111 familias de artrópodos y 211 especies de coleópteros epigeos.

Se recolectaron 16.719 individuos asociados a los matorrales, siendo los homópteros el orden más abundante con un 23.5% de las capturas. El segundo orden

más abundante fue, al igual que en el caso anterior, Coleoptera con el 11.2% de las capturas. Se identificaron un total de 133 especies de coleópteros.

Diferencias entre zonas en la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros

Fauna epigea

La abundancia de artrópodos recolectados a lo largo del período de estudio varió dependiendo tanto de la zona estudiada como del año en el que se realizó el muestreo (Tabla 2.2, Figura 2.1). A juzgar por el término de interacción significativo, también hubo diferencias dentro de cada zona en la abundancia de artrópodos dependiendo del año en el que se realizó el muestreo (Tabla 2.2, Figura 1). En ambos años, la zona que presento un mayor número de individuos fue la zona situada a 2500 m, mientras que la que presentó un menor número medio de individuos fue la zona situada a 2900 m (Figura 2.1). En general, en todas las zonas la abundancia de individuos fue mayor en el segundo año de estudio (Figura 2.1).

	Factores	g.l.	Artrópodos		Coleópteros	
			χ^2	p	χ^2	p
Fauna epigea	Año	1	8.41	0.0037	21.0199	0.0001
	Zona	9	179.16	0.0001	272.086	0.0001
	Año x Zona	9	57.23	0.0001	18.8148	0.0268
	Error	3137				
Fauna de matorral	Año	1	7.3675	0.0066	16.4452	0.0001
	Zona	9	149.268	0.0001	69.7504	0.0001
	Año x Zona	9	16.4916	0.0574	24.6102	0.0034
	Error	4159				

Tabla 2.2. Resultados del análisis lineal generalizado para comprobar si hubo diferencias en la abundancia de artrópodos y coleópteros entre zonas, años de estudio y la interacción de ambas variables, para la fauna de suelo y la de matorral. La variable dependiente se ajustó a una distribución de Poisson en cada caso, con una función de enlace logarítmica

La diversidad de artrópodos, medida como la riqueza de familias, el índice de H', y el índice de equitatividad de HP', fue diferente entre las zonas (Tabla 2.3). El análisis realizado muestra que casi todas las zonas fueron diferentes unas de otras, aunque este resultado dependió del índice utilizado (Tabla 2.3). La zona que presentó un mayor número de familias fue la situada a 2000 m, siendo la situada a 2900 m la zona con una menor riqueza. Sin embargo, tanto para el índice de HP' como para el índice de H' el valor más alto se obtuvo en la zona situada a 2900 m y el más bajo en la zona situada a 2500 m. La composición de la comunidad de artrópodos fue bastante parecida entre muestreos adyacentes, con valores del índice de Morisita-Horn superiores al 80%.

Una excepción sería la obtenida para los muestreos 2800 y 2900 en el que las comunidades presentaron una similitud menor del 20% (Figura 2.1).

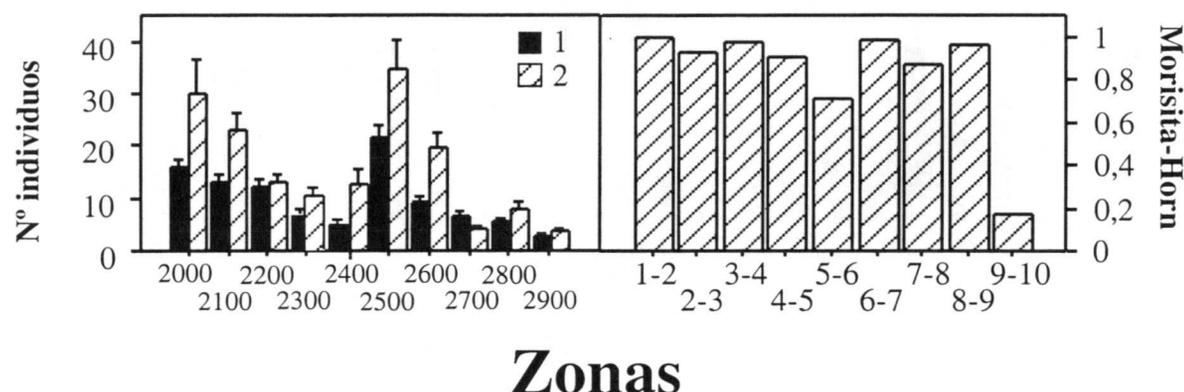


Figura 2.1. Izquierda: Número medio de artrópodos epigeos recolectados en cada una de las zonas estudiadas en cada año (1: V-97 al IV-1998 y 2: V-98 al IV-1999). Derecha: Valores del índice de similitud de Morisita-Horn para familias de artrópodos entre zonas adyacentes (1-2= 2000-2100; 2-3= 2100-2200; 3-4= 2200-2300; 4-5= 2300-2400; 5-6= 2400-2500; 6-7= 2500-2600; 7-8= 2700-2800; 8-9= 2800-2900).

	Altitud (m)									
	2000	2100	2200	2300	2400	2500	2600	2700	2800	2900
Artrópodos										
Riqueza	81 ^{a,d}	68 ^b	70 ^{a,c,d}	64 ^{d,g}	62 ^{a,c}	67 ^e	72 ^{a,g}	55 ^{a,c,d}	57 ^{a,c}	51 ^{c,d}
HP	0.4224 ^a	0.5029 ^b	0.7454 ^c	0.7349 ^d	0.7747 ^e	0.2725 ^g	0.4861 ^h	0.7960 ⁱ	0.7458 ^c	0.9349 ^k
H'	1.3538 ^a	1.5935 ^b	2.3473 ^c	2.1234 ^d	2.1526 ^e	0.9269 ^g	1.5763 ^h	2.4699 ⁱ	2.3769 ^c	3.1320 ^k
Coleópteros										
Riqueza	91 ^a	96 ^b	88 ^c	57 ^d	59 ^e	75 ^{f,g,h}	81 ^g	39 ^h	45 ^h	35 ^{d,e}
HP	0.9353 ^a	0.9551 ^b	0.9237 ^c	0.7535 ^d	0.5879 ^e	0.9586 ^{b,f}	0.9422 ^g	0.9387 ^{a,c}	0.8737 ^h	0.7423 ^d
H'	3.5465 ^a	3.6915 ^b	3.3641 ^c	2.2649 ^d	1.6921 ^e	3.6174 ^{b,f}	3.5004 ^g	3.0991 ^c	2.6543 ^h	2.1459 ^d

Tabla 2.3. Resultado de las tres medidas de diversidad (Riqueza, índice de H' e índice de HP') de artrópodos y coleópteros epigeos obtenidas para cada una de las zonas de estudio. Valores en la misma fila seguidos de letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

La abundancia de coleópteros también fue diferente dependiendo del año en el que se realizó el muestreo, de la zona muestreada y de la interacción de ambas variables (Tabla 2.2, Figura 2.2). La zona que presentó una menor abundancia de coleópteros en ambos años de estudio fue la situada a 2700 m (Figura 2.2). La zona con un mayor número de individuos en el primer año fue la situada a 2200 m mientras que el segundo año hubo un mayor número de individuos en la zona situada a 2400 m de altitud (Figura 2.2). En el primer año de estudio la abundancia de coleópteros fue mayor que en el segundo año en las zonas situadas entre los 2000 y los 2200 m, mientras que en el resto de las zonas ocurrió lo contrario (Figura 2.2).

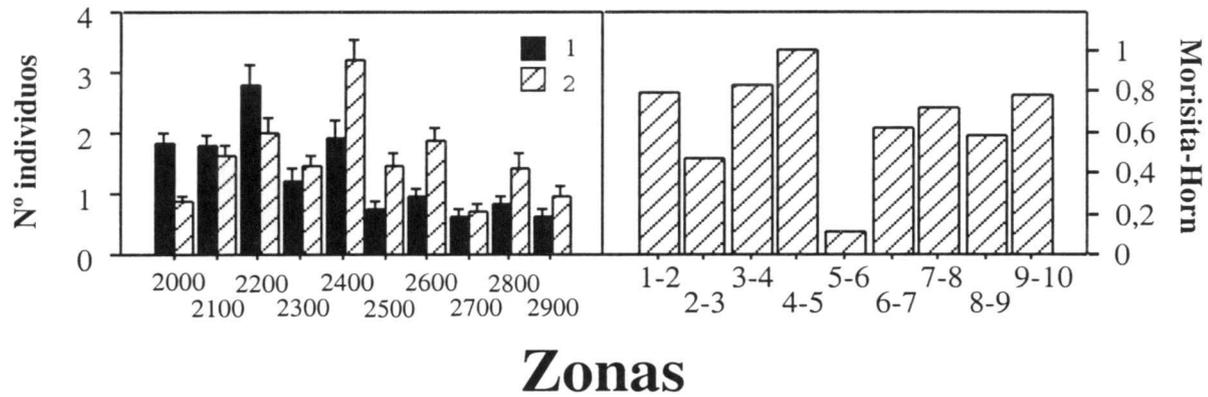


Figura 2.2. Izquierda: Número medio de coleópteros epigeos recolectados en cada una de las zonas estudiadas en cada año (1: V-97 al IV-1998 y 2: V-98 al IV-1999). Derecha: Valores del índice de similitud de Morisita-Horn para especies de coleópteros entre zonas adyacentes (1-2= 2000-2100; 2-3= 2100-2200; 3-4= 2200-2300; 4-5= 2300-2400; 5-6= 2400-2500; 6-7= 2500-2600; 7-8= 2700-2800; 8-9= 2800-2900).

Los tres índices de diversidad obtenidos para las especies de coleópteros también mostraron que hubo diferencias entre zonas en cuanto a diversidad (Tabla 2.3). La zona más rica en especies fue la situada a 2100 m, mientras que la zona con un menor número de especies fue la situada a 2900 m (Tabla 2.3). Los índices de HP' y H' fueron los más altos también en la zona situada a 2100 m de altitud mientras que los valores más bajos se obtuvieron para la zona situada a 2400 m (Tabla 2.3). La composición de la comunidad varió entre pares adyacentes de forma diferente. Así mientras que entre algunas zonas este índice estuvo alrededor del 80%, entre otras zonas, como las situadas entre los 2100 y los 2200 m estuvo alrededor del 50% y en las situadas entre los 2400 y los 2500 m, el índice de similitud obtenido no fue superior al 10% (Figura 2.2).

Fauna asociada a matorral

Al igual que la fauna epigea, la abundancia de artrópodos asociados al matorral varió dependiendo tanto de la zona como del año de estudio (Tabla 2.2). En esta ocasión, sin embargo, el término de la interacción sólo mostró valores marginalmente significativos (Tabla 2.2). La abundancia de artrópodos fue mayor en el primer año de estudio en aproximadamente la mitad de las zonas (Figura 2.3). La zona con un menor número de individuos en el primer año fue la situada a 2700 m y en el segundo año las situadas a 2800 y 2900 m, mientras que la zona con un mayor número de individuos ambos años fue la situada a 2200 m (Figura 2.3).

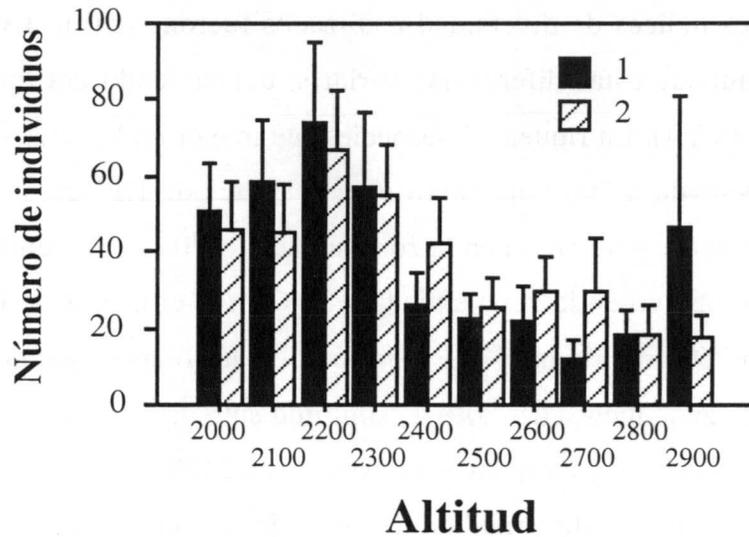


Figura 2.3. Número medio de artrópodos asociados a matorral recolectados en cada una de las zonas estudiadas en cada año (1: V-97 al IV-1998 y 2: V-98 al IV-1999).

La abundancia de coleópteros asociados al matorral varió dependiendo de la zona, el año, y de la interacción entre ambas variables (Tabla 2.2). La zona con una menor abundancia de coleópteros fue en ambos años la situada a 2500 m, mientras que la zona con un mayor número de coleópteros fue la situada a 2300 m de altitud el primer año de estudio, y la situada a 2000 m de altitud en el segundo año (Figura 2.4). La abundancia de coleópteros fue mayor en el segundo año de muestreo en la mayoría de las zonas, aunque en las situadas a 2200, 2300 y 2900 m la abundancia fue mayor el primer año de estudio (Figura 2.4).

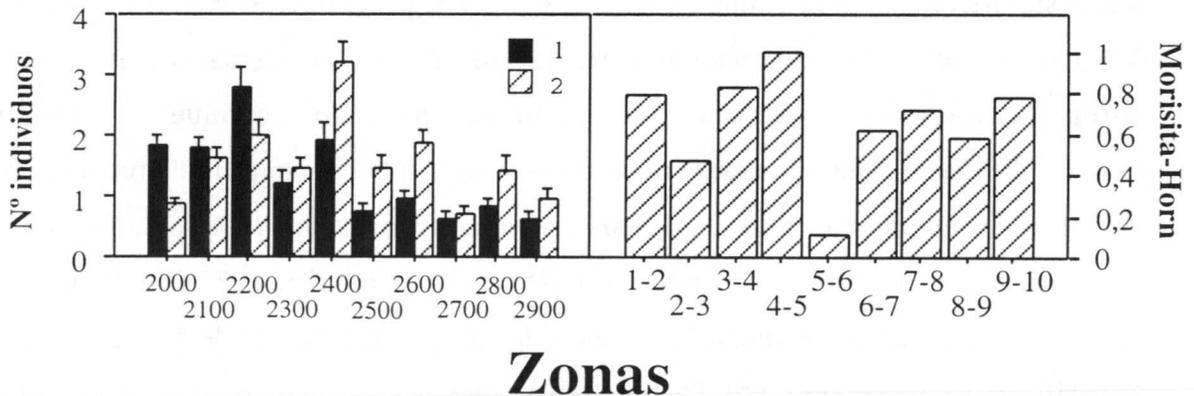


Figura 2.4. Izquierda: Número medio de coleópteros asociados a matorral recolectados en cada una de las zonas estudiadas en cada año (1: V-97 al IV-1998 y 2: V-98 al IV-1999). Derecha: Valores del índice de similitud de Morisita-Horn para especies de coleópteros entre zonas adyacentes (1-2= 2000-2100; 2-3= 2100-2200; 3-4= 2200-2300; 4-5= 2300-2400; 5-6= 2400-2500; 6-7= 2500-2600; 7-8= 2700-2800; 8-9= 2800-2900).

Los tres índices de diversidad analizados fueron significativamente diferentes entre zonas, aunque estas diferencias variaron dependiendo del índice de diversidad utilizado (Tabla 2.4). La riqueza de especies fue mayor en la zona situada a 2000 m y menor en la situada a 2900 m. Tanto para el índice de HP' como para el de H' los valores más bajos se obtuvieron en la zona situada a 2700 m. Sin embargo, el valor más alto de HP' se obtuvo en la zona situada a 2500 m, y el mayor de H' se obtuvo en la zona situada a 2600 m (Tabla 2.4). La similitud en la composición de la comunidad fue muy baja, resultando menos del 20% de similitud entre las zonas situadas a 2200 y 2300 m (límite calizo-silíceo) y entre las zonas situadas a 2400-2500 m de altitud, límite entre el piornal y el matorral almohadillado silíceo. Solamente las zonas situadas entre los 2300 y los 2400 m de altitud, pertenecientes al piornal, presentaron índices de similitud mayores del 80% (Figura 2.4).

	Altitud (m)									
	2000	2100	2200	2300	2400	2500	2600	2700	2800	2900
Riqueza	45 ^a	38 ^b	39 ^{c,g}	35 ^d	36 ^e	32 ^{a,c,g}	39 ^g	21 ^{d,e,h}	20 ^h	19 ^{d,h}
HP	0.8431 ^a	0.9069 ^{b,c}	0.9006 ^c	0.7062 ^d	0.7782 ^e	0.9128 ^b	0.9119 ^b	0.5701 ^g	0.8695 ^a	0.8158 ^h
H'	2.6599 ^a	2.8218 ^b	2.9001 ^c	1.8016 ^d	1.9442 ^e	2.9175 ^{c,g}	2.9671 ^g	1.6079 ^d	2.4187 ^a	2.2487 ^h

Tabla 2.4. Resultado de las tres medidas de diversidad (Riqueza, índice de H' e índice de HP') de coleópteros asociados a matorral observadas en cada una de las zonas de estudio. Valores en la misma fila seguidos de letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

Relación de la diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros con la altitud

Fauna epigea

El número medio de artrópodos epigeos presentes en la zona de estudio disminuyó de forma significativa con la altitud ($F = 7.37$, g.l. = 1,8, $p = 0.027$, $R^2 = 41.44$, $y = 5.897 - 0.0013x$; Figura 2.5). La relación entre la altitud y la diversidad de familias de artrópodos fue diferente dependiendo del índice analizado. La riqueza de familias estuvo, al igual que la abundancia, negativa y significativamente relacionada con la altitud, de forma que las zonas más altas presentaron un menor número de familias de artrópodos ($F = 15.34$, g.l. = 1,8, $p = 0.004$, $R^2 = 61.44$, $y = 4235.36 - 27.59x$; Figura 2.5). Sin embargo, no hubo ninguna relación entre la altitud y los índices de diversidad de H' y de HP' ($p > 0.05$, Figura 2.5). Cuando la variable que relacionamos con la altitud fue la riqueza numérica, en vez de la riqueza absoluta, obtenemos que sigue existiendo una relación significativa entre ambas variables pero en esta ocasión la relación es positiva

($F = 7.79$, g.l. = 1,8, $p = 0.024$, $R^2 = 43.02$, $y = 2072.38 + 1731x$), de forma que conforme aumentamos en altitud aumenta la riqueza numérica de especies (Figura 2.6).

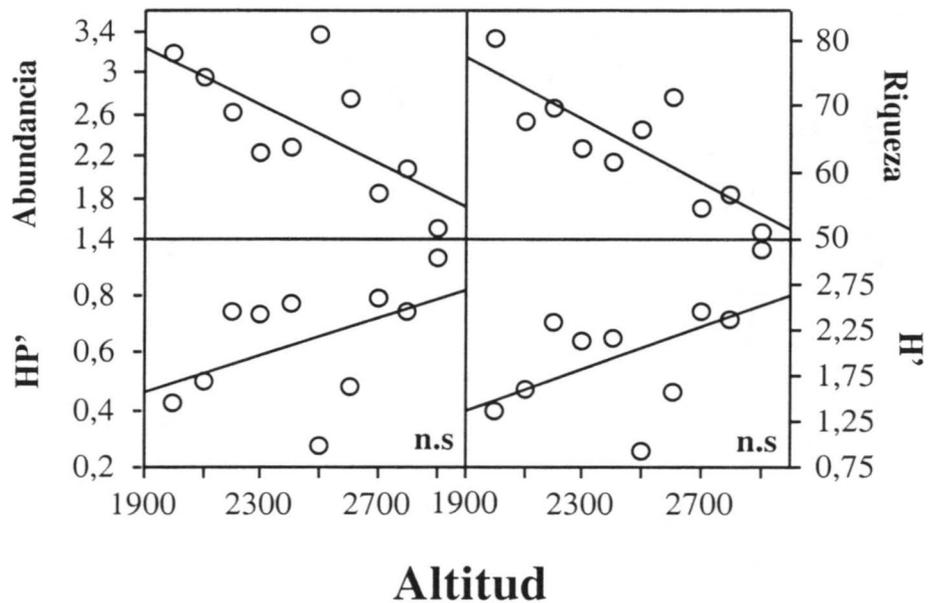


Figura 2.5. Relación de la altitud con el número de individuos por zona (abundancia), la riqueza, el índice de diversidad de H' y el índice de equitatividad de HP' para artrópodos epigeos. n.s= Relaciones estadísticamente no significativas.

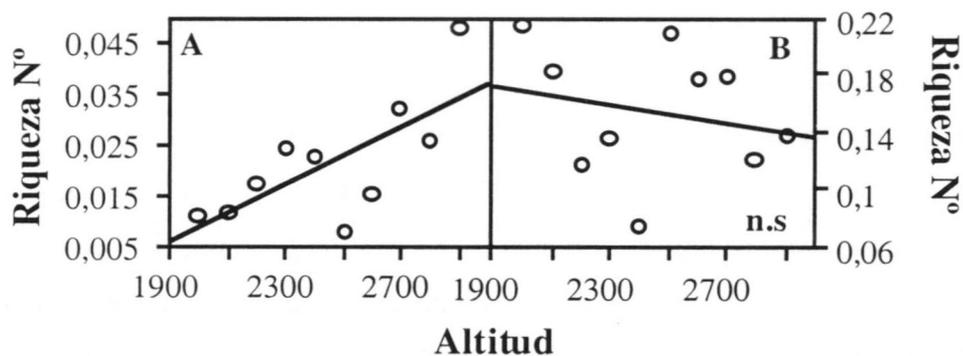


Figura 2.6. Relación entre la altitud y la riqueza numérica (Riqueza N°) de A, artrópodos y B, coleópteros epigeos. n.s= Relación estadísticamente no significativa.

El número medio de individuos de coleópteros estuvo relacionado negativamente con la altitud, de forma que conforme aumentó la altitud el número de individuos fue menor, aunque esta relación fue sólo marginalmente significativa ($F = 4.36$, g.l. = 1,8, $p = 0.07$, $R^2 = 27.16$, $y = 2.043 - 0.00045x$; Figura 2.7). La riqueza de coleópteros sí estuvo negativa y significativamente relacionada con la altitud ($F = 17.54$, g.l. = 1,8, $p = 0.003$, $R^2 = 64.77$, $y = 3191.39 - 11.132x$; Figura 2.7), y al igual que para el caso anterior, no hubo ninguna relación entre la altitud y los índices de diversidad de H' y de HP' ($p > 0.05$, Figura 2.7). La relación entre la riqueza y la altitud

se pierde cuando la variable relacionada fue la riqueza numérica ($F = 0.38$, g.l. = 1,8, $p = 0.55$, $R^2 = -0.07$; Figura 2.6).

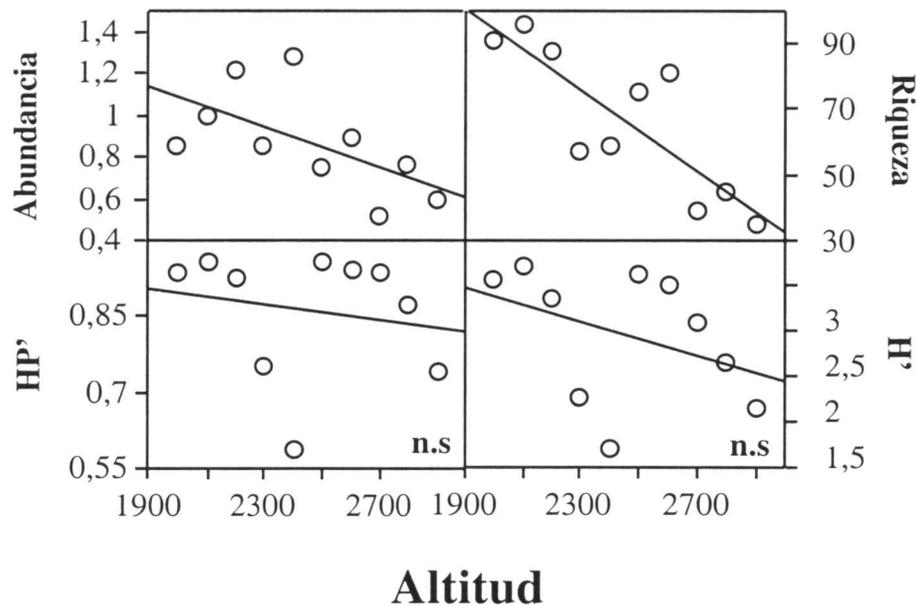


Figura 2.7. Relación de la altitud con el número de coleópteros por zona (abundancia), la riqueza, el índice de diversidad de H' y el índice de equitatividad de HP' para los coleópteros epigeos. **n.s.**= Relaciones estadísticamente no significativas.

Fauna asociada a matorral

El número medio de artrópodos recolectados en las zonas situadas a menor altitud fue similar al encontrado en otras zonas situadas a mayor altitud, de forma que no hubo ninguna relación significativa entre la altitud y la abundancia de artrópodos ($p > 0.05$)

La abundancia de coleópteros encontrados en cada una de las zonas de estudio no estuvo relacionado con la altitud a la que se encuentra cada una de las zonas muestreadas ($p > 0.05$, Figura 2.8). Tampoco para la fauna de coleópteros, encontramos ninguna relación entre la altitud y el índice de diversidad de H' y el de HP' ($p > 0.05$, Figura 2.8). Sin embargo, si obtuvimos una relación significativa entre la altitud y el número de especies de coleópteros, de forma que conforme aumentó la altitud el número de especies fue menor ($F = 14.52$, g.l. = 1,8; $p = 0.005$, $R^2 = 60.003$, $y = 3459.32 - 30.22x$; Figura 2.8). Cuando la variable dependiente fue la riqueza numérica, la relación entre riqueza y altitud no fue significativa ($F = 0.68$, g.l. = 1,8, $P = 0.43$, $R^2 = -0.04$).

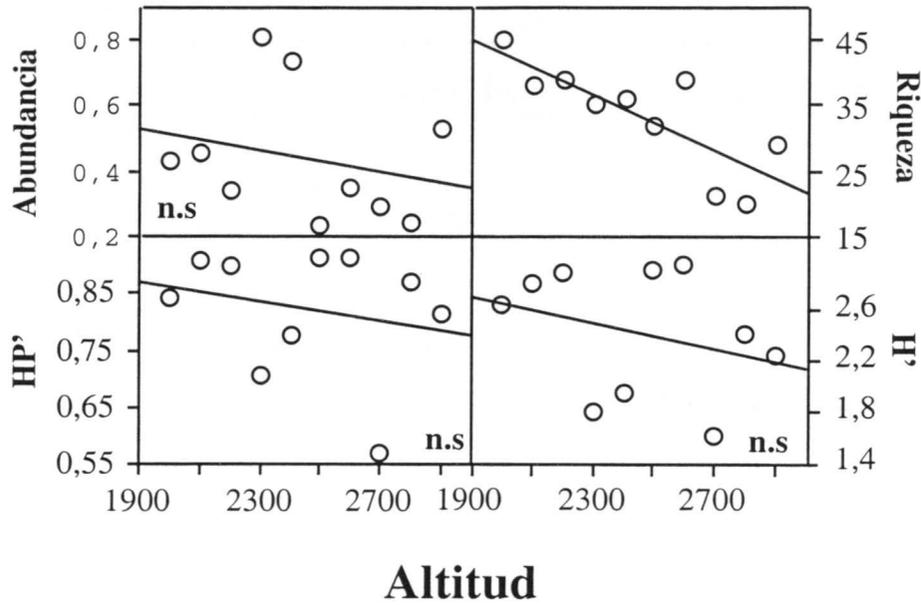


Figura 2.8. Relación de la altitud con el número de coleópteros por zona (abundancia), la riqueza, el índice de diversidad de H' y el índice de equitatividad de HP' para los coleópteros asociados al matorral. **n.s.**= Relaciones estadísticamente no significativas.

Características del hábitat relacionadas con la diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros

Fauna epigea

Los modelos de regresión múltiple en los que utilizamos como variables independientes las cuatro variables descriptivas del hábitat (diversidad de plantas, porcentaje de cobertura, coeficiente de variación de la altura de la vegetación, altura media de las plantas) sólo fueron significativos cuando la variable dependiente fue el índice de equitatividad de HP' para artrópodos (Tabla 2.5). En este modelo, el índice de HP' estuvo relacionado positiva y significativamente con el porcentaje de cobertura, y negativa y significativamente con la altura media de las plantas (Tabla 2.5).

Ninguno de los modelos fue significativo cuando las variables dependientes fueron la abundancia de coleópteros, la riqueza de especies o el índice de HP' para coleópteros ($p > 0.05$, en todos los modelos). Cuando la variable dependiente fue la diversidad de coleópteros medida como el índice de H', el modelo de regresión múltiple fue significativo (Tabla 2.5). En este modelo, de las variables independientes analizadas, sólo con la diversidad de plantas, medida como el índice de diversidad de H', la relación fue significativa. La relación entre la diversidad de coleópteros y de plantas fue positiva, de forma que cuanto mayor fue la diversidad de plantas, mayor fue la diversidad de coleópteros (Tabla 2.5).

	Variables	F	p	β
Fauna epigea				
HP' Artrópodos	Modelo (68.04)	5.79	0.04	
	HP' plantas	6.76	0.12	-1.099
	% cobertura	12.55	0.03	0.041
	C.V. vertical	4.18	0.20	0.741
	Altura plantas	10.98	0.05	-0.509
H' Coleópteros	Modelo	9.23	0.02	
	H' plantas	28.93	0.007	1.895
	% cobertura	0.73	0.27	-0.078
	C.V. vertical	4.01	0.38	-1.925
	Altura plantas	3.26	0.42	0.790
Fauna de matorral				
Abundancia Coleópteros	Modelo (70.43)	6.36	0.034	
	H' plantas	14.91	0.02	-0.474
	% cobertura	5.47	0.50	0.001
	C.V. vertical	4.96	0.25	0.612
	Altura plantas	0.09	0.87	0.043
H' Coleópteros	Modelo (85.89)	14.71	0.006	
	H' plantas	52.60	0.0006	1.497
	% cobertura	0.04	0.63	-0.025
	C.V. vertical	1.17	0.79	0.380
	Altura plantas	5.02	0.42	0.559

Tabla 2.5. Resultados de los análisis de regresión múltiple para comprobar la relación entre las características descriptivas del hábitat (variables independientes) y la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros epigeos y asociados a matorral (variables dependientes). Entre paréntesis se muestra el coeficiente de determinación del modelo global. Sólo se muestran los modelos que fueron significativos.

Fauna asociada a matorral

El modelo de regresión múltiple utilizado para comprobar si había alguna relación entre la abundancia de artrópodos y las características descriptivas del hábitat no fue significativo ($p > 0.05$).

Los modelos de regresión múltiple en los que las variables dependientes fueron la abundancia de coleópteros y el índice de diversidad de H' para coleópteros fueron significativos (Tabla 2.5). Ambas variables estuvieron relacionadas significativamente con la diversidad de plantas (índice de H'), pero mientras que la abundancia de coleópteros estuvo relacionada de forma negativa con la diversidad de plantas, el índice de diversidad de H' estuvo relacionada de forma positiva (Tabla 2.5).

Diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros asociados a *J. communis* y *H. spinosa*.

A lo largo del período de estudio se capturaron en *J. communis* un total de 6793 artrópodos, de los cuales 486 individuos, el 7.29%, fueron coleópteros pertenecientes a 63 especies distintas. En *H. spinosa* se recolectaron un total de 2193 artrópodos, de los

cuales 262 individuos, el 11.95%, fueron coleópteros pertenecientes a 52 especies diferentes.

Diferencias entre zonas en abundancia y diversidad

El número de artrópodos asociados a *J. communis* varió no sólo dependiendo del año en el que se realizó el muestreo, sino de la zona en la que se distribuían los pies de planta (Tabla 2.6). Sin embargo, la relación entre zonas no cambió entre años, como indica el término no significativo de la interacción (Tabla 2.6). En ambos años la zona que presentó una mayor abundancia de artrópodos asociados a *J. communis* fue la situada a 2200 m de altitud, y la que presentó un menor número de individuos fue la situada a 2700 m de altitud (Figura 2.9). En el primer año de estudio, la abundancia de artrópodos fue mayor en las tres zonas situadas a menor altitud y en la situada a mayor altitud, mientras que se mantuvo más o menos constante en el resto de las zonas (Figura 2.9).

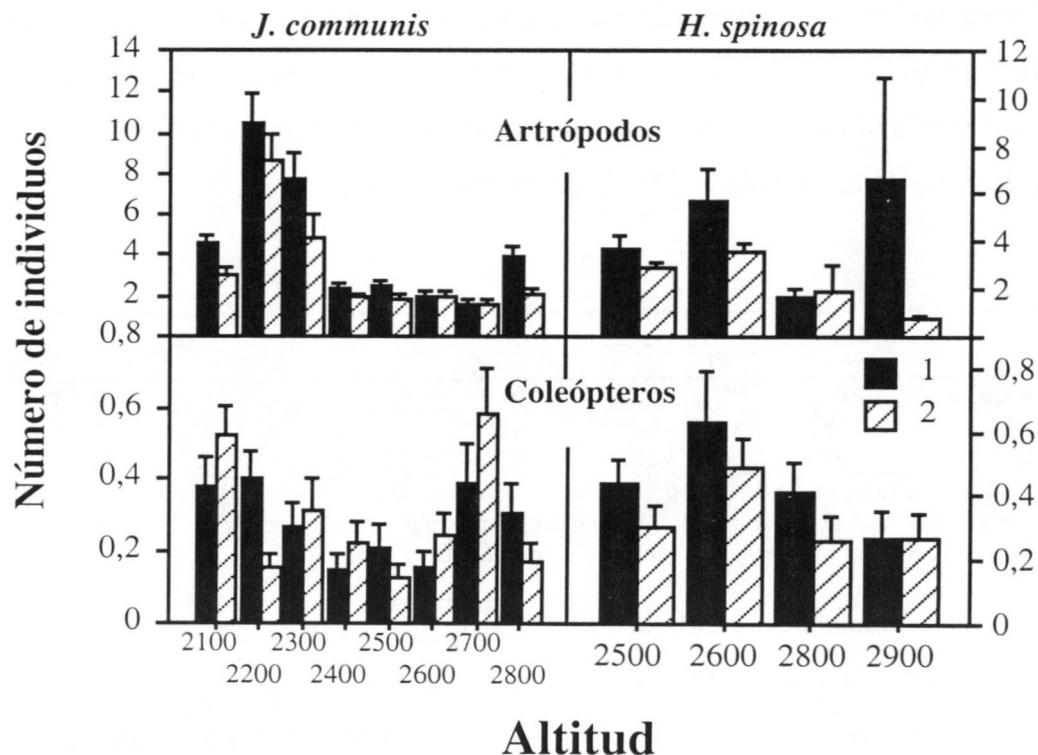


Figura 2.9. Representación del número medio de artrópodos y coleópteros asociados a *J. communis* y *H. spinosa* en cada una de las zonas estudiadas en ambos años de estudio (1: V-97 al IV-1998 y 2: V-98 al IV-1999).

		Artrópodos			Coleópteros	
		g.l.	χ^2	p	χ^2	p
<i>J. communis</i>	Año	1	7.60	0.006	0.08	0.76
	Zona	8	248.85	0.0001	34.68	0.0001
	Año x Zona	8	4.31	0.74	14.94	0.02
	Error	1671				
<i>H. spinosa</i>	Año	1	8.27	0.008	9.87	0.12
	Zona	3	7.02	0.04	2.31	0.019
	Año x Zona	3	9.78	0.02	0.74	0.86
	Error	691				

Tabla 2.6. Resultados del modelo lineal generalizado para comprobar si hubo diferencias en la abundancia de artrópodos y coleópteros asociados a *J. communis* y *H. spinosa*, entre zonas, año de estudio y la interacción de ambas variables, para la fauna de suelo y la de matorral. La variable dependiente se ajustó a una distribución de Poisson en cada caso, con una función de enlace logarítmica

También los coleópteros asociados a esta especie de matorral variaron tanto dentro de una misma zona, dependiendo del año en el que se realizó el muestreo, como entre zonas, aunque no hubo diferencias entre años de estudio (Tabla 2.6). En ambos años, la zona con una mayor abundancia de coleópteros fue la situada a 2700 m de altitud (Figura 2.9). En la mayoría de las zonas, la abundancia de coleópteros fue mayor el segundo año de estudio (Figura 2.9). La diversidad de coleópteros asociados a *J. communis* fue diferente entre alguna de las zonas estudiadas (Tabla 2.7). Aunque este resultado dependió del índice analizado, para los tres índices la zona que presentó una menor diversidad de coleópteros fue la situada a 2700 m y la que presentó una mayor diversidad fue la localizada a 2200 m de altitud (Tabla 2.7).

	Altitud (m)							
	2100	2200	2300	2400	2500	2600	2700	2800
Riqueza	20 ^a	25 ^{b,e}	22 ^{c,d,e}	16 ^{a,d}	16 ^{b,c}	13 ^{a,d,e}	12 ^g	1 ^{a,d}
HP	0.7823 ^a	0.8837 ^b	0.7915 ^{a,c,d}	0.8575 ^b	0.8811 ^{b,d}	0.7411 ^{a,c}	0.2835 ^c	0.7397 ^{a,c}
H'	1.9867 ^a	2.6006 ^b	2.2423 ^{c,d}	2.2157 ^{c,e}	2.3484 ^{b,d,e}	1.8598 ^{a,c}	0.7874 ^g	1.7957 ^{a,c}

Tabla 2.7. Resultado de las tres medidas de diversidad (Riqueza, índice de H' e índice de HP') de artrópodos y coleópteros asociados a *J. communis* observadas en cada una de las zonas de estudio. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

La abundancia de artrópodos ligada a *H. spinosa* fue diferente dependiendo de la zona estudiada y del año. Como indica la significación del término de la interacción la diferencia entre zonas en la abundancia varió dependiendo del año (Tabla 2.6, Figura 2.9). El primer año de estudio la abundancia fue mayor para casi todas las zonas que el segundo año de estudio. En el primer año la zona con un mayor número de artrópodos fue la situada a 2900 m y la que menor abundancia presentó la situada a 2800 m (Figura 2.9). Por el contrario, en el segundo año de estudio la zona con una menor abundancia

de artrópodos fue la zona situada a 2900 m y con una mayor abundancia de artrópodos la situada a 2600 m (Figura 2.9).

La abundancia de coleópteros asociados a *H. spinosa* también varió entre zonas pero no entre años de estudio (Tabla 2.6). La zona con un mayor número de coleópteros en ambos años fue la localizada a 2600 m, y la de menor abundancia la situada a mayor altitud (Figura 2.9). La diversidad de coleópteros presentes en esta planta varió dependiendo de la zona, tanto en la riqueza como para los índices de HP' y H' (Tabla 2.8). Para los tres índices analizados la zona con el valor de diversidad más alto fue la localizada a 2600 m de altitud, siendo la zona de mayor altitud la que presentó el menor valor de diversidad (Tabla 2.8).

	Altitud (m)			
	2500	2600	2800	2900
Riqueza	21 ^a	35 ^b	15 ^a	11 ^c
HP	0.8451 ^a	0.9329 ^b	0.8603 ^{a,c}	0.7397 ^c
H'	2.4107 ^{a,c}	3.0040 ^b	2.2704 ^c	2.0056 ^a

Tabla 2.8. Resultado de las tres medidas de diversidad (Riqueza, índice de H' e índice de HP') de artrópodos y coleópteros asociados a *H. spinosa* observadas en cada una de las zonas de estudio. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

Relación de la abundancia y la diversidad con la altitud

No encontramos ninguna relación entre la altitud y la abundancia de artrópodos y de coleópteros asociados a *J. communis* y *H. spinosa* ($p > 0.05$). Sin embargo, la riqueza de coleópteros asociados a *J. communis* sí estuvo significativa y negativamente relacionada con la altitud ($r_s = -0.6905$, $p = 0.001$, Tabla 2.7), de forma que conforme aumentamos en altitud el número de especies asociadas a esta especie de planta disminuye. La diversidad de coleópteros medida como el índice de H' y HP' tampoco estuvo relacionada con la altitud en ninguna de las especies de plantas estudiadas ($p > 0.05$).

También hubo variabilidad entre zonas en la abundancia de la planta hospedadora, *J. communis* (Tabla 2.1). El porcentaje de cobertura de esta especie de planta en cada una de las zonas no estuvo relacionada con la altitud ($p > 0.05$). Sin embargo, el tamaño de las plantas sí estuvo relacionado con la altitud, de forma que conforme aumentó la altitud el tamaño de las plantas fue menor ($r_s = -0.7785$, $p = 0.023$). La abundancia de *J. communis* estuvo relacionada negativamente con la abundancia de coleópteros asociados a dicha planta ($r_s = -0.7143$, $p = 0.046$), y positivamente con el índice de equitatividad de HP' ($r_s = 0.714$, $p = 0.046$).

Variabilidad temporal en la distribución de artrópodos y coleópteros

El porcentaje de muestreos en los que no hubo actividad de artrópodos ni coleópteros estuvo altamente relacionado con la altitud (Figura 2.10). De esta forma, el número de muestreos sin actividad de artrópodos y coleópteros epigeos aumento significativamente con la altitud (Artrópodos: $F = 204.65$, g.l. = 1,8, $p = 0.0001$, $R^2 = 96.20$, $y = -23.333 + 0.03x$; Coleópteros: $F = 127.35$, g.l. = 1,8, $p = 0.0001$, $R^2 = 96.2$, $y = -22.865 + 0.031x$; Figura 2.10). La fauna asociada a matorral presentó un comportamiento parecido, de forma que también los muestreos sin actividad de artrópodos y coleópteros aumentaron en relación con la altitud (Artrópodos: $F = 384.03$, g.l. = 1,8, $P = 0.0001$, $R^2 = 98.0$, $y = -23.944 + 0.03x$; Coleópteros: $F = 46.65$, g.l. = 1,8, $P = 0.0001$, $R^2 = 85.40$, $y = -17.328 + 0.03x$; Figura 2.10).

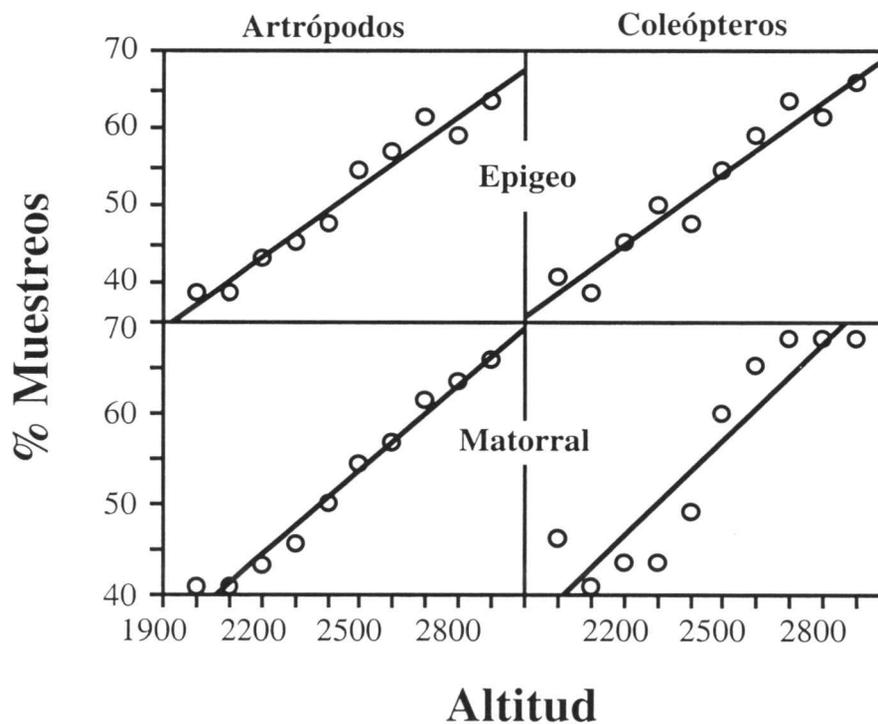


Figura 10. Representación de la relación entre la altitud y el porcentaje de muestreos en los que no hubo actividad de artrópodos y coleópteros en ninguno de los sustratos muestreados (matorral y suelo). $N=10$, en todas las representaciones.

Variabilidad estacional

Fauna epigea

La dinámica temporal de artrópodos a lo largo del período de estudio varió entre algunas de las zonas muestreadas. Sin embargo, estas diferencias dependieron del

descriptor de la comunidad, abundancia vs diversidad, analizado. Así, mientras que la zona para la que obtuvimos diferencias estadísticamente significativas en su distribución temporal tanto para el índice de HP' como para el índice de H', con respecto a las demás zonas fue la situada a 2500 m, (Figura 2.11).

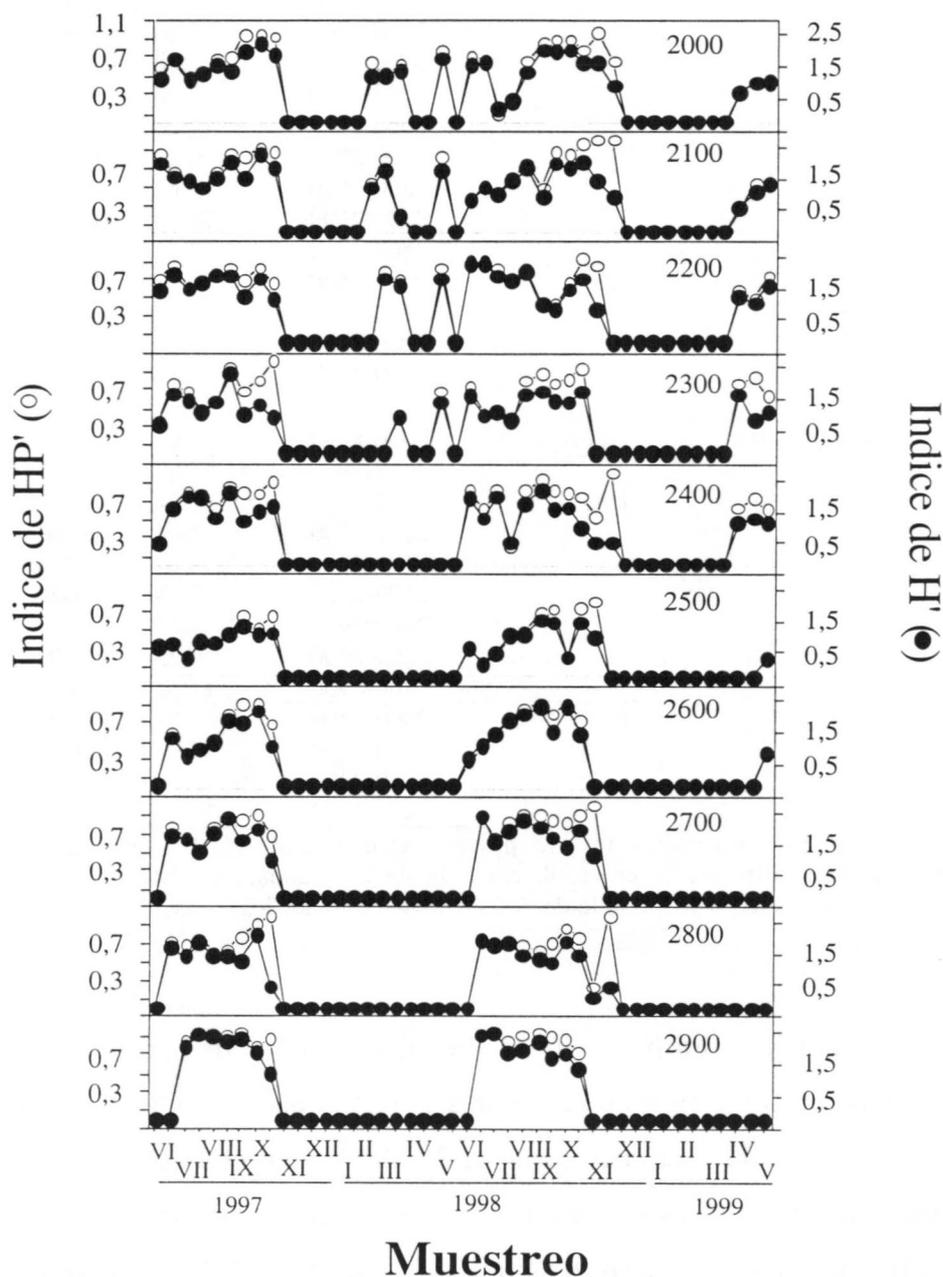


Figura 2.11. Distribución temporal de la diversidad de artrópodos epigeo. Los círculos blancos se corresponden con el índice de H' y círculos negros con el índice de HP'

Para la abundancia, estas diferencias tuvieron lugar entre las zonas situadas a menor altitud, 2000, 2100, 2200 y 2500, con algunas de las situadas a mayor altitud, 2700-2900 (Tabla 2.9, Figura 2.12).

		Zonas	χ^2	p
Artrópodos	Abundancia	2000-2900	8.91	0.023
		2100-2700	7.68	0.043
		2200-2700	7.68	0.043
		2200-2900	7.68	0.043
		2500-2700	7.68	0.043
	HP'	2000-2500	10.23	0.012
		2100-2500	10.23	0.012
		2200-2500	11.64	0.006
		2400-2500	10.23	0.012
		2500-2900	7.68	0.043
	H'	2000-2500	8.91	0.023
		2100-2500	10.23	0.012
		2200-2500	13.14	0.003
		2500-2700	7.68	0.043
		2500-2900	7.68	0.043
Coleópteros	Abundancia	2000-2900	8.91	0.023
		2100-2900	7.68	0.043
	HP'	2000-2800	11.64	0.006
		2000-2900	11.64	0.006
		2100-2400	7.68	0.043
		2100-2800	7.68	0.043
		2100-2900	11.64	0.006
		2200-2400	10.23	0.012
	H'	2200-2900	11.64	0.006
		2000-2800	7.68	0.043
		2100-2400	8.91	0.023
		2200-2400	7.68	0.043
		2200-2900	10.23	0.012

Tabla 2.9. Resultados obtenidos tras la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov en la que comparamos si hubo diferencias en la distribución de la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros epigeos a lo largo del período de estudio. n=44, en todos los casos.

La dinámica temporal para la abundancia de coleópteros sólo fue significativamente diferente entre las dos zonas situadas a menor altitud y la zona situada a mayor altitud (Tabla 2.9, Figura 2.12). Cuando el descriptor analizado fue la diversidad, hubo diferencias significativas entre las tres zonas situadas a menor altitud y las dos situadas a mayor altitud (Figura 2.13, Tabla 2.9). También encontramos diferencias estadísticamente significativas para ambos índices de diversidad entre las zonas situadas entre 2100 y 2200 m y la situada a 2400 m (Tabla 2.9).

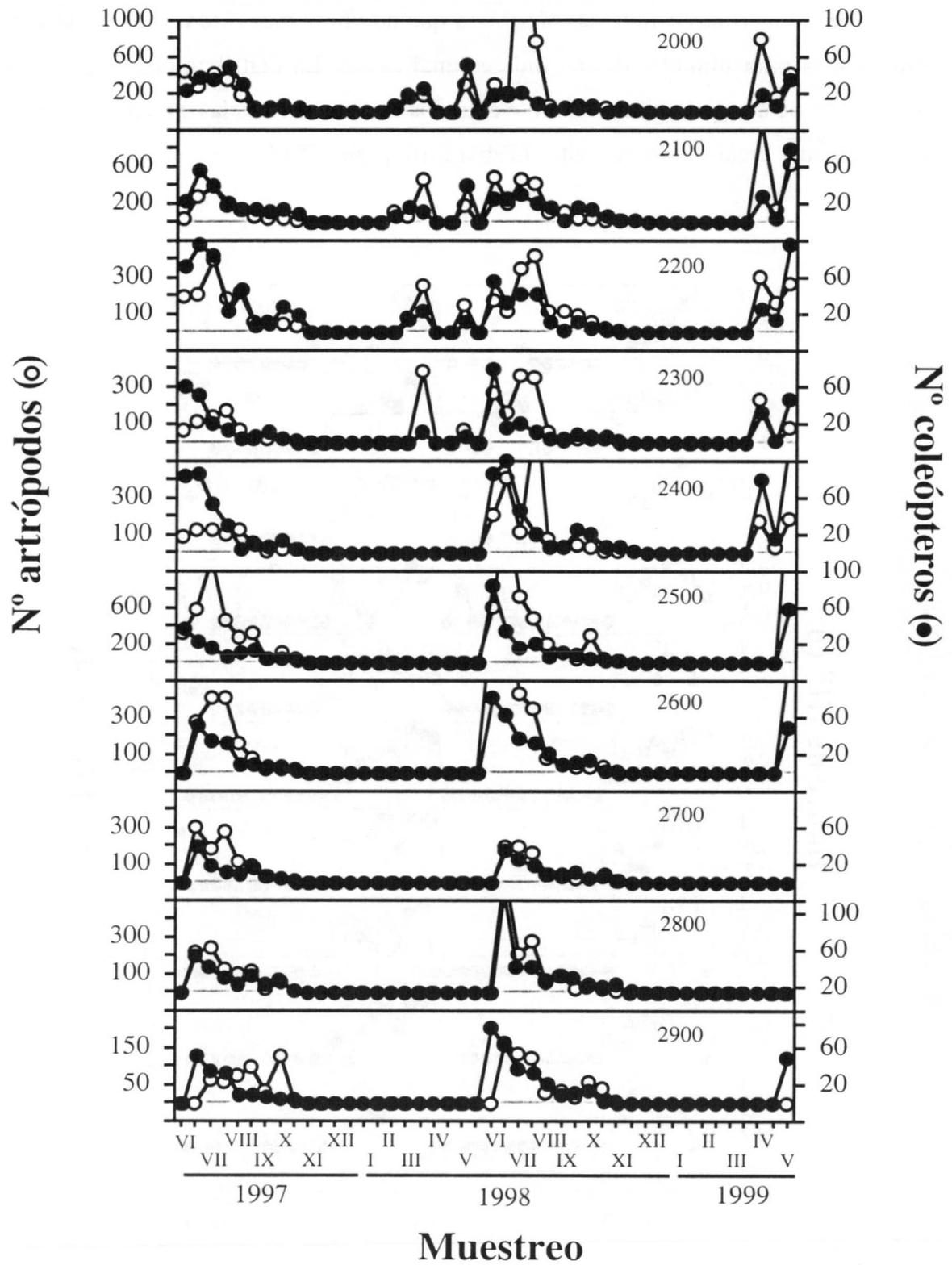


Figura 2.12. Distribución temporal de la abundancia de artrópodos (círculos blancos) y coleópteros epígeos (círculos negros).

Fauna asociada a matorral

La distribución temporal de la diversidad de artrópodos asociados al matorral fue muy similar entre las zonas estudiadas, de forma que no obtuvimos diferencias significativas entre zonas para ninguno de los índices analizados. La distribución temporal de la abundancia de artrópodos fue diferente entre las tres zonas situadas a menor altitud y las zonas situadas en las cotas más altas (Tabla 2.10, Figura 2.14).

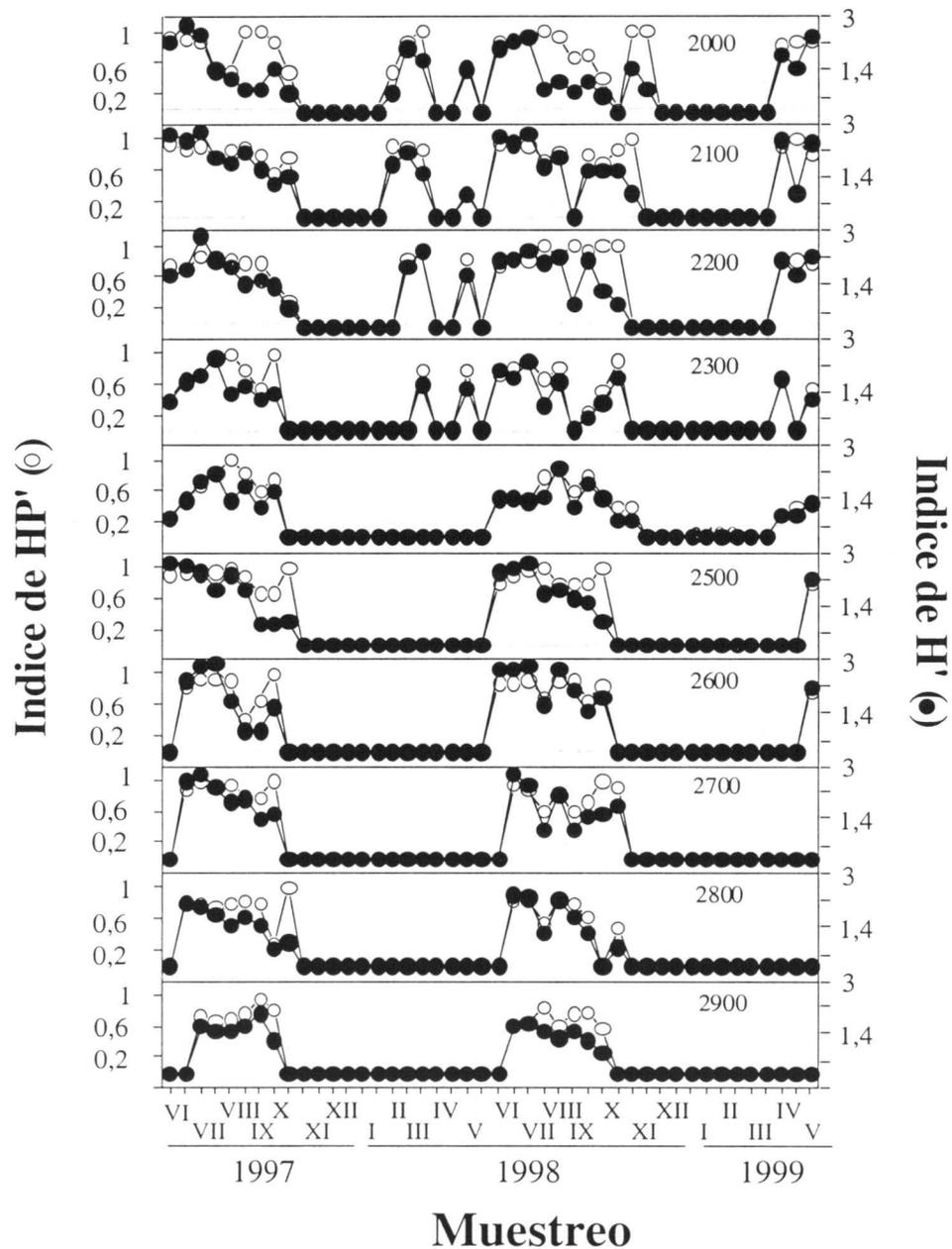


Figura 2.13. Distribución temporal de la diversidad de coleópteros epigeos. Los círculos blancos se corresponden con el índice de H' y círculos negros con el índice de HP'.

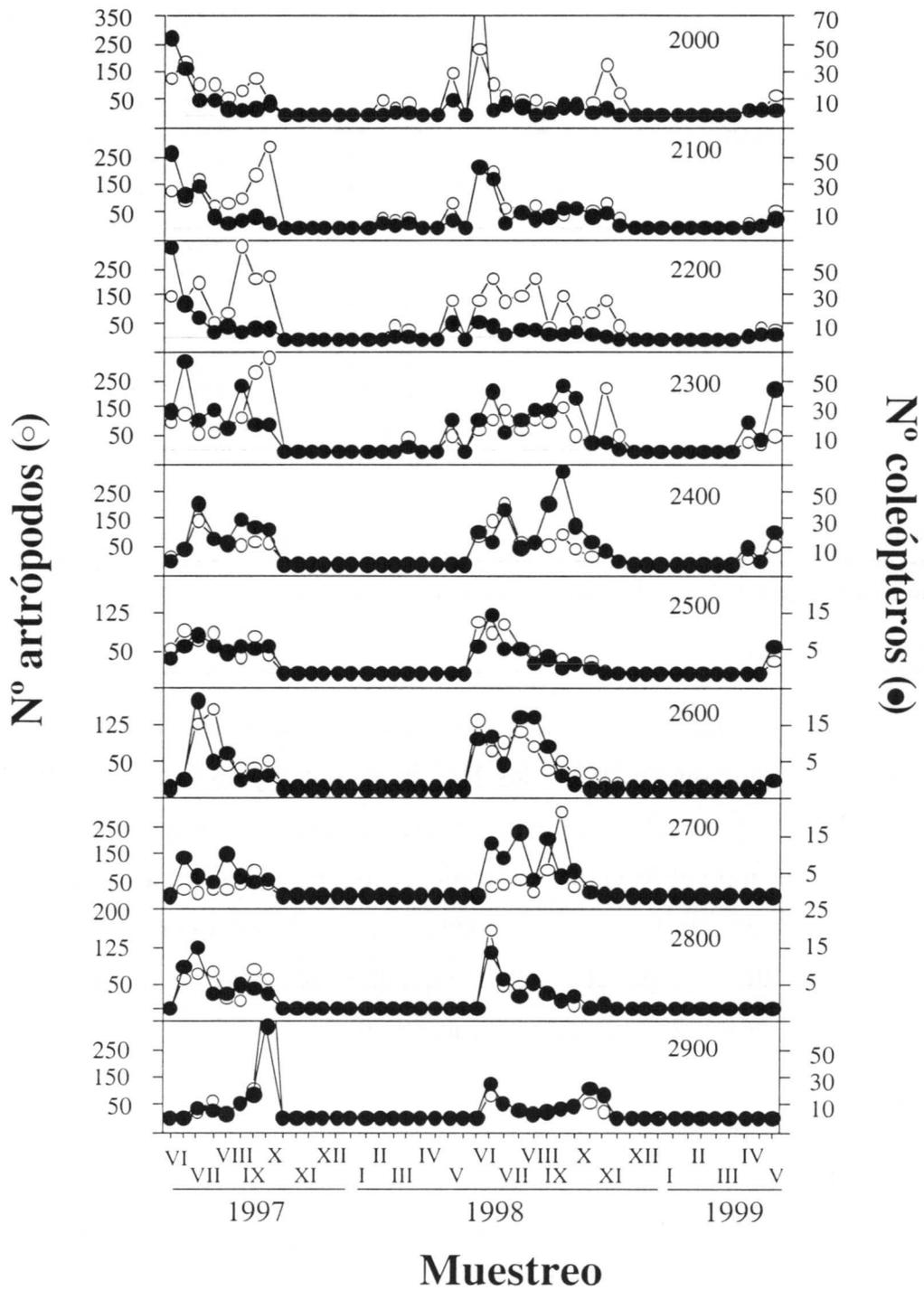


Figura 2.14. Distribución temporal de la abundancia de artrópodos (círculos blancos) y coleópteros asociados a matorral (círculos negros).

		Zonas	χ^2	p	
Artrópodos	Abundancia	2000-2700	10.23	0.012	
		2100-2700	10.23	0.012	
		2100-2800	7.68	0.043	
		2100-2900	7.68	0.043	
		2200-2500	8.91	0.023	
		2200-2700	10.23	0.012	
		2300-2700	11.64	0.006	
		2300-2800	7.68	0.043	
		2300-2900	8.91	0.023	
		Coleópteros	Abundancia	2000-2300	11.64
2000-2400	8.91			0.023	
2100-2300	7.68			0.043	
2200-2300	11.64			0.006	
2200-2400	7.68			0.043	
2300-2500	14.73			0.001	
2300-2600	10.23			0.012	
2300-2900	8.91			0.023	
2400-2500	13.14			0.003	
2400-2700	8.91			0.023	
2400-2800	11.64			0.006	
Riqueza	2300-2700			7.68	0.043
HP'	2000-2300			7.68	0.043
	2200-2300			7.68	0.043

Tabla 10. Resultados obtenidos tras la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov en la que comparamos si hubo diferencias en la distribución de la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros asociados a matorral a lo largo del período de estudio. n=44, en todos los casos.

Cuando el descriptor analizado fue la abundancia de coleópteros, obtuvimos diferencias entre las zonas a 2000 y los 2200 m de altitud y las zonas a 2300 y los 2400 m (Tabla 2.10), y entre estas últimas y las zonas situadas a mayor altitud (Tabla 2.10). La distribución temporal de la diversidad de coleópteros entre zonas fue muy parecida, ya que sólo hubo diferencias estadísticamente significativas para la riqueza entre 2300 y los 2700 m de altitud y para el índice de equitatividad de HP' entre la zona situada a 2300 m y las situadas a 2000 y 2200 m (Tabla 2.10).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que las zonas estudiadas se diferenciaron unas de otras tanto en la abundancia y diversidad de artrópodos y coleópteros como en la composición de familias y de especies. Estas diferencias se debieron principalmente a dos factores, la altitud y la diversidad de plantas. Sin embargo, los resultados obtenidos fueron diferentes dependiendo tanto del sustrato muestreado (fauna epigea vs fauna

asociada a matorral), como del nivel taxonómico analizado (familias de artrópodos vs especies de coleópteros).

Altitud y complejidad del hábitat: sus efectos en la abundancia y diversidad de artrópodos

Estudios realizados desde mediados del siglo pasado ponen de manifiesto que existe una relación clara entre la altitud y la diversidad de especies, medida normalmente como el número de especies en un determinado rango altitudinal (Lawton et al. 1987, McCoy 1990, Stevens 1992, Meyer & Thaler 1995). Nuestros resultados apoyan esta idea generalizada, ya que en Sierra Nevada existe una relación negativa entre la altitud (entre los 2000 y los 2900 m) y la riqueza de especies tanto para la fauna de artrópodos y coleópteros epigeos como para la fauna de coleópteros asociada a matorral. Esta relación negativa coincide con lo observado en estudios que recogen un rango altitudinal similar en otros sistemas montañosos (Meyer & Thaler 1995), así como en diferentes grupos animales en Sierra Nevada, como por ejemplo con pájaros (Zamora 1987), reptiles (Pleguezuelos 1986) y diversos ordenes de artrópodos (Pascual 1977, Ávila & Pascual 1988).

Se han propuesto varios procesos no excluyentes para explicar este fenómeno, como son la reducción del área, la disminución de la productividad, el endurecimiento de las condiciones ambientales, y la disminución de la diversidad del recurso que explotan las especies, que tienen lugar cuando aumenta la altitud (Lawton et al. 1987, McCoy 1990). La disminución de los recursos va estrechamente asociada a la relación que hay entre la altitud y la simplificación de las comunidades que componen el hábitat (Mani 1968, Wettstein & Schmid 1999). Trabajos realizados con mariposas obtienen una disminución en la riqueza de especies con la altitud que va asociada a una disminución en el número de plantas nutricias con la altitud (Sánchez-Rodríguez & Baz 1995). Sin embargo, dos características de las zonas estudiadas nos llevan a rechazar esta hipótesis. Por un lado, normalmente, un aumento en el gradiente altitudinal lleva implícito un cambio en la comunidad vegetal, desde comunidades muy ricas con altos grados de heterogeneidad en las zonas bajas, a comunidades más pobres y homogéneas en las altas cumbres (Mani 1968, Lawton et al. 1987, Sfenthourakis 1992, Meyer & Thaler 1995). Sin embargo, aunque las zonas fueron diferentes en cuanto a su composición vegetal, de forma que existen tres comunidades claramente diferenciadas en nuestro área de estudio (matorral calizo, piornal, matorral silíceo), no hubo ninguna

relación ni entre la riqueza de plantas ni entre el índice de diversidad de H' o de HP' de plantas y la altitud (ver Tabla 2.1).

Por otro lado, una forma de eliminar el efecto que el cambio en la diversidad del recurso puede tener sobre la relación diversidad *vs* altitud es muestrear la fauna de individuos asociada a una determinada especie de planta que se distribuya a lo largo de un gradiente altitudinal (Lawton et al. 1987). Cuando se mantiene constante el tipo de recurso la relación entre la altitud y la riqueza no aparece como un patrón constante en los distintos trabajos revisados por Lawton et al. (1987). En aquellos trabajos en los que la relación fue negativa, aún eliminado el efecto de las diferencias de recursos con la altitud, se ha explicado por las diferencias tanto en la arquitectura de las plantas como por cambios en la diversidad de la comunidad de plantas (Lawton et al. 1987). En la zona de estudio, la riqueza de especies de coleópteros asociados a *J. communis* disminuyó conforme aumenta la altitud, lo que podría indicar una hay una disminución de la calidad del recurso, ya que aunque la abundancia de esta especie de planta no estuvo correlacionada negativamente con la altitud, los pies de planta si fueron de menor tamaño conforme aumento la altitud.

Sin embargo, la relación entre la diversidad y la altitud cambió cuando el índice analizado no fue la riqueza de especies sino el índice de diversidad de H' o el de HP' . De esta forma, cuando la diversidad fue medida como alguno de estos índices, la relación significativa entre diversidad y altitud desapareció tanto para la fauna epigea como para la asociada a matorral. Este resultado ha sido obtenido por otros autores para la comunidad de coleópteros en una sierra próxima a Sierra Nevada, la Sierra de Baza (Romero-Alcaraz 1999), y con mariposas en otra sierra del centro de la Península Ibérica (Sánchez-Rodríguez & Baz 1995). En Sierra Nevada, en ambos sustratos, matorral y suelo, la diversidad de coleópteros, medida como el índice de H' , estuvo relacionada positivamente con la diversidad de plantas. Este resultado apoyaría la idea clásica de que hábitat más diversos soportan una mayor diversidad de especies de insectos (McLaughlin & Roughgarden 1993, Tilman & Pacala 1993, Huston 1994, Wettstein & Schmid 1999). En el área de estudio no existió ninguna relación entre la diversidad de plantas y la altitud, siendo los puntos situados a altitudes medias menos diversos que otros situados a una mayor altitud.

La mayoría de los trabajos también encuentran una relación negativa entre la abundancia y la altitud (Olson 1994, Sánchez-Rodríguez & Baz 1995, Menéndez & Gutiérrez 1996, Wettstein & Schmid 1996), incluso en ocasiones en las que la

disminución de la abundancia no va a asociada a una disminución de los recursos (Menéndez & Gutiérrez 1996). Pero en la zona de estudio aunque la abundancia de artrópodos y coleópteros también estuvo asociada con la altitud de forma negativa para la fauna epigea no lo estuvo para la fauna asociada al matorral. Es decir, atendiendo al tipo de muestreo la distribución altitudinal de los organismos fue diferente. En otros trabajos también se han obtenido cambios en la respuesta de los organismos a una misma variable dependiendo del nivel taxonómico utilizado, orden *vs* especies, ortópteros *vs* lepidópteros, o entre distintas familias de coleópteros (Wettstein & Schmid 1996, Romero-Alcaraz 1999).

Por tanto, el resultado de las relaciones de los organismos con el hábitat a nivel de mesoescala va a depender tanto del descriptor de la comunidad (abundancia, riqueza etc.) como del nivel taxonómico (artrópodos *vs* coleópteros) analizado.

Recambio faunístico y altitud

Un aumento en la altitud conlleva variaciones altitudinales de la temperatura, las precipitaciones, el tipo de suelo, etc. (Mani 1968, Olson 1994, Butterfield 1996). Una de las principales limitaciones en la distribución de los insectos son las condiciones climáticas, debido al gran condicionamiento que suponen la temperatura y precipitación en su desarrollo (Price 1984, Butterfield 1996, Honek 1996, Blanckenhorn 1998, Wettstein & Schmid 1999, Speight et al. 1999). Por tanto, es de esperar que conforme aumenta la altitud tenga lugar un recambio faunístico en las comunidades que conforman los diferentes rangos de altitud (Olson 1994, Butterfield 1996). Estos cambios han provocado que exista una estrecha relación entre la altitud y la composición de especies tanto dentro de una misma familia (e.j. una típica familia de coleópteros muy condicionada por la temperatura, los carábidos, Butterfield 1996), como a nivel de comunidad (e. j. la comunidad de insectos asociadas a la hojarasca, Olson 1994), o en comunidades de insectos epigeos y asociados a matorral (Romero-Alcaraz 1999). Aunque en el área de estudio hemos observado a nivel de familias un alto grado de similitud entre puntos de muestreos adyacentes, esta similitud fue menor entre especies de coleópteros. La baja tasa de similitud entre zonas fue más acusada para la fauna asociada a matorral, siendo en algunos puntos menor del 20% de similitud. En ambos sustratos el mayor recambio faunístico tuvo lugar entre los 2400 y los 2500 m de altitud, justo en el cambio entre el piornal y el matorral almohadillado. Para la fauna asociada a matorral también fueron muy acusadas las tasas de recambio entre los 2200 y

los 2300 m de altitud, cambio entre la serie de matorral calizo y la serie de piornal silíceo. Por tanto, índices de similitud tan bajos nos indican que a intervalos de altitud tan cortos, como 100 m, ocurren importantes cambios de fauna, coincidiendo los menores valores de similitud con los cambios de la comunidad vegetal. Este alto recambio faunístico con la altitud sugiere que una alta proporción de las especies, sobre todo aquellas asociadas a matorral, están restringidas a intervalos altitudinales muy estrechos, como ocurre en otros estudios similares (Olson 1994, y referencias allí citadas, Romero-Alcaráz 1999).

El hecho de que, a) no hubo relación entre la altitud y la diversidad (medida como índice de H' y HP'), b) la diversidad de coleópteros epigeos y asociados a matorral estuvieron relacionadas positivamente con la diversidad de plantas, y c) las tasas de similitud de especies fueron menores en los puntos de cambio entre comunidades vegetales, podría hacernos pensar que este recambio faunístico de coleópteros está determinado por la comunidad vegetal. Sin embargo, hay dos resultados que nos indican que existen otros factores condicionando tanto la diversidad como la composición de la comunidad. Por un lado, los índices de similitud dentro de una misma comunidad vegetal, tanto para la fauna epigea como para la fauna de matorral, fueron, sobre todo entre zonas del matorral calizo, menores del 50 % a pesar de que en todas las zonas la comunidad vegetal muestreada fue la misma. Por otro lado, cabría esperar que los índices de similitud de la fauna asociada a una especie de planta hospedadora a diferentes altitudes fuesen más altos que los obtenidos para las distintas zonas en general. Sin embargo, aunque en general la similitud en la fauna asociada a *J. communis* fue bastante alta entre zonas, el índice más bajo obtenido (menos del 50% de similitud) correspondió a las dos zonas pertenecientes a la misma serie vegetal, el matorral calizo. Pero es entre los individuos de *H. spinosa* donde se observa que a pesar de que todas las zonas están dentro de la misma comunidad vegetal, tres de ellas presentan índices de similitud por debajo del 30%. Este resultado es realmente sorprendente ya que normalmente existe una alta especialización de los insectos fitófagos por las plantas hospedadoras (Jolivet 1992, Hill & Hodkinson 1992, Bernays & Chapman 1994, Schoonhoven et al. 1998, Speight et al. 1999), especialización que implica que la distribución de los insectos va a depender de la distribución de su planta hospedadora (Jolivet 1992, Bernays & Chapman 1994, Schoonhoven et al. 1998, Speight et al. 1999). Sin embargo, estas especies tienen por regla general límites de distribución menores que las de las plantas de las que se alimentan (Schoonhoven et al.

1998, Speight et al. 1999). Un cambio en la composición de la comunidad es consecuencia de la desaparición de especies limitadas fisiológicamente, el mantenimiento de especies con mayor capacidad de aclimatación, e incluso de la entrada en la comunidad de otras especies o bien generalistas, o bien que utilizan la planta como refugio. Pero el hecho de utilizar un índice de similitud cuantitativo, en el que no sólo importa la identidad de las especies sino su abundancia, nos podría hacer pensar que estos índices tan bajos son consecuencia de la pérdida de especies que tienen lugar con la altitud, más que un recambio de éstas (ver Tabla 2.8). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que efectivamente hubo un recambio faunístico. Así, de las 11 especies que encontramos en la zona 2900, solamente seis eran las mismas especies encontradas en la zona situada a 2600 m de altitud. Este resultado nos indica que realmente tuvo lugar un cambio de la fauna asociada a este tipo de planta con la altitud y no es debido a una simple reducción de las especies. Este cambio de especies con la altitud ha sido observado en las especies de psilidos asociadas a una especie de *Salix* de alta montaña (Hill & Hodkinson 1992, Hatcher et al. 1994). En este caso, las especies se distribuyeron en altitudes según su capacidad de resistencia a los cambios de temperatura, tanto durante la fase adulta como durante el desarrollo larvario (Hill & Hodkinson 1992). Además, el cambio de la comunidad de artrópodos asociada a la misma planta cada 100 m de altitud, puede deberse tanto a una respuesta a las diferencias estructurales de las plantas (Clark & Messina 1998) como a la presencia o ausencia de determinadas presas (Reynolds & Crossley 1997).

Efecto de la altitud en la distribución temporal de los individuos

Aunque hubo diferencias en la abundancia de artrópodos y coleópteros entre años, no hubo diferencias en la distribución temporal ni de la diversidad ni de la abundancia de individuos entre ambos años de estudio. Diferencias entre años en la abundancia de los individuos es un resultado frecuente y puede ser debido a factores abióticos, debido a que el desarrollo de los insectos está altamente condicionado por las temperaturas (Honek 1996, Speight et al. 1999, Virtanen 1999), como a factores bióticos, aumento o disminución de competidores, depredadores etc. (Schoonhoven et al. 1998, Speight et al. 1999, Virtanen 1999, Wuellner 2000)

A lo largo del año tienen lugar cambios en la temperatura, regímenes de humedad, insolación etc., que van a dar lugar a cambios estacionales en las zonas templadas (Wolda 1987b, Huston 1994, Rosenzweig 1995, Speight et al. 1999). Las

especies de insectos, al igual que la mayoría de los animales, se ven afectados por estos cambios estacionales, a los que responderán dependiendo de su capacidad de dispersión, su longevidad y su ciclo de vida (Rosenzweig 1995, Blanckenhorn 1998, Speight et al. 1999). Especies migratorias abandonarán los lugares donde se encuentran cuando los cambios anuales en las condiciones climáticas pueden afectar su supervivencia, por ejemplo, muchas especies de mariposas que se desplazan cientos de kilómetros desde los lugares de cría para pasar el invierno (Speight et al. 1999). Otros animales que no tienen esta capacidad de movimiento han desarrollado diferentes estrategias (estivación, hibernación etc.), que les permiten sobrevivir durante las épocas desfavorables del año (Sømme 1989, Laether et al. 1993). Esto va a provocar que durante determinadas épocas del año tengan lugar picos de actividad de las especies que dependerán tanto de las limitaciones fisiológicas como de su interacción con otros miembros de la comunidad (Wolda 1987b, Huston 1994, Rosenzweig 1995). La duración de estos períodos desfavorables va a depender de las condiciones climáticas específicas de cada una de las zonas. En un gradiente altitudinal en el que la temperatura disminuye de forma constante con la altitud, así como tienen lugar importantes cambios en la tasa de precipitación y de insolación serían de esperar diferencias en la duración del período de actividad de los individuos atendiendo a estas características (Lawton et al. 1987, Blanckenhorn 1998, Gutiérrez & Menéndez 1998). En las zonas de alta montaña, las zonas de mayor altitud mantendrán durante un mayor período del año el suelo cubierto por la nieve, lo que afectará tanto a la actividad de plantas como de animales (Lawton et al. 1987, Blanckenhorn 1998). En la zona de estudio, hemos observado como el número de muestreos en los que no hubo actividad aumentó de forma significativa con la altitud. Este resultado se ha observado también en otras zonas de montaña en la que gran parte de la actividad de los individuos, tanto artrópodos como otros animales, está condicionada por la retirada de las nieves (Meyer & Thaler 1995, Romero-Alcaráz 1999).

