

CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS EXPLICATIVAS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA DIVERSIDAD ESPECÍFICA DE ARAÑAS (ARACHNIDA, ARANEAE) EN LAS ISLAS CANARIAS.

Raimundo Real, Jesús Olivero, José Carlos Guerrero,
J. Mario Vargas y Ana Luz Márquez

Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias
Universidad de Málaga. 29071 Málaga.
rgjimenez@uma.es

Resumen

En el presente trabajo se analiza la distribución del número de especies de arañas en las Islas Canarias. Para ello se registró, a partir de datos publicados en la bibliografía, el número total de especies, el número de especies endémicas del archipiélago, el número de endemismos monoisulares y el número de especies no endémicas del archipiélago presentes en cada isla. Para cada una de estas medidas de diversidad de especies de arañas, y utilizando una serie de variables ambientales, se pusieron a prueba ocho hipótesis explicativas de su variación geográfica: hipótesis del tiempo evolutivo, de la heterogeneidad de hábitat, de la estabilidad climática, de las perturbaciones a escala intermedia, de la favorabilidad-severidad, de la disponibilidad de energía, de la productividad y la teoría de la biogeografía de islas. Para todas las medidas de diversidad de arañas, la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat es la que mejor explica la variación del número de especies en las Islas Canarias. El número de especies es siempre mayor en las islas con mayor diversidad de ecosistemas. Para el número total de arañas, así como para los endemismos y los endemismos monoisulares, la hipótesis de la favorabilidad-severidad representa un papel secundario pero significativo, con menos especies de arañas en las islas con mayor evapotranspiración potencial, menos endemismos en las islas con mayor temperatura y menos endemismos monoisulares en las islas con mayor precipitación, siempre previo control estadístico del efecto de la heterogeneidad de hábitat.

Palabras clave: Arañas, Islas Canarias, Riqueza específica, Heterogeneidad de hábitat, Insularidad.

Test of explanatory hypotheses about the distribution of spider (Arachnida, Araneae) species diversity in the Canary Islands.

Abstract

In this paper we analysed the geographic trends of the spider species number in the Canary Islands. Using published distribution data, we recorded: a) the total number of species, b) the number of species endemic of the archipelago, c) the number of species exclusive of one island, and d) the number of non-endemic species, present in each island. For each of these indices of diversity we tested eight hypotheses about the causes of their geographic variation: 1) evolutionary time, 2) habitat heterogeneity, 3) climatic stability, 4) intermediate disturbances, 5) favorableness-severity, 6) energy availability, 7) productivity, and 8) the theory of island biogeography. For all the indices of spider diversity, the best explanatory hypothesis was that of the habitat heterogeneity. In the Canary Islands the number of spider species is always higher in the islands with a higher diversity of ecosystems. For the total species number, the number of endemic species, and the number of species exclusive of one island, the hypothesis of favorableness-severity played a secondary but significant role. The spider species number is lower in the islands with higher potential evapotranspiration, the number of endemic species is lower in the islands with higher temperature, and the number of exclusive species is lower in the islands with higher precipitation, always after statistically controlling the effect of the habitat heterogeneity.

Key words: Spiders, Canary Islands, Species richness, Habitat heterogeneity, Insularity.

INTRODUCCIÓN

La descripción y el análisis de las variaciones geográficas de la diversidad de especies de cualquier territorio y la contrastación de modelos que las expliquen, son de una gran relevancia para la biogeografía de la zona. No en balde Blondel (1986) define la Biogeografía como el estudio espacio-temporal de las diversidades biológicas y su regulación dentro de los medios heterogéneos y cambiantes. Ahora bien, al abordar

estos análisis, el investigador se ve enfrentado a problemas tanto prácticos como filosóficos.

La primera decisión que se ha de tomar para analizar la diversidad específica de un territorio es elegir el índice más adecuado entre los varios que existen para medir esa diversidad. Para muchos biogeógrafos la riqueza específica es el mejor indicador de la diversidad de especies cuando se

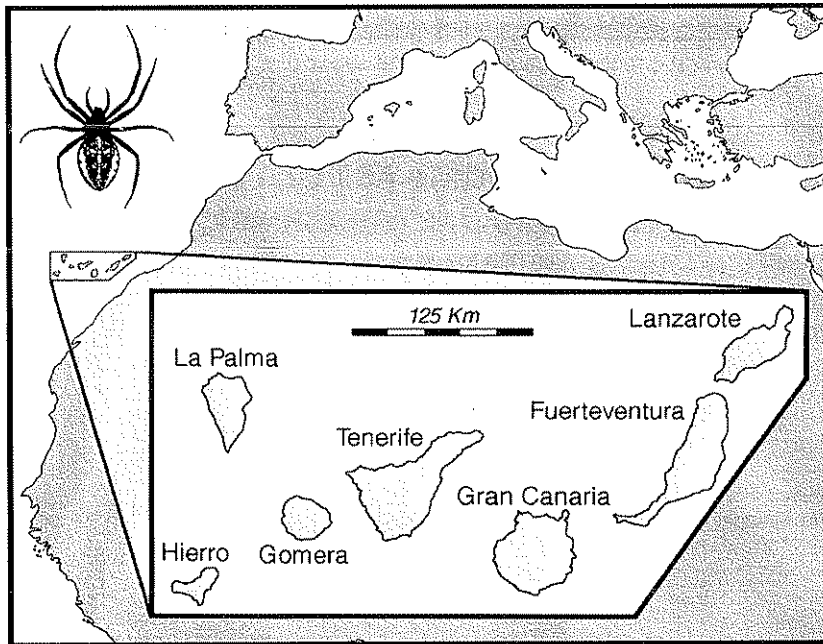


Fig. 1.- Situación geográfica del archipiélago canario dentro del Paleártico Suroccidental.

comparan distintas áreas geográficas (Brown y Gibson, 1983), de forma que riqueza y diversidad específicas son aquí considerados términos equivalentes.

En lo que se refiere a las faunas insulares, la mayoría de los estudios de diversidad de especies se basan en la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967), que considera el área y el grado de aislamiento como los factores determinantes del número de especies que habitan las islas (ver, por ejemplo, Sfenthourakis, 1996; Dennis y Shreeve, 1997; Hanski y Gyllenberg, 1997). Sin embargo, Williamson (1989) animó a buscar explicaciones para los patrones de diversidad de especies más allá de la teoría de MacArthur y Wilson, y Haila (1990) sugirió que la construcción de una visión realista de la ecología insular debería incluir el desarrollo de diferentes hipótesis alternativas sobre las dinámicas que pueden tener un papel importante en el archipiélago estudiado.

