

Patrones de encajamiento de comunidades de plantas en  
un gradiente altitudinal.

Nesting patterns of plant communities along an altitudinal gradient.

Felipe Lisandro Monzón Cabrera.

Grado en Biología (Junio de 2017).

Este trabajo ha sido dirigido por Begoña Peco Vázquez y Javier Seoane Pinilla  
(Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Autónoma de Madrid).

### **Resumen:**

Los ecosistemas montañosos constituyen parches aislados de biodiversidad dentro de un territorio de extensión mayor, generando zonas cuya concentración de biodiversidad a lo largo de un gradiente altitudinal varía en función de las condiciones climáticas. Generalmente albergan especies que solo se pueden desarrollar en las zonas de cumbre, con frecuencia enclaves con alta tasa de endemismo debido a la adaptación de estas especies a las condiciones específicas de estos enclaves, o por el aislamiento geográfico en refugios de cumbre producto de épocas climáticas más desfavorables. Mediante este trabajo se comprueba como varía la riqueza a lo largo de comunidades de plantas en la Sierra de Guadarrama en dos hábitats diferentes (matorral y pastizal). También se estudia su patrón de encajamiento (donde las especies de los lugares más pobres son un subconjunto de las que aparecen en los más ricos) a lo largo del gradiente altitudinal. Para ello hemos realizado análisis estadísticos con SPSS y análisis del encajamiento mediante un software libre.

### **Abstract:**

Mountain ecosystems are isolated patches of biodiversity within a larger territory, generating areas whose concentration of biodiversity along an altitudinal gradient varies according to climatic conditions. Generally, hosts species that can only be developed in the summit zones, frequently enclaves of high rate of endemism due to the adaptation of these species to the specific conditions of these enclaves or by the geographic isolation in summits refuges product of climatic times more unfavorable. This work shows how richness varies among plant communities in the Sierra of Guadarrama in two different habitats (scrub and grass). Their nesting pattern is also studied (where the species of the poorest places are a subset of those that appear in the rich ones) along the altitudinal gradient. For this study we have performed statistical analysis with SPSS and analysis of nesting through free software.

## **Introducción:**

Las comunidades de plantas se distribuyen a lo largo de un gradiente altitudinal condicionadas por las diferentes características que se dan a lo largo del mismo. Para estudiar la variación de las comunidades vegetales podemos estudiar varios factores que modelan los patrones de riqueza de especies a lo largo de los gradientes altitudinales. Los factores climáticos juegan un papel fundamental en la distribución de las comunidades de plantas y de sus especies.

A medida que ascendemos a lo largo del gradiente altitudinal, la riqueza de especies y la similitud en la composición de especies disminuye significativamente (Lieberman et al. 1996), esto se debe a que en las cumbres, las condiciones climáticas suelen ser más duras para la vida, de ahí la menor riqueza y mayor especialización a estas condiciones de vida por parte de las especies que habitan estas altitudes. No obstante, la riqueza máxima de especies no tiene por qué darse en las zonas inferiores, sino que, suele estar presente en zonas intermedias y bajas del gradiente con una riqueza de especies que suele alcanzar un pico de riqueza en las elevaciones bajas o medias del gradiente (Pauchard et al 2009; Lomolino 2001), por lo tanto, la relación entre altitud y riqueza de especies no tiene por qué ser inversamente proporcional, ni definir una tendencia lineal.

La relación entre diferentes especies y las restricciones energéticas influyen en la productividad primaria (McCain 2007). Sin embargo, los patrones de riqueza específica también son, el resultado de las fuerzas ecológicas y evolutivas tanto contemporáneas como históricas (Alexander et al. 2011). Además, no todos los biotipos de especies vegetales se comportan de igual forma ante las diferentes variables externas, como por ejemplo, en el matorral suculento de Tenerife, la precipitación anual media parece ser el factor ambiental que mejor explica su variación en cuanto a composición de riqueza, estructura y distribución de especies (Rüdiger et al. 2001). Estos patrones pueden deberse también a factores geográficos o a la estructura del hábitat (Sanders & Rahbek 2012), junto con los factores ya nombrados anteriormente. En definitiva, no basta con analizar únicamente las condiciones climáticas para poder

explicar la distribución de las especies a lo largo del gradiente. Puesto que nuestro estudio se localiza en una zona de clima mediterráneo, las especies herbáceas mueren en primavera o verano con el aumento del estrés hídrico y vuelven a germinar en otoño con la llegada de las lluvias. El estudio de la germinación otoñal de las especies herbáceas puede ser determinante a la hora de analizar la composición florística y su fluctuación interanual. En el caso de las especies de matorral, que sí se mantienen a lo largo de todo el año, es necesario atender a otras variables para explicar su distribución y abundancia.

La amplitud de los rangos de presencia altitudinal de las diferentes especies, nos permite analizar donde se encuentran las especies con menor especificidad a las condiciones climáticas o las especies más adaptadas para la competencia interespecífica. La regla de Rapoport enuncia que las especies de elevaciones más altas tienen mayores rangos altitudinales (MacArthur 1972; Stevens 1992), lo cual nos permite hacer una aproximación teórica a la posible distribución de las especies con mayores rangos altitudinales a lo largo del gradiente. Los individuos no migratorios deben ser fisiológicamente o conductualmente capaces de tolerar toda la gama de condiciones a la que el clima de cumbre les expone, por lo tanto, la selección natural ha favorecido amplias tolerancias a especies de altitudes superiores (Stevens 1989). El estudio de los rangos de distribución altitudinal de las especies, juega un papel descriptivo muy importante a la hora de analizar los patrones de encajamiento de las especies.

La teoría de los subconjuntos anidados o encajados trató de describir, inicialmente, la estructura de las comunidades presentes en un conjunto de islas. En la actualidad también se puede aplicar a parches del territorio a lo largo de un gradiente altitudinal que actúan como islas. La estructuración de las comunidades se genera de forma discontinua en muchos hábitats determinados por los procesos de colonización y extinción de las especies (Méndez Iglesias 2004). La importancia del estudio de los patrones de encajamiento de especies es la de designar las zonas prioritarias de interés para la conservación (Patterson 1987) puesto que permiten identificar las zonas del gradiente donde hay una mayor riqueza de especies y además facilita determinar las

zonas donde aun no habiendo una gran riqueza de especies, estas muestran especies únicas que no están representadas en otras zonas del gradiente, sirviendo así como una herramienta más a la hora de decidir qué zonas del territorio requieren más atención para su conservación. La presencia de especies únicas a lo largo del gradiente aumenta el desorden de la matriz de presencias, disminuyendo el grado de encajamiento del mismo (Heino et al. 2010) y dificultando así la selección de zonas de conservación representativas de todas las especies. Actualmente existe debate acerca de las propiedades de las métricas empleadas para medir el encajamiento, la elección de los modelos nulos y los métodos de empaquetamiento de la matriz de datos. Este debate puede ser muy útil para comprender mejor el comportamiento de las métricas utilizadas para el cálculo del anidamiento (Strona et al. 2014). Es difícil analizar los patrones de distribución de especies, por lo que una selección cuidadosa de los métricos de encajamiento y los modelos nulos permite una mayor calidad de los análisis (Ulrich et al. 2009).

En el contexto del cambio climático, en el que nos encontramos actualmente, el desplazamiento de las especies por la variación de las condiciones climáticas se hace evidente por ejemplo, en el caso de las mariposas británicas (Parmesan et al. 1999; Warren et al. 2001). Cuando nos referimos a los hábitats de alta montaña, el problema se acentúa, encontrándose en inminente peligro de desaparecer, debido a la pérdida de su hábitat (Wilson et al. 2005, Wilson et al. 2007). Conocer las relaciones entre la distribución de las especies y las variables ambientales que las determinan (Fleishman et al. 1998), es de vital importancia para la conservación de las especies que presentan mayor riesgo de desaparecer, por encontrarse en zonas de cumbre y no poder desplazarse junto con las condiciones de su hábitat debido a la desaparición de este. Estas especies, en el caso de no poderse readaptar a las nuevas condiciones del medio o entrar en competencia con especies de altitudes más bajas que se desplazan ascendentemente, terminarán desapareciendo. Una de las mayores amenazas para la biodiversidad es la destrucción de hábitats, cuyo origen es principalmente antrópico. En esta ocasión, es el cambio climático (acelerado por el hombre) el que supone una potencial causa de pérdida de hábitats y por ende, la biodiversidad de cumbres.

### **Objetivos:**

Los objetivos del trabajo son: (1) comprobar si la riqueza de las comunidades vegetales en la Sierra de Guadarrama varía con la altitud, (2) describir la distribución de las especies a lo largo del gradiente altitudinal mediante el análisis de sus rangos de distribución a lo largo del mismo, (3) analizar el encajamiento de las diferentes comunidades de plantas a lo largo del gradiente y (4) estudiar la variación de los diferentes parámetros analizados entre los hábitats de matorral y pastizal.

