

Distribución potencial de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de las Islas Canarias. Cambio Climático y especies invasoras.

Potential distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae) from the Canary Islands. Climate change and invasive species.



Trabajo de Fin de Grado

Grado en Biología. Julio 2019

Richard Gosende Amorin

**Tutorizado por Carlos Ruiz Carreira y David Jesús Hernández
Teixidor**

ÍNDICE

Resumen	4
Palabras clave	4
Abstract.....	4
Keywords.....	4
Introducción.....	5
Especies invasoras	5
Hormigas invasoras en islas oceánicas	6
Hormigas invasoras en Canarias	7
Cambio climático y hormigas invasoras	8
Modelos de nicho y especies invasoras	10
Objetivos.....	11
Material y Métodos.....	11
Recopilación bibliográfica	11
Datos de presencia	11
Variables ambientales	12
Modelos de distribución potencial	13
Mapas <i>hotspot</i>	13
Análisis de <i>traits</i> de distribución	14
Resultados.....	14
Caracterización de las especies de hormigas invasoras	14
1. <i>Cardiocondyla emeryi</i>	14
2. <i>Cardiocondyla obscurior</i>	15
3. <i>Lasius neglectus</i>	15
4. <i>Linepithema humile</i>	16
5. <i>Monomorium pharaonis</i>	16
6. <i>Nylanderia jaegerskioeldi</i>	16
7. <i>Paratrechina longicornis</i>	17
8. <i>Pheidole megacephala</i>	17
9. <i>Solenopsis geminata</i>	17
10. <i>Tapinoma melanocephalum</i>	18
11. <i>Tetramorium caldarium</i>	18
Datos de presencia.....	19
Variables ambientales	20
Modelos de distribución potencial	20

Modelos <i>hotspot</i>	21
Análisis de la variación del área potencial.....	23
Análisis de <i>traits</i> de distribución	24
Discusión	25
Conclusiones.....	29
Conclusions	29
Bibliografía.....	29

Resumen

Las especies exóticas son un problema cada vez más extendido debido al transporte voluntario e involuntario de éstas. Estas especies pueden llegar a afectar a la biodiversidad donde son introducidas convirtiéndose en especies invasoras. De entre todas las especies invasoras, un grupo problemático es el de las hormigas (Familia Formicidae) debido a los graves impactos negativos económicos y ecológicos. Ante la presencia de este grupo en las Islas Canarias, se ha analizado la distribución potencial actual y futura, en un escenario de cambio climático, de 11 de estas especies usando para ello el Modelado de Nichos Ecológicos con el software MaxEnt. Los resultados muestran una disminución del área potencial de la mayoría de las especies frente al cambio climático pasando de ocupación del 86% de la superficie de Canarias para el presente a 79% para el futuro. Así mismo muestran las relaciones entre los *traits* de distribución y el potencial invasor para los diferentes grupos de especies. Estos resultados constituyen una base para el establecimiento de medidas de control y la prevención de la expansión de estas especies.

Palabras clave

Formicidae, huella humana, Modelado de Nicho Ecológico, especies invasoras

Abstract

Exotic species are an increasingly widespread problem due to their voluntary and involuntary transport. These species can affect the biodiversity where they are introduced and become invasive species. Of all the invasive species, a problematic group is that of ants (Family Formicidae) because of the negative economic and ecological impacts. In view of the presence of this group in the Canary Islands, the current and future potential distribution, in a climate change scenario, of 11 of these species has been analysed using the Ecological Niches Modeling together with the MaxEnt software. The results show a decrease in the potential distribution area of most of the species, reducing the area of occupancy from 86% of the surface of the Canary Islands in the present to 79% in the future. In the same way, the results showed the relationships between distributional and invasiveness traits along the species groups. These results constitute a basis for the establishment of measures of control and prevention of the expansion for these species.

Keywords

Formicidae, human footprint, Ecological Niche Modeling, invasive species

Introducción

Especies invasoras

La globalización ha generado un aumento del transporte de mercancías entre los diferentes países, ocasionando de forma secundaria un incremento en la introducción de especies exóticas fuera de su rango nativo. Esta introducción puede ser de manera involuntaria, por ejemplo, mediante su transporte accidental en barcos, aviones, etc.; o voluntaria, siendo llevadas a nuevas zonas por diversos motivos; como por ejemplo para su comercio, fines cinegéticos o control biológico. Se estima que entre un 5 y un 20% de las especies introducidas llegan a causar efectos negativos en la biodiversidad; a dichas especies se les denomina especies invasoras (IUCN, 2018). Las especies invasoras (EI) constituyen uno de los principales factores de pérdida de biodiversidad, ya que generan importantes impactos negativos económicos y ecológicos (Simberloff, 2013). Esto se debe a su capacidad de establecerse no sólo en ambientes antropizados sino en zonas naturales donde compiten y desplazan a la biota nativa, llegando a provocar la extinción de algunas especies (Bellard *et al.*, 2016). Además, generan impactos económicos y sanitarios, ya que repercuten en la calidad de vida de las personas afectando de forma directa a las actividades económicas (agricultura, ganadería, turismo, patrimonio cultural...) y a la salud humana (vectores, especies venenosas...) o de forma indirecta modificando servicios ecosistémicos de importancia para el hombre (agua, producción de alimentos, etc.). En la Unión Europea se estima que las EI causan daños de al menos 12 mil millones de euros al año (Scalera *et al.*, 2012). Si se tienen en cuenta solamente las especies de insectos invasores, el coste de los bienes y servicios de éstos a nivel global supone un mínimo de 70 mil millones de dólares al año, mientras que los costes asociados a la salud superan los 6.900 millones de dólares por año (Bradshaw *et al.*, 2016). Debido a esta problemática, es importante tomar medidas para evitar dentro de lo posible la expansión de estas especies o llevar a cabo su erradicación donde se requiera y con ello mantener la integridad de los ecosistemas.

Las hormigas representan uno de los grupos más problemáticos dentro de las especies invasoras (Lowe *et al.*, 2000; Holway *et al.*, 2002; Wetterer y Espadaler, 2010; Rabitsch, 2011). De las 200 especies de hormigas introducidas en el mundo 19 han sido catalogadas como EI en el Global Invasive Species Database (GISD) de la IUCN (<http://www.iucngisd.org/gisd>) y cinco de las cien peores especies invasoras son especies de hormigas (Lowe *et al.*, 2000; McGlynn, 1999).

La importancia de las hormigas como grupo de especie invasora se debe a las características intrínsecas del grupo, que debido a su pequeño tamaño y su presencia inconspicua, les permite una elevada capacidad de movimiento junto con el transporte global de mercancías, turistas, productos agrícolas y de jardinería (Sung *et al.*, 2018). Además, el grupo presenta ciertas características que favorecen su capacidad invasora como sus altas densidades poblacionales, su alta capacidad de adaptación, su dominancia en las comunidades de invertebrados y su ubicuidad. Una vez éstas llegan a su nuevo destino, pueden acomodarse en un ambiente natural o antrópico, afectando en este caso a zonas de cultivos o incluso a viviendas, ya sea provocando plagas en los cultivos, atacando a las personas que habitan en las casas o mordiendo los cables de la electricidad, llegando a provocar incendios (Wetterer y Espadaler, 2010). Además, se han dado casos en los que este grupo ha provocado la extinción de varios taxa: artrópodos, plantas, aves, reptiles y mamíferos (Holway *et al.*, 2002; Lach y Hooper-Bui, 2010).

Hormigas invasoras en islas oceánicas

El efecto de las especies invasoras se convierte en prioritario en islas ya que suponen el principal factor de extinción en los ecosistemas insulares (Doherty *et al.*, 2016; Bellard *et al.*, 2016). Las islas oceánicas, debido a su origen a partir de la actividad volcánica de los fondos oceánicos, se encuentran aisladas de los continentes y presentan unas biotas particulares, con menor número de especies y un alto porcentaje de endemismos. Estas características permiten el establecimiento de especies invasoras debido a una mayor cantidad de nichos vacíos y al menor número de depredadores y competidores naturales lo que provoca que estos ecosistemas presenten un mayor número de especies invasoras que zonas continentales próximas (Roques, 2010), y que las biotas insulares sean particularmente vulnerables a las especies invasoras, generando efectos negativos graves como la extinción de especies endémicas (Wetterer y Espadaler, 2010).

Dentro de los grupos de especies invasoras, las hormigas han demostrado tener un gran impacto ya que normalmente éstas son un componente importante de los ecosistemas terrestres y llegan a dominar en las comunidades de invertebrados, afectando a las demás especies. Como consecuencia de esto, cuando una especie invasora de hormiga llega a una isla, la comunidad ecológica es transformada y las especies de invertebrados nativos son reemplazadas por un conjunto empobrecido de especies más tolerante a las hormigas, por lo general no nativas. La pérdida de especies de invertebrados, en muchos casos con funciones clave en las comunidades (por ejemplo, los polinizadores), puede tener efectos

en cascada ocasionando la pérdida de especies adicionales (Wetterer y Espadaler, 2010). Un ejemplo de este caso es el de Isla de Navidad, donde la introducción accidental de la especie de hormiga *Anoplolepis gracilipes* provocó la desaparición del cangrejo rojo que habita en ella, el cual es el principal consumidor de los restos del suelo forestal, originando con ello cambios secundarios en la estructura y composición del bosque debido a un aumento de plántulas presentes en el suelo y la disminución de descomposición de los restos (O'Dow *et al.*, 2003).

Si nos centramos en la Macaronesia, existen numerosos casos de los efectos negativos de hormigas invasoras en estos archipiélagos. Un ejemplo es el de la hormiga argentina *Linepithema humile*, considerada una de las cien especies invasoras más dañinas, y con distribución mundial (Suarez *et al.*, 2001). Se introdujo en Azores y Madeira en el siglo XX y en el siglo XIX respectivamente y esto provocó numerosas plagas en la agricultura de las islas debido a su relación simbiótica con hemípteros como chinches y pulgones. Estas hormigas protegen a los hemípteros de depredadores y parásitos a cambio de las gotas de melaza azucarada que estos producen. Esto genera un aumento de las plagas de hemípteros, con el consiguiente impacto sobre las plantas, tanto de forma directa al absorber su savia como de forma indirecta, como vectores de enfermedades víricas o fúngicas (Wetterer y Espadaler, 2010). También se ha observado que *L. humile* es capaz de desplazar a especies nativas como en el Ilhéu Da Vila, en Azores, donde solo se encontró la especie *L. humile* (Wetterer y Espadaler, 2010). Otro ejemplo conocido es el de la hormiga cabezona, *Pheidole megacephala*, que además de ser una plaga en la agricultura, por la misma razón que *L. humile*, también es una especie muy territorial y agresiva ante otras especies de hormigas nativas, observándose esta característica en el caso de Monte Gordo, en la isla de Sao Nicolau, en Cabo Verde, donde esta especie eliminó a las demás poblaciones de hormigas excepto a las que se encuentran en un rango de 100m a la cima del monte debido a que *P. megacephala* aún no había llegado a esa zona (Wetterer y Espadaler, 2010).