Un incremento de altitud no provoca una disminución en el período de actividad de los artrópodos, sino que también puede provocar desplazamientos temporales en los picos fenológicos de las especies (Lawton et al. 1987, Meyer & Thaler 1995, Gutiérrez & Menéndez 1998, Romero-Alcaráz 1999). Es frecuente incluso que especies con gran capacidad de dispersión aumenten su rango de distribución conforme van cambiando las condiciones climáticas en las zonas de mayor altitud (Virtanen 1999). Por tanto, en Sierra Nevada, al igual que en otros estudios que recogen gradientes altitudinales

(Lawton et al. 1987), esperamos que tenga lugar no sólo una disminución del período de actividad de los individuos, sino un desplazamiento de los picos de actividad de los insectos, de acuerdo con el retraso fenológico de los recursos (plantas, disponibilidad de presas etc.) de los que se alimentan. Nuestros resultados fueron en esta ocasión diferentes dependiendo del sustrato muestreado. Así, mientras que no hubo diferencias significativas en la distribución temporal de diversidad para la fauna asociada a matorral, siendo en general las distribuciones de la abundancia las que realmente se vieron afectadas por la altitud, la fauna epigea respondió de forma contraria, de forma que la mayoría de las diferencias entre zonas fueron debidas a la distribución temporal de la diversidad. Además, mientras que en general, las diferencias en las distribuciones temporales tuvieron lugar entre puntos de mínima y máxima altitud para la fauna epigea, estas diferencias sobre todo para la abundancia de coleópteros tuvo lugar entre las zonas del piornal (2300 a 2400 m de altitud) y el resto de las zonas independientemente de la altitud. Estudios realizados sobre la entrada en diapausa y período reproductivo de dípteros tampoco encontraron ningún efecto estacional en estos patrones, de forma que no hubo un desplazamiento de los picos de actividad con la altitud (Blanckenhorn 1998). Por tanto, parece que aunque hubo diferencias con la altitud en el período de actividad de los individuos, en general no hubo grandes desplazamientos de los picos de actividad, siendo las diferencias para la fauna asociada a matorral debidas más que a la altitud a las características particulares de una determinada comunidad vegetal.

Conclusiones

En este estudio hemos obtenido que la abundancia y diversidad de artrópodos epigeos y asociados a los matorrales varió con dos factores, la altitud y la diversidad del hábitat. Sin embargo, la importancia de cada uno de los factores fue diferente dependiendo tanto de sustrato como del nivel taxonómico analizado. Así, mientras que la riqueza de especies estuvo estrechamente relacionada con la altitud, la diversidad medida como el índice de H' o de HP' estuvo relacionada con características del hábitat como diversidad de plantas o porcentaje de cobertura. A lo largo del gradiente altitudinal tuvo lugar un recambio faunístico importante que fue más acentuado en las zonas donde tuvo lugar un cambio de la comunidad vegetal, sobre todo para la fauna asociada a matorral, pero que también fue muy acentuado entre zonas pertenecientes a la misma comunidad vegetal e independiente de la altitud. Por tanto, desde un punto de vista de la conservación,

cuanto mayor sea el gradiente altitudinal que sea protegido, mayor será el número de comunidades diferentes de insectos que estarán siendo protegidas. Por último, hubo una disminución considerable del período de actividad de los individuos sobre todo debido al período de permanencia de las nieves con la altitud. Sin embargo, no hubo grandes diferencias en la distribución temporal de las especies ni en los picos de actividad, de forma que sólo las zonas en los extremos del gradiente de altitud mostraron diferencias en los picos de abundancia o diversidad en la fauna epigea, y las zonas típicas de piornal con el resto de las zonas para la fauna asociada a matorral. Por tanto, cada nivel altitudinal muestreado está compuesto, independientemente de su altitud y de la comunidad vegetal que lo componga, de una fauna característica y particular que se verá regulada tanto por las condiciones climáticas de la zona como por las características bióticas que la componen. La variabilidad en los resultados obtenidos nos muestra que la diversidad de los hábitats puede ser medida de muchas formas diferentes y cada una de estas medidas nos dará una información complementaria sobre cuales son los principales factores que afectan al funcionamiento de un sistema.

BIBLIOGRAFÍA

- Adis J. 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zool. Anz. Jena.* 202: 177-184.
- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 782 pp.
- Ávila J. M. & F. Pascual 1988. Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae) de Sierra Nevada: III. Distribución altitudinal y temporal. *Bolletino. Museo regionale Scienze naturali Torino* 6: 217-240.
- Bernays E. A. & R. F. Chapman 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York, 312 pp.
- Blanckenhorn W. 1998. Altitudinal differentiation in the diapause response of two species of dung flies. *Ecological Entomology* 23: 1-8.
- Brown, J. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 267pp.
- Butterfield J. 1996. Carabid life-cycle strategies and climate change: a study on an altitude transect. *Ecological entomology* 21: 9-16.

- Clark T. L. & F. J. Messina 1998. Plant architecture and the foraging success of ladybird beetles attacking the russian wheat aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 86: 153-161.
- Cooper R.J. & R.C. Withmore 1990. Arthropod sampling methods in Ornithology. *Studies in Avian Biology* 13: 29-37
- Gauld I. D. 1987. The so-called "anomalous diversity" of trophic Ichneumonidae re-examined. *Biological Journal of Linnean Society* 30: 299-312.
- Gotelli, N.J., and G.L. Entsminger. 2000. EcoSim: Null models software for ecology. Version 5.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Greenslade P. J. M. 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae. *Journal of Animal Ecology* 33: 301-301.
- Greenslade P. J. M. 1973. Sampling ants with pitfall traps: diggin-in effects. *Ins. Soc.*, 20: 343-353.
- Gutiérrez D. 1997. Importance of historical factors on species richness and composition of butterfly assemblages (Lepidoptera: Rhopalocera) in northern Iberian mountain range. *Journal of Biogeography* 24: 77-88.
- Gutiérrez D. & R. Menéndez 1998. Phenology of butterflies along an altitudinal gradient in northern Spain. *Journal of Zoology* 244: 249-264.
- Hanski I. 1997. Predictive and practical metapopulation model: the incidence function approach. En Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial Ecology*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 21-45.
- Hatcher P., N. Paul, P. Ayres & J. Whittaker 1994. The effect of a foliar disease (rust) on the development of *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ecological Entomology* 19: 349-360.
- Hill J. K. & I. D. Hodkinson 1992. Effects of temperature on phenological synchrony and altitudinal distribution of jumping plant lice (Hemiptera: Psylloidea) on dwarf willow (*Salix lapponum*) in Norway. *Ecological Entomology* 20: 237-244.
- Hódar J.A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17: 421-433.
- Honek A. 1996. The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *European Journal of Entomology* 94: 97-104.
- Huston M. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, 680 pp.

- Jay-Robert P., J. Lobo & J. Lumaret 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic & Alpine Research* 29: 196-205.
- Jolivet P. 1992. *Insects and Plants. Parallel evolution and adaptations*. Snadhill Crane Press, Gainesville, pp 190.
- Kolasa J. & N. Waltho 1998. A hierarchical view of habitat and its relationship to species abundance. En: Peterson D. L. & V. T. Parker (eds.), *Ecological Scale*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 55-78.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, Alemania, 340 pp.
- Lawton J. H., M. McGarvin and P. A. Heads 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *Journal of Animal Ecology* 56: 147-160.
- Leather S., K. Walters & J. Bale 1993. *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, 255 pp.
- Levin S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. The Robert H. McArthur Award Lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Lindsey, J.K. 1997. *Applying generalized linear models*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania, 256 pp.
- Ludwig J.A. & J.F. Reynolds 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York, EEUU, 337 pp.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology, patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, 269 pp.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press. Princeton, New York, EEUU, 200 pp.
- Mani M. S. 1968. *Ecology and biogeography of high altitude insects*. Series entomologica, volume 4. Dr. W. Junk N. V. Publishers, The Hague, Holanda, 527 pp.
- McCoy E. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313-322.
- McLaughlin J. F. & J. Roughgarden 1993. Species interactions in space. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 89-98.

- Menéndez R. & D. Gutiérrez 1996. Altitudinal effects of habitat selection of dung beetles (Scarabaeoidea: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography* 19: 313-317.
- Meyer E. & Thaler K. 1995. Animal diversity at high altitudes in the Austrian Central Alps. En: Chapin & Körner (eds), *Arctic and Alpine Biodiversity. Ecological Studies Vol 113*. Springer-Verlag, Berlin, pp 97-107.
- Montávez, J.P. A. Rodríguez, C. Roldan & J. L. Jiménez 1996. Primeros resultados de la climatología de Sierra Nevada. En: J. Chacón and J.L. Rosúa, (eds.), *Sierra Nevada, conservación y desarrollo, vol I*. Universidad de Granada, Granada, pp 87-100.
- Moran V., J. Hoffmann, F. Imson & J. Jenkins 1994. Herbivorous insect species in the tree canopy of a relict South African forest. *Ecological Entomology* 19: 147-154.
- Muihead-Thomson R. C. 1991. *Traps responses of flying insectss*. Academic Press, Londres, UK, 287 pp.
- Oliver I. & A. Beattie 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case of study. *Conservation Biology* 10: 99-109.
- Olson D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10: 129-150.
- Pascual F. 1977. *Estudio de los ortópteros de Sierra Nevada. Tesis Doctoral*. Granada, 362 pp.
- Pascual F. 1978. Estudio preliminar de ortópteros de Sierra Nevada, IV: Distribución altitudinal. *Boletín de la Sociedad Española de Entomología* 2: 49-63.
- Perfecto I., J. Vandermeer, P. Hanson & V. Cartín 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 6: 935-945.
- Pleguezuelos J. M. 1986. Distribución altitudinal de los reptiles en las Sierras Béticas Orientales. *Revista Española de Herpetología* 1: 65-83.
- Price P. W. 1984. *Insect ecology*, 2nd edition. Wiley-Intescience, New York, EEUU, 607 pp.
- Purvis A. & A. Hector 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-218.
- Rahbek C. 1995. The elevation gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography* 18: 200-205.
- Rapoport, E.H. 1975. *Areografía, estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Culturas Económica, México.

- Reynolds B. & C. Crossley 1997. Spatial variation in herbivory by forest canopy arthropods along an elevational gradient. *Community and Ecosystem Ecology* 26: 1232-1239.
- Rodríguez-Martínez, F., and M.E. Martín-Vivaldi. 1996. Hacia un modelo geográfico del clima de Sierra Nevada: estado de la cuestión y perspectivas de investigación. En J. Chacón and J.L. Rosúa, (Eds.), *Sierra Nevada, conservación y desarrollo*, vol I. Universidad de Granada, Granada, pp 27-40.
- Roldan, C., J.P. Montávez, A. Rodríguez, and J.I. Jiménez. 1996. Contribución al estudio del régimen térmico de Sierra Nevada. En J. Chacón and J.L. Rosúa, (Eds.), *Sierra Nevada, conservación y desarrollo*, vol I. Universidad de Granada, Granada, pp 55-70.
- Romero-Alcaraz E. 1999. Biodiversidad de Coleópteros (Insecta) en la Sierra de Baza (Granada, Sureste Ibérico) composición y variabilidad de sus comunidades. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 264 pp.
- Romero-Alcaraz E. & J. M. Ávila 2000. Landscape heterogeneity in relation to variations in epigaeic beetle diversity of a Mediterranean ecosystem. Implications for conservation. *Biodiversity & Conservation* 9: 985-1005.
- Rosenzweig M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 436 pp.
- Sánchez-Piñero F. 1994. *Ecología de las comunidades de coleópteros en zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (sureste de la Península Ibérica)*. Tesis doctoral, Granada, 313 pp.
- Sánchez-Rodríguez J. & A. Baz 1995. The effects of elevation on the butterfly communities of a mediterranean mountain, Sierra de Javalambre, Central Spain. *Journal of the Lepidopterists' Society* 49: 192-207.
- SAS Institute Inc. 1997. *SAS/STAT Software: changes and enhancements through release 6.12.*. Cary, NC, USA
- Schoonhoven L. M., T. Jermy & J. van Loon 1998. *Insect-plant biology. From physiology to evolution*. Chapman & Hall, London, UK, 409 pp.
- Sfenthourakis S. 1992. Altitudinal effect on species richness of Oniscidea (Crustacea: Isopoda) on three mountains in Greece. *Global Ecology and Biogeography Letters* 2: 157-164.
- Sokal R. & F. J. Rohlf 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., New York, EEUU, 859 pp.

- Sømme L. 1989. Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. *Biological Review* 64: 367-407.
- Speight, M.R., M.D. Hunter & A.D. Watt. 1999. Ecology of insects. Concept and applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Stacey P., V. Johnson & M. Taper 1997. Migration within population: The impact upon local population dynamics. En: Hanski I. & M. E. Gilpin (eds.), *Metapopulation biology*. Academic Press, pp 267-291.
- Stevens G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extensión of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140: 893-911.
- Southwood T. R. E. 1978. *Ecological Methods*. Chapman and Hall, London, UK, 524 pp.
- Sutherland W. 1996. *Ecological census techniques. A handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 336.
- Tilman D. & S. Pacala 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 13-25.
- Thomas D. B. & E. L. Sleeper 1977. The use of pitfall traps for estimating the abundance of arthropods, with special reference to the Tenebrionidae (Coleoptera). *Annual of Entomological Society of America* 70: 242-248.
- Turner B. D. & E. Broadhead 1974. Diversity and distribution of psocid populations on *Mangifera indica* L. in Jamaica and their relationships to altitude and microepiphyte diversity. *Journal of Animal Ecology* 43: 173-190.
- Underwood A. & P. Petraitis 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: How can local processes be compared?. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 39-51.
- Virtanen T. 1999. Patterns in the ecology of herbivorous insects in northern areas explained by regional or local climate. Tesis Doctoral, University of Turku, Turku.
- Wettstein W. & B. Schmid 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36: 363-373.
- Wiens J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3: 385-397.

- Wiens J. A. & J.T. Rotenberry 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monograph* 51: 21-41.
- Wolda H. 1987a. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of Linnean Society* 30: 313-323.
- Wolda H. 1987b. Seasonality and the community. En: Gee J. H. R. & P. S. Giller (eds), *Organization of communities. Past and Present. 27th Symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 69-98.
- Wuellner C. 2000. Variation among accounts of *Sieunomia triangulifera* (Vachal) (Hymenoptera: Halictidae) in different localities and years. *Pan-Pacific Entomologist* 76:00-00.
- Zamora R. 1987. Variaciones altitudinales en la composición de las comunidades nidificantes del aves de Sierra Nevada (Sur de España). *Doñana Acta Vertebrata* 14: 83-106.
- Zar J. 1996. *Biostatistical Análisis*. 3th Edition. Prentice Hall, New Jersey, EEUU, 662 pp.

**Capítulo 3: Efecto de la heterogeneidad espacio-temporal en las
comunidades de artrópodos**



INTRODUCCIÓN

Los organismos viven en hábitats que son altamente heterogéneos tanto en el espacio como en el tiempo (Dutilleul 1993, McLaughlin & Roughgarden 1993, Wilby & Shachak 2000, Stewart et al. 2000). Estas variaciones temporales y espaciales están conectadas a veces de forma que determinadas fluctuaciones en el tiempo pueden crear patrones de heterogeneidad espaciales (Wiens 2000). La heterogeneidad ambiental es generada tanto por las perturbaciones provocadas por los factores abióticos como por propios organismos que habitan este sistema (Burke et al. 1999, Stewart et al. 2000, Wiens 2000). Una de las consecuencias directas de la acción de estas perturbaciones naturales es la aparición de ambientes parcheados que pueden influir fuertemente tanto en los organismos como en los procesos ecológicos subyacentes (Ludwig et al. 2000, Schooley et al. 2000). Tradicionalmente se ha aceptado que las perturbaciones periódicas, y la heterogeneidad derivada de ella, son las encargadas de mantener la diversidad local de especies (Tilman 1982, Houston 1994). Las perturbaciones crean variabilidad espacial y temporal en la disponibilidad de los recursos afectando a la riqueza de especies y a la estructura de la comunidad al incrementar la heterogeneidad y permitir la coexistencia de especies que son competidoras y/o que tienen diferentes habilidades de colonización (Tilman 1982, Huston 1994, Levin 2000, Schooley et al. 2000). Así por ejemplo, los espacios libres creados por las perturbaciones son un recurso esencial para muchas especies de vida sésil ya que permiten el establecimiento de nuevos individuos o el acceso a recursos como la luz a los que antes no tenían acceso (Tilman 1982, Cornell & Karlson 1997).

La heterogeneidad estructural de un hábitat es uno de los factores más importantes a la hora de determinar la diversidad de las comunidades (McLaughlin & Roughgarden 1993, Huston 1994). La heterogeneidad tiene un papel potencial modificando los resultados de los procesos ecológicos e influenciando la forma en la que las especies van a coexistir en el espacio y en el tiempo (García-Charton & Pérez-Ruzafa 1999), afectando íntimamente al funcionamiento del ecosistema completo (Cardinale et al. 2000). Según la teoría del nicho, los hábitats más complejos presentan un mayor número de nichos potenciales y, por tanto, un mayor número de especies podrán ocupar estos nichos (McLaughlin & Roughgarden 1993, Huston 1994, Wettstein & Schmid 1999). Además, la heterogeneidad espacial puede incrementar la diversidad de especies al reducir la intensidad de las interacciones tanto de competencia, según el principio de exclusión competitiva, como de depredación (Holt 1993, McLaughlin &

Roughgarden 1993, Cornell & Karlson 1997). De esta forma, la diversidad será mayor en los hábitats que son más diversos en términos de, por ejemplo, diversidad de plantas (Andow 1991, Cody 1993, Speight et al. 1999, Wettstein & Schmid 1999) o complejidad vertical (Cody 1993, Tonhasca & Byrne 1994, Speight et al. 1999, Humphrey et al. 1999). La variabilidad temporal también es importante ya que provoca cambios en la composición de especies, los cuales a veces tienen lugar de forma continua pero en otras ocasiones ocurren de forma brusca (Palmer & White 1994).

Una de las cuestiones más interesantes, a pesar de lo cual ha sido poco explorada en este tipo de trabajos, es la escala a la cual varía la diversidad y abundancia de los organismos (Banks 1998, Bradshaw 1998). Se sabe que la escala espacial es muy importante para muchos procesos que tienen lugar a nivel de población, como por ejemplo la relación entre los hospedadores y los parasitoides o entre las presas y los depredadores (McLaughlin & Roughgarden 1993, Williams & Leibhold 2000). A nivel de comunidad también se ha estudiado la importancia de la escala en la relación entre una determinada perturbación (manejo de un bosque) y la riqueza de especies (Niemelä 1990, 1997, Magura et al. 2000, Hamer & Hill 2000), y en la relación entre la riqueza de especies y la productividad (Gross et al. 2000). Estos estudios son importantes ya que se ha comprobado que el efecto de una perturbación en la diversidad de especies es altamente dependiente de la escala, de forma que el efecto provocado por la modificación de un determinado hábitat estudiado a una única escala espacial no puede ser considerado representativo de todas las escalas posibles (Magura et al. 2000, Hamer & Hill 2000, Scheiner et al. 2000). Mientras que a una escala regional la distribución de determinadas especies puede estar principalmente determinada por variables climáticas y geológicas, a una escala local la distribución está determinada por las condiciones ambientales y las interacciones interespecíficas (Levin 2000, Magura et al. 2000). Un cambio de escala espacial y temporal puede crear homogeneidad frente a heterogeneidad, y viceversa, y la información contenida a un determinado nivel puede aparecer como un ruido a otro nivel (Levin 1992, Dutilleul 1993, Scheiner et al. 2000).

La descripción de cualquier sistema va a depender de la escala espacial, de la escala temporal y del nivel de organización elegido (Wiens 1989). Es imprescindible por tanto entender no sólo cómo los patrones y las dinámicas varían con la escala sino cómo patrones a una escala determinada son manifestaciones de procesos que operan a otras escalas (Ives et al. 1993, McLaughlin & Roughgarden 1993, Levin & Pacala 1997, Scheiner et al. 2000). Aunque la mayoría de los investigadores están de acuerdo en que

las comunidades ecológicas se ven afectadas por patrones y procesos a muchas escalas espaciales y temporales, y que el reconocimiento de estas escalas es importante, el conocimiento empírico sobre el papel de la escala es aún muy limitado (Brown 1987, McLaughlin & Roughgarden 1993, Niemelä et al. 1996, Gustafson 1998). Para llevar a cabo un estudio de la forma más eficiente posible los investigadores deben elegir cuidadosamente la escala. Es decir, hay que identificar las escalas a las cuales las regularidades o anomalías es probable que ocurran, y a la escala a la que operan los procesos que controlan la comunidad (Dutilleul 1993, Gustafson 1998). Otra de las consecuencias más importantes en el cambio de escala es que ésta varía entre taxones atendiendo a la escala espacio-temporal a la cual cada uno de los taxones percibe su medio ambiente biótico y abiótico (Levin 1992, Scheiner et al. 2000). Debido a todos estos factores sería muy importante que el estudio de comunidades incluyera dos o más escalas de heterogeneidad (McLaughlin & Roughgarden 1993, Niemelä et al. 1996, Scheiner et al. 2000).

La heterogeneidad ambiental es especialmente alta en los ecosistemas mediterráneos, que soportan a su vez una de las biotas más diversas del mundo (Mittermeier et al. 1998, Blondel & Aronson 1999). Las montañas Mediterráneas del sudeste ibérico en particular reúnen debido a su situación geográfica privilegiada una alta diversidad consecuencia del mantenimiento de una fauna y flora con diversos orígenes (Blondel & Aronson 1999). El objetivo principal de este estudio es analizar como influye la heterogeneidad ambiental en la comunidad de artrópodos epigeos a diferentes escalas temporales y espaciales en dos hábitats característicos de la alta montaña Mediterránea. Los objetivos específicos son: 1) Determinar si la estructura de la comunidad de artrópodos y coleópteros, medida como la abundancia, biomasa y diversidad, depende de la escala espacial y temporal de estudio. 2) Explorar si los ambientes más heterogéneos mantienen un mayor número y diversidad de especies analizando la variación espacial y temporal en la relación entre la heterogeneidad ambiental y los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros. 3) Ver si se mantiene la relación entre heterogeneidad/diversidad con la escala, determinando la relación existente entre diversidad y escala espacial. 4) Buscar las relaciones entre la diversidad y la escala temporal, y comprobar si se mantienen las relaciones a través del tiempo, y si las variables descriptivas actúan a todas las escalas temporales.

Definición de heterogeneidad

En un contexto ecológico la heterogeneidad no es un concepto fácil de definir (Dutilleul & Legendre 1993, Gustafson 1998, Stewart et al. 2000, Wiens 2000). Este concepto hace una conexión explícita entre la variación espacio-temporal en las condiciones ambientales por un lado, y la respuesta de los organismos a la variabilidad de estas limitaciones por otro (Stewart et al. 2000). Desde principios de los años noventa se han dado diferentes definiciones de heterogeneidad: “Conjunto de elementos que difieren unos de otros”, “una composición o estructura que no es uniforme”, “la complejidad que resulta de las interacciones entre las limitaciones ambientales y la diferente respuesta de los organismos a estas limitaciones”, “cualquier factor que induce variación en las tasas de crecimiento de los individuos y que puede tener un origen tanto biótico como abiótico“ etc. (ver revisión en Wiens 2000). Según este autor existirían cuatro formas de heterogeneidad; a) varianza espacial, una medida de la variación entre puntos de un mismo hábitat; b) Patrón de la varianza, una medida de la autocorrelación espacial aplicada a todo un área; c) varianza de la composición, que tiene lugar cuando los puntos difieren no sólo cuantitativamente sino cualitativamente, de manera que un hábitat contiene diferentes tipos de entidades (árboles, matorrales, suelo sin cobertura etc.); d) Varianza localizada, cuando la heterogeneidad de la composición es considerada de una forma espacialmente explícita.

Como resultado de la dificultad de obtener una única definición de heterogeneidad, su cuantificación es aún más problemática (Gardner 1998, Dutilleul 1998a, 1998b). Por ello, con el fin de unificar criterios, en este capítulo nos vamos a referir a la heterogeneidad como “la complejidad y variabilidad de las propiedades de un sistema en el tiempo y en el espacio” (Li & Reynolds 1995, Gustafson 1998). Dentro de esta definición habría que distinguir dos conceptos; Heterogeneidad estructural, que tendría que ver con la cuantificación de la variación en las características físicas o componentes de un paisaje, y la heterogeneidad funcional, que tendría que ver con como el organismo percibe y responde a este ambiente (Li & Reynolds 1995, Coulson et al. 1999).

A lo largo de este capítulo, la heterogeneidad estructural, también denominada heterogeneidad ambiental, hará referencias a los cambios que ocurren en la estructura del hábitat de los artrópodos epigeos.

MÉTODOS

Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada), entre los 2100 y los 2300 m de altitud. A estas cotas altitudinales aparecen dos comunidades vegetales características de la alta montaña mediterránea. Por una parte existe una comunidad de matorral almohadillado, situada en suelo calizo-dolomítico, y que está representada principalmente por *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Erinacea anthyllis*, *Ononis tridentata*, *Juniperus sabina* y *Juniperus communis*. La otra comunidad, el piornal-enebral, aparece sobre suelo silíceo y está representado principalmente por *Genista versicolor*, endemismo de la alta montaña de Sierra Nevada, *Juniperus communis* y *Helianthemum croceum* (Anexo 3.1)

Diseño de muestreo y análisis de las muestras

En 1997 se seleccionaron las dos comunidades vegetales representadas en la zona de estudio, a las que denominaremos a partir de ahora hábitat *Astragalus*, para referirnos al matorral de la serie caliza, y hábitat *Genista*, para referirnos a la comunidad de la serie silíceo. En cada una de estas comunidades se seleccionaron arbitrariamente 3 zonas de aproximadamente 2500 m de superficie distanciadas entre sí un mínimo de 300 m. Dentro de cada una de las zonas se fijaron dos transectos de 50 m de longitud por 10 m de anchura (5 metros a izquierda y derecha del transecto), que se dividieron en 20 cuadrados de 5 x 5 m (Figura 3.1). De los veinte cuadrados obtenidos en cada uno de los transectos se seleccionaron al azar cinco de ellos. Este diseño nos permite estudiar la comunidad de artrópodos de cada hábitat a 3 posibles escalas espaciales: a escala de cuadrado (25 m²), a escala de transecto (500 m²) y a escala de zona (aproximadamente 2500 m²).

En cada uno de los cuadrados seleccionados se colocaron cinco trampas de caída libre sin cebar que eran recogidas a las 48 horas (50 trampas por zona, 300 trampas en total). El número de trampas elegidas fue el máximo posible para muestrear una superficie de 25 m² y que nos permitía mantener la distancia suficiente entre trampas de caída para que las capturas fuesen independientes (mínimo de 2 m de distancia entre trampas, ver Capítulo 1). El muestreo se realizó dos veces por año (en Junio y Agosto) durante dos años consecutivos (1997-1998).

Las muestras fueron analizadas posteriormente en el laboratorio donde, mediante una lupa binocular con micrómetro, se medían los artrópodos capturados y se

determinaba el orden y, en los casos en los que era posible, la familia a la que pertenecían los individuos. En el caso de los coleópteros todos los individuos fueron identificados a nivel de especie en la mayoría de los casos, y como morfo-especies cuando esto no fue posible. La utilización de morfo-especies, sobre todo para estudios sobre conservación, ha sido altamente recomendada cuando no es posible una determinación más fina debido al escaso margen de error cometido (Olson 1994, Moran et al. 1994, Oliver & Beattie 1996, Perfecto et al. 1997).

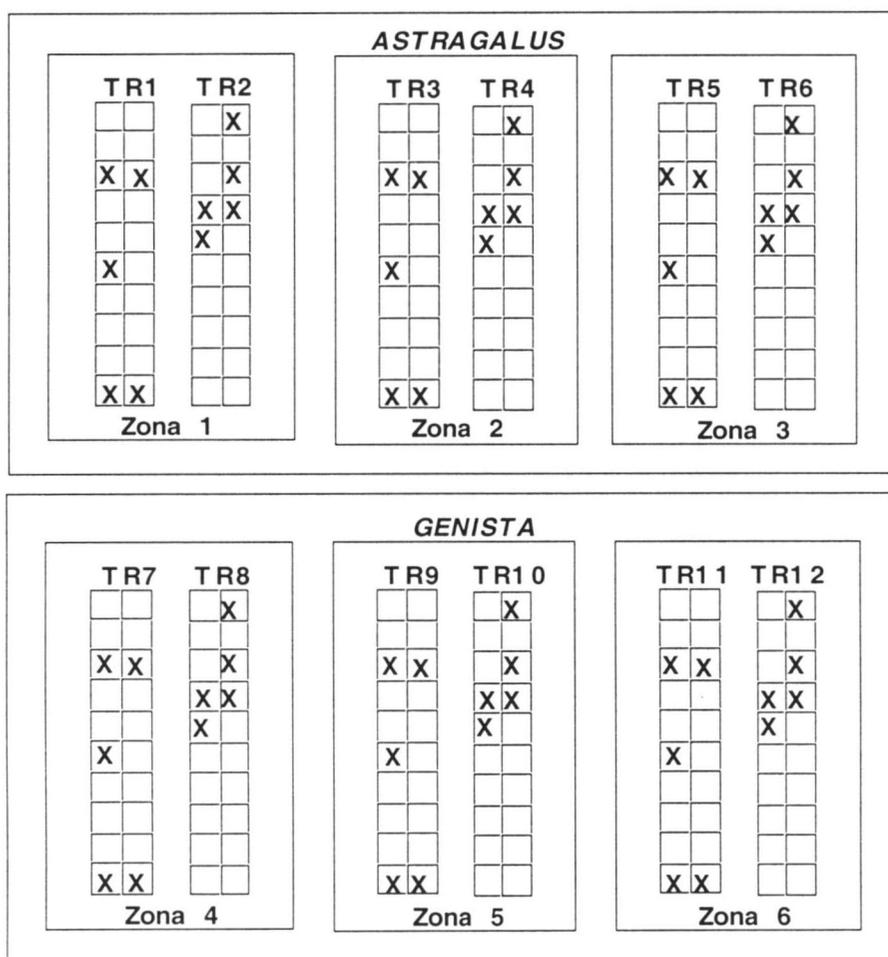


Figura 3.1. Diseño de muestreo mostrando las diferentes escalas consideradas: Hábitat (*Genista* vs *Astragalus*), zona, transecto (TR) y cuadrado. Los cuadrados marcados con una x son los cuadrados muestreados en cada uno de los transectos.

Estima de la diversidad para cada escala considerada

La diversidad se calculó para las familias de artrópodos y para las especies de coleópteros. Se calcularon varios índices de diversidad (riqueza específica, el índice de equitatividad PIE de Hulbert y el índice de Shannon-Weiner). La diversidad se calculó de forma independiente para cada escala espacial y temporal utilizada. Así, para comparar la diversidad de la comunidad a escala de cuadrado usamos los individuos

recolectados en cada uno de los cinco botes por cuadrado. Para calcular la diversidad a escala de transecto usamos todos los individuos capturados en los 25 botes por transecto. Finalmente, para calcular la diversidad a escala de zona, usamos los 50 botes colocados por zona. Debido al procedimiento necesario para calcular las diversidades, la diversidad a una determinada escala no es posible hallarse promediando o sumando las diversidades de la escala inferior. Para calcular las diversidades de las diferentes escalas temporales utilizamos un procedimiento similar.

Calculamos el índice de similitud cuantitativo de Morisita-Horn (Magurran 1988) para calcular la similitud en la composición de especies de coleópteros y de familias de artrópodos entre hábitats y entre muestreos.

Cuantificación de la heterogeneidad ambiental

La heterogeneidad ambiental fue estimada utilizando cinco parámetros: porcentaje de suelo desnudo, porcentaje de cobertura por matorral, porcentaje de cobertura por la planta hábitat (*A. granatensis* en el hábitat *Astragalus* y *G. versicolor* en el hábitat *Genista*), diversidad de plantas y complejidad vertical. Para ello se determinó la estructura del hábitat utilizando una variación del método descrito por Wiens & Rotenberry (1981) distinguiendo entre cobertura horizontal y complejidad vertical. En cada uno de los cuadrados se realizaron 3 transectos de 5 m de longitud. En cada uno de los transectos, a cada intervalo de un metro se tomaron 3 puntos de contacto, un punto perteneciente al centro del transecto y dos puntos situados un metro a derecha e izquierda del transecto, obteniendo un total 45 puntos de contacto por cada cuadrado seleccionado. Para calcular la estructura del hábitat a nivel de transecto realizamos la misma operación pero utilizando los dos transectos marcados anteriormente en la zona. En cada uno de los transectos de 50 m de longitud obtuvimos 150 puntos de contacto. La estima de la estructura del hábitat por zonas se calculó con los 300 puntos obtenidos de la suma de los dos transectos pertenecientes a cada zona.

En cada punto de contacto, mediante el uso de una vara graduada, determinamos si la vara contactaba con suelo sin vegetación, piedras, plantas leñosas, dicotiledóneas, monocotiledóneas y matorral seco, distinguiendo entre las distintas especies vegetales hasta donde fue posible y anotando su altura. La complejidad vertical del hábitat se calculó como el coeficiente de variación de las alturas obtenidas. La diversidad de plantas se calculó mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de equitatividad PIE de Hulbert (HP').

Análisis estadístico

Para comprobar que escala espacial (transecto, zona, hábitat) o temporal (año, fecha de muestreo) explicaba la mayor variabilidad en la abundancia y biomasa de artrópodos y coleópteros en cada uno de los botes de muestreo utilizamos análisis de varianza encajado. Para ello, cada uno de las escalas tanto temporales como espaciales de escala inferior fue encajado en la escala inmediatamente superior.

Para comprobar que escala explicaba la mayor variabilidad en los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros utilizamos un análisis de varianza multivariante de medidas repetidas (MANOVAR), empleando un análisis perfilado (“Profile”, Proc GLM, von Ende 1993). Se usó esta aproximación porque los datos no exhibían homogeneidad de varianzas (“simetría compuesta”) y porque el modelo no estaba compuesto por componentes ortogonales independientes (presupuesto de “esfericidad” o condición de Huynh-Feldt), según el criterio de Mauchly (Mead 1988, von Ende 1993, Hair et al. 1999). MANOVAR halla las diferencias entre niveles del factor fijo entre grupos, entre niveles del factor dentro de grupo, y en las pendientes de las curvas de respuestas entre muestras para cada nivel del factor entre grupos (“Paralelismo”, Potvin et al. 1990, von Ende 1993). El paralelismo es comprobado mediante el término de interacción entre ambos factores, dentro y entre grupos, y concluye que un parámetro varía diferencialmente para cada nivel del tratamiento cuando la interacción es significativa. En estos análisis, como factores fijos entre grupos se utilizaron las tres escalas espaciales analizadas (cuadrado, transecto, zona), encajando siempre la escala inferior en su escala inmediatamente superior. Como factores dentro de grupo se utilizó los cuatro muestreos realizados. Una interacción positiva entre el término dentro de grupo (muestreo) y cada uno de los factores entre grupos indicaría que la variable respuesta (diversidad) varía de forma diferente en el tiempo para cada uno de los niveles de los factores dados. En estos análisis, cuadrado dentro de cada uno de los grupos es utilizado como el término de error para los factores entre grupos, y la interacción muestreo x cuadrado como término de error para el factor dentro de grupos (von Ende 1993).

Para comprobar si la relación entre las variables descriptivas del hábitat y los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros era diferente dependiendo de la escala espacial y temporal, hemos realizado un contraste de pendientes de regresiones entre niveles. Para ello, hemos realizado un análisis de covarianza aditivo de una vía con término de interacción, introduciendo como tratamiento la variable descriptiva y

como covariante la escala espacial y temporal que se desea contrastar (transecto, zona, hábitat, año, muestreo). Según este modelo debemos rechazar la hipótesis nula de que la relación entre el índice de diversidad y la variable descriptiva se comporta de la misma manera entre niveles (es decir, si las pendientes de las rectas de regresión son iguales) si el término de interacción aparece significativo después de un contraste mediante una F de Snedecor (Dowdy & Wearden 1985). Hemos utilizado un modelo con suma de cuadrados tipo III debido a la presencia mixta de variables con efectos fijos y variables con efectos no determinados (Sokal & Rohlf 1981).

La relación entre las variables descriptivas del hábitat (variables independientes) y cada uno de los índices de diversidad (variable dependiente) se realizó mediante análisis de regresión múltiple por pasos. En los casos en los que el tamaño de muestras fue muy bajo utilizamos el índice de correlación no paramétrico de Spearman para buscar la relación entre variables. Este método, mediante la adición y remoción de variables independientes, ofrece el conjunto de variables predictivas más plausible. Para el análisis de la relación entre las variables a cada una de las escalas temporales, año y muestreo, se seleccionaron al azar 60 datos de los 120 disponibles para la escala año (60 por año) y de los 240 disponibles para la escala muestreo (60 por muestreo). Mediante la homogenización del tamaño de muestra pretendíamos evitar el posible efecto indirecto del esfuerzo de muestreo sobre las relaciones obtenidas mediante los análisis de regresión.

Debido al bajo número de muestras, la significación de las regresiones múltiples analizadas a escala de transecto y de zona se hallaron mediante un proceso de iteraciones aleatorizado utilizando una modificación del método Bootstrap mediante el programa estadístico MULTREG BIG v. 1.0. (Pedro Jordano, 16 de septiembre 1997). El número de iteraciones utilizado en cada uno de los análisis fue de 5000.

Las variables que no seguían una distribución normal fueron transformadas logarítmicamente empleándose una transformación arcsénica en el caso de las variables expresadas como porcentajes (Zar 1996).

RESULTADOS

Abundancia y número de especies de artrópodos y coleópteros por hábitat

Durante los dos años de estudio se recolectaron un total de 19349 artrópodos, de los cuales 11691 se recolectaron en el hábitat *Astragalus* y 7658 se recolectaron en el

hábitat *Genista*. El índice de similitud entre ambos hábitats en las familias de artrópodos encontradas fue muy alto (0.99).

El taxón del que se recolectó un mayor número de individuos fue Formicidae (60.3% de los artrópodos), mientras que los coleópteros fueron el segundo taxón más abundante (11.95%) con 2312 individuos capturados. Sin embargo, los coleópteros representaron más del 65% de la biomasa total mientras que los formícidos no llegaron al 8%.

En el hábitat *Astragalus*, se recolectaron 1477 coleópteros pertenecientes a 97 especies. En el hábitat *Genista*, el número de coleópteros fue de 835, pertenecientes a 81 especies distintas. El índice de similitud cuantitativo de Morisita-Horn entre los dos hábitats para la fauna de coleópteros fue muy bajo (0.35). Este bajo número indica que tanto el número de especies como la abundancia cada una de las especies fue muy diferente en los dos tipos de hábitat. La similitud entre años (1997-1998) fue muy alta tanto para las familias de artrópodos (0.99) como para las especies de coleópteros (0.89).

Variación espacio-temporal en los valores de abundancia, biomasa y diversidad.

Artrópodos

	g.l	SS	F	P
ABUNDANCIA				
Hábitat (A)	1	18.61	2.47	0.32
Zona [A] (B)	4	4.01	3.76	0.27
Transecto [B, A] (C)	6	2.40	1.41	0.24
Cuadrado [C, B, A]	48	18.10	1.99	0.0001
Año	1	2.42	0.064	0.81
Muestreo [Año]	2	62.55	295.80	0.0001
Año x A	1	6.18	63.16	0.0001
Modelo	63	107.05	16.07	0.0001
Error	1106	116.93		
BIOMASA				
Hábitat (A)	1	13200.6	0.064	0.82
Zona [A] (B)	4	310149	13.82	0.03
Transecto [B, A] (C)	6	25461.2	0.38	0.88
Cuadrado [C, B, A]	51	605768	0.85	0.76
Año	1	18188.9	0.011	0.92
Muestreo [Año]	2	2691966	96.28	0.0001
Año x A	1	218588	15.64	0.0001
Modelo	66	3872386	4.19	0.0001
Error	1076			

Tabla 3.1. Resultados del análisis de varianza encajado para la abundancia de individuos y la biomasa de artrópodos. Bote (n= 1200) es la unidad de muestreo.

Los resultados obtenidos mediante el análisis encajado de varianza muestran que hubo diferencias espacio temporales en la abundancia de artrópodos obtenida durante los muestreos (Tabla 3.1). El modelo, que explicó el 44.82% de la variable obtenida, muestra que estas diferencias tuvieron lugar a la escala espacial y temporal más baja (cuadrado y muestreo, respectivamente; Tabla 3.1). Además, como indica el término significativo de la interacción, la relación de la abundancia obtenida en los diferentes hábitats fue diferente dependiendo del año (Tabla 3.1). Sin embargo, la varianza obtenida no fue explicada por igual por todas las variables que fueron significativas, así mientras que la escala temporal (muestreo) explicó casi el 35% de la varianza, la escala espacial (cuadrado) sólo explicó el 2% y el término de la interacción el 7.4%.

	g.l.	Wilks' λ	F	P
Riqueza				
<i>Between-subjects</i>				
Hábitat (A)	1,47	0.38	76.14	0.0001
Zona [A] (B)	4,47	0.79	2.93	0.028
Transecto [B, A] (C)	6,47	0.69	3.52	0.006
<i>Within-subjects</i>				
Muestreo	3,45	0.12	111.25	0.0001
Muestreo x A	3,45	0.67	7.46	0.004
Muestreo x B	12, 119.4	0.80	0.87	0.06
Muestreo x C	18, 127.8	0.36	3.07	0.001
Shannon				
<i>Between-subjects</i>				
Hábitat (A)	1,47	0.87	6.98	0.01
Zona [A] (B)	4,47	0.37	19.69	0.0001
Transecto [B, A] (C)	6,47	0.68	3.89	0.003
<i>Within-subjects</i>				
Muestreo	3,45	0.72	5.7	0.002
Muestreo x A	3,45	0.39	23.37	0.0001
Muestreo x B	12,119.4	0.57	2.33	0.01
Muestreo x C	18,127.8	0.68	1.03	0.43
Hulbert PIE				
<i>Between-subjects</i>				
Hábitat (A)	1,47	0.99	0.02	0.87
Zona [A] (B)	4,47	0.33	23.0	0.0001
Transecto [B, A] (C)	6,47	0.65	4.27	0.0016
<i>Within-subjects</i>				
Muestreo	3,45	0.86	2.37	0.083
Muestreo x A	3,45	0.41	21.87	0.0001
Muestreo x B	12,119.4	0.52	2.77	0.002
Muestreo x C	18,127.8	0.68	10.30	0.43

Tabla 3.2. Resultado del análisis multivariante de medidas repetidas calculado para los diferentes índices de diversidad de artrópodos. Cuadrado (n= 240) es la unidad de muestreo.

De forma parecida, la biomasa de los artrópodos no se distribuyó de forma homogénea ni espacial ni temporalmente ($R^2= 15.59$, Tabla 3.1). Al igual que en el caso

anterior, hubo diferencias a escalas tanto espaciales como temporales, pero mientras que espacialmente las diferencias tuvieron lugar a la escala de zona, escala espacial intermedia, a escala temporal las diferencias fueron significativas a la menor escala analizada, el muestreo (Tabla 3.1). También el término de la interacción fue significativo en este modelo (Tabla 3.1). La varianzá explicada por la escala temporal (36.1%) fue mucho más alta que la explicada por el término de la interacción (8.4%), o por la escala espacial (1.03%).

También existió variabilidad tanto en el espacio como en el tiempo en la diversidad de familias de artrópodos (Tabla 3.2). Como se observa en la Tabla 3.2, la diversidad varió a todas las escalas espaciales y temporales, aunque con ligeras diferencias entre los tres índices analizados.

	g.l	SS	F	P
ABUNDANCIA				
Hábitat (A)	1	5.58	1.16	0.44
Zona [A] (B)	4	2.17	0.54	0.20
Transecto [B, A] (C)	6	1.04	1.45	0.23
Cuadrado [C, B, A]	48	4.56	1.59	0.007
Año	1	3.51	0.154	0.72
Muestreo [Año]	2	37.08	309.67	0.0001
Año x A	1	4.33	72.38	0.0001
Modelo	63	58.30	15.45	0.0001
Error	1106	662.20		
BIOMASA				
Hábitat (A)	1	5.73	0.63	0.51
Zona [A] (B)	4	15.99	2.77	0.23
Transecto [B, A] (C)	6	10.07	1.86	0.12
Cuadrado [C, B, A]	49	35.27	1.66	0.004
Año	1	0.285	0.007	0.941
Muestreo [Año]	2	79.585	91.79	0.0001
Año x A	1	6.314	14.56	0.0001
Modelo	64	165.401	5.952	0.0001
Error	659			

Tabla 3.3. Resultados del análisis de varianza encajado para la abundancia y la biomasa de coleópteros. Bote (n= 1200) es la unidad de muestreo

Coleópteros

La abundancia de coleópteros varió tanto espacial como temporalmente de la misma forma que la abundancia de artrópodos (Tabla 3.3). El modelo, que explicó el 43.79% de la varianza obtenida, muestra que estas diferencias tuvieron lugar a escala espacial de cuadrado, a escala temporal de muestreo y, como indica el término de la interacción, entre hábitats dependiendo del año (Tabla 3.3). La escala temporal, muestreo, explicó

50% fue de la varianza obtenida, mientras que la interacción el 5% y el cuadrado, escala espacial, sobre el 3%.

Hubo diferencias espaciales y temporales en la distribución de la biomasa de coleópteros. El modelo utilizado, explicó el 30.52% de la varianza obtenida, y mostró que al igual que para la abundancia de artrópodos y coleópteros, las mayores escalas de variación tuvieron lugar a la escala espacial, cuadrado y a la escala temporal, muestreo (Tabla 3.3). De nuevo, la escala temporal explicó un mayor porcentaje de la varianza obtenida (51.5%) que el término de la interacción (3.3%) y la escala espacial (2.5%).

Para los índices de diversidad de coleópteros también obtuvimos variación tanto espacial como temporal (Tabla 3.4). Sin embargo, mientras que a escala espacial los resultados dependieron del índice analizado, la variabilidad temporal a escala de muestreo y la interacción entre esta variable y el hábitat fueron significativas para los tres índices utilizados (Tabla 3.4).

	g.l.	Wilks' λ	F	P
Riqueza específica				
<i>Between-subjects</i>				
Hábitat (A)	1,47	0.89	5.69	0.02
Zona [A] (B)	4,47	0.67	5.82	0.0007
Transecto [B, A] (C)	6,47	0.76	2.44	0.04
<i>Within-subjects</i>				
Muestreo	3,45	0.14	92.11	0.0001
Muestreo x A	3,45	0.26	43.79	0.0001
Muestreo x B	12,119.4	0.55	2.49	0.006
Muestreo x C	18,127.8	0.48	2.10	0.009
Shannon				
<i>Between-subjects</i>				
Hábitat (A)	1,47	0.98	0.88	0.35
Zona [A] (B)	4,47	0.81	2.84	0.035
Transecto [B, A] (C)	6,47	0.82	1.73	0.14
<i>Within-subjects</i>				
Muestreo	3,45	0.17	73.51	0.0001
Muestreo x A	3,45	0.34	27.79	0.0001
Muestreo x B	12,119.4	0.73	1.27	0.25
Muestreo x C	18,127.8	0.62	1.31	0.19
Hulbert PIE				
<i>Between-subjects</i>				
Hábitat (A)	1,47	0.98	1.03	0.31
Zona [A] (B)	4,47	0.94	0.15	0.96
Transecto [B, A] (C)	6,47	0.86	0.26	0.29
<i>Within-subjects</i>				
Muestreo	3,45	0.81	3.42	0.025
Muestreo x A	3,45	0.76	4.62	0.007
Muestreo x B	12,119.4	0.89	0.41	0.96
Muestreo x C	18,127.8	0.65	1.19	0.28

Tabla 3.4. Resultado del análisis multivariante de medidas repetidas calculado para los diferentes índices de diversidad de coleópteros. Cuadrado (n= 240) es la unidad de muestreo

Relación entre la diversidad y la heterogeneidad ambiental

Artrópodos

La relación entre la diversidad y las características estructurales del hábitat variaron dependiendo del índice de diversidad, riqueza, H' o HP' analizado.

El análisis de regresión múltiple por pasos para comprobar la relación entre la riqueza de familias de artrópodos y las características estructurales del hábitat fue significativo ($F = 8.27$, g.l.= 3, 55, $p = 0.0001$, $R^2 = 33.02$). Según los resultados obtenidos, la riqueza estuvo positivamente relacionada con el coeficiente de variación de la complejidad vertical ($F = 11.601$, $p = 0.0012$, $\beta = 35.61$), y de forma negativa con el porcentaje de planta hábitat ($F = 9.99$, $p = 0.0026$, $\beta = -8.56$), y con el porcentaje de suelo descubierto ($F = 4.013$, $p = 0.05$, $\beta = -6.70$).

Por el contrario, aunque el modelo también fue significativo cuando la variable dependiente analizada fue la diversidad de artrópodos medida como el índice de HP' ($F = 4.68$, g.l.= 1, 57, $p = 0.013$, $R^2 = 11.08$), este índice sólo estuvo relacionado positiva y significativamente con la diversidad de plantas ($F = 4.69$, $p = 0.035$, $\beta = 0.27$).

Este resultado coincide con el obtenido para la diversidad de artrópodos medida como el índice de H' ($F = 4.07$, g.l.= 1, 57, $p = 0.02$, $R^2 = 9.44$), de forma que la única variable que estuvo relacionada significativa y positivamente con este índice fue la diversidad de plantas ($F = 3.89$, $P = 0.05$, $\beta = 0.36$).

Coleópteros

Los resultados obtenidos para la diversidad de coleópteros también fueron diferentes dependiendo del índice analizado.

El modelo obtenido en el análisis de regresión por pasos cuando la variable dependiente analizada fue la riqueza de especies de coleópteros fue significativo ($F = 4.56$, g.l.= 1, 57, $p = 0.003$, $R^2 = 19.45$). De todas las variables analizadas en el modelo, este índice sólo estuvo relacionado significativa y negativamente con el porcentaje de planta hábitat ($F = 4.09$, $p = 0.047$, $\beta = -6.45$).

Sin embargo, aunque el modelo sobre el índice de diversidad HP' fue significativo ($F = 4.89$, g.l.= 2, 56, $p = 0.0046$), las variables independientes que estuvieron significativa y positivamente relacionadas con este índice fueron el porcentaje de matorral ($F = 9.1687$, $p = 0.004$, $\beta = 0.002$) y el coeficiente de complejidad vertical ($F = 7.987$, $p = 0.007$, $\beta = 0.60$).

El modelo para el índice de diversidad de H' también fue significativo ($F = 7.10$, g.l.= 3, 55, $p = 0.0004$, $R^2 = 23.67$), y al igual que el índice de HP' , estuvo relacionado positivamente con el coeficiente de variación de la estructura vertical ($F = 8.3536$, $p = 0.006$, $\beta = 2.57$) y el porcentaje de matorral ($F = 9.1701$, $p = 0.0037$, $\beta = 0.004$) pero además, estuvo negativamente relacionado con el porcentaje de planta hábitat ($F = 7.2313$, $p = 0.009$, $\beta = -0.63$).

Variación espacial en la relación entre diversidad y características descriptivas del hábitat.

Variación entre hábitats

Artrópodos

Algunas de las relaciones entre los índices de diversidad y las características del hábitat encontradas anteriormente variaron dependiendo del hábitat.

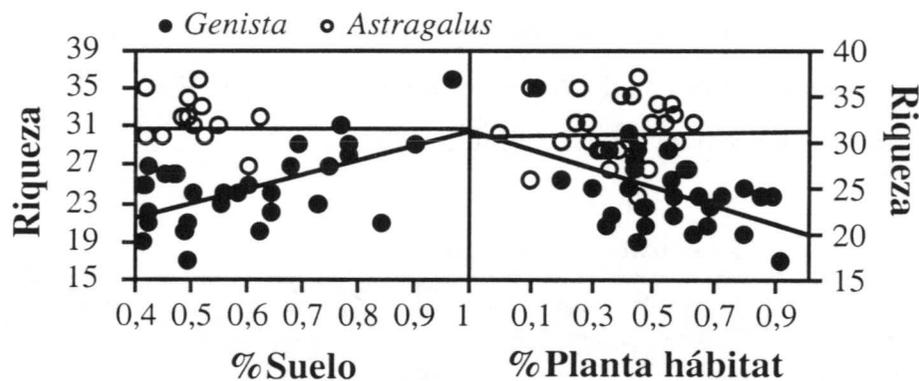


Figura 3.2. Variación entre hábitat (*Genista* vs *Astragalus*) en la relación entre la riqueza de familias de artrópodos y las características estructurales del hábitat: el porcentaje de suelo descubierto y el porcentaje de suelo cubierto por la planta hábitat.

La relación entre la riqueza y el porcentaje de suelo descubierto, como indica el termino significativo de la interacción ($F = 4.82$, g.l.= 1, 56, $p = 0.03$), fue estadísticamente diferente entre hábitats (Figura 3.2). Así, mientras que la relación fue positiva y significativa en el hábitat *Genista* ($F = 14.37$, g.l.= 1, 28, $P = 0.0006$, $R^2 = 32.35$, $y = 15.70 + 14.71x$), en el hábitat *Astragalus* esta relación no fue significativa (Figura 3.2). También la relación entre la riqueza de artrópodos y el porcentaje de cobertura por planta hábitat fue diferente en los distintos hábitats ($F = 4.59$, g.l.= 1, 56, $p = 0.04$). En esta ocasión, la riqueza de artrópodos disminuyó rápidamente conforme aumentaba el porcentaje de planta hábitat en el hábitat *Genista* ($F = 9.61$, g.l.= 1, 28, $p =$

0.004, $R^2 = 22.89$, $y = 1.16 - 0.025x$), no siendo la relación entre ambas variables significativas en el hábitat *Astragalus* (Figura 3.2).

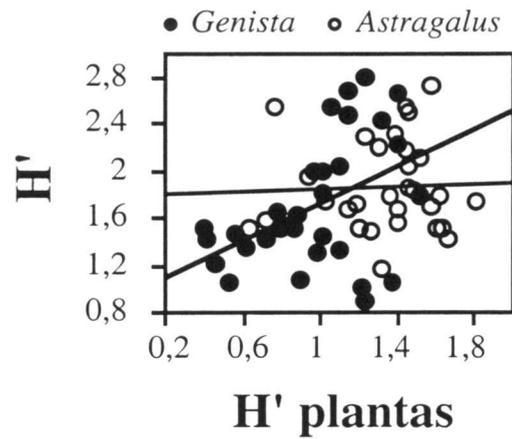


Figura 3.3. Variación entre hábitats (*Genista* vs *Astragalus*) en la relación entre la diversidad de artrópodos (H') y la diversidad de plantas.

El índice de diversidad de H' estuvo relacionado de forma diferente con la diversidad de plantas en ambos hábitats ($F = 3.35$, g.l.= 1, 56, $p = 0.07$), aunque los resultados fueron sólo marginalmente significativos. De nuevo, sólo hubo una relación significativa entre ambas variables en el hábitat *Genista* ($F = 6.61$, g.l.= 1, 28, $p = 0.016$, $R^2 = 16.20$, $y = 0.95 + 0.78x$, Figura 3.3).

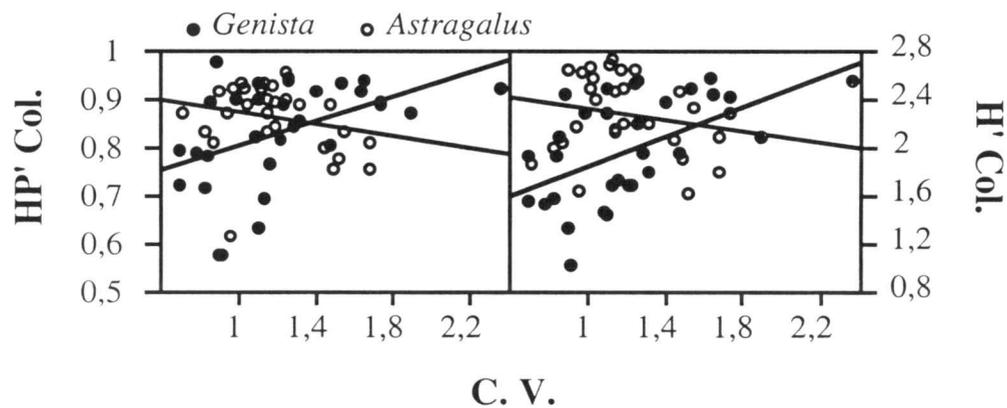


Figura 3.4. Variación entre hábitats (*Genista* vs *Astragalus*) en la relación entre la diversidad de coleópteros (HP' y H') y el coeficiente de variación de la complejidad vertical (C.V.).

Coleópteros

La relación entre los índices de diversidad de H' y de HP' con el coeficiente de variación vertical varió entre hábitats ($F = 7.98$, g.l.= 1, 56, $p = 0.007$ y $F = 6.98$, g.l.= 1, 56, $p = 0.01$, respectivamente), siendo la relación entre estas variables significativa y positiva en el hábitat *Genista* ($F = 11.77$, g.l.= 1, 28, $p = 0.002$, $R^2 = 27.08$, $y = 0.86 +$

3.32x para H' y $F = 7.51$, g.l.= 1, 28, $p = 0.01$, $R^2 = 18.35$, $y = 0.59 + 0.71x$ para HP'), y no significativa en el hábitat *Astragalus* (Figura 3.4).

Variación entre zonas dentro de hábitat

La relación entre los índices de diversidad y las características estructurales del hábitat cambiaron incluso dentro del mismo hábitat dependiendo de la zona. A continuación sólo se muestran las relaciones en las que hubo alguna variación.

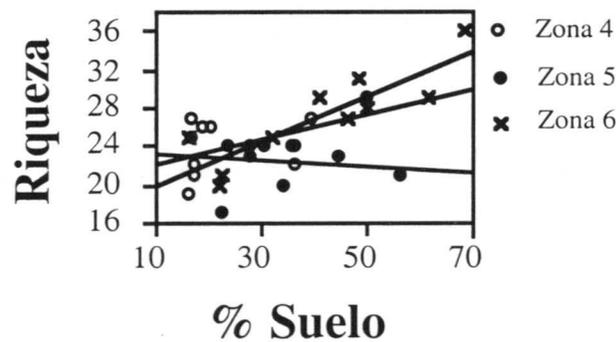


Figura 3.5. Variación entre zonas del hábitat *Genista* en la relación entre el porcentaje de suelo descubierto y la riqueza de artrópodos

En el hábitat *Genista*

La relación entre la riqueza de artrópodos y el porcentaje de suelo descubierto fue diferente entre las tres zonas del hábitat *Genista* ($F = 4.11$, g.l.= 1, 28, $p = 0.03$). Así, mientras que la relación fue significativa y positiva en la zona 6 ($r_s = 0.84$, $p = 0.002$, $n = 10$), la relación no fue significativa ni en la zona 4 ni en la zona 5 (Figura 3.5).

En el hábitat *Astragalus*

La relación entre los índices de H' y HP' para artrópodos y la diversidad de plantas fue diferente en las tres zonas estudiadas en cada hábitat ($F = 4.09$, g.l.= 1, 28, $p = 0.03$ y $F = 3.63$, g.l.= 1, 28, $p = 0.04$, respectivamente). Así, para el índice de H' , mientras que la relación fue positiva en la zona 1, fue negativa en las otras dos zonas, aunque ninguna de las relaciones parciales fue estadísticamente significativa (Figura 3.6). Para el índice de HP' , la relación en la zona 1 fue positiva y marginalmente significativa ($r_s = 0.59$, $p = 0.07$, $n = 10$), y negativa, aunque sin significación estadística, en las otras dos zonas (Figura 3.6).

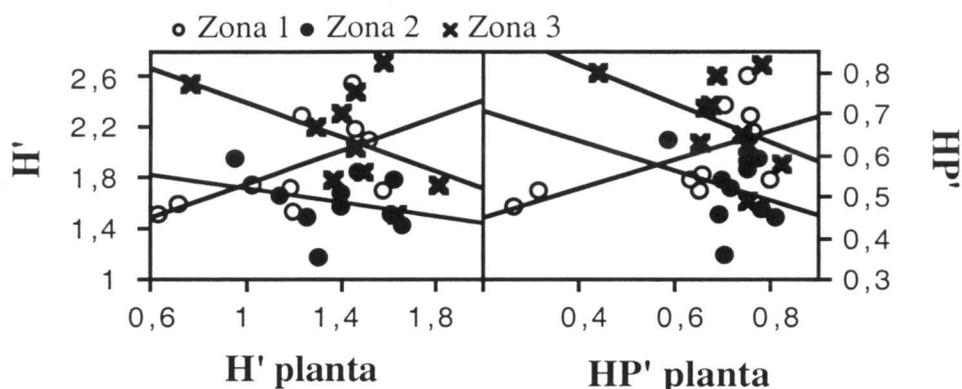


Figura 3.6. Variación entre zonas del hábitat *Astragalus* en la relación entre los índices de diversidad de H' y HP' de familias de artrópodos con la diversidad de plantas.

Variación temporal en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental

Variación entre años

Artrópodos

La relación entre la riqueza de artrópodos y el coeficiente de variación vertical fue diferente en los dos años de estudio ($F = 3.92$, g.l.= 1, 116, $p = 0.04$). Mientras que en 1997 la relación fue significativa y positiva ($F = 16.83$, g.l.= 1, 58, $p = 0.001$, $R^2 = 15.26$, $y = 11.24 + 6.74x$), en 1998 la relación no fue significativa (Figura 3.7).

La relación entre los índices de diversidad de H' y HP' con la diversidad de plantas también varió entre años ($F = 5.90$, g.l.= 1, 116, $p = 0.02$ y $F = 7.09$, g.l.= 1, 116, $p = 0.001$, respectivamente). Ambos índices estuvieron relacionados positiva y significativamente con la diversidad de plantas en 1997 ($F = 15.05$, g.l.= 1, 58, $p = 0.001$, $R^2 = 15.26$, $y = 11.24 + 6.74x$, para H' y $F = 16.38$, g.l.= 1, 58, $p = 0.0002$, $R^2 = 20.67$, $y = 0.31 + 0.55x$ para HP'), mientras que la relación no fue significativa para ninguno de ellos en 1998 (Figura 3.7).

Coleópteros

La única relación en la que hubo diferencias dependiendo del año entre la diversidad y las características del hábitat fue entre la riqueza de especies coleópteros y el porcentaje de cobertura de la planta hábitat ($F = 6.68$, g.l.= 1, 116, $p = 0.001$). La relación fue significativa y negativa sólo en 1997 ($F = 15.85$, g.l.= 1, 58, $p = 0.0002$, $R^2 = 20.11$, $y = 12.56 - 0.14x$, Figura 3.7).

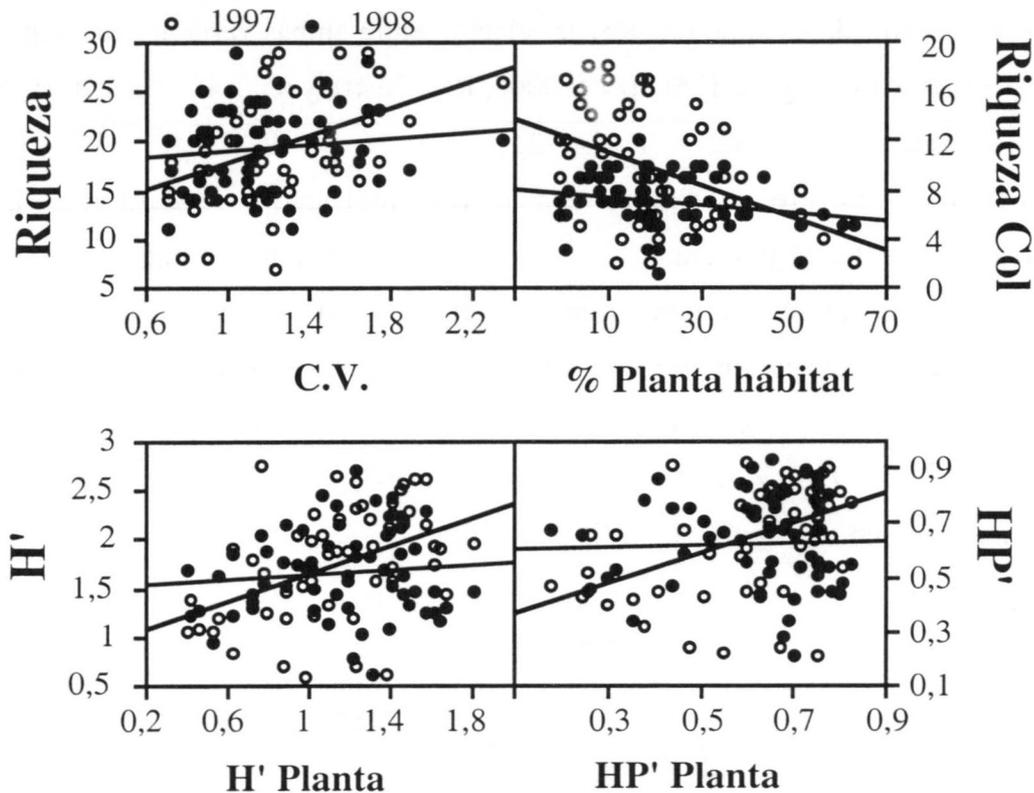


Figura 3.7. Variación entre años en la relación entre los índices de diversidad de artrópodos (riqueza, índice de H' e índice de HP') y de coleópteros (Riqueza Col.) con distintas características del hábitat.

Variación entre muestreos

Artrópodos

La relación existente entre la diversidad de artrópodos medida como el índice de HP' y la diversidad de plantas fue diferente dependiendo del muestreo realizado ($F = 2.71$, g.l.= 1, 232, $p = 0.045$). Así, mientras que la relación fue positiva y significativa en los muestreos realizados en Julio de 1997 ($F = 8.41$, g.l.= 1, 58, $p = 0.005$, $R^2 = 11.15$, $y = 0.38 + 0.45x$) y Agosto de 1997 ($F = 16.89$, g.l.= 1, 58, $p = 0.0001$, $R^2 = 21.22$, $y = 0.34 + 0.57x$), no hubo significación en los otros dos muestreos realizados (Figura 3.8). Pero, además, hubo variabilidad entre los muestreos en los que la relación fue significativa, ya que la pendiente de la recta fue más acusada en el muestreo realizado en Agosto que en el realizado en Julio de 1997 (Figura 3.8).

Coleópteros

La relación entre la diversidad y las variables descriptivas del hábitat también variaron entre muestreos para la fauna de coleópteros. De este modo, la relación entre la riqueza de especies de coleópteros y el porcentaje de cobertura por la planta hábitat fue diferente entre muestreos ($F = 9.16$, g.l.= 1, 232, $p = 0.013$). Mientras que en el

muestreo realizado en Julio de 1997 la relación entre ambas variables fue significativa y negativa ($F = 14.27$, g.l.= 1, 58, $p = 0.0004$, $R^2 = 36.10$, $y = 11.45 - 8.41x$), en Agosto de 1998 la relación fue positiva ($F = 4.22$, g.l.= 1, 58, $p = 0.045$, $R^2 = 5.08$, $y = 2.42 + 3.17x$), y en los otros dos muestreos no fue significativa (Figura 3.8). Cuando la relación fue entre el porcentaje de cobertura por la planta hábitat y la diversidad de coleópteros (H'), también hubo diferencias entre muestreos ($F = 8.20$, g.l.= 1, 232, $p = 0.0001$), de forma que en Julio de 1997 la relación fue significativa y negativa ($F = 12.70$, g.l.= 1, 58, $p = 0.0007$, $R^2 = 16.55$, $y = 2.78 - 1.13x$), en Agosto de 1998 fue positiva ($F = 8.79$, g.l.= 1, 58, $p = 0.004$, $R^2 = 11.67$, $y = 0.53 + 1.05x$), y en el resto de los muestreos no fue significativa (Figura 3.8).

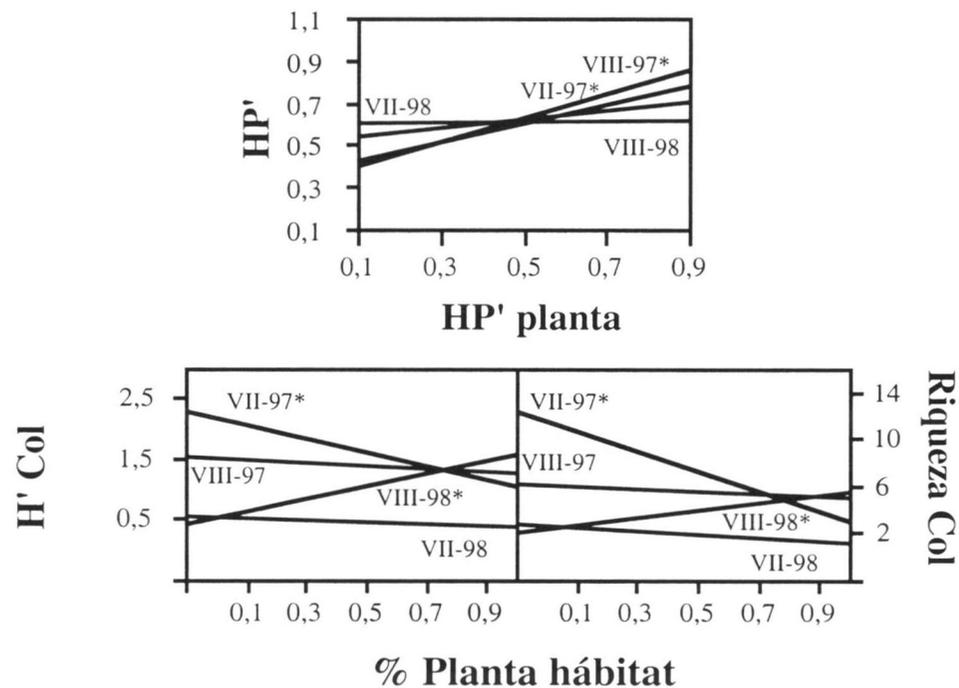


Figura 3.8. Variación entre muestreos en la relación entre los índices de diversidad de artrópodos (índice de HP') y de coleópteros (índice de H' y Riqueza de Coleópteros) con algunas de las características del hábitat. * indica diferencias estadísticamente significativas.

Efecto de la escala espacial y temporal en la relación entre diversidad y la heterogeneidad ambiental

Escala espacial

Las relaciones entre la diversidad de artrópodos y coleópteros encontrada a una escala espacial de cuadrado (véase apartado *relación entre las variables del hábitat y la riqueza de artrópodos y coleópteros de estos resultado*) cuando fueron analizadas a otras escalas espaciales se mantuvieron en algunos casos y en otros casos

desaparecieron, e incluso aparecieron relaciones con otras variables que no fueron significativas a esta escala.

Artrópodos

La riqueza de familias de artrópodos a escala de transecto no estuvo relacionada significativamente con ninguno de los descriptores del hábitat ($p > 0.05$, en todos los casos), sin embargo a escala de zona al igual que obtuvimos a escala de cuadrado, esta variable estuvo negativa y significativamente relacionada con el porcentaje de planta hábitat ($F = 8.448$, g.l.= 1, 4, $p = 0.05$, $R^2 = 63.23$, $y = 63.05 - 0.23x$, Figura 3.9).

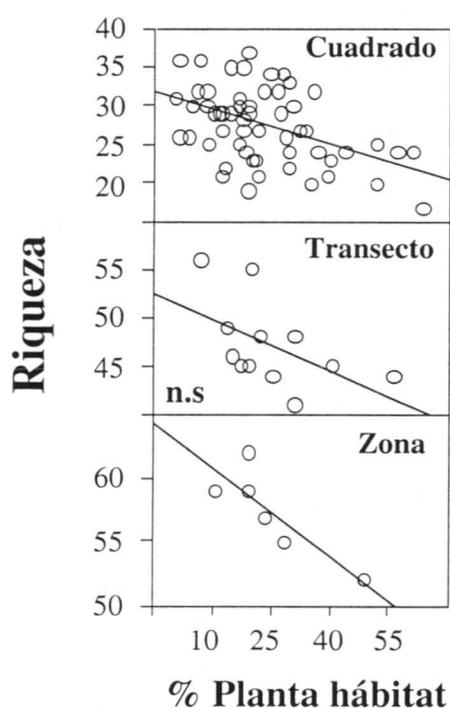


Figura 3.9. Relación entre el porcentaje de cobertura de la planta hábitat y la riqueza de artrópodos a todas las escalas espaciales. **n.s.** indica que la relación no fue estadísticamente significativa

El índice de HP' a escala de transecto, al igual que a escala de cuadrado, estuvo relacionado con la diversidad de plantas de forma positiva ($F = 6.79$, g.l.= 1, 10, $p = 0.04$, $R^2 = 26.68$, $y = 0.28 + 0.51x$), mientras que a escala de zona ninguna de las relaciones fue significativa (Figura 3.10).

El índice de H' estuvo relacionado a todas las escalas espaciales positiva y significativamente con la diversidad de plantas (transecto: $F = 5.12$, g.l.= 1, 12, $p = 0.05$, $R^2 = 22.06$, $y = 1.06 + 0.59x$; Zona: $F = 22.96$, g.l.= 1, 4, $p = 0.028$, $R^2 = 37.48$, $y = 1.04 + 0.60x$, Figura 3.10).

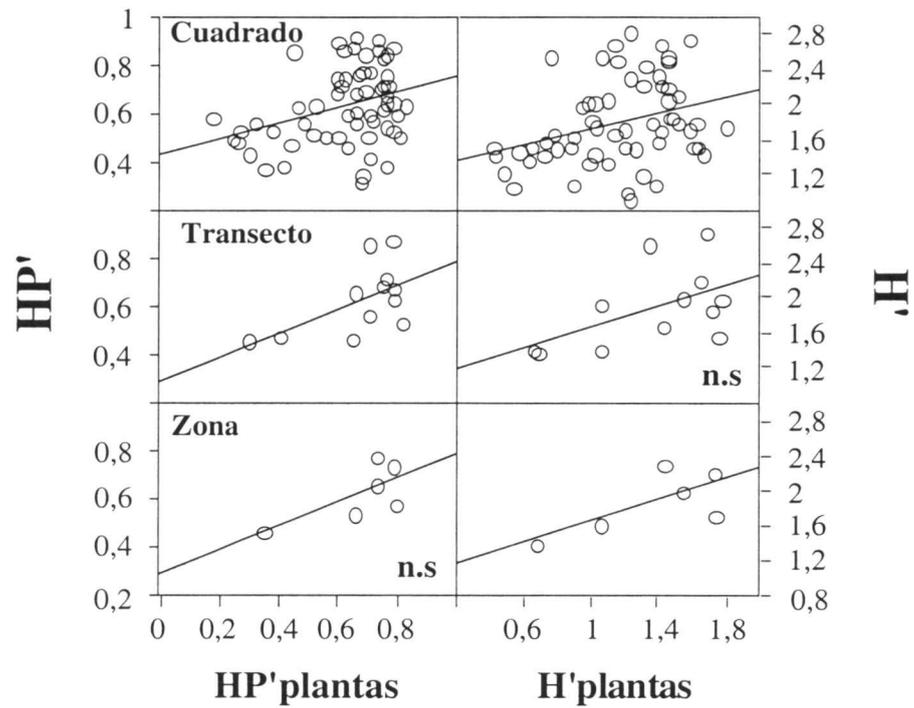


Figura 3.10. Relación entre la diversidad de plantas y la diversidad de familias de artrópodos para el índice de Shanon (H') y PIE de Hulbert (HP') a todas las escalas espaciales. **n.s.** indica que la relación no fue estadísticamente significativa

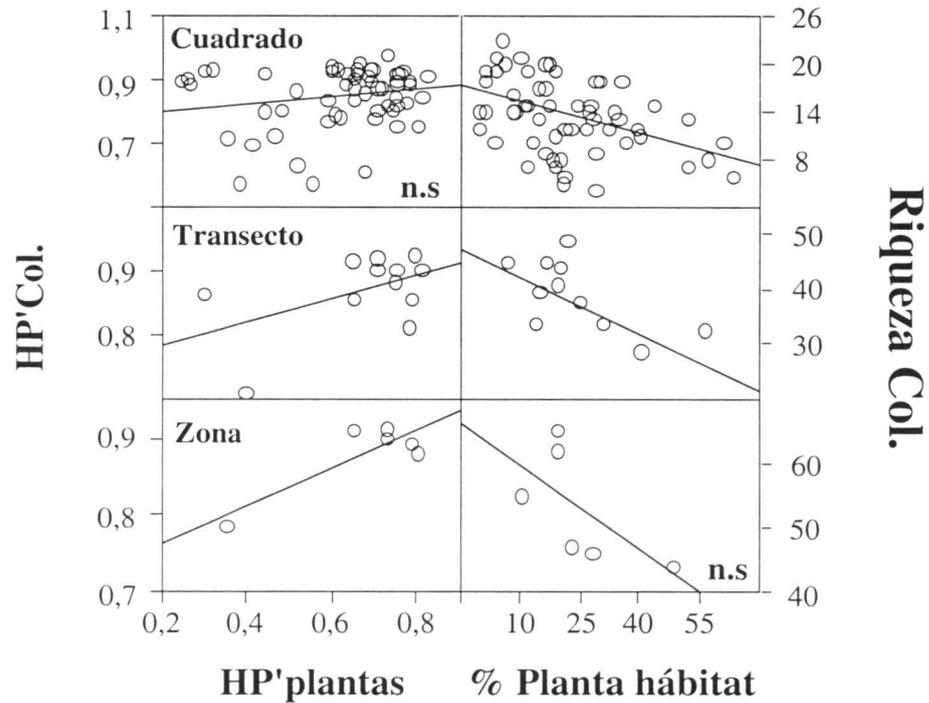


Figura 3.11. Relación entre la diversidad de coleópteros (índice HP' y riqueza de especies) con la diversidad de plantas (HP') y el porcentaje de cobertura por la planta hábitat en cada una de las escalas espaciales consideradas. **n.s.** indica que la relación no fue estadísticamente significativa

Coleópteros

La riqueza de coleópteros también estuvo negativamente relacionada con el porcentaje de planta hábitat a escala de transecto ($F = 4.8$, g.l.= 1, 12, $p = 0.045$, $R^2 = 26.43$, $y = 51.97 - 29.76x$, Figura 3.11), mientras que no estuvo relacionada con ninguna variable a escala de zona.