El orden Araneae es el taxón mejor representado en las islas Canarias dentro de la clase Arachnida. Desde el punto de vista morfológico constituye un grupo muy homogéneo, perfectamente adaptado a un comportamiento alimentario depredador, ya que todas las especies son carnívoras. Sin embargo, sus apetencias ecológicas son muy variadas, y ocupan los hábitats más diversos (Báez, 1984). Aunque incapaces de volar, las especies más pequeñas pueden desplazarse arrastradas por el viento, suspendidas de un hilo de seda. Esta característica es importante desde el punto de vista de la biogeografía insular por la capacidad de dispersión pasiva de larga distancia que representa. Tal vez debido a esto, las arañas se encuentran entre las especies pioneras en la colonización de islas recién formadas (Krebs, 1986). Ahora bien, la presencia de un mayor o menor número de especies en cada isla puede estar condicionado por factores diversos, como pueden ser la superficie y aislamiento de la isla, su antigüedad, las perturbaciones a las que se ha visto sometida, la estabilidad o rigurosidad de su clima, la heterogeneidad de su hábitat o la productividad de la isla.

En el presente trabajo se analiza la distribución geográfica de la diversidad de arañas en las Islas Canarias, y se ponen a prueba distintas hipótesis sobre los procesos causales que controlan tal distribución.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Las Islas Canarias están situadas frente a la costa noroccidental de África (Fig. 1) y constituyen uno de los mayores archipiélagos volcánicos, junto con las Azores y el archipiélago de las Hawaii (Schmincke, 1976). Aunque hay una gran similitud entre la génesis de las Islas Canarias y la de otras islas oceánicas, en el archipiélago Canario, de acuerdo con la edad de las rocas subaéreas, la historia eruptiva ha sido más larga y compleja, cubriendo un período de tiempo superior a los 20 millones de años, frente a los pocos millones de años de otras islas (López-Ruiz, 1985).

Las Islas Canarias gozan de un clima peculiar y heterogéneo que, según la clasificación bioclimática de Rivas-Martínez (1993), pertenece al macrobioclima Mediterráneo, bioclima extratropical que presenta al menos dos meses de aridez tras el solsticio de verano. El archipiélago está caracterizado por un clima benigno, con otoños suaves y primaveras frescas, debido, principalmente, a la influencia oceánica, la cual altera la situación climática altitudinal (Fernandopullé, 1976; Vega, 1992). El entorno oceánico influye especialmente en las zonas costeras, que se caracterizan por las escasas oscilaciones diarias y anuales de la temperatura. A su vez, la proximidad al continente africano hace que las islas puedan verse afectadas por las masas de aire continental sahariano (Quirantes-González y Pérez-González, 1991). La pluviosidad tiende a disminuir de Norte a Sur y de Oeste a Este y aumenta considerablemente en función de la altitud del relieve (Vega, 1992).

Debido a su situación geográfica, las Canarias se hallan influidas por dos motores esenciales de dispersión pasiva: los vientos alisios y la corriente oceánica de Canarias. Los vientos alisios proceden del NE y la corriente oceánica fría, conocida como corriente de Canarias, procede del norte y es consecuencia de la bifurcación de la corriente del Golfo al acercarse a las costas occidentales de Europa y África.

Las arañas

Los datos recopilados hasta el momento sobre la presencia del orden Araneae en Canarias proceden de Schmidt (1990),

Wunderlich (1991) y Arnedo et al. (1997). Dicho orden posee representantes de 140 géneros en el archipiélago, pertenecientes a 38 familias. El número total de especies supera las 400, de las cuales casi el 70% son endémicas del archipiélago (Wunderlich, 1991).

Las hipótesis explicativas

La identificación de patrones de distribución pertenece a la fase descriptiva del análisis biogeográfico (Wiens, 1989). En los patrones de distribución de la diversidad de especies se incluyen las relaciones especies-área (Gleason, 1922, 1925; Arrhenius, 1923; Connor y McCoy, 1979), los gradientes latitudinales de la riqueza de especies (Pianka, 1966), el efecto peninsular sobre el número de especies (Simpson, 1964) o las variaciones de la riqueza específica en gradientes de altitud y de aridez (Terborgh, 1971, 1977; Brown y Gibson, 1983; Blondel, 1986).

Sin embargo, el biogeógrafo no se conforma con detectar patrones de riqueza específica, sino que también intenta explicarlos a través de procesos biogeográficos. En este sentido, el patrón de distribución del número de especies es considerado como el efecto de alguna causa, histórica o ecológica.

Las causas de las tendencias geográficas de la riqueza de especies sólo pueden inferirse correctamente según un modelo hipotético-deductivo (véase Ball, 1975, Peters, 1976 y Hengeveld, 1990), en el que, a partir de determinadas hipótesis, se deducen predicciones observables sobre la relación que exhibirá el número de especies con determinadas variables ambientales que midan, a veces de forma indirecta, el efecto de la hipótesis considerada. En un paso posterior se comprobará si los datos observados concuerdan con las relaciones predichas. Si dicha concordancia se da con las relaciones predichas por varias hipótesis, aquélla que posea mayor poder predictivo será considerada la mejor hipótesis explicativa.

En el presente trabajo se ponen a prueba las siguientes hipótesis explicativas de la diversidad de especies:

1. Hipótesis del tiempo evolutivo (Pianka, 1966). Un nuevo hábitat o nicho disponible será ocupado si transcurre un tiempo suficiente para que se produzca, por evolución, la aparición de una especie apropiada. Esta hipótesis se ha comprobado relacionando el número de especies con la edad geológica de cada isla (Tabla 1).
 2. Hipótesis de la heterogeneidad de hábitat (Pianka, 1966). Propone que cuanto más heterogéneo y complejo es el ambiente físico más diversas y complejas son las comunidades animales que viven en ese ambiente. El número de ecosistemas, subregiones fitoclimáticas, series de vegetación y pisos bioclimáticos diferentes que existen en una zona, y la altitud máxima de las islas, son variables relacionadas con la heterogeneidad de hábitat (Tabla 1). La hipótesis puede comprobarse analizando la relación entre estas variables y la riqueza de especies.
 3. Hipótesis de la estabilidad climática. Esta hipótesis, defendida por Klotter (1959), asume que un ambiente climáticamente estable permite la existencia de más nichos y, por tanto, favorece el incremento de la diversidad de la fauna. El número de días de precipitación es un índice de la estabilidad climática intraanual de la lluvia. Aunque a mayores escalas geográficas la distribución de los días de
- lluvia da una mejor idea de la estabilidad climática que su número total, en áreas pertenecientes al mismo régimen climático el número de días de precipitación puede dar una estimación de la estabilidad de las lluvias. El estudio de la relación de la diversidad de especies con esta variable permite poner a prueba la hipótesis (Tabla 1).
4. Hipótesis de las perturbaciones a escala intermedia. En la naturaleza ocurren perturbaciones a distintas escalas de frecuencia y magnitud, los cuales provocan mortalidad de organismos en las comunidades afectadas. Connell (1978) sugiere que las perturbaciones de magnitud y frecuencia intermedias mantienen los mayores niveles de diversidad, al no dejar que transcurra tiempo suficiente para que tengan lugar exclusiones competitivas interespecíficas ni que las perturbaciones de gran intensidad reduzcan la diversidad. La actividad humana produce perturbaciones importantes en los sistemas naturales (Callicott et al., 1999), y su influencia ha sido estimada por medio del número de habitantes, la densidad de población, el porcentaje de superficie cultivada y la superficie total cultivada en las islas, (tabla 1). La relación entre la riqueza de especies y este tipo de variables permite confirmar o refutar la hipótesis.
 5. Hipótesis de la favorabilidad-severidad (según Richerson y Lum, 1980). Cuando los parámetros ambientales se acercan a los valores óptimos para los requerimientos fisiológicos de las especies, los organismos pueden dedicar mayor cantidad de energía, materia y genoma a los ajustes coadaptativos con otras especies. Richerson y Lum (1980) interpretan los valores medios de las variables ambientales como índices adecuados para poner a prueba la hipótesis de la favorabilidad. La precipitación media anual, el número de días de niebla, la temperatura media anual, la evapotranspiración potencial media y la duración media de la insolación son variables apropiadas para poner a prueba esta hipótesis (Tabla 1).
 6. Hipótesis de la energía. Hutchinson (1959) propuso que la energía podía determinar la riqueza específica, ya que una población requiere una cantidad mínima de energía para subsistir. Por lo tanto, el reparto de la energía disponible limita el número de poblaciones que pueden compartir dicha energía en una región particular (Connell y Orias, 1964; Brown, 1981; Wright, 1983). Por lo tanto, el número de especies está limitado por la disponibilidad de energía ambiental. Esta hipótesis puede ser contrastada analizando la relación entre el número de especies y ciertas variables relacionadas con la energía solar, como la temperatura media anual, la evapotranspiración potencial media, y la duración media de la insolación (Tabla 1).
 7. Hipótesis de la productividad de Tilman (1982). A lo largo de una gama de recursos que vaya desde extremadamente pobre a baja, el número de especies aumentará al incrementarse la disponibilidad de recursos. En una gama moderada de recursos la riqueza de especies será máxima, y disminuirá conforme el aporte de recursos sea más rico. Como predictor de la productividad ha sido utilizada la evapotranspiración real media (Tabla 1).
 8. Teoría de la biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967). La relación del número de especies con la superficie total de las islas, la distancia de éstas al continente y la distancia mínima entre islas permite refutar o confirmar la hipótesis (Tabla 1).

Tabla 1

Relación de hipótesis consideradas y variables adscritas a cada hipótesis. Abrev: abreviaturas de las variables; R.P.: Respuesta de la riqueza de especies predicha por las hipótesis con respecto a las variables (Pos: positiva; Neg: negativa).

Hipótesis	Variable	Abrev.	R.P.
Tiempo evolutivo	Edad geológica de las islas ¹	EGE	Pos.
Heterogeneidad de hábitat	Número de ecosistemas ²	NEC	Pos.
	Número de subregiones fitoclimáticas ³	NSF	Pos.
	Número de series de vegetación ³	NSV	Pos.
	Número de pisos bioclimáticos ³	NPB	Pos.
	Altitud máxima ¹	AMA	Pos.
Estabilidad climática	Número de días de precipitación ⁴	NDP	Pos.
Disturbios a escala intermedia	Número de habitantes ⁵	NHA	Pos./Neg.
	Densidad de población ⁶	DPO	Pos./Neg.
	Porcentaje de superficie cultivada ⁷	PCU	Pos./Neg.
	Superficie cultivada ⁵	SCU	Neg.
Favorabilidad/severidad	Precipitación media anual ⁸	PMA	Pos./Neg.
	Número de días de niebla ⁴	NDN	Pos./Neg.
	Temperatura media anual ⁸	TMA	Neg.
	Evapotranspiración potencial media ⁴	ETP	Neg.
	Duración media de la insolación ⁴	INS	Neg.
Energía	Temperatura media anual ⁸	TMA	Pos.
	Evapotranspiración potencial media ⁴	ETP	Pos.
	Duración media de la insolación ⁴	INS	Pos.
Productividad	Evapotranspiración real media ⁹	ETR	Pos./Neg.
Teoría de la Biogeografía de islas	Superficie total de las islas ¹	SUP	Pos.
	Distancia al continente ¹⁰	DCO	Neg.
	Distancia mínima entre islas ¹¹	DMI	Neg.

¹ Oromí & Izquierdo (1994); ² Quirantes-González y Pérez-González (1991); ³ Rivas-Martínez (1987); ⁴ Font (1983); ⁵ Instituto Canario de Estadística (1995); ⁶ DPO = NHA / SUP; ⁷ PCU = SCU • 100 / SUP; ⁸ Vega (1992); ⁹ ETR = PMA / [0.9 + (PMA² / L²)]^{1/2}, donde L = 300 + 25 • TMA + 0.05 • TMA³, (Coma, 1979); ¹⁰ The Times Atlas of the World (1988); ¹¹ Servicio Geográfico del Ejército (1975).

MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Se han analizado por separado el número total de especies (S), el número de especies de arañas endémicas del archipiélago canario (SE), el número de endemismos monoisulares (SEM) y el número de especies no endémicas (SNE) presentes en cada isla.