Hormigas invasoras en Canarias

Diversos estudios han detallado la presencia de 21 especies de hormigas introducidas en las Islas Canarias, de las cuales 11 (52%) son consideradas especies invasoras (Tabla 1) (Espadaler, 2007; Espadaler y Bernal, 2003; Högmo, 2003). La mayoría de las especies invasoras se encuentran en ambientes antrópicos, resultando en algunos casos una grave amenaza. Un ejemplo fue el del Mariposario de Icod de los Vinos

en el que la especie *Lasius neglectus* se convirtió en peste. Según Espadaler y Collingwood (2001) las nuevas especies de hormigas que han llegado a las islas representan un porcentaje muy superior (un 20% de la mirmecofauna) si se compara con las especies de hormigas introducidas en la Península Ibérica (5%).

Tabla 1. Especies de hormigas introducidas en Canarias. Las islas aparecen indicadas con los siguientes códigos: El Hierro (H), La Gomera (G), La Palma (P), Tenerife (T), Gran Canaria (C), Fuerteventura (F), Lanzarote (L). Hábitat hace referencia al lugar donde fueron encontradas las especies siendo “A” un ambiente antrópico y “N” un ambiente natural. Estado hace referencia a si la especie es Introducida (I) o Introducida e Invasora (II). Datos obtenidos de Espadaler (2007), Espadaler y Bernal (2003), Högmo (2003), Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias y Global Invasive Species Database (GISD).

Especie	Estado	Islas en las que se presenta	Hábitat
<i>Aphaenogaster iberica</i>	I	T, C	A
<i>Cardiocondyla mauritanica</i>	I	H	N
<i>Cardiocondyla nuda</i>	I	T, C	A, N
<i>Hypoponera punctatissima</i>	I	T	A, N
<i>Lasius grandis</i>	I	T, C	A, N
<i>Monomorium destructor</i>	I	T	A
<i>Pheidole pallidula</i>	I	C	A
<i>Pheidole teneriffana</i>	I	H, T, C, F, L	A
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	I	C	A
<i>Tetramorium simillimum</i>	I	C	A
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	II	H, G, P, T, C, F, L	A
<i>Cardiocondyla obscurior</i>	II	T	A
<i>Lasius neglectus</i>	II	T	A
<i>Linepithema humile</i>	II	H, G, P, T, C, F, L	A, N
<i>Monomorium pharaonis</i>	II	T	A
<i>Nylanderia jaegerskioeldi</i>	II	H, T	A
<i>Paratrechina longicornis</i>	II	H, G, P, T, C, F, L	A
<i>Pheidole megacephala</i>	II	H, P, T, C, F, L	A
<i>Solenopsis geminata</i>	II	C	A
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	II	H, C	A
<i>Tetramorium caldarium</i>	II	H, P, T	A, N

Cambio climático y hormigas invasoras

Desde la década de 1880, la temperatura media global ha aumentado en 1°C (NASA, 2019). Este aumento no ha sido uniforme, sino que se ha acelerado en las últimas décadas, de forma que en el año 2018 las temperaturas globales fueron 0,83°C más altas que la media de 1951 a 1980. A pesar de esto, estas temperaturas quedan por detrás de las

registradas en los años 2015, 2016 y 2017, siendo los últimos cinco años, los más cálidos en el registro moderno (Instituto Goddard de Estudios Espaciales (GISS), 2019). Según el Grupo de Expertos sobre el Cambio climático (IPCC) el calentamiento global está aumentando a un ritmo de 0,2°C por década y si se continúa manteniendo el volumen de emisiones de gases de efecto invernadero, se alcanzará un calentamiento de 1,5°C entre los años 2030 y 2052.

Respecto a las especies invasoras, existen evidencias de que el calentamiento global no necesariamente tiene que afectar de manera negativa a las especies invasoras debido a que muchas de ellas ya muestran un rango de adaptación de condiciones ambientales similares a las esperadas con este suceso (Qian y Ricklefs, 2006), pudiendo incluso favorecer a algunas especies (Dukes y Mooney, 1999; Thuiller *et al.*, 2007; Vilá *et al.*, 2007), debido a varios factores entre los que destacan: 1) la eliminación de barreras climáticas actuales; 2) el desplazamiento de hábitats que posibilitará el establecimiento de nuevas especies invasoras con alta capacidad de dispersión y adaptación; y el establecimiento de nuevas rutas comerciales y turísticas adaptadas a los cambios climáticos, originando vías de entrada a nuevas regiones no colonizadas (Hellmann *et al.*, 2008).

En cuanto a las hormigas invasoras, diversos estudios sugieren que el cambio climático favorecerá su dispersión al tratarse de animales ectotérmicos, eliminando las barreras climáticas actuales (Dukes y Mooney, 1999; Brook *et al.*, 2008; Hellmann *et al.*, 2008). En oposición a esta hipótesis, existen estudios que demuestran que el efecto del calentamiento global puede variar según las especies de hormigas estudiadas, pero que en la mayoría de los casos este efecto será negativo. Según el estudio realizado por Bertelsmeier *et al.* (2015), de las 15 especies de hormigas invasoras analizadas, 8 vieron su rango de distribución reducido, llegando este a disminuir en un 64.3%, sin embargo, las tendencias varían según la especie y el área de distribución analizada. Otro estudio, realizado con *L. humile*, demuestra una tendencia de disminución en la distribución de la especie a causa del calentamiento global, viéndose afectada considerablemente en la región de los trópicos (Roura *et al.*, 2004). Además, existe otro estudio realizado con *P. megacephala* (Bertelsmeier *et al.*, 2013) en el que también se observa una disminución de su hábitat potencial a causa del calentamiento global. Estas tendencias negativas en las distribuciones de las hormigas invasoras podrían deberse a que varios rasgos de la biología de las hormigas son dependientes de la temperatura o de la humedad, como son

el forrajeo (Brightwell *et al.*, 2010), la tasa de ovoposición (Abril *et al.*, 2008) o las dinámicas de la colonia (Heller y Gordon, 2006); aunque la mayoría de los trabajos establecen la necesidad de la realización de más estudios antes de llegar a una conclusión.

Modelos de nicho y especies invasoras

Debido a los graves efectos provocados en las biotas insulares, es importante conocer sus zonas potenciales de distribución, y cómo podrían modificarse con el cambio climático, para poder realizar planes de manejo y conservación y evitar así daños mayores.

El Modelado de Nicho Ecológico (MNE) es un instrumento que se basa en el concepto de nicho ecológico y permite proyectar geográficamente el área potencial que ocupan las especies (Martínez, 2010). Como resultado de la modelación, se obtienen distribuciones geográficas que son propicias para las especies, teniendo en cuenta la existencia de un error estadístico asociado. Este error estadístico se puede deber a ciertos factores que afectan a la distribución de las especies: 1) interacciones bióticas con otros organismos tales como la competencia o la depredación; 2) incapacidad de dispersión al área estudiada debido a barreras geográficas o ecológicas, o a la falta de tiempo; y/o 3) que la especie se halla extinguido en la zona (Martínez, 2010).

Existen multitud de programas para la modelización de nichos, entre los que destaca MaxEnt (Maximum entropy modelling of species geographic distributions). Este programa, ampliamente utilizado por la comunidad científica, utiliza datos de presencia de especies y diferentes variables ambientales para producir distribuciones potenciales de las especies. MaxEnt realiza diversos modelos de distribución con los datos que se le suplementan y sirviéndose del principio de máxima entropía selecciona el modelo más cercano a la uniformidad teniendo en cuenta las limitaciones de los datos que utiliza para el modelaje. El software presenta algunas ventajas respecto a otros programas: 1) realiza buenas proyecciones en nuevas condiciones ambientales como son las de los rangos invasores de las especies y en escenarios de climas cambiantes (Mothes *et al.*, 2019); 2) solo requiere de datos de presencia de la especie (Kumar *et al.*, 2015); y 3) es relativamente robusto para muestras relativamente pequeñas (Kumar *et al.*, 2015).

Pese a que las estimaciones de MaxEnt, por lo general, se ajustan a las distribuciones observadas, es necesario considerar ciertos aspectos para minimizar los

errores de modelización, como son datos incompletos de presencia, el número de datos suficiente de presencia, las variables bióticas tenidas en cuenta, etc (Kumar *et al.*, 2015).

Objetivos

Debido a la importancia de las Islas Canarias desde el punto de vista de su biodiversidad y a nivel turístico, y con el fin de ayudar a establecer medidas eficaces de prevención y control de las especies invasoras, se plantearon los siguientes objetivos:

1. Caracterizar las especies de hormigas invasoras presentes en las Islas Canarias.
2. Elaborar mapas de su distribución potencial en las Islas, tanto para el presente como para el futuro.
3. Establecer la relación entre las distribuciones y la actividad humana.
4. Detectar patrones en las distribuciones presente y futuro que ayuden a establecer medidas de prevención y control de estas especies.
5. Analizar los rasgos biológicos asociados a estas especies para jerarquizar las especies según la importancia de actuación para su eliminación.

Material y Métodos

Recopilación bibliográfica

Para caracterizar la biología de las especies invasoras presentes en Canarias se realizó una recopilación bibliográfica consultando diversas fuentes; entre las que destacan AntWeb (<https://www.antweb.org/>), AntMaps (<http://antmaps.org/>) y AntWiki (<http://antwiki.org>).