### **Hipótesis:**

En primer lugar, esperamos que la riqueza de especies sea mayor en las zonas medias y bajas del gradiente altitudinal. Además, no descartamos que pueda haber diferencias en la distribución de la riqueza de las comunidades de plantas de acuerdo al tipo de hábitat analizado (matorral o pastizal). En segundo lugar, como expone la regla de Rapoport, esperamos que los rangos altitudinales de distribución de las especies sean más amplios en las zonas de mayor altitud del gradiente. También, esperamos encontrar una mayor presencia de especies únicas en las zonas medias y bajas del gradiente. En tercer lugar, esperamos que las comunidades de plantas más encajadas se encuentren en el extremo superior del gradiente.

## **Materiales y métodos:**

Para la realización de este proyecto se ha dispuesto de datos de comunidades de plantas de la tesis inédita de Cristina Rota (Departamento de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid) cuyos muestreos fueron realizados en primavera de 2014.

Este estudio se ha realizado en la Comunidad Autónoma de Madrid, tomando como gradiente altitudinal el de la Sierra de Guadarrama (ubicada en el Sistema Central de la Península Ibérica) y cuyo pico más alto es el pico de Peñalara con 2428 metros de altura. La Sierra de Guadarrama presenta una orientación es suroeste a noreste, dividiendo la Meseta Central Ibérica en dos submesetas. Su formación tuvo lugar en el Terciario durante la orogenia alpina, se asienta sobre materiales hercínicos propios de la mitad oeste de la Península Ibérica. La composición geológica de la Sierra de Guadarrama es principalmente de rocas ácidas, entre las que encontramos gneises (rocas metamórficas) y granitos (rocas plutónicas). En cuanto a su biogeografía, la Sierra de Guadarrama se encuentra en la región Mediterránea, en la provincia Carpetano-Ibérico-Leonesa, en el sector Guadarrámico. El clima en la Sierra de Guadarrama es de tipo mediterráneo continental, con veranos templados y secos.

La localidad más baja estudiada en este trabajo se encuentra en la zona basal de la Sierra de Guadarrama, siendo la altitud más baja muestreada a 662 metros sobre el nivel del mar, parcela de muestreo situada en el municipio de Valdeloshielos, mientras que la parcela estudiada de máxima altitud se ubicó próxima a la cima Hermana Menor a 2266 metros sobre el nivel del mar, situada en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. Para la elaboración de este estudio, se tomó el gradiente altitudinal que parte desde Valdeloshielos hasta la cima de Hermana Menor, seleccionando 9 zonas de muestreo cada 200 metros de altitud aproximadamente, donde están incluidas las dos localizaciones ya mencionadas anteriormente. En cada localidad se realizó el muestreo de dos tipos de hábitat diferentes, matorral y pastizal, para comparar si se comportan de igual forma ante las variables de estudio. Para el muestreo de cada localidad se diseñó una cuadrícula de 10 metros de lado para cada tipo de hábitat, la cual engloba 10 cuadrados de 20 cm de lado donde se identificaban las especies presentes.

Para caracterizar mejor el área de estudio, con el fin de observar la variación de las condiciones climáticas a lo largo del gradiente, hemos tomado datos climáticos de la estación de AEMET (Agencia Estatal de Meteorología) del Puerto de Navacerrada y de Colmenar Viejo (figura 1).

| Localidades  | Colmenar Viejo       | Navacerrada           |
|--|----------------------|-----------------------|
| Altitud  | 1004 m               | 1894 m                |
| Temperatura media anual                            | 13,3 °C              | 6,9 °C                |
| Mes más frío<br>(temperatura mínima media anual)   | Enero<br>(1,6 °C)    | Enero<br>(-3,2 °C)    |
| Mes más cálido<br>(temperatura máxima media anual) | Julio<br>(30,0 °C)   | Julio<br>(22,4 °C)    |
| Precipitación anual media                          | 537 mm               | 1223 mm               |
| Mes más lluvioso<br>(precipitación media anual)    | Noviembre<br>(78 mm) | Noviembre<br>(176 mm) |
| Mes más seco<br>(precipitación media anual)        | Julio<br>(14 mm)     | Julio<br>(23 mm)      |
| Días con heladas de media anual                    | 29,2 días            | 136,1 días            |
| Días con nieve de media anual                      | 11,4 días            | 71 días               |

*Figura 1: Resumen comparativo de las características climáticas generales de dos localidades presentes en nuestro gradiente altitudinal. Esta información ha sido tomada de la web de la AEMET (<http://www.aemet.es>) y se basa en datos climáticos de un periodo correspondido entre 1981 y 2010. Figura de elaboración propia.*

Como podemos comprobar comparando los datos comentados anteriormente, existe un gradiente altitudinal donde la temperatura desciende con la altitud mientras que la precipitación aumenta. Además también observamos como las condiciones climáticas a mayor altitud son más extremas que las que encontramos en localidades más bajas. Entre otros datos de interés destacamos que Julio es el mes con más horas de sol (348 horas de sol de media anual) y Diciembre el mes con menos horas de sol (92 horas de sol de media anual).

Los datos de la distribución altitudinal de las especies se han analizado este trabajo de fin de grado, realizando una agrupación de los datos de acuerdo a la localidad y su tipo hábitat. Se ha tenido únicamente en cuenta, las presencias y ausencias de especies diferentes. Una vez agrupados los datos, se calcularon las riquezas en cuanto al número de especies diferentes presentes en cada localidad para la creación de las gráficas de distribución altitudinal de la riqueza de especies (figura 3), para analizar la relación entre la altitud y la riqueza de especies de cada localidad se realizó un estudio de las correlaciones entre las variables y modelos de regresión lineal ajustados inicialmente a la tendencia de una recta, que en el caso de la riqueza del pastizal (la cual no se ajusta a una recta), se realizó su ajuste a una función cuadrática con la que el ajuste de los valores de riqueza era mayor. Para el análisis de los rangos altitudinales de distribución de las especies, se tomó la misma matriz creada para el análisis de riqueza de especies pero en esta ocasión, se registraron las altitudes mínimas y máximas, así como la media de la altitud de las áreas donde se había encontrado a cada especie. Para la creación de las gráficas de distribución de los rangos altitudinales (figura 4) se ordenaron las especies en orden creciente del valor de la altitud media de su rango de distribución.

El encajamiento de las especies se analizó haciendo uso de la versión moderna y libre del programa “Nestedness Temperature Calculator” (Atmar & Patterson 1993), el cual fue el primer programa diseñado para detectar la presencia de patrones de encajamiento de presencias y ausencias de especies. Esta versión actualizada y libre se llama “NeD – Nestedness for Dummies” la cual se puede encontrar en la siguiente dirección web <http://ecosoft.alwaysdata.net/doc/>. El encajamiento de especies consiste en que las especies se distribuyen en parches de territorio o islas, de igual forma que las muñecas rusas, donde las especies de los lugares más pobres o de menor tamaño son un subconjunto de las que aparecen en los más ricos o de mayor tamaño. De esta forma, si existe una distribución anidada o encajada, debe de haber localidades más ricas en especies de nuestro gradiente altitudinal donde estén presentes las especies de las localidades menos ricas. El programa mencionado anteriormente analiza los datos de tal forma que, a partir de una matriz binaria de ausencias (0) y presencias (1) de especies para cada localidad produce un reordenamiento de las filas (especies) y las columnas

(localidades) de tal forma que agrupa las localidades con mayor número de presencias en la zona izquierda de la matriz y las especies con mayor número de presencias en las filas superiores, si esta distribución se asemeja a la figura 2a, se dice que el encajamiento es perfecto (Méndez Iglesias 2004), mientras que cuando se asemeja a la figura 2b, se muestra una distribución de las especies en las distintas parcelas donde no existiría encajamiento.

| LOCALIDAD | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|-----------|---|---|---|---|---|
| ESPECIE 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| ESPECIE 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| ESPECIE 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| ESPECIE 4 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| ESPECIE 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| LOCALIDAD | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|-----------|---|---|---|---|---|
| ESPECIE 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ESPECIE 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| ESPECIE 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| ESPECIE 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| ESPECIE 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

*Figura 2: En la tabla de la izquierda (figura 2a) vemos como las presencias (1) se agrupan en la esquina superior izquierda y las ausencias en la esquina inferior derecha, observando un encajamiento perfecto. En la tabla de la derecha (figura 2b) vemos como los datos se distribuyen en un patrón donde no observamos encajamiento ninguno al no repetirse especies de una localidad a otra.*