Se han realizado regresiones lineales para detectar respuestas monotónicas (positivas o negativas) de la riqueza de especies frente a las variables analizadas. Asimismo, se han realizado regresiones polinómicas de segundo grado para detectar respuestas unimodales. Para evitar el riesgo de que, por el gran número de hipótesis explicativas consideradas, puedan ser aceptadas hipótesis falsas debido al azar (Error Tipo I), se ha utilizado el test secuencial de Bonferroni (Rice, 1989), siguiendo los siguientes pasos: se selecciona un nivel de significación α ; se ordenan las k hipótesis analizadas ($k=8$) en función de su valor p en orden creciente; se considera que la regresión con menor p es significativa si $p = \alpha/k$; si la desigualdad no se cumple, se concluye que no existe ninguna regresión significativa, y si se cumple se considera que la regresión perteneciente a otra hipótesis con el segundo valor

p más pequeño es significativa si $p = \alpha/(k-1)$; si la desigualdad no se cumple se interrumpe el test, y si se cumple se procede con la tercera hipótesis que genere una regresión con el valor p más pequeño, esta vez considerando la regresión significativa si $p = \alpha/(k-2)$; se continúa de esta forma hasta que la inecuación $p = \alpha/(1+k-i)$ deja de encontrarse. En el presente trabajo se ha considerado $\alpha = 0,05$.

Se ha utilizado regresión múltiple por pasos para explicar la riqueza de especies mediante la combinación de varias hipótesis. Este procedimiento consiste en seleccionar la combinación de variables que explique linealmente el mayor porcentaje posible de la varianza de la riqueza de especies. Las variables se introducen en el modelo secuencialmente, siempre que explique un porcentaje de varianza parcial con un valor de $p < 0,05$. Si una variable independiente que está ya en el modelo presenta un $p > 0,1$, ésta es excluida de la ecuación. De esta forma se evita introducir en los modelos variables correlacionadas entre sí y se asegura que el efecto de una variable introducida en los modelos es independiente de los efectos producidos por las otras.

Tabla 2

VARIABLES que intervienen en aquellas regresiones lineales en las que $p < 0,05$ Pos.: regresión positiva; Neg.: regresión negativa. i: lugar que ocupa la variable en orden creciente de p; $\alpha/(1+k-i)$: nivel de significación considerado para cada variable, según el test de Bonferroni secuencial ($\alpha=0,05$; $k=8$); *: regresión significativa tras aplicar el test de Bonferroni secuencial; (n.s.): regresión no significativa tras aplicar el test de Bonferroni secuencial (las regresiones siguientes se consideran no significativas). Abreviaturas de las variables como en la tabla 1.

	Variable	Signo	r ²	p	i	$\alpha/(1+k-i)$
Número total de especies de arañas	NEC	Pos.	0,9424	0,0003*	1	0,0062
	AMA	Pos.	0,7568	0,0109(n.s.)	2	0,0071
	NSV	Pos.	0,7517	0,0115	3	
	NSF	Pos.	0,6292	0,0333	4	
	NHA	Pos.	0,6253	0,0342	5	
Número de especies de arañas endémicas	NEC	Pos.	0,8841	0,0016*	1	0,0062
	NSV	Pos.	0,7267	0,0148(n.s.)	2	0,0071
	AMA	Pos.	0,7073	0,0177	3	
	TMA	Neg.	0,6124	0,0375	4	
	NHA	Pos.	0,5863	0,0448	5	
	SCU	Pos.	0,5724	0,0490	6	
Número de especies de arañas endémicas monoinsulares	NEC	Pos.	0,8672	0,0023*	1	0,0062
	NSV	Pos.	0,7306	0,0143(n.s.)	2	0,0071
	AMA	Pos.	0,6960	0,0196	3	
	NHA	Pos.	0,6370	0,0314	4	
	SCU	Pos.	0,6316	0,0327	5	
	TMA	Neg.	0,6105	0,0380	6	
Número de especies de arañas no endémicas	NEC	Pos.	0,9250	0,0005*	1	0,0062
	NSF	Pos.	0,8457	0,0034*	2	0,0071
	AMA	Pos.	0,7484	0,0119(n.s.)	3	0,0083
	NDN	Pos.	0,7073	0,0177	4	
	NDP	Pos.	0,6960	0,0196	5	
	NSV	Pos.	0,6934	0,0201	6	
	NHA	Pos.	0,6144	0,0370	7	

RESULTADOS

Análisis de la riqueza de especies de arañas

Se han encontrado regresiones lineales con $p < 0,05$ del número de especies de arañas (S) frente a cinco variables diferentes (Tabla 2). Sin embargo, sólo el número de ecosistemas (NEC) ha superado el test de Bonferroni secuencial (Tabla 2; Fig. 2a), resultando en la siguiente función:

$$S = -25,5985 + 21,6780 \cdot NEC$$

$$R^2 = 0,9424; p = 0,0003$$

donde NEC está relacionada positivamente con el número de especies. No se obtenido ninguna regresión unimodal con $p < 0,05$. Por tanto, los resultados obtenidos aluden a una única hipótesis explicativa para la riqueza de especies de arañas en las Islas Canarias: la "heterogeneidad de hábitat" (Tabla 1).

Sin embargo, la aplicación de regresión múltiple por pasos combina el número de ecosistemas (NEC) y la evapotranspiración potencial media (ETP), que son incluidas en el modelo por este orden, generando la siguiente ecuación (Fig. 2b):

$$S = 259,5682 + 19,2610 \cdot NEC - 0,2900 \cdot ETP$$

$$R^2 = 0,9834; p = 0,0003$$

Por tanto, esta función explica el 98,34% de la varianza del número de especies en las Islas Canarias. La hipótesis

"heterogeneidad de hábitat" explica el 94,24% de la varianza de la riqueza total de especies de arañas en Canarias como un efecto positivo de la variabilidad de los ecosistemas que existe en cada isla sobre el número de especies de arañas. Esta relación se complementa en un 4,1% por la hipótesis "favorabilidad/severidad", traducida en un empobrecimiento de la fauna de arañas en las islas con niveles más altos de evapotranspiración debido a un estrés climático.

Análisis de la riqueza de especies de arañas endémicas del archipiélago canario

Si se considera el nivel de significación $p < 0,05$, seis de las variables consideradas generan modelos de regresión lineal con $p < 0,05$ para explicar el número de especies de arañas endémicas del archipiélago canario (SE); sin embargo, sólo el número de ecosistemas (NEC) supera el test de Bonferroni secuencial (Tabla 2; fig. 3a), resultando en la siguiente función:

$$SE = -36,0682 + 14,4886 \cdot NEC$$

$$R^2 = 0,8841; p = 0,0016$$

Las regresiones polinómicas de segundo grado no generan ningún modelo unimodal con $p < 0,05$. Por tanto, la hipótesis que permite explicar la riqueza de especies de arañas endémicas del archipiélago es la "heterogeneidad de hábitat" (Tabla 1).