Datos de presencia

Los datos de presencia de las especies de hormigas invasoras presentes en Canarias se obtuvieron de la página AntWeb y de varios muestreos realizados en las Islas Canarias entre 2016-2018. Estos datos fueron tratados con ayuda del software libre Qgis (QGIS Development Team, 2019). eliminándose aquellos puntos con geolocalización errónea. Posteriormente los datos fueron divididos en dos rangos para cada especie: rango nativo, que engloba todas aquellas presencias dentro de la distribución nativa de la especie; y rango invasor, en el que se incluyen las presencias que se encuentran fuera de la misma. Esto se realizó con ayuda del sitio web AntMaps que muestra estos rangos para las diferentes especies de hormigas existentes. Finalmente, los datos fueron sometidos a un análisis de rarefacción con el fin de minimizar los errores de omisión y comisión

(Kramer-Schadt *et al.*, 2013), eliminándose aquellas observaciones situadas a menos de 10km de otra (2 km para el caso de las observaciones en Canarias, debido a la alta heterogeneidad climática). Este procedimiento se llevó a cabo con el software ArcGis (ESRI, 2015) y la herramienta SDM_Toolbox (Brown *et al.*, 2017) Una vez los datos fueron corregidos se exportaron en formato CSV para su utilización en MaxEnt.

Variables ambientales

Se analizaron un total de 21 variables ambientales, diecinueve de ellas eran variables bioclimáticas, junto con la variable altitud y la huella humana. Las variables bioclimáticas se obtuvieron de la base de datos WorldClim (<http://worldclim.org/current>). La variable altitud fue obtenida del proyecto de la NASA Shuttle Radar Topography Mission (<https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>). Las variables se descargaron en formato TIFF y con una resolución de 2.5 segundos arco (4.5km). Se transformaron a formato ASCII, mediante ArcGis, para su análisis en MaxEnt. Finalmente, para analizar el efecto de los impactos antrópicos en la distribución potencial de las hormigas invasoras se consideró la variable huella humana (HH). Esta variable se obtuvo del Centro de Aplicaciones y Datos Socioeconómicos de la NASA (SEDAC) (<https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v3-2009-human-footprint/metadata>) y mide la presión humana acumulativa en el ambiente para el año 2009 con una resolución espacial de 1km. La presión humana acumulativa fue calculada usando ocho variables: entornos construidos, densidad de población, infraestructura de energía eléctrica, tierras de cultivo, pastizales, carreteras, vías ferroviarias y vías fluviales navegables. Como la resolución de esta variable era diferente a la de las variables bioclimáticas, se exportó a la misma resolución mediante la herramienta *Reclassify* para *Extract by mask* en ArcGis.

Por otro lado, debido a que uno de los objetivos de este trabajo es analizar el efecto del cambio climático en la distribución espacial futura de las especies invasoras en Canarias, se utilizaron variables bioclimáticas con una extensión limitada a Canarias, con datos proyectados al año 2050 según el modelo MIROC5 y en un escenario de RCP 4.5. Este es un escenario descrito en el quinto informe IPCC y que representa un estado de estabilización respecto a las emisiones de Gases de Efecto Invernadero (http://www.oscc.gob.es/es/general/salud_cambio_climatico/Nuevos_escenarios_emision_RCPs.htm). Estas variables se obtuvieron de WorldClim al igual que las otras y con la

misma resolución, y la limitación de su extensión a Canarias se realizó con la extracción mediante máscara con el software ArcGis.

Posteriormente se sometieron a un análisis de correlación con el fin de descartar aquellas variables correlacionadas. El análisis se llevó a cabo con la librería *stats* del software R (R Core Team, 2018), y posteriormente se eliminaron aquellas variables con una correlación mayor a 0,75.

Modelos de distribución potencial

La elaboración de los modelos de distribución potencial se llevó a cabo con el software MaxEnt. Mediante este programa se analizaron los datos de presencia del rango invasor de las especies ya que se ha comprobado que al utilizar solamente el rango nativo se infravalora el nicho potencial de las especies (Mothes *et al.*, 2019). Junto con estos datos, se utilizaron las variables ambientales para generar un modelo del presente y proyectarlo en un modelo de futuro (2050) para cada una de las 11 especies analizadas. Los modelos se analizaron usando las opciones seleccionadas por defecto y se realizaron 10 réplicas para cada especie junto con un test *Jackknife* de significancia para cada variable y curvas de respuesta de cada variable respecto a la especie modelada.

Los mapas de distribución potencial obtenidos se transformaron a binario mediante la herramienta *Quick Reclassify to Binary* de ArcGis, tomando como valor *threshold* 0.7. El valor “1” se asignó a aquellos lugares en los que las especies tenían una probabilidad igual o mayor del 70% de encontrarse y el valor “0” a aquellos con una probabilidad menor del 70%.

Con el fin de cuantificar las distribuciones potenciales de las especies analizadas, las zonas de distribución potencial de especies obtenidas en los mapas binarios fueron transformados en unidades de área (en km²). Esto se realizó calculando el tamaño de cada cuadrícula en ArcGis y multiplicándolo por el número de cuadrículas con distribución potencial para cada especie para transformarlo en unidades de área.

Mapas *hotspot*

Para conocer los patrones de distribución potencial de riqueza de las especies invasoras en Canarias, se procedió a generar un mapa *hotspot* que representa los puntos de mayor riqueza de especies invasoras. Para ellos, se combinaron los mapas binarios de cada especie para obtener un mapa de riqueza o *hotspot* de distribución potencial de

especies invasoras. Esto se realizó sumando los mapas binarios de cada especie mediante la Calculadora Ráster de Qgis. De igual forma se calculó el área de estas zonas mediante Microsoft Excel, sumando las áreas con diferente número de especies.

Análisis de traits de distribución

Para analizar los patrones de distribución potencial presente y futuro tanto a nivel mundial como en la Macaronesia se consideraron diferentes traits que determinan el potencial invasor de las especies. Se calculó el área de distribución potencial de cada especie a nivel global usando la metodología anteriormente mencionada en el análisis de área potencial. Posteriormente se analizaron los patrones de distribución de las especies en relación con su distribución en los cuatro archipiélagos de la Macaronesia. Los datos de distribución se obtuvieron mediante consulta de la base de datos actualizada de IslandLAB (<http://islandlab.uac.pt/software/ver.php?id=21>) y de la “Lista preliminar de especies silvestres de Cabo Verde” (Báez *et al.*, 2005). Finalmente se analizaron diversos *traits* relacionados con las características invasivas de las especies (Harris *et al.*, 2005): *traits* biológicos relacionados con el potencial invasor (poliginia, supercolonias, dominancia), historia de la invasión, vías de la invasión (asociación a ambientes antropogénicos, áreas abiertas, ...), éxito de establecimiento, dificultad de contención (capacidad de dispersión y pequeño tamaño/críptica), impacto potencial sobre ecosistemas nativos (sobre otras especies nativas de invertebrados, vertebrados y plantas). Las relaciones entre estas variables se analizaron mediante un análisis de componentes principales (PCA) en el software R con la librería *FactoMineR* (Lê *et al.*, 2008)

Resultados

Caracterización de las especies de hormigas invasoras

Se ha caracterizado la biología de 11 especies de hormigas introducidas en las Islas Canarias, detallando datos de distribución nativa e invasora, hábitat, dieta, comportamiento e impactos negativos sobre la fauna y flora. En la Tabla 2 se detallan algunas características relevantes según la consideración que se le ha dado a estas especies de hormigas en este trabajo.

1. Cardiocondyla emeryi

Distribución y hábitat: Especie originaria de África que se ha extendido a regiones tropicales y subtropicales (Seifert, 2003). Se trata de una especie “vagabunda”, es decir que suele ser transportada con la actividad humana. Es poligínica (con varias reinas);

hacen sus nidos en el suelo, viven en colonias pequeñas, y se pueden dispersar por colonias incipientes (Creighton y Snelling, 1974). Se ha visto que su éxito en los nuevos hábitats, tanto para esta especie como para el género *Cardiocondyla*, es debido al poco espacio requerido para establecer el nido, a una tasa de supervivencia suficiente ante escasez de agua, y a su capacidad para establecer colonias nuevas, con todas las castas, a partir de una docena de trabajadores aislados con una nidada (Seifert, 2003).

Dieta: La especie es omnívora, alimentándose de néctar y de pequeños insectos de cuerpo blando y de carroñeros del suelo.

Comportamiento: Realiza exploraciones en solitario o por parejas, pero siempre con paradas frecuentes y con movimientos erráticos. En Fiji se ha visto que forman fuertes filas de reclutamiento (Sarnat y Economo, 2012).

Emite sustancias repelentes para otras especies, ya que se ha observado en experimentos de laboratorio respuesta de retroceso en obreras de *L. humile* y *Pheidole dentata* (Creighton y Snelling, 1974).

Impactos: No se han reportado casos de efectos dañinos en la fauna autóctona de los lugares en los que se halla.

2. *Cardiocondyla obscurior*

Distribución y hábitat: Especie de origen dudoso, pero se sugiere un origen en el sureste asiático. Actualmente se la puede encontrar en América, Asia, Oceanía y las Seychelles, y cuenta con algunas poblaciones en el norte de Europa (Rasplus et al., 2010; Seifert, 2003). Es poligínica y forma nuevas colonias por división del nido (Seifert, 2003).

A diferencia de otras especies, nidifica en la vegetación que hay sobre el suelo (Deyrup et al., 2000; Lupo & Galil, 1985).

Impactos: No es considerada peste ni se conocen efectos adversos sobre los ecosistemas nativos.

3. *Lasius neglectus*

Distribución y hábitat: Especie nativa de la región Paleártica. En la actualidad se distribuye por Asia y por Europa. Construye sus nidos debajo de las rocas, en refugios donde conviven con pulgones en la base de las hierbas, en la basura e incluso en jardines y en los interiores de las casas en lugares con cableado tales como los cuadros de luz.

Vive en colonias que confluyen es una supercolonia. En áreas urbanas hay colonias divididas que ocupan desde un árbol hasta 3600 ha. Es poligínica, es decir, los nidos presentan varias reinas.

Dieta: Su dependencia de los pulgones se debe a que esta especie se alimenta de la melaza (gotas azucaradas) que éstos producen. También se alimenta, en raras ocasiones, de colémbolos y psocópteros.

Impactos: Se ha visto que son capaces de desplazar a otras especies de hormiga que patrullan en la superficie y que llegan a reducir la riqueza de especies de hormigas nativas en los árboles (Paris y Espadaler, 2012).