Para medir el grado de encajamiento existen diferentes métricos que podemos utilizar hemos seleccionado dos: MT (matrix temperature) mide en una escala de 0 a 100 el grado de encajamiento, siendo 0 el valor para un encajamiento perfecto o máximo y NODF (Nestedness measure base don overlap and decreasing fills) mide en una escala de 0 a 100 el grado de encajamiento, siendo 100 el valor para un encajamiento perfecto o máximo (Strona et al. 2014), El métrico MT utiliza las distancias euclídeas de ausencias o presencias inesperadas respecto a la recta que las separa de las presencias y ausencias de una matriz perfectamente encajada (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006). Por otro lado, el métrico, NODF cuantifica el porcentaje de presencias en las filas inferiores y en las columnas de la derecha que están en la misma posición (fila o columna) de las presencias en las filas superiores y las columnas a la izquierda, respectivamente, con totales marginales más altos para los pares de columnas y filas (Almeida-Neto et al. 2008; Ulrich et al. 2009). Para que los valores obtenidos con el

análisis de cada métrico sean válidos debemos comprobar los valores Z para cada métrico. El valor Z es una estandarización que cuantifica la posición del métrico observado dentro de la distribución simulada en el modelo nulo en cuanto a su desviación estándar (Ulrich et al. 2009). Por lo tanto, para que los métricos tengan validez, debe cumplirse que: para el métrico MT, el valor  $Z < -1,64$  y para el métrico NODF, el valor  $Z > 1,64$ . El valor Z es calculado por el programa para cada modelo nulo seleccionado para el análisis. Los modelos nulos escogidos son: EE (total de filas equiprobables y total de columnas equiprobables), CE (Proporción de filas totales y proporción de columnas totales) y FE (total de filas equiprobables y columnas totales fijas). El modelo nulo EE analiza las matrices nulas manteniendo el número total de presencias, permitiendo tanto las filas y columnas totales variar libremente. El modelo nulo CE analiza las matrices nulas asignando a las celdas de la matriz una probabilidad de ser ocupadas proporcionalmente al total de filas y columnas de la matriz. Por último, el modelo nulo EF, analiza las matrices nulas manteniendo las columnas observadas totales (riqueza por cada localidad) pero permite a las filas (especies) totales variar aleatoriamente (Strona et al. 2014). Una vez analizamos los datos en el programa mencionado, obtenemos los valores de MT y NODF, pero además, este programa nos aporta el nuevo orden de reordenación de la matriz según su orden de encajamiento. Para analizar el orden de encajamiento de las localidades respecto de la altitud hemos anotado el nuevo orden de encajamiento (rango de encajamiento) y lo comparamos con el orden altitudinal de las localidades. Una vez obtenemos la nube de puntos analizamos la correlación y regresión lineal para ver cuánto difiere el rango de encajamiento de las localidades con respecto de un encajamiento altitudinal donde las localidades más bajas, son las menos encajadas y las de mayor altitud son las más encajadas. Por otro lado, analizamos la correlación y regresión del rango de encajamiento de las localidades según su riqueza, para comprobar si es cierto que las localidades más ricas son las menos encajadas y las localidades más pobres son las más encajadas.

## **Resultados**

### **Análisis de la riqueza:**

A continuación se describe la variación de la riqueza en función de la altitud. En primer lugar analizamos la riqueza del hábitat de matorral, el cual presenta una correlación bilateral significativa entre las variables de  $-0,852$ , con un  $p < 0,01$ . Por lo tanto, podemos afirmar que la relación entre las dos variables es inversamente proporcional y presentan una correlación bastante alta. En cuanto a la regresión lineal (figura 3a), obtenemos un coeficiente de correlación lineal bastante alto, con un valor  $R^2 = 0,726$ . La ecuación de la recta que obtenemos es  $y=40,84-0,01*x$ .

En segundo lugar, analizamos la riqueza del hábitat de pastizal, donde observamos que las dos variables tienen una correlación bilateral de  $-0,578$  marginalmente significativa puesto que su  $\alpha=0,103$  está próximo a  $0,1$  y por lo tanto, las variables no están fuertemente correlacionadas aparentemente, aunque sí podemos afirmar que la relación que existe entre ellas, aunque débil, es inversamente proporcional. En cuanto al estudio de la regresión lineal (figura 3b), observamos que el coeficiente de correlación es bastante bajo, con un valor  $R^2= 0,334$ , por lo que podemos afirmar que la correlación lineal de los valores es bastante baja, por lo que aplicamos un modelo de regresión lineal que se ajuste mejor a la tendencia de los datos, empleando así un modelo cuadrático (figura 3b). Este nuevo ajuste nos da un coeficiente de correlación a un modelo cuadrático más alto siendo  $R^2$  cuadrático=  $0,654$ . La ecuación de tendencia de la recta es  $y= -6,53+0,05*x-2,06E-5*x^2$ .

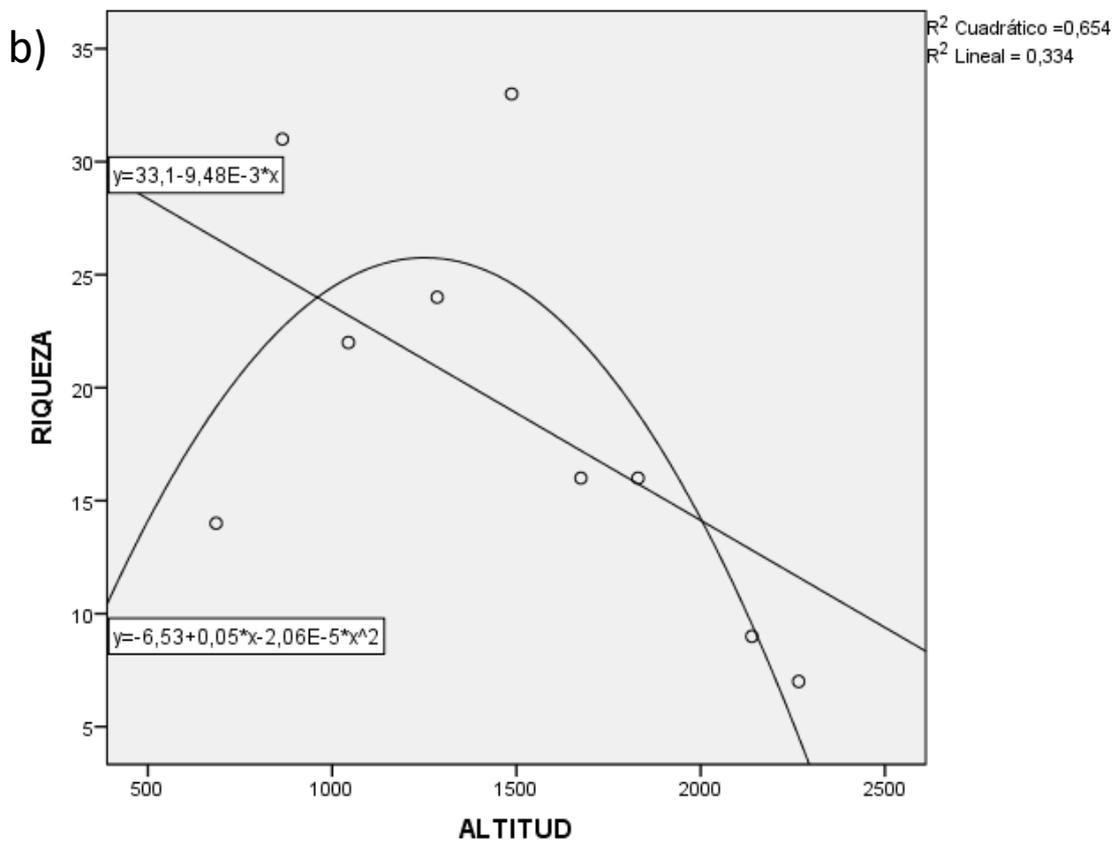
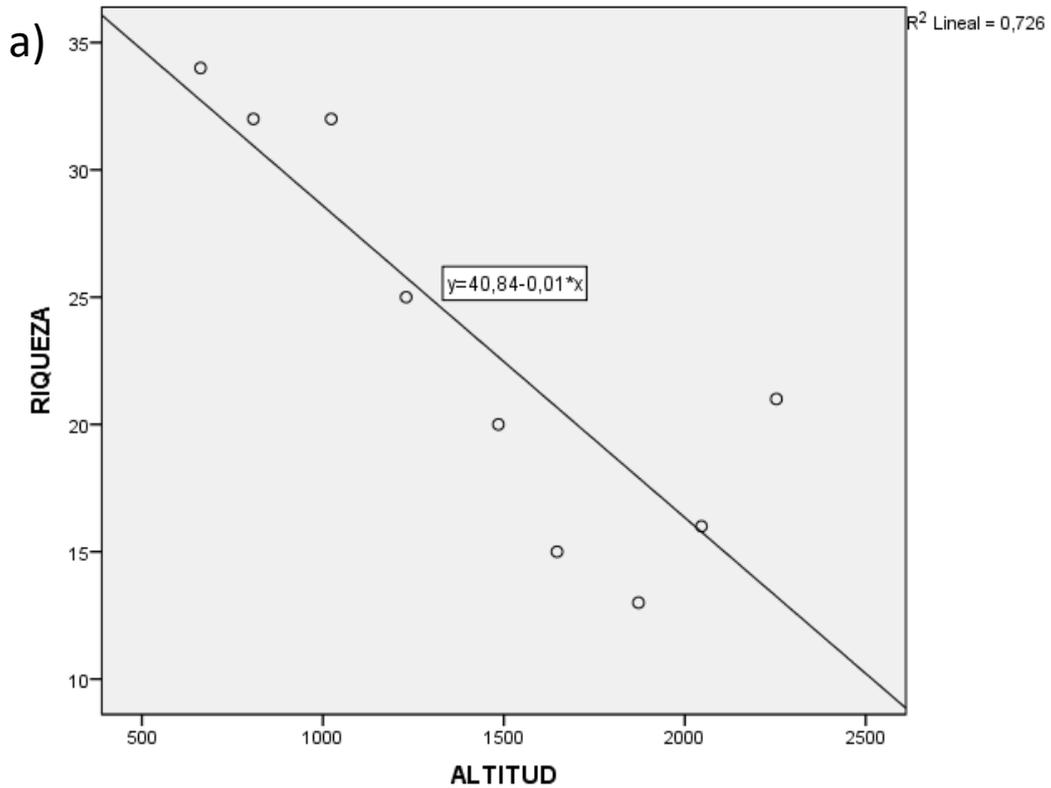