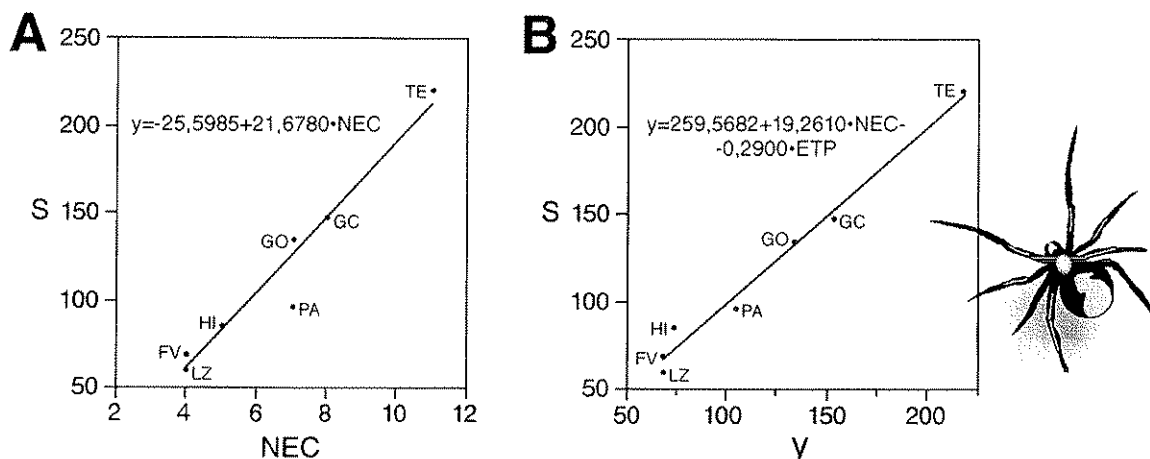


Fig. 2.- Representación gráfica de las regresiones significativas de la riqueza de especies de arañas (S) del archipiélago canario A) sobre el número de ecosistemas (NEC) y B) sobre la combinación lineal del número de ecosistemas (NEC) y la evapotranspiración potencial media (ETP). TE: Tenerife; GC: Gran Canaria; GO: Gomera; PA: La Palma; HI: Hierro; FV: Fuerteventura; LZ: Lanzarote.

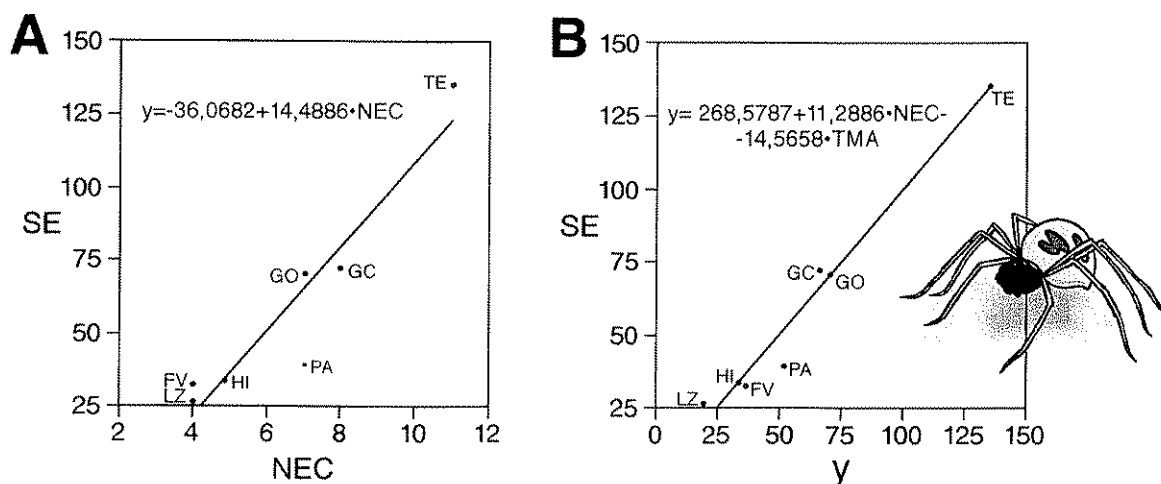


Fig. 3.- Representación gráfica de las regresiones significativas de la riqueza de especies de arañas endémicas (SE) del archipiélago canario A) sobre el número de ecosistemas (NEC) y B) sobre la combinación lineal del número de ecosistemas (NEC) y la temperatura media anual (TMA). TE: Tenerife; GC: Gran Canaria; GO: Gomera; PA: La Palma; HI: Hierro; FV: Fuerteventura; LZ: Lanzarote.

La regresión múltiple combina en este caso el número de ecosistemas (NEC) y la temperatura media anual (TMA), incluidas en el modelo por este orden, generando la siguiente ecuación (Fig. 3b):

$$SE = 268,5787 + 11,2886 \cdot NEC - 14,5658 \cdot TMA$$

$$R^2 = 0,9707; p = 0,0009$$

Por tanto, la hipótesis "heterogeneidad de hábitat" explica el 88,41% de la varianza de la riqueza de especies endémicas del archipiélago, una vez más complementada en un 8,66% por la hipótesis "favorabilidad/severidad", que refleja un menor número de especies en las islas con mayor temperatura.

Análisis de la riqueza de especies de arañas endémicas de distribución monoinsular

El número de especies endémicas monoinsulares (SEM) presenta regresiones lineales con $p < 0,05$ frente a seis variables diferentes (Tabla 2), de las que sólo el número de ecosistemas (NEC) ha superado el test de Bonferroni (Tabla 2, Fig. 4a), con la siguiente función:

$$SEM = -46,8561 + 11,9129 \cdot NEC$$

$$R^2 = 0,8672; p = 0,0023$$

No existen regresiones polinómicas de segundo grado unimodales con $p < 0,05$. Se deduce así un efecto positivo de la "heterogeneidad de hábitat" sobre el número de especies de arañas endémicas monoinsulares (Tabla 1).