4. *Linepithema humile*

Distribución y hábitat: Especie nativa de la desembocadura del río Paraná, Argentina. Actualmente distribuida por numerosos países de África, Europa, América y Oceanía. Nidifica en el suelo, bajo las rocas, en termiteros abandonados y hasta en mobiliario urbano. Es poligínica y forma supercolonias.

Impactos: Causan un daño sustancial a las poblaciones de artrópodos (Cole *et al.*, 1992; Rowles y O'Dowd, 2009a), a las comunidades de vertebrados (Suarez y Case, 2002; Suarez *et al.*, 2005), y a las comunidades de plantas (Christian, 2001; Ives *et al.*, 2011; Rowles y O'Dowd, 2009b). Se considera peste agrícola (Vega y Rust, 2001) y peste urbana (Klotz *et al.*, 2008a; Klotz *et al.*, 2008b).

5. *Monomorium pharaonis*

Distribución y hábitat: Es una especie originaria de África. Actualmente se encuentra distribuida por diversos países de África, Europa, América, Oceanía y Asia. Anida profundamente en los cimientos y resulta difícil de erradicar. Es una especie poligínica.

Dieta: Presenta hábitos carroñeros con su dieta basada en animales muertos e insectos.

Impactos: Se considera una plaga en los hospitales debido a que actúa como vector de enfermedades, y en Europa y Norte América suele encontrarse en interiores, siendo la especie tropical más común (Wetterer, 2010).

6. *Nylanderia jaegerskioeldi*

Distribución y hábitat: Es originaria de África. En su distribución no nativa se suele encontrar en jardines o campos de césped bien irrigados y con altas temperaturas. Es la

única especie del género *Nylanderia* encontrada fuera de la región afrotropical (LaPolla *et al.*, 2010).

7. *Paratrechina longicornis*

Distribución y hábitat: Es una especie “vagabunda” de origen pantropical. Fácilmente dispersada por la actividad humana. Crea su nido bajo las rocas, en el suelo.

Comportamiento: No son hormigas agresivas, presentan conductas evasivas ante otras especies. Utiliza el ácido fórmico para desintoxicarse del veneno de otras especies (LeBrun *et al.*, 2015).

Impactos: Se considera peste en invernaderos. Es una peste en las casas y se ha adaptado a los interiores e inmediaciones de las viviendas humanas.

8. *Pheidole megacephala*

Distribución y hábitat: Su origen es incierto, aunque se cree originario de la región afrotropical. Actualmente se encuentra distribuida por multitud de países en África, Europa, América, Oceanía y Asia. Es frecuente en lugares relativamente húmedos y hábitats disturbados como los alrededores de viviendas y zonas de cultivos.

Crea sus nidos en diferentes lugares, desde madera en descomposición hasta debajo de rocas y troncos de los árboles, en los techos de las viviendas, en cavidades de las paredes, etc.

Comportamiento: Forma supercolonias con varias reinas. Presenta una alta capacidad de dispersión, viajando distancias considerables para conseguir alimento. Es una especie muy agresiva con otras especies.

Dieta: Es una hormiga depredadora y recolectora, y además consume melaza producida por hemípteros.

Impactos: Es considerada una de las especies de hormigas invasoras más problemáticas, ha causado problemas ambientales devastadores a lo largo del mundo (Hoffmann *et al.*, 1999; Wetterer, 2012).

9. *Solenopsis geminata*

Distribución y hábitat: Su origen es sudamericano y se ha distribuido por una gran variedad de países de Europa, África, América, Oceanía y Asia. Es común en zonas de cultivo y asentamientos humanos. Presenta menor densidad en zonas de bosque. En altas altitudes solo se encuentra en zonas abiertas, pero puede llegar a penetrar en el

sotobosque. Si se encuentra en el sotobosque puede ser debido a un cambio en el microclima que permita el establecimiento de la especie. Crea su nido normalmente en el suelo.

Comportamiento: Las patrullas normalmente son en el suelo, aunque pueden llegar a los árboles y epífitos del suelo.

10. Tapinoma melanocephalum

Distribución y hábitat: Es una especie de origen incierto, estando su rango nativo ubicado en la región tropical. Se ha distribuido por diversos países de África, América, Europa, Oceanía y Asia. Se encuentra normalmente en viviendas, aunque puede encontrarse en la vegetación de ambientes muy perturbados y aislados. Crea sus nidos en las cavidades de las plantas. Estos son fácilmente reubicables y cuentan con varias reinas. A pesar de ser abundante en zonas perturbadas, también se ha encontrado en reservas naturales y aunque no genera daños a las especies nativas de hormigas de estos lugares, esta situación podría revertirse si se diera una perturbación constante del hábitat.

Impactos: Se la considera peste y vector de patógenos en hospitales (Moreira *et al.*, 2005), llegando a encontrarse en ella hasta 14 especies diferentes de bacterias e incluso cepas resistentes a antibióticos. También es considerada peste agrícola debido a la simbiosis que presenta con los pulgones con el fin de obtener la melaza que producen.

11. Tetramorium caldarium

Distribución y hábitat: Es una especie nativa de África. Actualmente se distribuye por algunos países de América, Asia, Europa, Oceanía y África. Es una especie adaptada a zonas áridas. Se puede encontrar en zonas naturales y perturbadas. No hay evidencia de que produzca efectos ecológicos significativos. Es una especie “vagabunda” fácilmente dispersada por el comercio (Wetterer y García, 2015).

Tabla 2. Características de las especies analizadas en el presente trabajo. Los * corresponden a la presencia de reinas aladas en la colonia.

Especies	Origen	Consideración	Poligínica (varias reinas en una colonia)	Plaga	Supercolonia
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	África	Introducida invasora	Si	No	No
<i>Cardiocondyla obscurior</i>	Sureste asiático	Introducida invasora	Si	No	No
<i>Lasius neglectus</i>	Europa	Introducida invasora	Si	Si	Si
<i>Linepithema humile</i>	Argentina	Introducida invasora	Si	Si	Si
<i>Monomorium pharaonis</i>	África	Introducida invasora	Si	Si	Si
<i>Nylanderia jaegerskioeldi</i>	África	Introducida invasora	Sin datos	Sin datos	Sin datos
<i>Paratrechina longicornis</i>	Pantropical	Introducida invasora	Si	Si	No
<i>Pheidole megacephala</i>	Incierto	Introducida invasora	Si	Si	Si
<i>Solenopsis geminata</i>	Sudamericano	Introducida invasora	Si*	No	No
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	Incierto	Introducida invasora	Si	Si	No
<i>Tetramorium caldarium</i>	África	Introducida invasora	Sin datos	No	Sin datos

Datos de presencia

Se obtuvieron 4558 datos de presencia de las 11 especies analizadas distribuidos por todo el mundo (118 países; Fig. 1). De estos, 2921 (64%) pertenecían a su rango invasor y 1417 (31%) estaban ubicados en Canarias. Los modelos para la especie *C. obscurior* no generaron distribución potencial con probabilidades por encima del 70% en el archipiélago, por lo que no fue considerada en subsiguientes análisis.

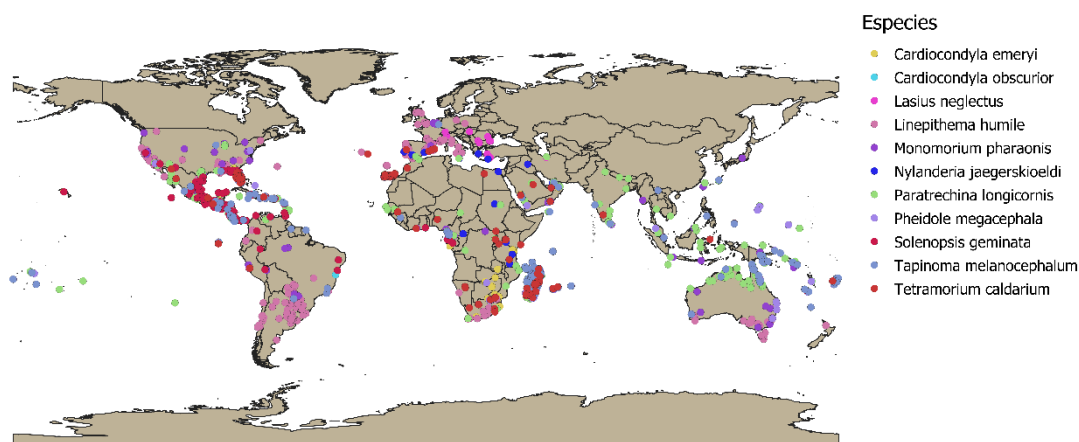


Figura 1. Puntos de presencia de las 11 especies de hormigas invasoras analizadas.

Variables ambientales

Se eliminaron diez variables correlacionadas como resultado de los análisis de correlación, por lo que se seleccionaron 11 variables para la realización de los análisis: BIO1, BIO2, BIO3, BIO7, BIO13, BIO14, BIO15, BIO18, BIO19, altitud y huella humana. Las variables con más peso en los modelos fueron huella humana, BIO7, BIO18, BIO1 y BIO3 (Tabla 3). Atendiendo a las variables que tenían más peso en el modelo, aparecieron cinco grupos de especies: a) uno en las que las 2 variables más importantes eran BIO7 y BIO18 (*C. emeryi*, *N. jaegerskioeldi*, *P. megacephala*, *S. geminata* y *T. melanocephalum*); b) otro en el que eran BIO7 y huella humana (HH) (*P. longicornis* y *T. caldarium*); c) un tercer grupo en el que eran huella humana (HH) y BIO18 (*M. pharaonis*); d) un cuarto en el que pesaban más huella humana (HH) y BIO1 (*L. humile*), y e) un último grupo en el que eran huella humana y BIO3 (*L. neglectus*).