Figura 3: Variación de la riqueza a lo largo del gradiente altitudinal para el hábitat de matorral (a) y el hábitat de pastizal (b). Se representa la nube de dispersión de puntos resultante de enfrentar la riqueza (especies) con la altitud (m). Además se muestra la línea de ajuste resultante del análisis de regresión lineal.

### Análisis de los rangos de distribución de las especies:

Para afinar más el análisis de la variación de la riqueza a lo largo del gradiente vamos a estudiar los rangos de las especies presentes en ambos hábitats en conjunto. Cuando analizamos la figura 4 que muestra la distribución de los rangos altitudinales, observamos como las especies que aparecen en más de una localidad se agrupan en torno a la mitad del gradiente altitudinal. Para corroborar esta última afirmación hemos calculado la media de los valores medios que presentan las especies que se repiten en más de una localidad obteniendo los siguientes valores: en matorral la altitud media de las 44 especies que aparecen en más de una localidad es de 1230 metros aproximadamente, mientras que, en pastizal la altitud media de las 29 especies que aparecen en más de una localidad es de 1340 metros aproximadamente. Por otro lado, son bastantes las especies que aparecen solo en una localidad, estando principalmente presentes estas especies en altitudes medias y bajas.

En ambos hábitats las especies con mayor número de apariciones en localidades diferentes a lo largo del gradiente son muy similares. *Agrotis castellana* aparece en 6 localidades diferentes de matorral y en 7 localidades de diferentes de pastizal. *Poa bulbosa* aparece en 6 localidades distintas para ambos hábitats mientras que *Rumex angiocarpus* aparece en 6 localidades diferentes de matorral mientras que en pastizal aparece en 5 localidades diferentes. Otras especies más típicas de matorral, como son *Juniperus communis* o *Cytisus oromediterraneus*, solo se han encontrado en dicho hábitat a altitudes superiores estando ausentes del hábitat de pastizal debido a la selección de ambas hábitats muestreadas.

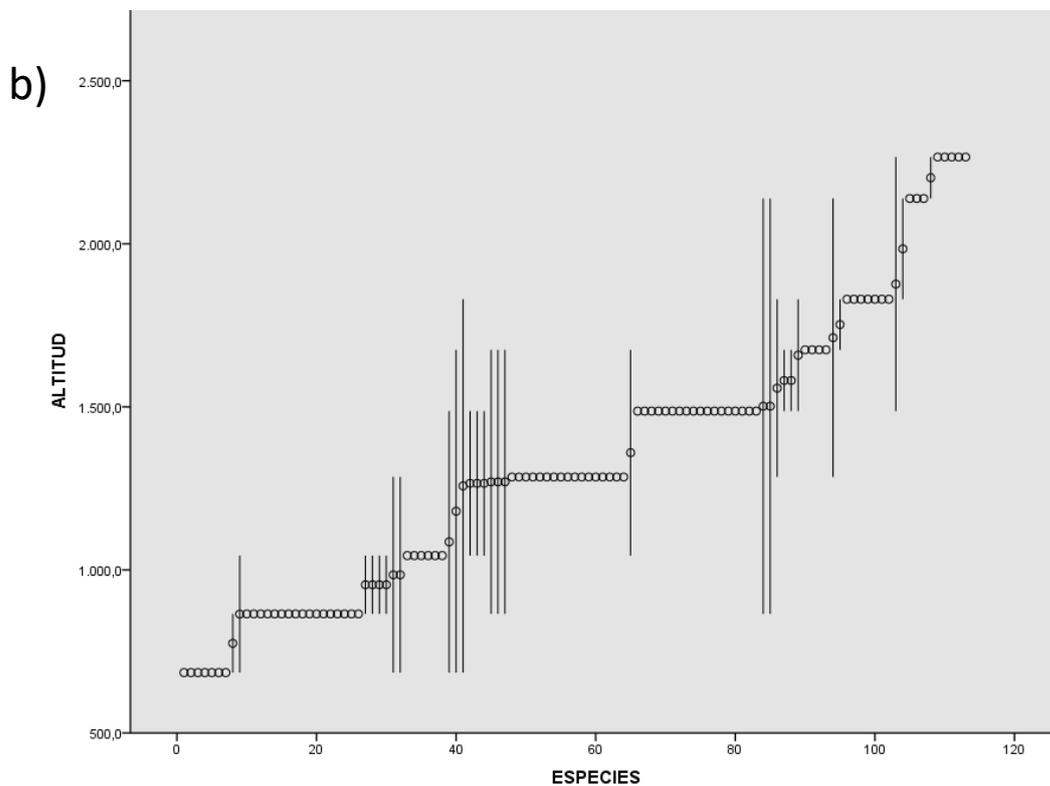
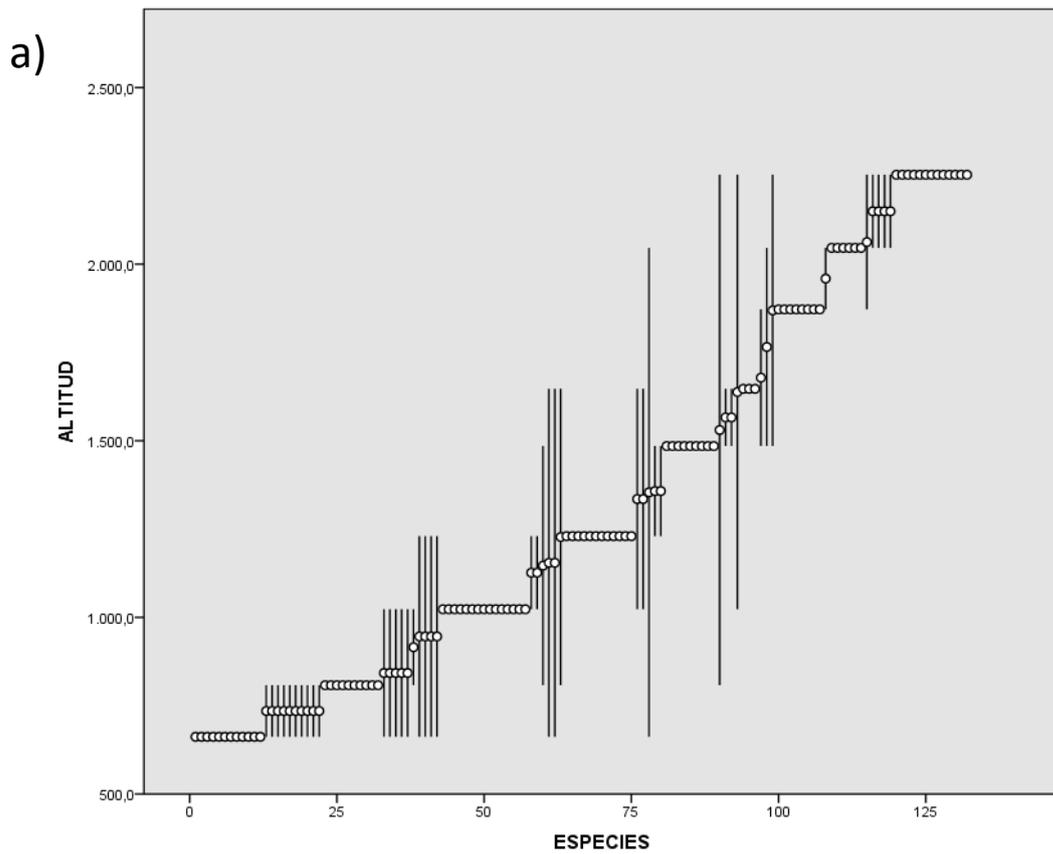


Figura 4: Distribución de los rangos altitudinales de las especies presentes en el hábitat de matorral (a) y en el hábitat de pastizal (b). El círculo representa la media de altitud donde se ha encontrado cada especie, mientras que la línea representa el rango total de apariciones de cada especie.