Se ha obtenido el siguiente modelo de regresión múltiple por pasos, que combina, por este orden de importancia, el número de ecosistemas (NEC) y la precipitación media anual (PMA) (Fig. 4b):

$$SEM = -39,3679 + 15,4755 \cdot NEC - 0,0831 \cdot PMA$$

$$R^2 = 0,9664; p = 0,0011$$

Una mayor "heterogeneidad de hábitat" favorece entonces la existencia de un mayor número de especies de arañas endémicas de distribución monoinsular, el cual se ve desfavorecido, de forma secundaria, ante niveles altos de precipitación (hipótesis "favorabilidad/severidad"). La hipótesis de la heterogeneidad de hábitat explica un 86,72% de la varianza del número de endemismos monoinsulares,

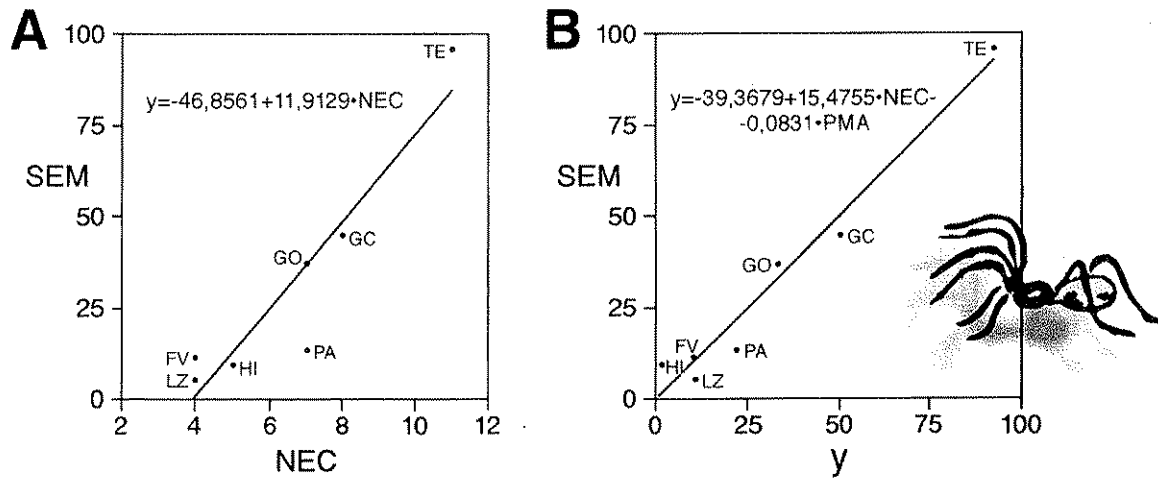


Fig. 4.- Representación gráfica de las regresiones significativas de la riqueza de especies de arañas endémicas de distribución monoinsular (SEM) A) sobre el número de ecosistemas (NEC) y B) sobre la combinación lineal del número de ecosistemas (NEC) y la precipitación media anual (PMA). TE: Tenerife; GC: Gran Canaria; GO: Gomera; PA: La Palma; HI: Hierro; FV: Fuerteventura; LZ: Lanzarote.

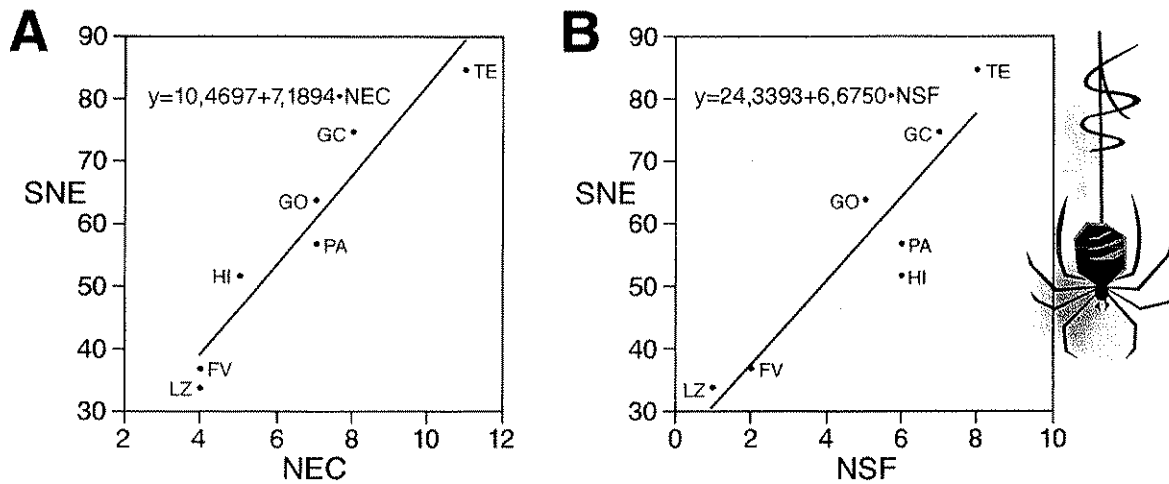


Fig. 5.- Representación gráfica de las regresiones significativas de la riqueza de especies de arañas no endémicas (SNE) del archipiélago canario A) sobre el número de ecosistemas (NEC) y B) sobre el número de subregiones fitoclimáticas (NSF). TE: Tenerife; GC: Gran Canaria; GO: Gomera; PA: La Palma; HI: Hierro; FV: Fuerteventura; LZ: Lanzarote.

mientras que la hipótesis de la favorabilidad/severidad explica un 9,92 % adicional.

Análisis de la riqueza de especies de arañas no endémicas

Siete de las variables consideradas permiten generar un modelo de regresión lineal con $p < 0,05$, si bien sólo dos de ellas, el número de ecosistemas (NEC) y el número de subregiones fitoclimáticas (NSF), superan el test de Bonferroni secuencial (Tabla 2; Fig. 5), generando las siguientes funciones:

$$SNE = 10,4697 + 7,1894 \cdot NEC$$

$$R^2 = 0,9250; p = 0,0005$$

$$SNE = 24,3393 + 6,6750 \cdot NSF$$

$$R^2 = 0,8457; p = 0,0034$$

donde tanto NEC como NSF presentan una relación positiva con el número de especies de arañas no endémicas. Ambas variables corroboran la hipótesis "heterogeneidad de hábitat" para explicar la riqueza de tales especies (Tabla 1). Por otra parte, la distancia de las islas al continente (DCO) permite

construir un modelo de regresión unimodal con $p < 0,05$, pero dicha regresión no resulta significativa tras la aplicación del test de Bonferroni secuencial.

El resultado obtenido tras aplicar regresión múltiple por pasos genera el mismo modelo de regresión descrito para el número de especies no endémicas sobre el número de ecosistemas (NEC), sin que dicho modelo sea mejorado significativamente mediante la incorporación al mismo de otras variables. La heterogeneidad de hábitat explica así un 92,5 % de la varianza del número de especies no endémicas presentes en cada isla.