Tabla 3. Variables con más peso en el modelaje para cada especie, del primer al quinto puesto. HH: Huella humana

	1°	2°	3°	4°	5°
<i>C. emeryi</i>	BIO7	BIO18	BIO1	HH	BIO3
<i>N. jaegerskioeldi</i>	BIO7	BIO18	BIO2	BIO1	HH
<i>P. megacephala</i>	BIO18	BIO7	BIO1	BIO3	HH
<i>S. geminata</i>	BIO7	BIO18	BIO3	HH	BIO1
<i>T. melanocephalum</i>	BIO18	BIO7	HH	BIO1	BIO3
<i>P. longicornis</i>	BIO7	HH	BIO18	BIO1	BIO3
<i>T. caldarium</i>	BIO7	HH	BIO18	BIO1	BIO3
<i>M. pharaonis</i>	HH	BIO18	BIO7	BIO14	BIO1
<i>L. HHmile</i>	HH	BIO1	BIO7	BIO18	BIO3
<i>L. neglectus</i>	HH	BIO3	BIO1	BIO19	BIO7

Modelos de distribución potencial

El ajuste de los modelos obtuvo valores de AUC (*area under curve*) mayores de 0.9 en todos los casos, lo que indica que el ajuste fue adecuado (Martínez, 2010). Los modelos de distribución potencial para el presente muestran tres grupos de especies:

1) Un grupo con una amplia distribución potencial por el archipiélago (Grupo I), con preferencia por las zonas costeras de las islas, aunque pudiendo llegar a encontrarse también en las zonas interiores de las mismas y evitando las zonas de cumbre. Está formado por las especies *C. emeryi*, *P. longicornis*, *P. megacephala*, *T. melanocephalum* y *T. caldarium* (Fig.2).

2) Un segundo grupo (Grupo II) con distribución más limitada restringida principalmente a zonas costeras de La Palma, Tenerife, Gran Canaria y Lanzarote; que se encuentra formado por las especies *L. humile*, *N. jaegerskioeldi* y *S. geminata* (Fig. 2).

3) Finalmente un último grupo (Grupo III) con distribución puntual principalmente en la isla de Tenerife, formado por las especies *L. neglectus* y *M. pharaonis* (Fig. 2).

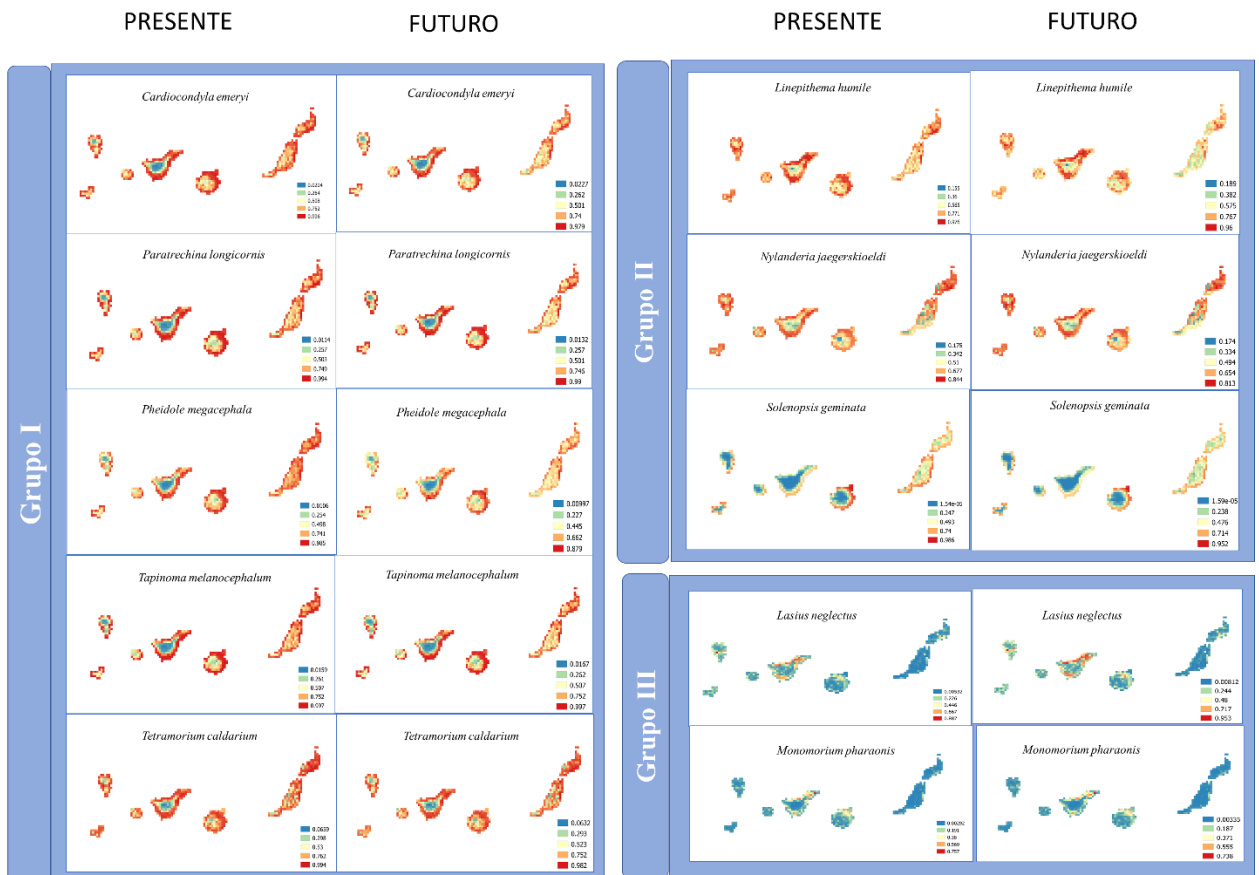


Figura 2. Modelos de distribución potencial de las especies invasoras de hormigas en Canarias. Grupos I, II y III explicados en el texto.

Los modelos para el futuro (Fig.2) muestran unos patrones de distribución potencial similar a los modelos del presente, sin embargo, se aprecia una disminución de la probabilidad de presencia en todas las islas, aunque más marcado en las islas orientales. Solo una especie (*L. neglectus*) aumenta su distribución potencial en las vertientes norte y sur de Tenerife.

Modelos *hotspot*

Cuando se analizó cómo se distribuía la riqueza de especies invasoras por el Archipiélago, se observó que las zonas con mayor riqueza (8 especies) aparecían principalmente en las zonas costeras de Gran Canaria y Lanzarote. Así mismo se

observaron amplias zonas con distribución potencial para 7 especies principalmente en zonas costeras de las islas centrales y occidentales, así como ocupando la mayor parte de las islas orientales. Las zonas en las que los modelos no proyectan la distribución potencial de ninguna de las especies analizadas, o esta presencia se limita a una o dos especies, corresponde a las zonas en altitud, y a los Parques Nacionales de Timanfaya, El Teide, Garajonay y la Caldera de Taburiente, así como también a zonas del interior de las islas de Fuerteventura y Gran Canaria. En cuanto a las proyecciones futuras, se observó un aumento de la cantidad de especies encontradas por zonas, pudiendo llegar a haber hasta 9 especies en una misma zona. A pesar de esto, se apreció un descenso general de la riqueza, quedando las mayores áreas ocupadas por 7 y 6 especies, estando localizadas en las zonas costeras de las islas de Tenerife, Gran Canaria y Lanzarote (Fig.3).

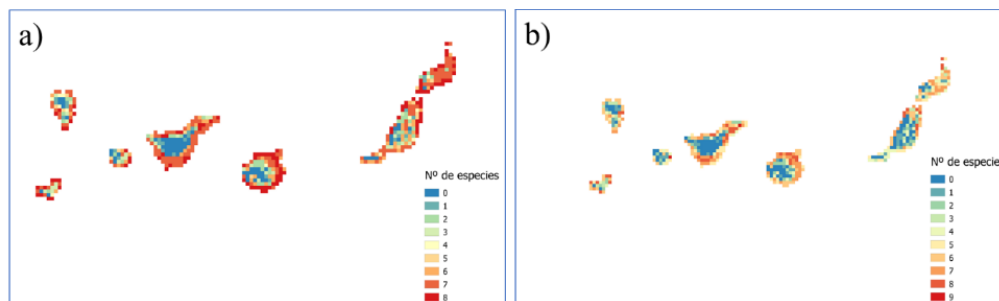


Figura 3. Mapas *hotspot* del conjunto de especies estudiadas, a) modelo para el presente y b) modelo para el futuro.

Los modelos de *hotspot* también muestran cambios en la distribución de las especies entre los dos escenarios climáticos. En el presente, las áreas de *hotspot* están dominadas por zonas con 7 y 8 especies, que representan el 52% del área total. En el futuro se observa un aumento del número de especies por zona, pudiendo encontrarse hasta 9 especies en una misma zona, aunque el área en que se da este caso es reducida (0,3%). También se produce una disminución notable de las áreas con 7 y 8 especies, quedando las áreas *hotspot* conformadas en su mayoría por zonas con 5 a 7 especies, a la vez que aumentan las zonas sin presencia potencial de especies invasoras (Fig.4).

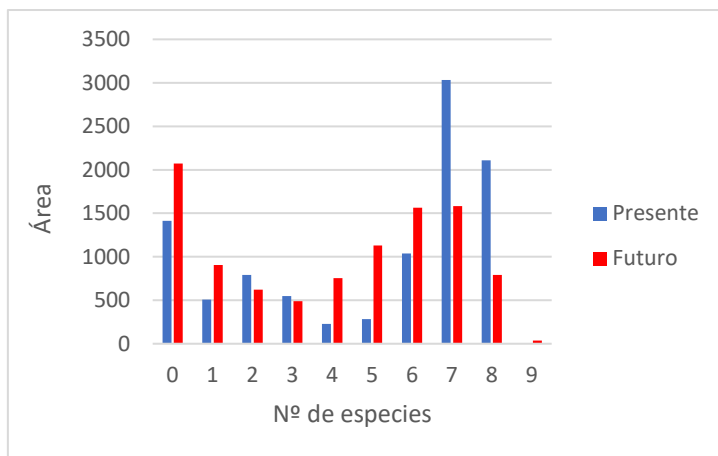


Figura 4. Gráfica del área (en km²) de distribución de la riqueza de especies.

Análisis de la variación del área potencial

Al comparar el área de distribución potencial de los modelos de presente y futuro para cada especie, se observa una disminución general del área de distribución en la mayoría de las especies (8 de 10 spp, 80%; Fig.5). A pesar de esta tendencia negativa en el área de distribución potencial, su magnitud varía en función de la especie, variando entre la disminución más drástica de *P. megacephala* (53% de disminución) y el más moderado el de *T. caldarium* (6% de disminución).