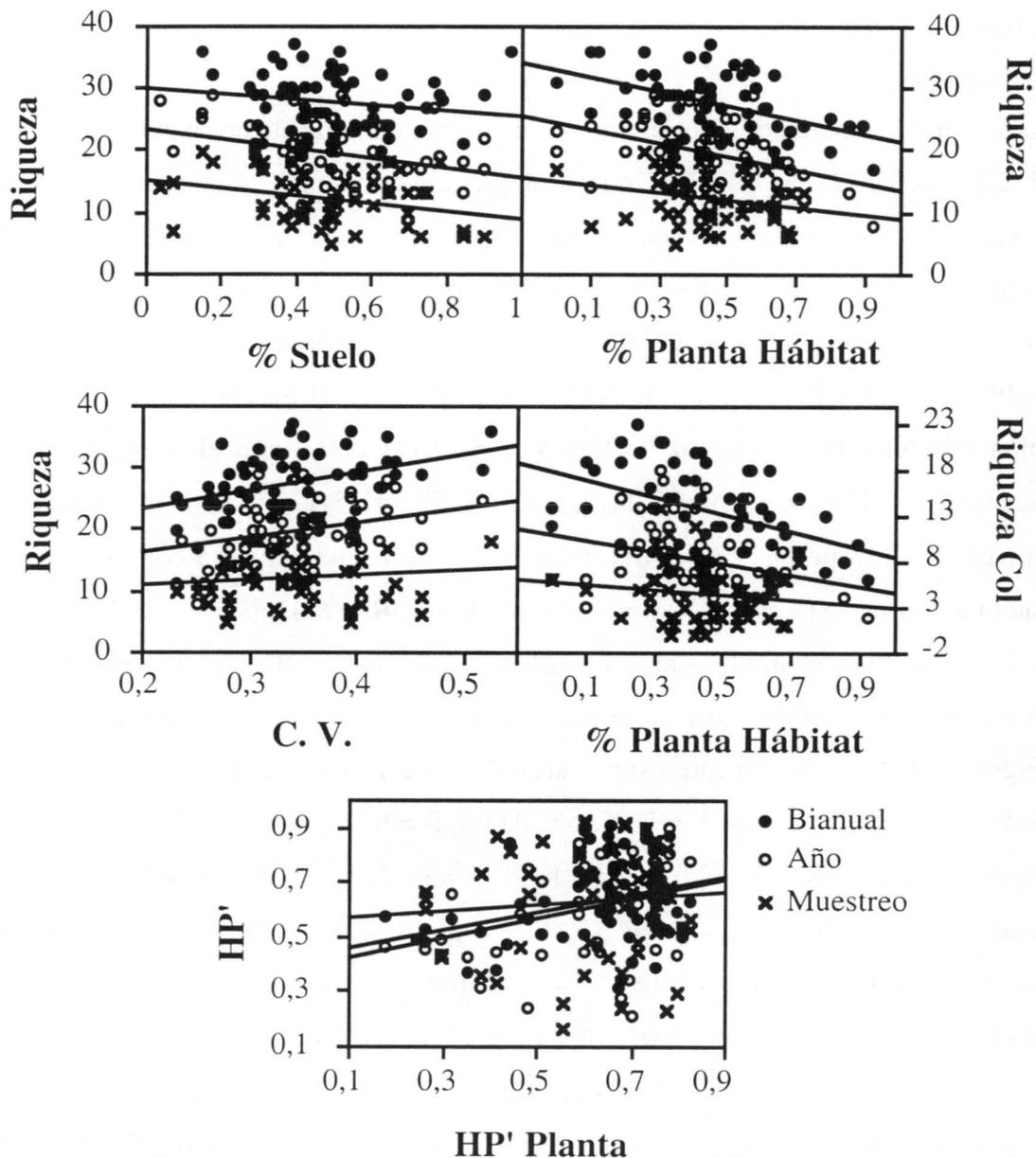


Figura 3.12. Relación entre los índices de diversidad para artrópodos y coleópteros con algunas de las variables descriptivas del hábitat en las tres escalas temporales estudiadas.

El índice de HP' a escala de transecto y de zona, estuvo positivamente relacionado con la diversidad de plantas (transecto: $F = 7.41$, g.l.= 1, 12, $p = 0.017$, $R^2 =$

17.46, $y = 0.74 + 0.18x$; Zona: $F = 11.09$, g.l.= 1, 6, $p = 0.015$, $R^2 = 68.33$, $y = 0.71 + 0.25x$, Figura 3.11), variable para la que no hubo relación significativa a escala de cuadrado (Figura 3.11).

El índice de H' no estuvo relacionado con ninguna variable a escala de transecto, y sólo con la diversidad de plantas a escala de zona ($F = 21.58$, g.l.= 1, 6, $p = 0.016$, $R^2 = 39.38$, $y = 2.31 + 0.39x$).

Escala temporal

Artrópodos

Los resultados obtenidos tras el análisis de regresión múltiple por pasos ($F = 7.91$, g.l. = 3, 56, $p = 0.0002$, $R^2 = 25.99$) muestran que a escala anual, al igual que los resultados obtenidos a escala bianual (véase apartado *relación entre las variables del hábitat y la riqueza de artrópodos y coleópteros de estos resultado*), la riqueza de artrópodos estuvo relacionada positivamente con el coeficiente de variación de la estructura vertical ($F = 6.49$, $p = 0.013$, $\beta = 5.47$), y negativamente tanto con el porcentaje de cobertura de la planta hábitat ($F = 5.91$, $p = 0.018$, $\beta = -0.11$) como con el porcentaje de suelo descubierto ($F = 4.79$, $p = 0.04$, $\beta = -0.09$, Figura 3.12). A escala de muestreo, la riqueza de artrópodos sólo estuvo relacionada de forma negativa con el porcentaje de suelo descubierto ($F = 6.43$, g.l. = 1, 58, $p = 0.014$, $R^2 = 8.43$, $\beta = -7.47$, Figura 3.12)

También el modelo para el índice de diversidad de HP' fue positivo cuando realizamos el análisis a escala anual ($F = 4.24$, g.l. = 1, 56, $p = 0.0002$, $R^2 = 14.15$, Figura 3.12), de forma que estuvo significativa y positivamente relacionado con el índice de HP' de plantas ($F = 7.55$, $p = 0.008$, $\beta = 0.46$, Figura 3.12). Por muestreos, el modelo fue positivo ($F = 2.51$, g.l. = 1, 56, $p = 0.05$, $R^2 = 9.29$, $\beta = -0.16$), de forma que este índice estuvo relacionado a esta escala positivamente con el coeficiente de variación de la estructura vertical ($F = 5.77$, $p = 0.02$, $\beta = 0.32$), y con el porcentaje de planta hábitat ($F = 4.05$, $p = 0.049$, $\beta = 0.39$, Figura 3.12).

El índice de H' a escala anual estuvo relacionado significativa y negativamente con el porcentaje de suelo descubierto ($F = 5.46$, g.l. = 1, 58, $p = 0.023$, $R^2 = 7.03$, $\beta = -9.56$), y no estuvo relacionado con ninguno de los descriptores del hábitat a escala temporal de muestreo.

Para coleópteros

La relación obtenida entre las variables descriptivas y la riqueza de coleópteros ($F = 5.49$, g.l. = 1, 57, $p = 0.007$, $R^2 = 13.2$) coincidió con los resultados obtenidos a escala bianual de forma que estuvo negativamente relacionada con el porcentaje de cobertura de la planta hábitat ($F = 8.71$, $p = 0.005$, $\beta = -0.10$, Figura 3.12). Sin embargo, no hubo ninguna relación a escala de muestreo (Figura 3.12).

El modelo de la regresión múltiple para comprobar la relación entre el índice de HP' y los descriptores del hábitat a escala anual fue positivo ($F = 3.68$, g.l. = 1, 56, $p = 0.017$, $R^2=12.01$), de forma que este índice estuvo significativa y negativamente relacionado con el porcentaje de cobertura de planta hábitat ($F = 8.33$, $p = 0.006$, $\beta = -0.005$), aunque esta relación no se mantuvo a ninguna de las otras escalas temporales estudiadas. El índice de H' también estuvo relacionado negativa y significativamente con el porcentaje de cobertura de planta hábitat ($F = 8.6$, $p = 0.005$, $R^2=11.42$, $\beta = -0.01$), pero sólo a escala anual.

DISCUSIÓN

Variación espacio-temporal de la diversidad y abundancia de artrópodos y coleópteros: la importancia de los descriptores de la comunidad

Nuestros resultados sugieren que la mayor fuente de variación en la abundancia, diversidad y biomasa de artrópodos y coleópteros es de carácter temporal. Sin embargo, esta variación no fue igual a todas las escalas temporales. De hecho, la mayor variación temporal en todos los descriptores de la comunidad analizados se obtuvo en general a la escala temporal más baja, entre muestreos. Estudios realizados en áreas cercanas a la zona de estudio, tanto en un área de montaña, como en zonas bajas con un marcado carácter mediterráneo, han obtenido resultados similares, de forma que existe una gran variabilidad entre meses, no sólo en la abundancia de los individuos sino en la diversidad (Sánchez-Piñero 1994, Romero-Alcaraz 1998). Este resultado coincidiría con el obtenido por otros autores que demuestran que una de las principales causas de la variabilidad en la abundancia de una determinada especie y en el número de especies en una comunidad es debida a la estacionalidad (Price 1984, Speight et al. 1999). Esto es debido a que las especies presenta picos de actividad a lo largo del año originadas tanto por factores de tipo abiótico (cambios en los regímenes de lluvia, temperatura etc.,

Burdon 1994, Sánchez-Piñero 1997, Speight et al. 1999), como por factores de tipo biótico (cambios en la densidad de competidores, predadores o parasitoides y parásitos, Speight et al. 1999). Por tanto, ni todas las especies están activas durante los mismos meses, ni en todos los meses se encuentran activas el mismo número de especies (Price 1984, Niemelä 1996, Speight et al. 1999), lo que origina cambios tanto en la abundancia y biomasa de individuos como en la diversidad artrópodos de la comunidad. Este resultado será aún más aparente en individuos poiquiloterms, como los artrópodos, en los que no sólo los períodos de actividad sino el desarrollo de los individuos, va a estar fuertemente condicionado por la temperatura y la tasas de precipitaciones del medio en el que habitan (Price 1984, Honek 1997, Speight et al. 1999).

Pero no toda la variación tuvo lugar a escala temporal, también encontramos que parte de la variabilidad tanto en abundancia, biomasa y diversidad tuvo lugar a escala espacial. De hecho, en otros estudios se ha observado que la mayor fuente de variación en la riqueza de especies de artrópodos y en la estructura de la comunidad fue la encontrada entre especies nutricias distintas, siendo esta variación aún mayor que la provocada por los cambios estacionales (Schowalter & Ganio 1998). Esta variación en la abundancia y diversidad de artrópodos entre diferentes hábitats ha sido obtenida en numerosos trabajos (Brown 1987, Niemelä 1990, Delettre et al. 1998). Las dos comunidades vegetales objeto de nuestro estudio, *Genista* y *Astragalus*, fueron diferentes tanto en la diversidad como en la abundancia de artrópodos y coleópteros. Pero esta variación no fue originada sólo por cambios en la abundancia o presencia/ausencia de determinadas especies, sino que, como se observa sobre todo a nivel de coleópteros, las especies asociadas a cada uno de los hábitat fueron diferentes (con sólo un 35% de similitud en la composición de coleópteros). El recambio faunístico entre dos hábitats está potencialmente influenciado por dos factores, las diferencias en la estructura de la vegetación y la incidencia del reemplazamiento ecológico. Este último factor es altamente dependiente de la distancia entre los dos hábitats o de las barreras topográficas que puedan existir entre ellos (Cody 1993, Schuller & Ricklefs 1993). En nuestro estudio ambos hábitats son adyacentes por lo que estas diferencias en la composición de las especies no puede ser atribuida a una limitación en el desplazamiento de las especies entre ambos tipos de hábitat, sino que va asociado a que ambos hábitats presentan comunidades vegetales diferentes con comunidades de artrópodos asociadas a ellas también distintas.

Si, al igual que lo encontrado por otros autores, existen estas diferencias entre hábitat, es lógico pensar que descriptores de la comunidad como la abundancia y diversidad varíen espacialmente. Aunque algunos estudios han obtenido que las predicciones sobre la riqueza de especies son mucho más exactas cuando se homogeniza el hábitat independientemente de la escala espacial abarcada (Carrol & Pearson 1998), en términos generales se ha demostrado que la variación en la composición de la comunidad es mayor cuanto menor es la escala, espacial o temporal, a la que se estudia la comunidad (Southwood 1987). Trabajos realizados en la zona intermareal han obtenido diferencias en abundancia y diversidad mayores a escala de pocos metros que a escalas espaciales mayores (Underwood & Petraitis 1993). Este resultado es la consecuencia de que las especies dentro de un hábitat no se distribuyen de forma homogénea, sino que se agregan en aquellos microhábitats que les son favorables, bien porque poseen una mayor cantidad de recursos, les ofrecen una mayor protección frente a depredadores y parásitos o debido a otros factores de tipo abiótico, como temperatura, humedad, etc. (Morris 1987, Niemelä 1990, 1996, Levin 1992, Delettre et al. 1998, Groner & Ayal 2001). Sin embargo, nuestros resultados muestran que no todos los descriptores de la comunidad variaron a la misma escala espacial. De esta forma vamos a encontrar dos fuentes de variación: por un lado, el nivel taxonómico empleado, artrópodos *vs* coleópteros. Y por otro lado, el descriptor de la comunidad analizado, abundancia *vs* biomasa *vs* diversidad, esta última además con tres niveles de variación, riqueza, índice de H' e índice de HP' . Así, mientras que la escala espacial a la que tuvo lugar la mayor variación de la abundancia de artrópodos y coleópteros fue a escala de cuadrado, en términos de biomasa el cuadrado o la zona, dependiendo del nivel taxonómico considerado, y a nivel de diversidad, la riqueza de artrópodos y coleópteros a todas las escalas espaciales, el índice de H' a todas las escalas para artrópodos y sólo a escala de zona en coleópteros, y el índice de HP' a escala de zona y transecto para artrópodos y no varió a ninguna escala espacial para coleópteros. Por tanto, no podemos decir cuál fue la escala espacial a la cuál tienen lugar las mayores variaciones en la comunidad de artrópodos, ya que, al igual que lo obtenido por los distintos autores citados anteriormente, tuvo lugar no sólo a la escala espacial más baja, sino también a la escala espacial más alta, dependiendo tanto de la fauna analizada como del descriptor del hábitat o de la comunidad utilizado. Estos resultados nos indican que no es posible determinar patrones de variabilidad parciales (para un determinado orden, o familia) a partir de un estudio general de la fauna, o extrapolar los resultado obtenidos para un

determinado orden a nivel de comunidad, ni analizar los patrones que tienen lugar en la comunidad a partir de un solo descriptor.

Esta variación a más de una escala en las comunidades de organismos puede ser debido a que los sistemas ecológicos son sistemas abiertos y sujetos a continuas perturbaciones a distintas escalas espaciales y temporales (Brown 1987, Roughgarden et al. 1987, Giller & Gee 1987), y que los procesos que tienen lugar en la dinámica de poblaciones y comunidades, derivados de procesos físicos a gran escala, están ligados con procesos locales como la depredación y la competencia entre las especies que cohabitan ese lugar (Brown 1987, Roughgarden 1987, Sánchez-Piñero 1994, Giller & Gee 1987).

En conclusión, la zona de estudio esta sujeta a variaciones tanto espaciales como temporales que se manifiestan de forma diferente en la abundancia, distribución y diversidad de artrópodos y coleópteros. Por tanto, comunidades en ambientes tan heterogéneos como la alta montaña de Sierra Nevada deben de estudiarse desde las diferentes escalas espaciales y temporales para entender los patrones de diversidad y abundancia de las especies que lo habitan.

Variación espacio-temporal en la relación entre la diversidad y heterogeneidad ambiental

Tradicionalmente se ha aceptado que los hábitats más heterogéneos soportarán un mayor número de especies que los hábitats más homogéneos (Giller & Gee 1986, McLaughlin & Roughgarden 1993, Huston 1994, Niemelä 1997, Halaj et al. 1998, Wettstein & Schmid 1999, Humphrey et al. 1999). En este estudio hemos utilizado diferentes medidas de la heterogeneidad del hábitat, como son la diversidad de plantas, el coeficiente de variación de la estructura vertical, el porcentaje de cobertura del suelo, el porcentaje de cobertura por matorral y el porcentaje de cobertura por la planta más abundante del hábitat. Todas son medidas de la heterogeneidad ambiental que han sido clásicamente utilizadas en la literatura. Estas medidas están directamente relacionadas con la diversidad de artrópodos, por un lado, la diversidad de plantas y la complejidad estructural del hábitat de forma positiva (Lawton 1983, Tschardtke 1997, Siemann et al. 1998, Stamps & Linit 1998, Wettstein & Schmid 1999, Humphrey et al. 1999), y por otro, el porcentaje de suelo descubierto y el porcentaje de cobertura por matorral de forma negativa (Gardner et al. 1995, Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Honek 1997, Magura et al. 2000).

En términos generales, e independientemente del índice analizado, hubo una mayor diversidad tanto de artrópodos como de coleópteros asociados a una mayor heterogeneidad del hábitat. Es decir, cuanto mayor fue el índice de variación, medido como el coeficiente de variación de la estructura vertical, y la diversidad de plantas, mayor fue la diversidad de artrópodos y coleópteros. Sin embargo, los resultados muestran que la relación entre los índices de diversidad y los descriptores de la heterogeneidad del hábitat variaron dependiendo de: a) el índice y el nivel taxonómico analizado, b) del lugar donde se realizó el muestreo y c) del momento en el que se realizó.

Relación entre los descriptores de la comunidad y los descriptores del hábitat

Aunque en este estudio los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros estuvieron relacionados con todas las medidas de la heterogeneidad, no todos los índices de diversidad estuvieron relacionados con los mismos descriptores del hábitat, e incluso el mismo índice de diversidad estuvo relacionado con distintos descriptores dependiendo del nivel taxonómico analizado. Este resultado coincide con el obtenido en el capítulo anterior en el que dos índices de diversidad respondieron de forma diferente a una de las principales causas de heterogeneidad ambiental, la altitud. Pero esto no es un hecho aislado, así otros autores encuentran que diferentes descriptores de la comunidad, abundancia vs diversidad, responden a distintas medidas de la heterogeneidad ambiental, y que esta variabilidad en las respuestas a las características del hábitat es aún mayor atendiendo al grupo objeto de estudio (Sánchez-Piñero 1994, Abensperg-Traun et al. 1996, Gardner et al. 1997, Tscharrntke 1997, Romero-Alcaraz 1999). Es probable que estas diferencias entre grupos en la respuesta obtenida se debe a los distintos requerimientos ecológicos de cada una de ellas (Sánchez-Piñero 1994, Abensperg-Traun et al. 1996, Gardner et al. 1997, Tscharrntke 1997, Romero-Alcaraz 1999). Así, cuando analizamos la fauna a nivel de artrópodos el resultado obtenido es la suma de todas las respuestas parciales de cada uno de los organismos que componen la comunidad.

Variabilidad espacial

En definitiva, aunque hasta ahora hemos obtenido que diferentes descriptores de la comunidad respondieron a diferentes descriptores del hábitat, todas las relaciones encontradas indican que hubo una estrecha relación entre la heterogeneidad del hábitat y

la diversidad de artrópodos y coleópteros. Sin embargo, cuando estas relaciones se buscan en cada uno de los hábitat (*Genista* vs *Astragalus*) por separado, obtenemos que muchas de las relaciones que existían cuando analizamos la comunidad en conjunto desaparecen manteniéndose sólo en alguno de los hábitats. En este caso, la mayoría de las relaciones obtenidas se mantuvieron en el hábitat *Genista* y no fueron significativas en el hábitat *Astragalus*. Estas diferencias en los resultados pueden ser debidas a varios factores. El primero de ellos sería una consecuencia de las diferencias en la composición faunística entre hábitats, ya que comunidades diferentes de artrópodos pueden responder de distinta forma una misma variable ambiental (Levin 1992, Niemelä 1997). Por otro lado, los organismos no sólo responden a variables abióticas sino que existen multitud de interacciones bióticas (competencia, depredación, parasitismo, etc.) en las que se ven envueltos continuamente que y pueden estar condicionando su comportamiento, distribución e incluso la presencia/ausencia de determinadas especies (Denno et al. 1990, McLaughlin & Roughgarden 1993, Wright et al. 1993, Halaj et al. 1998). Además, la diversidad de especies está fuertemente influenciada por la interacción entre la heterogeneidad ambiental y las capacidades intrínsecas de cada una las especies de la comunidad, como la capacidad de dispersión (McLaughlin & Roughgarden 1993).

La variabilidad encontrada entre comunidades vegetales diferentes también existió dentro de hábitat. La comunidad de artrópodos en distintos parches de la misma comunidad vegetal tuvo respuestas diferentes a los mismos parámetros descriptivos del hábitat, y mientras que en algunas zonas no hubo relación entre las características del hábitat y un determinado índices de diversidad, en otras zonas estas relaciones fueron significativas. El origen de esta variación entre zonas podría deberse a diferencias en la composición de la comunidad. Sin embargo, ambas comunidades vegetales tuvieron asociadas las mismas especies de coleópteros y familias de artrópodos, siendo los índices de similitud entre zonas en ambos hábitats superiores al 80%. No obstante, las mismas especies se distribuyen de forma diferente en un mismo hábitat atendiendo a la selección de microclimas por parte de cada una de ellas (Crist et al. 1992, Sánchez-Piñero 1994, Niemelä et al. 1996). Esta selección de microclimas está altamente influenciada no sólo por las características intrínsecas de cada hábitat (mayor o menor cobertura, tipo de cobertura etc.) sino por la presencia de depredadores (Lima & Dill 1990, Polis et al. 1992, Groner & Ayal 2001). Por ejemplo, un exceso de cobertura va a dificultar el desplazamiento de distintos grupos componentes de la fauna epigea, pero por el contrario, provoca cambios importantes en la humedad y temperatura del suelo

que pueden beneficiar a estos mismos grupos (Honek 1997, Magura et al. 2000) además de servirles de protección frente a depredadores (Crist et al. 1992, Groner & Ayal 2001). De esta forma, va a existir un compromiso entre las zonas donde los organismos tienen un mayor número de recursos y las zonas donde estos están más protegidos frente a los depredadores, creando un mosaico espacial de respuestas como consecuencia de la heterogeneidad ambiental.

Morisita-Horn	VII-97	VIII-97	VII-98	VIII-98
VII-97	0	0.0067	0.802	0.333
VIII-97	0.97	0	0.314	0.562
VII-98	0.992	0.963	0	0.482
VIII-98	0.984	0.97	0.988	0

Tabla 3.5. Valores del índice de similitud cuantitativo de Morisita-Horn entre los muestreos realizados. Los valores por encima de la diagonal indican la similitud según especies de coleópteros. Los valores por debajo de la diagonal indican la similitud según familias de artrópodos.

Variabilidad temporal

Pero la heterogeneidad del hábitat no sólo ocurre a escala espacial sino que también puede ocurrir a escala temporal. Variaciones a lo largo del tiempo implican cambios en la comunidad que van desde los más simples, derivados de la estacionalidad, a otras perturbaciones puntuales pero de gran importancia que ocasionan cambios en la estructura del hábitat y que pueden tener importantes efectos sobre la dinámica de las comunidades que lo habitan (Huston 1994, Wiens 2000). Las relaciones entre los índices de diversidad y las variables descriptivas del hábitat variaron no sólo entre años sino entre muestreos dentro de años. Además, los mismos meses en distintos años respondieron de forma diferente a las mismas características ambientales. Sin embargo, no sólo hubo relación entre los índices de diversidad y los descriptores del hábitat en un determinado muestreo y no en otros, sino que el signo de la interacción cambió dependiendo del muestreo concreto.

Las diferencias entre años no fueron debidas a diferencias en la composición y abundancia de la comunidad de artrópodos ya que la similitud entre años, tanto de familias de artrópodos como de coleópteros, fue muy alta. Sin embargo, aunque la similitud en la composición de la comunidad entre fechas de muestreo se mantuvo muy alta a escala de familias de artrópodos, ésta fue muy baja para la composición específica de coleópteros, indicando que las mismas familias pueden incluir especies muy diferentes (Tabla 3.5). Los valores más altos de similitud correspondieron a la

comparación entre los mismos meses en años diferentes. Estas diferencias entre meses en las respuestas obtenidas indican que el recambio faunístico que tienen lugar a lo largo del año e incluso entre años no sólo afecta a parámetros como la abundancia y la diversidad de artrópodos y coleópteros, sino que tiene importantes consecuencias en su relación con las características del hábitat en el que viven. Estudios en los que se ha considerado la variación temporal, han reflejado que en los meses de invierno las preferencias de los artrópodos epigeos con respecto al porcentaje de cobertura fue menos claro o incluso inverso al encontrado en otras épocas del año debido a los cambios en la humedad y temperatura del suelo (Crist et al. 1992, Honek 1997). Además, distintas comunidades responde de forma diferente tanto a una misma perturbación como a las características intrínsecas del hábitat (Levin 1992, McLaughlin & Roughgarden 1993, Niemelä 1997).

Como consecuencia de lo anteriormente comentado, el estudio de un solo biotopo no puede explicar la dinámica poblacional de todas las especies que lo constituyen y, por tanto, las decisiones a la hora de la conservación deben tener en cuenta la heterogeneidad tanto espacial como temporal (McLaughlin & Roughgarden 1993, Delettre et al. 1998).

Efecto de la escala en la relación entre la diversidad y heterogeneidad ambiental

Un aumento de la escala espacial y temporal implicó diferencias en la relación entre las variables descriptivas y los índices de diversidad tanto de artrópodos como de coleópteros. A la menor escala temporal y espacial los índices de diversidad de artrópodos estuvieron relacionados con dos índices de heterogeneidad ambiental, el coeficiente de variación de la estructura vertical y la diversidad de plantas. También estuvieron relacionados con el porcentaje de suelo descubierto y el porcentaje de cobertura por la planta hábitat. Los índices de diversidad de coleópteros estuvieron relacionados con el coeficiente de variación de la estructura vertical y con variables descriptivas del hábitat como el porcentaje de cobertura por matorral y planta hábitat. Algunas de las relaciones entre variables no fueron significativas, mientras que otras que no lo fueron a una escala determinada si lo fueron a otra escala. La variabilidad espacial y temporal del ambiente tiene efectos muy importantes sobre los patrones de la estructura y organización de la comunidad, siendo estos efectos dependientes de la escala (Giller & Gee 1987, Wiens 1989). Determinados eventos pueden parecer aleatorios a una escala determinada y aparecer patrones y fenómenos nuevos si

examinamos el sistema a diferentes escalas (Giller & Gee 1987, Wiens 1989, Addicott et al. 1997, Underwood & Petraitis 1993). Esta variabilidad en las relaciones entre determinadas características del hábitat y la comunidad de organismos que la habitan se ha obtenido en otros trabajos en los que se estudia la relación entre la riqueza de especies y la productividad (Waide et al. 1999, Gross et al. 2000, Scheiner et al. 2000), la riqueza de especies y la energía del sistema (Wright et al. 1993) y en el efecto de determinadas variables y de perturbaciones debidas al manejo en los bosques (Niemelä 1997, Hamer & Hill 2000). Pero también a nivel poblacional en sistemas predador-presa (Ives et al. 1993), parasitoides-hospedador (Mohd Norowi et al. 2000, Williams & Leibhold 2000) y en interacciones de competencia entre especies minadoras de hojas (Valladares & Hartley 1994). Estudios en los que se tiene en cuenta la escala temporal también encuentran resultados diferentes dependiendo de la escala analizada en medidas de productividad (O'Neill & King 1998).

Esta variabilidad encontrada dependiendo de la escala estudiada puede ser debida a que los procesos que controlan la riqueza de especies a distintas escalas son diferentes (Wiens 1989, Levins 1992, Wright et al. 1993). Otros autores han encontrado variabilidad en los patrones no sólo dependiendo de la escala espacial y temporal sino de la especie estudiada (Giller & Gee 1987, Wright et al. 1993, Halaj et al. 2000). Esto es debido a que la escala a la cual cada organismo percibe su ambiente es diferente (Wiens 1989, Levin 1992). En estudios de comunidades la suma de las relaciones de las distintas especies puede estar enmascarando comportamientos y requerimientos distintos dependiendo del tamaño de los organismos, de su capacidad de dispersión, de sus requerimientos microclimáticos, de la distribución de los recursos, etc.. Por tanto, nuestros resultados sugieren que no existe una sola escala o nivel en el cuál describir un sistema, de forma que cada especie percibiría el ambiente de un único rango de escalas y más que determinar la escala correcta debemos entender como la descripción del sistema cambia con la escala (Levin 1992).

Además de preguntarnos como nuestros resultados varían con la escala deberíamos seguir buscando patrones que se mantengan a todas las escalas espaciales y temporales (Wiens 1989). Nuestros resultados muestran que también se mantuvieron algunas de las relaciones a todas las escalas tanto temporales como espaciales. A escala espacial, la relación entre la diversidad de artrópodos (el índice de H') y la diversidad de plantas (H') se mantuvo a todas las escalas estudiadas. También observamos la misma tendencia a todas las escalas en la relación entre la equitatividad de artrópodos y

coleópteros con el índice de equitatividad de plantas, y de la riqueza de artrópodos con el porcentaje de cobertura por la planta hábitat. En estos casos, aunque la relación no fue estadísticamente significativa en algunas de las escalas, si se mantuvo el signo de la relación entre las variables. A escala temporal, se mantuvo la relación entre la riqueza de artrópodos con el coeficiente de variación de la estructura vertical y con el índice de equitatividad HP'. También se mantuvo la relación con algunas de las variables descriptivas como el porcentaje de cobertura por la planta hábitat y el porcentaje de suelo descubierto. Los coleópteros, sin embargo, sólo estuvieron relacionados a todas las escalas temporales con el porcentaje de cobertura por la planta hábitat, no manteniéndose ninguna relación con la heterogeneidad del hábitat.

Atendiendo a estos resultados, la dependencia de la escala en los sistemas ecológicos sería continua, de forma que cambios de escala implican cambios en los patrones y procesos. Si esto ocurre, las generalizaciones serían muy difíciles de encontrar y la extrapolación de un estudio a determinada escala estaría muy limitado (Wiens 1989). Pero si la escala no es continua aparecerían lo que se denomina dominios de la escala, es decir, regiones del espectro en el cual los patrones de un determinado fenómeno no cambian conforme cambiamos de escala (Wiens 1989). En la zona de estudio hemos encontrado que tanto a escala espacial como a escala temporal los patrones de diversidad–heterogeneidad son tanto escala dependientes (variando con la escala) como escala independientes (se mantienen las relaciones independientemente de la escala). Esta relación dependiente de la escala dependió tanto de la medida de heterogeneidad analizada como del índice de diversidad utilizado y del nivel taxonómico. Además, una de las conclusiones más importantes, y que no ha sido estudiada con anterioridad, es que las relaciones que se mantienen a escala temporal fueron diferentes de las relaciones que se mantuvieron a escala espacial.

Conclusiones

Los datos obtenidos en este trabajo muestran que la zona de estudio esta sujeta a variaciones tanto espaciales como temporales que se manifiestan en la abundancia, distribución y diversidad de artrópodos a todas las escalas analizadas. Estas variaciones son debidas tanto a cambios en la composición faunística a lo largo del tiempo como a la heterogeneidad espacial, de forma que las relaciones entre la comunidad de artrópodos y coleópteros y las características descriptivas del hábitat variaron tanto espacial y temporalmente como dependiendo del nivel taxonómico. Las decisiones a la

hora de la conservación deben tener en cuenta la heterogeneidad tanto espacial como temporal (Dutilleul & Legendre 1993, McLaughlin & Roughgarden 1993, Delettre et al. 1998, Gustafson 1998). Pero además, es importante destacar que hubo variabilidad en las relaciones entre las variables estudiadas dependiendo de la escala tanto espacial como temporal. Así, no podemos extrapolar los resultados obtenidos en estudios realizados en zonas muy concretas a lo que realmente ocurre en grandes áreas. Si bien también encontramos patrones en las relaciones entre la diversidad y algunas variables descriptivas independientemente de la escala analizada. Sin embargo estos patrones fueron específicos del nivel taxonómico utilizado y, lo más importante, dependió del tipo de escala, temporal vs espacial, analizada. Nuestros resultados confirman que no existe una sola escala o nivel al cuál describir un sistema, de forma que cada especie percibe el ambiente de un único rango de escalas y más que determinar la escala correcta debemos entender como la descripción del sistema cambia con la escala. Por tanto, comunidades en ambientes tan heterogéneos como la alta montaña de Sierra Nevada deben de estudiarse desde diferentes escalas espaciales y temporales para entender los patrones de diversidad y abundancia de las especies que lo habitan.

BIBLIOGRAFÍA

- Abensperg-Traun M., G.T. Smith, G.W. Arnold, & D.E. Steven 1996. The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheatbelt. I. Arthropods. *Journal of Applied Ecology* 33: 1281-1301.
- Addicott J., J. Aho, M. Antolin, D. Padilla, J. Richardson & A. Soluk 1997. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- Andow D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561-686.
- Banks J. 1998. The scale of landscape fragmentation affects herbivore response to vegetation heterogeneity. *Oecologia* 117: 239-246.
- Bestelmeyer B. & J. Wiens 1996. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225-1240.
- Blondel J. & J. Aronson 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford, UK, 328 pp.



- Bradshaw G. A. 1998. Defining ecologically relevant change in the process of scaling up: Implications for monitoring at the "landscape level". En: Peterson D. L. & V. T. Parker (eds.), *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Columbia, EEUU, pp 227-249.
- Brown J. H. 1987. Variation in desert rodent guilds: patterns, processes and scales. En: Gee J. & P. Giller (eds.), *Organization of communities. Past and present*. 27th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science Oxford, pp3-28.
- Burdon J. J. 1994. The role of parasites in plant populations and communities. En: Schulze E. D. & H. A. Mooney (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania, pp 165-180.
- Burke J. C. W. K. Lavenroth, R. Riggle, P. Brannen, B. Madigan & S. Beard 1999. Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. *Ecosystems* 2: 422-438.
- Cardinale B. J., K. Nelson & M. A. Palmer 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of the environmental context. *Oikos* 91: 175-183.
- Carroll S. & D. Pearson 1998. The effects of scale and sample size on the accuracy of spatial predictions of tiger beetle (*Cicindelidae*) species richness. *Oikos* 21: 401-414.
- Cody M. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, EEUU, pp 147-158.
- Connor E. & E. McCoy 1979. The statistic and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113:791-833.
- Cornell H. V. & r. H. Karlson 1997. Local and regional processes as controls of species richness. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 250-270.
- Coulson R. N., B. McFadden, P. Pulley, C. Lovelady, J. Fitzgerald & S. Jack 1999. Heterogeneity of forest landscape and the distribution and abundance of the southern pine beetle. *Forest Ecology and Management* 114: 471-485.

- Crist T., D. Guertin, J. Wiens & B. Milne 1992. Animal movement in heterogeneous landscape: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* 6: 536-544.
- Delettre Y., N. Morvan, P. Théhen & P. Grootaert 1998. Local biodiversity and multi-habitat use in empidoid flies (Insecta: Diptera, Empidoidea). *Biodiversity and Conservation* 7: 9-25.
- Denno R., S. Larsson & K. Olmstead 1990. Role of enemy free-space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology* 71: 124-137.
- Dowdy S. & S. Wearden 1985. *Statistics for research*, 2nd edition. Wiley Interscience, New York, EEUU.
- Dutilleul P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiemnts. *Ecology* 74: 1646-1658.
- Dutilleul P. 1998a. Incorporating scale in ecological experiments: study design. En: Peterson D. & V. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 369-386.
- Dutilleul P. 1998b. Incorporating scale in ecological experiments: Data analysis. En: Peterson D. & V. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 387-428.
- Dutilleul P. & P. Legendre 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.
- García-Charton J. A. & A. Pérez-Ruzafa 1999. Ecological heterogeneity and the evaluation of the effects of marine reserves. *Fisheries Research* 42: 1-20.
- Gardner R. H. 1998. Pattern, process, and the análisis of the spatial scale. En: Peterson D. & V. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 17-35.
- Gardner S., M. Cabido, G. Valladares, S. Díaz 1995. The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science* 6: 349-356.
- Giller P. S. & J. H. Gee 1987. The analysis of community organization : the influence of equilibrium, scale and terminology. En: Gee J. H. & P. S. Giller (eds.), *Organization of communities. Past and present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK pp 519-542.

- Greenslade P. J. M. 1973. Sampling ants with pitfall traps: diggin-in effects. *Ins. Soc.*, 20: 343-353.
- Gustafson E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern; what is the state of the act? *Ecosystems* 1: 143-156.
- Groner E. & Y. Ayal 2001. The interaction between bird predation and plant cover in determining habitat occupancy of darkling beetles. *Oikos* 93: 22-31.
- Gross K. L., M. R. Willig, L. Gough, R. Inouye & S. B. Cox 2000. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos* 89: 417-427.
- Halaf J., D. Ross & A. Moldenke 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. *The Journal of Arachnology* 26: 203-220.
- Halaf J., D. Ross & A. Moldenke 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139-152.
- Hamer K. & J. Hill 2000. Scale-dependence effects of habitat disturbance on species richness in tropical forest. *Conservation Biology* 14: 1435-1440.
- Hair J. F., R. E. Anderson, R. L. Tatham & W. C. Black 1999. Análisis multivariante, 5ª edición. Prentice Hall Iberia, Madrid, 799 pp.
- Holt R. 1993. Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago and London, pp 77-88.
- Honek A. 1997. The effect of plant cover and weather on the activity and density of ground surface arthropods in a fallow field. *Entomological Research in Organic Agriculture.*, A B Academic Publishers, UK, pp 203-210
- Humphrey J., C. Hawes, A. Peace, R. Ferris-Kaan & M. Jukes 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 113: 11-21.
- Huston M. 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK 680 pp.
- Ives A., P. Kareiva & R. Perry 1993. Response of a predator to variation in prey density at three hierarchical scales: lady beetles feeding on aphids. *Ecology* 74: 1929-1938.
- Lawton J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.

- Levin S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. The Robert H. McArthur Award Lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Levin S. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems* 3: 498-506.
- Levin S. & S. W. Pacala 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 271-295.
- Li H. & J. F. Reynolds 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284-
- Lima S. & L. Dill 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- Ludwig J., J. Wiens & D. Tongway 2000. A scaling rule for landscape patches and how it applies to conserving soil resources in Savannas. *Ecosystems* 3: 84-97.
- Magura T., B. Tóthmérész & T. Molnár 2000. Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 46: 1-17.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press. Princeton, New York, EEUU, 200 pp.
- Majer J. D. 1978. An improved pitfall trap for sampling ants and other epigaeic invertebrates. *Journal of the Australian Entomological Society* 17: 261-262.
- McArthur R. & E. Wilson 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, 203 pp.
- McLaughlin J. F. & J. Roughgarden 1993. Species interactions in space. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 89-98.
- Mittermeier R., N. Myers, J. N. Thomson, G. de Fonseca & S. Olivieri 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12: 516-520.
- Mohd Norowi H., J. Perry, W. Powell & K. Rennolls 2000. The effect of spatial scale on the interactions between two weevils and their parasitoid. *Ecological Entomology* 25: 188-196.
- Moran V., J. Hoffmann, F. Imson & J. Jenkins 1994. Herbivorous insect species in the tree canopy of a relict South African forest. *Ecological Entomology* 19: 147-154

- Morris D. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 326-369.
- Niemelä J. 1990. Spatial distribution of Carabid beetles in the southern finnish taiga: The question of scale. En: Stork N. (eds.), *Ground beetles: Their role in ecological and environmental studies*. Intercept Publisher , Andover, Finlandia, pp 143-155.
- Niemelä J. 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11: 601-610.
- Niemelä J., I. Haila & P. Punttila 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.
- Oliver I. & A. Beattie 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case of study. *Conservation Biology* 10: 99-109.
- O'Neill R. V. & A. W. King 1998. Homage to St. Michael; or, Why are there some many books on scale? En: D. Peterson & V. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 3-16.
- Olson D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10: 129-150
- Palmer M. & P. S. White 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of vegetation science* 5: 279-282.
- Perfecto I., J. Vandermeer, P. Hanson & V. Cartín 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 6: 935-945.
- Polis G., J. Barnes, M. Seeley, J. Henschel & M. Enders 1992. Predation as a major cost of reproduction in Namib desert tenebrionid beetles. *Ecology* 79: 2560-2566.
- Potvin C., M.J. Lechowicz & S. Tardif 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71: 1389-1400.
- Price P. W. 1984. *Insect ecology*, 2nd edition. Wiley-Intescience, New York, EEUU, 607 pp.
- Romero-Alcaraz E. 1999. Biodiversidad de Coleópteros (Insecta) en la Sierra de Baza (Granada, Sureste Ibérico) composición y variabilidad de sus comunidades. Tesis Doctoral , Universidad de Granada, 264 pp.
- Rosenzweig M. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Roughgarden J., S. Gaines & W. Paccala 1987. Supply side ecology: the role of physical transport processes. En: Gee J. & P. Giller (eds.), *Organization of communities. Past and present*. 27th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, Oxford, UK, pp3-28.
- Sánchez-Piñero F. 1994. *Ecología de las comunidades de coleópteros en zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (sureste de la Península Ibérica)*. Tesis doctoral, Granada, 313 pp.
- Sánchez-Piñero F. 1997. Analysis of spatial and seasonal variability of carrion beetle (Coleoptera) assemblages in two arid zones of Spain. *Environmental Entomology* 26: 805-814
- Scheiner S., S. Cox, M. Willig, G. Mittelbach, C. Osenberg & M. Kaspari 2000. Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research* 2: 791-802.
- Schooley R. L., B. Bestelmeyer & J. Kelly 2000. Influence of small-scale disturbance by kangaroo rats on chihuahuan desert ants. *Oecologia* 125: 142-149.
- Schowalter T. & Ganio L. 1998. Vertical and seasonal variation in canopy arthropod communities in an old-growth conifer forest in southwestern Washington, USA. *Bulletin of Entomological Research* 88: 633-640.
- Schulter D. & R. Ricklefs 1993. Convergence and the regional component of species diversity. En: Ricklefs R. & D. Schluter (Eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, EEUU, pp 39-51.
- Siemann E., D. Tilma, J. Haarstand & M. Ritchie 1998. Experimental test of the dependence of arthropod diversity on plant species. *The American Naturalist* 152: 738-750.
- Sokal R. & F. J. Rohlf 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., New York, EEUU, 859 pp.
- Southwood T. 1978. *Ecological Methods*. Chapman and Hall, London, UK, 524 pp.
- Southwood T. 1987. The concept and nature of the community. En: Gee J. & P. Giller (eds.), *Organization of communities. Past and present*. 27th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 3-28.
- Speight, M.R., M.D. Hunter & A.D. Watt. 1999. *Ecology of insects. Concept and applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 350 pp.

- Bradshaw G. A. 1998. Defining ecologically relevant change in the process of scaling up: Implications for monitoring at the "landscape level". En: Peterson D. L. & V. T. Parker (eds.), *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Columbia, EEUU, pp 227-249.
- Brown J. H. 1987. Variation in desert rodent guilds: patterns, processes and scales. En: Gee J. & P. Giller (eds.), *Organization of communities. Past and present*. 27th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science Oxford, pp3-28.
- Burdon J. J. 1994. The role of parasites in plant populations and communities. En: Schulze E. D. & H. A. Mooney (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania, pp 165-180.
- Burke J. C. W. K. Lavenroth, R. Riggle, P. Brannen, B. Madigan & S. Beard 1999. Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. *Ecosystems* 2: 422-438.
- Cardinale B. J., K. Nelson & M. A. Palmer 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of the environmental context. *Oikos* 91: 175-183.
- Carroll S. & D. Pearson 1998. The effects of scale and sample size on the accuracy of spatial predictions of tiger beetle (Cicindelidae) species richness. *Oikos* 21: 401-414.
- Cody M. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, EEUU, pp 147-158.
- Connor E. & E. McCoy 1979. The statistic and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113:791-833.
- Cornell H. V. & r. H. Karlson 1997. Local and regional processes as controls of species richness. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 250-270.
- Coulson R. N., B. McFadden, P. Pulley, C. Lovelady, J. Fitzgerald & S. Jack 1999. Heterogeneity of forest landscape and the distribution and abundance of the southern pine beetle. *Forest Ecology and Management* 114: 471-485.

- Stamps W. T. & J. Linit 1998. Plant diversity and arthropod communities: Implications for temperate agroforestry. *Agroforestry Systems* 39: 73-89.
- Stewart A. J. A., E. A. John & M. J. Hutchings 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: Hutchings M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 1-8.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey, EEUU, 296 pp.
- Tscharntke T. 1997. Vertebrate effects on plant-invertebrate food webs. En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, pp 277-297.
- Tonhasca A. & D. A. Byrne 1994. The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology* 19: 239-244.
- Underwood A. J. & P. S. Petraitis 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: How can local processes be compared? En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, EEUU, pp 39-51.
- Valladares G. R. & S. E. Hartley 1994. Effects of scale on detecting interactions between *Coleophora* and *Eriocrania* leaf-miners. *Ecological Entomology* 19: 257-262.
- Von Ende C.N. 1993. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. En: Scheiner S. M. & J. Gurevitch (eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, New York, USA, pp 113-137
- Waide R. B., M. Willing, C. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. Dodson, G. Juday & R. Parmenter 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematic* 30:257-300.
- Wettstein W. & B. Schmid 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36: 363-373.
- Wiens J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3: 385-397.
- Wiens J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In: Hutchings M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 9-31.

- Wiens J. A. & J.T. Rotenberry 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monograph* 51: 21-41.
- Wilby A. & M. Shachak 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125: 495-503.
- Williams D. W. & A. M. Liebhold 2000. Spatial scale and the detection of density dependence in spruce budworm outbreaks in eastern North America. *Oecologia* 124: 544-552.
- Wright D. H., D. Currie & B. Maurier 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: Ricklefs R. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, EEUU, pp 66-76.
- Zar J.H. 1996. *Biostatistical analysis*, 3rd edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, EEUU, 662 pp.

	Hábitat <i>Astragalus</i>			Hábitat <i>Genista</i>		
	Zona 1	Zona 2	Zona 3	Zona 4	Zona 5	Zona 6
Leñosas						
<i>Juniperus communis</i>	1.10	0	2.61	2.63	0.86	21.76
<i>Juniperus sabina</i>	17.79	7.88	10.50	0	0	0
<i>Astragalus granatensis</i>	14.89	12.70	18.33	2.72	0	0
<i>Genista versicolor</i>	0	0	0	24.61	47.09	15.84
<i>Prunus sp.</i>	0	0.13	0.34	0	0	0
<i>Berberis hispanica</i>	3.06	0.52	2.88	0.08	0	0
<i>Vella spinosa</i>	8.46	7.43	8.37	0	0	0
<i>Ononis tridentata</i>	0	0.72	7.14	0	0	0
<i>Hormathophylla spinosa</i>	0.16	0.07	0.07	0.09	0	0
<i>Erinacea antillis</i>	0	9.90	0.41	0.17	0	0
Rosacea	0		0.14	0	0	0
<i>Satureja intricata</i>	0	0.33	0	0	0	0
<i>Helianthemum sp.</i>	0	1.56	0.28	4.94	0	0
<i>Sideritis sp.</i>	0.47	0.46	0.14	0	0	0
Dicotiledóneas						
<i>Marrubium supinum</i>	0	0	0	0.25	0	0
<i>Carduus sp.</i>	0	0	0.21	0.1	0	0
Monocotiledóneas						
Otras herbáceas	3.53	11.70	14.01	19.51	1.05	0.19
Gramíneas	0	0	0	1.73	1.43	1.53
<i>Festuca sp.</i>	0	0	0	15.23	10.09	11.64
Suelo desnudo	23.51	14.33	12.63	26.34	31.87	39.22
Piedra	19.36	30.08	20.32	0.58	6.66	9.07
Matorral seco	1.25	2.15	1.65	0.57	0.86	0.76

Anexo 3.1. Porcentaje de cobertura de las distintas especies de plantas en cada una de las zonas de estudio.

**Capítulo 4: Perturbación biótica por ungulados: efectos sobre las
comunidades de artrópodos**



INTRODUCCIÓN

Una de las principales causas que determina la heterogeneidad ambiental que observamos en la mayoría de los ecosistemas son las perturbaciones, que actúan alterando tanto la estructura física del ambiente como la distribución de los organismos en este ambiente (Huston 1994, Stewart et al. 2000, Wiens 2000). La identidad de los agentes perturbadores es amplia y van desde huracanes, erupciones volcánicas, temblores de tierra, etc. con efectos a gran escala, hasta perturbaciones a pequeña escala como la caída de un árbol (Huston 1994, Wiens 2000). La diversidad de organismos está relacionada con las perturbaciones a todas las escalas, siendo estas relaciones positivas o negativas dependiendo tanto del tipo de hábitat como de la intensidad de la perturbación (Huston 1994). Sin embargo, los organismos no son sólo agentes pasivos respondiendo a la heterogeneidad espacial provocada por las perturbaciones abióticas, sino que también son capaces de alterar la configuración espacial del ambiente, actuando ellos mismos como agentes perturbadores del ambiente (Wiens 2000, Pickett et al. 2000). Las madrigueras de animales excavadores, la formación de presas por castores, el pisoteo provocado por grandes mamíferos, etc., son perturbaciones provocadas por agentes bióticos en el medio ambiente que los rodea (Wiens 2000, Pickett et al. 2000).

Uno de los principales agentes bióticos que originan y mantienen la heterogeneidad en algunos ambientes son los mamíferos herbívoros (Huston 1994, Dickinson & Murphy 1998). La perturbación provocada por estos animales tiene lugar sobre la comunidad de plantas mediante la eliminación directa de biomasa vegetal por ingestión (Huston 1994, Dickinson & Murphy 1998). Sin embargo, no todas las plantas dentro de un mismo hábitat son comidas con la misma frecuencia, sino que los mamíferos seleccionan determinadas especies (Crawley 1983, Abrahamson 1989). Esta selección crea rodales de heterogeneidad al disminuir la competencia entre las especies dominantes y las no dominantes, llegando incluso a permitir el establecimiento de especies nuevas en la comunidad (Crawley 1983, Abrahamson 1989, Huston 1994, Dennis et al. 1997, Rambo & Faeth 1999). Los herbívoros juegan un papel central en la dinámica de la comunidad de plantas afectando tanto a la riqueza de especies, como a su abundancia relativa y su estructura tridimensional (Crawley 1983, Owen-Smith 1988, Abrahamson 1989). No se puede, sin embargo, sacar generalidades sobre el impacto de los ungulados en la diversidad de plantas, ya que dependiendo del tipo de planta involucrada y de la intensidad y tipo de herbivoría, los ungulados pueden aumentar o

disminuir la diversidad vegetal (Crawley 1983, Abrahamson 1989, Olf & Ritchie 1998). Además, los herbívoros también modifican el hábitat y afectan a la comunidad de plantas mediante otra serie de efectos como el pisoteo (aclaramiento de suelo y aumento de la luminosidad) y la defecación que lleva implícita una entrada directa de nutrientes (Abrahamson 1989, Abensperg-Traun et al. 1996, Dennis et al 1997, Suominen et al 1999a,b).

Los herbívoros mamíferos no sólo afectan a la comunidad vegetal sino que tienen también importantes efectos sobre la comunidad de artrópodos (Wiens et al. 1991, Tschardtke & Weiler 1995, Tschardtke 1997, Siemann et al. 1998, Rambo & Faeth 1999, Suominen et al 1999a). Los ungulados afectan a la comunidad de artrópodos de dos formas distintas: mediante su efecto sobre las plantas y mediante la alteración que provocan en el medio físico. En el primero de los casos, el consumo de biomasa vegetal por un mamífero afectará a los insectos herbívoros (florícolas, folívoros, chupadores y granívoros) que se alimenten de las mismas plantas mediante tres mecanismos: la competencia por explotación (Baines et al. 1994, Tschardtke 1997), los efectos inducidos, aumentando los compuestos químicos y las defensas estructurales de las plantas que afectarán a insectos herbívoros que se alimentan de dichas plantas (Wiens et al. 1991, Daneel & Huss-Danell 1985, Hudson & Stiling 1997, Karban and Baldwin 1997, Master and Brown 1997), y la depredación accidental, que afectará sobre todo a insectos endofitófagos con poca o ninguna capacidad de movimiento (Auerbach 1991, Zamora & Gómez 1993, Baines et al. 1994, Tschardtke 1997, Fernández-Haeger et al. 1999). Por otro lado, la disminución de la complejidad de la arquitectura de las plantas provocada por el consumo de los ungulados disminuirá los lugares de refugio o caza para artrópodos del mismo o distinto gremio (Dennis et al 1997).

Los ungulados, además, van a modificar también el medio físico en el que viven. Por un lado, provocan una disminución tanto de la cantidad como de la calidad de los detritus (Pastor et al. 1993, Kielland et al. 1997, Molina et al. 1999, Suominen et al. 1999a,b), lo que afectará a los organismos que se alimenten de este recurso (detritívoros) o lo utilicen como refugio (Abensperg-Traun et al. 1996, Suominen et al. 1999a). Por otro lado, un aumento de suelo descubierto provoca un aumento de la temperatura del suelo y una disminución de la humedad que tendrá un efecto negativo o positivo dependiendo del gremio y de los requerimientos ecológicos de cada una de las especies (Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Seymour & Dean 1999). Por último, los ungulados permitirán la entrada en la comunidad de especies

nuevas que, como los insectos coprófagos, utilicen recursos antes inexistentes o muy escasos, como el excremento (Gardner et al. 1995, Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Dennis et al 1997, Suominen et al. 1999a,b).

A pesar de la potencial importancia que tienen los herbívoros mamíferos sobre las comunidades de artrópodos, aún se conoce muy poco sobre el efectos de estas interacciones multitróficas en las comunidades de los artrópodos (Tscharnke & Greiler 1995). En este capítulo pretendemos estudiar cuál es el efecto de los ungulados herbívoros sobre la comunidad de artrópodos epigeos y asociados al matorral en dos hábitat característicos de la alta montaña en Sierra Nevada: el matorral almohadillado de suelo calizo y el piornal-enebral de suelo silíceo. Los objetivos de este capítulo son: 1) Conocer el efecto de los ungulados sobre la abundancia y la diversidad de los artrópodos y coleópteros tanto epigeos como asociados al matorral; 2) Analizar el efecto de los ungulados sobre la composición de grupos funcionales de artrópodos y coleópteros en ambos tipos de fauna; y 3) Estudiar la importancia de considerar la variación temporal en el efecto de los ungulados.

MÉTODOS

Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada), entre los 2100 y los 2300 m de altitud. A esta altitud aparecen dos comunidades vegetales características de la alta montaña mediterránea: una comunidad de matorral almohadillado, situado en suelo calizo-dolomítico, que estaría representado principalmente por *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Erinacea anthyllis*, *Ononis tridentata*, *Juniperus sabina* y *Juniperus communis*, y el piornal-enebral, situado sobre suelo silíceo que estaría representado principalmente por *Genista versicolor*, *Juniperus communis* y *Helianthemum croceum*.

Diseño de muestreo y análisis de las muestras

Para estudiar el efecto provocado por los ungulados sobre la comunidad de artrópodos seleccionamos una zona perteneciente a cada uno de los hábitats descritos anteriormente, en los que la Agencia de Medio Ambiente había colocado en 1993 una exclusión para evitar la entrada de mamíferos ungulados (cabra doméstica, *Capra hircus*, cabra montés, *Capra pyrenaica* y vaca, *Bos taurus*), y permitir la regeneración

de la flora. El trabajar en un Parque Nacional limitó la posibilidad de disponer de un mayor número de cercados, debiendo de utilizarse los que ya había disponibles.

En la comunidad del piornal enebral se eligió una zona localizada a 2250 m. de altitud, denominada "Prados del Aire". La exclusión fue colocada como consecuencia de un incendio que quemó una gran superficie de esta zona de piornal. El cercado abarca una superficie de 500 x 250 m², y aunque gran parte de la zona ha sido posteriormente repoblada con *Quercus pyrenaica* y algunas especies del género *Pinus*, el muestreo se ha realizado en una zona sin repoblar dentro del cercado para evitar el ruido que podrían provocar este tipo de alteraciones en los resultados obtenidos. En este hábitat seleccionamos tres puntos: dentro de la exclusión (D, a partir de ahora), fuera de exclusión en una zona quemada (FQ) y por último, otro fuera de la exclusión en una zona no afectada por el fuego (FSQ).

En la comunidad de matorral almohadillado se seleccionó una zona denominada "Las Sabinillas", localizada a 2200 m de altitud. La exclusión de 45 x 100 m² protege la única población conocida de *Odontites granatensis*, especie gravemente afectada tanto por la construcción de la carretera de acceso a las altas cumbres como por el intenso herbivorismo provocado por los mamíferos ungulados, principalmente cabra doméstica. En este hábitat se seleccionaron dos puntos de muestreo, uno en el interior de la exclusión (D), y otro fuera de la exclusión (F).

En cada uno de los puntos seleccionados en ambos hábitats muestreamos la fauna de artrópodos asociada al matorral y la fauna epigea. Para el estudio de la fauna asociada al matorral se seleccionó en cada uno de los puntos diez pies de planta de la especie de matorral más abundante en cada uno de los hábitats, *Genista versicolor* y *Astragalus granatensis*. Cada uno de los pies de planta fue muestreado por el método de vareo (ver Métodos en capítulo 2). Para el muestreo de la fauna de suelo se colocaron doce trampas de caída libre siguiendo la misma metodología descrita en el Capítulo 2. Los muestreos fueron mensuales y se realizaron cuatro en 1997 y cinco en 1998, coincidiendo el primer muestreo en ambos años con la subida del ganado a la zona de estudio.

Las muestras fueron analizadas en el laboratorio como se ha descrito anteriormente. Los artrópodos recolectados fueron identificados a nivel de orden y en la mayoría de los casos, a nivel de familia. Si bien la identificación a nivel de familia se ha señalado como suficiente para detectar el efecto de los ungulados sobre la fauna de artrópodos (Suominen et al. 1999b), se llevó a cabo la identificación a nivel específico

en el caso de los coleópteros para comprobar si diferentes niveles taxonómicos producen distintos patrones de respuesta a la perturbación. En los casos en los que no fue posible la determinación hasta especie de los individuos, éstos fueron identificados como morfo-especies. Este concepto ha sido ampliamente utilizado y se recomienda en trabajos relacionados con la conservación, ya que el error cometido se ha estimado que es muy bajo (Olson 1994, Moran et al. 1994, Perfecto et al. 1997).

Cálculo de la diversidad de artrópodos

Se calcularon varios índices de diversidad (riqueza específica, índice de equitatividad PIE de Hulbert [HP'] e índice de Shannon-Weiner [H']) utilizando el número total de individuos colectados. Para comparar la composición de especies de coleópteros en cada uno de los hábitats entre tratamientos calculamos el índice de similitud cuantitativo de Morisita-Horn (Magurran 1988). Para cada uno de los individuos recolectados estimamos el peso seco (W , en mg) utilizando ecuaciones alométricas del tipo $W = aL^b$, donde L es la longitud en milímetros y a y b son las constante específicas de cada taxón (ver Hódar 1996).

Estructura del hábitat

Para determinar la estructura del hábitat utilizamos una variación del método descrito por Wiens & Rotenberry (1981), distinguiendo entre cobertura horizontal y complejidad vertical. Para ello, en cada uno de los puntos seleccionados dentro de cada hábitat se realizaron cinco transectos de 50 metros de longitud. En cada uno de los transectos, y a intervalos de un metro, se tomaron 3 puntos de contacto mediante el uso de una vara graduada, un punto perteneciente al centro del transecto y dos puntos situados un metro a derecha e izquierda del transecto. Se obtuvieron así un total de 750 puntos de contacto con el sustrato en cada hábitat muestreado. La cobertura horizontal se estimó como el porcentaje de puntos en los que la vara contactaba con suelo sin vegetación, piedras, plantas leñosas, dicotiledóneas, monocotiledóneas, y matorral seco, distinguiendo entre las distintas especies vegetales hasta donde fue posible. La complejidad vertical del hábitat se calculó considerando los porcentajes medios estimados de cobertura vegetal a distintas alturas, tomando intervalos de 10 cm. Para ambas medidas descriptivas del hábitat calculamos el índice de diversidad de H' y el de equitatividad de HP' .

Análisis estadístico

Los diferentes índices de diversidad calculados para la diversidad de plantas y artrópodos, así como para la complejidad vertical, se compararon entre puntos de muestreo mediante el programa estadístico EcoSim (Gotelli & Entsminger 2000). Para una información más detallada del método, véase el apartado de análisis estadísticos del capítulo 2.

Debido a la falta de réplicas de cercados por hábitat, y para evitar el posible efecto de pseudoreplicación si utilizáramos como tamaño muestral el número de botes o plantas muestreadas, decidimos usar la aproximación analíticamente más conservadora, el análisis estadístico de la χ^2 , o G. Para ello, en cada contraste se agruparon todos los datos sobre biomasa y/o abundancia correspondientes a cada nivel de tratamiento. Con este procedimiento se perderá en potencia y capacidad de rechazo de la hipótesis la hipótesis nula, pero se gana ampliamente en capacidad de no cometer errores de tipo 1 (Zar 1996, Underwood 1997).

RESULTADOS

Diferencias entre zonas en la estructura del hábitat

En Prados del Aire la diversidad de plantas fue mayor en las zonas no excluidas del ganado que en la exclusión (Tabla 4.1, Anexo 4.1). Por el contrario, en el Collado de las Sabinillas todos los índices de diversidad de plantas fueron mayores en la zona excluida frente a la no excluida, aunque estas diferencias no fueron significativas para el índice de diversidad de H' (Tabla 4.1, Anexo 4.2).

	Prados del Aire			Collado Sabinillas	
	D	FQ	FSQ	D	Fuera
Diversidad					
Riqueza N^a	0.012 ^a	0.025 ^b	0.021 ^b	0.052 ^a	0.025 ^b
HP'	0.086 ^a	0.450 ^b	0.247 ^b	0.823 ^a	0.802 ^b
H'	0.196 ^a	0.711 ^b	0.538 ^c	1.979	1.922
Com. vertical					
HP'	0.811 ^a	0.589 ^b	0.854 ^a	0.814 ^a	0.748 ^b
H'	1.795 ^a	0.977 ^b	2.031 ^c	1.903 ^a	1.691 ^b

Tabla 4.1. Valores de los índices de diversidad de plantas (Diversidad) y de la complejidad vertical (Com. vertical) dentro y fuera de la exclusión en cada una de las zonas muestreadas. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

La complejidad vertical en ambos cercados fue para ambos índices superior dentro de la exclusión que en las zonas no excluidas. En Prados del Aire no hubo diferencias entre la exclusión y la zona FSQ (Tabla 4.1, Figura 4.1).

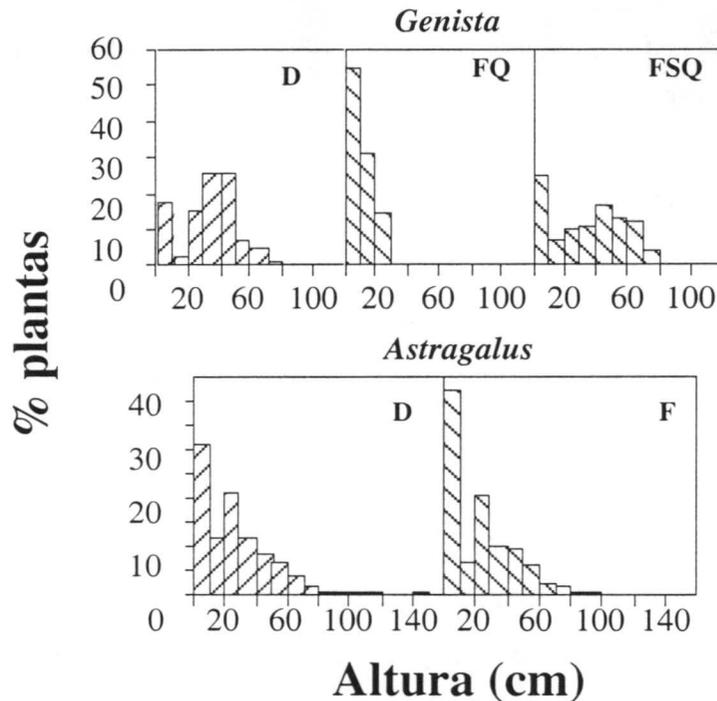


Figura 4.1. Estructura vertical de la vegetación presente en cada una de las zonas muestreadas en los Prados del Aire (*Genista*) y en el Collado de las Sabinillas (*Astragalus*).

Efecto de los ungulados en la abundancia y biomasa de artrópodos

Los resultados obtenidos variaron dependiendo de la zona (*Astragalus* vs *Genista*) y año (1997 vs 1998) considerados. Así mismo, los resultados también variaron entre categorías taxonómicas (Artrópodos vs Coleópteros) empleados y del tipo de fauna estudiada (epigea vs asociada al matorral).

Abundancia y biomasa de la fauna epigea

El número total de artrópodos recolectados en Prados del Aire en 1997 (2220 artrópodos) fue menor que el número de artrópodos total recolectado en 1998 (5010 individuos). En 1997, la abundancia de artrópodos fue mayor en la zona excluida que en las zonas no excluidas de ganado ($G = 16.94$, g.l. = 2, $p = 0.0002$, Figura 4.2). La abundancia de coleópteros también fue mayor dentro del cercado ($G = 64.71$, g.l. = 2, $p = 0.0001$, Figura 4.2). Sin embargo, otros taxones, como los formícidos, fueron más abundantes en FQ ($G = 11.91$, g.l. = 2, $p = 0.003$).

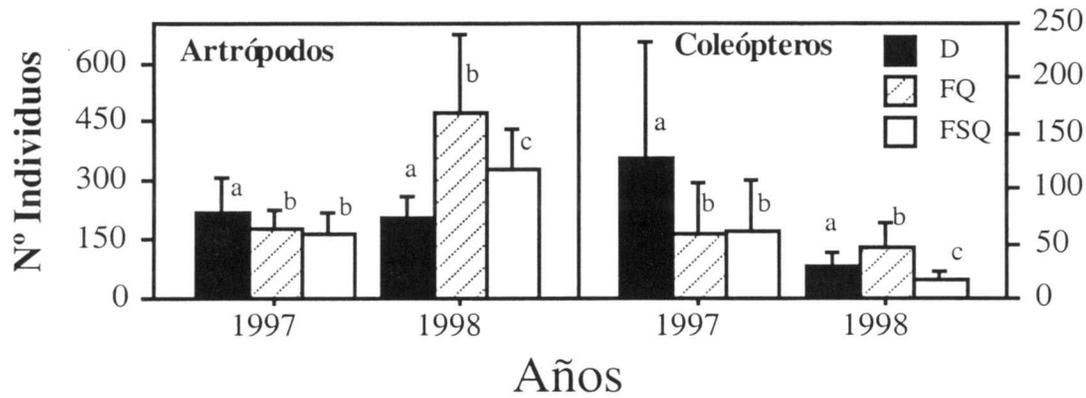


Figura 4.2. Número medio de artrópodos y de coleópteros epigeos por muestreo recolectados en cada una de las zonas muestreadas en Prados del Aire durante los dos años de muestreo.

Sin embargo, en 1998 ni para la abundancia total ni para los coleópteros se observó el mismo patrón que el obtenido en 1997 entre los puntos estudiados. El número total de artrópodos fuera del cercado fue superior del obtenido en la exclusión, siendo FQ el punto con una mayor cantidad de artrópodos ($G = 283.54$, g.l. = 2, $p = 0.0001$, Figura 4.2). Los coleópteros también fueron más abundantes en FQ, sin embargo, y al contrario que lo obtenido para los artrópodos, FSQ fue el punto con un menor número de individuos ($G = 35.95$, g.l. = 2, $p = 0.0001$, Figura 4.2). Otros taxones no siguieron el patrón obtenido este año, siendo más abundantes dentro de la exclusión, como ocurrió en el caso de Acarina ($G = 100.05$, g.l. = 2, $p = 0.0002$).

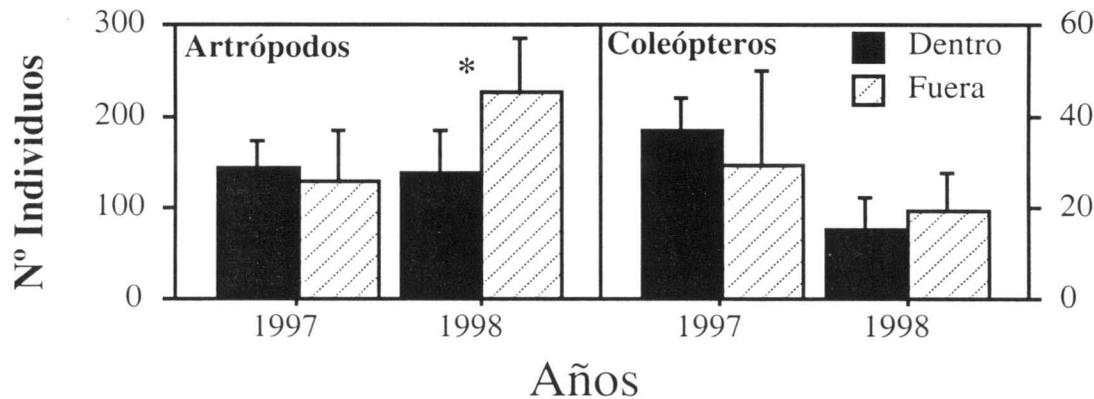


Figura 4.3. Número medio de artrópodos y coleópteros epigeos por muestreo recolectados en cada una de las zonas muestreadas en el Collado de las Sabinillas durante los dos años de muestreo.

En el Collado de las Sabinillas, la abundancia de artrópodos fue también menor en 1997 (1094 individuos) que en 1998 (1819 individuos). En 1997, no se obtuvieron diferencias significativas en la abundancia total de artrópodos ni de coleópteros entre la zona excluida y la no excluida (Figura 4.3). Sin embargo, este patrón no fue general y se

obtuvieron diferencias entre zonas para algunos taxones como himenópteros, con una mayor abundancia en la exclusión ($G = 7.43$, g.l. = 1, $p = 0.006$), o dípteros, más abundantes fuera de la exclusión ($G = 19.18$, g.l. = 1, $p = 0.0001$). En 1998, sin embargo, el número de artrópodos fuera del cercado fue significativamente mayor que dentro del cercado ($G = 53.41$, g.l. = 1, $p = 0.0001$, Figura 4.3). La abundancia de coleópteros no fue significativamente diferente entre tratamientos en este año (Figura 4.3). Otros taxones como formícidos ($G = 35.34$, g.l. = 1, $p = 0.0001$) y dípteros ($G = 56.42$, g.l. = 1, $p = 0.0001$) siguieron el patrón general y fueron más abundantes fuera de la exclusión.

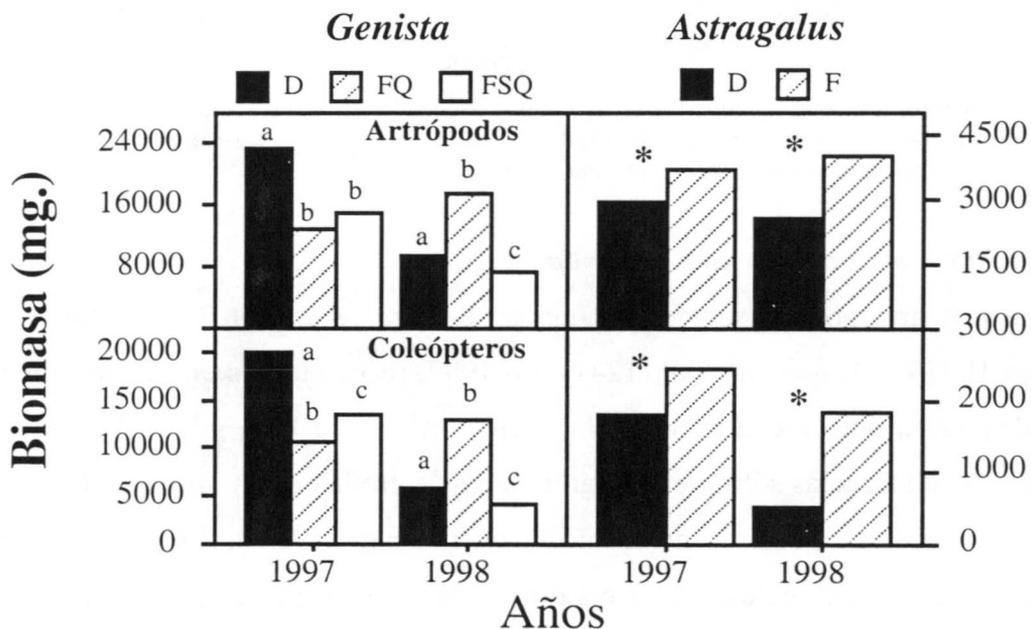


Figura 4.4. Biomasa acumulada de artrópodos y coleópteros epígeos en cada uno de los puntos muestreados en cada zona ambos años de muestreo. Letras diferentes y asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Los resultados obtenidos para la biomasa también fueron diferentes dependiendo de la zona. En Prados del Aire, la biomasa acumulada de artrópodos y coleópteros fue diferente dependiendo del tratamiento y el año (Figura 4.4). En 1997, la biomasa dentro de la exclusión fue mucho mayor que la biomasa en FQ y en FSQ ($G = 1786.6$, $p = 0.0001$, Figura 4.4). En 1998, los resultados fueron diferentes siendo la biomasa mayor en FQ, aunque en la zona excluida la abundancia fue mayor que la obtenida para el tratamiento FSQ ($G = 2294.1$, $p = 0.0001$, Figura 4.4). La biomasa de coleópteros siguió el mismo patrón que el obtenido para la biomasa de artrópodos en ambos años ($G = 1501.93$, $p = 0.0001$ y $G = 2488.01$, $p = 0.0001$, respectivamente, Figura 4.4).

En el Collado de las Sabinillas, en ambos años la biomasa acumulada de artrópodos y coleópteros fue significativamente mayor en la zona no excluida que en la exclusión (Figura 4.4).

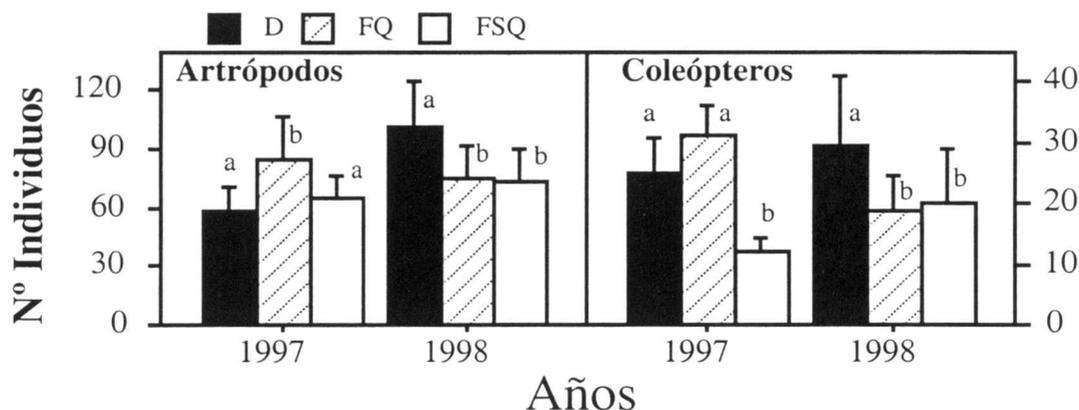


Figura 4.5. Número medio de artrópodos y coleópteros asociados al matorral por muestreo recolectados en cada uno de las zonas muestreadas en Prados del Aire durante los dos años de estudio. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

Abundancia y biomasa de la fauna asociada a matorral

El número de artrópodos asociado a *Genista versicolor* en los Prados del Aire fue menor en 1997 (829) que en 1998 (1241). En 1997, recolectamos un mayor número de artrópodos fuera del cercado que en la exclusión ($G = 10.68$, g.l. = 2, $p = 0.005$), aunque, estas diferencias sólo fueron significativas entre la exclusión y FQ (Figura 4.5). La abundancia de coleópteros no siguió el mismo patrón, siendo significativamente menor en FSQ que en cualquiera de los otros puntos ($G = 18.31$, g.l. = 2, $p = 0.0001$, Figura 4.5). En 1998, la abundancia de artrópodos varió de forma muy diferente, en la zona muestreada dentro de la exclusión los valores de abundancia fueron mucho más altos que las zonas no excluidas ($G = 12.95$, g.l. = 2, $p = 0.002$, Figura 4.5). Este patrón se mantuvo para coleópteros ($G = 7.47$, g.l. = 2, $p = 0.024$, Figura 4.5) y otros taxones como homópteros ($G = 24.93$, g.l. = 2, $p = 0.0001$), pero fue diferente para otros taxones como formícidos, que fueron más abundantes fuera que dentro de la exclusión ($G = 18.23$, g.l. = 2, $p = 0.0001$).