### Análisis del rango de encajamiento:

Para analizar el grado de encajamiento de las dos hábitats estudiadas acudimos al programa descrito en el apartado de “materiales y métodos” para calcular los valores de MT y NODF. En el caso del hábitat de matorral MT=49,271 y NODF=17,43; mientras que para el hábitat de pastizal MT=40,852 y NODF=16,967. Como se ha explicado anteriormente, para que los métricos obtenidos tengan valor, deben ser contrastados con un valor Z de acuerdo a los modelos nulos seleccionados, que como se muestra en la figura 5, todos son significativos, en función del modelo nulo analizado.

| HÁBITAT  | MODELO NULO | MÉTRICO | VALOR DE Z | ¿ENCAJAMIENTO? | P VALOR |
|----------|-------------|---------|------------|----------------|---------|
| MATORRAL | EE          | NODF    | 3,285      | SÍ             | P<0,001 |
|          |             | MT      | -2,432     | SÍ             | P<0,01  |
|          | CE          | NODF    | 2,6        | SÍ             | P<0,01  |
|          |             | MT      | -2,035     | SÍ             | P<0,05  |
|          | FE          | NODF    | 3,0        | SÍ             | P<0,01  |
|          |             | MT      | -1,831     | SÍ             | P<0,05  |
| PASTIZAL | EE          | NODF    | 4,824      | SÍ             | P<0,001 |
|          |             | MT      | -5,473     | SÍ             | P<0,001 |
|          | CE          | NODF    | 2,4        | SÍ             | P<0,01  |
|          |             | MT      | -3,489     | SÍ             | P<0,001 |
|          | FE          | NODF    | 5,395      | SÍ             | P<0,001 |
|          |             | MT      | -4,269     | SÍ             | P<0,001 |

*Figura 5: Esta tabla muestra los valores de Z de los diferentes métricos analizados, muestra si existe encajamiento para cada métrico y la certeza de los métricos para cada modelo nulo.*

A partir de los valores de encajamiento obtenidos para métricos analizados podemos afirmar, para los dos hábitats estudiados presentan encajamiento y que el grado de encajamiento medido con el métrico MT es intermedio por lo que deducimos

que las localidades muestran un cierto grado de encajamiento medio, mientras que al analizar el métrico NODF observamos que el grado de encajamiento es bajo entre las localidades pero existente, comportándose de forma similar ambos hábitats. Estos datos reflejan que las especies de los subconjuntos más pobres no tienen por qué estar presentes en los subconjuntos más ricos, aunque sí hay especies que se comportan de esta manera. Estas observaciones podemos comprobarlas visualmente en la figura 4, donde encontramos especies que aparecen en una sola localidad a lo largo de todo el rango altitudinal a la vez que observamos especies cuyos rangos de presencia abarcan varias localidades diferentes a lo largo del gradiente.

Cuando el programa utilizado para medir el encajamiento de las localidades analiza los datos, nos devuelve un nuevo ordenamiento de los datos agrupando las presencias en la esquina superior izquierda y las ausencias en la esquina inferior derecha, como se muestra en la figura 6.

Para analizar la relación que existe entre el rango de encajamiento de las localidades y su orden altitudinal, analizamos la correlación y regresión lineal de estas dos variables tras ser reordenadas de acuerdo a su grado de encajamiento por el programa utilizado para este estudio (figura 7).

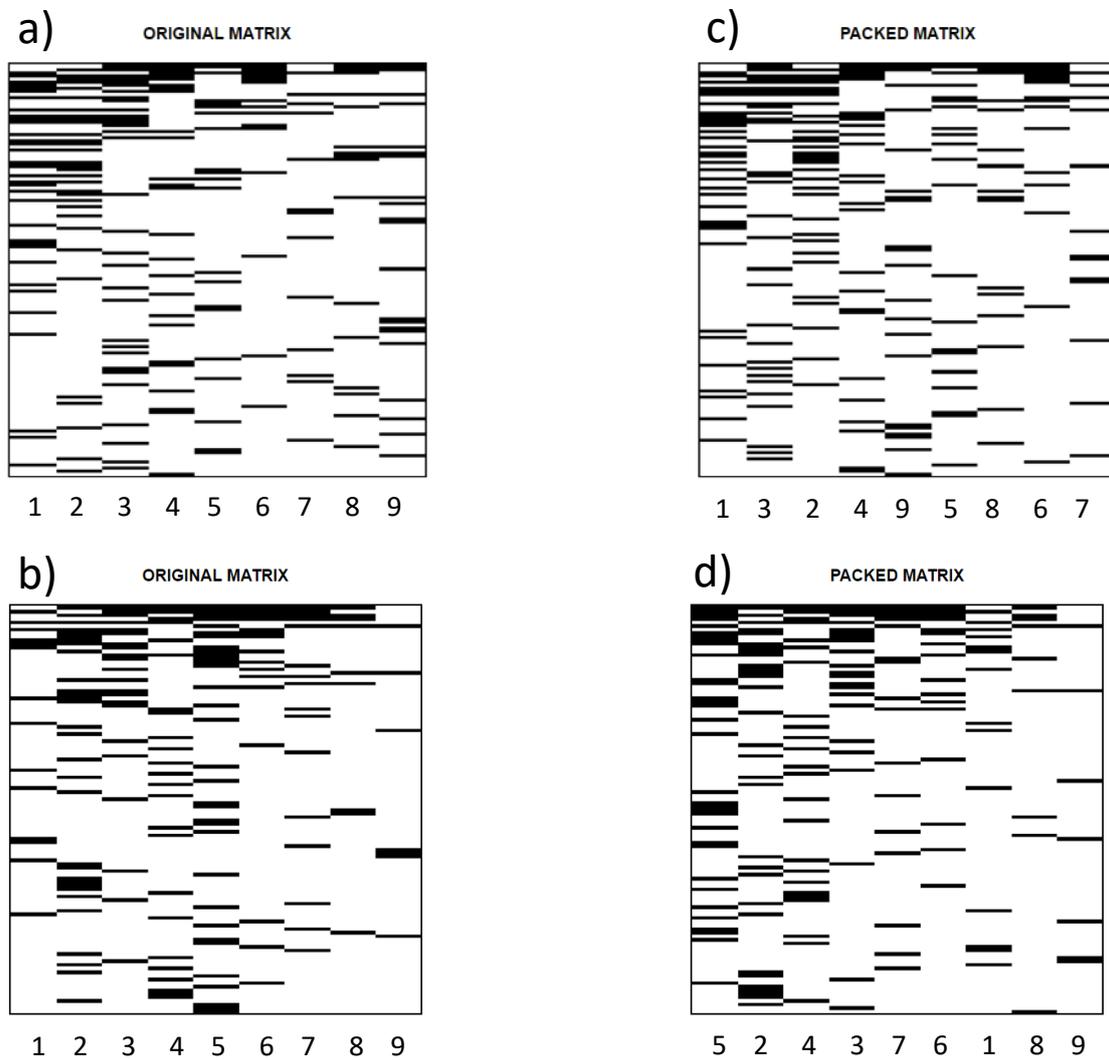


Figura 6: Matriz original (a y b) y su matriz reordenada (c y d) por el programa empleado para el análisis del encajamiento. En la parte superior (a y c) para el hábitat de matorral y en la parte inferior (b y d) para el hábitat de pastizal. Las filas representan las diferentes especies y las columnas los diferentes hábitats. Cada línea negra representa una presencia y cada espacio en blanco una ausencia.