DISCUSIÓN

Heterogeneidad de hábitat insular y riqueza de especies de artrópodos

Tanto para el número total de especies de arañas como para todos los subgrupos de especies analizados, la mejor hipótesis explicativa es la de la heterogeneidad de hábitat. Esto sugiere que las arañas tienden a ser específicas de cada tipo de hábitat, en este caso de cada tipo de ecosistema, de manera que cuanto

más tipos de hábitats existen en una isla, mayor número de especies de arañas se encontrarán en ella. Esta tendencia a la especificidad de hábitat parece no diferir entre las especies endémicas y no endémicas, ni entre los endemismos monoinisulares o los presentes en varias islas.

Estos resultados concuerdan con los encontrados por Webb et al. (1984) para las 158 especies de arañas presentes en 22 brezales fragmentados en Inglaterra. Estos autores no encontraron relación entre el número de especies de arañas y el área de los fragmentos de brezales, pero sí una tendencia a incrementarse el número de especies en los fragmentos rodeados de una vegetación estructuralmente más diversa.

Nuestros resultados concuerdan también con los encontrados por Becker (1992) y por Owen y Smith (1993) al analizar la diversidad de otros grupos de artrópodos en las Islas Canarias. Becker (1992) estudió la diversidad de heterópteros y coleópteros (herbívoros y carnívoros) de las Islas Canarias y la comparó con la riqueza específica de plantas, a la que consideraba muy relacionada con la heterogeneidad de hábitat. Este autor encontró que la riqueza de especies tanto de los heterópteros como de los coleópteros, herbívoros y carnívoros, correlaciona significativamente con la riqueza específica de plantas. Owen y Smith (1993) estudiaron la fauna de mariposas en las Azores, Madeira y Canarias y hallaron que el número de especies y el número de formas endémicas en cada isla está positivamente correlacionado con la diversidad de la vegetación.

También la heterogeneidad de hábitat ha sido considerada importante para otros grupos de artrópodos en otros archipiélagos. Kuschel (1990) estudió en las islas subantárticas del sur del Pacífico la fauna de insectos y de plantas y encontró que el número de especies de insectos (coleópteros + dípteros + lepidópteros) depende principalmente del número de especies de plantas. Sfenthourakis (1996) también encontró que la heterogeneidad de hábitat parece ser el principal factor determinante de la riqueza específica de las cochinillas terrestres en el archipiélago Egeo.

Así pues, la heterogeneidad de hábitat parece ser una fuente importante de diversidad insular, no solo en arañas, sino también en lo que a otros grupos de artrópodos se refiere.

Relaciones entre el área y la heterogeneidad de hábitat

Para las arañas de Canarias no se ha encontrado ninguna relación significativa entre el número de especies y el área de las islas, de la misma forma que no la encontraron Webb et al. (1984) en los brezales ingleses. De hecho, la heterogeneidad de hábitat puede ser una de las causas de la relación especies-área cuando ésta se presenta, y no sólo las tasas de colonización y extinción propuestas por MacArthur y Wilson (Connor y McCoy, 1979).

Otros autores han analizado el número de especies por isla para diversos grupos de artrópodos siguiendo fundamentalmente

el modelo de MacArthur y Wilson, tanto en las Islas Canarias (ver, por ejemplo, Oromí, 1982; Sergel y Báez, 1990) como en otros archipiélagos (Espadaler y Rodà, 1984; Järvinen y Ranta, 1987; Borges, 1992; Dennis y Shreeve, 1997).

De los trabajos realizados en Canarias, sólo Sergel y Báez (1990) analizaron la influencia de la heterogeneidad de hábitat junto con la del área sobre la diversidad de diversos grupos de insectos y encontraron que la heterogeneidad de hábitat incrementa la riqueza de especies si el efecto del área es eliminado.

En otros archipiélagos, Espadaler y Rodà (1984) encontraron que el número de especies de hormigas en 36 islas mediterráneas se explicaba mejor por las diferencias de altitud máxima que por las diferencias en superficie. Por otra parte, Järvinen y Ranta (1987) demostraron que, aunque Itämiés (1983) encontró correlaciones entre el área de las islas del Báltico norte y el número de especies de lepidópteros, la diversidad de mariposas está mejor explicada por el número de especies de plantas. Otros autores han obtenido resultados más dispares. Borges (1992) estudió el número total de especies de coleópteros de las Azores, así como las especies autóctonas, las especies endémicas y las especies endémicas monoinisulares, en relación con el área, la distancia al continente, la altitud y la edad geológica. Con el área todos los grupos, menos las especies endémicas monoinisulares, presentaban relación significativa; con la distancia al continente sólo es significativa la relación con los endemismos monoinisulares; con la edad geológica la única relación no significativa se da con el número total de especies. De todas las regresiones significativas la mejor se da entre la edad geológica y las especies endémicas monoinisulares. Por último, Dennis y Shreeve (1997) relacionaron la riqueza específica de mariposas de 73 pequeñas islas británicas con el área de la isla, con el aislamiento y con el tamaño de la fuente de especies, y encontraron que la riqueza específica se corresponde de forma estrecha únicamente con el tamaño de la fuente.

El efecto de la energía ambiental y de la precipitación

Para el número total de especies de arañas y para el número de especies de arañas endémicas del archipiélago canario, se ha detectado una influencia secundaria negativa de la energía ambiental. Esto podría deberse a que niveles elevados de temperatura o de evapotranspiración potencial provoquen un estrés ambiental sobre las especies de arañas, al resultar excesivos para los requerimientos fisiológicos de estos organismos.