En el Collado de las Sabinillas, obtuvimos un menor número de artrópodos asociados a *Astragalus granatensis* en 1997 (774 individuos) que en 1998 (1068 individuos). En 1997 no obtuvimos diferencias entre tratamientos en la abundancia de artrópodos ni de coleópteros (Figura 4.6), aunque para otros taxones como formícidos si hubo diferencias significativas, siendo su abundancia mucho mayor en la exclusión ($G =$

16.05; g.l. = 1; $p = 0.0001$). En 1998, al igual que el año anterior, tampoco hubo diferencias en la abundancia de artrópodos ni de coleópteros entre tratamientos (Figura 4.6). Otros taxones analizados individualmente mostraron diferencias entre tratamientos, pero también hubo variabilidad en los resultados obtenidos. Así, mientras que la abundancia de homópteros ($G = 9.48$, g.l. = 1, $p = 0.002$) y colémbolos ($G = 10.59$, g.l. = 1, $p = 0.0011$) fue significativamente mayor en la exclusión, la abundancia de heterópteros fue mayor fuera de esta ($G = 6.19$, g.l. = 1, $p = 0.013$).

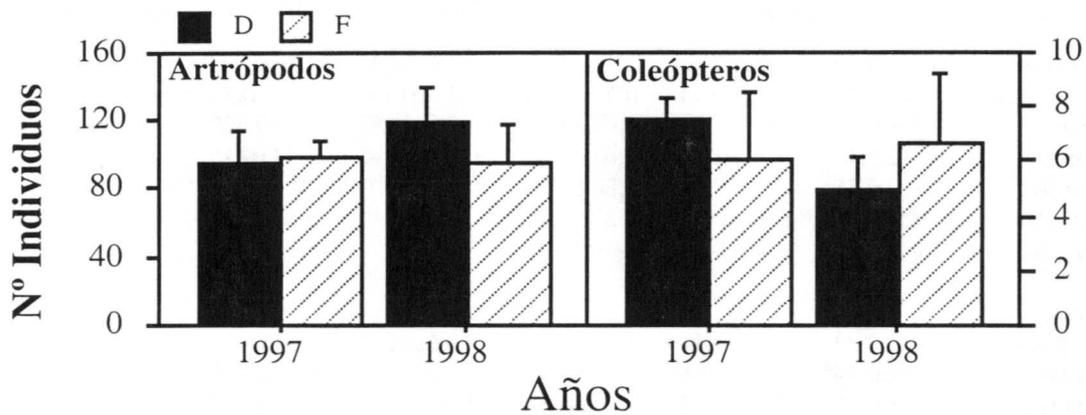


Figura 4.6. Número medio de artrópodos y coleópteros asociados al matorral por muestreo recolectados en cada una de las zonas muestreadas en el Collado de las Sabinillas durante los dos años de estudio.

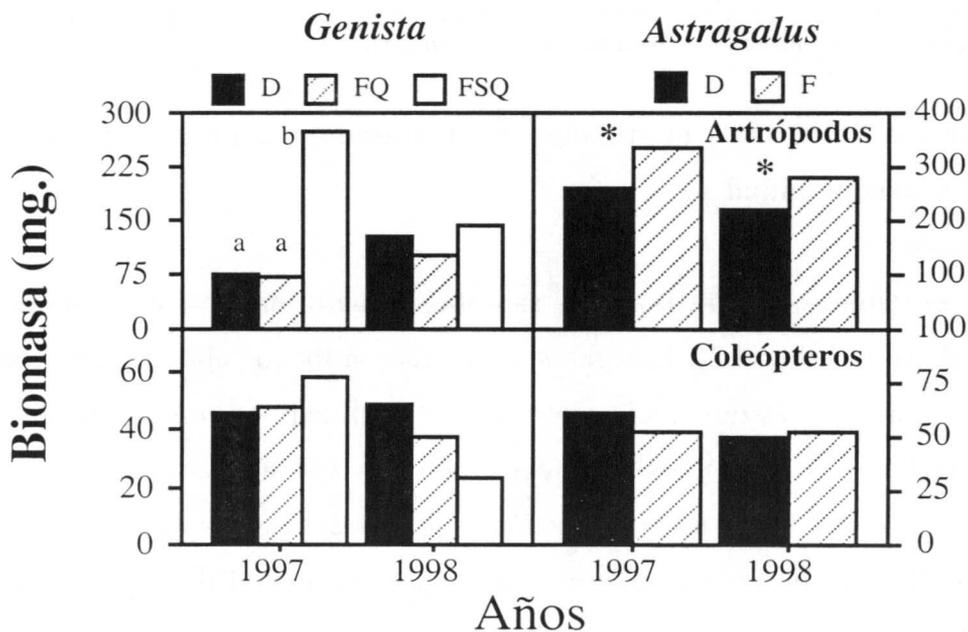


Figura 4.7. Biomasa acumulada de artrópodos y coleópteros asociados a matorral en cada uno de los puntos muestreados en cada zona ambos años de estudio. Letras diferentes y asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

En Prados del Aire encontramos diferencias en la biomasa de artrópodos entre tratamientos sólo en 1997, de forma que fue mayor en el tratamiento FSQ que en

cualquiera de los otros tratamientos ($G = 85.6$, $p = 0.0001$, Figura 4.7). No hubo diferencias entre tratamientos en la biomasa de coleópteros en esta zona (Figura 4.7). En el Collado de las Sabinillas, en ambos años la biomasa acumulada de artrópodos fue menor en la exclusión, si bien no hubo diferencias entre tratamientos para la biomasa de coleópteros (Figura 4.7).

	1997			1998		
	D	FQ	FSQ	D	FQ	FSQ
Suelo						
Coprófagos	0.19±0.09	0.1±0.04	0.1±0.04	1.18±0.21 ^a	4.36±0.88 ^b	2.74±0.5 ^c
Depredadores	1.04±0.2	0.76±0.14	0.78±0.96	1.15±0.19	1.11±0.17	0.76±0.14
Florícolas	2.79±0.61	2.35±0.38	2.91±0.42	1.29±0.29 ^a	2.4±0.42 ^b	4.88±1.1 ^c
Folívoros	0.49±0.1	0.54±0.1	0.61±0.14	0.76±0.14 ^a	0.34±0.1 ^b	0.31±0.1 ^b
Omnívoros	4.83±0.85	6.57±0.89	4.84±3.74	4.82±4.33 ^a	29.1±11.17 ^b	21.27±3.74 ^c
Parasitoides	0.15±0.07 ^a	0.59±0.15 ^b	0.27±0.08 ^{a,b}	0.47±0.1 ^{a,b}	0.8±0.2 ^a	0.27±0.08 ^b
Saprófagos	7.81±1.99 ^a	3.46±0.8 ^b	5±1.1 ^c	2.35±3 ^a	3.71±0.6 ^b	1.63±0.3 ^c
Matorral						
Chupadores	1.06±0.23 ^a	0.42±0.14 ^a	1.38±0.29 ^b	2.92±0.52 ^a	2.91±0.55 ^a	1.72±0.25 ^b
Florícolas	1.45±0.44 ^{a,b}	2.37±0.68 ^a	0.92±0.27 ^b	1.3±0.37 ^a	0.5±0.13 ^b	1±0.27 ^{a,b}
Granívoros	2.34±0.39 ^{a,b}	2.87±0.52 ^a	1.62±0.28 ^b	3.06±0.43 ^a	1.85±0.32 ^b	2.8±0.43 ^a
Folívoros	0.45±0.12	0.21±0.11	0.56±0.12	0.6±0.09	0.41±0.07	0.37±0.06
Parasitoides	0.21±0.17	0.13±0.11	0.15±0.1	0.52±0.11 ^a	0.15±0.06 ^b	0.48±0.14 ^a
Depredadores	0.53±0.16	0.32±0.09	0.87±0.22	0.88±0.15	0.39±0.1	0.83±0.17

Tabla 4.2. Número medio de individuos (media ± ES) pertenecientes a distintos gremios para la fauna epigea (suelo) y asociada a matorral (matorral) en los Prados del Aire en 1997 y en 1998. Valores en la misma fila con letras distintas fueron estadísticamente diferentes.

Efecto de los herbívoros ungulados en la abundancia de gremios tróficos de artrópodos la comunidad

Fauna epigea

En 1997, el número de parasitoides y saprófagos fue diferente entre tratamientos en Prados del Aire (Tabla 4.2). Los parasitoides fueron menos abundantes dentro de la exclusión, aunque estas diferencias sólo fueron significativas entre la exclusión y FQ (Tabla 4.2). Por el contrario, los saprófagos fueron más abundantes en la exclusión que en los tratamientos fuera de la exclusión (Tabla 4.2). En 1998, la mayoría de los gremios difirieron entre tratamientos en su abundancia (Tabla 4.2). Coprófagos, florícolas y omnívoros fueron más abundantes fuera de la exclusión, mientras que los folívoros fueron más abundantes en la exclusión (Tabla 4.2). Los saprófagos fueron más abundantes en la exclusión que en FSQ, pero menos abundantes que en FQ (Tabla 4.2).

En el Collado de las Sabinillas también hubo variabilidad en la respuesta de los distintos gremios dependiendo del año (Tabla 4.3). En 1997, la abundancia de

coprófagos y folívoros fue mayor fuera de la exclusión mientras que para los florícolas la abundancia fue mayor dentro de la exclusión (Tabla 4.3). En 1998, también hubo una mayor abundancia de coprófagos y folívoros, junto con omnívoros, saprófagos y florícolas fuera de la exclusión (Tabla 4.3). Los granívoros fueron, en este año, el único gremio que presentó una mayor abundancia dentro de la exclusión (Tabla 4.3).

	1997		1998	
	D	F	D	F
Suelo				
Coprófagos	0.21±0.07 ^a	0.65±0.14 ^b	1.11±0.23 ^a	2.04±0.36 ^b
Chupadores	0.58±0.12	0.56±0.11	0.67±0.17	0.88±0.21
Florícolas	5.07±0.83 ^a	3.68±0.55 ^b	2.33±0.8 ^a	4±1.03 ^b
Granívoros	0.53±0.14	0.32±0.13	1.23±0.7 ^a	0.04±0.03 ^b
Folívoros	0.39±0.11 ^a	1.21±0.32 ^b	0.58±0.2 ^a	1.1±0.26 ^b
Omnívoros	2.42±0.73	2.75±0.41	2.02±0.38 ^a	7±1.94 ^b
Parasitoides	0.12±0.05	0.21±0.09	0.61±0.17	0.28±0.08
Depredadores	1.23±0.26	1±0.21	1.13±0.23	0.94±0.17
Saprófagos	0.95±0.28	1.2±0.24	2.22±0.33 ^a	3.02±0.42 ^b
Matorral				
Chupadores	3.35±0.43	3.73±0.55	4.31±0.67 ^a	3.45±0.47 ^b
Florícolas	1.2±0.36	1±0.23	0.76±0.19	0.62±0.2
Granívoros	0.35±0.12	0.43±0.13	0.12±0.05	0.30±0.1
Folívoros	0.5±0.12	0.35±0.12	0.44±0.05	0.38±0.1
Parasitoides	0.5±0.1	0.5±0.13	0.38±0.09	0.17±0.06
Depredadores	2±0.38	1.83±0.28	1.5±0.33	1.51±0.21
Saprófagos	0.65±0.16 ^a	1.45±0.34 ^b	1.84±0.54 ^a	1.02±0.22 ^b

Tabla 4.3. Número medio de individuos (media±ES) pertenecientes a los distintos gremios para la fauna epígea (suelo) y asociada a matorral (matorral) encontrados en el Collado de las Sabinillas en 1997 y en 1998. Valores en la misma fila con letras distintas fueron estadísticamente diferentes.

Fauna asociada al matorral

El primer año de muestreo en Prados del Aire no hubo diferencias en la abundancia de gremios entre el tratamiento exclusión y el tratamiento FQ (Tabla 4.2). Las únicas diferencias significativas entre zonas excluidas y no excluidas se debieron a la menor abundancia de chupadores en la exclusión frente al tratamiento FSQ. También obtuvimos diferencias significativas entre las dos zonas no excluidas en la abundancia de florícolas y granívoros (Tabla 4.2). En 1998, hubo diferencias en la abundancia de florícolas, granívoros y parasitoides entre el tratamiento FQ y la exclusión, siendo la abundancia en todos los casos mayor dentro de la exclusión (Tabla 2). Los chupadores fueron más abundantes dentro de la exclusión que en el tratamiento FSQ (Tabla 4.2).

En el Collado de las Sabinillas, la abundancia de cada gremio dentro y fuera de la exclusión fue similar en 1997, y sólo la abundancia de saprófagos fue mayor en la zona no excluida que en la exclusión (Tabla 4.3). Por el contrario, en 1998 la

abundancia de saprófagos y chupadores fue mayor en la exclusión que en la zona sin excluir (Tabla 4.3).

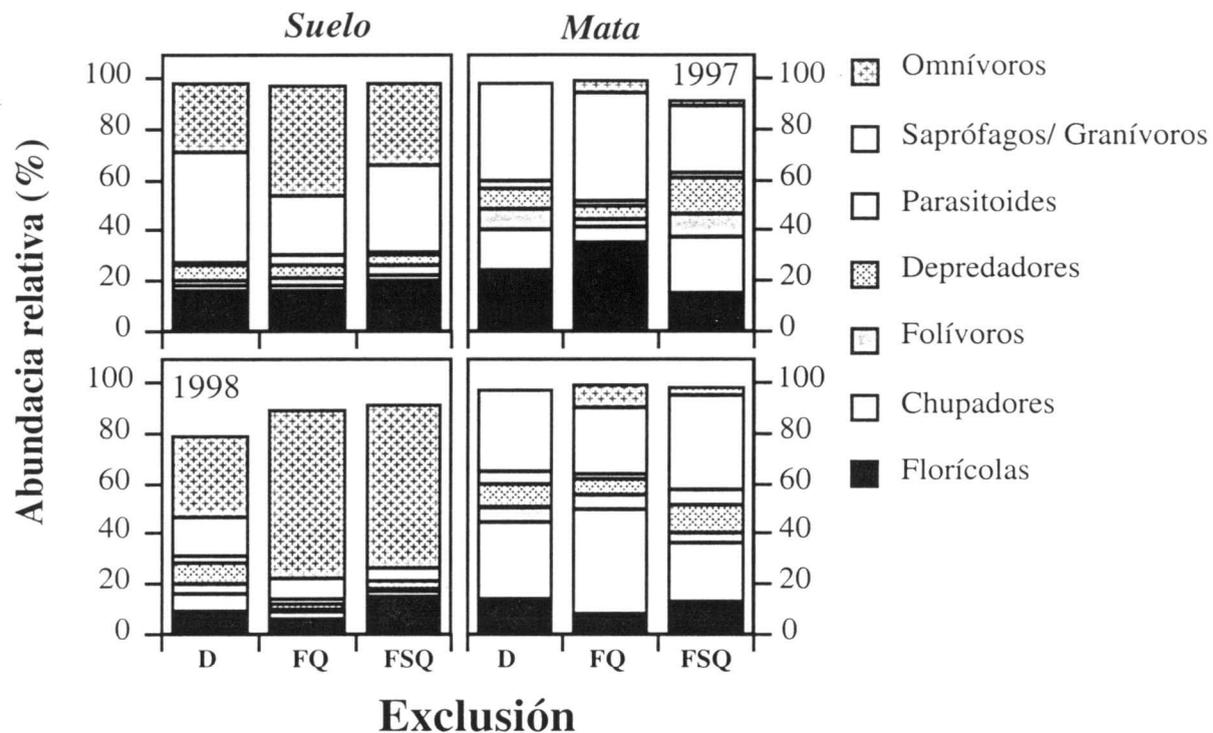


Figura 4.8. Abundancia relativa de los gremios más importantes de artrópodos epígeos y asociados a matorral dentro (D) y fuera (FS y FSQ) de la exclusión en Prados del Aire ambos años de muestreo. La trama correspondiente a Saprófagos/Granívoros indica la abundancia relativa de Saprófagos para la fauna epígea, y la de Granívoros para la fauna asociada a matorral

Efecto de los herbívoros ungulados en la composición trófica de la comunidad

Fauna epígea

En Prados del Aire, la composición relativa de la comunidad de artrópodos, cuantificada como la contribución proporcional de cada uno de los gremios a la comunidad total de artrópodos, fue diferente entre tratamientos ambos años (1997: $\chi^2 = 119.65$, g.l. = 18, $p = 0.0001$; 1998: $\chi^2 = 927.21$, g.l. = 22, $p = 0.0001$, Figura 4.8). El primer año, el porcentaje representado por los omnívoros fue mayor en los tratamientos sin exclusión de ungulados, y el porcentaje representado por los saprófagos fue mayor en la exclusión (Figura 4.8). El segundo año, el porcentaje de omnívoros fue muy superior en los tratamientos no excluidos, mientras que el porcentaje de saprófagos y depredadores fue mayor en la exclusión (Figura 4.8).

En el Collado de las Sabinillas también obtuvimos diferencias significativas en la composición de la comunidad en ambos años (1997: $\chi^2 = 48.15$, g.l. = 10, $p = 0.0001$; 1998: $\chi^2 = 161.8$, g.l. = 12, $p = 0.0001$, Figura 4.9). El primer año, el porcentaje de

florícolas y depredadores fue mayor en la exclusión mientras que el porcentaje de omnívoros y folívoros fue mayor en el tratamiento sin exclusión de ungulados (Figura 4.9). En el segundo año, hubo una mayor representación de granívoros y depredadores en el tratamiento exclusión, y de omnívoros en el tratamiento sin excluir (Figura 4.9).

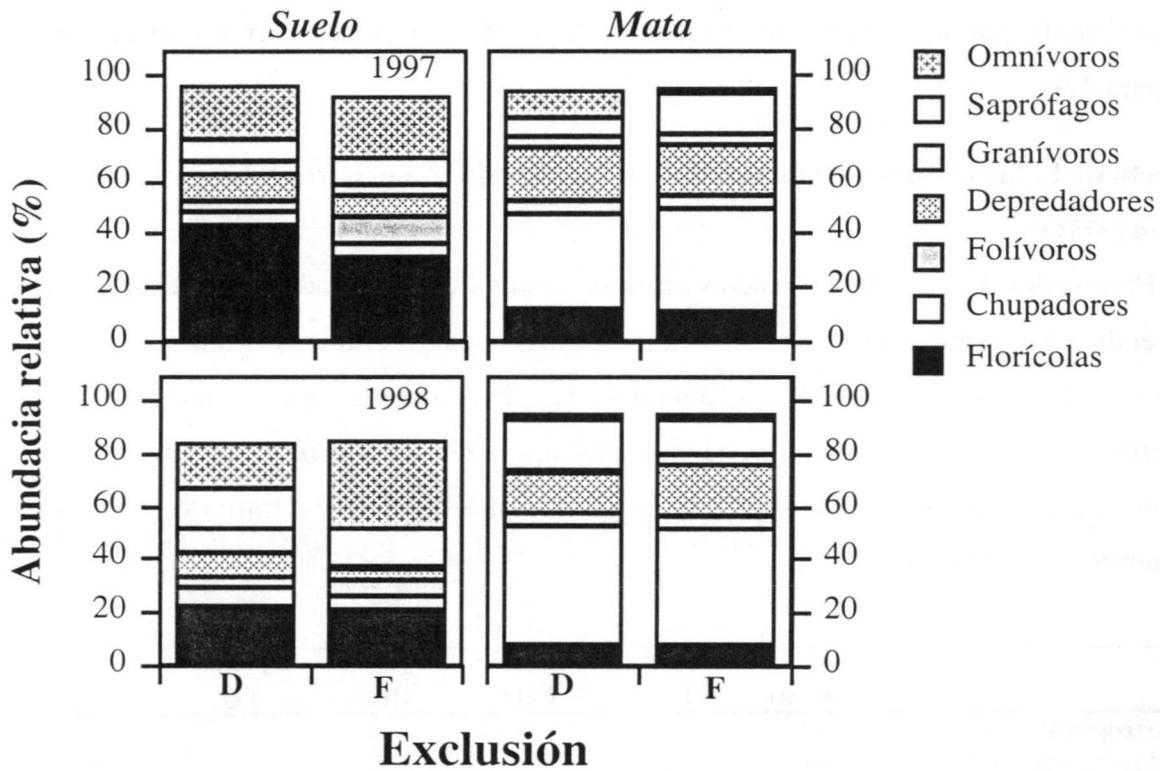


Figura 4.9. Abundancia relativa de los gremios más importantes de artrópodos epígeos y asociados a matorral dentro (D) y fuera (F) de la exclusión en el Collado de las Sabinillas para cada uno de los años de muestreo.

Fauna asociada al matorral

En los Prados del Aire la composición relativa de la comunidad de artrópodos fue diferente entre tratamientos ambos años (1997: $G = 119.02$, g.l. = 16, $p = 0.0001$; 1998: $G = 84.85$, g.l. = 18, $p = 0.0001$, Figura 4.8). El primer año, la fracción representada por granívoros y florícolas en FS fue mayor que en FSQ y D. Por el contrario, en FSQ y en la exclusión el porcentaje representado por chupadores y depredadores fue mayor que en FS (Figura 4.8). En 1998, el porcentaje representado por los omnívoros fue mayor en los tratamientos sin excluir que en la exclusión (Figura 4.8). Gremios como florícolas (a la inversa que en 1997), depredadores (como en 1997) y parasitoides presentaron un mayor porcentaje dentro de la exclusión y en FSQ que en FQ (Figura 4.8).

En el Collado de las Sabinillas, también hubo diferencias en la composición de la comunidad entre tratamientos ambos años (1997: $\chi^2 = 48.15$, g.l. = 10, $p = 0.0001$, 1998: $\chi^2 = 48.15$, g.l. = 10, $p = 0.0001$, Figura 4.9). El primer año las diferencias fueron debidas a la mayor representación de omnívoros en la exclusión frente a la mayor representación de saprófagos fuera de la exclusión (Figura 4.9). En 1998, el porcentaje de granívoros y depredadores fue mayor fuera de la exclusión, siendo la fracción representada por los saprófagos mayor en la exclusión (a la inversa que en 1997) (Figura 4.9).

Efecto de la herbivoría por ungulados en la diversidad de artrópodos

Fauna epigea

En Prados del Aire hubo diferencias en la diversidad de artrópodos entre tratamientos dependiendo del año, con valores más altos de diversidad fuera de la exclusión en 1997, y dentro de la exclusión en 1998 (Tabla 4.4). La diversidad de coleópteros también fue diferente entre tratamientos dependiendo del año, siendo el primer año menor en el tratamiento exclusión mientras que en el segundo año fue mayor dentro de este mismo tratamiento (Tabla 4.4).

	1997			1998		
	Dentro	FQ	FSQ	Dentro	FQ	FSQ
Artrópodos						
Riqueza específica	14	13	14	15	15	15
Hulbert PIE	0.59 ^a	0.66 ^b	0.71 ^c	0.83 ^a	0.54 ^b	0.48 ^c
Dominancia	0.58 ^a	0.46 ^b	0.37 ^c	0.29 ^a	0.66 ^b	0.71 ^c
Shannon	1.3 ^a	1.45 ^b	1.59 ^c	2.02 ^a	1.31 ^b	1.22 ^c
Coleópteros						
Riqueza específica	44 ^a	54 ^b	54 ^b	26 ^a	29 ^{a,b}	28 ^b
Hulbert PIE	0.71 ^a	0.88 ^b	0.84 ^c	0.75 ^a	0.73 ^b	0.66 ^c
Dominancia	0.52 ^a	0.21 ^b	0.24 ^c	0.48 ^a	0.41 ^b	0.46 ^a
Shannon	2.02 ^a	2.65 ^b	2.40 ^c	2.11 ^a	1.87 ^b	1.61 ^c

Tabla 4.4. Valores de los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros epigeos dentro y fuera de la exclusión en Prados del Aire para cada uno de los años muestreados. Valores en la misma fila con letras distintas fueron estadísticamente diferentes.

La comunidad de artrópodos epigeos en Collado de las Sabinillas respondió de forma diferente cada año. En 1997, la comunidad fuera del cercado presentó valores más altos de diversidad que dentro de la exclusión. Sin embargo, en 1998 la diversidad fue mayor dentro del cercado (Tabla 4.5). Para los coleópteros, sin embargo, en ambos años la diversidad dentro de la exclusión fue menor que la diversidad fuera de la exclusión (Tabla 4.5).

	1997		1998	
	Dentro	Fuera	Dentro	Fuera
Artrópodos				
Riqueza específica	14	14	14	14
Hulbert PIE	0.76 ^a	0.79 ^b	0.87 ^a	0.80 ^b
Dominancia	0.40 ^a	0.36 ^b	0.26 ^a	0.33 ^b
Shannon	1.84 ^a	1.90 ^b	2.26 ^a	1.94 ^b
Coleópteros				
Riqueza específica	36 ^a	40 ^b	28 ^a	39 ^b
Hulbert PIE	0.84 ^a	0.90 ^b	0.93 ^a	0.95 ^b
Dominancia	0.37 ^a	0.24 ^b	0.20	0.21
Shannon	2.59 ^a	2.98 ^b	2.91 ^a	3.27 ^b

Tabla 4.5. Valores de los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros epigeos dentro y fuera de la exclusión en la zona Collado de las Sabinillas para cada uno de los años muestreados. Valores en la misma fila con letras distintas fueron estadísticamente diferentes.

	1997			1998		
	Dentro	FQ	FSQ	Dentro	FQ	FSQ
Artrópodos						
Riqueza específica	11	11	11	11	11	12
Hulbert PIE	0.77 ^a	0.75 ^a	0.86 ^b	0.82 ^a	0.79 ^b	0.85 ^c
Dominancia	0.43 ^a	0.37 ^b	0.21 ^c	0.30 ^a	0.34 ^b	0.27 ^c
Shannon	1.81 ^a	1.64 ^b	2.11 ^c	1.94 ^a	1.81 ^b	2.11 ^c
Coleópteros						
Riqueza específica	10 ^a	7 ^b	10 ^c	8 ^a	8 ^a	4 ^b
Hulbert PIE	0.37 ^a	0.48 ^b	0.59 ^b	0.34 ^a	0.61 ^b	0.48 ^b
Dominancia	0.79 ^a	0.70 ^b	0.63 ^b	0.80 ^a	0.53 ^b	0.65 ^c
Shannon	0.91 ^a	0.99 ^a	1.42 ^b	0.76 ^a	1.20 ^b	0.77 ^a

Tabla 4.6. Valores de los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros asociados al matorral dentro y fuera de la exclusión en la zona Prados del aire cada uno de los años muestreados. Valores en la misma fila con letras distintas fueron estadísticamente diferentes.

Fauna asociada al matorral

La fauna de artrópodos asociada a *Genista versicolor* presentó valores de diversidad diferentes dependiendo de la zona (Tabla 4.6). En ambos años las diferencias no fueron debidas al efecto de la exclusión, ya que las dos zonas no excluidas respondieron de forma inversa, siendo la zona con mayor diversidad FSQ y la zona con menor diversidad FQ (Tabla 4.6). Los coleópteros siguieron la tendencia general y presentaron ambos años índices de diversidad menores dentro de la exclusión (Tabla 4.6).

La comunidad de artrópodos asociados a *Astragalus granatesis* presentó índices de diversidad y dominancia diferentes fuera y dentro de cercado. Ambos años, la

diversidad de artrópodos fue mayor en las zonas no excluidas del ganado que en las exclusiones (Tabla 4.7). A su vez, el índice de dominancia presentó valores más bajos fuera de la exclusión, indicando que la abundancia está distribuida de forma más homogénea fuera de la exclusión que dentro de ella (Tabla 4.7). Estas diferencias en los índices de diversidad se mantuvieron también para la fauna de coleópteros, de forma que en ambos años, la diversidad fue también mayor en las zonas no excluidas de los ungulados (Tabla 4.7).

	1997		1998	
	Dentro	Fuera	Dentro	Fuera
Artrópodos				
Riqueza específica	12 ^a	13 ^b	15	14
Hulbert PIE	0.86	0.85	0.82 ^a	0.85 ^b
Dominancia	0.27 ^a	0.28 ^b	0.32 ^a	0.25 ^b
Shannon	2.10 ^a	2.12 ^b	1.98 ^a	2.12 ^b
Coleópteros				
Riqueza específica	10 ^a	12 ^b	9 ^a	12 ^b
Hulbert PIE	0.71 ^a	0.92 ^b	0.70 ^a	0.84 ^b
Dominancia	0.54 ^a	0.20 ^b	0.55 ^a	0.41 ^b
Shannon	1.67 ^a	2.30 ^b	1.58 ^a	2.07 ^b

Tabla 4.7. Valores de los índices de diversidad de artrópodos y coleópteros asociados al matorral dentro y fuera de la exclusión en la zona Collado de las Sabinillas cada uno de los años muestreados. Valores en la misma fila con letras distintas fueron estadísticamente diferentes.

Variabilidad estacional en los patrones de abundancia

Fauna epigea

En Prados del Aire, el patrón de distribución de la abundancia de artrópodos entre tratamientos fue diferente no sólo entre años, sino entre meses dependiendo del año (Figura 4.10). Así, mientras que en Junio de 1997 la abundancia de artrópodos fue mayor en la exclusión, en el mismo mes en 1998 fue en este tratamiento en el que encontramos un menor número de individuos (Figura 4.10). Para coleópteros estas diferencias en el patrón de distribución de la abundancia fueron más acusadas (Figura 4.10). En ambos años la mayor abundancia de coleópteros tuvo lugar en todos los tratamientos en el mes de Junio. Sin embargo, las diferencias entre tratamientos en la abundancia de individuos este mes fue diferente dependiendo del año (Figura 4.10).

En el Collado de las Sabinillas, también encontramos diferencias tanto para artrópodos como para coleópteros en los resultados obtenidos dependiendo del mes, y de los meses dentro de años (Figura 4.11).

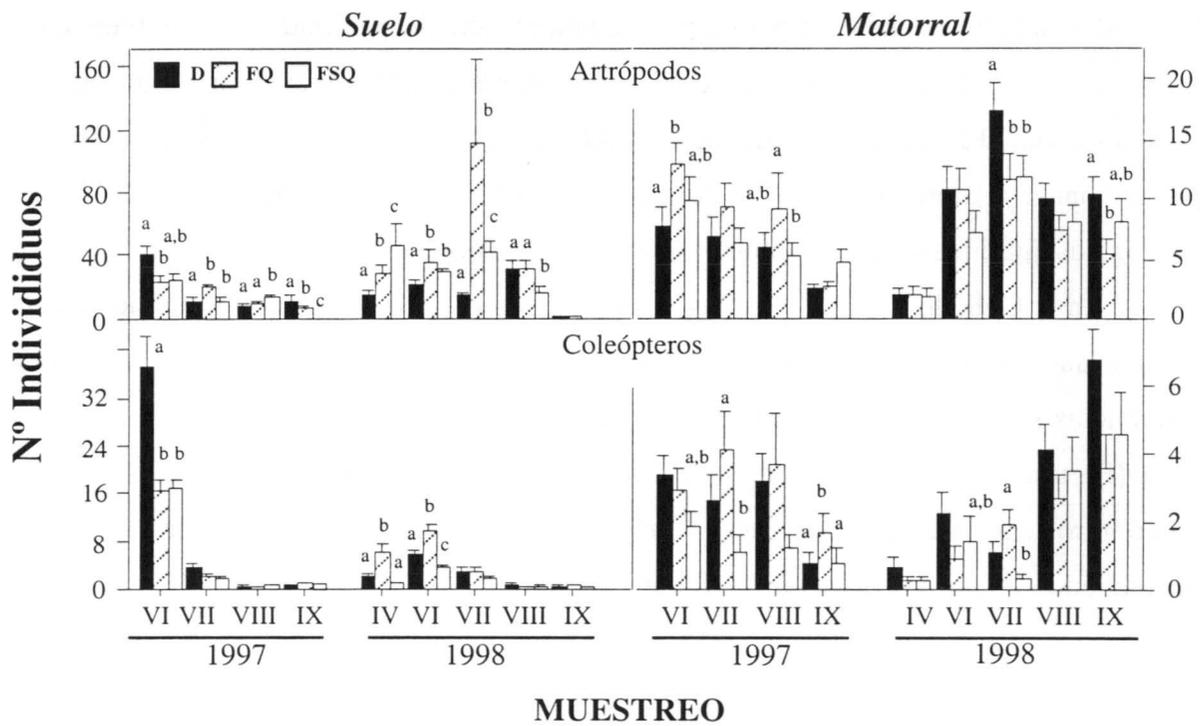


Figura 4.10. Número medio artrópodos y coleópteros epígeos (Suelo), y asociados a matorral (Matorral) recolectados en cada una de las zonas muestreadas en Prados del Aire en cada uno de los muestreos. Letras diferentes dentro de cada muestreo indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

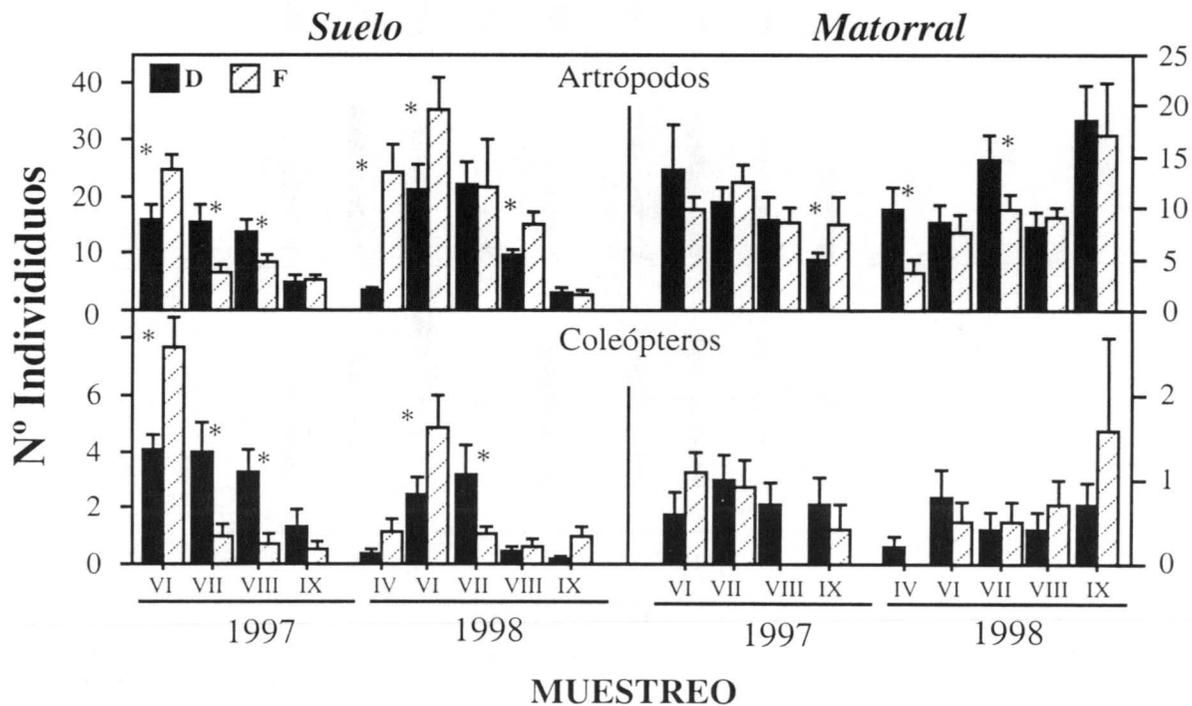


Figura 4.11. Número medio de artrópodos y coleópteros epígeos (Suelo) y asociados a matorral (Matorral) recolectados en cada una de las zonas muestreadas en Collado de las Sabinillas en cada uno de los muestreos. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos en cada uno de los muestreos.

Fauna asociada a matorral

En Prados del aire no hubo un patrón para la abundancia de artrópodos y coleópteros, de forma que hubo diferencias no sólo entre meses dependiendo del año, sino entre meses dentro de año (Figura 4.10). Aunque en 1997, exceptuando el mes de Septiembre, el patrón para la abundancia de artrópodos fue parecido entre meses, en 1998 las diferencias entre meses fueron mucho más acusadas (Figura 4.10).

En el Collado de las Sabinillas solamente hubo diferencias entre tratamientos en la abundancia de artrópodos para algunos de los meses, mientras que no hubo diferencias significativas en la abundancia de coleópteros entre tratamientos en ningún caso (Figura 4.11). A pesar de que las diferencias no fueron significativas, tanto coleópteros como artrópodos fueron más abundantes en alguno de los tratamientos dependiendo del mes considerando (Figura 4.11).

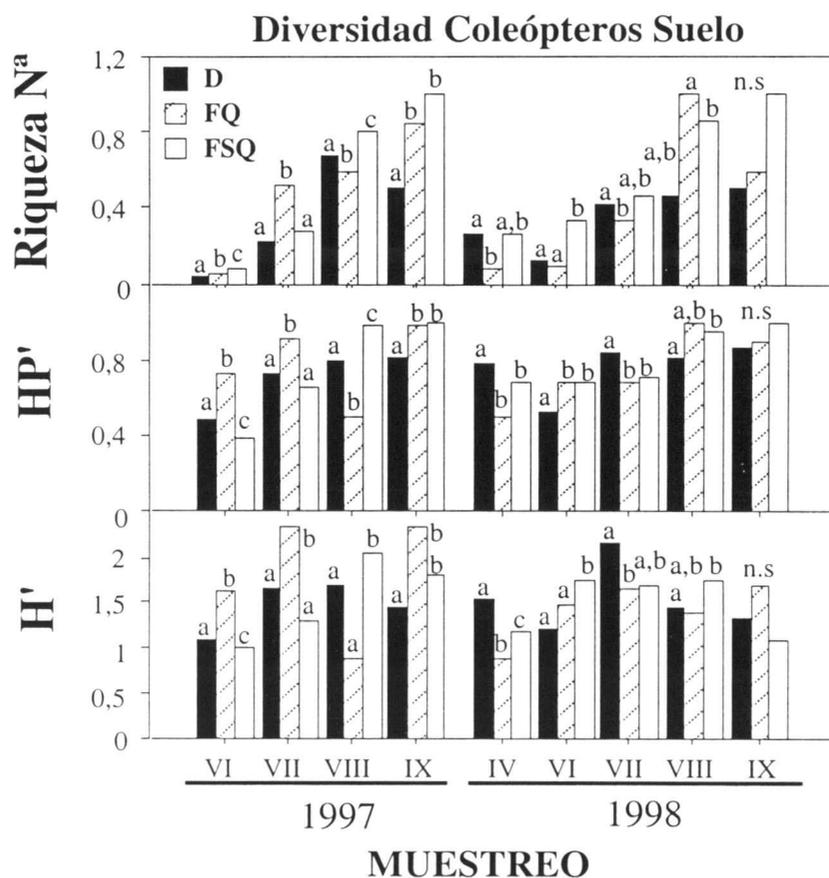


Figura 4. 12. Valores de los índices de diversidad de la fauna de coleópteros epigeos en la zona de los Prados del Aire para cada uno de los muestreos. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Variabilidad estacional en los patrones de diversidad de coleópteros

Fauna epigea

En Prados del Aire, los tres índices de diversidad fueron diferentes entre tratamientos en casi todos los muestreos realizados (Figura 4.12). Sin embargo, estas diferencias no se correspondieron siempre con un mismo patrón. Así, mientras en algunos meses los índices de diversidad fueron más altos en la exclusión, en otros meses los valores eran más altos en cualquiera de las zonas no excluidas de los ungulados (Figura 12). En Collado de las Sabinillas también hubo variabilidad en los índices de diversidad en los tratamientos dependiendo del mes (Figura 4.13). Sin embargo, si bien las diferencias entre tratamientos fueron significativas casi siempre (en ocho de los nueve casos), la diversidad fue mayor en la zona no excluida de ungulados (Figura 4.13).

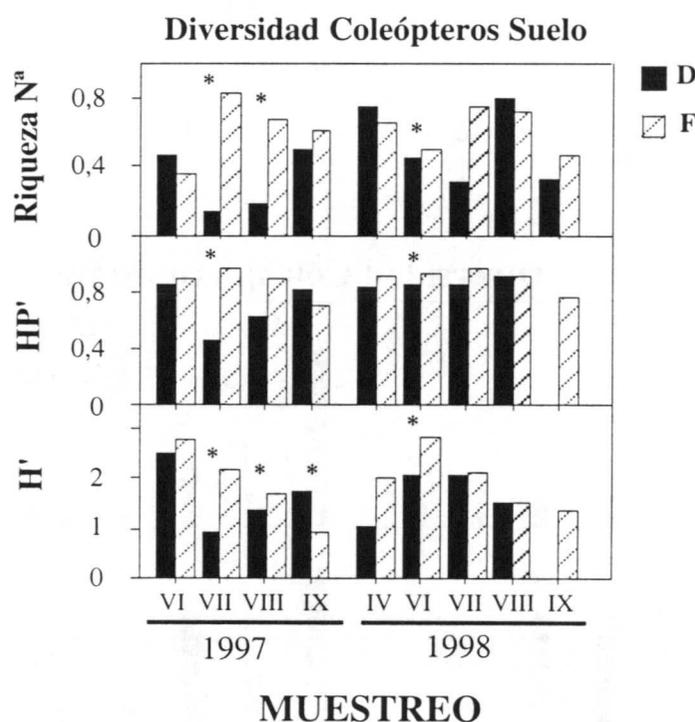


Figura 4. 13. Valores de los índices de diversidad de la fauna de coleópteros del suelo en la zona del Collado de las Sabinillas para cada uno de los muestreos. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

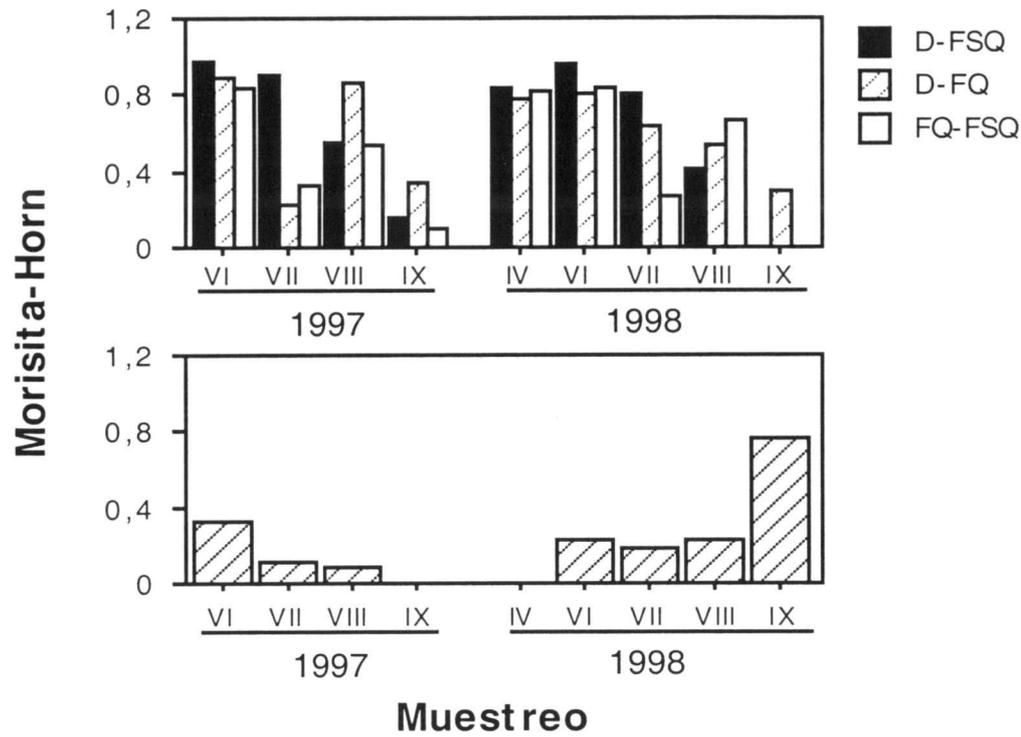


Figura 4.14. Similitud (índice de Morisita-Horn) entre zonas en la composición de especies de coleópteros epígeos recolectados en el cercado Prados del Aire (cuadrado superior) y el cercado Collado de las Sabinillas (cuadrado inferior).

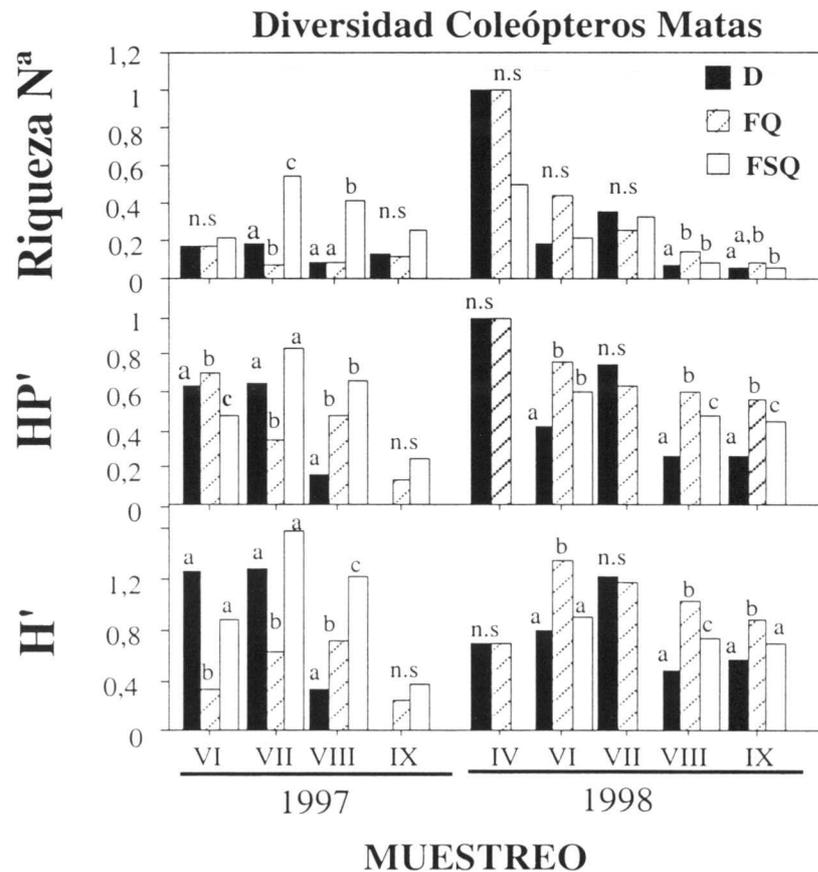


Figura 4.15. Valores de los índices de diversidad de la fauna de coleópteros del matorral en la zona de los Prados del Aire para cada uno de los muestreos. Letras diferentes dentro de cada muestreo indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

En Prados del Aire, la composición de la comunidad de coleópteros fue diferente entre tratamientos dependiendo del muestreo, como indican los índices de similitud (Figura 14). Mientras que en algunos meses el índice de similitud de Morisita-Horn fue muy alto (más del 80%), lo que indica que tanto la identidad de las especies como su abundancia fueron muy parecidas, en otros meses este índice fue muy bajo (menos del 40%, Figura 4.14). Sin embargo, en el Collado de las Sabinillas los índices de similitud entre tratamientos fueron especialmente bajos en casi todos los muestreos, siendo Septiembre de 1998 el único mes que presentó un valor de similitud entre la exclusión y la zona no excluida superior al 40% (Figura 4.14).

Fauna asociada a matorral

Al igual que en el caso anterior en Prados del Aire, los tres índices de diversidad fueron diferentes entre tratamientos en casi todos los muestreos realizados (Figura 4.15). Sin embargo, en la mayoría de los meses en los que hubo diferencias significativas entre tratamientos, la diversidad en las zonas no excluidas fue mayor que en la exclusión (Figura 4.15).

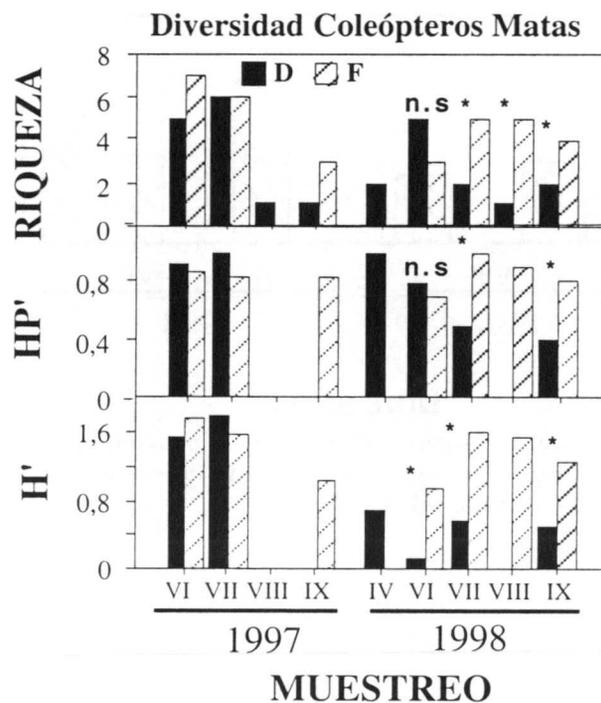


Figura 4. 16. Valores de los índices de diversidad de la fauna de coleópteros del matorral en la zona del Collado de las Sabinillas para cada uno de los muestreos. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos en cada uno de los muestreos.

En el Collado de las Sabinillas sólo en 1998 hubo diferencias en la abundancia entre tratamientos en alguno de los meses (Figura 4.16). En los muestreos en los que las diferencias fueron significativas, la diversidad fue mayor fuera de la exclusión (Figura 4.16).

La composición de la comunidad de coleópteros fue muy parecida entre meses en Prados del Aire (Figura 4.17). En casi todos los meses el índice de similitud fue superior al 80% y sólo en casos aislados fue menor de este valor, aunque nunca por debajo del 50% (Figura 4.17). En el Collado de las Sabinillas los índices de similitud entre tratamientos fueron menores que en la zona anterior, siendo la similitud inferior al 50% en la mitad de los muestreos (Figura 4.17).

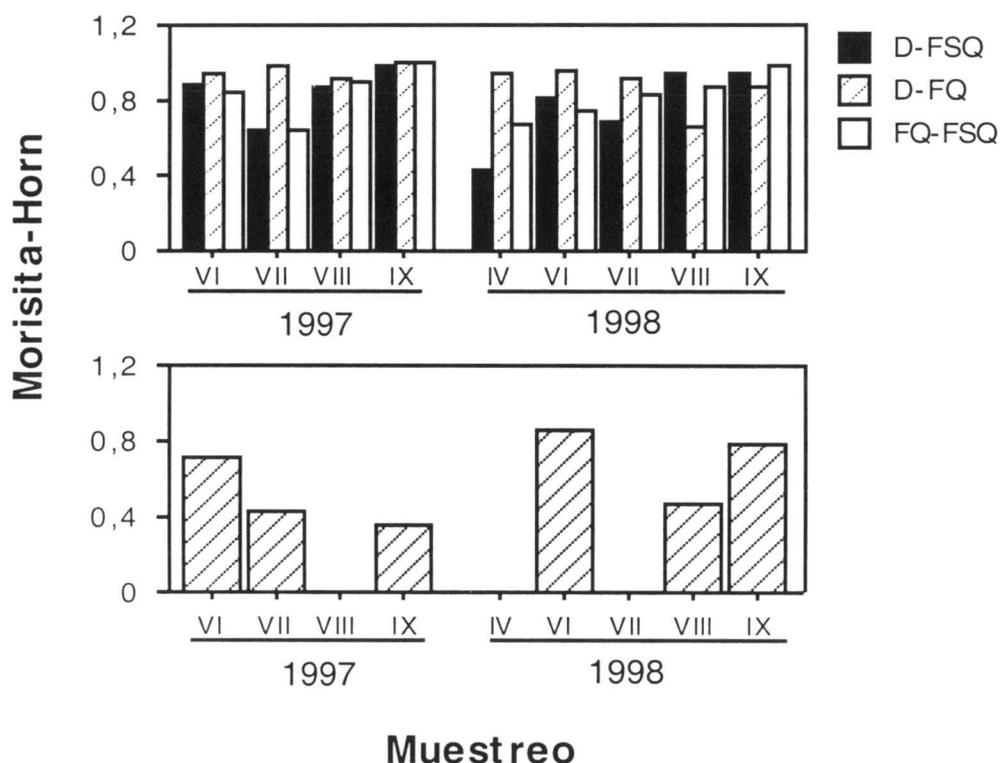


Figura 4. 17. Similitud (índice de Morisita-Horn) entre zonas en la composición de especies de coleópteros asociados a matorral recolectados en el cercado Prados del Aire (cuadrado superior) y el cercado Collado de las Sabinillas (cuadrado inferior).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que no hay un claro efecto de la exclusión de ungulados sobre la diversidad, abundancia y biomasa de artrópodos. Esta ausencia de un claro patrón

viene determinado por las diferentes respuestas obtenidas dependiendo de la estación, año, hábitat o nivel taxonómico al que se analice el efecto.

Una revisión de los trabajos en los que se estudió el efecto de los ungulados sobre la abundancia y diversidad de artrópodos muestra que en conjunto hay una gran variabilidad en las respuestas obtenidas. Así, mientras que en algunos trabajos se obtuvo un efecto positivo sobre la abundancia (Gardner et al. 1995, Bestelmeyer & Wiens 1996, Suominen et al. 1999b) y la diversidad (Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Seymour & Dean 1999, Suominen et al. 1999b) de la fauna epigea, en otros trabajos el efecto sobre la abundancia (Seymour & Dean 1999, Molina et al. 1999) y la diversidad (Dennis et al. 1997, Suominen et al. 1999a, Suominen 1999) fue negativo. Resultados similares se obtienen para fauna asociada al matorral, de forma que los resultados también muestran efectos positivos (Danell & Huss-Danell 1985, Elligsen et al. 1997, Balmer & Erhardt 2000) y negativos (Baines et al 1994, Tscharrntke 1997, Rambo & Faeth 1999) o nulos para la diversidad (Rambo & Faeth 1999) sobre la abundancia y diversidad de artrópodos.

Efecto de los ungulados sobre los artrópodos y coleópteros: variabilidad espacial

Los herbívoros ungulados afectaron a la abundancia y biomasa de artrópodos y coleópteros epigeos y asociados a matorral en los dos hábitats muestreados. Sin embargo, la respuesta a este tipo de perturbación fue diferente dependiendo de la comunidad vegetal.

Estas diferencias tuvieron lugar a todo los niveles, por un lado, la abundancia y la biomasa de artrópodos epigeos se vio afectada por la presencia de los ungulados en los Prados del Aire, mientras que este efecto no se observó en el Collado de las Sabinillas. En Prados del Aire, la abundancia de coleópteros asociados a matorral fue mayor fuera de la exclusión el primer año, y la de artrópodos y coleópteros menor el segundo año, mientras que en el Collado de las Sabinillas no hubo diferencias ni para artrópodos ni para coleópteros ente tratamientos. También los gremios respondieron de forma diferente, de modo que mientras que en los Prados del Aire no hubo una respuesta a la exclusión por parte de folívoros, chupadores, florícolas y granívoros ni para la fauna epigea ni para la fauna asociada a matorral, en el Collado de las Sabinillas los chupadores asociados a matorral fueron más abundantes en la exclusión en el segundo año de muestreo. Y por último, la diversidad de artrópodos asociados a matorral fue mayor fuera de la exclusión en el Collado de las Sabinillas ambos años,

mientras que en Prados del Aire la diversidad de artrópodos asociados a matorral en la exclusión fue mayor que en FQ, pero menor que en FSQ. En otros estudios se ha obtenido que el efecto de los ungulados sobre la comunidad de artrópodos fue diferente dependiendo del hábitat estudiado e incluso de la intensidad de la herbivoría (Suominen et al. 1999a, Abensperg-Traun et al. 1996). En nuestro estudio, los resultados obtenidos fueron distintos en cada una de las zonas (Prados del Aire vs Collado de las Sabinillas), a pesar de que ambas zonas estuvieron sometidas durante el mismo tiempo a la perturbación originada por el mismo tipo de ungulados. Los bajos índice de similitud entre ambas zonas (0.17 para la fauna epigea y tan sólo 0.012 para la fauna asociada a matorral) indican que en cada una de ellas aparecen comunidades completamente distintas en su composición, de forma que distintas especies de artrópodos responden de forma diferente a una misma perturbación. Ambos resultados parecen indicar que son realmente las características intrínsecas de cada hábitat las que explicarían las diferentes respuestas de la fauna a la perturbación.

De hecho, la exclusión de ungulados no tuvo tampoco el mismo efecto en ambas comunidades vegetales, ni en la diversidad de plantas (mayor en las zonas no excluidas en Prados del Aire y en las zonas excluidas en Collado de las Sabinillas), ni en la estructura del hábitat (menor en la exclusión en Prados del Aire y mayor en la exclusión en Collado de las Sabinillas). Este resultado también se ha obtenido en otros trabajos en los que se pone de manifiesto que el efecto de los vertebrados herbívoros sobre la diversidad depende entre otros factores de la comunidad de vegetal (Ritchie & Olff 1999). Estas diferencias en el efecto de los ungulados podría estar relacionada con las características y la palatabilidad de las plantas que componen cada hábitat. Así, mientras que la especie de planta dominante en el Collado de las Sabinillas, *Astragalus granatensis*, es un matorral almohadillado de porte bajo y cubierto enteramente por espinas, lo cuál dificulta el acceso de los ungulados a determinadas partes de la planta, en Prados del Aire el matorral dominante es *Genista versicolor*, planta que no presenta ninguna defensa de tipo mecánico. Existen diferentes tipo de defensas de las plantas frente a los herbívoros: defensas químicas y defensas físicas (Crawley 1983, Abrahamson 1989). Las defensas de tipo físico como espinas, pinchos, etc. han aparecido principalmente como una defensa frente a herbívoros vertebrados, ya que los insectos son capaces de evitarlas con facilidad, mientras que las defensas de tipo químico afectan por igual a ambos tipos de fauna (Abrahamson 1989, Pollard 1992, Karban & Baldwin 1997). Ambas defensas son costosas para las plantas pero no son

excluyentes de manera que una misma plantas puede presentar ambos tipos de defensa (Crawley 1983, Abrahamson 1989, Pollard 1992). Por tanto, *A. granatensis* y *G. versicolor* pueden presentar defensas de tipo químico pero sólo *A. granatensis* presenta defensas de tipo mecánico exclusivas contra los vertebrados. Además, no hay que olvidar tampoco que las plantas desde el punto de vista de un mismo herbívoro no tienen todas las misma calidad como alimento (Crawley 1983, Abrahamson 1989, Pollard 1992, Karban & Baldwin 1997). Este efecto diferencial sobre las plantas implicaría un efecto diferencial sobre la comunidad de artrópodos asociadas a esta comunidad vegetal.

Efecto de los ungulados sobre la comunidad de artrópodos via la alteración de los recusos.

Se ha propuesto varios mecanismos por medio de los cuales los ungulados pueden afectar a la comunidad de artrópodos, sin embargo, no todos afectaron a la comunidad de artrópodos, ni tuvieron el efecto sobre la comunidad esperado:

La mayoría de los trabajos obtienen que los ungulados afectarán a la heterogenidad del hábitat aumentando la diversidad de plantas (Olf & Ritchie 1998, Rambo & Faeth 1999). Este incremento en la diversidad de las plantas va normalmente asociado a un aumento en la diversidad de insectos (Lawton 1983, Tschardtke 1997, Siemann et al. 1998). Nuestros resultados muestran que hubo diferencias significativas entre tratamientos en la diversidad de plantas. No obstante, mientras que la diversidad de plantas fue mayor en presencia de ungulados en los Prados del Aire, en el Collado de las Sabinillas los ungulados tuvieron como efecto una disminución de la diversidad de plantas. Además, los resultados obtenidos para la diversidad de artrópodos y coleópteros tampoco coinciden con este presupuesto, ya que en ninguno de los hábitat estudiados obtuvimos una relación positiva entre diversidad de plantas y la diversidad de artrópodos sino que esta relación fue negativa, de forma que zonas con mayor diversidad de plantas soportaron una menor diversidad de artrópodos y coleópteros.

Otro de los efectos más importantes de los mamíferos ungulados es la disminución de la cobertura vegetal de tipo matorral, favoreciendo el número de herbáceas y la cantidad de suelo descubierto (Gardner et al. 1995, Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Suominen et al. 1999a). Como consecuencia de la reducción de la cobertura de matorral se incrementará la heterogeneidad del hábitat incrementando los nichos disponibles (Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer &

Wiens 1996, Suominen 1999). Este incremento en la heterogenidad tendrá un doble efecto. Por un lado aumenta los recursos para las especies que son capaces de sobrevivir a esta perturbación, aumentando su abundancia. Por otro lado, permite la entrada en la comunidad de nuevas especies, aumentando la diversidad (Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996). Las zonas estudiadas que no fueron excluidas de los herbívoros ungulados presentaron en general una menor cobertura vegetal. En nuestro estudio hubo un aumento de los omnívoros, representados principalmente por formícidos, en las zonas no excluidas. Esto coincide con la obtenido en otros estudios, en los que un aumento del suelo descubierto lleva asociado un aumento en la abundancia de formícidos al aumentar el número de lugares potenciales de nidificación (Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Seymour & Dean 1999). Además, la mayor insolación recibida por el suelo debido a la menor cobertura vegetal, incrementaría la temperatura del suelo, factor que afecta a la actividad de este tipo de fauna (Bestelmeyer & Wiens 1996, Seymour & Dean 1999). En ambas zonas hubo un aumento de la diversidad de coleópteros epigeos (mayoritariamente tenebriónidos) en las zonas con menor cobertura (fuera de la exclusión). Este tipo de fauna se vería también beneficiada en los suelos poco cubiertos ya que facilitaría su desplazamiento.

Los ungulados, además, van a provocar una simplificación en la arquitectura de las plantas afectando a la comunidad de artrópodos que vive asociada a ellas (Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Tschardtke 1997, Oba et al. 2000). En ambas comunidades hubo una mayor complejidad vertical dentro de la exclusión. Sin embargo, este efecto sólo fue aparente en Prados del Aire, donde hubo un incremento en la diversidad de artrópodos asociados al matorral en las zonas de mayor complejidad estructural. Esto no ocurrió en Collado de las Sabinillas ni en ninguno de los dos hábitats para coleópteros. Por tanto, las relaciones entre la composición y estructura de la comunidad de plantas con la diversidad de artrópodos dependió del hábitat estudiado y del nivel taxonómico analizado.

Por supuesto, una de los principales gremios que se espera se vean afectados por los ungulados tanto a nivel de abundancia como de diversidad, serían los herbívoros. Si ambos tipos de fauna comparten el mismo recurso, es posible que exista una interacción de competencia entre ellos (Baines et al. 1994, Tschardtke 1997). Esta interacción puede ser de varios tipos: a) competencia asimétrica por explotación, en la que uno de los competidores es más eficiente (en este caso los ungulados) en la obtención del recurso disminuyendo la abundancia del otro (los artrópodos), b) depredación dentro de

gremio, en la que junto con el recurso los ungulados ingieren de forma accidental artrópodos (adultos, huevos o larvas) pertenecientes al mismo o distinto gremio (Zamora & Gómez 1993, Baines et al. 1994, Tscharrntke 1997, Fernández-Haeger et al. 1996) y, c) mediante los efectos indirectos, al provocar una alteración de la química de las plantas en respuesta al ramoneo, lo que afectará, por un lado, de forma negativa aumentando los compuestos defensivos de la planta (Huntly 1991) y, por otro, de forma beneficiosa para los artrópodos, aumentando la calidad del recurso con la producción de brotes nuevos más ricos en nitrógeno y clorofila (Danell & Huss-Danell 1985, Martinsen et al. 1998).

Dentro de los herbívoros es de esperar, como predice la teoría del nicho, que la competencia sea mayor entre aquellos individuos pertenecientes al mismo gremio (Morris 1992, Denno et al. 1995, Harrison et al. 1995, Inbar. et al. 1995, Speight et al. 1999, Fisher et al. 2000). Sin embargo, mientras que no hubo una respuesta de los folívoros epigeos o asociados al matorral a la exclusión de los ungulados, a pesar de pertenecer ambos al mismo gremio, sí hubo una disminución de la fauna de chupadores en las zonas no excluidas en el Collado de las Sabinillas en al menos uno de los años de estudio. Este resultado podría ser debido a los efectos indirectos que los ungulados tienen sobre las plantas (Faeth 1988, Faeth & Wilson 1997, Master & Brown 1997). Los estudios realizados para detectar el papel que juegan los efectos indirectos sobre los insectos en las interacciones herbívoro-herbívoro han demostrado que tanto los insectos fitófagos (Faeth 1986, Evans 1989, Master & Brown 1997, Fisher et al. 2000), como los chupadores pueden ser afectados por los efectos indirectos provocados por herbívoros del mismo o distinto gremio (Danell & Huss-Danell 1985, Denno et al. 2000, Finke 2000). En el Collado de las Sabinillas, los granívoros epigeos también fueron más abundantes en la exclusión en ambos años de estudio. Esto podría ser debido a dos mecanismos diferentes que podrían estar actuando al mismo tiempo. En primer lugar, mediante competencia por explotación, ya que los ungulados consumen los frutos producidos por las plantas, reduciendo la cantidad de recursos para otros organismos (Sallabanks & Courtney 1992). Y en segundo lugar, mediante los efectos indirectos provocados en la planta, ya que se ha obtenido que el consumo de tejido vegetativo tiene un efecto negativo sobre la producción de flores y frutos (Meyer 1993, Meyer & Root 1993, Müller-Scharer & Brown 1995).

Además, los ungulados afectan a la comunidad de artrópodos al disminuir la cantidad y la calidad de la hojarasca (Pastor et al. 1993, Kielland et al. 1997, Molina et

al. 1999, Suominen et al. 1999a,b), no sólo por su efecto directo como recurso para descomponedores, sino como alteración del microhábitat, ya que una disminución de la hojarasca disminuye la humedad y aumenta la temperatura del suelo (Abensperg-Traun et al. 1996, Kielland et al. 1997, Molina et al. 1999, Suominen 1999). En nuestro caso, el aumento de saprófagos en las zonas excluidas de ungulados puede ser debido a la mayor acumulación de detritus. Este efecto se ha observado no sólo en estudios de exclusión de herbívoros mamíferos, sino en estudios experimentales de adición/extracción de detritus (Facelli 1994).

También hay un efecto directo sobre la diversidad de artrópodos mediado por la entrada en la comunidad de un nuevo recurso, el excremento (Gardner et al. 1995, Abensperg-Traun et al. 1996, Bestelmeyer & Wiens 1996, Suominen et al. 1999a). De hecho, los coprófagos, gremio representado únicamente en la fauna epigea, fueron más abundantes en las zonas con presencia de ungulados. Este resultado apoya la hipótesis de que la presencia de mamíferos ungulados no sólo va a provocar alteraciones en la vegetación debido al ramoneo, sino que provocará cambios en la comunidad de insectos debido al aumento de recursos (Huston 1994, Dennis et al 1997).

Efecto de la variabilidad temporal en la abundancia y diversidad de coleópteros.

Los resultados muestran que existió variabilidad anual en la respuesta de los artrópodos y coleópteros, tanto epigeos como asociados a matorral, a la exclusión de ungulados. Así por ejemplo, mientras que la abundancia y la biomasa de artrópodos y coleópteros epigeos fueron mayores en la exclusión en Prados del Aire el primer año de estudio, el segundo año fueron mayores en las zonas no excluidas. También hubo diferencias para la diversidad de artrópodos y coleópteros epigeos, siendo mayor en las zonas no excluidas el primer año, mientras que en el segundo año hubo una mayor diversidad en las exclusiones. En el Collado de las Sabinillas, sólo hubo diferencias en la abundancia de artrópodos en el segundo año siendo más abundantes fuera de la exclusión. El primer año de estudio, la diversidad de artrópodos y coleópteros epigeos fue mayor en las zonas no excluidas mientras que en el segundo año hubo una mayor diversidad en las exclusiones.

La variación entre años en los resultados obtenidos podrían deberse a las respuestas parciales de las especies que conforman la comunidad. Tanto la componentes composición de especies de la comunidad de artrópodos como sus abundancias relativas pueden variar entre años creando este mosaico de respuestas a una misma perturbación

(Schoonhoven et al. 1998, Speight et al. 1999). Este cambio en la dominancia de las especies puede estar ocasionado tanto por pulsos de actividad de los insectos como por diferencias en la abundancia de recursos entre años. Sin embargo, en ambos años las familias de coleópteros mejor representadas fueron los tenebriónidos (72%) en la fauna de suelo y los curculiónidos (60%) en la fauna de matorral, por lo que al menos la dominancia de las familias se mantuvo a este nivel temporal. Tampoco hubo un cambio en las especies que conforman la comunidad en ambos años, de hecho, los índices de similitud de Morisita-Horn entre años en ambas zonas fueron superiores al 90% para la fauna asociada a matorral y al 70% para la fauna epigea.

El análisis a una escala temporal inferior mostró que la respuesta de la fauna a la perturbación provocada por los ungulados no sólo varió entre años sino entre meses. Estas diferencias entre meses ocurrieron para los dos tipos de fauna muestreada y en los dos cercados. Otros trabajos en los que se estudia el efecto de los ungulados sobre la comunidad de artrópodos obtienen también respuestas diferentes atendiendo a la época del año en la que se realizó el muestro (Bestelmeyer & Wiens 1996). Esta variabilidad temporal sería, según estos autores, debida a la variación en los picos de actividad de especies concretas (Bestelmeyer & Wiens 1996). En nuestro estudio, los coleópteros, a pesar de estar presentes durante todos o casi todos los muestreos, presentaron un pico de actividad en ambos años en uno o pocos de los meses estudiados. Sin embargo, tampoco obtuvimos un patrón estacional en la respuesta de la comunidad de artrópodos y coleópteros, de forma que los resultados obtenidos en la misma estación fueron diferentes dependiendo del año en el que se realizó el estudio.

La mayoría de los trabajos que han estudiado el efecto de los ungulados sobre la comunidad de artrópodos son de corta duración (Danell & Huss-Danell 1985, Bestelmeyer & Wiens 1996, Dennis et al. 1996, Ellingsen et al. 1997, Rambo & Faeth 1999, Seymour & Dean 1999, Suominen et al. 1999a,b, Balmer & Erhardt 2000) y muy pocos realizan estudios de más de un año (Baines et al. 1994, Dennis et al. 1997). Además, los trabajos realizados a largo plazo no analizan la respuesta estacional de la fauna a los ungulados. Sin embargo, nuestros resultados muestran que el efecto que provocan los ungulados sobre los artrópodos puede ser nulo, positivo o negativo dependiendo del momento en el que se realice el muestreo. Por tanto, creemos que son necesarios estudios de largo plazo antes de sacar conclusiones sobre los patrones de respuesta de los artrópodos a una perturbación de este tipo, sobre todo en ambientes tan

variables como el mediterráneo donde existen marcadas fluctuaciones las fluctuaciones en las condiciones climáticas entre meses y años.

Diversidad vs composición específica

El efecto de la exclusión de los ungulados no sólo apareció a nivel de abundancia y diversidad de coleópteros, sino en las especies que componen la comunidad. En esta ocasión también encontramos variabilidad en la respuesta obtenida dependiendo tanto del cercado como de la fauna muestreada. En Collado de las Sabinillas la fauna de coleópteros dentro de la exclusión y fuera de ella fue muy diferente, manteniéndose estas diferencias en casi todos los muestreos. En Prados del Aire los índices la similitud entre zonas fue mayores aunque fue muy diferente en algunos meses para la fauna epigea. El recambio faunístico como respuesta a la perturbación provocada por los ungulados no ha sido tenido generalmente en cuenta. Zonas sometidas a diferentes grados de perturbación por ungulados pueden ser iguales en el número y abundancia relativa de las especies que presentan, y sin embargo, ser muy diferentes ya que las distintas que conforman la comunidad pueden ser distintas. Otros autores han encontrado efectos similares en la composición de la comunidad cuando los ungulados eran excluidos (Gardner et al. 1995, Molina et al. 1999, Strand & Merritt 1999). Por tanto, el estudio de la similitud de especies entre comunidades sería un complemento imprescindible de la diversidad en este tipo de estudios.

Artrópodos vs Coleópteros: la importancia del nivel nivel taxonómico

A lo largo de todo este trabajo se han buscado patrones de respuesta de la comunidad estudiada a los ungulados. Como ya hemos expuesto anteriormente, tanto la variabilidad espacial, como un cambio de la comunidad vegetal, como la variabilidad temporal, han influido de manera decisiva en los resultados obtenidos. Sin embargo, hemos obtenido otro nivel de variabilidad, de forma que los resultados obtenidos para casi todas las variables analizadas a nivel taxonómico de familias (artrópodos) han sido diferentes de los resultados obtenidos a nivel taxonómico de especies (coleópteros). De todos los resultados obtenidos, este es quizás el más intuitivo pero no por ello el que más se ha tenido en cuenta. Si especies diferentes tienen distintos requerimientos ecológicos, distinto hábitat trófico e interaccionan de forma diferente con los otros miembros de la comunidad, es de esperar que reaccionen de distinta forma a una perturbación que desde un punto de vista humano afecta por igual a todas las partes de la comunidad. Esta

variabilidad atendiendo a la identidad de las especies e incluso de taxones de rango superior se ha obtenido en algunas trabajos (Abensperg-Traun et al. 1996, Dennis et al. 1997, Gardner et al. 1997, Tschardtke 1997, Molina et al. 1999, Suominen et al. 1999b). Así, cuando se analizan las familias por separado se observa como hay una respuesta diferencial dependiendo tanto de los requerimientos microclimáticas como del nivel trófico al que pertenecen estas (Abensperg-Traun et al. 1996, Gardner et al. 1997, Tschardtke 1997, Molina et al. 1999, Suominen et al. 1999b, Suominen et al. 1999b). Por tanto, estudiar el efecto de los ungulados sobre un determinado grupo y extrapolar los resultados obtenidos a lo que ocurre a nivel de comunidad, es tan erróneo como suponer que los patrones obtenidos a nivel de comunidad van ser los mismos patrones para todos los órdenes, familias o especies estudiadas.

Conclusiones

Los resultados presentados anteriormente muestran que la comunidad de artrópodos y coleópteros respondió al tratamiento de exclusión de ungulados. Sin embargo, no hubo patrones temporales ni espaciales (hábitat) en las respuestas obtenidas, así como tampoco se ha obtenido un patrón de respuesta a nivel taxonómico (familias vs especies). Además, el efecto provocado por los ungulados se manifestó no sólo en la abundancia y diversidad de la comunidad, sino en otros parámetros igualmente de importantes como la biomasa, la composición funcional y la identidad de la fauna que compone la comunidad que, sin embargo, no han sido considerados en muchos trabajos. Por tanto, a la hora de obtener conclusiones sobre el efecto de los ungulados en la diversidad y abundancia de insectos con miras a la conservación y protección, creemos que son necesarios trabajos a largo plazo que sean capaces de recoger esta variabilidad tanto temporal como espacial de la fauna estudiada a estas (y otras) perturbaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Abensperg-Traun M., G.T. Smith, G.W. Arnold, & D.E. Steven 1996. The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheatbelt. I. Arthropods. *Journal of Applied Ecology* 33: 1281-1301.
- Abrahamson W. 1989. *Plant-Animal interactions*. McGraw-Hill Company, New York, EEUU, 480 pp.

- Adis J. 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zool. Anz. Jena.* 202: 177-184.
- Auerbach M. 1991. Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak. *Ecology* 72:1599-1608.
- Balmer O. & A. Erhardt 2000. Consequences of succession on extensively grazed grassland for central European butterfly communities: Rethinking conservation practices. *Conservation Biology* 14: 746-757.
- Baines D., R.B. Sage, & M.M. Baines 1994. The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pinewoods. *Journal of Applied Ecology* 31: 776-783.
- Bestelmeyer B. & J. Wiens 1996. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225-1240.
- Crawley M. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions.* Blackwell Science, Oxford, 437 pp.
- Danell K., & K. Huss-Danell 1985. Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44: 75-81.
- Dennis P., C. Bently, & J.R. Jones 1996. Impact of grazing systems on insects and spiders. En: Dent J.B., M.J. McGregor & A.R. Sibbald (eds.), *Livestock farming systems: research, development socio-economics and the land manager.* EAAP Publication No 79, pp 220-226.
- Dennis P., M.R. Young, C.L. Howrad, & I.J. Gordon 1997. The response of epigeal beetles (Col.:Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. *Journal of Applied Ecology* 34: 433-443.
- Denno R.F., M.S. McClure, & J.R. Ott 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Reviews of Entomology* 40: 297-331.
- Denno R.F., M.A. Peterson, C. Gratton, J. Cheng, G.A. Langellotto, A.F. Huberty & D.L. Finke 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81: 1814-1827
- Dickinson G. & K. Murphy 1998. *Ecosystems. A functional approach.* Routledge. London and New York, EEUU, 189 pp.
- Finke 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81: 1814-1827.