Este patrón no se observa en las dos especies con una distribución potencial más restringida: *M. pharaonis* y *L. neglectus*. La hormiga *M. pharaonis*, presenta el área de distribución potencial constante entre el presente y el futuro, restringida a un punto del municipio de Santa Cruz de Tenerife. La especie *L. neglectus* es la única cuya distribución potencial aumenta en la proyección a futuro (240%) (Fig.6).

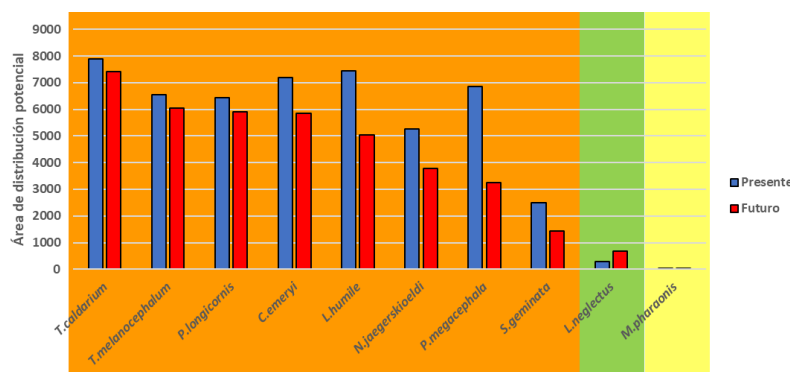


Figura 5. Gráfica de la variación del área de distribución potencial (en km²) de las especies de hormigas invasoras en Canarias para los modelos presente (azul) y para el futuro (rojo). En naranja aquellas especies que ven disminuida su área de distribución potencial en el futuro, en amarillo las especies que la mantienen igual y en verde las especies que la ven aumentada.

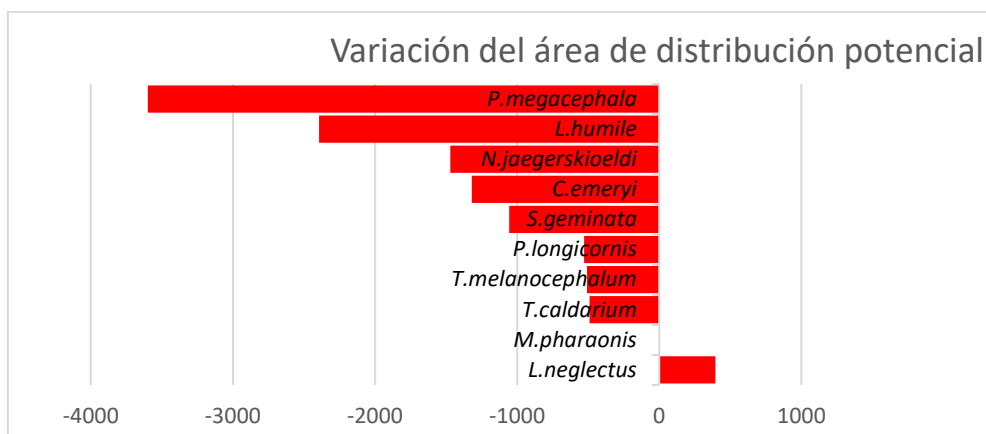


Figura 6. Gráfica de la variación del área de distribución potencial de las especies (en km²) de hormigas invasoras en Canarias para las proyecciones el futuro respecto al presente.

Análisis de *traits* de distribución

El PCA de los *traits* de las especies invasoras recogió el 63% de la variación de los datos en los dos ejes principales (Fig. 7), mostrando un eje principal asociado a variables de presencia de las hormigas invasoras en los archipiélagos macaronésicos y un eje secundario asociado a *traits* de potencial invasor de las especies (*traits* biológicos, impacto potencial, vías de invasión, éxito de establecimiento, y dificultad de contención).

Los resultados del biplot nos separan a las especies de hormigas invasoras en cuatro grupos, atendiendo a su presencia en Canarias con respecto a su distribución mundial y a su potencial invasor. Un primer grupo formado por *L. humile*, *P. megacephala* y *P. longicornis* con alto potencial invasor y asociado a la Macaronesia. Un segundo grupo formado por especies con alto potencial invasor y baja presencia en Macaronesia (*L. neglectus*, *M. pharaonis* y *S. geminata*). *T. melanocephalum* apareció con bajo potencial invasor (destacando su pequeño tamaño) y poca presencia en Macaronesia (sólo detectada en una isla atlántica: Gran Canaria). *T. caldarium* también poco conspicua y fuertemente asociada a los archipiélagos macaronésicos (9 islas de 4 archipiélagos).

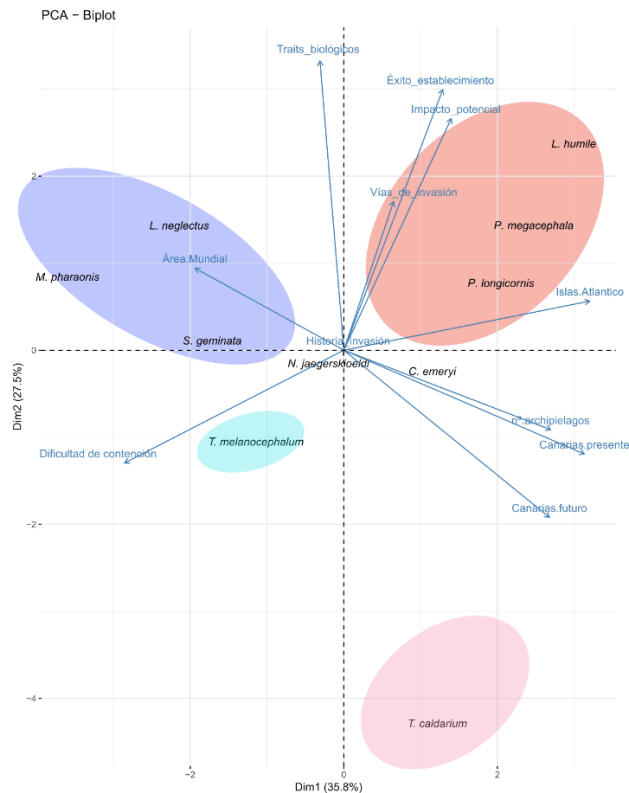


Figura 7. Biplot del análisis de componentes principales de los *traits* de distribución y potencial invasor de las especies invasoras de Canarias. Variables explicadas en el texto.

Discusión

Los modelos de distribución potencial de especies permiten analizar los patrones de distribución de éstas, así como los cambios que se producirán con el cambio climático global (Elith y Leathwick, 2009). En este estudio los modelos de riqueza de hormigas invasoras o *hotspot* obtenidos enfatizan la vulnerabilidad del archipiélago a las hormigas invasoras siendo un 86% de la superficie de nuestras islas susceptible del asentamiento presente de las especies de hormigas invasoras. En un escenario futuro de cambio climático, los modelos predicen una disminución del área de distribución potencial (Fig. 6) reduciéndose el área susceptible de invasión al 79%, aunque resulta preocupante el hecho de que se siga manteniendo un elevado porcentaje de la superficie de las islas en las que se pueden encontrar 6 o más de las especies de hormigas invasoras analizadas para Canarias (40%). Esta respuesta negativa de las hormigas invasoras frente al cambio climático, es congruente con trabajos previos que encontraron un patrón general de disminución del área de distribución potencial con el cambio climático (Bertelsmeier *et al.*, 2015; Bertelsmeier *et al.*, 2013; Roura *et al.*, 2004) y concordante con el hecho de que,

junto con la huella humana, las variables con más peso en los modelos resultan ser las variables relacionadas con los aumentos de temperatura y disminución de precipitación pronosticados en un escenario de cambio climático (BIO1: Temperatura media anual, BIO2: Rango diurno medio, BIO3: Isotermia, BIO7: Rango anual de temperatura y BIO18: Precipitación del cuatrimestre más cálido).

A pesar de este patrón general, los modelos predicen una respuesta individualista frente al cambio climático diferente para las distintas especies de hormigas analizadas, variando desde una reducción drástica en su área de distribución potencial en *P. megacephala*, hasta un aumento de la distribución potencial en *L. neglectus*. Esta respuesta individualista diferencial frente al cambio climático es consistente con diversos estudios que han mostrado una respuesta específica frente a cambios climáticos presentes y pasados (Graham y Grimm, 1990, Bush *et al.*, 2004; Stewart *et al.*, 2009).

La mayoría de las especies que muestran una mayor disminución de su área de distribución (*C. emeryi*, *P. megacephala*, *N. jaegerskioeldi* y *S. geminata*) son aquellas cuyo modelo está altamente influenciado por las variables bioclimáticas BIO7 (Rango anual de temperatura) y BIO18 (Precipitación del cuatrimestre más cálido), lo que indica que tanto el aumento de la temperatura como la disminución de la precipitación en verano, son los factores que limitarán esas especies en el futuro. Para el resto de las especies que ven su área de distribución potencial disminuida, la variable BIO7 también es una de las que más peso tiene en los modelos. Es interesante resaltar las dos excepciones obtenidas en este estudio que no siguen el patrón de disminución de su área potencial en un escenario de cambio climático. La especie *M. pharaonis* no ve modificada su área de distribución potencial en el escenario de futuro propuesto, a pesar de mostrar un solo punto de distribución potencial en los modelos y al igual que otras especies estudiadas, las variables que muestran mayor peso en su modelo son la huella humana, la BIO7 (Rango anual de Temperatura) y la BIO18 (Precipitación del cuatrimestre más cálido). Contrasta su distribución restringida en las islas con su amplia distribución a nivel mundial (Fig. 2, Fig. 7). Esto puede ser debido a que las condiciones bioclimáticas no sean favorables en las islas, ya que tanto sus puntos de presencia como los modelos de distribución potencial predicen una distribución por las regiones Neártica, Neotropical, Afrotropical, Australiana, Indomalaya y el oeste de la Paleártica, quedando las islas en su margen de distribución. El otro caso, *L. neglectus* es una especie que ve aumentada su área de distribución potencial en el futuro un 240%, pasando de ser de 282,66 km² a

678,386km². Esto puede ser debido, a que esta especie al contrario que otras analizadas presenta un mayor peso de las variables relacionadas con la temperatura, BIO3 (Isotermia) y BIO1 (Temperatura media anual) junto con la huella humana, indicando que la temperatura parece estar limitando su distribución potencial y un escenario de calentamiento global favorecería su dispersión por zonas actualmente no óptimas para la especie. Además, esta especie presenta *traits* asociados al potencial invasor, que queda reflejado por su amplia distribución potencial mundial en los modelos. De igual forma es de las especies con baja área potencial y de presencia tanto en Canarias como en la Macaronesia (sólo presente en Tenerife), lo que parece indicar la baja disponibilidad de hábitats óptimos.