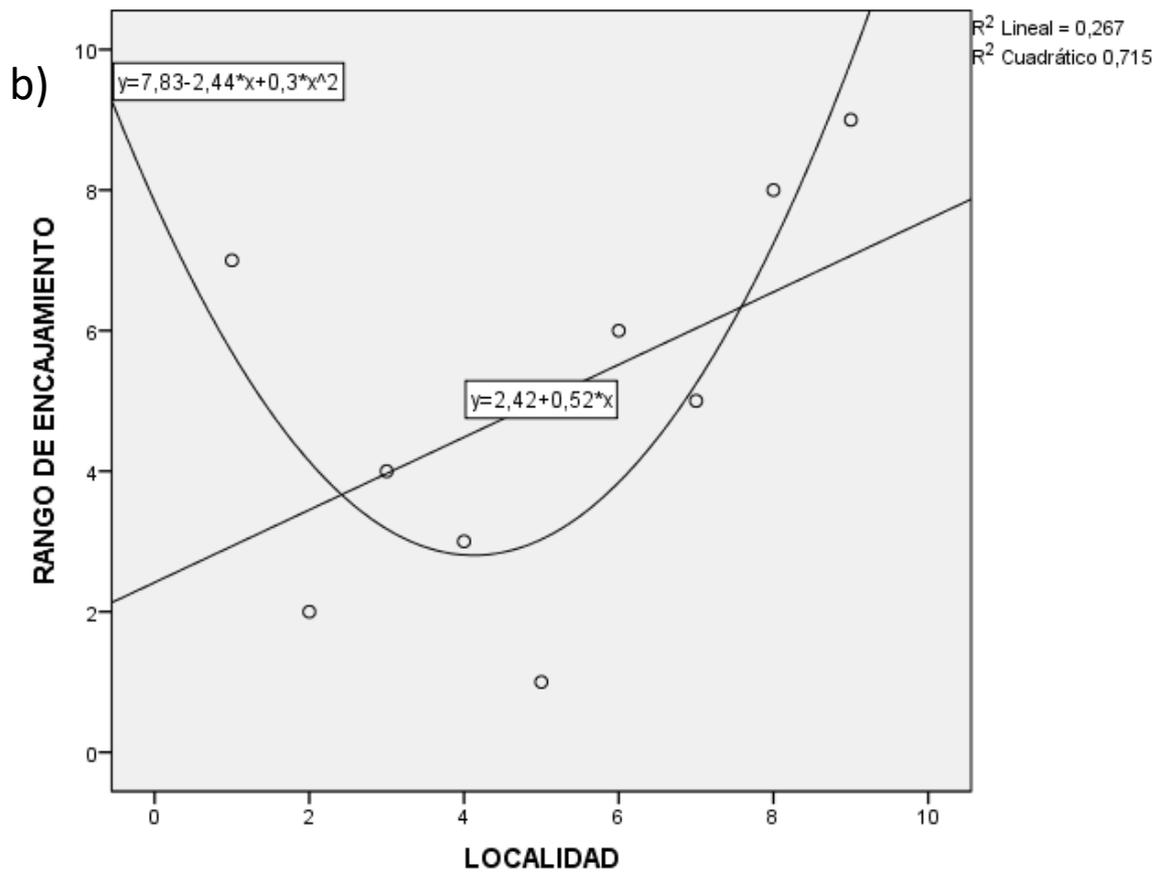
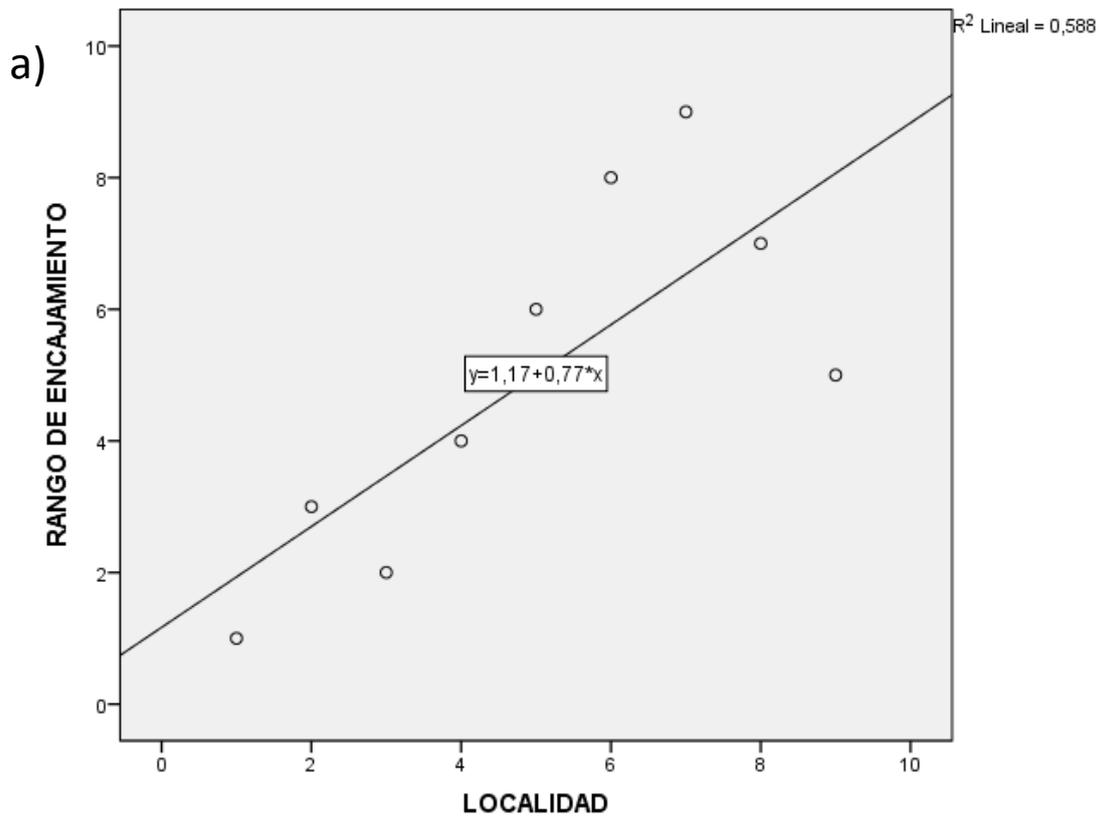


Figura 7: Variación del rango de encajamiento en función de las localidades altitudinalmente ordenadas. Se representa además la recta de ajuste para la distribución de la nube de puntos. (a) Hábitat de matorral y (b) hábitat de pastizal.

La correlación entre el rango altitudinal y el rango de encajamiento en el hábitat de matorral es de 0,767 con un  $p < 0,05$ . Existe correlación entre las dos variables, siendo esta positiva (directamente proporcional). En cuanto a la regresión lineal, existe un  $R^2 = 0,588$  y la ecuación de la recta de ajuste es  $y=1,17+0,77*x$ . Aunque la correlación lineal no es demasiado alta, podemos afirmar que existe relación lineal entre las dos variables. El rango de encajamiento aumenta con la altitud.

En el caso del pastizal, la correlación entre el rango altitudinal y el rango de encajamiento en el hábitat de matorral es de 0,517 con un  $\alpha = 0,154$ . Existe correlación débil entre las dos variables, siendo esta positiva (directamente proporcional). En cuanto a la regresión lineal, existe un ajuste muy débil a una recta con un  $R^2 = 0,267$  siendo la ecuación de la recta de ajuste es  $y=1,17+0,77*x$ . Si aplicamos un modelo de regresión lineal cuadrático mejora notablemente el ajuste pasando el  $R^2 = 0,715$  por lo que explica mucho mejor la relación de las dos variables, siendo la ecuación de a recta de ajuste  $y= 7,83-2,44*x+0,3*x^2$ . Por lo tanto, el rango de encajamiento no está relacionado proporcionalmente con la altitud en el hábitat de pastizal.

Para comprobar si las localidades más pobres son un subconjunto de las más ricas en especies, analizamos la correlación y la regresión lineal (figura 8) de la riqueza de especies de cada localidad con su rango de encajamiento de acuerdo al nuevo ordenamiento del programa empleado en este estudio. La correlación entre la riqueza y el rango de encajamiento en el hábitat de matorral es de -0,980 con un  $p < 0,001$ . Existe correlación entre las dos variables, siendo esta negativa (inversamente proporcional). En cuanto a la regresión lineal,  $R^2 = 0,961$  siendo la ecuación de la recta de ajuste  $y=12,75-0,34*x$ . La correlación lineal es bastante alta y podemos afirmar que existe relación lineal entre las dos variables. El rango de encajamiento aumenta con la riqueza en el hábitat de matorral.

La correlación entre la riqueza y el rango de encajamiento en el hábitat de pastizal es de -0,984 con un  $p < 0,001$ . Existe correlación entre las dos variables, siendo esta negativa (inversamente proporcional). En cuanto a la regresión lineal,  $R^2 = 0,969$  siendo la ecuación de la recta de ajuste  $y=10,67-0,3*x$ . La correlación lineal es bastante alta y podemos afirmar que existe relación lineal entre las dos variables. El rango de encajamiento aumenta con la riqueza de las localidades en el hábitat de pastizal.