- Ellingsen H., B. Beinlich, & H. Plachter 1997. Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Journal of Insect Conservation* 1: 13-23.
- Evans E.W. 1992. Absence of interspecific competition among tallgrass prairie grasshopper during a drought. *Ecology* 73: 1035-1044.
- Facelli J.M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedling in old field. *Ecology* 75: 1727-1735.
- Faeth S.H. 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology* 67: 479-494.
- Faeth S.H. 1988. Indirect interactions between seasonal herbivores via leaf chemistry and structure. En: Spencer K. (ed.), *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, San Diego, EEUU, pp 391-414.
- Faeth S.H. & D. Wilson. 1997. Induced responses in trees: Mediators of interactions among macro- and micro-herbivores? En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Sciences. Oxford, UK, pp 201-215.
- Fernández-Haeger J., D. Jordano E. C. Retamosa, V. E. Caballero-Castro & P. Fernández-Rodríguez. 1996. Interacciones herbívoro-planta como base para la gestión de áreas naturales protegidas. El caso de *Iberis contracta*. En: Chacón J. & J. L. Rosúa, (eds.), *Sierra Nevada, conservación y desarrollo sostenible*, vol II. Universidad de Granada, Granada, pp 541-557.
- Fisher A.E.I., S.E. Hartley & M. Young. 2000. Direct & indirect competitive effects of foliage feeding guilds on the performance of the birch leaf-miner *Eriocrania*. *Journal of Animal Ecology* 69: 165-176.
- Gardner S., M. Cabido, G. Valladares, S. Díaz 1995. The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science* 6: 349-356.
- Gardner S., S. Hartley, A. Davies & C. Palmer 1997. Carabid communities on the heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation* 81: 275-286.
- Gómez J.M. & R. Zamora. 1994. Top-down effects in a tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. *Ecology* 75: 1023-1030.
- Gotelli N.J. & G.L. Entsminger. 2000. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 5.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.

<http://homepages.togethe.net/~gentsmin/ecosim.htm>.

- Harrison S., C.D. Thomas & T.M. Lewinsohn 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). *American Naturalist* 145: 546-562.
- Hudson E.E. & P. Stiling 1997. Exploitative competition strongly affects the herbivorous insect community on *Baccharis halimifolia*. *Oikos* 79: 521-528.
- Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 22: 477-504.
- Huston M. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, 680 pp.
- Inbar, M., A. Eshel, & D. Wool. 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology* 76: 1506-1515.
- Karban R., & J.T. Baldwin 1997. Induced responses to herbivory. University of Chicago Press. Chicago, EEUU, 319 pp.
- Kielland K., J.P. Bryant & R.W. Ruess 1997. Moose herbivory and carbon turnover of early successional stands in interior Alaska. *Oikos* 80: 25-30.
- Lawton J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA, 200 pp.
- Martinsen, G.D., E.M. Driebe & T. G. Whitham 1998. Indirect interactions mediated by changing plants chemistry: beaver browsing benefits beetles. *Ecology* 79: 192-200.
- Master G.J., & V.K. Brown 1992. Plant-mediated interactions between two spatially separated insects. *Functional Ecology* 6: 175-179.
- Master G.J. & V.K. Brown 1997. Host -plant mediated interactions between spatially separated herbivores: effects on community structure. En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science. Oxford, UK, pp 217-238.
- Meyer G.A. 1993. A comparison of the impacts of leaf- and sap-feeding insects on growth and allocation of goldenrod. *Ecology* 74: 1101-1116.
- Meyer G.A. & R.B. Root. 1993. Effects of herbivorous insects and soil fertility on reproduction of goldenrod. *Ecology* 74: 1117-1128.

- Molina S.I., G.R. Valladares, S. Gardner & M.R. Cabido 1999. The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments* 42: 29-42.
- Moran V., J. Hoffmann, F. Imson & J. Jenkins 1994. Herbivorous insect species in the tree canopy of a relict South African forest. *Ecological Entomology* 19: 147-154.
- Morris W.F. 1992. The effects of natural enemies, competition, and host-plant water availability on a aphid population. *Oecologia* 90:359-365.
- Müller-Scharer H., & V.K. Brown 1995. Direct and indirect effects of above- and below-ground insect herbivory on plant density and performance of *Tripleurospermum perforatum* during early plant succession. *Oikos* 72: 36-41.
- Oba G., Z. Mengistu & N. Stenseth 2000. Aboveground dry-matter allocation in ungrazed and grazed stands of *Indigofera spinosa* in the arid zona of Turkana, Kenya. *Ecography* 23: 224-230.
- Olf H. & M. Ritchie 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Olson D. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10: 129-150.
- Owen-Smith R. N. 1988. Megaherbivores. The influence of very large body size on ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- Pastor J., B. Dewey, R.J. Naiman, P. McInnes & Y. Cohen 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forest of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467-480.
- Pickett S. T., M. Cadenasso & C. Jones 2000. Generation heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. En: Hutchings M., E. John & A. Stewart (Eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. British Ecological Society Blackwell Science. Oxford, pp 32-51.
- Pollard A. 1992. The importance of deterrance: responses of grazing animals to plants variation. En: Fritz R. & E. Simms (eds.), *Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 216-239.
- Rambo J.L. & S.H. Faeth 1999. Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conservation Biology* 13: 1047-1054.

- Ritchie M. & H. Olf 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. En: Olf H., V. Brown & R. Drent (eds.), *Herbivores: between plants and predators*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 175-204.
- Sallabank R., & S.P. Courtney 1992. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annual Reviews of Entomology* 37: 377-400.
- Schoonhoven L. M., T. Jermy & J. van Loon 1998. *Insect-plant biology. From physiology to evolution*. Chapman & Hall, London, UK, 409 pp.
- Seymour C.L., W.R.J. Dean 1999. Effects of heavy grazing on invertebrate assemblages in the Succulent Karoo, South Africa. *J Arid Environ* 43: 267-286.
- Siemann E., D. Tilma, J Haarstand & M. Ritchie 1998. Experimental test of the dependence of arthropod diversity on plant species. *The American Naturalist* 152: 738-750.
- Speight M.R., M.D. Hunter & A.D. Watt. 1999. *Ecology of insects. Concept and applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 350 pp.
- Stewart A. J., John E. & M. Hutchings 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: Hutchings M., E. John & A. Stewart (eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science. Oxford, UK, pp 1-8.
- Strand M. & R.W. Merritt. 1999. Impact of livestock grazing activities on stream insect communities and the riverine environment. *American Entomologist* 45: 13-27.
- Southwood T. 1978. *Ecological Methods*. Chapman and Hall, London, UK 524 pp.
- Suominen O. 1999. Impact of cervid browsing and grazing on the terrestrial gastropod fauna in the boreal forests of Fennoscandia. *Ecography* 22: 651-658.
- Suominen O., K. Danell & R. Bergström 1999a. Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forest. *Oikos* 84: 215-226.
- Suominen O., K. Danell & J.P. Bryant 1999b. Indirect effects of mammalian browsers on vegetation and ground-dwelling insects in an Alaskan floodplain. *Ecoscience* 6: 505-510.
- Tscharntke T. 1997. Vertebrate effects on plant-invertebrate food webs. En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, pp 277-297.
- Tscharntke T. & H.J. Greiler 1995. Insect communities, grasses, and grasslands. *Annual Reviews of Entomology* 40: 535-558.

- Underwood A. J. 1997. Experiments in ecology: Their logical design and interpretations using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 504 pp.
- Wiens J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In: Hutchings M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (eds.), The ecological consequences of environmental heterogeneity. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 9-31.
- Wiens J. A. & J.T. Rotenberry 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. Ecological Monograph 51: 21-41
- Wiens J.A., R.G. Cates, J.T. Rotenberry, N. Cobb, B. Van Horne & R.A. Redak 1991. Arthropod dynamics on sagebrush (*Artemisia tridentata*): effects of plant chemistry and avian predation. Ecological Monographs 61: 299-321.
- Zamora R. & J. M. Gómez 1993. Vertebrate herbivores as predators of insect herbivores: an asymmetrical interaction mediated by size differences. Oikos 66: 223-228.
- Zar J. 1996. Biostatistical Análisis. 3th Edition. Prentice Hall, New Jersey, EEUU, 662 pp

	Dentro	FQ	FSQ
Leñosas			
<i>Genista versicolor</i>	80.55	35.18	68.53
Dicotiledóneas			
<i>Alysum granatense</i>	0	0.33	0
<i>Helianthemum sp.</i>	0	0	1.64
Compuesta	0	0	0.33
Monocotiledóneas			
<u>Otras herbáceas</u>	0.34	0.65	2.3
<i>Festuca sp.</i>	3.51	15.31	6.56
Suelo desnudo	10.34	34.53	13.44
Piedra	5.12	12.05	2.95
Matorral seco	0.34	1.95	4.25

Anexo 4.1. Porcentaje de cobertura de las distintas especies de plantas en el interior del cercado (dentro) y en las zonas no excluida de ungulados (FQ y FSQ) en los Prados del Aire.

	Fuera (%)	Dentro (%)
Leñosas		
<i>Juniperus communis</i>	9.73	15.98
<i>Juniperus sabina</i>	3.6	19.01
<i>Astragalus granatensis</i>	25.73	20.94
<i>Prunus sp.</i>	0	0.55
<i>Berberis hispanica</i>	2.27	1.93
<i>Vella spinosa</i>	7.6	0.28
<i>Hormathophylla spinosa</i>	0.13	0
<i>Erinacea antillis</i>	5.73	2.20
Rosacea	0.8	0.28
<i>Satureja intricata</i>	0	0.28
<i>Helianthemum sp.</i>	0	0.83
<i>Sideritis sp.</i>	0.13	0
Dicotiledóneas		
<i>Marrubium supinum</i>	0.4	0
<i>Carduus sp.</i>	1.07	0.83
Monocotiledóneas		
<u>Otras herbáceas</u>	10.67	5.79
<i>Odontites granatensis</i>	0	0.83
Gramíneas	0	4.13
<i>Festuca sp.</i>	2.53	6.34
Suelo desnudo	26.27	19.01
Piedra	3.07	0.83
Matorral seco	2.27	0

Anexo 4.2. Porcentaje de cobertura de las distintas especies de plantas en el interior del cercado (dentro) y en la zona no excluida de ungulados (fuera) en el Collado de las Sabinillas.

Capítulo 5: Patrones de distribución espacial de *Timarcha lugens*



INTRODUCCIÓN

La distribución geográfica de una especie está delimitada en última instancia por las condiciones climáticas que puede soportar y la presencia de los recursos que necesita explotar (Hill & Hodkinson 1992, Brown 1995, Cappuccino 1995, Quinn et al. 1997, Wiens 2000). Sin embargo, dentro del área potencial de distribución de cualquier especie las condiciones y los recursos no están homogéneamente distribuidos. De hecho, la heterogeneidad espacial es una de las características dominantes del paisaje, de forma que hay una variabilidad en la distribución espacial de los recursos, en las condiciones microclimáticas y, en general, en las condiciones del habitat que van a afectar de forma diversa a las especies que lo habitan (Lima et al. 1996, Brown 1995, Schooley et al. 2000). Una de las principales consecuencias de vivir en ambientes heterogéneos es la distribución no homogénea de las especies (Brown 1995, Lima et al. 1996, Hanski 1997, 1999, Harrison 1997). De esta forma, el tamaño de las poblaciones animales no se mantiene constante a lo largo de toda su área de distribución, sino que varía de unos puntos a otros (Randall 1982, Huston 1994, Brown 1995, Thompson 1999). Así, por ejemplo, las poblaciones localizadas en los bordes del área de la distribución son menos abundantes y fluctúan más que las poblaciones localizadas en el centro de su distribución geográfica (Randall 1982, Brown 1995, Lawton 1995). El intento de identificar los factores intrínsecos y extrínsecos que van a influir en los cambios en el tamaño de las poblaciones ha sido uno de los objetivos más perseguidos por la ecología de poblaciones en los últimos años (Cappuccino 1995, Denno & Peterson 1995, Hanski 1999, McCallum 2000, Mueller & Joshi 2000). El papel de los diferentes factores que determinan estas fluctuaciones puede variar tanto temporal como espacialmente de forma que, por ejemplo, dos poblaciones distintas de la misma especie pueden estar controladas por distintos factores, mientras que una misma población puede fluctuar por el efecto de factores distintos en diferentes momentos (Randall 1982, Brown 1995, Cappuccino 1995, Solbreck 1995, Hanski 1999).

Andrewartha & Birch (1954) fueron de los primeros autores en sugerir que las poblaciones de individuos no podían tratarse como unidades cerradas, sino que debían considerarse como unidades biológicas dinámicas que interaccionan entre sí en el espacio y en el tiempo. Hasta hace pocos años, los modelos propuestos sobre la dinámica poblacional de las especies ignoraban el espacio, de forma que prácticamente asumían que el ambiente era homogéneo y que todos los individuos de una población experimentaban las mismas condiciones ambientales. Sin embargo, actualmente se sabe

que la dinámica poblacional de una especie va a estar profundamente influenciada por la estructura espacial (Cappuccino 1995, Hanski 1996, Pulliam 1996, Wilbur 1996, Steinberg & Kareiva 1997, Lancaster 2000, Murrell & Law 2000). Esto ha originado que en los últimos años se hallan desarrollado diferentes modelos de dinámicas poblacionales regionales en los que la estructura espacial juega un papel fundamental en la abundancia local (Pulliam 1988, Roughgarden et al. 1988, Filman et al. 1997, Hanski 1999, Mar et al. 1999).

Sobre todo en los estudios a gran escala, la ubicación en el espacio de las entidades ecológicas juega un papel primordial ya que los valores obtenidos para determinadas variables que estamos analizando en una localidad va a estar influenciados por las localidades que los rodean (Keeling 1999). Esto sería debido a que en estas localidades están teniendo lugar procesos biológicos que son contagiosos (depredación, parasitismo, disponibilidad de alimento etc.) (Legendre & Fortin 1989, Legendre 1993). Esto se define como autocorrelación espacial, donde los valores de poblaciones cercanas se parecerán más entre sí que poblaciones más alejadas de lo que esperaríamos si la distribución fuera al azar (Legendre & Fortin 1989, Fortin & Gurevitch 1992, Legendre 1993, Koenig 1999). Existen muy pocos trabajos sobre distribución o dinámica poblacional en los que se tenga en cuenta la posible autocorrelación espacial entre la probabilidad de extinción y el grado de fluctuación de las poblaciones (Legendre & Troussellier 1988, Brodie et al. 1995, Lima et al. 1996, Marsh et al. 1999, Nathan et al. 2000, Frost & Rydin 2000), a pesar de que estos estudios contribuyen de forma importante a la teoría de la metapoblación y en la biología de la conservación (Sjögren 1991).

En particular, el rango de distribución de los insectos fitófagos esta determinado por la distribución de su planta hospedadora, a pesar de lo cuál no ocupan todo el rango de distribución de estas (Hill & Hodkinson 1992, Quinn et al. 1997, Thompson 1999).

En este capítulo se pretende analizar la distribución de *Timara lugens* (Coleoptera, Chrysomelidae), especie monófaga de *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). Para ello se siguieron varios objetivos: 1) comprobar cuál es la distribución de *T. lugens* a lo largo de un gradiente altitudinal; 2) analizar si hay diferencias entre poblaciones de su planta hospedadoras en la densidad de *T. lugens* y en su probabilidad de extinción; 3) determinar las factores responsables de las diferencias entre poblaciones; 4) comprobar si existe autocorrelación espacial en la probabilidad de extinción y en la densidad de individuos por población, y el efecto que

esta autocorrelación puede tener a la hora de sacar conclusiones sobre los factores de distribución de la especies.

METODOS

Historia Natural de *Timarcha lugens*

Timarcha lugens es un coleóptero áptero endémico de la alta montaña de Sierra Nevada, que se distribuye aproximadamente entre los 2400 a 3200 m de altitud. Los adultos son de color negro y los sexos se diferencian fácilmente debido a que los machos presentan los tarsos dilatados. La larva es verde metálica y al igual que los adultos es muy móvil. Esta especie es monófaga de *H. spinosa*, un matorral almohadillado de la alta montaña del Mediterráneo occidental (González-Megías & Gómez 2001). Los individuos empiezan su actividad tras la retirada de las nieves (desde finales de Mayo en las zonas más bajas) y permanecen activos hasta finales de Septiembre. Los adultos realizan la puesta en el suelo bajo la planta hospedadora, emergiendo las larvas al principio de la estación. Por tanto, al principio de la estación encontramos larvas y adultos alimentándose a la vez en la planta hospedadora. Tras tres mudas las larvas se entierran para pupar apareciendo al final de la estación sólo individuos en estado adulto.

Altitud (m)	2500	2600	2700	2800	2900
<i>Juniperus communis</i>	11.5	11.4	2.3	4.0	0.0
<i>Hormathophylla spinosa</i>	38.9	13.3	15.3	25.9	36.3
<i>Reseda complicata</i>	0.0	0.4	0.5	0.9	3.3
<i>Thymus serpylloides</i>	12.2	32.2	12.5	26.0	0.0
<i>Sideritis glacialis</i>	0.0	0.0	31.9	23.0	8.8
<i>Arenaria tetraquetra</i>	2.2	2.7	1.4	0.0	24.2
<i>Carduus carlinoides</i>	1.4	1.2	2.3	0.0	0.0
<i>Plantago nivalis</i> y otras herbáceas	0.0	2.4	0.0	0.9	0.0
Suelo desnudo	33.9	35.5	33.8	21.0	28.6

Tabla 5.1. Estructura del hábitat de las poblaciones de *H. spinosa* a diferentes altitudes. Se muestra el porcentaje de cobertura de las especies de plantas dominantes y de suelo sin vegetación (ver Capítulo 1 para la metodología general de muestreo).

Zona de estudio

El estudio fue llevado a cabo entre 2400 y 3000 m de altitud en el Valle del San Juan (Parque Nacional de Sierra Nevada, Granada, España) durante cuatro años (1997-2000). La vegetación de la alta montaña de Sierra Nevada se caracteriza por su distribución fragmentada, formando poblaciones-isla, de forma que la mayoría del suelo no presenta ningún tipo de cubierta vegetal. Siguiendo este patrón, las poblaciones de *H. spinosa*

muestran una distribución parcheada que se va haciendo más acusada conforme aumentamos en altitud. La composición vegetal varió dentro de cada parche de vegetación con la altitud (Figura 5.1; para una descripción más detallada de la estructura del hábitat, ver Capítulo 1).

Distribución de *Timarcha lugens*

Para localizar las poblaciones de *T. lugens* se revisaron todas las poblaciones de la planta hospedadora existentes entre los 2400 y los 3100 m de altitud a lo largo del Valle del San Juan (3.5 x 2.5 Km, ver Figura 5.1). En cada una de las poblaciones se establecieron al azar dos censos de diez metros de largo por dos metros de ancho, anotándose para cada una de las plantas hospedadoras encontradas su tamaño (medido como la longitud en cm de los dos ejes mayores y la altura), y el número de machos, hembras y larvas de *T. lugens* que había en ellas. Aquellas poblaciones en las que no se encontraron individuos en los primeros censos fueron visitadas de forma periódica durante el resto del período de actividad de la especie con el fin de asegurar su ausencia en estas poblaciones. Debido a las diferencias en altitud, y para evitar los posibles problemas derivados de comparar entre poblaciones con distinta fenología de individuos, todos los años los censos se realizaron en las dos primeras semanas desde que la nieve dejó de cubrir cada una de las poblaciones. De esta forma creemos que los datos fenológicos tanto de las plantas hospedadoras como de las poblaciones de *T. lugens* son perfectamente comparables.

De cada una de las poblaciones de planta hospedadora se tomaron diferentes medidas del hábitat que podrían afectar a la presencia de la especie estudiada: área (m²), orientación (solana vs. umbría), pendiente (llano vs. ladera), altitud, distancia a la población más cercana, densidad de plantas hospedadoras (número de plantas/ censo), y tamaño de las plantas (volumen en cm³). En 1999 se cuantificó además la magnitud de daño en las plantas (como porcentaje de inflorescencias consumidas) provocado por ungulados, principalmente ganado doméstico (*Ovis ammon* y *Capra hircus*) y cabra montés (*Capra pyrenaica*). Para ello, en 30 plantas elegidas arbitrariamente de cada población se revisaron cincuenta inflorescencias, anotándose el número de éstas que habían sido consumidas por los ungulados.

Para describir las poblaciones de *T. lugens* en cada una de las poblaciones de planta hospedadora utilizamos las siguientes variables: (1) Probabilidad de extinción, definida de forma binaria. A las poblaciones en las que había tenido lugar algún evento

de extinción durante los años de muestreo se les notó con 1 y aquellos poblaciones en los que no hubo ningún evento de extinción se les notó con 0 (ver Kindvall 1996 para un procedimiento similar). (2) Densidad de individuos, calculada como la media de individuos por censo en cada población. (3) Número total de individuos por población, calculado multiplicando la densidad de individuos por m^2 por el tamaño de la población. (4) El coeficiente de variación (C.V.) de la densidad de individuos durante los años de estudio se usó como medida de variabilidad temporal en la densidad de individuos, en cada una de las poblaciones locales (poblaciones). La utilización del C.V como una medida de la variabilidad ha sido recomendada por varios autores (v.g. McArdle et al. 1990, Schoener & Spiller 1992, Kindvall 1996), como una de las medidas descriptoras de la variabilidad de las poblaciones menos ambiguas que se conocen.

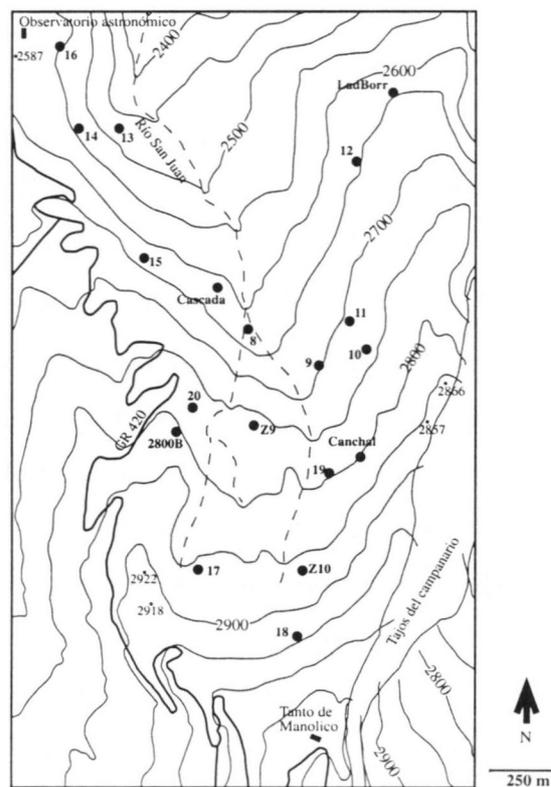


Figura 5.1. Localización geográfica de las poblaciones de *T. lugens* estudiadas en el valle del San Juan (Sierra Nevada) durante los años 1997-2000.

Análisis estadísticos

El efecto de la altitud en cada característica de las poblaciones de planta hospedadora, así como de la densidad de individuos en el coeficiente de variación temporal, se

exploró mediante análisis de regresión simple y cuadráticas (Proc GLM, SAS 1997). En aquellos casos en que ambos modelos fueron significativos, elegimos el que explicaba mayor porcentaje de la variabilidad de la variable respuesta (Zar 1996).

Para comprobar si había diferencias entre poblaciones en densidad de *T. lugens* atendiendo a su orientación y pendiente, utilizamos análisis de varianza de una vía (Proc GLM). Comprobamos si la probabilidad de extinción de una población dependía del coeficiente de variación y de la altitud a la que se encontraban las poblaciones mediante una regresión logística (Proc LOGISTIC).

Comparamos la densidad de *T. lugens* en las dos poblaciones estudiadas durante un ciclo completo (zona 9 y zona 10) mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y mediante la correlación de rangos de Spearman. Cuando los dos estadísticos ofrecieron distintos resultados, elegimos el de Kolmogorov-Smirnov por ser la prueba con mayor potencia estadística para tamaños de muestra pequeños (Siegel & Castellan 1988).

Para comprobar el efecto del tamaño de la planta sobre la presencia de *T. lugens* en ellas, se utilizó un análisis Logit (Proc LOGISTIC) para variable dependiente binaria (Allison 1999). En este modelo la variable dependiente fue categórica (presencia o ausencia de *T. lugens* en las plantas) y las variables independientes fueron el volumen de la plantas, la población de procedencia y la interacción entre ambas variables. Se utilizó la χ^2 de Wald para hallar la significación de cada parámetro. Dentro de cada población de plantas, el efecto del tamaño de la planta sobre la presencia de *T. lugens* fue analizado mediante regresiones logísticas (Proc LOGISTIC, SAS 1997).

Utilizamos un modelo lineal generalizado (Proc GENMOD), para comprobar si hubo variabilidad entre zonas en la densidad de individuos. Como variable dependiente utilizamos el número de individuos en cada uno de los censos realizados a lo largo del estudio (variable que siguió una distribución de Poisson, $n=120$), y como variables independientes la población, el año y la interacción de ambas variables.

Para comprobar la influencia del tamaño del población, la distancia a la población más próximo, la densidad de plantas y la orientación del población en la probabilidad de extinción, se utilizó un análisis Logit (Proc LOGISTIC) para variable dependiente binaria (Allison 1999).

Utilizamos un modelo general lineal (Proc GLM), para comprobar la relación entre la densidad de individuos (variable dependiente) y el tamaño de la población, el grado de aislamiento, el tamaño medio de las plantas por población, la densidad de plantas y la orientación del población (variables independientes).

Para comprobar si la distribución de los individuos de *T. lugens* tenía lugar al azar entre las poblaciones de plantas, usamos un análisis de autocorrelación espacial. El análisis de autocorrelación espacial produce un correlograma, una función de estructura espacial que describe los cambios en la autocorrelación conforme aumentamos la distancia entre los puntos de muestreo (Fortin & Gurevitch 1992). La correlación espacial fue cuantificada mediante el coeficiente I de Moran, el cual generalmente varía entre -1, indicando correlaciones negativas, y +1 indicando correlaciones positivas (Casgrain & Legendre 2000). Los análisis se basaron en la densidad de individuos de *T. lugens* por población y en la probabilidad de extinción. El número de clases seleccionadas fue de cinco siguiendo la regla de Sturge, donde el número de clases es igual a la expresión $1 + (3.3 * \log n)$ (Casgrain & Legendre 2000). Elegimos la opción de dividir los puntos en clases del mismo tamaño para una interpretación más clara de los resultados. El nivel de significación ($\alpha = 0.05$) fue corregido por un ajuste de Bonferroni ($\alpha' = \alpha/n$ de intervalos).

El test estadístico parcial de Mantel se calculó mediante el método de Smouse et al. (1986) para comprobar la relación entre la probabilidad de extinción y la densidad de individuos estaban relacionadas linealmente con el resto de las variables cuando el efecto de la distancia entre poblaciones era eliminado. Los cálculos de correlación de Moran y la prueba parcial de Mantel se llevaron a cabo utilizando el programa R-*Package* (Legendre & Vaudor 1991).

RESULTADOS

Datos descriptivos de las poblaciones de planta hospedadora

A lo largo del valle del San Juan se localizaron un total de 20 poblaciones de *Hormathophylla spinosa*, la planta hospedadora de *Timarcha lugens*. Las poblaciones de *H. spinosa* se distribuyeron desde los 2474 m de altitud, la población más baja, hasta los 3000 m de altitud, la población más alta (Tabla 5.2). El tamaño de las poblaciones varió desde los 250 m² para la población más pequeña, hasta los 14.000 m² de la población mayor (Tabla 5.2). De las poblaciones muestreadas, once de ellas estaban orientadas hacia el sur (Solana) y nueve de ellas estaban orientadas hacia el norte (Umbría). La mitad de las poblaciones se encontraban localizadas en las laderas del valle, mientras que la otra mitad se localizaron en los llanos (Tabla 5.2). La distancia media entre poblaciones fue de aproximadamente 206 m, variando desde los 10 m entre las poblaciones más cercanas y los 262 m entre las poblaciones más alejadas (Tabla

5.2). La densidad de plantas varió entre poblaciones desde 0.53 plantas/censo a 3.13 plantas/censo y el tamaño medio de las plantas por población varió de los 366.2 cm³ a los 6844.61 cm³ (Tabla 5.2).

No hubo ninguna relación entre la altitud y el grado de aislamiento de las poblaciones de *H. spinosa* (distancia entre poblaciones), el tamaño de las poblaciones, ni el tamaño medio de las plantas por población ($p > 0.05$, en todos los casos). Sin embargo, el porcentaje de herbivoría sufrido por las poblaciones estuvo positiva y significativamente relacionado con la altitud ($F = 7.37$, g.l.=1, 18, $p = 0.003$, $R^2 = 50.50$, $y = -4.9597 + 0.0021x$; Análisis de regresión simple). También la densidad de plantas estuvo significativamente relacionada con la altitud pero de forma negativa ($F = 7.37$, g.l.=1, 18, $p = 0.027$, $R^2 = 41.44$, $y = 5.897 - 0.0013x$). Es decir, conforme aumentamos en altitud disminuye la densidad de plantas por población.

Población	Orientación	Pendiente	Altitud	Area	Aislamiento	Volumen planta	Densidad planta	Densidad <i>T. lugens</i>
LadBorreguil	Solana	Ladera	2630	2880	200	3104.14	2,05	0.03
8	Solana	Llano	2630	252	237	1758.59	1.90	2.33
12	Solana	Ladera	2640	8610	200	2305.09	2,05	0.08
9	Solana	Ladera	2700	7500	175	3820.33	1.06	1.63
Z9	Solana	Llano	2760	1125	262	3221.35	0,76	2.70
19	Solana	Ladera	2790	1500	112	1775.83	0.93	2.20
Canchal2800	Solana	Ladera	2800	14000	112	2713.10	1,00	2.26
20	Solana	Llano	2800	2117	125	6844.61	1.05	1.04
17	Solana	Llano	2850	2400	423	1088.87	1,04	2.03
Z10	Solana	Llano	2875	7000	237	1526.29	1.54	1.96
22	Solana	Llano	3000	3850	400	2132.77	1,11	0.81
13	Umbría	Llano	2475	1750	112	3387.35	1.00	0.08
16	Umbría	Llano	2550	750	350	781.68	2,38	0
14	Umbría	Ladera	2560	5000	112	1598.94	3.13	0.07
Cascada	Umbría	Ladera	2625	3250	237	6029.29	0,75	0.39
15	Umbría	Ladera	2630	3600	262	2113.88	0.88	1.34
11	Umbría	Llano	2710	2800	100	2995.48	1.62	0.61
10	Umbría	Llano	2730	300	100	2276.88	1.63	0.55
2800B	Umbría	Ladera	2810	5350	125	2650.03	1,01	1.03
18	Umbría	Ladera	2940	1500	237	366.18	0.53	0.59

Tabla 5.2. Características de las 20 poblaciones de *H. spinosa* muestreadas durante los años de estudio. Area= Tamaño de la población (m²); Aislamiento= distancia a la población más cercana (m); Volumen de las plantas en cm³, y densidad de plantas y de *T. lugens* en número de individuos por censo.

Sin embargo, no hubo diferencias entre poblaciones dependiendo de la orientación (solana o umbría), ni en la densidad de plantas por población, ni en el tamaño de las poblaciones, ni en el grado de aislamiento de las poblaciones ($p > 0.05$, en todos los casos; Modelo general lineal). El tamaño de la población estuvo relacionada con la pendiente (llano vs ladera; $F = 6.79$, g.l.=1, 18, $p = 0.018$), de forma que las poblaciones situadas en los llanos fueron significativamente de menor tamaño

que las situadas en las laderas, pero no existió ninguna relación con el resto de las variables ($p > 0.05$. en todos los casos).

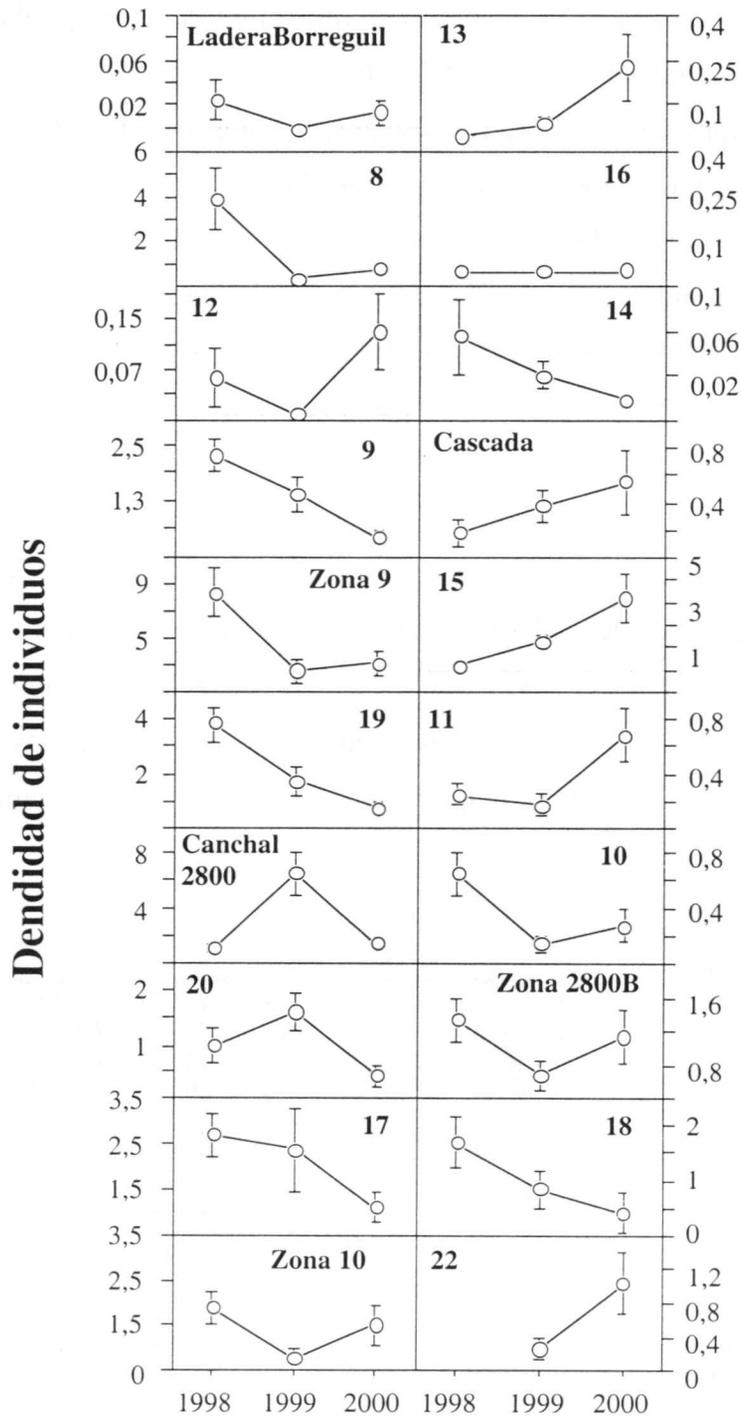


Figura 5.2. Densidad de *T. lugens* (número de individuos por censo) en cada año de estudio (1998, 1999, 2000) para cada una de las poblaciones de *H. spinosa* muestreadas.

Relación entre *Timarcha lugens* y la planta hospedadora

Timarcha lugens estuvo presente durante todos los años de estudio en 15 de las 20 poblaciones de *H. spinosa*. En cuatro de las restantes poblaciones no se encontraron individuos en alguno de los años, de los que tres de ellos fueron colonizados de nuevo al año siguiente (Figura 5.2). El evento de extinción de la cuarta población coincidió con el último año de muestreo (Figura 5.2). Solamente en una de las poblaciones de *H. spinosa* no encontramos individuos de *T. lugens*, ni vivos ni restos de animales muertos o de mudas, en ninguno de los años de muestreo (Figura 5.2). La densidad promedio de *T. lugens* fue de 1.14 individuos/censo, variando desde 1.62 en 1998 a 0.84 en el 2000. Las poblaciones con individuos variaron desde 2.7 individuos por censo de la población Zona 9 a 0.08 de la población 14 (Tabla 5.2).

A lo largo del período de estudio se han censado un total de 4150 individuos de *T. lugens*, de los cuales 1527 fueron machos, 1529 fueron hembras y 1094 fueron larvas. En el primer año de estudio (1997), para las zona 9 y zona 10 (las únicas censadas este año), se censaron un total de 1446 individuos. En el segundo año de estudio se censaron 1293 individuos, disminuyendo considerablemente este número en los dos años siguientes (738 y 673 individuos). La razón de sexos fue aproximadamente de 1:1 en todos los años, siendo el número de machos 453, 316 y 222 individuos en 1998, 1999 y 2000, respectivamente y, el número de hembras 492, 293, 206 individuos cada año.

Población		N *	g.l.	X ²	P	R ²	
A)	Población (A)		14	223.93	0.0001	0.191	
	Volumen (B)		1	84.94	0.0001		
	A x B		14	140.73	0.0001		
	Modelo		29	698.11	0.0001		
B)	Población 10	Volumen	196	1	24.12	0.0001	0.141
	Canchal 2800	Volumen	50	1	47.76	0.0001	0.299
	Zona 10	Volumen	175	1	12.84	0.0003	0.053
	Zona 9	Volumen	87	1	14.75	0.0001	0.127
	Población 2800B	Volumen	169	1	15.06	0.0001	0.066
	Población 17	Volumen	125	1	48.17	0.0001	0.280
	Población 18	Volumen	84	1	29.93	0.0001	0.354
	Población 19	Volumen	112	1	28.98	0.0001	0.189
	Población 20	Volumen	126	1	8.84	0.003	0.058
	Población 8	Volumen	228	1	59.12	0.0001	0.231
	Población 9	Volumen	127	1	16.79	0.0001	0.096
	Población 22	Volumen	89	1	12.09	0.0005	0.122

Tabla 5.3. A) Resultado del modelo logit para la relación entre la presencia/ausencia de *T. lugens* en cada planta y el tamaño de la planta (Volumen), la población y la interacción entre ambas variables. B) Resultados de las regresiones logísticas entre presencia/ausencia de *T. lugens* y el tamaño de las plantas hospedadoras para cada una las poblaciones en las que dicha relación fue estadísticamente significativa. * N se refiere al número de plantas de cada población usadas en los análisis.

La probabilidad de encontrar individuos de *T. lugens* en una planta dependió del tamaño de la planta, de la población y de la interacción entre ellas (Tabla 5.3). La significación estadística del término de interacción entre ambas variables indica que la relación entre presencia de *T. lugens* y tamaño de la planta varió entre poblaciones (Tabla 5.3). En las poblaciones en las que la relación fue significativa, en todos los casos la probabilidad de encontrar individuos de *T. lugens* fue mayor en las plantas de mayor tamaño que en las de menor tamaño.

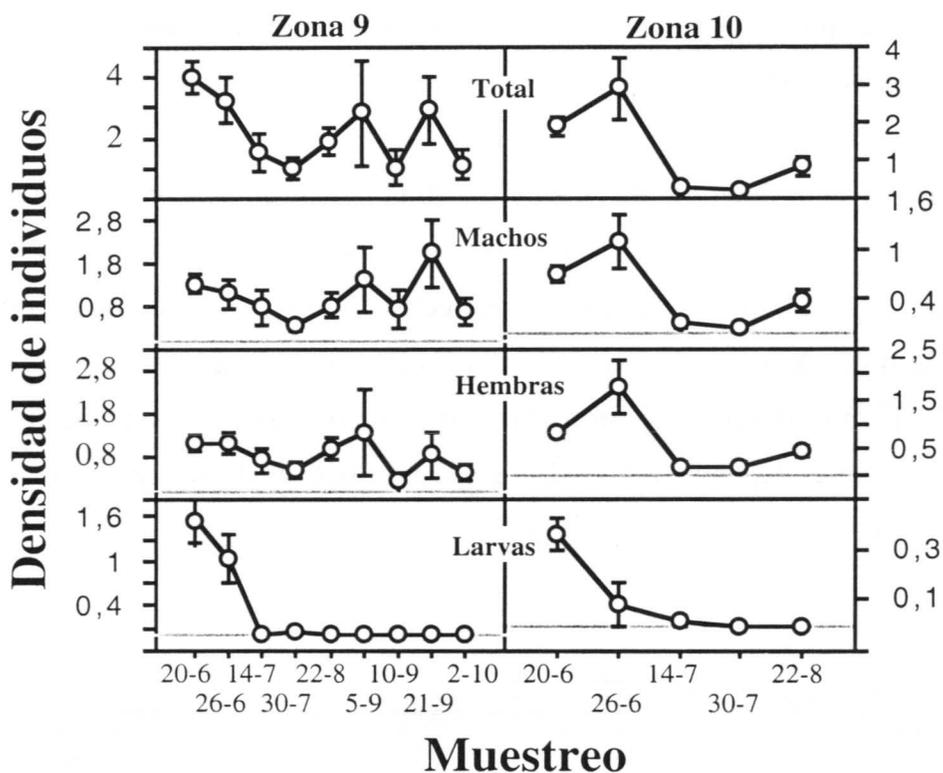


Figura 5.3. Número medio de individuos totales, machos, hembras y larvas por censo encontrados en cada uno de los muestreos realizados en 1997 en las poblaciones Zona 9 y Zona 10.

Variabilidad temporal en la abundancia de *T. lugens* dentro de población.

La fenología de dos poblaciones estudiadas a lo largo de todo el verano de 1997 (sólo se comparan censos coincidentes en el tiempo) fue muy parecida, de forma que no hubo diferencias estadísticamente significativas ni para los individuos en conjunto, ni cuando diferenciamos entre sexos o estadios ($p > 0.05$ en todos los casos; prueba de Kolmogorov-Smirnov; Figura 5.3). En ambas poblaciones hubo en general un pico de abundancia de *T. lugens* en los dos primeros muestreos, momento tras el cuál la densidad de individuos disminuye, recuperándose ligeramente hacia finales de Agosto.

En la población Zona 9, este aumento se mantuvo hasta finales de septiembre, momento en el que la población volvió a disminuir hasta alcanzar valores mínimos (Figura 5.3).

Dentro de cada población, no hubo diferencias significativas en la fenología de machos y hembras en ninguna de ellas ($p > 0.05$ en todos los casos, Figura 5.3). Sin embargo, aunque en la población Zona 10 tampoco hubo diferencias entre los imagos y las larvas, en la población Zona 9 la distribución de los machos y de las hembras fue significativamente diferente de la observada para las larvas ($\chi^2 = 14.73$, $p = 0.0013$, en ambos análisis; prueba de Kolmogorov-Smirnov). En ambas poblaciones, las larvas presentaron un pico de emergencia al principio de la temporada desapareciendo en el resto de los muestreos, mientras que los adultos se mantuvieron hasta el último de los muestreos realizados (Figura 5.3).

Diferencias entre poblaciones de *H. spinosa* en la densidad de *Timarcha lugens*

Los resultados obtenidos muestran que hubo diferencias significativas entre poblaciones y entre años en el número de *T. lugens* por censo (Tabla 5.4). En años diferentes la densidad de individuos por censo varió dentro de una misma población (Tabla 5.4, Figura 5.2). Hubo diferencias entre poblaciones, entre años, así como su interacción cuando las variables dependientes analizadas fueron la densidad de machos y hembras. (Tabla 5.4).

Variante respuesta	Modelo	Desviación	g.l.	χ^2	p
Total	Población (A)	1628.36	19	227.09	0.0001
	Año (B)	1390.82	2	25.61	0.0001
	A x B	616.68	37	83.48	0.0001
Machos	Población (A)	511.42	19	248.69	0.0001
	Año (B)	425.63	2	26.12	0.0001
	A x B	220.72	37	62.40	0.0056
Hembras	Población (A)	469.20	19	344.14	0.0001
	Año (B)	331.20	2	44.70	0.0001
	A x B	175.65	37	64.89	0.0031

Tabla 5.4. Resultados del modelo lineal generalizado en el que utilizamos como variables dependientes el número total de individuos, de machos y de hembras encontrados por censo, y como variables independientes la población, el año y la interacción entre ambas variables.

El coeficiente de variación de la densidad de *T. lugens* en los tres años muestreados hallado para cada una de las poblaciones no estuvo relacionado con ninguna de las características de las poblaciones, ni con la distancia entre las poblaciones más cercanas. A su vez, tampoco estuvo relacionada con el número de individuos por censo.

(Figura 5.4); cuanto más alejadas se encontraban las poblaciones menor fue la probabilidad de que compartan las misma características, en este caso la probabilidad de extinción de *T. lugens*. A distancias intermedias la relación no fue significativa (Figura 5.5).

Al controlar por la correlación espacial, los resultados obtenidos mediante los análisis parciales de Mantel muestran que la relación de las características de las poblaciones y la probabilidad de extinción varía ligeramente. De esta forma, aunque la probabilidad de extinción no estuvo relacionada ni con el aislamiento de las poblaciones, ni con el tamaño de las plantas, ni con el porcentaje de cobertura vegetal ($p > 0.05$, en todos los casos), lo estuvo marginalmente con el grado de aislamiento de las poblaciones (r de Mantel = -0.14 , $p = 0.09$), y significativamente tanto con la orientación de la población (r de Mantel = -0.11 , $p = 0.02$), siendo mayor en umbría que en solana, como para la densidad de plantas (r de Mantel = 0.35 , $p = 0.003$), variable con la que se correlacionó de forma positiva.

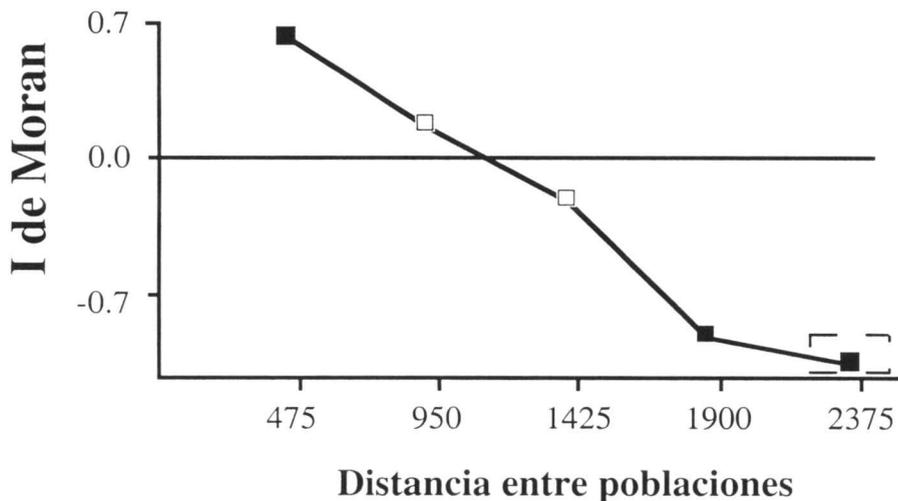


Figura 5.5. Correlalograma de Mantel donde se muestra el valor de autocorrelación I de Moran de la probabilidad de extinción dependiendo de la distancia entre poblaciones. Los cuadrados negros muestran los puntos que fueron estadísticamente significativos tras la corrección de Bonferroni. Los puntos incluidos dentro del cuadrado discontinuo representaron menos del 10% de los pares de distancia por lo que su significación debe contemplarse con cautela.

Densidad de individuos de *T. lugens*

La densidad de *T. lugens* en una población dependió de la altitud a la que se encontraba la población ($F = 6.42$, g.l.= 2, 17, $p = 0.008$, $R^2 = 0.363$). Sin embargo, la relación entre ambas variables fue cuadrática en vez de lineal, ya que la densidad aumenta conforme

aumenta la altitud pero empieza a disminuir en las poblaciones situadas a mayor altitud (Figura 5.6).

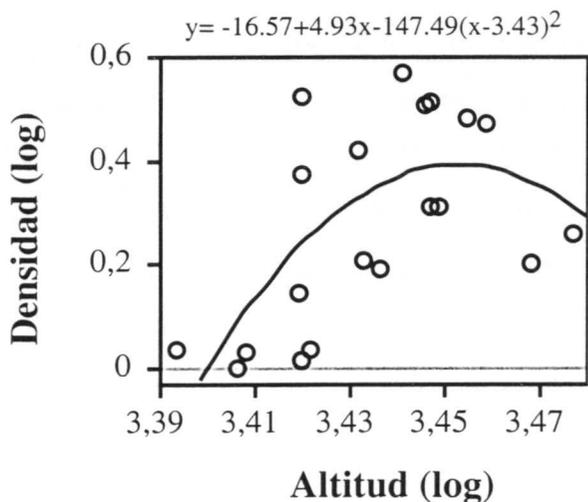


Figura 5.6. Densidad de *T. lugens* en las poblaciones de *H. spinosa* en relación con la altitud.

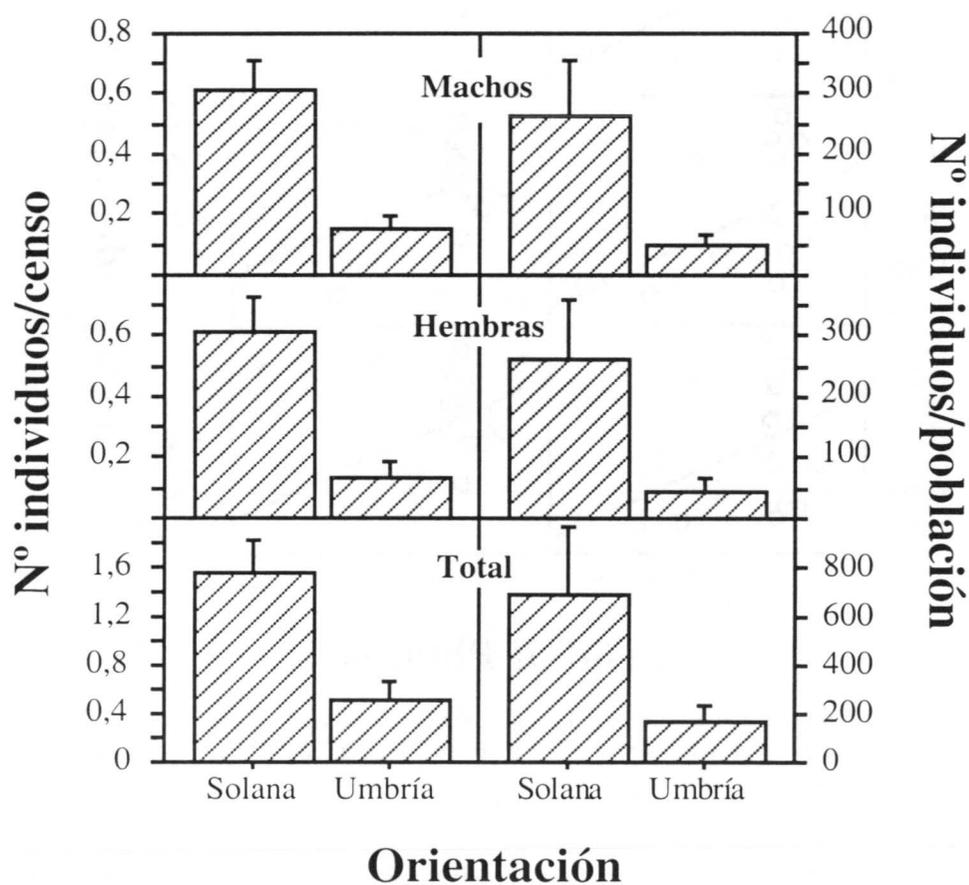


Figura 5.7. Densidad (número de individuos por censo) y abundancia absoluta (número de individuos por población) del total, de machos y de hembras de *T. lugens* dependiendo de la orientación de la población de *H. spinosa*.

El modelo relacionando la densidad de *T. lugens* con algunas características de las poblaciones de plantas hospedadoras fue significativo ($F = 3.89$, g.l.= 5, 14, $p = 0.02$, $R^2 = 0.582$). De las variables analizadas, dos de ellas estuvieron relacionadas significativamente con la densidad: a) la orientación de la población ($F = 9.85$, g.l.= 1, 14, $p = 0.007$), siendo la densidad mayor en las poblaciones situadas en la solana que en la umbría (Figura 5.7); b) y, la densidad de plantas ($F = 7.17$ g.l.= 1,14, $p = 0.018$) las poblaciones con menos densidad de plantas presentando una mayor densidad de individuos (Figura 5.8). Sin embargo, no hubo relación de la densidad de *T. lugens* con el grado de aislamiento de las poblaciones, ni con el tamaño de éstas, ni con el tamaño medio de las plantas de la población ($p > 0.05$, en todos los casos).

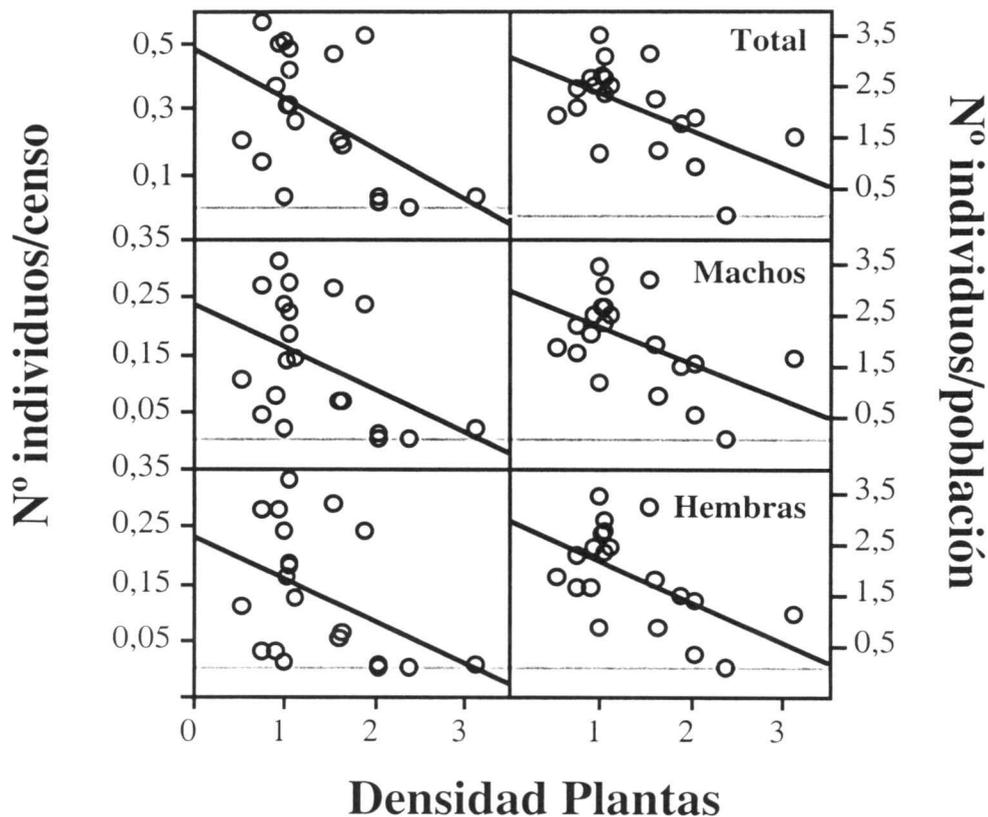


Figura 5.8. Densidad (número de individuos por censo) y abundancia absoluta (número de individuos por población) del total, de machos y de hembras de *T. lugens* dependiendo de la densidad de plantas en las poblaciones de *H. spinosa*.

Al analizar los sexos por separados, los resultados obtenidos fueron similares. Las variaciones en la densidad de machos fueron explicadas en un 68% por las variables consideradas ($F = 5.83$, g.l.= 4,15, $p = 0.004$), si bien sólo la orientación ($F = 18.39$, g.l.= 1,15, $p = 0.0008$, Figura 5.7) y la densidad de plantas ($F = 6.84$, g.l.= 1,15,

$p= 0.02$, Figura 5.8) estuvieron significativamente relacionadas, mientras que el tamaño de las plantas estuvo relacionado con un nivel marginalmente significativo ($F = 3.57$, g.l.= 1,15, $p = 0.08$). La variación en la densidad de hembras estuvo explicada en un 64% por las variables consideradas significativamente ($F = 4.94$, g.l.= 4,15, $p = 0.008$), si bien sólo la orientación ($F = 16.06$, g.l.= 1,15, $p = 0.001$, Figura 5.7) y la densidad de plantas ($F = 5.22$, g.l.= 1,15, $p = 0.038$, Figura 5.8) estuvieron significativamente relacionadas, mientras que el tamaño de la planta estuvo relacionado con un nivel marginalmente significativo ($F = 3.28$, g.l.= 1,15, $p = 0.09$).

Cuando la variable analizada fue la abundancia absoluta de *T. lugens* (número de individuos por población), el modelo global también fue significativo ($F = 3.81$, g.l.= 4,15, $p = 0.003$, $R^2= 0.370$). De nuevo, las variables que se relacionaron significativamente con la abundancia fueron la orientación ($F = 4.65$, g.l.= 1,15, $p = 0.048$, Figura 5.6) y la densidad de plantas ($F = 9.03$, g.l.= 1,15, $p = 0.009$, Figura 5.8).

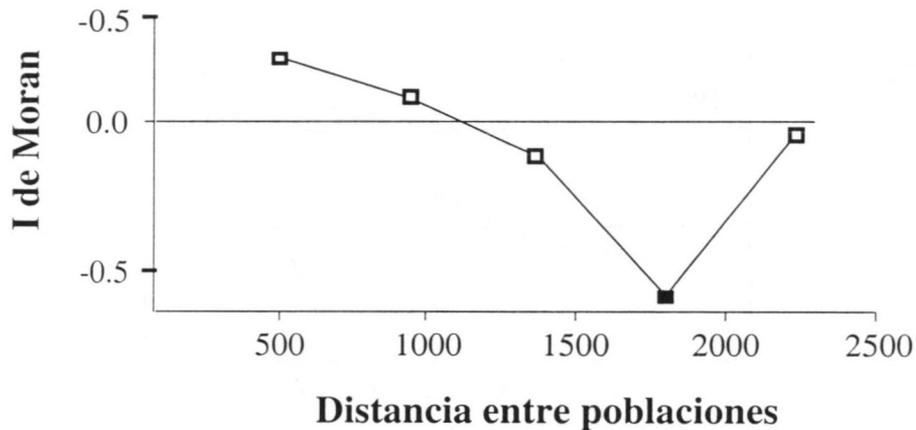


Figura 5.9. Correlogramas de Mantel donde se muestra el valor de autocorrelación I de Moran de la densidad de individuos de cada población dependiendo de la distancia entre poblaciones. Los cuadrados negros muestran los pares de distancias que fueron estadísticamente significativos tras la prueba de corrección de Bonferroni.

Análisis de autocorrelación espacial

Los resultados obtenidos tras el análisis de autocorrelación de Moran muestran que existió autocorrelación en la densidad de *T. lugens* entre las poblaciones (Figura 5.9). Sin embargo, esta relación sólo fue estadísticamente significativa entre poblaciones que se encontraban más alejadas (Figura 5.9), de forma que las poblaciones se parecieron menos entre sí cuanto más alejadas se encontraban (Figura 5.9). Estos resultados son muy parecidos cuando analizamos los tres años de estudio por separado (Figura 5.10). Esta correlación entre densidad de individuos y distancia entre poblaciones se mantuvo

en los dos primeros años, perdiéndose la significación en todas las distancias el tercer año de estudio tras la corrección de Bonferroni.

Al corregir por la correlación espacial, los resultados tras el análisis parcial de Mantel muestran que no existió correlación temporal en la densidad de individuos entre 1998 y 1999 (r de Mantel= 0.097, p = 0.195), 1998 y 2000 (r de Mantel= 0.124, p = 0.152), ni entre 1999 y 2000 (r de Mantel= 0.158, p = 0.117).

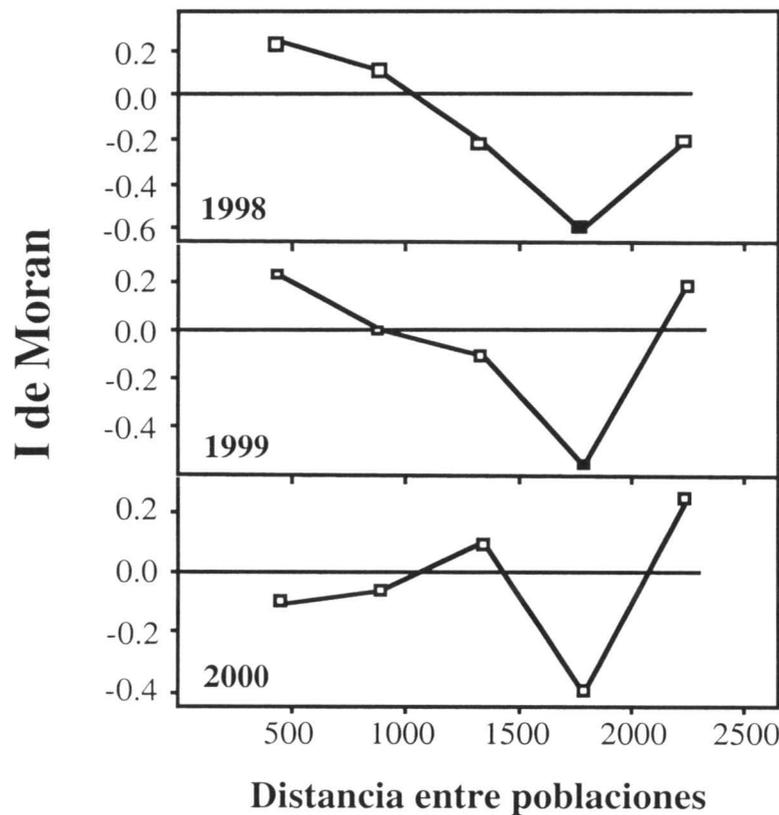


Figura 5.10. Correlalogramas de Mantel donde se muestra el valor de autocorrelación I de Moran de la densidad de individuos de cada población dependiendo de la distancia entre poblaciones en cada uno de los años de estudio. Los cuadrados negros muestran los pares de distancias que fueron estadísticamente significativos tras la prueba de corrección de Bonferroni.

Tampoco existió ninguna relación entre la densidad de individuos y el aislamiento de las poblaciones, la densidad de plantas, el tamaño de las plantas, ni el porcentaje de cobertura vegetal ($p > 0.05$, en todos los casos). Sin embargo, la orientación y la densidad de individuos de *T. lugens* estuvieron significativamente relacionados (r de Mantel= 0.305, p = 0.008) ya que las poblaciones localizadas en la solana tuvieron una mayor densidad de individuos que las poblaciones situadas en la umbría. Esta relación entre orientación y densidad de individuos se mantuvo cuando la variable analizada fue

la densidad de machos (r de Mantel= 0.422, $p= 0.002$) y la densidad de hembras (r de Mantel= 0.364, $p=0.003$). Asimismo, tras controlar por la autocorrelación espacial, observamos que la densidad de hembras se relacionó positiva y significativamente con la densidad de plantas (r de Mantel= 0.150, $p= 0.04$).

DISCUSIÓN

La distribución de *T. lugens* a lo largo del valle del San Juan estuvo condicionada tanto por la calidad del recurso que explota como por sus requerimientos fisiológicos de los individuos. Sin embargo, este resultado dependió del nivel espacial analizado (dentro de población, entre poblaciones o a nivel global) y de los análisis estadísticos realizados (análisis convencionales vs análisis espaciales).

Efecto de la autocorrelación espacial

La densidad y probabilidad de extinción de *T. lugens* en las poblaciones de su planta hospedadora, *H. spinosa*, fue diferente entre poblaciones. Si bien estas diferencias entre poblaciones estuvieron relacionadas con algunas de las características descriptivas de las poblaciones, los resultados variaron dependiendo del análisis utilizado.

Mediante los análisis convencionales, tanto paramétricos como no paramétricos, uno de los principales presupuestos es la independencia de los datos (Sokal & Rolf 1981, Siegel & Castellan 1988, Zar 1996). Cuando existe autocorrelación espacial, es decir, cuando poblaciones situadas a cierta distancia son más o menos parecidas para determinada variable analizada de lo que esperaríamos al azar, este presupuesto básico no se cumple (Fortin & Gurevitch 1992, Legendre 1993). Tanto la probabilidad de extinción como la densidad de individuos en las poblaciones estudiadas estuvieron autocorrelacionadas espacialmente en nuestro estudio. Por tanto, la utilización de los análisis convencionales nos ofrecería datos que no son correctos desde un punto de vista estadístico. De hecho, los resultados obtenidos cuando corregimos por la correlación espacial fueron diferentes de los obtenidos cuando no se tuvo en cuenta este factor, tanto para la probabilidad de extinción como para la densidad de individuos en las poblaciones. La diferencia en los resultados obtenidos fueron de dos tipos. Por un lado las variables que estuvieron relacionadas significativamente fueron diferentes. Por otro lado, hubo un cambio en la forma en la que se relacionaron las variables. Así, la probabilidad de extinción sólo estuvo relacionada con la densidad de plantas y la altitud

en los análisis convencionales y, con la orientación y la densidad de plantas en los análisis parciales de Mantel. La densidad de individuos, a su vez, estuvo relacionada con la orientación de la población de *H. spinosa*, la altitud y la densidad de plantas, perdiéndose la relación entre densidad de plantas y la altitud con densidad de individuos al tener en cuenta la autocorrelación espacial. Resultados similares se han obtenido en ambientes acuáticos en la relación entre bacterias heterótrofas y la biomasa de fitoplancton (Legendre & Troussellier 1988).

Por otro lado, en ambos análisis la densidad de hembras estuvo relacionada significativamente con la densidad de plantas hospedadoras. Sin embargo, mientras que en el caso de los análisis convencionales la relación fue negativa (menor densidad de hembras cuanto mayor densidad de plantas en la población), cuando se hizo uso de los análisis de autocorrelación la relación fue positiva (mayor densidad de hembras cuanto mayor densidad de plantas en la población).

En la zona de estudio la autocorrelación espacial puede ser debida a dos factores: a) La heterogeneidad de condiciones abióticas, a través de los gradientes o la distribución de dichos condicionantes, creando mosaico y gradientes en el paisaje (Legendre & Troussellier 1988, Fortin & Gurevitch 1992) y, b) la capacidad de movimiento de los individuos. Así por ejemplo, el patrón espacial de distribución de muchos árboles está condicionado, entre otros factores, por la capacidad de dispersión de las semillas (Frost & Rydin 1999, Nathan et al. 2000). En árboles en los que las semillas son dispersadas por el viento (variable abiótica), como por ejemplo *Pinus halepensis*, las variaciones estacionales de esta variable abiótica da lugar a patrones de deposición de semillas correlacionadas espacialmente (Nathan et al. 2000). En sistemas en los que la dispersión es de tipo biótico, tampoco la distribución de las bellotas tiene lugar de forma azarosa. En algunas especies del género *Quercus* se ha comprobado que existe correlación espacial en el patrón de distribución de las semillas, provocada tanto por la capacidad de dispersión de los dispersantes, como por la preferencia de estos por determinados microhábitats (Frost & Rydin 1999). También se ha observado que existe correlación espacial en el uso de charcas por determinadas especies de ranas, siendo las charcas que se encuentran a menor de distancia más parecidas en cuanto a la visita por ranas que las más alejadas (Marsh et al. 1999). Estos autores proponen que sería la capacidad de dispersión de las ranas más que las características propias de las charcas la que limitarían la colonización por este tipo de animales (Marsh et al. 1999).

Aunque no encontramos autocorrelación en la densidad de individuos entre años consecutivos, un resultado a destacar es la variabilidad de los niveles de autocorrelación espacial en los distintos años. Así, sólo obtuvimos autocorrelación debida al espacio durante los dos primeros años de muestreo, desapareciendo esta durante el último año. Este resultado pudo deberse a varios procesos. Por un lado, los factores que regulan las poblaciones son variados y la importancia de cada uno de ellos en la regulación puede variar entre años y entre localidades o poblaciones (Randall 1982, Brown 1995, Cappuccino 1995, Solbreck 1995, Hanski 1999). Si esta variabilidad ocurriera de forma independiente entre poblaciones de la planta hospedadora, la autocorrelación espacial no tendría lugar. Por otro lado, hubo una variabilidad temporal en la densidad de *T. lugens* de forma que el tercer año de estudio la densidad de individuos, en general, disminuyó mucho más que en años anteriores. Una disminución en la densidad de individuos en todas las poblaciones de planta hospedadora debido a un evento puntual (de tipo biótico o abiótico) puede provocar una disminución de las diferencias de densidad entre poblaciones que limiten el poder de los análisis.

El resto de este capítulo se desarrolla a partir de los datos obtenidos teniendo en cuenta la autocorrelación

Condiciones climáticas vs calidad del recurso: Causas de la variabilidad en la probabilidad de extinción y la densidad de *T. lugens* entre poblaciones

La distribución de *T. lugens* se encuentra limitada a las zonas altas de Sierra Nevada. Su rango de distribución inferior se localizó en la zona de estudio a los 2475 m de altitud, mientras el límite superior estuvo condicionando por la altitud de la montaña en la que se realizó este estudio. De esta forma, la densidad de individuos aumenta con la altitud hasta aproximadamente los 2850-2900 m, altitud a la cual la densidad se estabiliza e incluso empieza a disminuir levemente. Es en las poblaciones de *H. spinosa* situadas en su cota de distribución inferior donde tuvieron lugar los eventos de extinción registrados en este estudio. Los resultados obtenidos no apoyarían la hipótesis de la disponibilidad de recurso, que predice que las especies que son localmente más abundantes y regionalmente más extendidas utilizan recursos que son igualmente abundantes y ampliamente distribuidas, mientras que las que son localmente más extrañas y con una distribución muy limitada utilizan recursos localmente raros y de distribución limitada (Gaston 1994, Quinn et al. 1997). Sin embargo, *T. lugens* siendo

una especie endémica de las altas cumbres de Sierra Nevada y, por tanto, de distribución limitada es monófaga de una planta de amplia distribución como *H. spinosa*.

Diferentes estudios han puesto de manifiesto que la altitud va a tener importantes efectos en la dinámica poblacional de los insectos, ya que va a afectar a la abundancia y supervivencia de los individuos tanto directa, debido a los cambios de temperatura, humedad etc. (Somme 1989), como indirectamente, mediante su efecto sobre los recursos que explotan estas especies (Karban 1992, Erelli et al. 1998) y sobre la abundancia de parasitoides y depredadores (Randall 1982, Lawton et al. 1987, Ruohomäki et al. 1997). En otras especies se ha observado como los factores que regulan las poblaciones van a ser diferentes dependiendo de la cercanía a los límites de distribución de la especie (Randall 1982). Así, existen diversos ejemplos como el de *Coleophora alticolella*, lepidóptero asociado a Juncaceas, en los que las poblaciones cercanas a su límite de distribución (en este caso superior) se ven afectadas principalmente por las duras condiciones climáticas (factores densidad-independientes), mientras que en el centro de su distribución los factores reguladores van a ser la competencia por el recurso y el parasitismo (factores densidad-dependientes) (Randall 1982). La probabilidad de extinción de esta polilla fue mayor en las zonas de estudio situadas cerca de su límite de distribución superior (Jordan 1962, Randall 1982).

Es evidente que la distribución de *T. lugens* está acotada altitudinalmente, e intentar explicar cuáles son las causas de esta limitación en su distribución es una de las cuestiones básicas a resolver en un estudio de distribución espacial. Los resultados de este estudio muestran que existen al menos dos causas principales que limitan la distribución de esta especie: las limitaciones fisiológicas de los individuos y la disponibilidad de recursos. La variación espacial en la densidad de individuos se ha explicado como una variación de los factores extrínsecos como son, la humedad, temperatura, disponibilidad de recursos etc. (Rhodes & Odum 1996, Wilson et al. 1999). En particular para el gradiente altitudinal, diversos autores proponen que los cambios tanto en la abundancia de los individuos como en la diversidad de especies puede ser debido a varios factores como la reducción del área, la disminución de la productividad, el endurecimiento de las condiciones ambientales, y la disminución de la diversidad del recurso que explotan las especies (Mani 1968, Lawton et al. 1987, McCoy 1990, Wettstein & Schmid 1999). En estudios más específicos sobre dinámica regional se ha propuesto además que el grado de aislamiento de las poblaciones sería

una de las principales características que influyen en la probabilidad de extinción de poblaciones locales (Eber & Brandl 1996, Hill et al. 1996, Hanski 1997, Lawes et al. 2000).

Limitaciones fisiológicas de los individuos

En la mayoría de los trabajos en los que se analizan las causas relacionadas con la extinción de determinadas poblaciones locales obtienen que es el grado de aislamiento de las poblaciones la principal causa de las extinciones (Sjögren 1991, Eber & Brandl 1996, Hill et al. 1996, Hanski 1997, Lawes et al 2000), y en muy pocos trabajos esta relación entre el grado de aislamiento y la tasa de extinción no existió (Förare & Solbreck 1997, Nouhuys & Hanski 1999).

Las dos variables analizadas para *T. lugens*, la probabilidad de extinción y la densidad de individuos, estuvieron relacionados con la orientación de la población de *H. spinosa*. Sin embargo, ninguna de las características de las poblaciones de la planta hospedadora estuvieron relacionadas con la orientación. En la zona de estudio, tanto el tamaño de las poblaciones de *H. spinosa* (efecto area), como la distancia entre ellas (efecto aislamiento), como el tamaño y la densidad de las plantas (efecto calidad del recurso) fueron iguales en las poblaciones situadas en ambas orientaciones. Este resultado nos lleva a la conclusión de que las limitaciones fisiológicas de *T. lugens* en la zona de estudio es una de las principales limitaciones de la especie a la hora de su distribución. La variación en la densidad de individuos entre poblaciones así como la probabilidad de extinción parecen estar relacionados con la cantidad de insolación que recibe la población. De esta forma, las poblaciones localizadas en la solana (más horas de exposición diaria) fueron las que presentaron una mayor densidad individuos. La relación entre el grado de insolación recibida y la extinción también se conoce para otras especies de insectos como polillas (Förare & Solbreck 1997) e incluso para vertebrados, como por ejemplo ratones (Lima et al. 1996).

La temperatura va a afectar a todos los procesos que atañen a los insectos, desde el crecimiento y el desarrollo hasta la actividad (Honek 1996, Speight et al. 1999, Virtanen 1999). Desarrollarse en ambientes más fríos implica un crecimiento más lento (Leather et al. 1993, Mani 1968, Honek 1996, Speight et al. 1999). En condiciones de alta montaña en los que el período de actividad esta muy restringido a los meses de verano un retraso en el desarrollo puede tener importantes consecuencias para estas



especies. En especial, teniendo en cuenta que, como muestran los resultados, la actividad de *T. lugens* tiene lugar entre los meses de Julio a Octubre, en este corto período de tiempo los individuos deben alcanzar la madurez sexual, emparejarse y realizar las puestas. Pero esta limitación es mucho mayor para las larvas, las cuales están activas en la población durante menos de un mes. Este corto período de desarrollo coincide con el observado para otras especies del mismo género (Chevin 1994), pero contrasta con la descripción de ciclos de vida largos y de lento desarrollo característicos de las especies adaptadas a la alta montaña (Mani 1968, Somme 1989).

El clima, como ocurre con la mayoría de las especies (Brown 1995, Bryant et al. 1997, Quinn et al. 1997), es uno de los factores más importantes que controlan la distribución de *T. lugens*. En este caso, no sólo tuvo un efecto a nivel global delimitando su rango de distribución (en este caso altitudinal), sino que dentro de este rango la distribución de la abundancia de individuos fue parcheada debido a la heterogeneidad entre poblaciones de las condiciones climáticas a las que se ven sometidas.

Disponibilidad de los recursos

T. lugens es una especie cuyo límite inferior de distribución coincide con el centro de distribución de su planta hospedadora en Sierra Nevada, mientras que su máximo de distribución coincide con el límite superior de ésta. La colonización de poblaciones de la planta hospedadora situadas a menor altitud está limitada no por la calidad del recurso (a estas altitudes presentaron una mayor densidad de plantas por población lo que representa, por tanto, una mayor cantidad de recurso disponible, algo de suma importancia ya que *T. lugens* se alimenta exclusivamente de *H. spinosa*), sino por otros factores, siendo el más claro las limitaciones fisiológicas de los individuos. Este fenómeno no es inusual, ya que la mayoría de las especies herbívoras presentan un rango de distribución menor del que presentan sus plantas hospedadoras (Hill & Hodkinson 1992, Harrison 1997, Hodkinson 1997, Quinn et al. 1997, Cowley et al. 2000, Menéndez & Thomas 2000). Sin embargo, esta distribución usualmente coincide con las zonas donde el recurso es más abundante o de mejor calidad (Harrison 1997, Hodkinson 1997, Quinn et al. 1997, Cowley et al. 2000, Menéndez & Thomas 2000). Estas diferencias en la distribución pueden ser la consecuencia de que las dos especies

implicadas, *H. spinosa* y *T. lugens*, presenten diferentes requerimientos ecológicos (Hodkinson 1997, Cowley et al. 2000).

Sin embargo, aunque la distribución de *T. lugens* esta acotada inferiormente, dentro de su rango de distribución estuvieron relacionadas positivamente, de forma que poblaciones con una mayor densidad de plantas tuvieron una mayor densidad de hembras. Estudios similares realizados con especies de mariposas muestran que la probabilidad de que una población esté colonizada va a depender de la calidad de los recursos dentro de cada población más que del grado de aislamiento o el tamaño de la población (Dennis & Eales 1999). La selección por parte de la hembra de poblaciones de *H. spinosa* con una mayor cantidad de recursos es uno de los resultados esperados ya que usualmente son las hembras las que están más limitadas por la cantidad y calidad del recurso debido a que deben buscar los mejores lugares para realizar la puesta (Speight et al. 1999, Schoonhoven et al. 1998).

Pero es dentro de población donde hemos observado que la calidad y cantidad del recurso va a condicionar las preferencias de los individuos. Las plantas de *H. spinosa* de mayor tamaño tuvieron una mayor probabilidad de contener *T. lugens* que plantas más pequeñas dentro de la misma población. Esta selección de plantas de mayor tamaño, tanto para alimentarse como para realizar las puestas, se ha observado en otras especies de insectos fitófagos (Hayson & Coulson 1997, McMillin & Wagner 1998, Menéndez & Thomas 2000), y puede estar provocada por varias razones. Así, plantas de mayor tamaño proporcionan una mayor cantidad de recursos tanto para los adultos como para las larvas (Hayson & Coulson 1997, McMillin & Wagner 1998), y una mejor protección frente a las condiciones climáticas y a los depredadores (Schoonhoven et al. 1998).