Los modelos de distribución potencial para las especies de hormigas invasoras en Canarias muestran una relación entre su distribución potencial y la actividad humana. Esto queda reflejado en los resultados obtenidos de los análisis de MaxEnt que muestran como la variable huella humana es una de las cinco variables con más peso en los modelos de todas las especies, y una de las dos variables con más peso en 5 de las 10 especies analizadas. Además, aparece reflejado en los modelos con unas tendencias a proyectar zonas de alta probabilidad de presencia por las zonas costeras de las islas y algunas zonas de interior, disminuyendo la presencia a medida que se aproximan a las regiones montañosas y siendo inexistente en las regiones de cumbre.

El análisis de *traits* ha permitido identificar los diferentes patrones de potencialidad invasora de las especies, lo cual puede ayudar a determinar cuáles son las especies de hormigas invasoras que requerirían una prioridad mayor de actuación, siendo de principal prioridad aquellas especies con alto potencial invasor que presentan un alto área de distribución en las islas macaronésicas: esto sitúa a *L. neglectus* como la especie sobre la que se deberían centrar las medidas de manejo y control para evitar su potencial expansión futura en Canarias. Esta especie está presente actualmente solo en la isla de Tenerife y en el escenario de cambio climático los modelos predicen una fuerte expansión de su área potencial (240%). Esta especie invasora presenta un comportamiento agresivo que provoca el desplazamiento de hormigas nativas. De igual forma se ha demostrado los efectos que genera en viviendas, afectado a circuitos electrónicos y en cultivos al proteger las poblaciones de pulgones.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran una disminución de las áreas potenciales en el futuro. Estos resultados hay que tomarlos con precaución, ya hay que

tener en cuenta que el modelado de nicho ecológico tiene sus limitaciones y que, en lo referente a las especies estudiadas, su distribución no viene determinada solamente por variables bioclimáticas. Ante esto, sería conveniente realizar más estudios sobre la distribución de estas especies incluyendo factores como pueden ser la incorporación de los ratios de migración de las especies, como puede ser el caso de *L. humile* (Suarez *et al.*, 2001); las relaciones bióticas con otras hormigas y el mutualismo con los hemípteros (Hölldobler y Wilson, 1990) e incluso la adición de nuevas variables a los modelos como pueden ser la temperatura y la humedad del suelo (Roura y Suarez, 2008). Además de estas variables, también influyen en las distribuciones de las especies factores como la historia de la invasión (Wilson *et al.*, 2007) donde las distribuciones potenciales pueden discordar con las distribuciones reales cuando la especie está recién establecida en un territorio con hábitat potencial óptimo y todavía no se ha dispersado por éste.

También, en cuanto a las proyecciones realizadas a futuro sería conveniente el análisis detallado de diferentes factores: 1) La adición de variables que se ven afectadas por el cambio climático y que resultan importantes para algunas especies como sucede con *L. humile* y su dependencia con los cursos de agua al realizar esta especie sus nidos cerca de estos. 2) Diversos estudios han puesto de manifiesto como los modelos predictivos de temperatura y precipitación se ajustan adecuadamente a nivel global, pero su rendimiento es inferior cuando se simula a escala regional (Bhend y Whetton, 2013; van Oldenborgh *et al.*, 2013). Esto queda reflejado en la discrepancia entre estudios que predicen una mayor aridificación en el archipiélago (Croper, 2013) frente a otros que pronostican que el efecto del calentamiento global resultaría atenuado en un escenario de cambio climático en islas oceánicas debido al efecto de los alisios y al efecto tamponador por la cercanía al océano (Sperlin *et al.*, 2004; Martín *et al.*, 2012). 3) Finalmente sería interesante modelar la variable huella humana en una proyección futura, dado el alto peso que tiene en la distribución de estas especies. Si se continúa en este modelo de crecimiento económico, es de esperar que la huella humana aumente de forma importante a lo largo de todo el planeta y en particular en Canarias, con un aumento del desarrollo urbanístico y de transporte global. Estos factores afectarán de forma positiva al establecimiento y expansión de las especies de hormigas invasoras en un futuro.

Las islas oceánicas son *hotspot* de biodiversidad vulnerables a los impactos negativos de las especies invasoras. En este estudio hemos puesto de manifiesto como frente a un escenario de cambio climático, la respuesta de las hormigas invasoras

presentes en el archipiélago es negativa, reduciéndose sus áreas de distribución potencial para la mayoría de las especies. Los modelos de nicho ecológico junto con análisis de *traits* permiten obtener información valiosa para la toma de decisiones y el establecimiento de medidas adecuadas de manejo y control de las hormigas invasoras de Canarias.

Conclusiones

- 1) Los modelos muestran un archipiélago canario afectado casi en su totalidad (86% de su área) por las especies invasoras.
- 2) Los modelos de futuro muestran una disminución del área de distribución potencial para la mayoría de las especies
- 3) Los resultados obtenidos ponen de relieve la estrecha relación entre la distribución de las especies invasoras y la huella humana.
- 4) Necesidad de tomar medidas priorizando las especies que han mostrado un alto potencial invasor en el análisis de *traits* realizado.

Conclusions

- 1) The models show a Canary archipelago affected almost entirely (86% of its area) by invasive species.
- 2) Future models show a decrease in the potential range for most species.
- 3) The results obtained highlight the close relationship between the distribution of invasive species and the human footprint.
- 4) Need to take measures prioritizing the species that have shown a high invasive potential in the analysis of traits performed.

Bibliografía

Abril, S., Oliveras, J., Gómez, C. y Gomez, C. 2008. Effect of temperature on the oviposition rate of Argentine ant queens (*Linepithema humile* Mayr) under monogynous and polygynous experimental conditions. *J Insect Physiol* **54**: 265–272.

AEMET y OECC. 2018. Cambio Climático: Calentamiento Global de 1,5°C. Agencia Estatal de Meteorología y Oficina Española de Cambio Climático. Ministerio para la Transición Ecológica, Madrid.

AntMaps. Obtenido de <http://antmaps.org>

AntWeb. Obtenido de <http://www.antweb.org>

AntWiki. Obtenido de <http://www.antwiki.org/>

Báez, M., García, A. y Koponen, M. 2005. Hymenoptera, pp. 16-100. *En*: Arechavaleta, M., Zurita, N., Marrero, M. C. y Martín, J. L. (eds.). Lista preliminar de especies silvestres de Cabo Verde (hongos, plantas

y animals terrestres. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias.

Bellard, C., Cassey P. y Blackburn, T. M. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*. **12**: 20150623.

Bertelsmeier, C., Luque, G. M. y Courchamp, F. 2013. Global warming freeze the invasion of big-headed ants. *Biological Invasions* **15**: 1561-1572.

Bertelsmeier, C., Luque, G. M., Hoffmann, B. D. y Courchamp, F. 2015. Worldwide ant invasions under climate change. *Biodiversity and Conservation* **24**: 117-128.

Bhend, J., y Whetton, P. 2013. Consistency of simulated and observed regional changes in temperature, sea level pressure and precipitation. *Climatic Change* **118**: 799-810.

Bradshaw, C. J. A., Leroy, B., Bellard, C., Roiz, D., Albert, C. et al. 2016. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature communications*. **7**: 12986.

Brightwell, R., Labadie, P. y Silverman, J. 2010. Northward Expansion of the Invasive *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) in the Eastern United States is Constrained by Winter Soil Temperatures. *Environmental Entomology* **39**: 1659–1665.

Brook, B. W., Sodhi, N. S. y Bradshaw, C. J. A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 453–460.

Brown, J. L., Bennett, J. R., French, C. M. 2017. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *PeerJ* **5**: e4095.

Bush, M. B., Silman, M. R., y Urrego, D. H. 2004. 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hot spot. *Science* **303**: 827-829.

Christian, C. E. 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* **413**: 635-639.

Cole, F. R., Medeiros, A. C., Loope, L. L. y Zuehlke, W. W. 1992. Effects of the Argentine Ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* **73**: 1313-1322.

Creighton, W. S. y Snelling, R. R. 1974. Notes on the Behavior of Three Species of *Cardiocondyla* in the United States (Hymenoptera: Formicidae). *New York Entomological Society* **82**: 82-92.

Croper, T. 2013. The weather and climate of Macaronesia: past, present and future. *Weather* **68**: 300-307.

Deyrup, M., Davis, L. y Cover, S. 2000. Exotic ants in Florida. *Trans. American Entomol. Soc.* **126**: 293-326.

Doherty, T., Glen, A., Nimmo, D., Ritchie, E. y Dickman, C. 2016. Invasive predators and global diversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **113**: 11261-11265.

Dukes, J. S., y Mooney, H. A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 135–139.

Elith, J., y Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **40**: 677-697.

Environmental Systems Research Institute. 2015. ArcGIS Desktop (Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA), Version 10.1.

Espadaler, X. 2007. The ants of El Hierro (Canary Islands), pp. 113-127. *En*: Snelling, R. R., B. L. Fisher, and P. S. Ward (eds) *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E. O. Wilson – 50 years of contributions*. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80. American Entomological Institute, Gainesville.

Espadaler, X. y Bernal, V. 2003. Exotic ants in the Canary Islands (Hymenoptera Formicidae). *VIERAEA* **31**: 1-7.