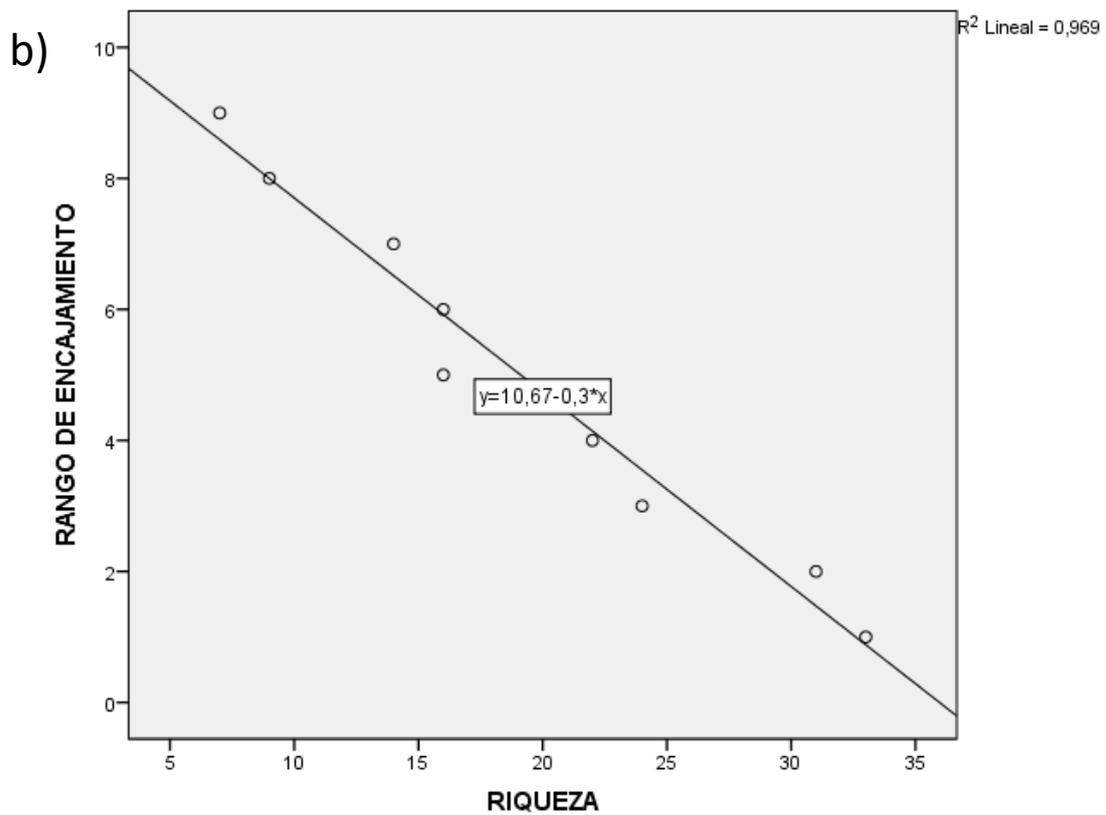
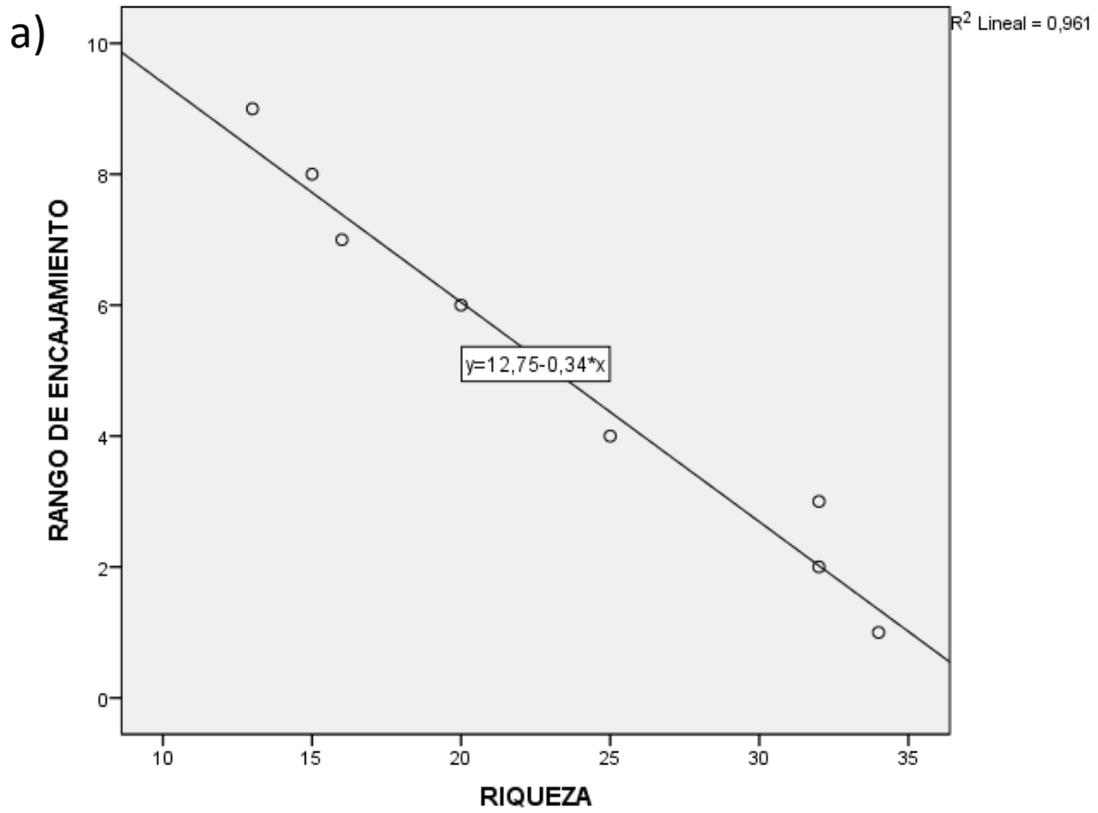


Figura 8: Variación del rango de encajamiento en función de las riqueza de cada de localidad. Se representa además la recta de ajuste para la distribución de la nube de puntos. (a) Hábitat de matorral y (b) hábitat de pastizal.

## Discusión

### Distribución de la riqueza de especies:

La distribución de la riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal sigue dos patrones diferentes. Por un lado, la riqueza de especies en el hábitat de matorral disminuye con la altitud teniendo su pico de mayor riqueza en altitudes bajas. Por otro lado, la riqueza en el hábitat de pastizal presenta un pico de abundancia de especies en altitudes medias, siendo menor en los extremos del gradiente. La disminución de la riqueza de especies en la zona superior del gradiente para ambos hábitats lo explica (Rahbek 1995) como un producto de la reducción de la temperatura con la elevación y la reducción de la productividad. Por otro lado, puesto que las áreas muestreadas han estado próximas y bajo las mismas condiciones climáticas, no podemos relacionar estas variables con la diferencia de distribución de la riqueza entre ambos hábitats. Los estudios de los patrones de distribución de la riqueza de especies pueden variar entre muestreos de un mismo estudio, aun habiéndose realizado de forma similar a la hora de realizar diferentes transeptos (Grytnes 2003). Puesto que las variables climáticas son similares para ambos hábitats, vamos a buscar otras explicaciones para las distribuciones observadas.

Para el caso del hábitat de pastizal, la mayor riqueza de especies en altitudes intermedias la explica (Jacquemyn et al. 2007) como un producto de la inmigración de las especies de altitudes superiores a zonas más bajas. Es necesario contemplar la posibilidad de que la presión ejercida sobre el mismo por el pastoreo tenga efectos sobre la vegetación en cuanto al abonado de los suelos o la herbivoría de las especies vegetales allí presentes, así como con otros herbívoros, coprófagos,... Estas interacciones con otras especies del medio participan también en el modelado de este paisaje. Bastantes investigadores, están de acuerdo con la literatura de (Rahbek 1995), el cual se cuestiona si la riqueza sigue un patrón uniforme a lo largo de un gradiente altitudinal, obteniendo como respuesta que en la mayoría de los casos, la diversidad alcanza picos en las altitudes medias lo cual se observa en nuestro hábitat de pastizal. La tasa de especiación junto con la endemidad y la densidad de especies nativas, debería aumentar con la altitud, con un pico en elevaciones intermedias donde la combinación de área y el aislamiento puede ser óptima para la persistencia y divergencia

de las especies (Lomolino 2001). Para sacar conclusiones de nuestro estudio es necesario tener en cuenta que al encontrarnos en el centro de la Península Ibérica, y no vamos a encontrar ningún gradiente altitudinal que parta desde el nivel del mar en esta zona. En nuestro caso partimos de altitudes superiores a los 600 metros, en una zona de meseta donde la accesibilidad de diferentes especies (entre ellas el hombre) a estas áreas, puede influir en su riqueza. Por otro lado, la diferencia de los biotipos de vegetación presentes entre los dos hábitats puede generar una diferencia en cuanto a la composición faunística. En el caso del hábitat de matorral, es más probable que especies de herbívoros y granívoros, entre otras especies de fauna, puedan estar presentes. Esto es debido a la mayor disponibilidad de refugio, por lo tanto, es más probable que esta fauna permanente interaccione con el desarrollo de la vegetación en este hábitat.