Sin embargo, hubo poblaciones en las que no hubo una selección por la planta hospedadora atendiendo a su tamaño. Esta variabilidad en la respuesta obtenida puede ir asociada a la variabilidad en las características intrínsecas de las poblaciones. Nuestros resultados muestran que las poblaciones de plantas hospedadoras no sólo fueron diferentes en cuanto a su distribución geográfica sino en la densidad de plantas y en el tamaño medio de las plantas. Diferentes condiciones ambientales (temperatura, régimen de luz, agua etc.) pueden afectar a la calidad nutricional de las plantas alterando la concentración de metabolitos primarios y secundarios en sus tejidos (Karban 1992, Erelli et al. 1998). Numerosos trabajos demuestran que los cambios en la concentración

de metabolitos, las diferencias genéticas entre poblaciones, así como la presencia o ausencia de determinados depredadores afectan de forma importante tanto a la abundancia como a la supervivencia y desarrollo de los insectos fitófagos (Karban 1992, Hatcher et al. 1994, Reynolds & Crossley 1997, Clark & Messina 1998, Erelli et al. 1998).

Extinción vs densidad de *T. lugens*: La importancia de la variabilidad temporal

La tasa de extinción de *T. lugens* en las poblaciones de *H. spinosa* fue bastante baja. Este resultado puede deberse a dos factores: Primero, esta característica podría indicar que las poblaciones están lo suficientemente conectadas como para que el flujo de individuos entre ellas sea lo suficientemente grande que impida la pérdida total de individuos en la población más de un año consecutivo. Esta dinámica es lo que se conoce como efecto rescate (rescue effect), en el que las altas tasas de migración previenen de la extinción a otras poblaciones locales (Stacey et al. 1997, Appelt & Poethke 1997). Algunos autores mediante modelos de simulación de múltiples variables han obtenido que un número muy bajo de inmigrantes, cinco o seis adultos por año, permitirían a poblaciones locales persistir en ambientes estocásticos en los que de otro forma se extinguirían (Stacey et al. 1997). En segundo lugar, cabría pensar en la gran resistencia a la extinción de las poblaciones estudiadas a pesar de la fluctuación tan alta en la densidad de individuos característica de todas las poblaciones. Esta resistencia podría ser el reflejo de la gran adaptación de *T. lugens* a la variabilidad ambiental, rasgo a su vez característico e imprescindible en las especies de alta montaña, sometidas a altas fluctuaciones de temperatura e insolación tanto estacional como anual.

La probabilidad de que *T. lugens* se extinga en una determinada población de *H. spinosa* estuvo relacionada significativamente con el coeficiente de variación de la densidad de individuos. Así, cuanto mayor fue el coeficiente de variación mayor fue también la probabilidad de extinción, de forma que poblaciones más inestables presentan una menor capacidad de recuperación tras una perturbación (Lawton 1995). Aunque algunos estudios obtienen una correlación positiva entre extinción y la variabilidad en los patrones de abundancia poblacional (Sjögren 1991), en otros estudios la correlación fue negativa (Lima et al. 1996) o no existió correlación (Kindvall 1996). La variabilidad temporal en el tamaño de las poblaciones locales debe verse como un indicador de los mecanismos que afectan a la probabilidad de extinción

más que como un predictor directo de la extinción, como se ha estado viendo hasta ahora (Kindvall 1996, Lima et al. 1996).

A pesar de que una de las causas más comunes que suelen llevar a la extinción a una determinada especie al aumentar la variabilidad temporal en la densidad de los organismos serían la distancia entre poblaciones (Sjögren 1991, Eber & Brandl 1996, Hill et al. 1996, Hanski 1997, Dennis & Eales 1997, Lawes et al 2000), la inestabilidad ambiental (estocasticidad) y el tamaño de la población (Sjögren 1991, Eber & Brandl 1996, Hill et al. 1996, Hanski 1997, Dennis & Eales 1997, Lawes et al 2000), los resultados obtenidos muestran que no hubo ninguna relación entre coeficiente de variación ni con el grado de aislamiento de las poblaciones, ni con la extinción o la densidad de individuos (tamaño de la población). Esta independencia de las tasas de extinción con la densidad de la población se ha obtenido para *Metrioptera bicolor*, especie de ortóptero que se caracteriza por su baja tasas de dispersión (Kindvall 1996).

Parece que la abundancia de individuos en cada uno de los años dependió de las condiciones intrínsecas de cada población, ya que incluso poblaciones situadas las mismas cotas de altitud no presentaron los mismos patrones de variación (Figuras 5.1). Este resultado apoya la idea de que la mayoría de las interacciones van a ocurrir dentro de cada una de las poblaciones locales (Hanski 1999, Lewis et al. 1997, Stacey et al. 1997), de forma que serían las interacciones intra e interespecíficas, (Hassel & Wilson 1997, Pacala & Levin 1997, Wiklund et al. 1998, Wilson et al. 1999), así como los cambios en la calidad del hábitat debido tanto a factores intrínsecos como extrínsecos (Pulliam 1988, 1996), los que condicionan esta variación espacial.

Dinámica regional

En nuestro trabajo la orientación de las poblaciones aparece como un factor muy importante que controla en parte la dinámica poblacional de *T. lugens*. Además, como ya hemos visto, la calidad del hábitat es variable entre las poblaciones, no tanto, como ya hemos visto por la la cantidad de alimento disponible sino por las condiciones abióticas requeridas para el establecimiento de *T. lugens*. Es decir, en este caso no es el tamaño poblacional el que hace que la probabilidad de extinción de una determinada población sea mayor sino la disposición espacial de esas poblaciones. Las variaciones obtenidas en la densidad de individuos entre poblaciones podría por tanto explicarse según un mecanismo fuente-sumidero o fuente pseudo-sumidero (Pulliam 1988, 1996,

Watkinson & Sutherland 1995), según las cuales poblaciones de mayor calidad mantendrían poblaciones estables que se encontrarían en equilibrio, y en los que las tasas de emigración son altas y las tasas de inmigración serían nulas. Estas poblaciones fuente son los que proveerían de individuos a otras poblaciones de peor calidad que los rodean y que de otra forma serían incapaces de mantener poblaciones estables (Pulliam 1988, 1996). En nuestro caso, las poblaciones localizadas a menor altitud actuarían como sumideros, de forma que estas poblaciones de plantas hospedadoras no estarían ocupadas por auténticas poblaciones de *T. lugens*, sino que los individuos censados son inmigrantes de poblaciones cercanas que colonizan continuamente estas poblaciones. Este resultado podría deberse a que este estudio contempla todo el rango de distribución de *T. lugens*, por lo que serían los límites de esta distribución donde estarían teniendo lugar los eventos de extinción. Es frecuente que una misma especie presente más de una estructura poblacional dependiendo de la escala de estudio (Förare & Solbreck 1997, Baillie et al. 2000, Menéndez & Thomas 2000, Thomas & Kunin 1999), por tanto, es necesario realizar trabajos en los que la escala espacial se tenga en cuenta si queremos entender realmente cuál es la distribución de la especie.

Para determinar realmente cuál es la estructura de la población de *T. lugens* serían necesarios futuros trabajos en los que se analice no sólo el patrón de distribución espacial de la especie, sino en los que se tengan en cuenta medidas directas de los procesos de migración, e incluso, de diferencias genéticas (Lewis et al. 1997).

Conclusión

T. lugens presenta una distribución altitudinal característica de una especie de alta montaña, con un límite inferior de distribución situado a los 2475 m de altitud y sin límite superior de altitud. Los factores determinantes de esta distribución actuaron a diferentes escalas espaciales. A nivel global, la distribución de *T. lugens* a lo largo del valle del San Juan estuvo condicionada por los requerimientos fisiológicos de los individuos y no por la calidad y cantidad del recurso que explota. Sin embargo, dentro de su rango de distribución (entre poblaciones), tanto los requerimientos fisiológicos de los individuos como la disponibilidad y calidad del alimento controlaron la densidad y incluso la probabilidad de extinción de esta especie en cada una de las poblaciones. Dentro de población, es la calidad del recurso la que condiciona la distribución de los individuos. En general las tasas de extinción fueron muy bajas, siendo las poblaciones

en las que la oscilación en la densidad de individuos fue más alta donde esta probabilidad de extinción fue mayor independientemente del tamaño de la población. Además, este estudio pone de manifiesto que es imprescindible tener en cuenta la autocorrelación espacial en el estudio de distribución y dinámica poblacional de las especies si queremos realmente descubrir cuáles son los factores que van a afectar y condicionar esta distribución.

BIBLIOGRAFÍA

- Allison P. D. 1999. Logistic regression using the SAS® system. SAS Institute Inc., Cary, NC, EEUU, 288 pp.
- Andrewartha H. & L. Birch 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, Chicago, 782 pp.
- Appelt M. & H. J. Poethke 1997. Metapopulation dynamics in a regional population of the bluewinged grasshopper (*Oedipoda caerulescens*; Linnaeus, 1758). *Journal of Insect Conservation* 1: 205-214.
- Baillie S., W. Sutherland, S. Freeman, S. Gregory & E. Paradis. Consequences of large-scale processes for the conservation of bird populations. *Journal of Applied Ecology* 37: 88-102.
- Baguette M., S. Petit & F. Quéva 2000. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology* 37: 100-108.
- Bjørnstand O. N., H. Andreassen & R. Ims. Effects of spatial patchiness and connectivity on the spatial ecology of the root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67: 127-140.
- Brown J. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 269 pp.
- Bryant S., C. Thomas & J. Bale 1997. Nettle-feeding nymphalid butterflies: temperature, development and distribution. *Ecological Entomology* 22: 390-398.
- Cappuccino N. 1995. Novel approaches to the study of population dynamics. En: Cappuccino N. & P. Price (eds.), *Population dynamics*. Academic Press, California, USA, pp 3-16.

- Casgrain P. & P. Legendre 2000. The R package for multivariate and spatial analysis, version 4.0. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, Canada, 93 pp.
- Clark T. L. & F. J. Messina 1998. Plant architecture and the foraging success of ladybird beetles attacking the russian wheat aphid. *Entomologia experimentalis et Applicata* 86: 153-161.
- Coulson T., S. Albon, J. Pilkington & T. Clutton-Brock 1999. Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. *Journal of Animal Ecology* 68: 658-671.
- Cowley M., R. Wilson, J. León-Cortés, D. Gutiérrez, C. Bulman & C. Thomas 2000. Habitat-based statistical models for predicting the spatial distribution of butterflies and day-flying moths in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* 37: 60-72.
- Chevin H. 1994. Food selection and life-cycle of the old world *Timarcha* Latreille, 1829 (Col. Chrysomelidae). En: Jolivet P., M. Cox & E. Petitpierre (eds.), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publishers, Holanda, pp 533-539.
- Dennis R. & H. Eales 1997. Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera: Satyrinae): habitat quality matters as much as patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation* 1: 167-176.
- Dennis R. & H. Eales 1999. Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullida* determined from geographical and ecological data. *Biological Conservation* 87: 295-301.
- Denno R. & M. Peterson 1995. Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics. En: Cappuccino N. & P. Price (eds.), Population dynamics. Academic Press, California, EEUU pp 113-130.
- Eber S. & R. Brandl 1996. Metapopulation dynamics of the tephritid fly *Urophora cardui*: an evaluation of incidence-function model assumptions with field data. *Journal of Animal Ecology* 65: 621-630.
- Erelli M., M. Ayres & G. Eaton 1998. Altitudinal patterns in host suitability for forest insects. *Oecologia* 117: 133-142.
- Förare J. & C. Solbreck 1997. Population structure of a monophagous moth in a patchy landscape. *Ecological Entomology* 22: 256-263.

- Fortin M. J. & J. Gurevitch 1992. Mantel test: spatial structure in field experiments. En: Scheiner S. M. & J. Gurevitch (eds), Design and analysis of ecological experiment. Chapman & Hall, NY, EEUU, pp 342-359.
- Frost I. & H. Rydin 1999. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Écoscience* 7: 34-88.
- Gaston K. 1994. Rarity. Chapman & Hall, London, UK, 205.
- Gómez, J.M. & R. Zamora. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effect on a mutualistic system. *Oecologia* 91:410-418.
- González-Megías, A. & J.M. Gómez 2001. Adult and larval plant range and preference in *Timarcha lugens* (Coleoptera: Chrysomelidae): strict monophagy on an atypical host. *Annals of the Entomological Society of America* 94: 110-115.
- Hatcher P., N. Paul, P. Ayres & J. Whittaker 1994. The effect of a foliar disease (rust) on the development of *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ecological Entomology* 19: 349-360.
- Hanski I. 1996. Metapopulation Ecology. En: Rhodes O., R. Chesser & M. Smith (eds.), Population dynamics in ecological space and time. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 13-43.
- Hanski I. 1997. Predictive and practical metapopulation model: the incidence function approach. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), Spatial Ecology. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 21-45.
- Hanski I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford University Press, New York, 313 pp.
- Harrison S. 1994. Metapopulations and conservation. En: Edwards P. J., R. M. May & N. R. Webb (eds.), Large-scale ecology and conservation biology. Blackwell Science Press, Oxford, UK pp 111-128.
- Harrison S. 1997. Persistent, localized outbreaks in the western tussock moth *Orgyia vestusta*: the roles of resource quality, predation and poor dispersal. *Ecological Entomology* 22: 158-166.
- Hassel M. & H. Wilson 1997. The dynamics of spatially distributed host-parasitoid systems. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), Spatial Ecology. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 75-110.
- Hayson K. & J. Coulson 1997. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology* 23: 377-385.

- Hill J. K & I. D. Hodkinson 1992. Effects of temperature on phenological synchrony and altitudinal distribution of jumping plant lice (Hemiptera: Psylloidea) on dwarf willow (*Salix lapponum*) in Norway. *Ecological Entomology* 20: 237-244.
- Hill J. K., C. Thomas & O. Lewis 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology* 65: 725-735.
- Hodkinson I. 1997. Progressive restriction of host plant exploitation along a climatic gradient: the willow psyllid *Cacopsylla groenlandica* in Greenland. *Ecological Entomology* 22: 47-54.
- Holyoak M. 2000. Habitat patch arrangement and metapopulation persistence of predators and prey. *American Naturalist* 156: 378-389.
- Jordan A. M. 1962. *Coleophora alticolella* Zell. (Lepidoptera) and its food-plant *Juncus squarrosus* L. in the northern Pennines. *Journal of Animal Ecology* 31: 293-304.
- Karban R. 1992. Plant variation: Its effects on populations of herbivorous insects. En: Fritz R. & E. Simms (eds.), *Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 195-215.
- Keeling M. 1999. Spatial models of interacting populations. En: McGlade J. (ed.), *Advanced Ecological Theory. Principles and applications*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 64-99.
- Kindvall O. 1996. Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation. *Ecology* 77: 207-214.
- Lancaster J. 2000. Geometric scaling of microhabitat patches and their efficacy as refugia during disturbance. *Journal of Animal Ecology* 69: 442-457.
- Lawes M., P. Mealin & S. Piper 2000. Path occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in south Africa. *Conservation Biology* 14:1088-1098.
- Lawton J. H. 1995. Population dynamics principles. En: Lawton J. H. & R. M. May (eds.), *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp 147-163.
- Lawton J. H., M. McGarvin and P. A. Heads 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *Journal of Animal Ecology* 56: 147-160.
- Leather S. R., K. F. A. Walters & J. S. Bate 1993. *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 255 pp.

- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm. *Ecology* 1659-1673.
- Legendre P. & M. Troussellier 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: Modelling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography* 33: 1055-1067.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Levins R. 1970. Extinction. En: Gerstenhaber M. (eds.), *Lectures on Mathematics in the life sciences*. American Mathematical Society, Providence, RI, pp 77-107.
- Lewis O., C. Thomas, J. Hill, M. Brookes, T. Crane, Y. Graneau, J. Mallet & O. Rose 1997. Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus*. *Ecological Entomology* 22: 283-293.
- Lima M., P. Marquet & F. Jaksic 1996. Extinction and colonization processes in subpopulations of five neotropical small mammal species. *Oecologia* 107: 197-203.
- McArdle B. H., K. J. Gaston & J. H. Lawton 1990. Variation in the size of animal populations: patterns, problems and artefacts. *Journal of Animal Ecology* 59: 439-454.
- Mani M. S. 1968. Ecology and biogeography of high altitude insects. Series entomologica, volume 4. Dr. W. Junk N. V. Publishers, The Hague, Holanda, 527 pp.
- Marquet P. & J. Velasco-Hernández 1997. A source-sink patch occupancy metapopulation model. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 371-380.
- Marsh D., E. Fegraus & S. Harrison. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Animal Ecology* 68: 804-814.
- McCallum H. 2000. Population parameters, estimation for ecological models. Blackwell Science. Oxford, UK, 348 pp.
- McCoy E. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313-322.
- McMillin J. & M. Wagner 1998. Influence of host-plant vs. natural enemies on the spatial distribution of the sawfly, *Neodiprion autumnalis*. *Ecological Entomology* 23: 397-408.

- Menéndez R. & C. Thomas 2000. Metapopulation structure depends on spatial scale in the host-specific moth *Wheeleria spilodactylus* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Journal of Animal Ecology* 69: 935-951.
- Mueller L. D. & A. Joshi 2000. Stability in model populations. Princeton University Press. Princeton, EEUU, 319 pp.
- Murrell D. & R. Law 2000. Beetles in fragmented woodlands: a formal framework for dynamics of movement in ecological landscapes. *Journal of Animal Ecology* 69: 471-483.
- Nathan R., U. Safriel, I. Noy-Meir & G. Schiller 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* 81: 2156-2169.
- Nouhuys S. V. & I. Hanski 1999. Hot diet affects extinctions and colonizations in a parasitoid metapopulation. *Journal of Animal Ecology* 68: 1248-1258.
- Pacala S. & S. Levin 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial Ecology*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 204-232.
- Pulliam H. R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- Pulliam H. R. 1996. Sources and sinks: Empirical evidence and population consequences. En: Rhodes O., R. Chesser & M. Smith (eds.), *Population dynamics in ecological space and time*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 45-69.
- Quinn R., J. Gaston & D. Roy 1997. Coincidence between consumer and host occurrence: macrolepidoptera in Britain. *Ecological Entomology* 22: 197-208.
- Randall M. 1982. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology* 51: 993-1016.
- Reynolds B. & C. Crossley 1997. Spatial variation in herbivory by forest canopy arthropods along an elevational gradient. *Community and Ecosystem Ecology* 26: 1232-1239.
- Rhodes O. & E. Odum 1996. Spatiotemporal approaches in ecology and genetics: the road less traveled. En: Rhodes O., R. Chesser & M. Smith (eds.), *Population*

- dynamics in ecological space and time. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 1-8.
- Roughgarden J., S. Gaine & H. Possingham 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460-1466.
- Ruohomäki K., T. Virtanen, P. Kaitaniemi & T. Tammaru 1997. Old mountains birches at high altitudes are prone to outbreaks of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae). *Environmental Entomology* 26: 1096-1104.
- SAS Institute Inc. 1997. SAS/STAT® software: Changes and Enhancements through release 6.12. SAS Institute Inc., Cary, NC, EEUU, 1167 pp.
- Schoener T. & Spiller S. 1992. Is extinction rate related to temporal variability in population size? An empirical answer for orb spider. *American Naturalist* 139: 1176-1207.
- Schoonhoven L. M., T. Jermy & J. van Loon 1998. Insect-plant biology. From physiology to evolution. Chapman & Hall, London, UK, 409 pp.
- Siegel S. & N. J. Castellan 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences, 2nd edition. MacGraw-Hill International Edition, 399 pp.
- Sjögren P. 1991. Extinction and isolation gradients en metapopulations: the case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of Linnean Society* 42: 135-147.
- Stacey P., V. Johnson & M. Taper 1997. Migration within population: The impact upon local population dynamics. En: Hanski I. & M. Gilpin (eds.), *Metapopulation biology*. Academic Press, EEUU, pp 267-291
- Thomas C. & W. Kunin 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* 68: 647-657.
- Tilman D., C. Lehman & P. Kareiva 1997. Population dynamics in spatial habitats. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial Ecology*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 3-20.
- Watkinson A. R. & Sutherland W. J. 1995. Sources, sinks and pseudo-sinks. *Journal of Animal Ecology* 23: 365-380.
- Wettstein W. & B. Schmid 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36: 363-373.
- Wiens J. A., N.C. Stenseth, B. van Horne & R. A. Ims 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66:369-380

- Wiklund C., N. Kjellén & E. Isakson 1998. Mechanisms determining the spatial distribution of microtine predators on the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology* 67: 91-98.
- Wilson W., S. Harrison, A. Hastings & K. McCann 1999. Exploring stable patterns formation in models of tussock moth populations. *Journal of Animal Ecology* 68: 94-107.
- Wilbur H. 1996. Multistage life cycles. En: Rhodes O., R. Chesser & M. Smith (eds.), *Population dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 75-108.



**Capítulo 6: Variabilidad espacio-temporal en los patrones de
abundancia de *Timarcha lugens***



INTRODUCCIÓN

Una de las características más generales de las poblaciones naturales es su variabilidad tanto en el espacio como en el tiempo (Turchin 1995, Rhodes & Odum 1996, Tilman et al. 1997, Lundberg et al. 2000). Sin embargo, las poblaciones son diferentes unas de otras en la forma en la que su tamaño varía (Turchin 1995, Lundberg et al. 2000). Las causas de esta variabilidad son múltiples y van a afectar no sólo a la densidad de individuos dentro de la población, sino al comportamiento que van a presentar éstos (Memmott et al. 1995, Sillén-Tullberg & Solbreck 1990, Krasnov & Shenbrot 1997, Crist & Ahern 1999, Speight et al. 1999). Temporalmente tienen lugar, sobre todo en las regiones templadas, grandes cambios en los factores climáticos, los cuales van a controlar las poblaciones tanto de forma directa, por su efecto en los individuos, como de forma indirecta mediante su efecto en los recursos (Whicker & Tracy 1987, Turchin 1998, Speight et al. 1999). En animales poiquiloterms como los insectos, la variabilidad en los rangos de temperatura es determinante tanto para la supervivencia como para el desarrollo de los individuos (Speight et al. 1999, Spicer & Gaston 1999). Pero no sólo existen limitaciones de tipo fisiológico, ya que esta variabilidad en las condiciones abióticas también determina la actividad de otras especies de la comunidad con las que interactúan (Harrison 1997, Schoonhoven et al. 1998). Así, las poblaciones de artrópodos pueden variar sus densidades dentro de un mismo hábitat debido tanto a un cambio en la cantidad y calidad de sus recursos (tanto anual como estacionalmente), como a una variación en la abundancia o efectividad de sus depredadores (Karban 1992, Stiling & Rossi 1995, Harrison 1997, Polis et al. 1998).

Pero también existe variabilidad espacial en la densidad de los individuos, la cuál puede estar originada por diversas causas, siendo una de ellas la variabilidad en la distribución de los recursos (Brown 1995, Hanski 1997, 1999, Harrison 1997, Polis et al. 1998, Schooley et al. 2000). Esta distribución de los recursos afectará a la densidad de los individuos y por ello a la amplitud del rango de distribución de las especies (Brown 1984, Hanski et al. 1993, Kolasa & Waltho 1998). Esta heterogeneidad no tienen lugar sólo a escala de paisaje, sino que también se manifiesta en escalas espaciales menores (Levin 2000, Schoonhoven et al. 1998). De este modo, en insectos fitófagos su abundancia y su distribución van a depender, entre otros factores, de la abundancia y de la distribución de las plantas de las que se alimentan (Kuussaari et al. 2000). La heterogeneidad en este caso no sólo estaría determinada por la ubicación espacial de las plantas dentro de la población, sino, por características intrínsecas de



cada planta individual como son el tamaño, la edad, la cantidad de compuesto químicos etc. (Memmott et al. 1995, Schoonhoven et al. 1998, Kuussaari et al. 2000). Es decir, en una población de plantas hospedadoras no todas las plantas son iguales desde el punto de vista de los insectos que se alimentan de ella (Schoonhoven et al. 1998). Es de esperar que plantas de mayor calidad sporten más individuos y rque en ellos se produzca un mayor número de cópulas más cópulas de las que se esperarían si la distribución de los individuos fuera al azar (Quiring & Butterworth 1994, Quiring et al. 1998).

Sin embargo, la capacidad de selección va unida a la capacidad de movimiento de los individuos. Especies en las que alguna de las fases del ciclo vital es sésil o que posee una capacidad de movimiento limitada tendrán también limitada la capacidad de selección al no poder desplazarse grandes distancias (Mani 1968, Speight et al.1999). Muchos insectos han perdido la capacidad de volar y este rasgo parece estar relacionado con la estabilidad del hábitat en el que viven (Speight et al.1999). En otros casos la causa de este apterismo es debida a una cuestión energética como ocurre en lugares de donde las temperaturas son extremas y/o se producen fuertes vientos ocurre en zonas de alta montaña y desiertos, donde el coste de volar es demasiado alto como etc. (Mani 1968, Wagner & Liebherr 1992, Speight et al 1999). Este apterismo beneficioso para el mantenimiento de la energía, afecta sin embargo de forma negativa a otros rasgos de los individuos como es la capacidad de dispersión (Mani 1968, Wagner & Liebherr 1992).

El estudio del movimiento de los individuos en respuesta a la estructura espacial de su ambiente es un paso crítico para entender los procesos que determinan la distribución espacial y la dinámica poblacional de las especies (Turchin 1991, Crist et al. 1992, Isard et al. 2000, Jonsen & Taylor 2000). La relación de cada individuo con otros individuos de la misma u otra especie de la comunidad va a estar determinado en gran parte por el comportamiento que presente este individuo a la hora de desplazarse (Turchin 1991, Crist et al. 1992, Jonsen & Taylor 2000). Estas diferencias en el comportamiento de cada individuo pueden ayudar a determinar si la población sería capaz de persistir tras un cambio en la estructura espacial derivado, por ejemplo, de la pérdida o fragmentación del hábitat (Hanski et al. 1994, Doak 2000, Jonsen & Taylor 2000).

En el capítulo anterior estudiamos los patrones de variación en la abundancia de *T. lugens* a una escala espacial amplia, entre poblaciones de su planta hospedadora. En este capítulo se pretende estudiar la variación espacial y temporal en la abundancia y distribución de este coleóptero a una escala espacial inferior, dentro de una única

población de *H. spinosa*. Los objetivos del capítulo son: 1) Estimar el número de individuos activos en la población, diferenciando entre sexos, a lo largo del período de estudio; 2) Estimar el período de actividad reproductiva de los individuos; 3) Explorar la capacidad de movimiento de los individuos dentro de la población de plantas hospedadoras, comprobando si hubo diferencias entre sexos; 4) Comprobar si los individuos seleccionaron unas plantas frente a otras, y si esta selección se mantuvo entre años.

MÉTODOS

Zona de estudio

La zona de estudio se sitúa en una población de *Hormathophylla spinosa* que se encuentra localizada en el Valle del San Juan (Parque Nacional de Sierra Nevada, Granada), a una altitud de 2875 m sobre el nivel del mar. Esta población ocupa un área de 7000 m², siendo el porcentaje de cobertura vegetal del 8.41%, representando *H. spinosa* alrededor del 90% de la cobertura vegetal. Las especies más abundantes después de *H. spinosa* fueron *Thymus serpylloides*, *Juniperus communis* y *Sideritis glacialis*. Los espacios entre plantas están representados casi exclusivamente por roca madre. El tamaño medio de los individuos de *H. spinosa* fue de 3221.35 ± 76.3 cm³. La distancia promedio entre individuos de *H. spinosa* más cercanos es 110 ± 7 cm (rango: 1-300, n = 112 plantas).

Diseño de muestreo y análisis de las muestras

El estudio se llevó a cabo durante 1997 y 1998, en todos los meses en los que no hubo nieve cubriendo la población de estudio. Durante el primer año de estudio no se empezó el muestreo hasta una semana más tarde de la retirada de la nieve. La frecuencia de muestreo fue de un censo cada seis u ocho días aproximadamente desde finales de Junio a principios de septiembre en 1997, y de cuatro a siete días (excepto en los muestreos de Agosto que se realizaron cada 10 días) desde finales de Junio hasta finales de Septiembre en 1998. En cada muestreo se revisaban las plantas de la población y se anotaba el número de individuos de *T. lugens* presentes en cada planta, así como la actividad que estaban realizando (alimentación, descanso, cópula). Las plantas en las que se encontraron individuos eran marcadas con una etiqueta para poder ser reconocidas individualmente. A lo largo del período de estudio se habían marcado individualmente 61 pies de planta de *H. spinosa*, anotándose tanto el tamaño de la

planta, como la distancia a cada una de los otros individuos de *H. spinosa* marcados. El tamaño de la planta se presenta como el volumen (en cm^3), calculado a partir de la altura y los dos diámetros mayores de cada pie de planta individual. Para que los muestreos fueran comparables se intentó mirar en cada muestreo el mismo número aproximado de plantas.

Cada uno de los individuos de *T. lugens* encontrado era marcado de forma individual mediante un rotulador indeleble (Penol 52 Paint-Marker X-Fine). Cada individuo se identificaba con un número hasta llegar a los 100 individuos. A partir de este momento, los dos primeros números eran sustituidos por una letra, siguiendo el orden alfabético. Así, el individuo 100 fue marcado como A0, el 110 como B0, y así sucesivamente. Los números se realizaban en la parte abdominal del individuo para evitar el posible efecto de atracción que estas marcas situadas en zonas más visibles pudieran tener sobre los depredadores. El tiempo aproximado empleado para el marcaje de un individuo fue de unos 20 segundos. Una vez marcados eran colocados durante 30 segundos en una placa de Petri para permitir que la marca quedara completamente seca. Transcurrido este tiempo se dejaba al individuo en la parte superior de la planta en la que fue encontrado inicialmente, ya que aunque en ninguno de los casos observamos que los individuos abandonaran las plantas una vez liberados, al dejarlos sobre la parte superior los individuos que no reanudaban inmediatamente su actividad anterior (alimentación, cópula, etc.), se deslizaban hasta el interior de la planta hasta sentirse seguros y reanudar la actividad. Esta técnica fue probada anteriormente con individuos de la misma especie en el laboratorio para determinar el posible efecto de las marcas utilizadas sobre la supervivencia y la edad de mortalidad de los individuos. Para ello, de otra población situada a la misma cota de altitud, se llevaron al laboratorio 20 individuos de la especie objeto de estudio, de los cuales diez individuos fueron marcados individualmente y otros diez fueron utilizados como control. Todos los individuos sobrevivieron en el laboratorio durante un tiempo mayor al que duró el estudio de campo sin observarse ningún comportamiento anómalo ni efecto alguno sobre ningún rasgo entre los individuos.

En cada una de las revisiones se anotaba para cada individuo la planta en la que se encontraba. Los individuos nuevos encontrados en cada muestreo eran marcados anotándose la fecha y la planta en la que era encontrado. En 1998, se midieron con calibre digital cada uno de los individuos, anotándose la longitud total del individuo así como la longitud del pronoto.

Calculamos la media del número de individuos por planta sumando el número de individuos encontrados en cada planta y dividiendo por el número de muestreos en los que esa planta fue muestreada. La densidad de individuos por planta se calculó como el número medio de individuos por cm^3 de planta. Para ello dividimos el número medio de individuos por planta por el volumen de la planta.

Análisis estadístico

Para determinar el tamaño de la población de *T. lugens*, tanto en general como de cada uno de los sexos, se utilizó el método de captura-recaptura estándar para poblaciones abiertas, método de Jolly-Seber (Jolly 1965, Seber 1973). Este método permite estimar el tamaño diario de la población así como la tasa de residentes, definida como la probabilidad de que un individuo continúe vivo en la población. Este modelo asume que todos los individuos deben tener la misma probabilidad de ser capturados y que la probabilidad de un individuo de sobrevivir es independiente de la edad, aunque puede variar diariamente.

Comparamos la distribución temporal de la abundancia estimada de machos con la de hembras de *T. lugens* dentro de cada año, y de la abundancia estimada total y de cada sexo entre años (1997 vs 1998), mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Elegimos este análisis por ser la prueba con mayor potencia estadística para tamaños de muestras pequeños (Siegel & Castellan 1988). Para comparar entre años sólo utilizamos los nueve muestreos comprendidos entre el 10 de Julio y el 7 de Septiembre.

Las diferencias en la abundancia estimada de individuos entre ambos años fue comparada mediante un análisis de contingencia usando como estadístico la prueba de la G (Proc FREQ, SAS 1997). La relación entre el número medio de individuos por planta o por cm^3 de planta y el tamaño de la planta se estudió mediante regresiones simples (Proc GLM). También se utilizó este método para comprobar la posible relación entre el número de muestreos en los que las plantas contenían individuos y el tamaño de éstas. Empleamos un análisis de preferencia para comprobar si *T. lugens* seleccionó las plantas dependiendo del tamaño. Para ello, agrupamos las plantas en cuatro clases de tamaño (pequeñas, medianas, grandes, muy grandes) y hallamos su disponibilidad como la proporción de la superficie total en la población de estudio ocupada por plantas de cada una de las clases de tamaño definidas. A continuación comparamos mediante un análisis de contingencia esta disponibilidad con la proporción de individuos de *T. lugens* en cada una de dichas clases de tamaño.

Utilizamos un análisis de contingencia para comprobar si hubo diferencias entre sexos en las veces en los que los individuos fueron recapturados (Proc FREQ). El número de recapturas fue analizado como una variable categórica multinomial con cinco niveles (entre 0-4). La probabilidad de que los individuos permanezcan o dejen una planta hospedadora dependiendo de su tamaño fue analizado mediante una regresión logística (Proc LOGISTIC), utilizando como variable dependiente la permanencia, con dos niveles: permanencia, cuando en al menos dos muestreos el individuo permanecía en la misma planta, y no permanencia cuando en ninguno de los muestreos los individuos se encontraron en la misma planta. El volumen de la planta en los individuos que cambiaron de pie de planta fue considerado como el de la planta de origen.

Las diferencias entre sexos en el tiempo transcurrido entre las recapturas, así como en la distancia recorrida por los individuos, se analizaron mediante análisis de varianza de una vía (Proc GLM). Para evitar el posible efecto de la diferencia en el tiempo de captura con la distancia recorrida por los individuos se, utilizaron las distancias recorrida cada día (distancia recorrida/tiempo empleado, en todos los análisis). Para los individuos que se desplazaron en más de una ocasión, se muestra la distancia mínima y la distancia máxima que se desplazó un mismo individuo.

Para comprobar si había alguna relación entre la distancia recorrida (cm) y el tiempo transcurrido entre las dos recapturas sucesivas en las que tuvo lugar el desplazamiento, utilizamos una correlación de Pearson (Proc CORR).

Para los análisis paramétricos se transformaron las variables que no seguían una distribución normal, usando la transformación arcosenica para las variables porcentuales y la logarítmica para las restantes.

RESULTADOS

En 1997 se marcaron un total de 193 hembras y 197 machos en el período comprendido entre los meses de Junio y Septiembre. Del total de los individuos marcados, el 34.35% fueron recapturados en al menos una ocasión. El máximo número de veces que se recapturó un individuo fue de cuatro para los machos y de cinco para las hembras. De los individuos recapturados, el 65.35% fue capturado una vez, el 21.78% en dos ocasiones, el 8.1% en tres ocasiones y el 4.8% en cuatro ocasiones. No hubo diferencias entre sexos en el porcentaje de individuos recapturados en una o más ocasiones ($\chi^2 = 5.03$, g.l = 4, $p = 0.41$, análisis de contingencia; Tabla 6.1).

		Número de recapturas					
		0	1	2	3	4	5
1997	Macho	62.43	25.97	7.18	3.32	1.11	0.0
	Hembra	68.89	18.89	7.78	2.22	1.11	1.11
1998	Macho	81.62	14.02	2.80	0.94	0.31	0.31
	Hembra	82.23	13.55	3.31	0.60	0.30	0.0

Tabla 6.1. Porcentaje de machos y hembras no recapturados (0) y recapturados en una o más ocasiones (1-5) en cada uno de los años de estudio.

En 1998 se marcaron 333 hembras y 330 machos entre los meses de Junio y Octubre. Sólo el 18.1% de los individuos marcados fueron recapturados. El máximo número de veces que un macho fue recapturado fue cinco, y cuatro en el caso de las hembras. De los individuos recapturados, el 73.3% fue recapturado en tan sólo una ocasión, el 16.9% en dos ocasiones y el 8.5% en tres ocasiones. El número de veces que los individuos fueron recapturados fue independiente del sexo al que pertenecían ($\chi^2 = 1.44$, g.l. = 5, $p = 0.92$, Tabla 6.1).

En ambos años de estudio la relación entre sexos fue prácticamente 1:1. El tamaño de las hembras fue superior al de los machos tanto en longitud total (machos = 10.43 ± 0.03 mm, hembras = 13.64 ± 0.032 mm, $F = 761.04$, g.l. = 1,614, $p = 0.0001$) como en la longitud del pronoto (machos = 8.05 ± 0.02 mm y hembras = 10.45 ± 0.04 mm, $F = 1282.53$, g.l. = 1,614, $p = 0.0001$).

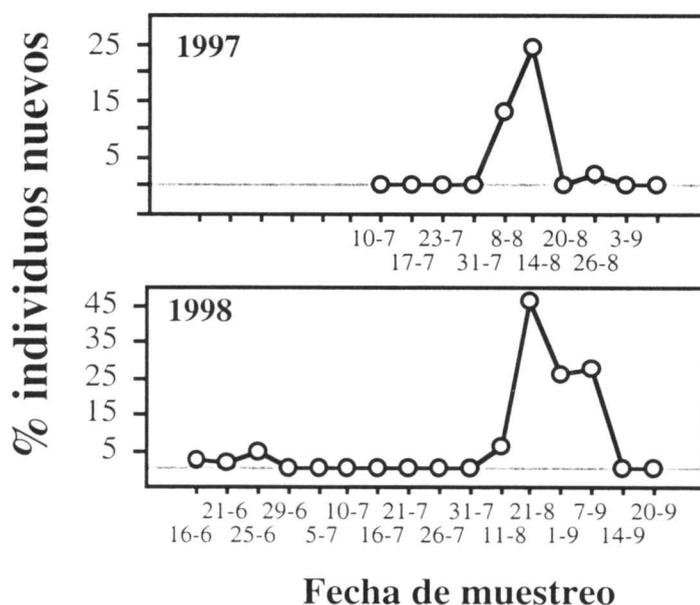


Figura 6.1. Porcentaje de individuos recién emergidos (cutículas sin endurecer) a lo largo del período de estudio en 1997 y 1998.

De los individuos capturados en 1997 sólo encontramos individuos recién emergidos desde mediados de Agosto hasta principios de Septiembre (Figura 6.1). Este resultado fue muy parecido en 1998, aunque en este año también hubo una pequeña emergencia de individuos en los tres primeros muestreos realizados (Figura 6.1).

Tamaño de la población

En ambos años, el número de individuos por planta fue mayor al principio del período de estudio disminuyendo gradualmente hasta casi llegar a cero en los últimos muestreos (Figura 6.6). Sin embargo, en 1998 el número de individuos por planta al principio de la estación fue mucho más alto que en 1997, llegándose a alcanzar un máximo 5.33 individuos/planta en 1998 frente a un máximo de 2.58 individuos/planta en 1997 (Figura 6.2).

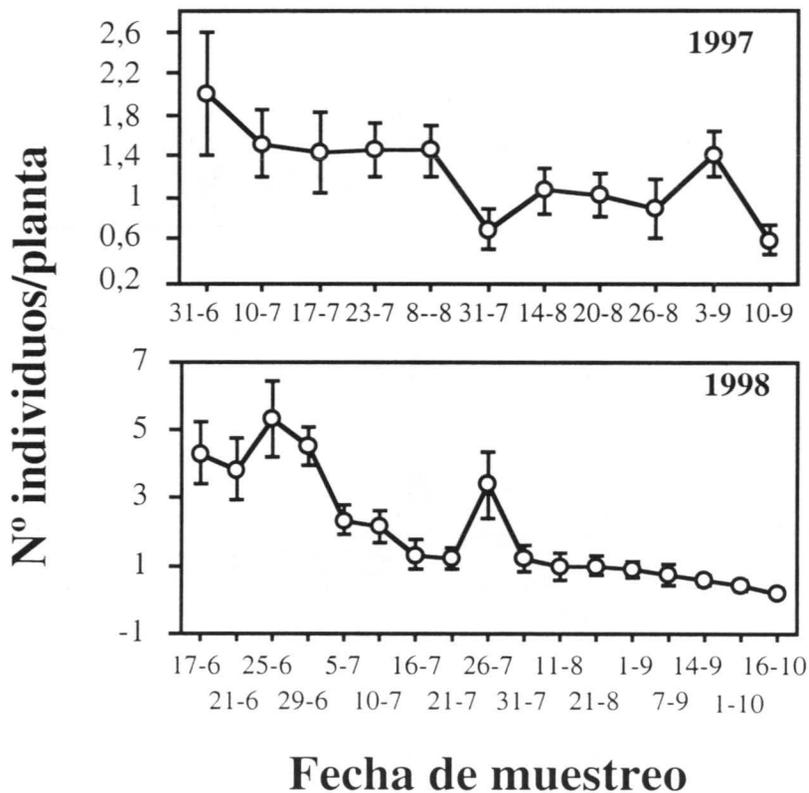


Figura 6.2. Número de individuos de *T. lugens* por planta dependiendo de la fecha de muestreo.

La estima de la población de *T. lugens* en 1997 mediante el método de Jolly-Seber muestra que hubo dos picos de actividad, uno a mediados de Julio y otro a mediados de Agosto (Figura 6.3). Tras el último pico de actividad la población

disminuyó de tamaño y se mantuvo relativamente estable hasta el final del período de seguimiento (Figura 6.3). La población estima de los machos fluctuó de forma similar que la población en general, con dos picos de actividad en el mismo período (Figura 6.3). Sin embargo, el primer pico de actividad fue mucho más suave, con aproximadamente 194 individuos activos, mientras que en el segundo pico la población estuvo compuesta por aproximadamente 615 machos. La población de hembras fluctuó de forma diferente que la población de machos, con un solo pico de actividad a mediados de Julio y manteniéndose más o menos estable durante el resto del período (Figura 6.3). A pesar de estas diferencias en los picos de actividad las distribuciones entre ambos sexos no fueron estadísticamente diferentes ($\chi^2 = 0.89$, g.l.=2, $p = 0.99$, prueba de Kolmogorov-Smirnov).

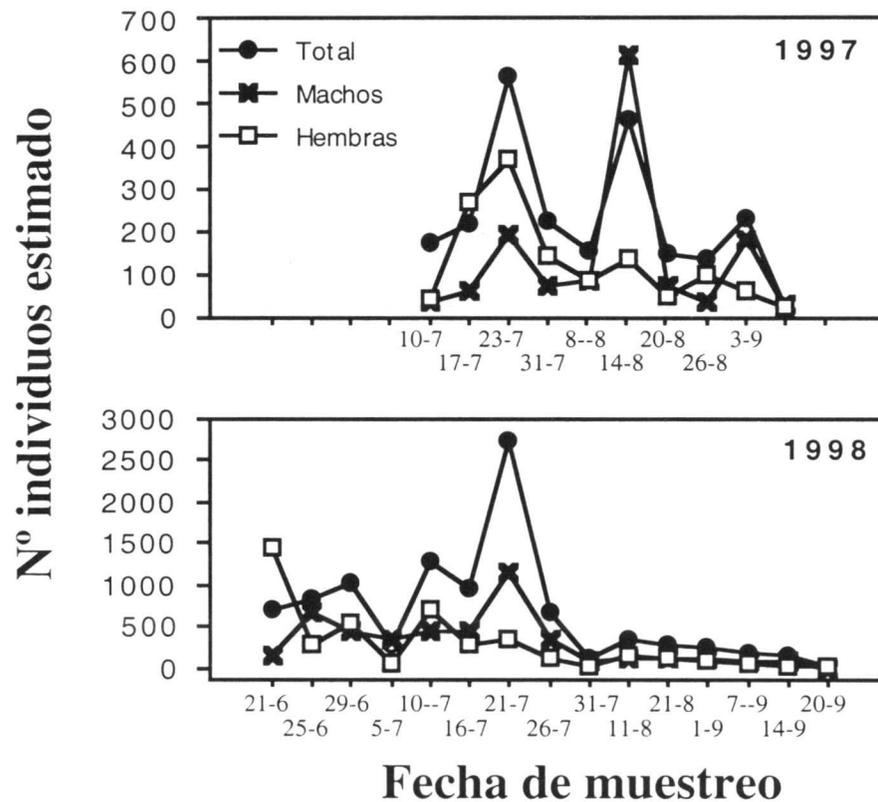


Figura 6.3. Estima del número de individuos totales, de machos y de hembras presentes en la población durante el período de estudio en cada uno de los dos años de muestreo.

En 1998, el tamaño poblacional estimado de *T. lugens* varió con respecto al año anterior, de forma que hubo en general un mayor número de individuos en la población durante este año ($G = 1068.7$, g.l. = 8, $p = 0.0001$, Figura 6.3). La población fluctuó de una forma más o menos suave hasta alcanzar un pico de actividad a mediados del mes de Julio (Figura 6.3). A partir de este pico de actividad la población fue disminuyendo

hasta desaparecer casi completamente a finales del mes de Octubre (Figura 6.3). La población de machos también tuvo un pico de actividad a mediados del mes de Julio disminuyendo luego de forma paulatina. Sin embargo, la población de hembras tuvo un pico de actividad al principio del período de estudio disminuyendo luego y fluctuando suavemente hasta casi desaparecer la población a finales de Octubre (Figura 6.3). Las distribuciones no fueron, sin embargo, significativamente diferentes entre ambos sexos ($\chi^2 = 3.33$, g.l. = 2, $p = 0.38$)

Relación entre el tamaño de la planta y la abundancia de *T. lugens*

En 1997, la media de individuos encontrados por planta a lo largo del período de actividad de *T. lugens* dependió del tamaño de la planta ($F = 17.82$, g.l. = 1,42, $p = 0.0001$, $R^2 = 0.29$; $y = -0.43 + 0.20x$, Análisis de regresión simple), de forma que plantas de mayor tamaño tuvieron de media a lo largo del período de estudio un mayor número de individuos que plantas de menor tamaño (Figura 6.4). Además, hubo una relación inversa entre el volumen de la planta y la densidad de individuos por cm^3 , de este modo obtuvimos que cuanto mayor fue la planta menor era la densidad de individuos de la especie estudiada ($F = 20.08$, g.l. = 1,42, $p = 0.0001$, $R^2 = 0.32$; $y = 0.001 - (2.03 \times 10^{-4}x)$, Figura 6.4).

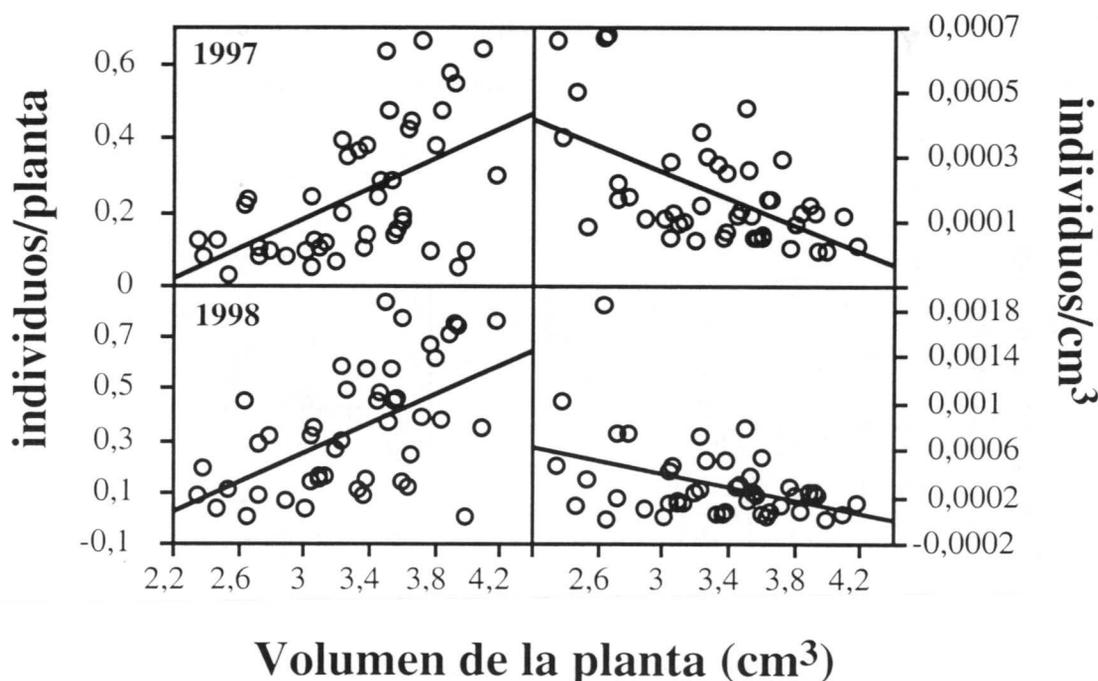


Figura 6.4. Relación del número de individuos y de la densidad de individuos por planta (número medio de individuos por cm^3) con el volumen de la planta en 1997 y 1998.

En 1998 hubo también una relación positiva entre el tamaño de la planta y el número de individuos recolectados, de forma que plantas de mayor tamaño tuvieron en general un mayor número de individuos que plantas de menor tamaño ($F = 20.13$, g.l. = 1,44, $p = 0.0001$, $R^2 = 0.31$; $y = -0.60 + 0.29x$). Al igual que el año anterior, este resultado cambió cuando relacionamos el volumen de la planta con el número de individuos por cm^3 de planta, de forma que plantas más pequeñas tuvieron una mayor densidad de individuos que plantas de mayor tamaño ($F = 8.6$, g.l. = 1,44, $p = 0.001$, $R^2 = 0.16$; $y = 0.001 - (2.82 \times 10^{-4})x$, Figura 6.4).

El tamaño de la planta también se relacionó positivamente con la cantidad de muestreos en los que esa planta contenía individuos de *T. lugens* en 1997 ($F = 18.61$, g.l. = 1,41, $p = 0.0001$, $R^2 = 0.31$; $y = -0.47 + 0.36x$), de forma que cuanto mayor fue el tamaño de la planta mayor fue el porcentaje de muestreos en los que la planta contenía individuos de la especie estudiada (Figura 6.5). Sin embargo, no hubo relación entre el número medio de individuos por cm^3 de planta y el número de veces que una determinada planta contenía individuos de *T. lugens* ($R^2 = 0.09$, $F = 0.36$, g.l. = 1,42, $p = 0.55$). En 1998 se obtuvo una relación similar, ya que las plantas de mayor tamaño presentaron individuos de la especie estudiada en un mayor porcentaje de muestreos que las plantas de menor tamaño ($F = 17.53$, g.l. = 1,42, $p = 0.001$, $R^2 = 0.30$; $y = -0.54 + 0.39x$, Figura 6.5). No obtuvimos una relación significativa entre el número medio de individuos por cm^3 de planta y el número de veces que se encontraron escarabajos en la planta ($F = 2.92$, g.l. = 1,44, $p = 0.09$, $R^2 = 0.06$, Análisis de regresión simple).

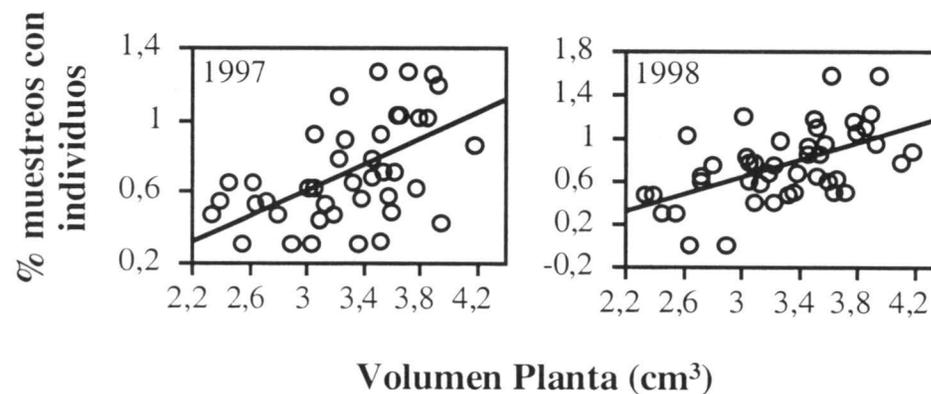


Figura 6.5. Relación entre el volumen de la planta y el porcentaje de muestreos en los que dichas plantas albergaban individuos de *T. lugens* en 1997 y 1998. El porcentaje de muestreos con individuos se expresa según una transformación arcocósenica.

La probabilidad de que un individuo fuera encontrado en una planta diferente en muestreos sucesivos dependió en ambos años del tamaño de la planta (Figura 6.6). Sin embargo, los resultados de cada uno de los años fueron contradictorios, de forma que mientras que en 1997 la probabilidad de permanecer en una planta fue mayor en plantas de mayor tamaño ($\chi^2 = 4.34$, $p = 0.037$, $n = 105$, Figura 6.6), en 1998 la probabilidad fue mayor en plantas de menor tamaño ($\chi^2 = 5.53$, $p = 0.02$, $n = 99$, Figura 6.6; Análisis de regresión logística).

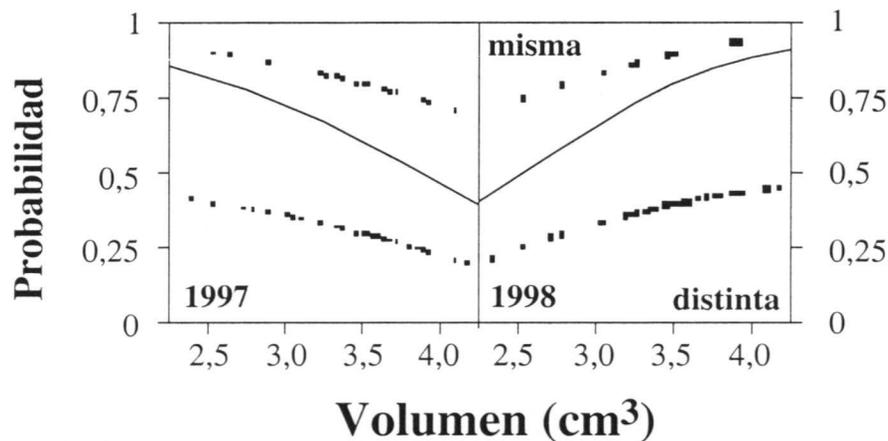


Figura 6.6. Probabilidad de que un individuo de *T. lugens*, permanezca en la misma planta en la que fue encontrado originalmente (misma) o se desplace hacia una planta distinta (distinta), dependiendo del volumen de la planta en 1997 y 1998.

En ambos años hubo una diferencia significativa entre la disponibilidad de plantas de distinto tamaño y el uso de éstas por *T. lugens* (1997: $\chi^2 = 82.79$, g.l. = 3, $p = 0.0001$; 1998: $\chi^2 = 238.15$, g.l. = 3, $p = 0.0001$) de forma que la proporción de escarabajos en las plantas pequeñas (52.7% en 1997 y 61.3% en 1998) fue mayor de lo esperado según la proporción de la superficie cubierta por plantas de esta clase de tamaño (30.9% en ambos años).

Las plantas en las que se encontraron un mayor número de individuos en 1997 también tuvieron un mayor número de individuos en 1998 ($F = 11.45$, g.l. = 1, 54, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.23$; $y = 0.22 + 0.65x$). También hubo una relación positiva y significativa entre años en el número de individuos por cm^3 ($F = 11.45$, g.l. = 1, 43, $p = 0.001$, $R^2 = 0.21$; $y = 1.45 \times 10^{-4} + 0.89x$; Análisis de regresión simple), ya que las plantas con una densidad de individuos mayor en 1997 también tuvieron una mayor densidad de individuos al año siguiente.

Tiempo transcurrido entre las recapturas

En 1997, el 55.13% de los individuos que fueron recapturados en tan sólo una ocasión se encontraron en los primeros ocho días (Figura 6.7), siendo el tiempo medio transcurrido entre el marcaje y la recaptura de 12.23 ± 1.0 días (rango: 5-61). No hubo diferencias entre sexos en el tiempo transcurrido entre el marcaje y la recaptura (machos = 10.91 ± 0.93 , rango: 5-39; hembras = 14.19 ± 2.02 , rango: 6-61; $F = 2.64$, g.l. = 1,77, $p = 0.11$, Análisis de varianza de una vía). En 1998, el 43.02% de los individuos recapturados en tan sólo una ocasión se encontraron los primero nueve días (Figura 6.7), siendo el tiempo medio transcurrido hasta la recaptura de los individuos fue de 14.15 ± 1.55 días (rango: 3-74). Tampoco hubo diferencias entre sexos en el tiempo transcurrido entre el marcaje y la recaptura en este año (machos = 16.59 ± 2.8 , rango: 3-74; hembras = 11.6 ± 7.48 , rango: 3-34; $F = 2.63$, g.l. = 1,87 $p = 0.11$, Análisis de varianza de una vía).

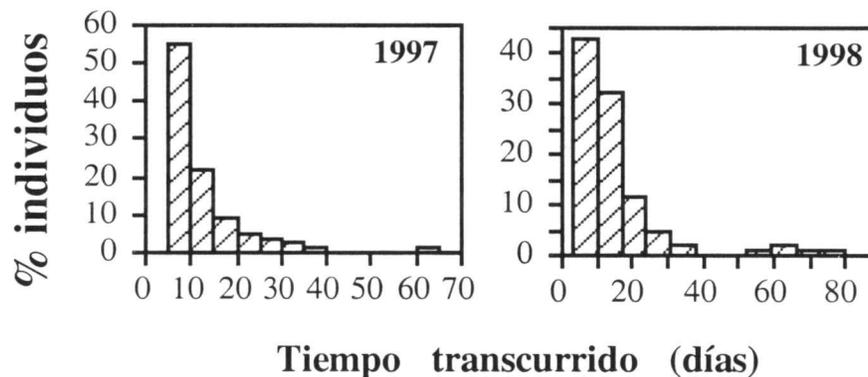


Figura 6.7. Frecuencia de recapturas realizadas a diferentes intervalos de tiempo (expresado en días) en 1997 y 1998. Sólo se han contabilizado aquellos casos en los que se realizó una sola recaptura.

En 1997, de los individuos que fueron recapturados en más de una ocasión, el 73.81% de los individuos fueron encontrados en los primeros nueve días (Figura 6.8), siendo el tiempo medio transcurrido hasta la primera recaptura de 9.27 ± 0.9 días (rango: 5-32). Tampoco hubo diferencias entre sexos en el tiempo transcurrido entre el marcaje y la primera recaptura (machos = 10.38 ± 1.59 , rango: 5-32; hembras = 8.14 ± 3.14 , rango: 5-16; $F = 1.67$, g.l. = 1,41, $p = 0.20$). El 32.5% de las últimas recapturas se realizaron entre los 13 y los 20 días (Figura 6.8), siendo el tiempo medio de 23.65 ± 1.43 días (rango: 12-55). En esta ocasión tampoco hubo diferencias entre sexos en el

tiempo transcurrido hasta la última recaptura (machos = 23.47 ± 2.03 , rango: 13-55; hembras = 23.81 ± 2.05 , rango: 12-42; $F = 0.13$, g.l. = 1,41, $p = 0.91$). En 1998, el 46.43% de los individuos recapturados en más de una ocasión fueron encontrados por primera vez entre los diez y los dieciséis días, siendo la media del tiempo de recaptura de 10.54 ± 1.43 días (3-42). Tampoco hubo diferencias entre sexos en el tiempo transcurrido hasta la primera recaptura (machos = 9.93 ± 1.48 , rango: 3-24; hembras = 11.14 ± 2.5 , rango: 3-42; $F = 0.18$, g.l. = 1, 27, $p = 0.68$). La mayoría de las recapturas realizadas por última vez tuvieron lugar entre los catorce y los veintiún días (el 35.71% de los individuos, Figura 6.8), siendo el tiempo medio de la última recaptura de 31.75 ± 3.98 días (rango: 7-90). Los sexos no se diferenciaron en el tiempo transcurrido desde que fueron marcados inicialmente hasta que tuvo lugar la última recaptura (machos = 33.29 ± 5.68 , rango: 7-90; hembras = 30.21 ± 5.75 , rango: 10-87; $F = 0.18$, g.l. = 1, 27, $p = 0.68$).

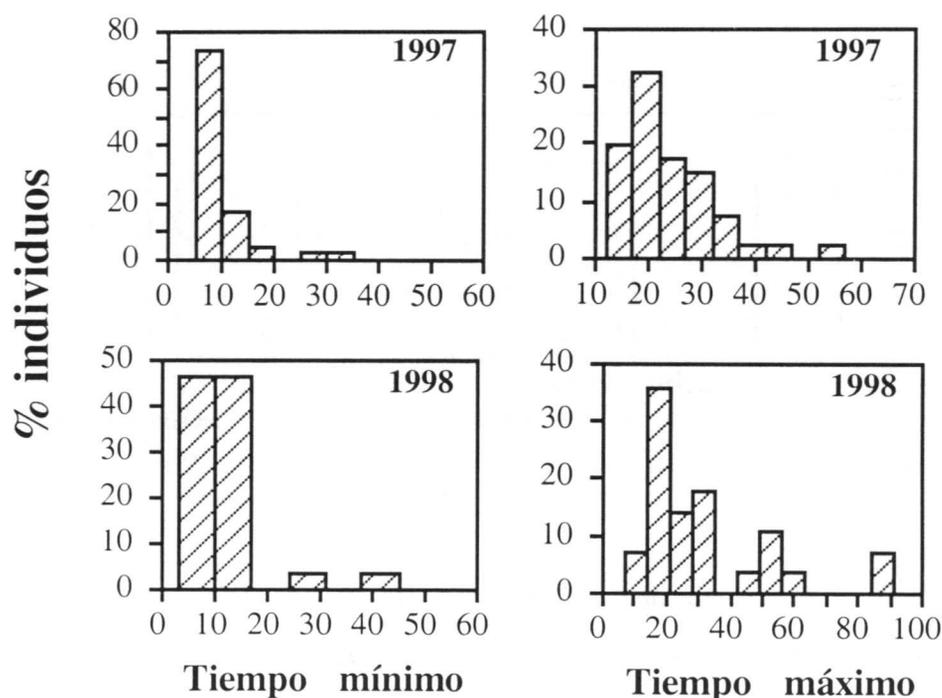


Figura 6.8. Frecuencia de recapturas realizadas a diferentes intervalos de tiempo (expresado en días) para la primera (tiempo mínimo) y última recaptura (tiempo máximo) en 1997 y 1998.

Distancias recorridas

El primer año de estudio el 71.74 % de los individuos de *T. lugens* se desplazó entre plantas, siendo el porcentaje de machos del 71.42% y el de hembras del 72.06%. Este

resultado fue independiente del número de veces que un individuos había sido recapturado ($\chi^2 = 3.99$, g.l. = 4, $p = 0.41$).

Los individuos que se desplazaron en una única ocasión recorrieron una media de 44.95 ± 5.26 cm por día (rango: 0.63 –231.33 cm). No hubo diferencias entre machos y hembras en la distancia recorrida (machos = 42.37 ± 6.01 cm, rango:1.71-159.00 cm; hembras = 48.30 ± 9.31 cm, rango: 0.63-231.33 cm; $F = 0.31$, g.l. = 1,67, $p = 0.58$, Figura 6.9). Los individuos recapturados que se habían desplazado al menos en dos ocasiones recorrieron una distancia mínima por día de 19.69 ± 4.72 cm (rango: 1.5–60.5 cm), no existiendo diferencias entre sexos (machos = 20.96 ± 5.13 , rango: 3.5-47.17; hembras = 18.09 ± 8.87 , rango: 1.5-60.5; $F = 0.09$, g.l. = 1, 16, $p = 0.77$, Figura 6.10). La distancia máxima recorrida por estos mismos individuos fue de 55.48 ± 10.92 cm/día (rango: 5.92-163.17). Aunque la distancia media recorrida por las hembras (67.53 ± 21.8 , rango: 5.92-163.17) fue ligeramente superior que la recorrida por los machos (45.83 ± 9.28 , rango: 17.7-94.14) esta diferencia no fue estadísticamente significativas ($F = 0.95$, g.l. = 1.16, $p = 0.33$, Figura 6.10).

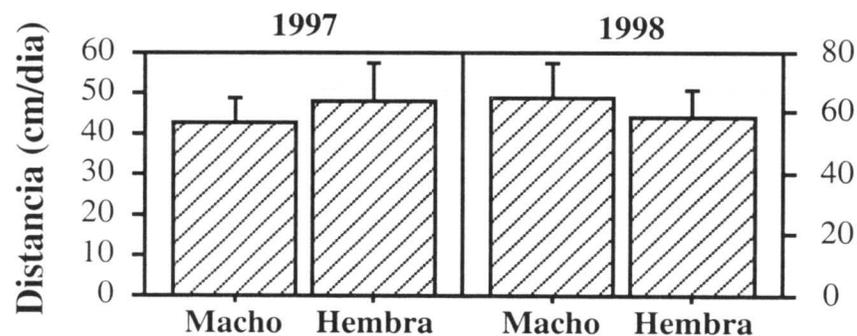


Figura 6.9. Distancia recorrida por día (cm/día) por los machos y hembras que sólo se desplazaron entre plantas en una ocasión en 1997 y 1998.

En 1998, el porcentaje de individuos que se movió entre plantas fue muy alto (87.12%), siendo el porcentaje de machos 84.48% y el porcentaje de hembras que se desplazaron el 89.83%. Este resultado fue independiente del número de veces que un individuos había sido recapturado ($\chi^2 = 3.36$ g.l. = 4, $p = 0.49$).

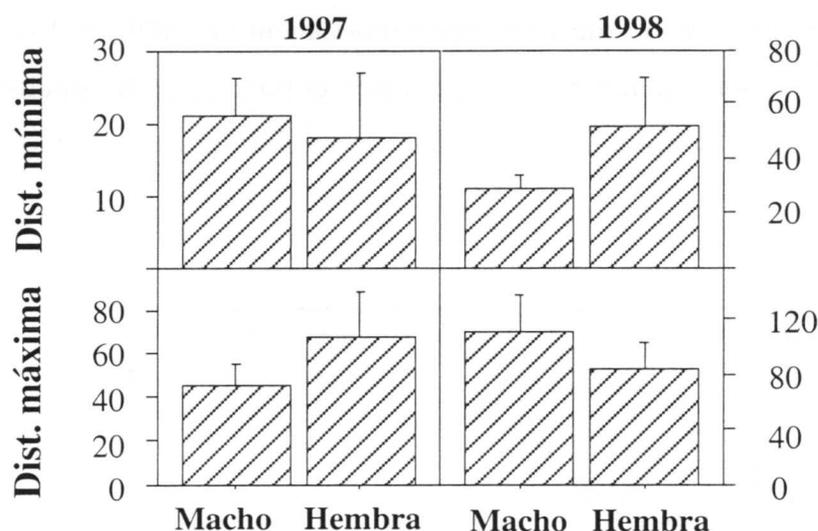


Figura 6.10. Distancia mínima y máxima recorrida por día (cm/día) por los machos y hembras que se desplazaron entre plantas en más de una ocasión en 1997 y 1998.

Los individuos recapturados en una única ocasión se desplazaron una media de 61.48 ± 7.28 cm/día (rango: 0.14-345.67), siendo muy parecida la distancia recorrida por ambos sexos (machos = 64.53 ± 12.42 , rango: 0.14-345.67; hembras = 58.72 ± 8.44 , rango: 0.24-282.5; $F = 0.16$, g.l. = 1, 80, $p = 0.69$, Figura 6.9). Los individuos recapturados en más de una ocasión se desplazaron una distancia mínima de 40.96 ± 8.89 cm (rango: 4-156), no existiendo tampoco diferencias entre sexos (machos = 29.05 ± 5.83 , rango: 12.17-56.6 y hembras = 52.86 ± 16.29 , rango: 4-156; $F = 1.89$, g.l.= 1,16, $p = 0.19$, Figura 10). La distancia máxima a la que se desplazaron fue de 97.84 ± 17.32 (rango: 11.92-239.8), sin que hubiera diferencias estadísticamente significativas entre sexos (machos = 111.39 ± 29.89 , rango: 26.5-239.8 y hembras = 84.29 ± 21.23 , rango: 11.93-203.8; $F = 0.59$, g.l. = 1,16, $p = 0.45$, Figura 6.10).

En ninguno de los dos años de estudio encontramos relación entre la distancia recorrida por los individuos y el tiempo transcurrido entre las recapturas ($r_s = 0.16$, $p = 0.18$, $n = 69$ en 1997; $r_s = -0.12$, $p = 0.26$, $n = 84$ en 1998).

Actividad copuladora

En 1997, el 29.1% de los individuos localizados a lo largo de los muestreos estaban copulando en el momento de su captura. El porcentaje de machos (27.6%) y de hembras (30.6%) hallados copulando fue muy parecido, no existiendo diferencias entre sexos ni en el porcentaje de individuos copulando ni en la cantidad de cópulas realizadas ($\chi^2 = 1.99$, $p = 0.58$, $n = 361$). Si diferenciamos entre muestreos (Figura 6.11), observamos

como en los primeros cinco muestreos aproximadamente el 50% de los individuos estaban copulando, y es a finales de Agosto cuando el porcentaje de cópulas empezó a disminuir de forma más o menos continuada hasta el final del período de estudio (Figura 6.11).

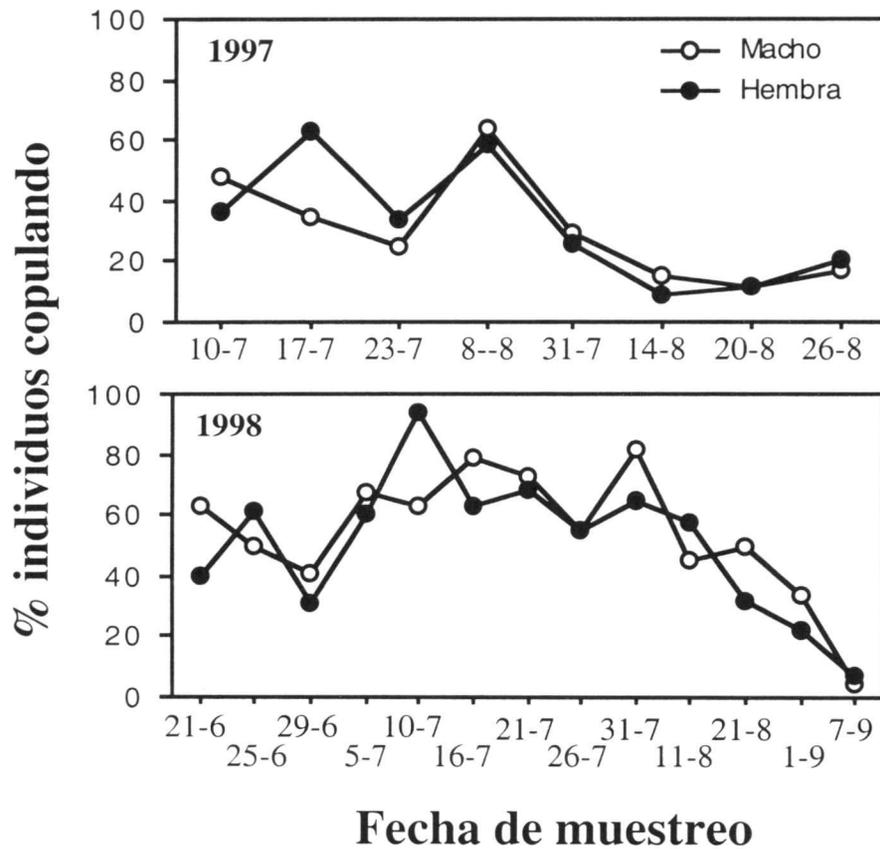


Figura 6.11. Porcentaje de machos y de hembras hallados copulando en cada uno de los muestreos durante 1997 y 1998.

De los individuos que estaban copulando el 94.3% fueron encontrados copulando en una única ocasión, el 4.85% en dos ocasiones y el 0.9% en tres ocasiones. Los seis individuos marcados en este año (tres machos y tres hembras) que fueron reencontrados copulando al menos en dos ocasiones, estaban copulando con individuos diferentes, y excepto en el caso de una hembra, la cual copuló con dos individuos distintos en distintos días pero en la misma planta, las cópulas fueron realizadas en plantas diferentes.

En 1998 el 53.3% de los individuos encontrados estaban copulando en el momento en el que fueron localizados. El porcentaje de machos (53.6%) y de hembras (53.0%) fue muy parecido, no existiendo diferencias entre sexos en el porcentaje de

individuos copulando, ni en la cantidad de cópulas realizadas ($\chi^2 = 3.49$, $p = 0.48$, $n = 653$). Al igual que en el año anterior, cuando observamos los muestreos de forma independiente, el porcentaje de cópulas en machos y hembras fue muy alto en los primeros muestreos, empezando a mediados de Agosto a disminuir de forma continuada hasta el final del período de estudio (Figura 6.11).

De los individuos que fueron observados copulando, el 89.4% fueron observados en una sola cópula, el 8.6% en dos cópulas y tan sólo el 2% copulando en tres ocasiones. De los 38 individuos marcados (20 hembras y 18 machos) que se hallaron copulando en al menos dos ocasiones, sólo una hembra que fue encontrada copulando en tres ocasiones copuló con el mismo macho en dos ocasiones, aunque ambas cópulas se realizaron en plantas diferentes y días diferentes. Cuatro machos y una hembra fueron reencontrados copulando en la misma planta en al menos dos ocasiones con individuos distintos y en días diferentes.

Supervivencia de los individuos

En 1998, se capturaron 20 individuos que habían sido marcados con anterioridad en 1997 (5.13% de los individuos marcados en este año), de los cuales nueve eran machos (4.57% de la población del año anterior) y once eran hembras (5.70%). Todos los individuos habían sido marcados con posterioridad al muestreo realizado el 14-VIII de 1997. Tan sólo el 25% de estos individuos fueron recapturados en más de una ocasión, siendo muy parecido este porcentaje entre machos y hembras (22.2% y el 27.3% de individuos respectivamente). El máximo número de recapturas fue de 3 para los machos y de 2 para las hembras. Las recapturas tuvieron lugar entre el 21-VI y el 5-VII en los machos, y entre el 21-VI y el 26-VII en las hembras, aunque la mayoría de los individuos (60%) fueron reencontrados en los tres primeros muestreos. Más de la mitad de los individuos (55%) estaban copulando en el momento en que fueron reencontrados (55% de los machos y el 54.5% de las hembras), e incluso el 25% de los individuos recapturados en este año en más de una ocasión estaban copulando en al menos dos de las recapturas.

En 1998, de los individuos encontrados muertos en las plantas durante los muestreos en los que se podía observar los restos de la parte inferior del abdomen, dos de ellos, un macho y una hembra, pudieron ser identificados a nivel individual. El

macho había sido marcado ocho días antes de reencontrarlo y la hembra cinco días antes. No pudimos determinar las causas de la mortalidad de los individuos.

DISCUSIÓN

Tasas de recaptura

El porcentaje de individuos recapturados varió entre el 18% en 1998 y el 34% en 1997. Estos porcentajes de recaptura son inferiores o similares a las tasas de recaptura indicadas para insectos con una gran capacidad de dispersión, como mariposas (Lewis et al. 1997, Knutson et al. 1999). Los porcentajes de recaptura obtenidos por *T. lugens* son, además, muy inferiores a los obtenidos en el caso de otros insectos epígeos, como el carabido *Pterostichus melanarius*, en el que se recapturó un total del 60% de los individuos marcados (Thomas et al. 1998) o *Hemideina maori*, un ortóptero áptero endémico de la alta montaña en Nueva Zelanda en el que el porcentaje de recaptura fue de alrededor del 80% (Jamieson et al. 2000).

En general, las reducidas tasas de recaptura de *T. lugens* podrían venir determinadas por tres causas distintas y que podrían además actuar de forma conjunta en la población: a) Mortalidad, b) movilidad, y c) variaciones en la actividad de los individuos.

La mortalidad es un factor que provocaría fluctuaciones en las tasas de recaptura, de forma que poblaciones con una alta mortalidad mostrarían un bajo índice de individuos recapturados. Sin embargo, se ha demostrado que en poblaciones abiertas de coleópteros epígeos (como sería el caso de *T. lugens*), las tasas de supervivencia estimadas estarían fuertemente subestimadas debido a los fuertes movimientos migratorios y la alta tasa de recambio de individuos de la población (Wise 1981). Así, en un estudio sobre Tenebriónidos, este autor halló que las tasas de supervivencia estimadas se incrementaron de un 1.1-5% hasta casi un 30% al eliminar los movimientos migratorios de los escarabajos entre parcelas de estudio mediante el uso de mallas de exclusión. De este modo, las tasas de recaptura dependerían fuertemente de la movilidad de los individuos de la población, tanto por la salida como por la llegada de individuos de poblaciones cercanas. Esta movilidad puede ser bastante alta incluso en especies ápteras, generando elevadas tasas de recambio en la población, como ha sido sugerido para el ortóptero *Baetica ustulata* en Sierra Nevada (Barranco et al. 1995). De

hecho, en algunas ocasiones las tasas de recaptura son diferentes entre sexos de una misma especie debido a que machos y hembras poseen distinta movilidad, como ocurre en el caso de especies de coleópteros florícolas del género *Cetonia* (Englund 1993) y en carábidos (Thomas et al. 1998).

Las tasas de recaptura de los individuos de la población pueden cambiar, además, debido a las variaciones en la actividad de los individuos en momentos concretos. Así, la presencia de un individuo activo y visible en el momento en el que se realiza el muestreo puede estar determinada por los requerimientos energéticos de los individuos ese día, como se ha obtenido en dos especies de coleópteros de la familia Carabidae, en los que la probabilidad de recapturar un individuo dependió de si el individuo estaba saciado o buscaba alimento (Baars 1979). Los individuos que se habían alimentado no realizaban grandes desplazamientos o ninguno en absoluto, por lo que la probabilidad de recapturarlo era muy baja (Baars 1979). De forma similar, en las dunas de Namibia algunos tenebriónidos solo aparecerían activos en la superficie al menos tras períodos de 4-5 días (Polis et al. 1998). La reducción o incremento de la actividad de los individuos de la población podría producirse, además, por cambios en las condiciones climáticas (sobre todo en regiones de alta montaña) que provocarían períodos más o menos largos de inactividad como respuesta a condiciones adversas.