- Espadaler, X. y C.A. Collingwood, C. A.** 2001. Transferred ants (Hymenoptera, Formicidae) in the Iberian Peninsula. *Nouv. Rev. Ent. (N.S.)* **17**: 257-263.
- Gobierno de Canarias.** Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias. Obtenido de <http://www.biodiversidadcanarias.es> .
- Global Invasive Species Database.** Obtenido de <http://www.issg.org/database> .
- Graham, R. W., y Grimm, E. C.** 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **5**: 289-292.
- Harris, R., Abbott, K., Barton, K., Berry, J., Don, W., et al.** 2005. Invasive ant pest risk assessment project for Biosecurity New Zealand. Series of unpublished Landcare Research contract reports to Biosecurity New Zealand. BAH/35/2004-1.
- Heller, N. E. y Gordon, D. M.** 2006. Seasonal spatial dynamics and causes of nest movement in colonies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Ecol Entomol* **31**: 499–510.
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G. y Dukes, J. S.** 2008. Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology* **22**: 534-543.
- Hoffmann, B. D., Andersen, A. N. y Hill, G. J. E.** 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia* **120**: 595-604.
- Högmo, O.** 2003. Algunas especies de hormigas nuevas o interesantes para Gran Canaria, Islas Canarias (Hymenoptera, Formicidae). *VIERAEA* **31**: 197-200.
- Hólldobler, B. y Wilson, E.O.** 1990. The ants. SpringerVerlag, Berlin.
- Holway, D. A., Lach, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D. y Case, T. J.** 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **33**: 181-233.
- Invasive Species Specialist Group (ISSG).** 2015. The Global Invasive Species Database. Version 2015.1.
- Island Species Checklist.** Obtenido de <http://islandlab.uac.pt/software/ver.php?id=21>
- IUCN.** Invasive Species. Obtenido de <https://www.iucn.org/theme/species/our-work/invasive-species>
- Ives, C. D., Hose, G. C. Nipperess, D. A. y Taylor, M. P.** 2011. The influence of riparian corridor width on ant and plant assemblages in northern Sydney, Australia. *Urban Ecosystems* **14**: 1-16.
- Klotz, J., Hansen, L., Pospischil, R. y Rust, M.** 2008. Urban ants of North America and Europe. Cornell University Press. New York.
- Klotz, J. H., Rust, M. K., Field, H. C., Greenberg, L. y Kupfer, K.** 2008. Controlling argentine ants in residential settings (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **51**: 579-588.
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., et al.** 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 1-14.
- Kumar, S., Lebrun, E. G., Stohlgren, T. J., Stabach, J. A., McDonald, D. L., et al.** 2015. Evidence of niche shift and global invasion potential of the Tawn Crazy ant, *Nylanderia fulva*. *Ecology and Evolution* **5**: 4628-4641.
- Lach, L. y Hooper-Bùi, L.** 2010. Consequences of Ant Invasions, pp.261-286. *En*: Lach, L., Parr, C.& Abbott, K. (eds.), *Ant Ecology*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- LaPolla, J. S., Brady, S. G. y Shattuck, S. O.** 2010. Phylogeny and taxonomy of the *Prenolepis* genus-group of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* **35**: 118-131.
- LeBrun, E. G., Diebold, P. J., Orr, M. R. y Gilbert, L. E.** 2015. Widespread Chemical Detoxification of Alkaloid Venom by Formicine Ants. *Journal of Chemical Ecology* **41**: 884-895.
- Lê, S., Josse, J. y Husson, F.** 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*. **25**: 1-18

- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S.** 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database.
- Lupo, A. y Galil, J.** 1985. Nesting habits of *Cardiocondyla wroughtoni* Forel (1890) (Hymenoptera: Formicidae). *Isr. J. Entomol.* **19**: 119-125.
- McGlynn, T. P.** 1999. The Worldwide Transfer of Ants: Geographical Distribution and Ecological Invasions. *Journal of Biogeography* **26**: 535-548.
- Martínez, N.** 2010. Apuntes sobre Modelación de Nichos Ecológicos. Madrid.
- Mothes, C. C., Stroud, J. T., Clements, S. L. y Searcy, C. A.** 2019. Evaluating Ecological niche model accuracy in predicting biotic invasions using South Floridas's exotic lizard community. *Journal of Biogeography* 1-10.
- Moreira, D. D. O., De Morais, V., Vieira-Da-Motta, O., Campos-Farinha, A. y Jr, A.** 2005. Ants as Carriers of Antibiotic-Resistant Bacteria in Hospitals. *Neotropical Entomology* **34**: 999-1006.
- Martín, J. L., Bethencourt, J. y Cuevas-Agulló, E.** 2012. Assessment of global warming on the island of Tenerife, Canary Islands (Spain). Trends in minimum, maximum and mean temperatures since 1944. *Climatic Change* **114**: 343-355.
- NASA en español.** Obtenido de <https://www.lanasa.net/noticias/nuestro-planeta/2018-fue-el-cuarto-ano-mas-calido-de-la-historia>
- NASA Shuttle Radar Topography Mision.** Obtenido de <https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>
- O'Dowd, D. J., Green, P. T. y Lake, P. S.** 2003. Invasional "meltdown" on an oceanic island. *Ecology Letters* **6**: 812-817.
- Paris, C. y Espadaler, X.** 2012. Foraging Activity of Native Ants on Trees in Forest Fragments Colonized by the Invasive Ant *Lasius neglectus*. *Psyche*.
- QGIS Development Team.** 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Obtenido de <http://qgis.osgeo.org>
- Qian, H., y Ricklefs, R. E.** 2006. The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters* **9**: 1293-1298.
- Rabitsch, W.** 2011. The hitchhiker's guide to alien ant invasions. *BioControl* **56**: 551-572.
- Rasplus, J. Y., Villemant, C., Paiva, M. R., Delvare, G. y Roques, A.** 2010. Hymenoptera. *BioRisk*, **4**: 669-776.
- Roques, A.** 2010. Taxonomy, time and geographic patterns. Chapter 2. Alien terrestrial arthropods of Europe. *BioRisk* **4**:11-26.
- Roura-Pascual, N. y Suarez, A. V.** 2008. The utility of species distribution models to predict the spread of invasive ants (Hymenoptera: Formicidae) and to anticipate changes in their ranges in the face of global climate change. *Myrmecological News* **11**: 67-77.
- Roura-Pacual, N., Suarez, A. V., Gómez, C., Pons, P., Touyama, Y. et al.** 2004. Geographical potencial of Argentine Ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *The Royal Society* **271**: 2527-2534.
- Rowles, A. D. y O'Dowd, D. J.** 2009. Impacts of the invasive Argentine ant on native ants and other invertebrates in coastal scrub in south-eastern Australia. *Austral Ecol.* **34**: 239-248.
- Rowles, A. D. y O'Dowd, D. J.** 2009. New mutualism for old: indirect disruption and direct facilitation of seed dispersal following Argentine ant invasion. *Oecologia* **158**: 709-716.
- R Core Team.** 2018. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. Obtenido de <http://www.R-project.org/>
- Simberloff, D., Martin, J., Genovesi, P., Maris, V., y Wardle, D., et al.** 2013. Impacts of Biological Invasions: What's What and the Way Forward. *Trends in Ecology & Evolution.* **28**: 58-66.

- Sarnat, E.M. y Economo, E.P.** 2012. Ants of Fiji. University of California Publications in Entomology **132**: 1-384.
- Seifert, B.** 2003. The ant genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae): A taxonomic revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi*, and *C. minutior* species groups. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien Serie B Botanik und Zoologie* **104B**: 203-338.
- Scalera, R., Genovesi, P., Essl, F. y Rabistch, W.** 2012. The impacts of invasive alien species in Europe. EEA Technical report no. 16/2012.
- Sperling, F. N., Washington, R., y Whittaker, R. J.** 2004. Future climate change of the subtropical North Atlantic: implications for the cloud forests of Tenerife. *Climatic Change* **65**: 103-123.
- Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., y Dalén, L.** 2009. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 661-671.
- Suarez, A. V. y Case, T. J.** 2002. Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. *Ecological Applications* **12**: 291-298.
- Suarez, A. V., Holway, D. A. y Case, T. J.** 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine Ants. *PNAS* **98**: 1095-1100.
- Suarez, A. V., Yeh, P. y Case, T. J.** 2005. Impacts of Argentine ants on avian nesting success. *Insectes Sociaux* **52**: 378-382.
- Sung, S., Kwon, Y., Lee, D. K. y Cho, Y.** 2018. Predicting the Potential Distribution of an Invasive Species, *Solenopsis Invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae), under Climate Change using Species Distribution Models. **48**: 505-513.
- Thuiller, W., Richardson, D. M. y Midgley, G. F.** 2007. Will climate change promote alien invasions? pp 197–211. *En: Nentwig, W., (editor), Biological invasions. Springer-Verlag, Berlin.*
- van Oldenborgh, G. J., Reyes, F. D., Drijfhout, S. S. y Hawkins, E.** 2013. Reliability of regional climate model trends. *Environmental Research Letters* **8**: 014055.
- Vega, S. J. y Rust, M. K.** 2001. The Argentine ant - a significant invasive species in agricultural, urban and natural environments. *Sociobiology* **37**: 3-25.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, Allan, J. R., Beher, J., et al.,** 2016. Global Terrestrial Human Footprint Maps for 1993 and 2009. *Scientific Data* **3**:160067. Obtenido de <https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v3-2009-human-footprint/data-download#close>
- Vilà, M., Corbin, J. D., Dukes, J. S., Pino, J. y S. D. Smith, S. D.** 2007. Linking plant invasions to global environmental change, pp. 93–102. *En: Canadell, J., Pataki, D. and Pitelka, L. (eds), Terrestrial ecosystems in a changing world. Springer-Verlag, New York.*
- Wetterer, J. K.** 2010. Worldwide spread of the pharaoh ant, *Monomorium pharaonic* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **13**: 115-129.
- Wetterer, J. K.** 2012. Worldwide spread of the African big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **17**: 51-62.
- Wetterer, J. y Espadaler, X.** 2010. Invasive ants of Macaronesia, pp. 1-13. *En: Serrano, A. R. M.; Borges, P. A. V.; Boieiro, M.; Oromí, P., (Eds). Terrestrial Arthropods of Macaronesia - Biodiversity, Ecology and Evolution, Sociedade de Indústria Gráfica, Lisbon.*
- Wetterer, J. K. y Garcia, F.** 2015. Worldwide spread of *Tetramorium caldarium* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **21**: 93-99.
- Wilson, J., Richardson, D. M., Rouget, M., Proches, S., Amis, M. A., et al.** 2007. Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions* **13**: 11-22.
- WorldClim-Global Climate Data.** Obtenido de <https://www.worldclim.org/version1>