#### Rangos de distribución de las especies.

A la hora de analizar los rangos de distribución de las especies, llama la atención la cantidad de especies que aparecen una única vez a lo largo de todo el gradiente. En el caso del matorral, de un total de 132 especies muestreadas en este hábitat, tan solo 44 especies aparecen en más de dos localidades distintas. En el caso de pastizal, de un total de 113 especies muestreadas, tan solo encontramos 29 especies que aparecen en más de dos localidades diferentes. Esta alta cantidad de especies de aparición única puede deberse al diseño del muestreo y a las condiciones del área de estudio. En nuestras hipótesis de partida presentábamos la posibilidad de encontrar un mayor número de especies únicas en las zonas de media y baja altitud, lo que no esperábamos era encontrar una distribución tan general a lo largo del gradiente de estas especies únicas. Esto puede deberse a muchos factores diferentes como el diseño del muestreo, la presión antrópica sobre el terreno, la herbivoría, la diseminación de semillas, los aprovechamientos históricos del territorio o el cambio climático entre otros.

En cuanto a los rangos de distribución de las especies con apariciones en más de dos localidades, hemos observado que su altitud media se encuentra en las zonas intermedias del gradiente, lo cual se opone a la Regla de Rapoport y a nuestra hipótesis de partida donde sosteníamos que las especies con rangos de distribuciones mayores se encuentran en altitudes superiores. Cabe destacar que la Regla de Rapoport suele

cumplirse debido a la mejor adaptación de las especies a las condiciones climáticas cambiantes de la alta montaña (Stevens 1992), pero en un contexto de calentamiento global las condiciones climáticas en estas altitudes se suavizan permitiendo el ascenso altitudinal de especies menos tolerantes a los climas extremos de las cumbres. Entre las hipótesis de partida, no esperábamos encontrar rangos de distribución mayores en zonas intermedias como ha sido corroborado. Probablemente, en el caso hipotético de haber contado con un gradiente altitudinal completo, que partiera desde el nivel del mar, habríamos observado como las especies de las zonas bajas hubieran presentado rangos de distribución algo mayores.

### Rango de encajamiento

Como hemos podido comprobar con los análisis realizados, el anidamiento de las especies presentes en las diferentes localidades de este gradiente altitudinal existe, aunque de forma no muy intensa. Esto puede deberse a diversos factores, entre los que no podemos olvidar el efecto del hombre puesto que se trata de una región de España muy antropizada, donde los aprovechamientos forestales han sido muy abundantes a lo largo de la historia. Además, el anidamiento puede deberse a factores como la extinción, la colonización, heterogeneidad del hábitat, competencia entre especies o la importancia relativa de cada factor (Méndez Iglesias 2004). Por otro lado, la selección y adecuación de los métricos, los modelos nulos y los métodos de empaquetamiento de las matrices son muy importantes a la hora de valorar la calidad de los estudios y un tema de debate entre la comunidad científica (Strona et al. 2014; Ulrich et al. 2009).

Mediante este estudio hemos comprobado como el grado de encajamiento está, inversamente relacionado con la riqueza de las localidades, siendo las localidades más ricas las menos encajadas, mientras que las localidades más pobres están más encajadas. Este patrón describe una correlación lineal muy alta. No obstante, como hemos podido comprobar con el análisis de los rangos altitudinales, la gran cantidad de especies únicas influye en la estructura encajada de las comunidades vegetales del gradiente, disminuyendo el grado de encajamiento (Heino et al. 2010).

Por otro lado, hemos comprobado que la correlación del rango de encajamiento con el orden altitudinal de las localidades en el caso del hábitat de matorral no es excesivamente alto, pero existe. Por lo tanto la hipótesis inicial acerca del encajamiento se confirma para el hábitat de matorral puesto que comprobamos que las localidades más pobres son subconjunto de las localidades más ricas (de menor altitud), aunque esta relación no sea excesivamente fuerte debido a la gran abundancia de especies únicas. En el caso del hábitat de pastizal, la correlación entre altitud y rango de encajamiento muestra una tendencia cuadrática, por lo que es cierto que las localidades más pobres son un subconjunto de las más ricas, pero esto no está relacionado directamente con la altitud.

### **Conclusiones:**

1. La riqueza de especies de las comunidades de plantas muestreadas en la Sierra de Guadarrama varía a lo largo del gradiente altitudinal.
2. La variación de la riqueza a lo largo del gradiente altitudinal varía de diferente forma entre los dos hábitats estudiados, siendo mayor en zonas bajas del gradiente para el hábitat de matorral y siendo mayor en zonas medias del gradiente para el hábitat de pastizal.
3. La distribución de los rangos altitudinales en los dos hábitats estudiados es similar, con rangos de mayor amplitud en altitudes medias y gran abundancia de especies únicas a lo largo de todo el gradiente.
4. El encajamiento existe en los dos hábitats estudiados, ambos presentan valores de encajamiento bajos y similares.
5. El rango de encajamiento para los dos hábitats sigue una correlación lineal fuerte respecto de la riqueza de las localidades estudiadas.
6. Los dos hábitats estudiados muestran un rango de encajamiento de sus localidades diferente, en ambos casos distribuidos según su riqueza y no según su rango altitud.

## **Conclusions:**

1. The species richness of plants communities sampled in the Sierra of Guadarrama varies along the altitudinal gradient.
2. The variation of the richness along the altitudinal gradient varies in different form between the two habitats studied, being greater in low zones of the gradient for the habitat of scrub and being greater in middle zones of the gradient for the habitat of grassland.
3. The distribution of the altitudinal ranges in the two habitats studied was similar, with ranges of greater amplitude at mean altitudes and great abundance of unique species along the whole gradient.
4. The nesting exists in the two habitats studied, both have a low degree of nesting and similar.
5. The nesting range for the two habitats follows a strong linear correlation with the richness of the studied localities.
6. The two habitats that we have studied show a range of nesting of their different localities, in both cases distributed according to their richness, not according to their altitude range.

## **Bibliografía:**

- Alexander, J. M., Kueffer, C., Daehler, C. C., Edwards, P. J., Pauchard, A., et al. (2011). Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *PNAS*, *108*(2), 656–661.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D. & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, *117*(8), 1227–1239.
- Atmar, W. & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, *96*(3), 373–382.
- Fleishman, E., Austin, G. T. & Weiss, A. D. (1998). An Empirical Test of Rapoport's Rule: Elevational Gradients in Montane Butterfly Communities. *Ecology*, *79*(7), 2482–2493.
- Grytnes, J. A. (2003). Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, *26*, 291–300.
- Heino, J., Heikki, M. & Rintala, J. (2010). Assessing Patterns of Nestedness in Stream Insect Assemblages Along Environmental Gradients. *Ecoscience*, *17*(4), 345–355.
- Jacquemyn, H., Honnay, O. & Paillet, T. (2007). Range size variation, nestedness and species turnover of orchid species along an altitudinal gradient on Réunion island: Implications for conservation. *Biological Conservation*, *136*, 388–397.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. & Hartshorn, G. S. (1996). Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, *84*, 137–152.
- Lomolino, M. V. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, *10*, 3–13.
- MacArthur, R. (1972). *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press Princeton, New Jersey.
- McCain, C. M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology & Biogeography*, *16*, 1–13.
- Méndez Iglesias, M. (2004). La composición de especies de aves en islas y paisajes fragmentados: un análogo ecológico de las muñecas rusas. *El Draque*, *5*, 199–212.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, *399*, 579–583.

- Patterson, B. D. (1987). The Principle of Nested Subsets and Its Implications for Biological Conservation. *Conservation Biology*, 1(4), 323–334.
- Pauchard, A. et al. (2009). Aint't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 479–486.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2), 200–205.
- Rodríguez-Gironés, M. A. & Santamaría, L. (2006). A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33, 924–935.
- Rüdiger, O., Fernández-Palacios, J. M. & Krüsi, B. O. (2001). Variation in species composition and vegetation structure of succulent scrub on Tenerife in relation to environmental variation. *Journal of Vegetation Science*, 12, 237–248.
- Sanders, N. J., & Rahbek, C. (2012). The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35, 1–3.
- Stevens, G. C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140(6), 893–911.
- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2), 240–256.
- Strona, G., Galli, P., Seveso, D., Montano, S. & Fattorini, S. (2014). Nestedness for Dummies (NeD): A User-Friendly Web Interface for Exploratory Nestedness Analysis. *Journal of Statistical Software*, 59, 1–8.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., et al. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and the habitat change. *Nature*, 414, 65–69.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, D. M., Agudo, R. & Monserrat, V. J. (2005). Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8, 1138–1146.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J. & Monserrat, V. J. (2007). An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13, 1873–1887.