De este modo, las bajas tasas de recaptura halladas para *T. lugens* responderían a las de una población abierta, en la que existiría un flujo migratorio de individuos, aunque no podemos atribuir las tasas de recaptura obtenidas a ningún factor en concreto, ya que mortalidad, movilidad y cambios en la actividad de los individuos serían responsables de la mayor o menor tasa de recaptura de los individuos.

Variabilidad estacional de la actividad

Los individuos de *T. lugens* estuvieron activos en la población de *H. spinosa* estudiada desde la retirada de la nieve hasta finales de Septiembre, no existiendo actividad de esta especie durante el resto del año. En los dos años en los que se llevó a cabo el estudio, el cese de la actividad de los escarabajos se produjo unos quince días antes de que la población quedara cubierta por la nieve, momento en el que los individuos se enterraron bajo las plantas o bajo piedras, permaneciendo inactivos durante al menos los siete meses (desde Octubre hasta Junio) en los que la nieve cubrió la zona. La existencia de largos períodos de hibernación es una característica de especies de alta montaña (Mani 1968, Somme 1989) y de otras especies de montaña del

género *Timarcha* (Chevin 1994), así como de otros crisomélidos (Watanabe & Tanaka 1997). La entrada en diapausa invernal está inducida por un corto fotoperíodo (Leather et al. 1993, Watanabe & Tanaka 1997) justo antes de la llegada del invierno y permite a los individuos disminuir la pérdida de reservas al reducir su metabolismo a niveles mínimos, evitando la mortalidad por congelación (Watanabe & Tanaka 1997).

La actividad de *T. lugens* comienza tras la retirada de las nieves, momento en el que aparecen en la población individuos tanto en estadio adulto como larvas. Los adultos que aparecen en este período se corresponderían con individuos supervivientes del verano anterior, que habrían hibernado. Este hecho está corroborado por la recaptura durante este período (y hasta mediados del período de estudio en 1998) de individuos marcados durante los últimos meses del período de actividad de *T. lugens* el año anterior. La existencia de una gran longevidad (sobreviviendo de diez a catorce meses) y de un ciclo de vida bianual en otras especies de montaña del mismo género han sido señaladas por otros autores (Petitpierre 1972, Chevin 1994). Por otro lado, también se ha evidenciado, en condiciones de laboratorio, la existencia, de una longevidad relativamente grande en otras especies de crisomélidos, que pueden tener un segundo período reproductivo después de la hibernación (Dobler y Rowell-Rahier 1996). Los ciclos de vida bianuales han sido señalados como característicos de especies de diferentes grupos de insectos que habitan zonas de alta montaña y árticas (Block y Somme 1983, Jamieson et al. 2000).

En cuanto al período de actividad de las larvas, en la zona de estudio este tiene lugar durante el primer mes tras la retirada de las nieves (ver capítulo 5), pasando durante este breve período por todos los estadios larvarios antes de enterrarse para pupar (González-Megías, obs. per.). Este rápido crecimiento de las larvas, aunque infrecuente en este tipo de ambientes, ha sido observado para otras especies de crisomélidos de alta montaña y se explica debido al alto nivel de asimilación que poseen las larvas, combinado con una tasa relativamente alta de metabolismo (Somme 1989). El tiempo necesario para que tenga lugar el período de pupa es desconocido. Aproximadamente un mes más tarde de la desaparición de las larvas en la población tendría lugar la emergencia de nuevos adultos, que se correspondería con la elevada proporción de adultos recién emergidos obtenida hacia mediados-finales de Agosto en los dos años estudiados (Figura 6.1).

A lo largo del período de actividad de *T. lugens* se obtuvieron importantes variaciones en el número de individuos adultos activos en la población. Las

fluctuaciones en el tamaño de la población a lo largo del período de actividad de esta especie puede ser interpretado como el efecto conjunto de dos factores: por un lado, el aumento de la mortalidad de adultos seguido de un período de emergencia de nuevos imagos, que provocaría un nuevo pico en el tamaño de la población (correspondiente a la aparición de nuevos adultos hacia mediados de Agosto, como hemos dicho anteriormente); por otro lado, también se producirían variaciones en el número de individuos activos de la población debido a los cambios en las condiciones ambientales (temperatura, viento, humedad) que se producen a lo largo del período de actividad. El efecto de las condiciones ambientales en la actividad de artrópodos ha sido ampliamente señalado en la literatura (e.g., Wise 1981, Heatwole 1996).

Las fluctuaciones en el tamaño estimado de la población muestran, además, que machos y hembras presentaron distintos patrones de variación en el número de individuos presentes en la población a lo largo del período de actividad. De esta forma, aunque la proporción de sexos fue aproximadamente de 1:1 para el período de actividad de Junio a Septiembre en conjunto (razón de sexos que se ha señalado como característica de especies de alta montaña; Mani 1968, Jamieson et al. 2000), sin embargo el número de hembras fue más elevado al principio de la estación (durante las dos primeras semanas de actividad), aumentando el número de machos más tarde a lo largo del período de actividad de la especie (Figura 6.3). La existencia de diferencias entre sexos en relación a la actividad estacional se conoce para algunas especies de mariposas (Baguette & Néve 1994, Knutson et al. 1999). Este fenómeno se considera una estrategia evolutivamente estable en los casos de protandria (es decir, los machos aparecen activos en la población antes que las hembras), en los que favorecería que los machos se emparejen en más de una ocasión y las hembras sólo en una (Baguette & Néve 1994, Knutson et al. 1999). En nuestro caso, sin embargo, las hembras emergieron antes que los machos en ambos años, mientras que el porcentaje de individuos, tanto machos como hembras, hallados copulando se mantuvo más o menos constante a lo largo de la estación, exceptuando los últimos muestreos. Además, tanto machos como hembras copularon en más de una ocasión, y en la gran mayoría de los casos con diferentes individuos en cada una de ellas. Este comportamiento podría ser debido a diferentes requerimientos fisiológicos durante el desarrollo por parte de cada sexo o bien podría estar provocado por un mayor período de actividad de las hembras al principio de la estación reproductora como consecuencia de una mayor actividad alimenticia con objeto de acumular reservas para la reproducción.

El patrón de fluctuación en el número de individuos activos en la población a lo largo del período de actividad fue, además, diferente en cada uno de los años incluidos en el presente estudio. De este modo, aunque en ambos años hubo un pico de máxima actividad de individuos a mediados del mes de Julio, coincidiendo con la floración de *H. spinosa*, en el primer año de estudio se produjo un segundo pico de abundancia a mediados del mes de Agosto, coincidiendo con el máximo de emergencia de nuevos individuos adultos tras acabar la pupación. Aunque el pico de emergencia de adultos también tuvo lugar en el mismo período durante el segundo año de estudio (Figura 6.1), éste no se vio reflejado en un aumento significativo de la población, suponiendo sólo un ligero aumento del número estimado de individuos en la población (Figura 6.3). Estas diferencias en la dinámica poblacional estacional de *T. lugens* entre los dos años considerados puede interpretarse como la existencia de tasas de mortalidad y emergencia de nuevos imagos entre ambos años, o como consecuencia de una drástica disminución de la actividad de los individuos de la población durante finales de Julio-Septiembre. El hecho de que en ambos años se observara la emergencia de nuevos imagos durante el mismo período (mediados de Agosto), nos hace rechazar la hipótesis de que las diferencias obtenidas en nuestras estimas poblacionales esten motivadas por un desplazamiento del período de emergencia de los nuevos adultos en un año respecto al otro. De este modo, pensamos que los cambios en la dinámica poblacional entre ambos años sería consecuencia de los distintos niveles de actividad desarrollados por los individuos en cada uno de los años estudiados, la mortalidad y los movimientos migratorios realizados por los escarabajos.

Selección de hábitat: Movilidad y características del recurso

En general, una gran proporción de individuos (entre un 71% y un 90% aproximadamente) se desplazaron entre plantas de la población. La distancia recorrida por los individuos en sus desplazamientos entre plantas no fue muy grande en ninguno de los dos años, siendo la distancia recorrida de aproximadamente 40-70 cm/día, aunque hubo individuos que recorrieron en un solo día más de 230 cm. Si bien el apterismo podría ser propuesto como una de las causas de que *T. lugens* presente desplazamientos cortos, el hecho de que otras especies ápteras de coleópteros, como el carábido *Pterostichus melanarius*, sean capaces de recorrer en un día distancias estimadas superiores a las calculadas para *T. lugens* (Thomas et al. 1998, y referencias allí citadas) no apoyan que las cortas distancias recorridas por los individuos sean consecuencia del

apterismo. Esta afirmación estaría además corroborada por la movilidad relativamente reducida obtenida en insectos voladores como los lepidópteros, en los que cabría esperar en principio una mayor capacidad de desplazamientos, pero en los que, sin embargo, se han hallado rangos de distancia recorrida diariamente muy similares a los obtenidos en el caso de *T. lugens* (Munguira et al. 1997). Algunos autores sugieren que las distancias recorridas por los individuos van a depender tanto del hábito trófico de cada especie como de la forma en la que se distribuyen los recursos (Thomas et al. 1998).

Aunque en la literatura se han citado diferencias en la movilidad y las distancias recorridas por los machos y hembras de una misma especie debido a las diferencias tanto físicas como conductuales entre ambos sexos (Baguette & Néve 1994, Hanski et al. 1994, Lewis et al. 1997, Thomas et al. 1998), no hemos encontrado diferencias en la movilidad ni la distancia recorrida entre los distintos sexos en *T. lugens*. Este resultado parece indicar que tanto machos como hembras presentan la misma tasas de actividad y el mismo comportamiento, resultado que también ha sido indicado para algunas especies de mariposas en las que tampoco se han encontrado diferencias entre sexos ni en la probabilidad de encuentro ni en la distancia recorrida tanto dentro de una misma población como entre poblaciones (Hill et al. 1996, Menéndez & Thomas 2000).

Es interesante destacar que no hubo ninguna relación entre la distancia recorrida y el tiempo transcurrido entre recapturas, lo que indica que hubo variaciones de la movilidad tanto entre individuos como en la actividad de un mismo individuo. Esto se debe a que aunque hemos calculado la distancia media recorrida por un individuo por día, los escarabajos no se desplazan de forma regular diariamente, y las distancias recorridas estarán relacionadas con la distribución (heterogénea) de las plantas en la población. Por otro lado, el movimiento de los individuos es dependiente de la actividad que realizan, de forma que individuos que se desplazan de forma cotidiana distancias cortas (por ejemplo, entre plantas vecinas) son capaces de recorrer grandes distancias en determinados períodos de dispersión o emigración entre diferentes áreas de una misma población e incluso entre poblaciones; Turchin 1991, Kuussaari et al. 1996, Knight et al. 1999). Por tanto, aunque este trabajo muestra que *T. lugens* recorre diariamente cortas distancias entre distintos pies de la planta hospedadora tanto para la alimentación como para la reproducción, es posible que su capacidad de movimiento sea mucho mayor, permitiendo a los individuos desplazarse entre diferentes parches de *H. spinosa*.

Relación con el tamaño de la planta

En ambos años, la mayoría de los individuos reencontrados en más de una ocasión se encontraban en un pie de *H. spinosa* distinto en cada ocasión, siendo las plantas de mayor tamaño más visitadas que plantas de menor tamaño, independientemente del sexo de los individuos. Sin embargo, cuando buscamos la relación entre densidad de individuos por cm³ de planta y el volumen de la planta, en ambos años encontramos que la relación fue inversa, es decir, hay una mayor densidad de individuos en plantas de menor tamaño. Así mismo, *T. lugens* se encontró en plantas pequeñas más frecuentemente de lo que cabría esperar atendiendo a la superficie ocupada por plantas de este tamaño. Por tanto parece que los individuos de *T. lugens* prefirieron plantas de pequeño tamaño. Esto contrasta con los resultados hallados en la mayoría de los estudios realizados sobre selección de plantas por insectos fitófagos, en los que se muestra que estos seleccionan plantas de gran tamaño. Se han propuesto varios argumentos para explicar este patrón de selección de los insectos fitófagos por plantas de gran tamaño. El primer grupo de argumentos está relacionado con una visión de la planta como recurso: plantas de gran tamaño proporcionan una mayor cantidad de alimento tanto para los adultos como para las larvas (Hayson & Coulson 1998, McMillin & Wagner 1998, Menéndez & Thomas 2000), así como mayor protección frente a los depredadores y a las condiciones climáticas adversas típicas de la alta montaña (Sømme et al. 1996, Willmer et al 1996, Alonso 1997, Fernández-Escudero & Tinaut 1998). El segundo argumento propone que las plantas de mayor tamaño serían encontradas con mayor facilidad (Menéndez & Thomas 2000), sin que esto signifique necesariamente que las plantas mayores sean mejores como recurso o como refugios.

Los insectos utilizan receptores químicos y/o visuales para encontrar las plantas hospedadoras (Bernays & Chapman 1994, Withers & Harris 1996, Willmer et al. 1996, Schoonhoven et al. 1998). En insectos ápteros, como *T. lugens*, los estímulos químicos son mucho más importantes para la localización de las plantas nutricias que los estímulos visuales (Bernays & Chapman 1994). Además, en el caso de insectos monófagos u oligófagos la atracción hacia una determinada planta es inducida por los compuestos volátiles de la planta hospedadora (Lamb & Palaniswamy 1990, Bernays & Chapman 1994, Herzig & Root 1996, Withers & Harris 1996, Schoonhoven et al. 1998). En insectos que se alimentan de crucíferas la atracción la producen los isocionatos volátiles derivados de los glucosinolatos que caracterizan la química de la planta (Chew 1988, Kirk 1992, Bernays & Chapman 1994). Sin embargo, los insectos a

distancias mayores de pocos centímetros no son capaces de distinguir un gradiente de olor, es decir, no serían capaces de conocer el tamaño de la planta por una mayor o menor producción de compuestos químicos. Por tanto, este tipo de estímulos se utilizarían en primer lugar para localizar las plantas hospedadoras, independientemente de su calidad, y una vez alcanzada la planta hospedadora es cuando se producirá la aceptación de la planta atendiendo a las preferencias de los individuos (Bernays & Chapman 1994). De este modo, los insectos ápteros solo serían capaces de distinguir el tamaño de las plantas cuando están muy cerca de ellas. Los datos obtenidos para *T. lugens* muestran que no hubo una relación entre las tasas de visita por escarabajos recibidas por una determinada planta y la densidad de individuos que se encontraban en ella (es decir, plantas con una mayor tasa de visita por *T. lugens* no se correspondían con mayores densidades de los escarabajos en dichas plantas), lo que indica que no hubo agregación de *T. lugens* en determinadas plantas a lo largo del período de actividad y sugiere que no hubo plantas más seleccionadas por los escarabajos.

La probabilidad de que un individuo permaneciera en una planta dependió del tamaño de la planta en ambos años. Sin embargo, esta relación fue diferente cada año. En 1997 *T. lugens* permaneció con mayor probabilidad en plantas de mayor tamaño que en las de menor tamaño. Al año siguiente, el fenómeno obtenido fue el contrario, de forma que hubo una mayor probabilidad de que los individuos permanecieran en la misma planta cuando las plantas fueron de menor tamaño. Una posible explicación para este resultado contradictorio podría ser la existencia de una rotación en la utilización de las plantas debido a la acumulación de compuestos defensivos. De esta manera, las plantas más visitadas un año, y por tanto más defoliadas/comidas, al año siguiente podría presentar una mayor concentración de compuestos químicos tanto en los tejidos reproductivos como en los vegetativos que las hicieran menos deseadas por los insectos fitófagos (Karban & Baldwin 1997; pero véase Englund 1993). Esta hipótesis ha sido propuesta como una alternativa a una distribución no azarosa de una especie de áfidos en una población de su árbol hospedador (Memmott et al. 1995). Sin embargo, nuestros resultados muestran que las plantas que tenían más individuos el primer año también tuvieron un mayor número de *T. lugens* en el segundo año. Por tanto, lo que realmente cambió entre años fue el comportamiento de los individuos, es decir, el segundo año de estudio los individuos cambiaron más frecuentemente de planta. Estos cambios en el comportamiento pueden ser debidos a respuestas tanto a condiciones ambientales como a un cambio en la densidad de predadores o parasitoides (Underwood et al. 1994). Por

ejemplo, el tiempo que un individuo permanece en una planta fue densidad dependiente en algunas especies del género *Cetonia*, de forma que los años que la densidad de individuos fue mayor, el tiempo que permanecían en una misma planta era menor que años con una menor densidad de individuos (Englund 1993). En este sentido, nuestros resultados pueden estar relacionados con un aumento de la competencia, ya que la población de *T. lugens* fue mucho más numerosa en 1998 que en el año anterior, coincidiendo con un mayor cambio de planta hospedadora.

La relación contradictoria mostrada arriba entre tiempo de permanencia y tamaño de planta contradice la idea universalmente aceptada de que plantas mayores proporcionan un mayor suministro de alimento y disminuyen por tanto el tiempo empleado por los insectos en la búsqueda de nuevas plantas nutricias (Karban 1997). Sin embargo, esto es fruto de considerar a las plantas sólo como alimento para los insectos. Pero *H. spinosa* representa para *T. lugens* no sólo alimento sino también un lugar de encuentro entre individuos de ambos sexos así como un lugar para la puesta y desarrollo. Según esta idea, la selección de plantas por *T. lugens* puede estar tan influida por sus necesidades alimenticias como reproductoras. De hecho, parece que los adultos de *T. lugens* no están muy limitados por el alimento, dado que requieren poca cantidad (González-Megías & Gómez 2001). Por el contrario, nuestros datos indican que los adultos presentan una alta frecuencia de cópulas durante la mayor parte de su período de actividad, produciéndose las cópulas generalmente con individuos diferentes en distintas ocasiones y en plantas distintas, lo que nos inclina a pensar que la alta movilidad de *T. lugens* estaría fuertemente condicionada por requerimientos reproductivos. De hecho, en otras especies del género *Timarcha* los huevos son puestos en una pequeña cavidad excavada por la hembra en el suelo, que es posteriormente recubierta de tierra (Chevin 1985), y el hecho de que las hembras de *T. lugens* no permanezcan en la misma planta y de que copulen varias veces a lo largo de la estación reproductora con machos distintos indica que las hembras podrían realizar varias puestas distribuidas en diferentes pies de planta. La decisión de un individuo de poner huevos en distintos pies de planta se conoce para otras especies de insectos fitófagos, proponiéndose como hipótesis que mediante este comportamiento aumentaría la supervivencia de la descendencia cuando sólo un número limitado de larvas puede desarrollarse en una misma planta, así como disminuiría la tasa de mortalidad por parasitismo (Withers & Harris 1996, Abrahamson & Weis 1997). Desafortunadamente, no se conocen los requerimientos de *T. lugens* en relación con la selección de lugares de

puesta y desarrollo larvario, que podrían estar influenciando igualmente los criterios de selección de plantas y la movilidad de esta especie.

En cualquier caso, hasta este momento hemos considerado la selección de plantas por *T. lugens* en relación con nuestros datos de movilidad y actividad de esta especie, pero sin considerar el efecto potencial de otros miembros de la comunidad que tienen también a *H. espinosa* como recurso. Así, es posible que la selección de plantas por una especie pueda variar entre años dependiendo tanto de la calidad de la planta como alimento o lugar de emparejamiento, como de las condiciones ambientales, la densidad de predadores, parasitoides o competidores (Underwood et al. 1994). De hecho, la selección de plantas por insectos fitófagos pueden depender del daño causado a las plantas por otros herbívoros (Quiring & Butterworth 1994). El frecuente uso de *H. espinosa* por la cabra montés (*Capra pyrenaica*) podría, de hecho, constituir otro factor de gran importancia determinando la movilidad y la selección de plantas en *T. lugens*.

Conclusiones

En este trabajo queda demostrada la utilidad de estudios basados en las tasas de captura-recaptura, si bien existen limitaciones derivadas del desconocimiento de la movilidad, actividad y tasas de mortalidad/emergencia de nuevos individuos adultos es especies que, como *T. lugens*, poseen poblaciones abiertas. De este modo, el estudio del ciclo de vida y actividad, así como de sus interacciones con otros individuos de su misma especie y con otras especies de la comunidad constituyen una base necesaria para este tipo de estudios. Los individuos de *T. lugens* presentan un período de actividad muy corto debido a las duras condiciones climáticas de la alta montaña, que permanece cubierta por la nieve durante más de siete meses al año. La población estudiada se mantuvo activa en la zona de estudio desde la retirada de las nieves, momento en el que tiene lugar la emergencia tanto de larvas como de adultos, hasta principios de otoño. A lo largo de este período de actividad, la población presentó grandes variaciones en el número de individuos activos, hallándose además que los períodos de máxima actividad no coincidieron en machos y hembras, y que el patrón de variación del número de individuos activos fue diferente entre años. Estos datos refuerzan nuestra idea de que las variaciones de la actividad de las especies de una comunidad a lo largo de su período de actividad tendrían un importante efecto sobre las variaciones temporales (a nivel de distintos muestreos) detectado en las respuestas ante distintos factores ecológicos (e.g., heterogeneidad ambiental, perturbaciones bióticas).

Las variaciones detectadas en la población de *T. lugens* aparecieron no sólo en relación con el número de individuos activos en la población, sino con respecto a la movilidad entre plantas hospedadoras, siendo más frecuente la movilidad entre plantas hospedadoras en el segundo año. Al contrario de lo obtenido en la mayoría de las especies fitófagas, los individuos de *T. lugens* seleccionaron las plantas de menor tamaño, lo que indicaría que la presencia de *T. lugens* en las plantas estaría relacionada con la alta movilidad de esta especie, movilidad posiblemente relacionada con requerimientos de índole reproductiva más que como consecuencia de la selección de plantas como alimento o refugio. De hecho, al igual que otras especies del mismo género, *T. lugens* presenta una alta tasa de actividad copuladora, que se mantuvo durante casi todo el período de actividad. No obstante, el efecto de otros componentes de la comunidad, como la cabra montés, podrían estar también relacionados con los patrones de movilidad y selección de planta hospedadora obtenidos en *T. lugens*.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamson W. & A. Weis 1997. Evolutionary ecology across three trophic levels. Goldenrods, gallmakers and natural enemies. Monographs in Population Biology 29. Princenton University Press, Princenton, New Jersey, 456 pp.
- Alonso C. 1997. Choosing a place to grow. Importance of within-plant abiotic microenvironment for *Iponomeuta mahalebella*. Entomologia Experimentalis et Applicata 83: 171-180.
- Baars M. A. 1979. Patterns of movement of radioactive carabid beetles. Oecologia 44: 125-140.
- Baguette M. & G. Néve 1994. Adult movements between populations in the specialist butterfly *Procllossiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). Ecological Entomology 19: 1-5.
- Barranco, P., M.D. Campos & F. Pascual 1995. Findings concerning the ecology of *Baetica ustulata* (Rambur , 1838) (Orthoptera, Tettigoniidae). Zoologica baetica 6: 105-110.
- Bernays E. A. & R. F. Chapman 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York, 312 pp.
- Block W. & L. Sømme 1983. Low temperature adaptations in beetles from the sub-antarctic island of South Georgia. Polar Biology 2: 109-114.

- Brown J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Chevin H. 1985. Contribution a la biologie des *Timarcha* (Col. Chrysomelidae).II *Timarcha tenebricosa* F. Cah. Liaison O.P.I.E. 19: 7-14.
- Chevin H. 1994. Food selection and life-cycle of the old world *Timarcha* Latreille, 1829 (Col. Chrysomelidae). En Jolivet P., M. Cox & E. Petitpierre (Eds.), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp 533-539.
- Convey P. 1996. The influence of environmental characteristics on life history attributes of antarctic terrestrial biota. *Biol. Rev.* 71: 191-225.
- Crist T., D. Guertin, J. Wiens & B. Milne 1992. Animal movement in heterogeneous landscape: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* 6: 536-544.
- Crist T. & R. Ahern 1999. Effects of habitat patch size and temperature on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology* 28: 681-689.
- Chew F. S. 1988. Searching for defensive chemistry in the Cruciferae, or, Do glucosinolates always control intereactions of Cruciferae with their potential herbivores and symbionts?. En: Spencer K. C. (eds), Chemical mediation of coevolution. Academic Press, New York, EEUU, 81-112 pp.
- Doak P. 2000. Population consequences of restricted dispersal for an insect herbivore in a subdivided habitat. *Ecology* 81: 1828-1841.
- Dobler S. & M. Rowell-Rahier 1996. Reproductive biology of viviparous and oviparous species of the leaf beetle genus *Oreina*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 375-388.
- Fava A. & E. Gaino 1996. A general profile of the reproductive biology of *Sitophilus granarius* (L.). *Boll. Soc. ent. Ital.* 128: 17-28.
- Fernández-Escudero I. & A. Tinaut 1998. Heat-cold dialectic in the activity of *Proformica longiseta*, a thermophilous ant inhabiting a high mountain (Sierra Nevada, Spain). *International Journal of Biometeorology* 41: 175-182
- Forsberg J. 1987. Size discrimination among conspecific hostplants in two pierid butterflies; *Pieris napi* L. and *Pontia daplidice* L. *Oecologia* 72: 52-57.

- Hayson K. & J. Coulson 1998. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology* 23: 377-385.
- Englund R. 1993. Movement patterns of *Cetonia* beetles (Scarabaeidae) among flowering *Viburnum opulus* (Caprifoliaceae). *Oecologia* 94: 295-302.
- Hanski I., J. Kouki & A. Halkka 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. En: Ricklefs R. E. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. Chicago University Press, Chicago, pp. 108-116.
- Hanski I., M. Kuussaari & M. Nieminen 1994. Metapopulations structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* 75: 747-762.
- Harrison S. 1997. Persistent, localized outbreaks in the western tussock moth *Orgyia vetusta*: the roles of resource quality, predation and poor dispersal. *Ecological Entomology* 22: 158-166.
- Herzig A. L. & R. Root 1996. Colonization of host patches following long-distance dispersal by a goldenrod beetle, *Trihabda virgata*. *Ecological Entomology* 21: 344-351.
- Heatwole, H. 1996. *Energetics of desert invertebrates*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania, 266 pp.
- Hill J., C. D. Thomas & O. Lewis 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology* 65: 725-735.
- Isard S. A., J. Spencer, M. Nasser & E. Levine 2000. Aerial movement of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae): Diel Periodicity of flight activity in soybean fields. *Environmental Entomology* 29: 226-234.
- Jamieson I., M. Forbes & E. McKnight 2000. Mark-recapture study of mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostomatidae) on rock tor "islands". *New Zealand Journal of Ecology* 24: 209-214.
- Jolly G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225-244.
- Karban R. 1992. Plant variation: Its effects on population of herbivorous insects. En: Fritz R. S. & E. L. Simms (eds.) *Plant resistance to herbivores and pathogens*. The University of Chicago press, Chicago, EEUU, pp 195-215.

- Karban R. 1997. Neighbourhood affects a plant's risk of herbivory and subsequent success. *Ecological Entomology* 433-439.
- Karban R. & J. T. Baldwin 1997. *Induced responses to herbivory*. Chicago University Press, Press, 319 pp.
- Kirk W. D. J. 1992. *Insects on cabbages and oilseed rape*. Naturalist's handbooks 18. The Richmond Publishing Co. Ltd. UK 66 pp.
- Knight A., L. Brower & E. Williams 1999. Spring emigration of the monarch butterfly *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in north-central Florida: estimating population parameters using mark-recapture. *Biological Journal of Linnean Society* 68: 531-556.
- Knutson R., J. R. Kwilosz & R. Grundel 1999. Movement patterns and population characteristics of the Karner blue butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*) at Indiana Dunes National Lakeshore. *Natural Areas Journal* 19: 109-120.
- Kolosa J. & N. Waltho 1998. A hierarchical view of habitat and its relationship to species abundance. En: Peterson D. L. & V. T. Parker (eds.), *Ecological scale. Theory and applications. Complexity in Ecological Systems*. Columbia University Press, New York, EEUU, pp 55-78.
- Krasnov B. & G. Shenbrot 1997. Seasonal variation in spatial organization of a darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae) community. *Environmental Entomology* 26:178-190.
- Kuussaari M., M. Singer & I. Hanski 2000. Local specialization and landscape-level influence on host use in an herbivorous insect. *Ecology* 81: 2177-2187.
- Lamb R. J. & P. Palaniswamy 1990. Host discrimination by a crucifer-feeding flea beetle, *Phyllotreta striolata* (F.) (Coleoptera: Chrysomelidae). *The Canadian Entomologist* 122; 817-824.
- Leather S., K. Walters & J. Bale 1993. *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, 255 pp.
- Levin S. A. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems* 3: 498-506.
- Lewis O. T., C. D. Thomas, J. Hill, M. Brookes, T. Robin, Y. Graneau, J. Mallet & O. Rose 1997. Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus*. *Ecological Entomology* 22: 283-293.

- Lundberg P., E. Ranta, J. Ripa & V. Kaitala 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 460-464.
- Mani M. S. 1968. Ecology and biogeography of high altitude insects. Junk Publishers. La Haya, pp 527.
- McMillin J. & M. Wagner 1998. Influence of host-plant vs. natural enemies on the spatial distribution of the sawfly, *Neodiprion autumnalis*. *Ecological Entomology* 23: 397-408.
- Memmott J., R. Day & H. Godfray 1995. Intraspecific variation in host plant quality: the aphid *Cinara cupressi* on the mexican cypress *Cupressus lusitanica*. *Ecological Entomology* 20:153-158.
- Menéndez R. & C. D. Thomas 2000. Metapopulation structure depends on spatial scale in the host-specific moth *Wheeleria spilodactylus* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Journal of Animal Ecology* 69: 935-951.
- Munguira M., E. García-Barros & J. Viejo 1997. Use of space and resources in a mediterranean population of the butterfly *Euphydryas aurinia*. *Acta Oecologica* 18: 597-612.
- Petitpierre E. 1972. Estudios sistemáticos citogenéticos y evolutivos sobre el género *Timarcha* (Coleoptera, Chrysomelidae). Tesis doctoral inédita. Universidad de Barcelona.
- Polis G., J. Barnes, M. Seely, J. R. Henschel & M. Enders 1998. *Ecology* 2560-2566.
- Quiring D. & E. Butterworth 1994. Genotype and environment interact to influence acceptability and suitability of white spruce for a specialist herbivore, *Zeiraphera canadensis*.
- Quiring D., J. Sweeney & R. Bennett 1998. Evidence for a host-marking pheromone in white spruce cone fly, *Strobilomyia neanthracina*. *Journal of Chemical Ecology* 24: 709-721.
- Riba J. & M. Blas 1994. Estudios sobre la proporción de sexos de *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1975) (Coleoptera: Scolytidae) en el valle de Aran (Pirineos orientales). *Elytron* 8: 201-215.
- Rhodes O. E. & E. P. Odum 1996. Spatiotemporal approaches in ecology and genetics: the road less traveled. En: Rhodes O. E., R. K. Chesser & M. H. Smith (eds.), *Population dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU, pp 1-7.

- Schoonhoven L. M., T. Jermy & J. van Loon 1998. Insect-plant biology. From physiology to evolution. Chapman & Hall, London, UK, 409 pp.
- Seber G. A. F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. London. Griffin.
- Sillén-Tullberg B. & C. Solbreck 1990. Population dynamics of a seed feeding bug, *Lygaeus equestris*. Temporal dynamics. *Oikos* 58: 210-218.
- Sømme L. 1989. Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. *Biol. Rev.* 64: 367-407.
- Sømme L., R. L. Davidson & G. Onore 1996. Adaptations of insects at high altitudes of Chimborazo, Ecuador. *European Journal of Entomology* 93: 313-318.
- Speight M., M. Hunter & A. Watt 1999. Ecology of Insects. Concepts and applications. Blackwell Science, Oxford, pp 350.
- Spicer J. & K. Gaston 1999. Physiological Diversity and its ecological implications. Blackwell Science, Oxford, pp 241.
- Stiling P. & A. Rossi 1995. Coastal insect herbivore communities are affected more by local environmental conditions than by plant genotype. *Ecological Entomology* 20: 184-190.
- Svensson B. W. 1998. Local dispersal and its life-history consequences in a rock pool population of a gyrenid beetle. *Oikos* 82: 111-122.
- Thomas C. D., L. Parkinson & E. J. Marshall 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116: 103-112.
- Tilman D., C. L. Lehman & P. Kareiva 1997. Population dynamics in spatial habitats. En: Tilman D. & P. Kareiva (eds.), *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, EEUU, pp 320.
- Turchin P. 1995. Population regulation: Old arguments and new synthesis. En: Cappuccino N. & P. Price (eds.), *Population Dynamics. New approaches and Synthesis*. Academic Press, California EEUU, 19-40.
- Underwood et al. 1994
- Wagner D. & J. Liebherr 1992. Flightlessness in insects. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 216-219.

- Watanabe M. & K. Tanaka 1997. Photoperiodic control of adult diapause, cold hardiness, and inositol acumulation in a beetle, *Aulacophora nigripennis* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zoological Science* 14: 233-237.
- Whicker A. & Tracy C. 1987. Tenebrionid beetles in the shortgrass prairie: daily and seasonal patterns of activity and temperature. *Ecological entomology* 12: 97-108.
- Willmer P. G., J. P. Hughes, J. A. Woodford & S. C. Gordon 1996. The effects of crop microclimate and associated physiological constraints on the seasonal and diurnal distribution patterns of raspberry beetle (*Byturus tomentosus*) on the host plant *Rubus idaeus*. *Ecological Entomology* 21: 87-97.
- Wise D. 1981. Seasonal and yearly patterns in the densities of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in a montane community. *Environmental Entomology* 10: 350-358.
- Withers T. M. & M. O. Harris 1996. Foraging for oviposition sites in the hessian fly: random and non-random aspects of movement. *Ecological Entomology* 382-395.

**Capítulo 7: Las interacciones entre especies como mecanismos
estructuradores de las comunidades de artrópodos**





INTRODUCCIÓN

Existe un intenso debate acerca de la relevancia de la competencia interspecífica como mecanismo controlador de las poblaciones y comunidades de insectos fitófagos (Denno et al. 1995, Stewart 1996, Schoonhoven et al. 1998, Speight et al. 1999). Debido a que la mayoría de las especies de plantas son consumidas por muchas especies de insectos, una situación que beneficia el surgimiento de interacciones entre herbívoros usando el mismo recurso limitante (Wiens et al. 1991, Root & Cappucino 1992, Hudson & Stiling 1997, Carson & Root 2000, Fisher et al. 2000, y referencias allí), algunos estudios han efectivamente encontrado que la competencia interespecífica es frecuentemente intensa entre este tipo de consumidores (e.g. Ritchie & Tilman 1992, Harrison et al. 1995, Chase 1996, Hudson & Stiling 1997, Waltz & Whitham 1997, Fisher et al. 2000, Denno et al. 1995, 2000, Gianoli 2000). Sin embargo, este resultado no es unánime, ya que otros estudios han sido incapaces de demostrar la severidad de la competencia, o han hallado que otros mecanismos (como los factores de mortalidad abióticos, el fracaso en el desarrollo, la competencia intraespecífica, y sobre todo los enemigos naturales) son más importantes a la hora de explicar la dinámica poblacional de los insectos fitófagos (e.g. Faeth 1985, 1992, Evans 1992, Marquis & Whelan 1994, Cornell & Hawkins 1995, Spiller & Schoener 1997, Schmitz 1998, Beckerman 2000). Además, muchos ecólogos asumen que la competencia entre herbívoros es rara, en consonancia con la visión de Hairston et al. (1960) sobre el funcionamiento de las redes tróficas, que predice que las fuerzas descendentes de las redes tróficas son las principales reguladores de las poblaciones de herbívoros (Speight et al. 1999). La importancia global de la competencia como una fuerza estructuradora de las comunidades de insectos fitófagos permanece aún como una pregunta irresoluta (Schoonhoven et al. 1998).

La mayoría de los estudios experimentales que han intentado comprobar el papel de la competencia interspecífica entre insectos han sido diseñados bajo los presupuestos teóricos de la teoría del nicho, que presume que la competencia ocurre principalmente entre miembros del mismo gremio (Stewart 1996, Denno et al. 2000). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que herbívoros pertenecientes a gremios diferentes pueden ejercer efectos fuertes entre sí (Strauss 1987, 1991, Hunter 1992, Schoener 1993, Stewart 1996, Roche & Fritz 1997). De hecho, es frecuente que muchas especies de insectos fitófagos separadas temporal o espacialmente estén sumidas en competencia mediada por la planta hospedadora (Faeth 1988, Inbar et al. 1995, Salt et al. 1996, Faeth & Wilson 1997, Master & Brown 1997, Fisher et al. 2000). Este fenómeno ocurre

porque el daño provocado por el herbívoro induce cambios en los compuestos aleloquímicos, productividad, arquitectura, fenología u otros atributos vegetales (Karban & Baldwin 1997), lo cual indirectamente afecta a la supervivencia y crecimiento de otros herbívoros que usan la misma planta (Faeth & Wilson 1997, Master & Brown 1997). Debido a que esta interacción ocurre debido a una disminución de la calidad, más que de la cantidad de tejido, la competencia puede ocurrir incluso en ausencia de una severa defoliación (Hunter 1992).

Una razón adicional que oscurece el papel real que la competencia interespecífica puede tener en las comunidades naturales se deriva de la idea que tenemos de gremios como grupos taxonómicos, lo que inevitablemente conduce a suponer que la competencia sólo se da entre especies relacionadas taxonómicamente (Simberloff & Dayan 1995). Sin embargo, algunos gremios están compuestos por especies no relacionadas taxonómicamente, que pueden estar inmersa en competencia por el mismo recurso (Hochberg & Lawton 1990, Simberloff & Dayan 1995, Speight et al. 1999). En general, las especies no tienen por qué estar relacionadas para interactuar (Faeth & Wilson 1997, Master & Brown 1997, Tschardtke 1997). De hecho, se está acumulando un cuerpo de evidencias empíricas que indican que en la mayoría de los ecosistemas los insectos fitófagos comparten los recursos, y por lo tanto pueden potencialmente interactuar, con organismos distantes taxonómicamente, como por ejemplo, hongos endofíticos (Faeth & Hammon 1997*a, b*), hongos ecto- y endomicorrízicos (Gehring & Whitham 1994, Gehring et al. 1997), aves y roedores granívoros (Davidson et al. 1984, 1985, Gómez & Zamora 2000*a, b*), aves nectarívoras (Hochberg & Lawton 1990), aves y mamíferos granívoros (Krischik et al. 1989, Sallabank & Courtney 1992, García et al. 1999), moluscos y roedores consumidores de plántulas (Hulme 1994, 1996), y ungulados (Danell & Huss-Danell 1985, Zamora & Gómez 1993, Baines et al. 1994, Tschardtke & Greiler 1995, Gómez & Zamora 2000*a, b*).

Los ungulados ejercen un fuerte impacto sobre el crecimiento y la reproducción de muchas especies de plantas y sobre la estructura y diversidad de algunas comunidades vegetales (Huntly 1991, Zamora et al. 1999). Por consiguiente, estos herbívoros mamíferos pueden tener intensos efectos directos e indirectos sobre las poblaciones y comunidades de insectos asociados a las plantas (Hunter 1992, Tschardtke 1997, Suominen et al. 1999*a, b*). Sin embargo, a pesar de que algunos estudios han analizado los efectos potenciales que los ungulados pueden tener sobre los

insectos, los resultados son aún controvertidos. Mientras que en algunos casos los ungulados afectan negativamente a los insectos, disminuyendo su abundancia y diversidad (Dennis et al. 1996, 1997, Strand & Merritt 1999, Suominen et al. 1999a), en otros casos el efecto del pastoreo por ungulados parece incidir de forma positiva (Abensperg-Traun et al. 1996, Ellingsen et al. 1997, Seymour & Dean 1999, Suominen et al. 1999b), o neutral sobre las comunidades y poblaciones de insectos (Dennis et al. 1996, Rambo & Faeth 1999). Estas inconsistencias son probablemente resultado de varias razones no excluyentes. Primero, hasta lo que sabemos, los estudios que han analizado el efecto de los mamíferos sobre los insectos han considerado a toda la comunidad de invertebrados como una caja negra, independientemente de si pertenecen o no al mismo nivel trófico que los propios ungulados. Esto significa que se ha estudiado el efecto de los ungulados juntando a los depredadores, herbívoros o detritívoros, o considerando a insectos epigeos que muchas veces no utilizan los mismos recursos que los mamíferos. Y esto a pesar de que se sabe que el efecto de los ungulados dependen de la ecología y taxonomía del insecto considerado (Tscharntke & Greiler 1995, Dennis et al. 1996, 1997, Suominen et al. 1999a,b). Segundo, como consecuencia de adoptar una perspectiva comunitaria, la mayoría de los estudios han analizado el efecto de los ungulados mezclando los efectos directos derivados del consumo de plantas con los indirectos no tróficos derivados de sus efectos sobre la estructura y composición vegetal, el régimen lumínico, la hojarasca, las pequeñas perturbaciones o los flujos de nutrientes (Huntly 1991, Tscharntke & Greiler 1995, Tscharntke 1997, Suominen et al. 1999b). Sin embargo, estos dos tipos de efectos pueden a veces compensarse para ciertos tipos de insectos, con los efectos negativos del consumo de planta siendo soslayados por los efectos positivos derivados de la defecación y perturbación. De hecho, los efectos positivos constatados hasta la actualidad parecen derivados de la capacidad de los ungulados de provocar heterogeneidad espacio-temporal y de incrementar la entrada de nutrientes via defecación (Abensperg-Traun et al. 1996, Ellingsen et al. 1997, Suominen et al. 1999b). Por el contrario, el efecto negativo es producido a veces no sólo directamente por el consumo vegetal sino también por el pisoteo, la alteración de la acumulación de hojarasca, o por la generación de procesos erosivos (Dennis et al. 1996, 1997, Molina et al. 1999, Suominen et al. 1999a). Una determinación rigurosa del efecto competitivo entre ungulados e insectos requiere una aproximación mecanicista que separe los

resultados diferenciales producidos por el consumo vegetal de los otros efectos no tróficos.

Cuando los herbívoros difieren en algunos rasgos claves, como la morfología o el tamaño, que inciden en que exhiban diferentes escalas perceptuales, el resultado de la competencia entre ellos es usualmente asimétrica (Stamp 1984, Davidson et al. 1985, Brown et al. 1986, Karban 1986, Karban et al. 1987, Christensen & Whitham 1993, Bullock et al. 1994, Ehrlén 1995, Harrison et al. 1995, Hudson & Stiling 1997, Lucas et al. 1998). De hecho, estudios recientes sugieren que la asimetría es la regla en vez de la excepción en las interacciones competitivas entre insectos fitófagos, la mayoría de las veces el resultado de la interacción estando más cercano al amensalismo que a la competencia (Denno et al. 1995). Asimismo, en caso de gran diferencia de tamaños, como la que ocurre entre ungulados e insectos, la asimetría puede favorecer incluso el desarrollo de mecanismos de interferencia (Lawton & Hassell 1981, Schoener 1983, Karban 1986, Polis 1988, Auerbach 1991, Cornell & Hawkins 1995). En estas redes tróficas altamente estructuradas por el tamaño, el resultado de la interferencia puede llegar a ser letal para el competidor más pequeño (Auerbach 1991, Polis 1988, 1994, Cornell & Hawkins 1995, Lucas et al. 1998). Así, algunos estudios han mostrado que el tejido vegetal ingerido por los ungulados puede a veces contener larvas de insectos endo- y ectofíticas (Zamora & Gómez 1993, Fernández-Haeger et al. 1996, Retamosa 1997). Esta omnivoría accidental (sensu Polis 1994) puede presumiblemente incrementar el efecto dañino que la competencia explotativa asimétrica de los ungulados tienen sobre los insectos (Baines et al. 1994). Además, mediante el consumo accidental de insectos, la actividad de los vertebrados herbívoros resulta en un solapamiento de niveles tróficos de las redes de invertebrados, ya que ingieren insectos independientemente de su categoría trófica, desde herbívoros a parasitoides, saprófagos o depredadores (Tscharntke 1997). En estos casos, los ungulados pueden actuar como especies claves, favoreciendo incluso cascadas tróficas y redefiniendo las interacciones existentes entre otros herbívoros menores y la planta hospedadora (Hunter 1992, Jones et al. 1994, Naiman et al. 1994, Tscharntke 1997).

Objetivo de este capítulo

A pesar de la tremenda importancia de considerar los efectos de los herbívoros vertebrados sobre la dinámica poblacional y la estructura trófica de los invertebrados que consumen la misma planta, la información existente aún es escasa (Tscharntke

1997). Este estudio fue diseñado para determinar las interacciones a largo plazo entre los ungulados (oveja doméstica y cabra montés *Capra pyrenaica*, Bovidae) y el insecto fitófago *Timarcha lugens*, una especie monófaga del matorral de alta montaña *Hormathophylla spinosa* (L.) Küpfer (González-Megías & Gómez 2001). Bajo esta idea, la competencia entre estas dos especies focales se ha estudiado mediante un experimento de exclusión (sensu Goldberg & Scheiner 1993) durante tres años (1998-2000). El experimento fue recíproco, debido a que estudiamos el efecto de la exclusión de cada taxón en el otro. Asimismo, también estudiamos el efecto de la exclusión de ambos taxones focales sobre otros asociados a la misma planta hospedadora. Debido a la diferencia en los ciclos vitales de todos los organismos estudiados, la competencia ha sido cuantificada por medio de respuestas a nivel individual (v.g., la intensidad de la interacción entre cada animal y la planta), a nivel poblacional (v.g. abundancia y biomasa acumulada), y a nivel comunitario (v.g., riqueza específica, diversidad, composición y estructura). Específicamente, hemos cuantificado: (1) el efecto de la competencia explotativa ejercida por los ungulados en la abundancia de *T. lugens* y en su interacción con *H. spinosa*; (2) el efecto recíproco del insecto sobre la interacción entre la planta y los ungulados; (3) el efecto de cada herbívoro focal sobre la reproducción de la planta; (4) el efecto diferencial de los dos herbívoros sobre una tercera especie fitófaga, *Ceutorhynchus* sp. nov. (Curculionidae), un gorgojo endófago especialista de *H. spinosa*, y el mecanismo potencial (competencia explotativa u omnivoría accidental) que produce dichos efectos; (5) el efecto diferencial de los dos herbívoros sobre la abundancia de otros insectos fitófagos de la planta; y (6) el efecto sobre otros insectos no fitófagos que también viven en la misma planta, especialmente detritívoros, depredadores y parasitoides.

El sistema de estudio

H. spinosa es un matorral de vida larga (hasta 80 años), completamente cubierto de espinas, y que habita Sierra Nevada desde los 1600 metros hasta los 3340 metros de altitud. Es una especie de floración masiva que produce desde 500 hasta 75000 flores por año (Gómez & Zamora 1992). La flores se disponen en inflorescencias con 8-20 flores cada una, que sobresalen por encima de la barrera de espinas.

La diversidad de herbívoros que consumen *H. spinosa* en Sierra Nevada pueden dividirse en dos grupos, aquellos que se alimentan de las estructuras reproductivas de la planta (flores y frutos) y aquellos que se alimentan de la parte vegetativa ("feeding

sites" sensu Lawton et al. 1993). Asimismo, cada uno de estos grupos pueden a su vez ser divididos en gremios de acuerdo con la parte específica del matorral que es consumida y por el comportamiento trófico exhibido (Simberloff & Dayan 1995, Wilson 1999).

Herbívoros de estructuras reproductivas

En este grupo de herbívoros, un primer gremio está compuesto por aquellos animales que consumen flores y frutos mediante masticación. Es un gremio heterogéneo formado por los ungulados y varias especies de insectos mandibulados, entre los que destacan *T. lugens*. Un segundo gremio está compuesto por el granívoro endofítico *Ceutorhynchus* sp. (Curculionidae), un gorgojo especialista que se desarrolla dentro de los frutos de la planta (Gómez & Zamora 1994). Existen otros consumidores de estructuras reproductivas, como pájaros granívoros o insectos agallíferos, que no serán considerados en este estudio.

Herbívoros de estructuras vegetativas

Un gremio está compuesto de insectos mandibulados folívoros, compuesto principalmente por escarabajos de las familias Chrysomelidae, Nitidulidae, Curculionidae and Melyridae, polillas de la familia Geometridae, y varias especies de Diptera y Orthoptera. Otro gremio está formado por los insectos que chupan la savia, y son especies de chinches que pertenecen a las familias Lygaeidae, Nabidae, Miridae (Heteroptera) Psyllidae y Aphidae (Homoptera).

El tejido vegetal no consumido pasa a detritus y es usado por varias especies de Psocoptera, Collembola, Acarini y Coleoptera, que pueden ser agrupados en un gremio de detritívoros. Estas especies empiezan a consumir el detritus cuando aún está en el matorral (hojas muertas, pétalos secos, etc.). Por esta razón, son abundantes no sólo en la hojarasca acumulada debajo del matorral sino también dentro del propio matorral.

Finalmente, todos estos insectos son atacados por insectos perteneciente a dos gremios, los parasitoides (principalmente Chalcidoidea y Ichneumonidae), y los depredadores, como arañas (v.g. Salticidae, Tomisidae) y escarabajos (v.g. Coccinellidae, Cantharidae).

Historia natural de los principales herbívoros

Los ungulados consumen la planta principalmente durante el período temprano de fructificación, ingiriendo principalmente frutos inmaduros, junto con flores pasadas y algunos frutos maduros. Normalmente no suelen consumir la parte vegetativa de la planta, que está fuertemente protegida por las espinas. Los ungulados ejercen un fuerte impacto negativo sobre *H. spinosa*, acabando en algunas poblaciones y año hasta con el 90% de la cosecha de frutos (Gómez & Zamora 2000b).

Ceutorhynchus sp. es un diminuto (0.19 ± 0.30 mg de peso seco, $n=20$), univoltino, áptero, monófago depredador de semillas de *H. spinosa* endémico de la alta montaña de Sierra Nevada (Gómez 1993, Gómez & Zamora 1994, 2000b). Las larvas se desarrollan dentro del fruto, alimentándose de las semillas. Completan el desarrollo consumiendo usualmente una sola semilla, y una sola larva suele desarrollarse por fruto (Gómez & Zamora 1994). Al final del desarrollo larvario, durante el último instar, abren un agujero en la pared del fruto y caen al suelo debajo de la planta donde se entierran para pupar (Gómez & Zamora 1994). Durante la siguiente primavera los adultos emergen del suelo y suben a la planta, donde se emparejan en las flores y las hembras ovopositan dentro del ovario antes de fructificar (Gómez & Zamora 1994). Esta especie de gorgojo es abundante y está ampliamente distribuido por las poblaciones de *H. spinosa* situadas por debajo de los 3000 m de altitud (Gómez & Zamora 1994, 2000b).

METODOS

Zona de estudio

El experimento fue llevado a cabo durante tres años (1998-2000) en una población de *H. spinosa* localizada a 2810 m de altitud en el valle del río San Juan (Población 2800B, ver Capítulo 5). El área (aproximadamente 3 ha) es un matorral abierto ($6.4 \pm 1.4\%$ de cobertura, 15.8 ± 12.1 plantas/20 m²; $n = 5$ transectos) dominado por *H. spinosa* (95% del total de cobertura vegetal), junto con algunos individuos pertenecientes a otras dos especies de matorral, *Reseda complicata* y *Sideritis glacialis*, y algunas hierbas perennes (*Viola crassiuscula*, *Coincya orophila*, *Erodium cheilanthifolium*, y *Arabis alpina*). Los matorrales individuales aparecen como unidades discretas, rodeados por espacios abiertos sin vegetación.

Diseño experimental

El efecto recíproco entre *T. lugens* y los ungulados se estudió mediante un experimento factorial 2 x 2 según un diseño completamente aleatorizado (Mead 1988). A principios de Junio de 1998 se seleccionaron 50 plantas de tamaño y fenología similar, que fueron marcados. A cada una le medimos la altura y los diámetros mayores, estimando su volumen como una hemiesfera. La distancia al conespecífico más cercano (en cm) también fue medida.

Cada planta fue asignada al azar a cada uno de los siguientes tratamientos:

1) *Exclusión de ungulados*. Los herbívoros mamíferos fueron selectivamente excluidos de 10 plantas cubriéndolas con cajas en cuya parte superior se colocaba una malla metálica de 4 cm de luz de malla. Estas exclusiones (25 x 60 x 40 cm) permiten la entrada de insectos herbívoros y polinizadores. Asimismo, esta malla también permite la entrada de los principales depredadores de *T. lugens*, las arañas epigeas y la avispa *Polistes biglumis bimaculatus*. Esto es importante, ya que una exclusión accidental de los depredadores de *T. lugens* podría enmascarar el efecto de los ungulados sobre la dinámica poblacional del escarabajo.

2) *Exclusion de T. lugens*. *T. lugens* fue selectivamente excluido de 10 plantas que también fueron cubiertas con cajas pero cuya parte superior estaba abierta para permitir el acceso de los ungulados a las flores y frutos. Los coleópteros fueron excluidos mediante extracción manual (ver Floyd 1996 y Waltz & Whitham 1997 para un procedimiento similar). Las plantas experimentales fueron visitadas cada 5 días desde el principio hasta el final del experimento. La extracción fue fácil ya que *T. lugens* es una especie de tamaño grande incluso es estadio larvario (ver Capítulo 5). Durante el proceso de extracción se tuvo especial cuidado en no perturbar a otras invertebrados hospedados por *H. spinosa*. Decidimos utilizar este método en vez de otros usuales, como la aplicación de insecticida o pegamento alrededor de las plantas (ver v.g. Hudson & Stiling 1997), debido al hecho de que muchos otros herbívoros de *H. spinosa* son también ápteros, y serían igualmente excluidos.

3) *Exclusion total*. Mediante la combinación de los dos tratamientos anteriores, ambos herbívoros fueron excluidos de otras 10 plantas.

4) *Control*. 10 plantas no fueron cubiertas con cajas, para dejarlas accesibles a ambos herbívoros.

5) *Control del control*. Las cajas usadas pueden afectar a rasgos vegetales relacionados con la interacción con los herbívoros (Morris 1992, Stamp & Bowers

1994, Hulme 1996). Para controlar cualquier efecto potencial de las cajas en cualquier variable importante, las 10 plantas restantes fueron usadas como control del control, para lo cual fueron cubiertas con cajas pero abiertas para permitir el acceso a ambos herbívoros focales (ver Morris 1992 para un procedimiento similar).

Toma de datos

Reproducción de las plantas

Estimamos el éxito reproductivo de las plantas mediante la tasa de fructificación, medida como la proporción de flores que producían frutos. Para ello, se censó la fructificación de 50 inflorescencias por matorral y año (7500 inflorescencias en total). Usamos este estimador del éxito reproductivo de la planta debido a que está altamente correlacionado con la producción de semillas total de la planta ($\text{Semillas} = -0.005 + 0.258 \times \text{tasa de fructificación}$; Adj. $R^2=0.81$, $P<0.0001$, $N=110$ plantas; Gómez 1993).

Abundancia de T. lugens

La abundancia de *T. lugens* fue cuantificada censando todos los escarabajos en cada planta experimental cada dos semanas desde Junio de 1998 hasta Agosto de 2000. En cada censo se contaron todos los individuos, registrando su estadio (larva o adulto) y sexo. *T. lugens* fue censado en todas las plantas, incluyendo aquellas de las que eran extraídos. Estos datos los utilizamos como una medida de la efectividad de nuestro método de extracción.

Además, contabilizamos la intensidad de daño provocado por *T. lugens*. Para ello, de un total de 50 frutos por planta y año (4500 frutos en total), cuantificamos la proporción de ellos que estaban dañados por esta especie. El daño provocado por *T. lugens* es fácilmente identificable ya que estos escarabajos suelen comerse el fruto completamente pero dejando la parte basal unida al escapo. En cualquier caso, los frutos con problemas de identificación fueron omitidos de los análisis. Asimismo, este método es una estima conservadora del daño de *T. lugens*, debido a que esta especie no sólo consume flores y frutos, sino también hojas y tallitos de *H. spinosa* (González-Megías & Gómez 2001).

Interacción entre los ungulados y la planta

De cada planta estimamos la intensidad del daño provocado por los ungulados, cuantificando la proporción de 50 inflorescencias (4500 inflorescencias en total) por planta que habían sido consumidas por estos herbívoros mamíferos.

Abundancia de gorgojos

La abundancia de gorgojos por planta se estimó contando el número total de frutos de cada planta de los que emergieron estos coleópteros. Esta es una estima adecuada, ya que solo se desarrolla una larva por fruto de *H. spinosa* (Gómez & Zamora 1994). Asimismo, cuantificamos la intensidad del daño provocado por los gorgojos contando la proporción de 50 frutos por planta (7500 frutos en total) infestados por estos escarabajos.

Biomasa y abundancia de insectos del follaje

La abundancia de artrópodos que habitan las partes vegetativas de *H. spinosa* fue estudiada durante 1999 y 2000 mediante el método de vareo (ver Capítulo 2). Debido a que este método es destructivo, muestreamos sólo dos veces en 1999 (Junio y Agosto) y una vez en el 2000 (Julio). Las muestras fueron transportadas rápidamente al laboratorio donde fueron separadas de la hojarasca del matorral, categorizadas en Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs), y su longitud medidas (L , en mm, 0.1 mm de error) para estimar su biomasa (Ver Capítulo 2). Un OTU representa el grupo taxonómico fundamental que se puede asignar a un artrópodo particular, siempre por debajo del nivel de familia. Los OTUs fueron luego categorizados en 5 gremios: folívoros, chupadores, depredadores, parasitoides y detritívoros.

Utilizamos cuatro índices para calcular la diversidad de insectos en el follaje de las plantas: Riqueza de especies, usando la riqueza numérica (número de OTUs/número de individuos recolectados) para evitar problemas relacionado con la diferencia de abundancia entre tratamientos, Dominancia, hallada como la fracción de la muestra representada por el OTU más abundante, el índice de Shannon-Wiener (H') y el índice de Hulbert's. Todos estos índices fueron generados usando el programa EcoSim® (Gotelli and Entsminger 2000, Ver Capítulo 2).

Análisis estadístico

Cada planta experimental fue utilizada como unidad experimental para todos los análisis estadísticos. Los datos originales fueron transformados, según una función

logarítmica para las medidas lineales o según una función arcosenica para las variables porcentuales, cuando fue necesario normalizar los datos (Zar 1996).

Previo a todos los análisis, se comprobó el efecto potencial que las cajas podían tener en los resultados. Para ellos, mediante análisis de varianza de una vía se contrastó todas las variables respuestas entre los tratamientos control y control procedural (proc GLM, SAS 1997, ver Spiller & Schoener 1988 para un procedimiento similar). Debido a que no observamos ningún efecto “caja” (ver Resultados), y debido al interés de analizar el efecto simultáneo de los ungulados y *T. lugens*, la mayoría de los análisis fueron ejecutados según un modelo de doble vía con interacción (Mead 1988). En estos análisis siempre usamos la suma de cuadrados de tipo III debido a la naturaleza no balanceada de los datos.

El efecto de los ungulados sobre la abundancia e intensidad de daño de *T. lugens* fue explorado comparando los tratamientos con presencia y ausencia de ungulados (ver Spiller & Schoener 1994 para un procedimiento similar), mediante un análisis de varianza de medidas repetidas multivariante (MANOVAR), empleando el análisis “profile” (Proc GLM, von Ende 1993). MANOVAR halla las diferencias entre niveles del tratamiento ungulado (presencia y ausencia), el factor fijo entre grupos, entre muestras (17 muestras para la abundancia de *T. lugens* y 3 para la intensidad de daño), el factor dentro de grupo, y en las pendientes de las curvas de respuestas entre muestras para cada nivel del tratamiento (“Paralelismo”, Potvin et al. 1990, von Ende 1993; Ver Capítulo 3). En estos análisis, las plantas fueron usadas como término de error para el factor entre grupos, y la interacción planta x muestreo para el factor dentro de grupo (von Ende 1993). De forma similar, el efecto de *T. lugens* sobre la intensidad de daño de los ungulados fue comparado también mediante MANOVAR usand, introduciendo presencia o ausencia de *T. lugens* como factor entre grupos y muestreo (3, uno por año de estudio) como factor dentro de grupo. El efecto combinado de *T. lugens* y los ungulados sobre la reproducción de las plantas y la abundancia de gorgojos fue analizado mediante una MANOVAR de dos vías (Proc GLM).

El efecto del experimento sobre la comunidad de insectos fue analizado comparando la abundancia, biomasa, composición específica y diversidad entre tratamientos. Aunque se muestreó la fauna dos veces durante 1999, unimos los datos debido a la baja abundancia de algunos OTUs. Las diferencias en abundancia y biomasa se exploró mediante análisis de varianza multivariante de dos vías (MANOVA, Proc GLM), en los que se introdujo como variables dependientes la abundancia de cada uno

de los cinco gremios (Scheiner 1993, Marcoulides and Hershberger 1997). SAS ofrece cuatro estadísticos para comprobar la diferencia entre grupos, aunque solo se mostraran la λ de Wilks ya que todos ellos ofrecieron resultados iguales (Scheiner 1993).

La composición de la comunidad de artrópodos se comparó mediante análisis canónico discriminante (Proc CANDISC) para comprobar las diferencias apareadas entre tratamientos en las medias multivariantes (centroides). Esto se hizo mediante las distancias de Mahalanobis (D^2) y comprobando mediante una F que no hubo diferencias entre centroides en sus medias (Ludwig & Reynolds 1988, Marcoulides & Hershberger 1997). El efecto sobre la estructura de la comunidad fue además explorado contrastando la contribución proporcional de cada gremio a la comunidad mediante análisis de contingencia de dos vías, usando una χ^2 de Wald (Proc CATMOD).

La diversidad fue estadísticamente comparada entre tratamientos usando EcoSim v5.53®, que utiliza un método de rarefacción para hallar las diferencias entre muestras en el número de individuos muestreados (Gotelli & Entsminger 2000; Ver Capítulo 2 para más detalles).

RESULTADOS

Efectividad del experimento y efecto caja

Las plantas experimentales no difirieron entre tratamientos en altura ($F = 0.43$, g.l. = 4,46, $p = 0.729$) o volumen ($F = 1.27$, g.l. = 4,46, $p = 0.296$, Análisis de varianza de dos vías, Tabla 7.1). Asimismo, la distancia al conoespecífico más cercano fue estadísticamente similar entre tratamientos ($F = 0.72$, g.l. = 4,46, $p = 0.550$).

<i>Timarcha</i>	Ungulados	Rasgos vegetales		
		Alturas (cm)	Volumen (cm ³)	Distancia (cm)
Presencia	Presencia	16.0±1.8	8805.4±1418.9	36.65±8.02
Presencia	Ausencia	15.9±0.9	9777.9±1007.1	49.90±12.92
Ausencia	Presencia	14.5±1.1	6833.3±684.4	53.10±8.43
Ausencia	Ausencia	13.6±1.3	6388.9±1203.6	53.10±12.16

Tabla 7.1. Rasgos (media ± 1 ES) de las plantas usadas en el experimento. “Distancia” es la distancia al conoespecífico más cercano.

Ningún efecto caja fue observado, ya que la mayoría de las comparaciones entre los dos tratamientos control tuvieron valores de probabilidad cercanos a 1 (Tabla 7.2). Asimismo, los artrópodos del follaje de *H. spinosa* también mostraron similar abundancia entre ambos tratamientos ($p > 0.25$ en todos los casos, MANOVAR).

Variable dependiente	F	p
Producción de semillas de <i>H. spinosa</i>	0.300	0.590
Intensidad de daño de los ungulados	0.002	0.959
Intensidad de daño de <i>T. lugens</i>	0.248	0.625
Abundancia de hembras de <i>T. lugens</i>	0.010	0.356
Abundancia de machos de <i>T. lugens</i>	0.356	0.558

Tabla 7.2. Comparación estadística entre los dos tratamientos control para las variables dependientes usadas en el capítulo. Los valores de F (g.l. = 1,18) y p corresponden a factor entre grupos (dos niveles) en los análisis de varianza de medidas repetidas multivariante. El factor dentro de grupo (tiempo) tiene tres niveles para las tres primeras variables y 16 para las dos últimas.

La extracción manual de *T. lugens* fue efectiva, ya que tal como se observa en la Figura 7.1 la abundancia de esta especie cayó a cero en los tratamientos exclusión inmediatamente después de comenzado el experimento. Igualmente, las mallas excluyeron efectivamente a los ungulados.

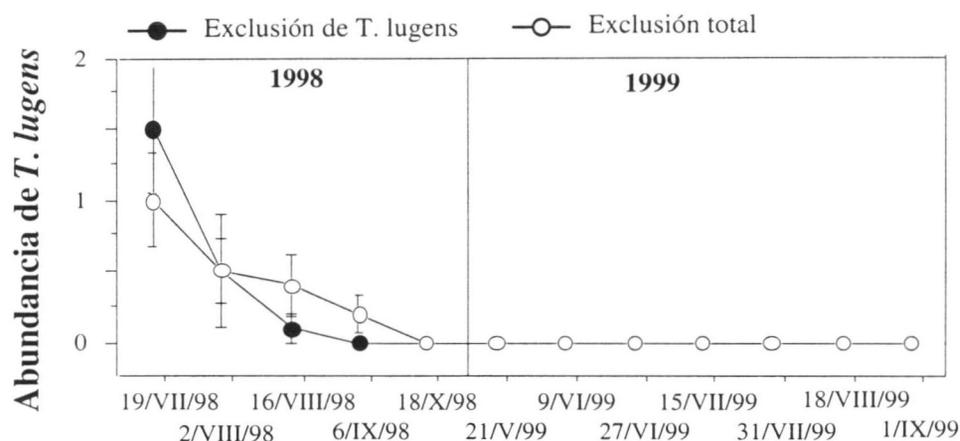


Figura 7.1. Disminución en la abundancia de *T. lugens* (media del número de individuos por planta ± 1 ES) en las plantas de los dos tratamientos donde excluimos estos crisomélidos. Los datos del 2000 no se muestran, ya que fueron cero.

Efecto recíproco entre *T. lugens* y los ungulados

Efecto de los ungulados en la abundancia de *T. lugens*

El número de escarabajos por planta estuvo significativa y positivamente afectado por la exclusión de ungulados, (λ de Wilks = 0.71, F = 11.67, g.l. = 1,28, p = 0.002, MANOVAR). En promedio, la abundancia de *T. lugens* fue un 83% mayor en las plantas excluidas de ungulados que en las control (2.94 ± 0.38 vs. 1.60 ± 0.26 insectos/planta, respectivamente). La abundancia de *T. lugens* también fue afectada por el tiempo (λ de Wilks = 0.13, F = 6.11, g.l.=16,13, p = 0.0008), siendo mucho mayor durante el segundo y tercer año de estudio (Figura 7.2). Sin embargo la interacción entre ungulado y el tiempo no fue significativa (λ de Wilks = 0.30, F = 2.16, g.l. =

16,13, $p = 0.08$), lo que sugiere que el efecto positivo de excluir el ganado se mantuvo constante durante todo el período experimental (Figura 7.2).

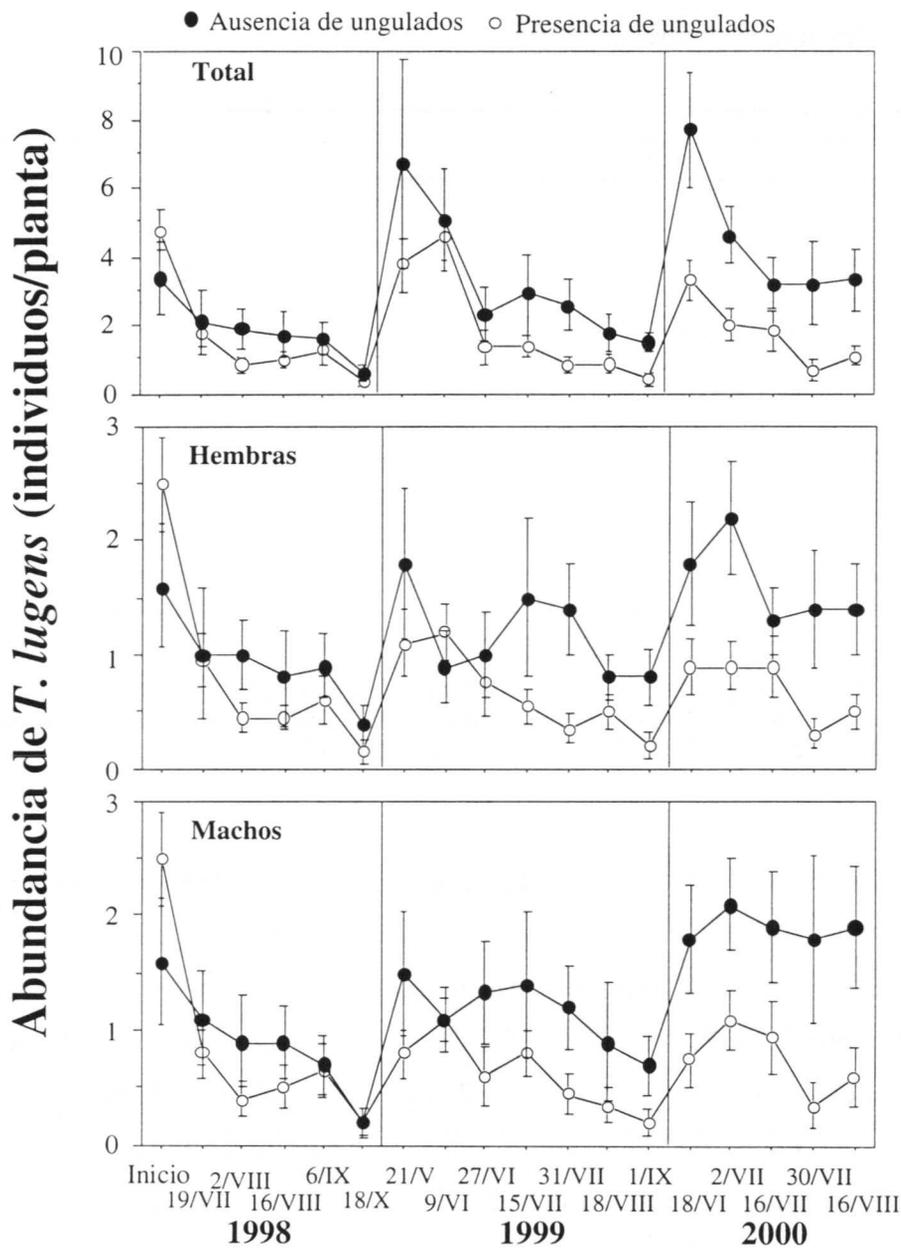


Figure 7.2. Variación temporal de la abundancia (número de individuos por planta \pm 1 ES) de *T. lugens* dependiendo de la presencia o ausencia de ungulados.

El efecto de la exclusión de ungulados fue cuantitativa y cualitativamente idéntico cuando diferenciamos entre sexos de *T. lugens* (Figura 7.2), manteniéndose el efecto de los ungulados (hembras: λ de Wilks = 0.73, $F = 10.14$, g.l. = 1,28, $p = 0.003$; machos: λ de Wilks = 0.77, $F = 8.14$, g.l. = 1,28, $p = 0.008$) y del tiempo (hembras: λ de Wilks = 0.16, $F = 4.77$, g.l.=16,13, $p = 0.003$; machos: λ de Wilks = 0.13, $F = 6.99$, g.l. = 16,13, $p = 0.0003$; Figura 7.2).

Sin embargo, como se observa en la Figura 7.2, las diferencias entre tratamientos parecen dispararse durante el segundo y tercer año. Así, cuando dividimos entre años, la exclusión de ungulados sólo afectó significativamente a la abundancia de ungulados los dos últimos años (Tabla 7.3).

	1998				1999				2000			
	g.l.	λ	F	p	g.l.	λ	F	p	g.l.	λ	F	p
Hembras												
<i>Entre grupos</i>												
Ungulados (A)	1	0.94	1.81	0.19	1	0.79	6.73	0.01	1	0.67	13.74	0.001
Error	28				28				28			
<i>Dentro de grupo</i>												
Tiempo	4	0.55	5.13	0.004	6	0.64	1.99	0.11	4	0.77	2.54	0.08
Tiempo x A	4	0.94	0.37	0.83	6	0.74	1.25	0.32	4	0.92	0.72	0.55
Error	25				21				25			
Machos												
<i>Entre grupos</i>												
Ungulados (A)	1	0.96	1.29	0.27	1	0.76	8.09	0.009	1	0.71	11.59	0.002
Error	28				28				28			
<i>Dentro de grupo</i>												
Tiempo	4	0.57	4.80	0.005	6	0.45	4.32	0.006	4	0.88	1.13	0.36
Tiempo x A	4	0.92	0.57	0.69	6	0.83	0.74	0.63	4	0.98	0.21	0.89
Error	25				21				25			

Tabla 7.3. Análisis de varianza de medidas repetidas multivariante sobre el efecto de los ungulados en la abundancia de machos y hembras de *T. lugens* (logarítmicamente transformada, y estimada como el número de escarabajos por planta), cada año de estudio. Se muestra la λ de Wilks, la F de Snedecor asociada y el valor de la p. Se utilizó una aproximación multivariante porque el efecto dentro de grupo no satisfizo la condición de Huynh-Feldt (Prueba de esfericidad: $p < 0.01$ en todos los casos, con 9 grados de libertad en 1998, 20 grados de libertad en 1999 y 5 grados de libertad en 2000).

La abundancia de larvas, estimada en junio de 1999 y 2000, fue también un 84% mayor en plantas excluidas de ungulados (3.53 ± 0.78 larvas/planta) que en las plantas control (1.92 ± 0.55 larvas/plants), a pesar de lo cual no hubo diferencia estadísticas ni para el tratamiento (λ de Wilks = 0.91, F = 2,84, g.l. = 1,28, p = 0.10), el tiempo (λ de Wilks = 0.99, F = 0.08, g.l. = 2,27, p = 0.93) o la interacción (λ de Wilks = 0.93, F = 0.95, g.l. = 2,27, p = 0.40, MANOVA). Sin embargo, cuando diferenciamos entre años, la abundancia de larvas no varió en 1999 (F = 0.003, g.l. = 1,28, p = 0.96), pero si en 2000 (F = 4.62, g.l. = 1,28, p = 0.04, ANOVA de una vía), con las plantas excluidas teniendo un 156% más larvas que las plantas control (4.10 ± 0.74 vs 1.60 ± 0.53).

Efecto de los ungulados en la intensidad de daño por *T. lugens*

No solo la abundancia sino también la magnitud de daño por *T. lugens* sobre *H. spinosa* se vio afectada por la exclusión de ungulados (Tabla 7.4). Así, la proporción de flores consumidas por estos escarabajos fue mucho mayor en las plantas excluidas que en las plantas control todos los años (Figura 7.3). La intensidad de daño también se vio afectada por el tiempo (Tabla 7.4), siendo mucho mayor en 2000 que en 1999 y 1998, y

por la interacción entre factores, ya que la intensidad de daño no aumentó igual en las plantas pertenecientes a ambos tratamientos. De hecho, como se observa en la Figura 7.3, el porcentaje de flores consumidas por *T. lugens* subió de 8% en 1998 hasta más del 70% en 2000 en las plantas excluidas, pero se mantuvo similar todos los años en las plantas control (Figure 7.3).

		g.l.	λ de Wilks	F	p
A)	<i>Entre grupos</i>				
	Ungulados	1,23	0.270	62.11	0.0001
	<i>Dentro de grupos</i>				
	Tiempo	2,22	0.217	39.79	0.0001
	Time x Ungulados	2,22	0.215	40.14	0.0001
B)	<i>Entre grupos</i>				
	<i>T. lugens</i>	1,26	0.885	3.38	0.08
	<i>Dentro de grupos</i>				
	Tiempo	2,25	0.786	3.41	0.049
	Tiempo x <i>T. lugens</i>	2,25	0.999	0.01	0.99

Tabla 7.4. Análisis de varianza de medidas repetidas multivariante para A) el efecto de la exclusión de ungulados sobre la magnitud de daño de *T. lugens* (arcosénicamente transformada), y B) el efecto de la exclusión de *T. lugens* sobre la magnitud de daño de los ungulados (arcosénicamente transformada). Se utilizó una aproximación multivariante porque el efecto dentro de grupo no satisfizo la condición de Huynh-Feldt (Prueba de esfericidad: $p < 0.01$ en ambos casos, con 2 grados de libertad).

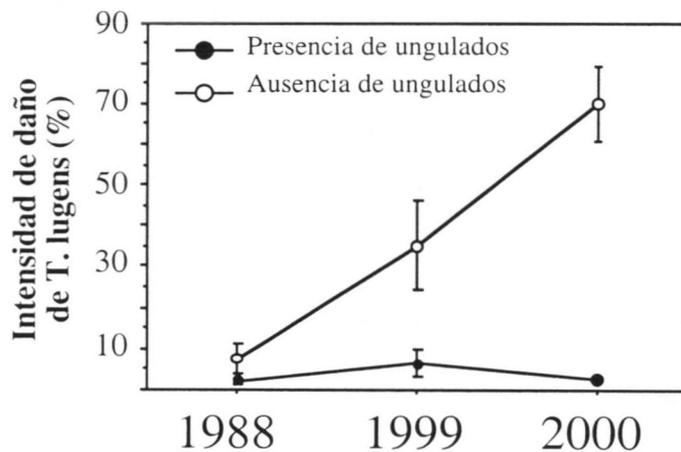


Figura 7.3. Efecto de la presencia de ungulados en la intensidad del daño por *T. lugens* en *H. spinosa* (estimado como el porcentaje del total de flores consumidas por los escarabajos).