Más intrigante resulta el efecto secundario negativo de la precipitación sobre el número de especies endémicas monoinisulares, ya que ninguna de las hipótesis analizadas predice una relación negativa del número de especies con la precipitación.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNEDO, M. A., OROMÍ, P. & RIBERA, C., 1997. Radiation of the genus *Dysdera* (Araneae, Haplogynae, Dysderidae) in the Canary Islands: The western islands. *Zoologica Scripta*, **25**: 241-274.
- ARRHENIUS, O., 1923. On the relation between species and area - a reply. *Ecology*, **4**: 90-91.
- BÁEZ, M., 1984. Los Artrópodos. En: J. J. BACALLADO (ed.) *Fauna (marina y terrestre) del archipiélago canario*. Edirca Ediciones, Las Palmas de Gran Canaria: 101-254.
- BALL, I. R., 1975. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, **24**: 407-430.
- BECKER, P., 1992. Colonization of islands by carnivorous and herbivorous Heteroptera and Coleoptera: effects of island area, plant species richness, and "extinction" rates. *J. Biogeogr.*, **19**: 163-171.
- BLONDEL, J., 1986. *Biogéographie évolutive*. Ed. Masson, Paris.
- BORGES, P. A. V., 1992. Biogeography of the azorean coleoptera. *Boln. Mus. Mun. Funchal*, **44**(237): 5-76.
- BROWN, J. H., 1981. Two decades of homage to Santa Rosalía: toward a general theory of diversity. *Am. Zool.*, **21**: 877-888.
- BROWN, J. H. & GIBSON, A. C., 1983. *Biogeography*. Mosby, St. Louis.
- CALLICOTT, J. B., CROWDER, L. B. & MUMFORD, K., 1999. Current normative concepts in conservation. *Conserv. Biol.*, **13**: 22-35.
- CONNELL, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**: 1302-1310.
- CONNELL, J. H. & ORIAS, E., 1964. The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.*, **98**: 399-414.
- CONNOR, E. F. & MCCOY, E. D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, **113**: 791-833.
- DENNIS, R. L. H. & SHREEVE, T. G., 1997. Diversity of butterflies on British islands: ecological influences underlying the roles of area, isolation and the size of the faunal source. *Biological Journal of the Linnean Society*, **60**: 257-275.
- ESPADALER, X. & RODÀ, F., 1984. Formigues (Hymenoptera, Formicidae) de la Meda Gran. En: J. ROS, I. OLIVELLA & J. M. GILI (eds.), *Els sistemes naturals de les Illes Medes*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona: 245-254.
- FERNANDOPULLÉ, D., 1976. Climatic characteristic of the Canary Islands. En: G. KUNKEL (ed.), *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 185-206.
- FONT, I., 1983. *Atlas climático de España*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- GLEASON, H. A., 1922. On the relation between species and area. *Ecology*, **3**: 158-162.
- GLEASON, H. A., 1925. Species and area. *Ecology*, **6**: 66-74.
- HAILA, Y., 1990. Toward an ecological definition of an island: a northwest European perspective. *J. Biogeogr.*, **17**: 561-568.
- HANSKI, I. & GYLLENBERG, M., 1997. Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science*, **275**: 397-400.
- HENGEVELD, R., 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUTCHINSON, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalía, or why are there so many kinds of animals?. *Am. Nat.*, **93**: 145-159.
- INSTITUTO CANARIO DE ESTADÍSTICA, 1995. *Anuario Estadístico de Canarias*. [Http://www.istac.rcanaria.es](http://www.istac.rcanaria.es).
- ITÄMIES, J., 1983. Factors contributing to the succession of plants and Lepidoptera on the islands off Rauma, SW Finland. *Acta Univ. Ouluensis A 142 Biol.*, **18**: 1-48.
- JÄRVINEN, O. & RANTA, E., 1987. Patterns and processes in species assemblages on Northern Baltic islands. *Ann. Zool. Fennici*, **24**: 249-266.
- KLOFFER, P. H., 1959. Environmental determinants of faunal diversity. *Am. Nat.*, **93**: 337-342.
- KREBS, C. J., 1986. *Ecología*. Ediciones Pirámide, S.A., Madrid.
- KUSCHEL, G., 1990. Biogeographic aspects of the subantarctic islands. En: *International Symposium on: Biogeographical aspects of insularity*, Rome, 18-22 mayo 1987. *Atti dei Convegni Linnei*, **85**: 575-591.
- LÓPEZ-RUIZ, J., 1985. El volcanismo de las Islas Canarias. *Mundo Científico*, **17**: 892-900.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- OROMÍ, P., 1982. Los tenebriónidos de las Islas Canarias. Instituto de Estudios Canarios, Tomo I. (Ciencias), Volumen 50 Aniversario: 265-292.
- OROMÍ, P. & IZQUIERDO, I., 1994. Canary Islands. Encyclopaedia Biospeologica, Tome I, Soc. de Biospeologie, Bucarest: 631-639.
- OWEN, D. F. & SMITH, D. A. S., 1993. The origin and history of the butterfly fauna of the North Atlantic Islands. *Boln. Mus. Mun. Funchal*, Supl. 2: 211-241.
- PETERS, R. H., 1976. Tautology in evolution and ecology. *Am. Nat.*, **110**: 1-12.
- PIANKA, E. R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, **100**: 33-46.
- QUIRANTES-GONZÁLEZ, F. & PÉREZ-GONZÁLEZ, R., 1991. Canarias. Parte 2. En: *Geografía de España*, Volumen 8. Editorial Planeta, Barcelona: 411-589.
- RICE, W. R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**: 223-225.
- RICHERSON, P. J. & LUM, K., 1980. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. *Am. Nat.*, **116**: 504-536.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. 1:400.000, ICONA, Madrid.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1993. Clasificación bioclimática de la Tierra. *Folia Botanica Matritensis*, **10**: 1-23.
- SCHMIDT, G., 1990. Zur Spinnenfauna der Kanaren, Madeiras und der Azoren. *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A.*, **46**: 1-46.
- SCHMINCKE, H.-U., 1976. The geology of the Canary Islands. En: G. Kunkel (ed.) *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 67-84.
- SERTEL, R. & BÁEZ, M., 1990. On the Biotic Diversity of Eastern Atlantic Islands and its Implication for the Theory of Island Biogeography. *Courier Forsch.-Inst. Seckenberg*, **129**: 25-41.
- SERVICIO GEOGRÁFICO DEL EJÉRCITO, 1975. Mapa militar de España, escala 1:800.000. S.E.E., Madrid.
- SFENTHOURAKIS, S., 1996. The species-area relationship of terrestrial isopods (Isopoda; Oniscidea) from the Aegean archipelago (Greece): a comparative study. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **5**: 149-157.
- SIMPSON, G. G., 1964. Species density of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, **13**: 57-73.
- TERBORGH, J., 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology*, **52**: 22-40.
- TERBORGH, J., 1977. Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*, **58**: 1007-1019.
- THE TIMES ATLAS OF THE WORLD, 1988. Times Book, London.
- TILMAN, D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- VEGA, R. D., 1992. *La meteorología en las Islas Canarias*. Canarias Copypress, Santa Cruz de Tenerife.
- WEBB, N. R., CLARKE, R. T. & NICHOLAS, J. T., 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna*-heathland: effects of surrounding vegetation. *J. Biogeogr.*, **11**: 41-46.
- WIENS, J. A., 1989. The ecology of birds communities. 2. Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILLIAMSON, M., 1989. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. *J. Biogeogr.*, **16**: 3-4.
- WRIGHT, D. H., 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, **41**: 496-506.
- WUNDERLICH, J., 1991. Die Spinnen-Fauna der Makaronesischen Inseln. *Beiträge zur Araneologie*, **1**: 1-619.