Efecto de la exclusión de *T. lugens* sobre los ungulados

La intensidad de daño por los ungulados fue igual de alta en ambos tratamientos, excluidos y no excluidos de *T. lugens* (Tabla 7.4). Durante los tres años de estudio los ungulados consumieron $82.40 \pm 3.70\%$ de las estructuras reproductivas en 1998, $81.26 \pm 5.38\%$ en 1999 y 60.79 ± 7.31 en 2000 en las plantas control, y $69.80 \pm 5.53\%$, 70.67 ± 7.84 y 52.30 ± 10.36 cada año en las plantas excluidas de *T. lugens*. El único factor que

afectó a la intensidad de daño por ungulados fue el tiempo (Tabla 7.4), ya que fue más bajo en 2000 que en los años anteriores.

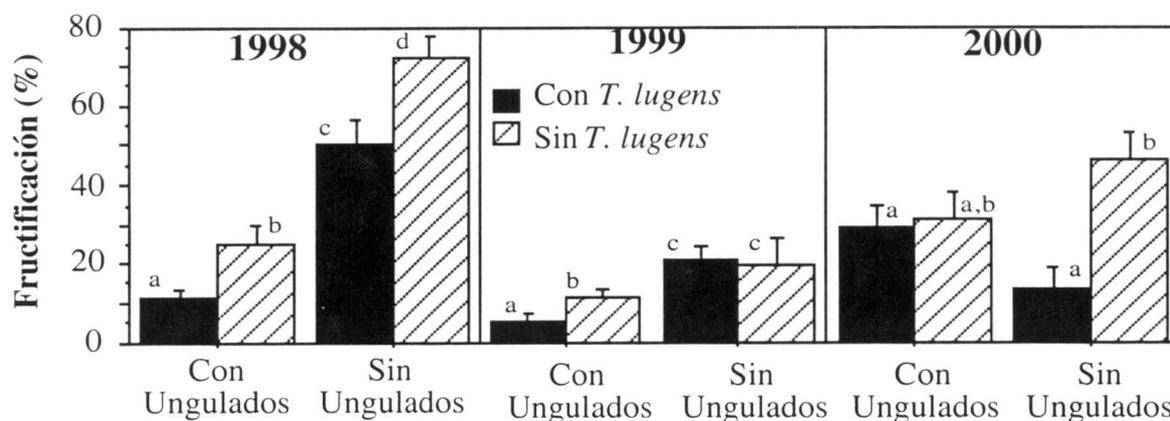


Figure 7.4. Diferencia entre tratamientos en la producción de frutos de *H. spinosa* (porcentaje de flores pasando a fruto). Barras con diferentes letras son estadísticamente diferentes según la prueba a posteriori de Bonferroni-Dunn test.

	g.l.	Fructificación			Gorgojos/planta			Intensidad de daño		
		λ	F	p	λ	F	p	λ	F	p
<i>Entre grupos</i>										
<i>T. lugens</i> (A)	1,41	0.714	16.39	0.0002	0.998	0.07	0.78	0.999	0.001	0.97
Ungulados (B)	1,41	0.528	36.68	0.0001	0.760	12.60	0.001	0.612	25.31	0.001
A x B	1,41	0.907	4.22	0.046	0.986	0.56	0.46	0.941	2.51	0.12
<i>Dentro de grupo</i>										
Tiempo	2,40	0.344	38.11	0.0001	0.636	11.14	0.0001	0.388	30.69	0.001
Tiempo x A	2,40	0.852	3.47	0.040	0.939	1.26	0.30	0.908	1.97	0.15
Tiempo x B	2,40	0.494	20.51	0.001	0.731	7.18	0.002	0.774	5.68	0.007
Tiempo x A x B	2,40	0.880	2.73	0.082	0.983	0.34	0.72	0.992	0.16	0.86

Tabla 7.5. Análisis de varianza de medidas repetidas multivariante sobre el efecto de la exclusión de ungulados y la exclusión de *T. lugens* sobre la tasa de fructificación de *H. spinosa*, la abundancia de gorgojos en planta y la intensidad de daño de los gorgojos (todas las variables transformadas). Se muestra la λ de Wilks, la F de Snedecor asociada y el valor de la p. Se utilizó una aproximación multivariante porque el efecto dentro de grupo no satisfizo la condición de Huynh-Feldt (Prueba de esfericidad: $p < 0.01$ en ambos casos, con 2 grados de libertad).

Efectos de ungulados y *T. lugens* en la reproducción de las plantas

El éxito reproductivo de *H. spinosa* estuvo significativamente afectado por la exclusión de ambos herbívoros (Tabla 7.5). Sin embargo, según los términos de interacción significativos (Tabla 7.5), hubo un cambio temporal en el efecto de cada herbívoro. Así, durante los dos primeros años de estudio el principal efecto sobre la reproducción de las plantas fue provocado por los ungulados (Figura 7.4), con los matorrales excluidos de ungulados produciendo hasta cuatro veces más frutos en 1998 ($61.10 \pm 22.14\%$ vs $15.78 \pm 14.31\%$) y tres veces más en 1999 ($20.30 \pm 14.61\%$ vs $7.00 \pm 9.35\%$) que las plantas

control (Figura 7.4). Sin embargo, en 2000 el efecto de *T. lugens* fue igual de importante, ya que las plantas excluidas de ungulados pero no de estos escarabajos tuvieron un éxito reproductivo igual de bajo que las plantas control (Figura 7.4). Así, el único factor que afectó a la reproducción de las plantas durante el 2000 fue *T. lugens* (Figura 7.4).

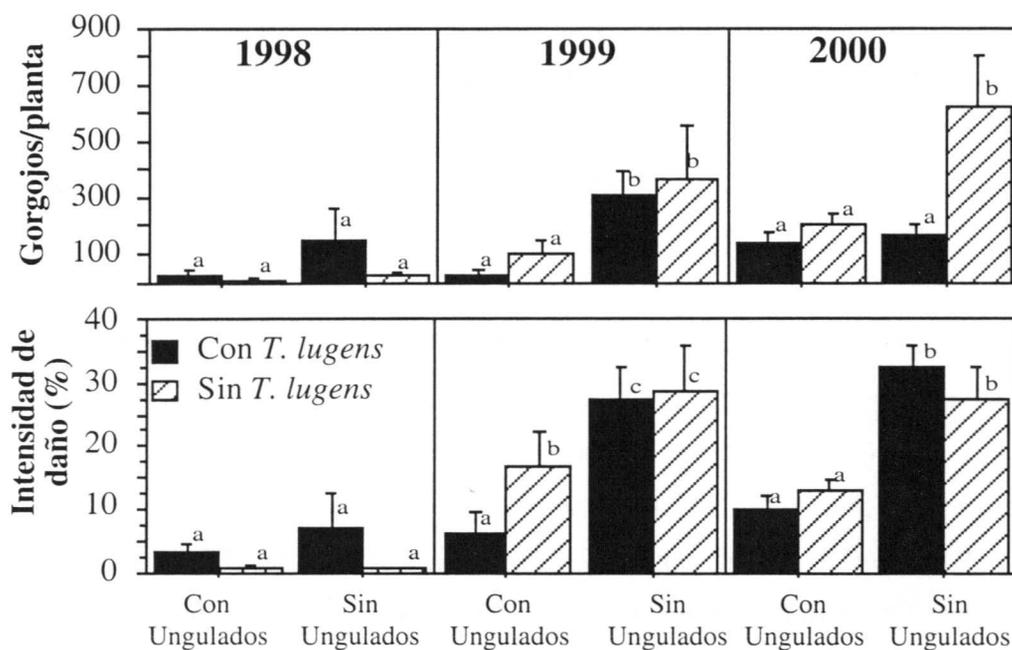


Figure 7.5. Diferencia entre tratamientos en la abundancia de *Ceutorhynchus* (arriba), estimada como el número de gorgojos por plantas, y la intensidad de daño (abajo), estimada por la proporción de frutos infestados por planta. Las barras con diferentes letras son estadísticamente diferentes según la prueba a posteriori de Bonferroni-Dunn test

Efectos de los tratamientos sobre la abundancia de gorgojos

El número de gorgojos que emergieron por planta fue afectado básicamente por la exclusión de ungulados (Tabla 7.5). Las plantas excluidas de estos mamíferos alojaron más gorgojos que las plantas control (263.13 ± 49.03 vs. 77.42 ± 15.59 gorgojos/planta, todos los años junto; $F = 19.38$, g.l. = 1,48, $p < 0.0001$, ANOVA de una vía). El tiempo también afectó significativamente a la abundancia de gorgojos (Tabla 7.5), que incrementó a lo largo del período de estudio (Figura 7.5), aunque como indica el término de interacción significativa entre factores, este incremento fue mayor en las plantas excluidas de ungulados que en las control. Asimismo, plantas excluidas de ungulados alojaron un número mayor de gorgojos en 1999 (308.3 ± 79.8 gorgojos en el tratamiento exclusión de ungulados y 365.7 ± 190.3 en el tratamiento de exclusión total) que las plantas abiertas a ellos (27.8 ± 13.3 en plantas control y 98.5 ± 51.1 en plantas excluidas de *T. lugens*; Figura 7.5). Sin embargo, en 2000 la abundancia de gorgojos

sólo incrementó en las plantas excluidas de ambos herbívoros focales, ya que el número de gorgojos emergiendo de las plantas excluidas de ungulados fue similar que el de las plantas control y el de las plantas excluidas de escarabajos (Figura 7.5). En este año, la abundancia de gorgojos se vió también afectada por *T. lugens* según un análisis de varianza de doble vía (Figura 7.5).

La intensidad de daño provocado por los gorgojos se vió afectada por la exclusión de ungulados pero no por la exclusión de *T. lugens* (Tabla 7.5). De nuevo, hubo una interacción significativa entre el tratamiento de exclusión de ungulados y el tiempo, debido a que el efecto del experimento se mostró con mayor claridad los dos últimos años de estudio (Figura 7.5).

Efecto del experimento en la comunidad de artrópodos del follaje de *H. spinosa*

En total, 66 morfoespecies pertenecientes a 32 OTUs (familias), 7 órdenes y 5 gremios fueron recolectados en las plantas experimentales (Anexo 7.1). La mayoría de estos artrópodos fueron muy pequeños, ya que la longitud y peso seco promedio (± 1 ES) fueron 2.53 ± 0.09 mm y 0.52 ± 0.13 mg ($n = 232$) para los folívoros, 2.33 ± 0.14 mm y 1.03 ± 0.22 mg ($n = 295$) para los chupadores, 2.13 ± 0.27 mm y 1.06 ± 2.5 mg ($n = 48$) para los depredadores, 1.52 ± 0.09 mm y 0.47 ± 0.06 ($n = 96$) para los parasitoides y 0.81 ± 0.12 y 0.34 ± 0.32 ($n = 124$) para los detritívoros. Hubo diferencia entre gremios en la longitud ($F = 23,22$, g.l. = 4,790, $p = 0.0001$) pero no en el peso de los individuos ($F = 1.94$, g.l. = 4,790, $p = 0.102$, Análisis de varianza de una vía).

	<i>Timarcha</i> Ungulados	Presencia		Ausencia	
		Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
1999					
Riqueza*		0.18 ^a	0.25 ^b	0.27 ^c	0.24 ^b
Dominancia		0.26 ^{a,b}	0.34 ^a	0.23 ^b	0.17 ^c
HP		0.87 ^{a,b}	0.85 ^a	0.89 ^b	0.91 ^c
H		2.43 ^a	2.58 ^a	2.55 ^a	2.61 ^b
2000					
Riqueza*		0.16 ^a	0.19 ^a	0.13 ^a	0.34 ^b
Dominancia		0.24 ^a	0.29 ^b	0.26 ^{a,b}	0.17 ^c
HP		0.89 ^a	0.88 ^{a,b}	0.87 ^b	0.93 ^c
H		2.47 ^a	2.49 ^{a,b}	2.40 ^b	2.77 ^c

Tabla 7.6. Diferencia entre tratamiento en los valores de los índices de diversidad de la comunidad de artrópodos que habitan el follaje de *H. spinosa*. Los valores en cada fila seguidos por diferentes letras son estadísticamente diferentes a $\alpha=0.05$ según un proceso de rarefacción generado con 5000 interacciones *Riqueza se refiere a la riqueza numérica.

Efecto sobre la diversidad de artrópodos

Hubo un incremento de la riqueza específica en 1999 después de excluir ambos herbívoros focales (Tabla 7.6). Sin embargo, la exclusión de *T. lugens* produjo un mayor incremento en la riqueza (50%) que la exclusión de ungulados (39%). En 2000, la riqueza específica aumentó sólo cuando ambos herbívoros fueron excluidos, aunque este aumento fue mas del doble (113%, Tabla 7.6). De la misma manera, los índices de diversidad de H' y HP' fueron significativamente mayores cuando ambos herbívoros focales y cuando *T. lugens* fueron excluidos pero no cuando fueron excluido sólo los ungulados (Tabla 7.6). Por lo tanto, la dominancia fue mucho menor en el tratamiento de exclusión total, donde el OTU más frecuente representó tan solo el 17% del total de capturas en ambos años, mientras que en el tratamiento control representó el 26% en 1999 y 24% en 2000 (Tabla 7.6).

Gremio		g.l.	1999			2000		
			MS	F	p	MS	F	p
Folívoros	<i>T. lugens</i> (A)	1	2.44	4.57	0.03	0.02	0.07	0.80
	Ungulados (B)	1	0.04	0.08	0.77	0.01	0.01	0.90
	A x B	1	0.01	0.01	0.94	0.65	1.79	0.19
	Error	46	0.53			0.37		
Chupadores	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.05	0.12	0.72	0.07	0.07	0.79
	Ungulados (B)	1	0.03	0.07	0.79	0.03	0.03	0.86
	A x B	1	0.01	0.01	0.95	2.38	2.35	0.13
	Error	46	0.43			1.01		
Depredadores	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.09	0.82	0.37	0.40	4.66	0.04
	Ungulados (B)	1	0.01	0.07	0.80	0.03	0.32	0.58
	A x B	1	0.26	2.27	0.14	0.01	0.05	0.83
	Error	46	0.12			0.09		
Parasitoides	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.13	0.93	0.34	0.12	0.58	0.45
	Ungulados (B)	1	0.00	0.01	0.97	0.31	1.55	0.22
	A x B	1	0.01	0.08	0.78	0.13	0.65	0.42
	Error	46	0.14			0.20		
Detritívoros	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.49	5.39	0.02	2.21	4.02	0.05
	Ungulados (B)	1	0.21	2.31	0.13	4.27	7.75	0.008
	A x B	1	0.48	5.30	0.02	3.56	6.47	0.01
	Error	46	0.09			0.55		

Tabla 7.7. Resumen de los análisis de varianza fijos de dos vías sobre las abundancias (arcosénicamente transformadas) de cada gremio de artrópodo. MS es la media de cuadrados hallada a partir de una suma de cuadrados de tipo III.

Efecto sobre la abundancia y biomasa

La abundancia de los insectos del follaje se vió afectada ambos por la exclusión de *T. lugens* (1999: λ de Wilks = 0.783, F = 2.33, g.l. = 5,42, p = 0.05; 2000: λ de Wilks = 0.757, df = 5,41, F = 2.62, p = 0.037), pero no por la exclusión de ungulados (1999: λ de Wilks = 0.948, F = 0.46, g.l. = 5,42, p = 0.80; 2000: λ de Wilks = 0.792, df =

5,41, $F = 2.16$, $p = 0.08$) o la interacción entre ellos (1999: λ de Wilks = 0.862, $F = 1.35$, g.l. = 5,42, $p = 0.26$; 2000: λ de Wilks = 0.826, g.l. = 5,41, $F = 1.73$, $p = 0.15$; MANOVA). Un 22% más de insectos fue capturado en las plantas excluidas de *T. lugens* (7.5 ± 0.7 insectos/200 cm²/20 s) con respecto a las plantas no excluidas (6.1 ± 1.3 insectos) en 1999, y un 29.4% más (9.11 ± 2.1 vs. 8.5 ± 1.9 insects) en 2000.

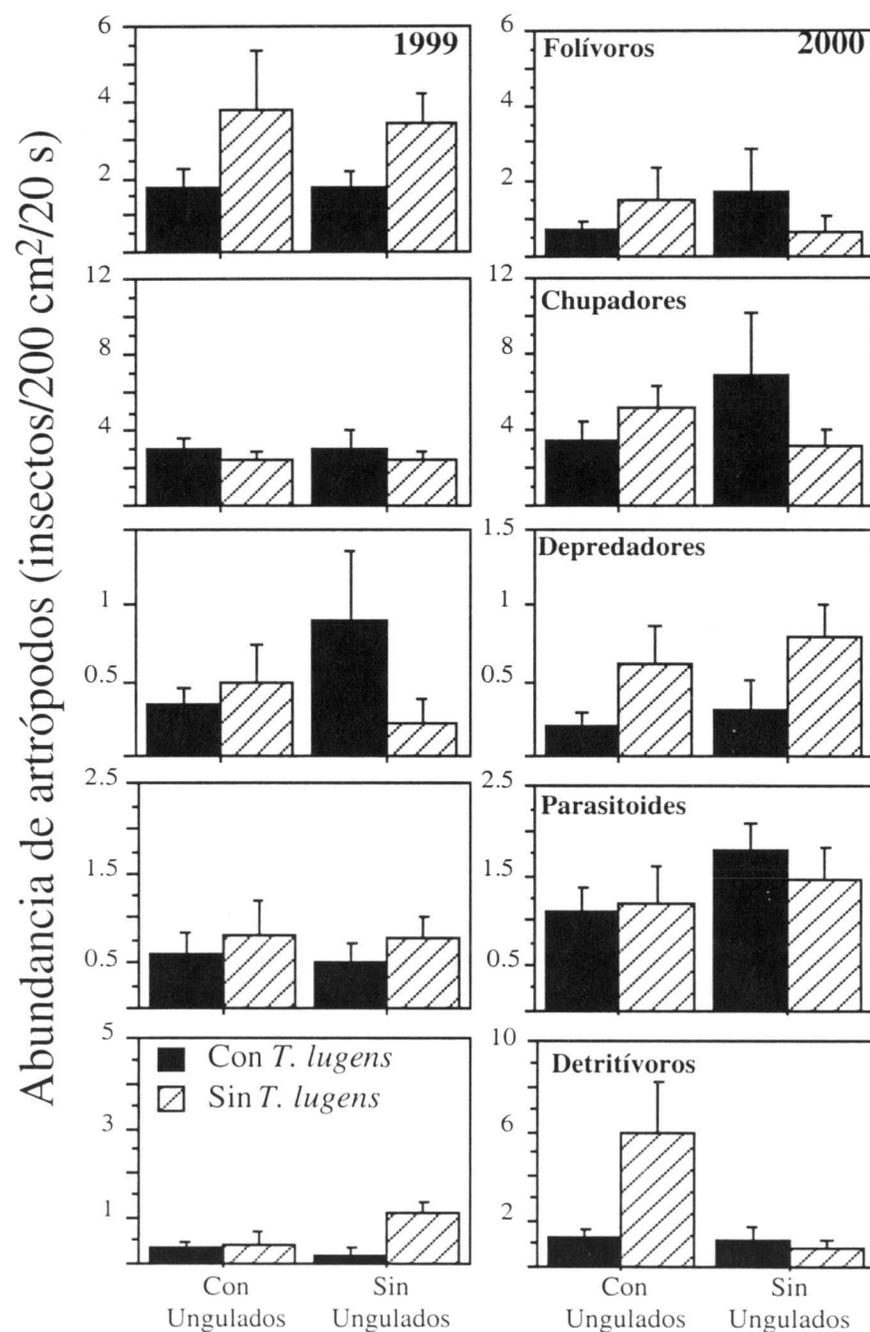


Figure 7.6. Diferencia entre tratamientos en la abundancia de cada gremio de artrópodos, estimada como número de individuos/200 cm²/40 s, que vive en el follaje de *H. spinosa*. Nótese la diferencia en la escalas del eje de ordenadas de cada gremio.

Cuando diferenciamos entre gremios, solo alguno de ellos respondieron al experimento. En 1999 solo los folívoros y los detritívoros aumentaron significativamente después de excluir *T. lugens* (Tabla 7.7, Figura 7.6). Para los detritívoros, el término de interacción significativo entre *T. lugens* y ungulados (Tabla 7.7) sugiere que el mayor aumento en abundancia ocurrió en las plantas excluidas de ambos herbívoros focales a la vez (Figura 7.6). En 2000 los dos gremios que respondieron al experimento fueron los depredadores y los detritívoros (Tabla 7.7), ambos incrementando cuando se excluyó a *T. lugens* de las plantas (Figure 7.6). La abundancia de los detritívoros estuvo también afectada por la exclusión de ungulados (Tabla 7.7), aunque en este caso hubo menos detritívoros cuando los ungulados se vieron excluidos. Además, como se observa en la Figura 7.6, la abundancia de detritívoros fue mucho mayor en 2000 (2.08 ± 0.5 insectos) que en 1999 (0.46 ± 0.1 insectos).

Gremios		g.l.	1999			2000		
			MS	F	P	MS	F	P
Folívoros	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.79	2.26	0.14	0.11	0.11	0.75
	Ungulados (B)	1	0.17	0.49	0.49	0.01	0.01	0.93
	A x B	1	0.19	0.54	0.48	2.05	1.91	0.17
	Error	46	0.35			1.07		
Chupadores	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.04	0.10	0.76	0.69	0.24	0.63
	Ungulados (B)	1	0.15	0.36	0.55	8.49	2.91	0.09
	A x B	1	0.46	1.07	0.31	0.001	0.001	0.99
	Error	46	0.43			2.92		
Depredadores	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.00	0.01	0.98	0.12	0.21	0.65
	Ungulados (B)	1	0.03	0.36	0.55	1.48	2.52	0.12
	A x B	1	0.19	2.20	0.14	0.41	0.7	0.41
	Error	46	0.08			0.59		
Parasitoides	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.02	0.12	0.73	0.63	3.49	0.07
	Ungulados (B)	1	0.04	0.26	0.61	0.44	2.44	0.13
	A x B	1	0.01	0.05	0.83	0.63	3.5	0.07
	Error	46	0.15			0.18		
Detritívoros	<i>T. lugens</i> (A)	1	0.00	0.02	0.88	0.92	1.26	0.27
	Ungulados (B)	1	0.00	0.22	0.64	1.35	1.86	0.18
	A x B	1	0.01	0.51	0.48	0.99	1.37	0.25
	Error	46	0.01			0.73		

Tabla 7.8. Resumen de los análisis de varianza fijos de dos vías sobre las biomásas acumuladas (arcosénicamente transformadas) de cada gremio de artrópodo. MS es la media de cuadrados hallada a partir de una suma de cuadrados de tipo III.

La biomasa de artrópodos no se vio afectada por el experimento en 1999 ni cuando se consideran todos los gremios juntos (*T. lugens*: λ de Wilks = 0.976, F = 1.11, g.l. = 5,42, p = 0.298; Ungulados: λ de Wilks = 0.969, F = 1.46, g.l. = 5,42,

$p=0.234$; *T. lugens* x ungulados: λ de Wilks = 0.950, $F = 2.41$, g.l. = 5,42, $p = 0.127$; MANOVA) ni cuando se separan los gremios (Tabla 7.8). De hecho, como se observa en la Figura 7.7, no se observa ningún patrón evidente en la biomasa dependiendo de la presencia y ausencia de ambos, *T. lugens* y ungulados. En 2000, por el contrario, la biomasa acumulada de los insectos se vio afectada por los ungulados (λ de Wilks = 0.710, $F = 3.35$, g.l. = 5,41, $p = 0.01$), pero no por *T. lugens* (λ de Wilks = 0.902, $F = 0.89$, g.l. = 5,41, $p = 0.50$) o por la interacción (λ de Wilks = 0.825, $F = 1.74$, g.l. = 5,41, $p = 0.15$). De hecho, la biomasa acumulada de insectos por planta fue de 6.5 ± 2.3 mg en plantas con ungulados y 12.35 ± 2.66 en plantas excluidas de ungulados. Sin embargo, cuando diferenciamos entre gremios, ninguno de ellos se vio afectado por la exclusión de ungulados (Tabla 7.8, Figura 7.7).

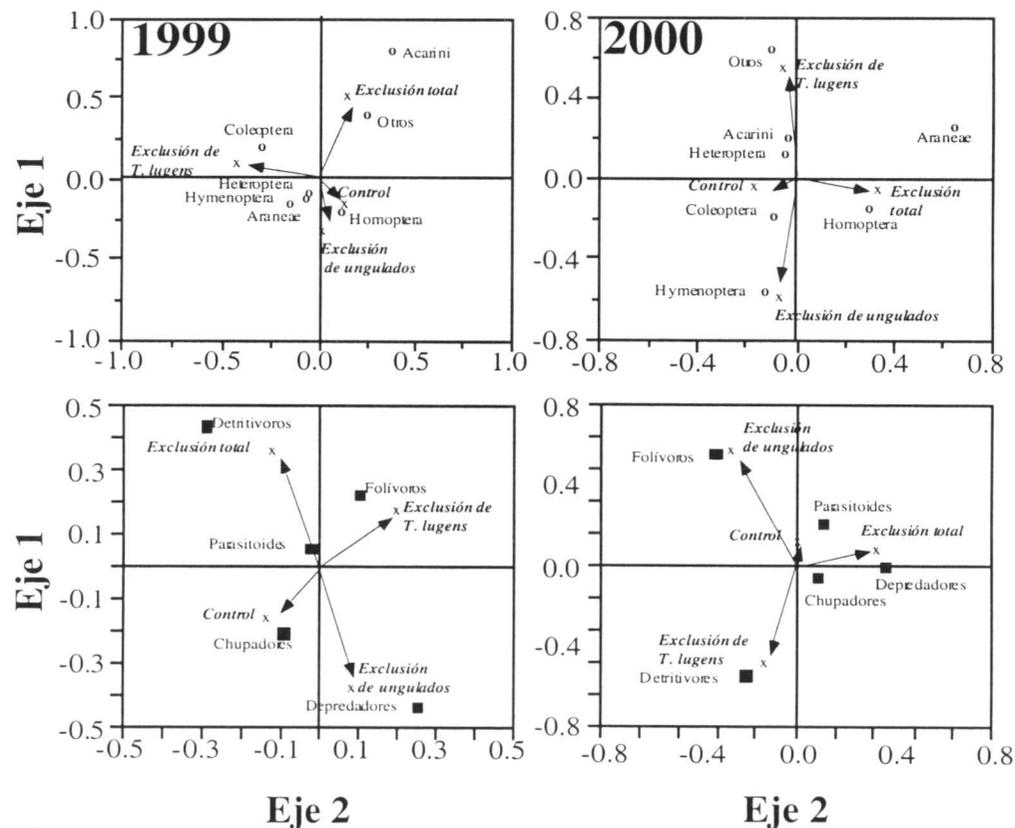


Figura 7.7. Biplots de los ejes 1 y 2 de los análisis canónico discriminante sobre taxones (paneles superiores) y gremios (paneles inferiores) de artrópodos viviendo en el follaje de *H. spinosa* de cada tratamiento. Las puntuaciones están indicadas por círculos arriba y cuadrados abajo, mientras que los centroides de cada tratamiento se muestran como cruces. Las flechas indican la dirección desde el punto central hasta cada tratamiento.

Efecto sobre la composición de las comunidad

La puntuación de los taxa y de las plantas experimentales en los ejes 1 y 2 del análisis discriminante están representado en un único biplot, en el cual el centroide de cada tratamiento es representado para cada año (Figura 7.8). Según las distancia de Mahalanobis, en 1999 los centroides de los tratamientos control y exclusión de ungulados difirieron estadísticamente del centroide del tratamiento de exclusión total (Tabla 7.9). El primer eje explicó el 63.6% de la variación total (autovalor = 0.553) y dividió los tratamientos en aquellos con presencia (puntuaciones negativas) o con ausencia de *T. lugens* (puntuaciones positivas), mientras que el segundo eje explicó el 21.2% de la variación total (autovalor = 0.185). Coleoptera fue más comun en las plantas excluidas de *T. lugens*, mientras que Homoptera, Heteroptera, Hymenoptera y Araneae fueron más comun en las plantas control y excluidas de ungulados. En el 2000 el centroide del tratamiento exclusión de *T. lugens* difirió significativamente de los centroides de los otros tres tratamientos (Tabla 7.9). El primer eje explicó el 58.8% de la variación total (autovalor = 0.647), mientras que el segundo eje explicó el 23.3% de la variación total (autovalor = 0.256). Homoptera fue más comun en las plantas del tratamiento de exclusión total, Hymenoptera en el tratamiento de exclusión de ungulados, y Coleoptera en el tratamiento control (Figura 7.8).

Año	Tratamientos	Control	Exclusión de ungulados	Exclusión de <i>T. lugens</i>	Exclusión total
1999	Control	0	1.238 ^{ns}	0.998 ^{ns}	2.856*
	Exclusión de ungulados	0.594 ^{ns}	0	1.861 ^{ns}	4.595*
	Exclusión de <i>T. lugens</i>	0.552 ^{ns}	1.212 ^{ns}	0	3.334†
	Exclusión total	1.463 ^{ns}	2.971*	1.139 ^{ns}	0
2000	Control	0	1.819 ^{ns}	3.760*	1.491 ^{ns}
	Exclusión de ungulados	0.673 ^{ns}	0	5.180**	1.998 ^{ns}
	Exclusión de <i>T. lugens</i>	2.200*	3.506*	0	3.981*
	Exclusión total	1.015 ^{ns}	1.953 ^{ns}	3.170*	0

Tabla 7.9. Distancias de Mahalanobis (D^2) apareadas entre tratamientos. Los valores por encima de la diagonal se refieren al análisis discriminante canónico con respecto a los taxones y por debajo de la diagonal con respecto a los gremios. La significación de las distancias apareadas según una F con 7,40 grados de libertad para taxones y 5,42 para gremios. ns: no significativo, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, †: $p = 0.06$

El análisis discriminante para los gremio de insectos se muestra gráficamente en la Figura 7.8. En 1999 el primer eje explicó el 75% de la variación total (autovalor = 0.344) y también dividió los tratamientos entre aquellos con *T. lugens* (puntuaciones negativas) y aquellos con *T. lugens* (puntuaciones positivas). El segundo eje explicó el 15% de la variación (autovalor = 0.069). Este análisis también muestra que los gremios

de insectos de los cuatro tratamientos pueden ser fácilmente separados ya que las distancias de Mahalanobis fueron significativamente diferentes entre los tratamientos de exclusión total y de exclusión de ungulados (Tabla 7.9). Los folívoros estuvieron asociados a las plantas sin *T. lugens*, los detritívoros a las plantas de exclusión total, los chupadores a las plantas control y los depredadores a las plantas excluidas de ungulados. En el 2000 el primer eje explicó el 62% de la variación (autovalor = 0.448), separando el tratamiento de exclusión de *T. lugens* (puntuaciones negativas) de los otros tres tratamientos con puntuaciones positivas (Figura 7.8). El segundo eje explicó el 30% de la variación total (autovalor=0.220). El centroide del tratamiento de exclusión del *T. lugens* difirió estadísticamente de los centroides de los otros tratamientos (Tabla 7.9). Este análisis sugiere que en 2000 los detritívoros fueron más comunes en las plantas de este tratamiento, mientras que los folívoros fueron más comunes en las plantas excluidas de ungulados y los depredadores en las plantas de exclusión total (Figura 7.8).

La composición relativa de la comunidad, cuantificada como la contribución proporcional de cada gremio de insectos al total de la comunidad, estuvo afectada significativamente por el experimento en 1999 (χ^2 de Wald global = 23.10, $p = 0.027$), este efecto estando mediado por la exclusión de *T. lugens* (χ^2 de Wald = 15.35, $p = 0.004$), pero no por la exclusión de ungulados (χ^2 de Wald = 0.70, $p = 0.95$) o la interacción entre ellos (χ^2 de Wald = 4.92, $p = 0.29$). En plantas excluidas de *T. lugens*, los folívoros representaron el 46.6% de los insectos, mientras que este gremio solo representó el 29.5% de los insectos capturados en las plantas con *T. lugens* (Figure 7.9). Por el contrario, los chupadores representaron el 30.8% de los insectos en el primer grupo de plantas y el 48.1% el segundo grupo (Figure 7.9).

En el 2000 la composición relativa de la comunidad estuvo una vez más afectada por el experimento (χ^2 de Wald total = 74.44, $p = 0.0001$). Este año, ambos herbívoros, *T. lugens* (Wald χ^2 de Wald = 20.32, $p = 0.0004$) y los ungulados (χ^2 de Wald = 20.61, $p=0.0004$), pero no la interacción entre ellos (χ^2 de Wald = 8.70, $p = 0.069$), afectaron significativamente a la composición de la comunidad. La abundancia relativa de los folívoros fue mucho mayor en el tratamiento de exclusión de ungulados (43.3%), los detritívoros en el tratamiento de exclusión de *T. lugens* (40.0%) y los depredadores en el tratamiento de exclusión total (32.3%, uniendo la abundancia relativa de depredadores y parasitoides, Figure 7.9).

DISCUSIÓN

Efecto recíproco entre los ungulados y *T. lugens*

Los resultados obtenidos en este estudio muestran experimentalmente que existe competencia interfilética entre los mamíferos ungulados y algunas especies de insectos. Tanto la abundancia de *Timarcha* como la intensidad de la interacción con su planta hospedadora incrementaron en aquellas plantas que habían sido excluidas de los ungulados, lo que sugiere que esta especie se ve afectada negativamente por estos mamíferos. La respuesta positiva de *T. lugens* a la exclusión de ungulados fue muy rápida, manteniéndose e incluso incrementándose durante el segundo y tercer año de experimento. En la mayoría de los estudios las interacciones de competencia disminuyen e incluso desaparecen después de uno o dos años desde que se realizó el experimento (ver Gurevitch et al. 1992 para una revisión más detallada).

Existen muchos mecanismos complementarios y no excluyentes que podrían explicar esta respuesta numérica a largo plazo de *T. lugens* a la exclusión de los ungulados. En primer lugar, esta especie se mueve con frecuencia entre las plantas hospedadoras en busca de su principal fuente de alimentación, hojas, tallos y frutos. Al llegar a una planta que ha sido excluida de ungulados, y que por tanto tiene una mayor cantidad de flores y frutos que las plantas que no han sido excluidas, los escarabajos permanecerán en ellas durante un mayor período de tiempo (ver Ritchie 2000 para un resultado similar con ortópteros). Pero este mayor número de individuos que visitan la planta cada año podrían no sólo alimentarse en ella durante un mayor período de tiempo sino copular y realizar las puestas en la misma planta. Probablemente la gran diferencia entre tratamientos en la abundancia de *T. lugens* estuvo ocasionado por el mayor número de larvas que emergieron bajo las plantas excluidas. Así, como observamos en los resultados, hubo un incremento exagerado de larvas en el 2000 respecto a 1999.

Por el contrario, parece que *T. lugens* no afectó de forma negativa a los ungulados, los cuales incluso comieron un mayor número de frutos en las plantas con *T. lugens* que en aquellas en las que esta especie había sido excluida. Este resultado sugiere que la competencia por explotación entre este crisomélido y los ungulados es asimétrica. Este resultado era de esperar debido a: 1) los ungulados son de tamaño mucho mayor que *T. lugens*, siendo las relaciones asimétricas más acusadas entre organismos que difieren en el tamaño (Cornell & Hawkins 1995, Harrison et al. 1995, Hudson & Stiling 1997, Lucas et al. 1998, y referencias allí citadas). De hecho, también

se han encontrado resultados asimétricos entre los ungulados y otros pequeños herbívoros como ratones (Wada et al. 1995, Keesing 1998) y, otras especies de insectos (Tschardtke 1997); y 2) los ungulados, al contrario que *T. lugens*, no dependen en su alimentación de una única planta, sino que comen muchas de las plantas disponibles en la zona de estudio. Por tanto, una disminución en la disponibilidad de *H. espinosa* por uso de *T. lugens* lo compensarían alimentándose en otras especies de plantas diferentes.

Efecto de los herbívoros focales en *Ceutorhynchus* sp.

Pero no sólo *T. lugens* se vio afectado por los ungulados sino también *Ceutorhynchus*, de forma que la exclusión de ungulados implicó un dramático incremento tanto en la abundancia de esta especie como en el porcentaje de frutos infectados por estos insectos (Figura 7.4). Un mecanismo mediante el cual los ungulados pueden afectar negativamente a la población de gorgojos es mediante el uso del mismo recurso. Al alimentarse en las plantas los ungulados consumen una gran cantidad de las flores, lo que reduce considerablemente los lugares donde los gorgojos pueden realizar la puesta. Algunas de las características del ciclo de vida de *Ceutorhynchus* pueden incrementar este efecto negativo de la competencia por explotación provocada por los ungulados. Por un lado hay que tener en cuenta que este gorgojo es monófago de *H. spinosa* (Gómez & Zamora 1994), por lo que no le es posible cambiar de plantas hospedadora intentando evitar a los ungulados. Por otro lado, esta especie es áptera, viéndose reducida su movilidad, lo que va a provocar que los movimientos se realicen sobre todo dentro de una misma población local sin poder discernir entre plantas y o poblaciones que difieran en la intensidad del daño provocado por los ungulados. Además, gorgojos y ungulados coinciden temporalmente en el uso del recurso debido al corto período reproductivo de *H. spinosa* en la alta montaña Mediterránea (Gómez 1993). Todos estos factores impiden la diferenciación de nichos vía una segregación espacial o temporal, respuesta que utilizan muchos herbívoros para escapar de la competencia severa con otros miembros de la comunidad (Tokeshi & Osawa 1994, Inbar & Wool 1995)

Sin embargo, los ungulados también van a afectar a los gorgojos al consumir los frutos infestados por estos insectos (“omnivoría accidental” sensu Polis et al. 1989, Polis 1994). Las hembras de este gorgojo ovipositan en las flores antes de que tenga lugar la fructificación, la larva se desarrolla en el interior de la flor polinizada continuando su desarrollo hasta que el fruto está completamente maduro (Gómez & Zamora 1994). Es decir, al consumir los frutos de *H. spinosa* los ungulados se están

alimentando de las larvas que se desarrollan en el interior de estos frutos. La enorme diferencia de tamaño entre los dos competidores (el peso seco del gorgojo es de 0.19 ± 0.30 mg, $n = 20$) hacen que la presencia de los gorgojos pase inadvertida para los ungulados los cuales consumen tanto fruto sanos como infestados. La ingestión accidental por los ungulados ha sido demostrada para otras especies de insectos herbívoros de pequeño tamaño (e.g. Zamora & Gómez 1993, Baines et al. 1994, Fernández-Haeger et al. 1996, Retamosa 1997)

Debido a que la principal fuente de alimento por parte de los ungulados son los frutos, y el efecto de los ungulados sobre los gorgojos aparece cuando el recurso ya ha sido utilizado por estos (Gómez & Zamora 2000b), creemos que la interacción más importante que tiene lugar entre ambas especies es la interferencia que desemboca en depredación accidental. Debido a que los ungulados consumen del 60 al 80% de los frutos producidos por las plantas en cada uno de los años, y a que no detectamos ningún efecto sobre los ungulados de la presencia de gorgojos en el interior de frutos, el porcentaje de la población de gorgojos que probablemente muere al ser consumido por los ungulados estaría alrededor del 60 al 80% (tasa de consumo de frutos por parte de los ungulados). Este resultado contrasta con el porcentaje de mortalidad por parasitismo detectado en esta especie, siempre menor del 20% (Gómez & Zamora 1994). Por tanto, el incremento de la población de *Ceutorhynchus* al excluir a los ungulados no es simplemente debido a un aumento en los recursos sino también a la reducción de un importante factor de mortalidad. Este resultado es muy importante ya que el estudio de la depredación dentro de gremio y la omnivoría accidental no ha sido todavía estudiado completamente en sistemas de herbivoría reales (Tscharrntke 1997, ver Agrawal et al. 1999, Agrawal & Klein 2000, Eubanks & Denno 1999, 2000).

Efecto de los herbívoros focales sobre los insectos de las estructuras vegetativas del matorral

Sin embargo, en este estudio no hemos encontrado ningún efecto de los ungulados sobre dos gremios de insectos que viven en el tejido reproductivo de la planta hospedadora, los masticadores y los chupadores. El único efecto significativo fue el encontrado después de la exclusión de *T. lugens*, de forma que el gremio de los masticadores respondió rápidamente a la exclusión incrementando su abundancia. El hecho de que *T. lugens* consuma no sólo tejido reproductivo sino también hojas y tallos tiernos de *H. spinosa* (González-Megías & Gómez 2001) sugiere que para los insectos

que viven en esta parte de la planta la competencia va a tener lugar principalmente entre organismos que pertenecen al mismo gremio (entre folívoros), pero no entre gremios (folívoros vs. chupadores), de acuerdo con lo que predice la teoría del nicho (Morris 1992, Denno et al. 1995, Harrison et al. 1995, Inbar et al. 1995, Speight et al. 1999, Fisher et al. 2000).

La ausencia de efecto de los ungulados sobre los insectos que habitan la estructura reproductiva de *H. spinosa* sugiere que en nuestro sistema no existe una interacción mediada por la planta, lo que contrasta con otros muchos estudios (e.g. Master & Brown 1992, 1997, Master et al. 1993, Salt et al. 1996). Las interacciones mediadas por la planta hospedadora entre herbívoros separados espacialmente tiene lugar debido a que el daño provocado por los herbívoros va a afectar a muchos rasgos de la planta (aleloquímicos, nutricionales, crecimiento, fisiología, morfología, fenología etc.) que de forma indirecta van a afectar al desarrollo de otros herbívoros (Faeth & Wilson 1997, Master & Brown 1997). Mientras que daños en las estructuras vegetativas reducen la producción de flores y frutos en muchas especies de plantas (Meyer & Root 1993, Müller-Scharer & Brown 1995), el daño en el tejido reproductivo no parece afectar el desarrollo y crecimiento del tejido vegetativo (Hemborg 1998). Esto significa que el recurso que usan los masticadores y chupadores no se ve afectado por la ingesta de tejido reproductivo por parte de los ungulados, lo cual imposibilita ningún efecto de los ungulados sobre los insectos. De forma similar, Harrison et al. (1995) han demostrado un efecto competitivo no recíproco entre el folívoro *Tyria jacobaeae* (Arctiidae) y muchas especies florícolas que viven asociados a *Senecio jacobaea* (Asteraceae).

También hubo un efecto de *T. lugens* en la abundancia de detritívoros, de forma que las plantas que fueron excluidas de este crisomélido presentaron en general un mayor número de saprófagos que las plantas en los que estuvo presente. Este resultado puede ser la consecuencia de un mayor acúmulo de detritus en las plantas excluidas de *T. lugens*, ya que un porcentaje bastante considerable del tejido de la planta permanece sin consumir y podría pasar directamente a detritus. Otros estudios muestran que los herbívoros reducen tanto la cantidad como la calidad de la materia vegetal muerta producida por algunas especies de plantas leñosas (e.g. Pastor et al. 1993, Kielland et al. 1997, Suominen et al. 1999a). De hecho, en otros sistemas se ha encontrado que un aumento de la cantidad de materia vegetal muerta produce un incremento de la

abundancia total de los invertebrados en ese sistema (Facelli 1994), lo cual sugiere que la abundancia de detritívoros es controlada por la disponibilidad de su recurso.

La exclusión de los herbívoros focales también afectó a la abundancia de otros grupos tróficos. Así, observamos un efecto a largo plazo del experimento sobre la abundancia de depredadores, que incrementaron significativamente durante el último año de estudio en las plantas excluidas de *T. lugens*. Si los depredadores están limitados por sus presas, un incremento en la abundancia de éstas debido a la exclusión de *T. lugens* podría provocar un efecto indirecto positivo en la abundancia de los depredadores. Este tipo de efectos indirectos ha sido considerado en estudios teóricos sobre redes tróficas (Cornell 1983) y observado en algunos casos en la naturaleza (Pimm 1991).

Efecto compensatorio de *T. lugens* a la exclusión de los ungulados

El experimento también ha mostrado que después de tres años de exclusión de ungulados, *T. lugens* empezó a tener efecto significativo sobre algunos organismos con los que coexiste, como la planta hospedadora o los gorgojos. Los primeros efectos sobre estos organismos, que se observaron inmediatamente después de empezar el experimento, fue provocado por los ungulados. La exclusión de ungulados produjo, por ejemplo, un incremento descomunal en la tasa de fructificación de *H. spinosa*, fenómeno observado en otras especies también atacada por ungulados (Crawley 1988, Hulme 1996, Palmisano & Fox 1997, Edwards & Crawley 1999). Sin embargo, la abundancia de *T. lugens* incrementó tanto durante el tercer año de estudio que empezaron a consumir una cantidad considerable de flores (hasta el 70%), por lo que empezaron a afectar significativamente a la reproducción de su planta hospedadora. Parece que, después de varios años de exclusión de ungulados, *T. lugens* puede adoptar parcialmente un papel importante en este sistema alterado experimentalmente (véase Navarrete & Menge 1996 para un resultado similar en comunidades de costas rocosas). Este resultado clama por la necesidad de estudios a largo plazo como un prerrequisito para descubrir posibles efectos indirectos en muchos sistemas terrestres (Brown et al. 1986, Yodzis 1988, Gurevitch et al. 1992, Navarrete et al. 2000).

Efecto de las exclusiones sobre la diversidad y composición de la comunidad

Debido a los cambios que ocurrieron en la abundancia de cada gremio de artrópodos con de la exclusión de los herbívoros focales, la estructura funcional de toda la comunidad se vio alterada por el experimento. Sin embargo, estos cambios fueron diferente dependiendo del año y del herbívoro focal considerado. Así, en las plantas excluidas de *T. lugens* la comunidad de artrópodos estuvo sobrerrepresentada por folívoros en 1999 y detritívoros en 2000. mientras que los depredadores dominaron las plantas excluidas de ambos herbívoros focales. Además, el efecto más severo fue provocado en 1999 al excluir a *T. lugens* y en 2000 al excluir a ambos herbívoros. Parece que hay un efecto inmediato a la exclusión del crisomélido, mientras que el efecto de los ungulados aparece sólo a largo plazo. Hudson & Stiling (1997) han demostrado que una especie de crisomélido, *Trirhabda baccharidis*, tiene un efecto importante sobre la estructura de la comunidad de insectos fitófagos del matorral *Baccharis halimifolia* (Asteraceae). Además, efectos similares de la exclusión de ungulados sobre la estructura de la comunidad de artrópodos ha sido mostrado en otros sistemas (e.g. Gardner et al. 1995, Molina et al. 1999, Strand & Merritt 1999).

Por último, nuestro experimento ha demostrado que la exclusión de dos herbívoros focales incrementa la diversidad (Tabla 7.6). Aunque algunos trabajos previos han analizado el efecto potencial de los ungulados sobre la diversidad de insectos, los resultados son equívocos, ya que en algunos casos el efecto ha sido negativo (Dennis et al. 1997, Strand & Merritt 1999, Suominen et al. 1999a), pero en otros casos los ungulados incrementan la diversidad de insectos (Abensperg-Traun et al. 1996, Elligsen et al. 1997, Seymour & Dean 1999, Suominen et al. 1999b). La mayoría de los estudios han analizado el efecto de los ungulados sin diferenciar entre efecto debido al consumo de plantas del efecto no trófico debido a cambios en la estructura de la vegetación, hojarasca, etc. (Tscharntke & Greiler 1995, Tscharntke 1997, Suominen et al. 1999b; Ver Introducción). Sin embargo, estos dos tipos de efectos pueden compensarse entre sí a veces, con los efectos negativos debido a la competencia siendo ocultados por los efectos positivos (Abensperg-Traun et al. 1996, Elligsen et al. 1997, Suominen et al. 1999b). Nuestro experimento ha sido capaz de diseccionar acertadamente el efecto que los ungulados tienen sobre los insectos debido exclusivamente al consumo de plantas de los otros efectos no tróficos, mostrando que los ungulados parecen disminuir la diversidad de artrópodos.

Conclusiones

La comunidad asociada con *H. spinosa* esta estructura en tamaños de una forma dramática, ya que está compuesta por organismos con 10 Kg. de peso seco hasta 40 mg y hasta 0.01 mg. Este estudio ha demostrado experimentalmente que, a pesar de esta diferencia en tamaño tan extremas, las interacciones entre ellos pueden ser intensas, afectando no solo a la abundancia sino también a la diversidad y composición de las comunidades. Estos resultados sugieren que para obtener un conocimiento más profundo de las comunidades reales es deseable integrar en un mismo estudio a organismos tradicionalmente no considerados juntos y que difieren en tamaño, como son los ungulados, los macroinvertebrados y los microinvertebrados. Desgraciadamente, la interacción entre organismos con tan diferentes escalas de percepción del paisaje, como son los ungulados y los artrópodos, ha sido reiteradamente obviada en ecología, y esta actitud ha resultado en una visión incompleta y simplificada del funcionamiento de las comunidades ecológicas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abensperg-Traun M., G.T. Smith, G.W. Arnold & D.E. Steven 1996. The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheatbelt. I. Arthropods. *Journal of Applied Ecology* 33: 1281-1301.
- Agrawal A. A. & C. N. Klein 2000. What omnivores eat: Direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *Journal of Animal Ecology* 69:525-535.
- Agrawal A.A., C. Kobayashi and J.S. Thaler 1999. Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by Western flower thrips. *Ecology* 80: 518-523.
- Auerbach M. 1991. Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak. *Ecology* 72:1599-1608.
- Baines D., R.B. Sage & M.M. Baines 1994. The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pinewoods. *Journal of Applied Ecology* 31: 776-783.
- Beckerman A.P. 2000. Counterintuitive outcomes of interspecific competition between two grasshopper species along a resource gradient. *Ecology* 81: 948-957.

- Berlow E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398: 330-334.
- Brown J.H., D.W. Davidson, J.C. Munger and R.S. Inouye 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. En: Diamond J. & T.J. Case (eds.), *Community ecology*. Harper and Row, New York, USA, pp 41-61.
- Bullock J.M., B. Clear Hill & J. Silvertown 1994. Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology* 82:101-111.
- Carson W.P. & R. B. Root 2000. Herbivory and plant species coexistence: community regulating by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70: 73-99.
- Chase J.M. 1996. Differential competitive interactions and the include niche: an experimental analysis with grasshoppers. *Oikos* 76: 103-112.
- Chen B. & D.H. Wise 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80: 761-772.
- Chevin H. 1994. Food selection and life-cycle of the Old World *Timarcha* Latreille, 1829 (Col. Chrysomelidae). En: Jolivet P.H., M.L. Cox & E. Petitpierre (eds.), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, The Netherland, pp 533-539.
- Christensen K.M. & T.G. Whitham 1993. Impact of herbivores on competition between birds and mammals for pinyon pine seeds. *Ecology* 74: 2270-2278.
- Cornell J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696.
- Cornell H.V. & B.A. Hawkins 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *American Naturalist* 145:563-593.
- Crawley M.J. 1988. Herbivores and plant population dynamics. En: Davy A.J., M.J. Hutchings & A.R. Watkinson (eds). *Plant population ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, pp 367-392.
- Danell K. & K. Huss-Danell 1985. Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44: 75-81.
- Davidson D.W., R.S. Inouye & J.H. Brown 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* 65: 1780-1786.
- Davidson D.W., D.A. Samson & R.S. Inouye 1985. Granivory in the Chihuahuan desert: interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66: 486-502.

- Dennis P., C. Bently & J.R. Jones 1996. Impact of grazing systems on insects and spiders. En: Dent J.B., M.J. McGregor & A.R. Sibbald (eds.), Livestock farming systems: research, development socio-economics and the land manager. EAAP Publication No 79, pp 220-226.
- Dennis P., M.R. Young, C.L. Howrad & I.J. Gordon 1997. The response of epigeal beetles (Col.:Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. *Journal of Applied Ecology* 34: 433-443.
- Denno R.F., M.S. McClure and J.R. Ott 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Reviews of Entomology* 40: 297-331.
- Denno R.F., M.A. Peterson, C. Gratton, J. Cheng, G.A. Langellotto, A.F. Huberty & D.L. Finke 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81: 1814-1827.
- Diehl S. 1993. Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos* 68: 151-157.
- Edwards G.R. & M.J. Crawley 1999. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology* 87: 423-435.
- Elligsen H., B. Beinlich & H. Plachter 1997. Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Journal of Insect Conservation* 1: 13-23.
- Ehrlén J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology* 83: 287-295.
- Eubanks M.D. & R.F. Denno. 1999. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80:1253-1266.
- Eubanks M.D. & R.F. Denno 2000. Host plants mediate omnivore-herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81: 936-947.
- Evans, E.W. 1992. Absence of interspecific competition among tallgrass prairie grasshopper during a drought. *Ecology* 73: 1035-1044.
- Facelli J.M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedling in old field. *Ecology* 75: 1727-1735.
- Faeth S. H. 1985. Host leaf selection by leaf-miners: interaction among three trophic levels. *Ecology* 66: 870-875.
- Faeth S.H. 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology* 67: 479-494.

- Faeth S.H. 1988. Indirect interactions between seasonal herbivores via leaf chemistry and structure. En: Spencer K. (ed.), Chemical mediation of coevolution. Academic Press, San Diego, CA, USA, pp 391-414.
- Faeth S.H. 1992. Interspecific and intraspecific interactions via plant responses to folivory –an experimental field-test. *Ecology* 73: 1802-1813.
- Faeth S.H. & K.E. Hammon. 1997a. Fungal endophytes in oak trees: long-term patterns of abundance and associations with leafminers. *Ecology* 78:810-819.
- Faeth S.H. & K.E. Hammon. 1997b. Fungal endophytes in oak trees: experimental analyses of interactions with leafminers. *Ecology* 78: 820-827.
- Faeth S.H. & D. Wilson 1997. Induced responses in trees: Mediators of interactions among macro- and micro-herbivores? En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds.), Multitrophic interactions in terrestrial systems. Blackwell Sciences. Oxford, UK, pp 201-215.
- Fagan W.F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist* 150:554-567.
- Fandos P. 1991. La cabra montés (*Capra pyrenaica*) en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. ICONA-CSIC. Madrid Spain.
- Fernández-Haeger J., D. Jordano, E. C. Retamosa, V. E. Caballero-Castro & P. Fernández-Rodríguez. 1996. Interacciones herbívoro-planta como base para la gestión de áreas naturales protegidas. El caso de *Iberis contracta*. En: Chacón J. & J. L. Rosúa (eds.), Sierra Nevada, conservación y desarrollo sostenible, vol II. Universidad de Granada, Granada, Spain, pp. 541-557.
- Fisher A.E.I., S.E. Hartley & M. Young 2000. Direct and indirect competitive effects of foliage feeding guilds on the performance of the birch leaf-miner *Eriocrania*. *Journal of Animal Ecology* 69: 165-176.
- Floyd T. 1996. Top-down impacts on Creosotebush herbivores in a spatially and temporally complex environments. *Ecology* 77: 1544-1555.
- García D., R. Zamora, J.M. Gómez & J.A. Hódar 1999. Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos* 85: 536-544.
- Gehring C.A. & T.G. Whitham 1994. Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trend in Ecology and Evolution* 9: 251-255.

- Gehring C.A., N.S. Cobb & T.G. Whitham 1997. Three-way interactions among ectomycorrhizal mutualists, scale insects, and resistant and susceptible pinyon pines. *American Naturalist* 149: 824-841.
- Gianoli E. 2000. Competition in cereal aphids (Homoptera: Aphidae) on wheat plants. *Environmental Entomology* 29: 213-219.
- Goldberg D.E. & S.M. Scheiner 1993. ANOVA and ANCOVA: field competition experiments. En: Scheiner S. M. & J. Gurevitch (eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, New York, USA, pp 69-93.
- Gómez J.M. 1993. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology* 81: 605-613
- Gómez J.M. & R. Zamora 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effect on a mutualistic system. *Oecologia* 91:410-418.
- Gómez J.M. & R. Zamora 1994. Top-down effects in a tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. *Ecology* 75: 1023-1030.
- Gómez J.M. & R. Zamora 2000a. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist* 155:657-668.
- Gómez J.M. & R. Zamora 2000b. Differential impact of vertebrate and invertebrate herbivores on *Hormathophylla spinosa* reproductive output. *Écoscience* 7:299-306.
- Gotelli N.J. & G.L. Entsminger 2000. EcoSim: Null models software for ecology. Version 5.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesy-Bear.
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Gurevitch J., L. Moore, A. Wallace & J. Walsh 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* 140: 539-572.
- Hairton N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Harrison S., C.D. Thomas & T.M. Lewinsohn 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). *American Naturalist* 145: 546-562.
- Hemborg A.M. 1998. Reproductive allocation and costs of reproduction in subarctic herbs –a resource-based perspective. Phil. Diss. Uppsala University, Sweden.
- Hemborg A.M. & P.S. Karlsson 1998. Somatic costs of reproduction in eight subarctic plant species. *Oikos* 82: 149-157.

- Hochber M.E. & J.H. Lawton 1990. Competition between kingdoms. *Trend in Ecology and Evolution* 5: 367-371.
- Hódar J.A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17: 421-433.
- Hudson E.E. & P. Stiling 1997. Exploitative competition strongly affects the herbivorous insect community on *Baccharis halimifolia*. *Oikos* 79: 521-528.
- Hulme P.E. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82: 873-880.
- Hulme P.E. 1996. Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84: 43-51.
- Hunter M.D. 1992. Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. En: Hunter M. D., T. Ohgushi & P.W. Price (eds.), *Effect of resource distribution on plant-animal interactions*. Academic Press, San Diego, California, U.S.A, pp 287-325.
- Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 22: 477-504.
- Inbar M., A. Eshel & D. Wool. 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology* 76: 1506-1515.
- Inbar M. & D. Wool. 1995. Phloem-feeding specialists sharing a host tree: resource partitioning minimizes interference competition among galling aphid species. *Oikos* 73: 109-119.
- Jones C., J.H. Lawton & M. Shachak 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Karban R. 1986. Interspecific competition between folivorous insects on *Erigeron glaucus*. *Ecology* 67: 1063-1072.
- Karban R., R. Adamchak & W.C. Schnathorst. 1987. Induced resistance and interspecific competition between spider mites and vascular wilt fungus. *Science* 235: 678-680.
- Karban R. & J.T. Baldwin 1997. *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Keesing F. 1998. Impact of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. *Oecologia* 116: 381-389.
- Keesing F. 2000. Cryptic consumers and the ecology of an African savanna. *Bioscience* 50: 205-215.

- Kielland K., J.P. Bryant & R.W. Ruess 1997. Moose herbivory and carbon turnover of early successional stands in interior Alaska. *Oikos* 80: 25-30.
- Krischik V., E.S. McCloud & J.A. Davidson 1989. Selective avoidance by vertebrate frugivores of green Holly berries infested with a Cecidomyiid fly (Diptera: cecidomyiidae). *American Midland Naturalist* 121: 350-354.
- Lawton, J.H., and M. Hassell. 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289: 793-795.
- Lawton J.H., T.M. Lewinsohn & S.G. Compton. 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. En: Ricklefs R.E. & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. Chicago University Press. Chicago, USA, pp 178-184.
- Lucas E., D. Coderre & J. Brodeur 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 79: 1084-1092.
- Ludwig J.A. & J.F. Reynolds 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA.
- Magurran A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Marcoulides G.A. & S.L. Hershberger. 1997. *Multivariate statistical methods. A first course*. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. Mathwah, NJ, USA.
- Marquis R.J. & C.J. Whelan 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.
- Master G.J. & V.K. Brown. 1992. Plant-mediated interactions between two spatially separated insects. *Functional Ecology* 6: 175-179.
- Master G.J. & V.K. Brown 1997. Host –plant mediated interactions between spatially separated herbivores: effects on community structure. En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science. Oxford, UK, pp 217-238.
- Master G.J., V.K. Brown & A.C. Gange 1993. Plant mediated interactions between above- and below-ground insect herbivores. *Oikos* 66: 148-151.
- Mead R. 1988. *The design of experiments: statistical principles for practical applications*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 614.
- Menge B.A., E.L. Berlow, C.A. Blanchette, S.A. Navarrete & S.B. Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64: 249-286.

- Meyer G.A. 1993. A comparison of the impacts of leaf- and sap-feeding insects on growth and allocation of goldenrod. *Ecology* 74: 1101-1116.
- Meyer G.A. & R.B. Root. 1993. Effects of herbivorous insects and soil fertility on reproduction of goldenrod. *Ecology* 74: 1117-1128.
- Molina S.I., G.R. Valladares, S. Gardner & M.R. Cabido 1999. The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments* 42: 29-42.
- Montávez J.P., A. Rodríguez, C. Roldan & J.L. Jiménez 1996. Primeros resultados de la climatología de Sierra Nevada. En: Chacón J. & J. L. Rosúa (eds.), *Sierra Nevada, conservación y desarrollo*, vol I. Universidad de Granada, Granada, Spain. pp 87-100.
- Morin P. 1999a. *Community ecology*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts, U.S.A.
- Morin P. 1999b. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology* 80: 752-760.
- Morris W.F. 1992. The effects of natural enemies, competition, and host-plant water availability on a aphid population. *Oecologia* 90:359-365.
- Müller-Scharer H. & V.K. Brown 1995. Direct and indirect effects of above- and below-ground insect herbivory on plant density and performance of *Tripleurospermum perforatum* during early plant succession. *Oikos* 72: 36-41.
- Naiman R.J., G. Pinay, C.A. Johnson & J. Pastor. 1994. Beaver influences on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks. *Ecology* 75: 905-921.
- Navarrete S.A. & B.A. Menge 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs* 66: 409-429.
- Navarrete S.A., B.A. Menge & B.A. Daley. 2000. Species interactions in intertidal food webs: prey or predation regulation of intermediate predators? *Ecology* 81: 2264-2277.
- Palmisano S. & L. R. Fox 1997. Effects of mammal and insect herbivory on population dynamics of a native Californian thistle, *Cirsium occidentale*. *Oecologia* 111: 413-421.

- Pastor J., B. Dewey, R.J. Naiman, P. McInnes & Y. Cohen. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forest of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467-480.
- Persson L. 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos* 85: 385-397.
- Pimm S.L. 1991. The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Polis G.A. 1988. Exploitation competition and the evolution of interference, cannibalism, and intraguild predation in age/size-structured populations. En: Ebenman B. and L. Persson, editors. Size-structured populations. Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp 185-202.
- Polis G.A. 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology* 19: 121-136.
- Poli, G.A. & R.D. Holt 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trend in Ecology and Evolution* 7: 151-154.
- Polis G.A., C.A. Myers & R.D. Holt 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* 20: 297-330.
- Polis G.A. & D.R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.
- Potvin C., M.J. Lechowicz & S. Tardif 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71: 1389-1400.
- Rambo J.L. & S.H. Faeth 1999. Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conservation Biology* 13: 1047-1054.
- Retamosa E. C. 1997. Efecto de los herbívoros sobre *Iberis contracta* en el parque Nacional de Doñana. Ph Diss. Universidad de Córdoba, Córdoba, Spain.
- Ritchie M.E. 2000. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81:1601-1612.
- Ritchie M.E. & D. Tilman. 1992. Interspecific competition among grasshopper and their effect on plant abundance in experimental field environments. *Oecologia* 89:524-532.
- Roche B.M. & R.S. Fritz. 1997. Genetics of resistance of *Salix sericea* to a diverse community of herbivores. *Evolution* 51: 1490-1498.

- Rodríguez-Martínez F. & M.E. Martín-Vivaldi 1996. Hacia un modelo geográfico del clima de Sierra Nevada: estado de la cuestión y perspectivas de investigación. En: J. Chacón & J.L. Rosúa (eds.), Sierra Nevada, conservación y desarrollo, vol I. Universidad de Granada, Granada, Spain, pp 27-40.
- Roldan C., J.P. Montávez, A. Rodríguez & J.I. Jiménez 1996. Contribución al estudio del régimen térmico de Sierra Nevada. En: Chacón J. & J. L. Rosúa (eds.), Sierra Nevada, conservación y desarrollo, vol I. Universidad de Granada, Granada, Spain, pp 55-70.
- Root R.B. & N. Cappucino 1992. Patterns in population change and the organization of the insect community associate with goldenrod, *Solidago altissima*. Ecological Monographs 62: 393-420.
- Sallabank R. & S. P. Courtney 1992. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. Annual Reviews of Entomology 37: 377-400.
- Salt D.T., P. Fenwick & J.B. Whittaker 1996. Interspecific herbivore interactions in a high CO₂ environment: root and shoot aphids feeding on *Cardamine*. Oikos 77: 326-330.
- SAS Institute Inc. 1997. SAS/STAT Software: changes and enhancements through release 6.12.. Cary, NC, USA.
- Scheiner S.M. 1993. MANOVA: Multiple response variables and multispecies interactions. En: Scheiner S. M. & J. Gurevitch (eds.), Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York, New York, USA, pp 94-112.
- Schmitz O.J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interactions webs. American Naturalist 151: 327-342.
- Schoener T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist 122: 240-285.
- Schoener T.W. 1993 On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. En: Kawanabe H., J.E. Cohen & K. Iwasaki (eds.), Mutualism and community organization. Oxford Univ. Press, Oxford, UK, pp 365-410.
- Schoonhoven L.M., T. Jermy & J.J.A. van Loon 1998. Insect-plant biology, from physiology to evolution. Chapman and Hall, London, UK 409 pp.

- Seymour C.L. & W. R. J. Dean 1999. Effects of heavy grazing on invertebrate assemblages in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 43: 267-286.
- Simberloff D. & T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* 22: 115-143.
- Speight M.R., M.D. Hunter & A.D. Watt. 1999. *Ecology of insects. Concept and applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 350 pp.
- Spiller D.A. & T.W. Schoener 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75: 182-196.
- Spiller D.A. & T.W. Schoener 1996. Food web dynamics on some small subtropical islands: effects of top and intermediate predators. En: Polis G. A. & K. Winemiller (eds.), *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, USA, pp 365-411.
- Spiller D.A. & T.W. Schoener 1997. Folivory on islands with and without insectivorous lizards: an eight-year study. *Oikos* 78: 15-22.
- Stamp N.E. 1984. Herbivory, timing of defoliation and plant availability: the effect of checkerspot caterpillars and sawfly larvae on their host plant. *Oecologia* 63: 275-280.
- Stamp N.E. & M.D. Bowers 1994. Effects of cages, plant ages and mechanical clipping on plaintain chemistry. *Oecologia* 99: 66-71.
- StatSoft, Inc. 1999. *Electronic statistic textbook*. Tulsa, OK, USA. <http://www.statsoft.com>.
- Stewart A.J.A. 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trend in Ecology and Evolution* 11: 233-234.
- Strand M. & R.W. Merritt. 1999. Impact of livestock grazing activities on stream insect communities and the riverine environment. *American Entomologist* 45: 13-27.
- Strauss S.Y. 1987. Direct and indirect effects of host-plant fertilization on an insect community. *Ecology* 68: 1670-1678.
- Strauss S.Y. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 206-210.
- Suominen O., K. Danell & R. Bergström. 1999a. Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forest. *Oikos* 84: 215-226.

- Suominen O., K. Danell & J.P. Bryant. 1999b. Indirect effects of mammalian browsers on vegetation and ground-dwelling insects in an Alaskan floodplain. *Ecoscience* 6: 505-510.
- Sutherland W.J. 1996. *Ecological census techniques, a handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 336 pp.
- Tokeshi M. & N. Osawa. 1994. Niche relations in insect herbivore assemblages. En: Leather S.R., A.D. Watt, N.J. Mills & K.F.A. Walters (eds.), *Individuals, populations and patterns in ecology*. Intercept Ltd, Hampshire, UK, pp 309-318.
- Tscharntke T. 1997. Vertebrate effects on plant-invertebrate food webs. En: Gange A.C. & V.K. Brown (eds.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, pp 277-297.
- Tscharntke T. & H.J. Greiler 1995. Insect communities, grasses, and grasslands. *Annual Reviews of Entomology* 40: 535-558.
- Von Ende C.N. 1993. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. En: Scheiner S. M. & J. Gurevitch (eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, New York, USA, pp 113-137.
- Wada N., K. Narita, S. Kumar & A. Furukawa 1995. Impact of overgrazing on seed predation by rodents in the Thar desert, northwestern India. *Ecological Research* 10: 217-221.
- Waltz A.M. & P.G. Whitham 1997. Plant development affects arthropod communities: opposing impact of species removal. *Ecology* 78: 2133-2144.
- Wiens J.A., R.G. Cates, J.T. Rotenberry, N. Cobb, B. Van Horne & R.A. Redak. 1991. Arthropod dynamics on sagebrush (*Artemisia tridentata*): effects of plant chemistry and avian predation. *Ecological Monographs* 61: 299-321.
- Wilson J.B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86:507-522.
- Yodzis P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology* 69: 508-515
- Zamora R. & J.M. Gómez. 1993. Vertebrate herbivores as predators of insect herbivores: an asymmetrical interaction mediated by size differences. *Oikos* 66: 223-228.
- Zamora, R., A. Gómez-Sal, R. Sorriquer, J. Fernández-Haeger, D. Jordano, and P. Jordano. 1996. Herbivoría en espacios protegidos. *Ecosistemas* 18:70-71.

Zamora R., J.A. Hódar & J.M. Gómez. 1999. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. En: Pugnaire F. & F. Valladares (eds.), Handbook of functional plant ecology. Marcel-Dekker, Inc., New York, USA, pp 677-718.

Zar J.H. 1996. Biostatistical analysis, 3rd edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, USA.

Anexo 7.1. Unidades Taxonomicas Operativas (OTU) consideradas en este capítulo. *L* es la longitud y *P* es el peso seco. Los valores son medias \pm 1 ES.

Taxones	OTU (N spp.)	<i>L</i> (mm)	<i>P</i> (mg)
Folívoros			
Coleoptera	Chrysomelidae (4)	2.95±0.77	1.64±1.28
Coleoptera	Nitidulidae (1)	1.95±0.35	0.25±0.12
Coleoptera	Melyridae (2)	2.33±0.09	1.03±0.06
Coleoptera	Curculionidae (4)	1.84±0.16	0.60±0.38
Lepidoptera	Geometridae (1)	5.50±2.50	1.25±0.03
Lepidoptera	Pyralidae (1)	4.30±0.99	0.85±0.51
Lepidoptera	Gen. sp. (1)	2.97±1.19	0.54±0.47
Ortoptera	Tettigonidae (1)	2.55±0.05	0.30±0.02
Hymenoptera	Formicidae (1)	2.97±0.07	0.23±0.02
Thysanoptera	Gen. sp. (1)	1.15±0.08	0.01±0.01
Chupadores			
Heteroptera	Lygaeidae (3)	8.34±1.08	10.28±1.96
Heteroptera	Miridae (7)	2.36±0.07	0.35±0.04
Heteroptera	Gen. sp. (1)	1.06±0.13	0.07±0.02
Homoptera	Aphidae (1)	1.17±0.18	0.08±0.02
Homoptera	Psillidae (1)	1.50±0.22	0.15±0.05
Homoptera	Cercopidae (3)	3.70±0.50	0.23±0.38
Homoptera	Coccidae (1)	1.50±1.90	0.15±0.05
Homoptera	Aphrophoridae (1)	2.95±2.28	0.73±0.18
Homoptera	Gen. sp. (1)	1.66±0.06	0.23±0.02
Depredadores			
Heteroptera	Nabiidae (1)	3.00±0.44	0.55±0.06
Araneae	Tomisidae (1)	1.75±0.21	0.45±1.49
Araneae	Salticidae (1)	1.55±0.52	0.55±0.06
Araneae	Araneidae (1)	1.67±0.79	0.45±0.64
Araneae	Gen. sp. (1)	1.08±0.19	0.19±0.67
Coleoptera	Cantharidae (2)	1.67±0.09	0.16±0.02
Coleoptera	Coccinellidae (3)	3.54±0.86	3.11±1.29
Parasitoides			
Hymenoptera	Chalcidoidea (10)	1.26±0.06	0.29±0.03
Hymenoptera	Ichneumonidea (3)	2.93±0.17	1.39±0.16
Detritívoros			
Psocoptera	Psocoptera (1)	1.10±0.50	0.06±0.04
Coleoptera	Anobiidae (1)	1.2	0.06
Diptera	Muscidae (2)	1.58±0.17	0.11±0.03
Diptera	Sciaridae (1)	1.45±0.15	0.05±0.01
Collembola	Arthropleona (2)	1.91±0.81	1.45±0.45
Collembola	Symphyleona (1)	0.53±0.02	0.01±0.01
Acarini	Gen. sp. (3)	0.72±0.09	0.06±0.03

Conclusiones



CONCLUSIONES

Mesoescala

- 1) En este estudio hemos obtenido que a nivel de mesoescala la diversidad y abundancia de artrópodos en la zona de estudio se debió principalmente a dos factores, la altitud y la diversidad de plantas en cada hábitat. La riqueza específica estuvo inversamente relacionada con la altitud, mientras que otras medidas de diversidad estuvieron relacionadas con la diversidad de plantas.
- 2) La fauna mostró un elevado índice de reemplazamiento entre diferentes niveles altitudinales, confiriendo de esta manera a las comunidades de cada zona de un carácter singular. Esta singularidad estaría determinada por las condiciones climáticas y bióticas de cada nivel altitudinal.
- 3) El aumento de altitud debido al mayor período de permanencia de las nieves a cotas superiores, estuvo relacionado con una disminución considerable del período de actividad de los artrópodos. Sin embargo, no hubo diferencias en los patrones generales de actividad entre zonas, de forma que sólo las zonas correspondientes a los extremos del gradiente altitudinal mostraron diferencias en los patrones de fluctuación estacionales en la fauna epigea, mientras que solo las zonas de piornal mostraron diferencias con respecto al resto de las zonas en la fauna asociada a matorral.
- 4) Los factores determinantes de la distribución de *T. lugens* actuaron a diferentes escalas espaciales. El rango de distribución altitudinal de *T. lugens* estaría limitado inferiormente por los requerimientos fisiológicos de los individuos. Sin embargo, dentro de su área de distribución, la variación de densidad (e incluso la probabilidad de extinción) entre poblaciones estarían determinadas tanto por requerimientos fisiológicos de los individuos como por la disponibilidad y calidad del alimento.
- 5) Los factores que determinaron los patrones de distribución fueron diferentes dependiendo del tipo de fauna muestreada (matorral vs epigea), del nivel taxonómico (artrópodos vs coleópteros) y del nivel de organización (comunidad vs población).

Escala local

- 6) La zona de estudio está sujeta a variaciones tanto espaciales como temporales que se manifiestan en la abundancia, distribución y diversidad de artrópodos a todas las escalas analizadas. Estas variaciones son debidas tanto a cambios en la composición faunística a lo largo del tiempo como a la heterogeneidad estructural del hábitat, de forma que las relaciones entre la comunidad de artrópodos y coleópteros y las características descriptivas del hábitat variaron tanto espacial y temporalmente como dependiendo del nivel taxonómico considerado.
- 7) La relación entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad de artrópodos varió dependiendo de la escala espacial y temporal. Para algunos descriptores de la comunidad de artrópodos la relación con la heterogeneidad ambiental no se mantuvo a las distintas escalas analizadas, mientras que en otros casos el patrón resultante se mantuvo con la escala, aunque cada patrón fue específico en este caso del nivel taxonómico y, lo más importante, dependiendo del tipo de escalas (temporal o espacial) analizada. Por tanto, no podemos extrapolar los resultados obtenidos a un nivel o escala determinados a lo que ocurre en otras escalas o niveles de organización.
- 8) Los individuos de *T. lugens* presentan un período de actividad anual muy corto debido a las duras condiciones climáticas de la alta montaña. Los máximos de actividad estuvieron limitados temporalmente y fueron diferentes dependiendo del sexo y del estadio. A una escala temporal anual, hubo variabilidad no sólo en el número de individuos activos en la población, sino en su grado de movilidad entre plantas hospedadoras.
- 9) Al contrario de lo obtenido en la mayoría de las especies fitófagas, los individuos de *T. lugens* seleccionaron las plantas de menor tamaño. A esta escala espacial, más que la calidad del recurso, parecen ser los requerimientos reproductivos y los efectos de interacciones como el parasitismo, la depredación o la competencia los determinantes de la distribución de los individuos.

- 10) La comunidad de artrópodos y coleópteros se vió afectada por la perturbación provocada por ungulados. Sin embargo, no hubo patrones temporales ni espaciales en las respuestas obtenidas, así como tampoco en el nivel taxonómico (familias vs especies). El efecto provocado por los ungulados se manifestó no sólo en la abundancia y diversidad de la comunidad, sino en otros parámetros igual de importantes que tradicionalmente no se han tenido en cuenta como la biomasa, la composición de gremios funcionales y la identidad de la fauna que compone la comunidad.

- 11) La competencia puede jugar un papel fundamental en algunos sistemas y no es un proceso exclusivo de individuos pertenecientes a un mismo gremio o relacionados filogenéticamente. De hecho, los insectos fitófagos pueden competir con otros herbívoros que son muy diferentes en tamaño, ecología e incluso taxonómicamente, como por ejemplo los ungulados. Este tipo de interacciones entre organismos de muy distinto tamaño suelen producir resultados asimétricos, llegando a ser más parecidos a un amensalismo o depredación que a una interacción de competencia estricta.

- 12) Para obtener un profundo conocimiento de cómo funcionan las redes tróficas, es necesario integrar dentro de un mismo marco a estos dos grupos de organismos, vertebrados e invertebrados, los cuales han sido tradicionalmente considerados por separado. Aceptar la idea de existen interacciones múltiples entre organismos que no están relacionados puede ser un punto de partida para obtener un conocimiento más amplio de los sistemas naturales.

- 13) La variabilidad en los resultados obtenidos nos muestran que la diversidad de los hábitat puede ser medida de muchas formas diferentes y cada una de estas medidas nos dará una información complementaria de qué forma y de cómo funciona un sistema. Nuestros resultados confirman que no existe una sola escala o nivel en el cuál describir un sistema, de forma que cada especie percibe el ambiente de un único rango de escalas y más que determinar la escala correcta debemos entender como la descripción del sistema cambia con la escala. Por tanto, comunidades en ambientes tan heterogéneos como la alta montaña de Sierra Nevada deben de estudiarse desde las diferentes escalas espaciales y

temporales para entender los patrones de diversidad y abundancia de las especies que lo habitan.