
Trabajo fin de Máster

Máster en Biodiversidad Terrestre y Conservación en Islas (2023-2025)

ANÁLISIS DEL PATRÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA DIVERSIDAD DE ARAÑAS EN EL PARQUE NACIONAL DEL TEIDE



Jorge Lobato Menéndez

Nuria Macías Hernández

Daniel Basilio Suárez Ramos

INTRODUCCIÓN	4
OBJETIVOS	6
MATERIAL Y MÉTODOS	6
Muestreos de campo.....	6
Trampas de intercepción	7
Sistemas activos	8
Extracción, amplificación y secuenciación de ADN.....	9
Reconstrucción del árbol filogenético.....	10
Matriz de datos funcionales	11
Cálculo de los índices de diversidad taxonómica (TD), filogenética (PD) y funcional (FD).....	13
Análisis estadísticos	15
Cálculo de la beta diversidad taxonómica (β TD), filogenética (β PD) y funcional (β FD).....	16
RESULTADOS	17
Diversidad taxonómica	17
Diversidad filogenética	21
Diversidad funcional.....	23
Diversidad Beta	25
DISCUSIÓN	28
CONCLUSIONES	33
BIBLIOGRAFÍA	34

RESUMEN

El presente estudio utiliza datos de muestreos realizados en el Parque Nacional del Teide en 1995 y 2024 para comparar la comunidad de arañas mediante tres dimensiones de diversidad: taxonómica (TD), filogenética (PD) y funcional (FD). Los resultados revelan una notable pérdida de riqueza de especies entre ambos períodos, pero no se hallaron cambios significativos en PD ni FD. Muchos de los rasgos funcionales de arañas están conservados a nivel de familia, por lo que la alta tasa de reemplazamiento de especies entre años de muestreo se amortigua. Los resultados obtenidos son fundamentales para el diseño de medidas de gestión efectivas en el Parque Nacional del Teide.

ABSTRACT

The present study uses data from samplings conducted in Teide National Park in 1995 and 2024 to compare the state of spider community diversity through three dimensions of diversity: taxonomic (TD), phylogenetic (PD), and functional (FD). The results reveal a notable loss of species richness between the two periods; however, no significant changes were found in PD or FD. Many functional traits of spiders are conserved at the family level, so the high species turnover rate is buffered. The findings are crucial for designing effective management strategies in Teide National Park.

INTRODUCCIÓN

La defaunación, o pérdida acelerada de especies animales, es uno de los principales desafíos que enfrentan los ecosistemas. Ceballos *et al.* (2015) indican que la tasa de extinción de vertebrados durante los últimos 100 años es 100 veces mayor que la tasa de extinción de fondo, entendida como la velocidad natural y constante a la que las especies se extinguen en ausencia de eventos catastróficos o perturbaciones antrópicas significativas. Esto ha llevado a un buen número de autores a sugerir que nos enfrentamos a la “sexta extinción” o “extinción del Antropoceno” (Ceballos *et al.*, 2015; Pimm *et al.*, 2014). Sin embargo, es fundamental destacar que la investigación en extinciones tiene un marcado sesgo a favor de vertebrados y de especies de interés comercial (Worm *et al.*, 2006; Cowie *et al.*, 2022; Hortal *et al.*, 2015). Los vertebrados, especialmente los mamíferos, suelen captar una mayor cantidad de recursos y fondos para investigación en comparación con otros grupos taxonómicos. Este sesgo se debe en gran medida, al menor interés público hacia especies que, pese a representar una fracción significativamente mayor de la biodiversidad global, son menos carismáticas o más difíciles de estudiar y monitorear (Hortal *et al.*, 2015). Un ejemplo claro de este desequilibrio se observa en los arácnidos; de las más de 53.000 especies descritas (World Spider Catalog, 2025), solo se ha evaluado el estado de conservación de 4.154, lo que representa apenas un 8% del total de especies (Milano, 2021). En contraste, el 100% de las aproximadamente 11.000 especies de aves conocidas han sido evaluadas (Janicki *et al.*, 2022). Esta disparidad refleja, principalmente, el escaso conocimiento disponible sobre los patrones espaciales y temporales de abundancia y dinámica poblacional de muchos invertebrados (Cardoso *et al.*, 2011a). Como resultado, nuestro conocimiento sobre vastos grupos animales, especialmente los invertebrados, presenta aún grandes vacíos, lo que limita significativamente nuestra capacidad para conservar la biodiversidad.

En los últimos años el esfuerzo de conservación en artrópodos ha aumentado considerablemente, evidenciando una disminución dramática en la abundancia de insectos a nivel global (Seibold *et al.*, 2019; Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019). Sánchez-Bayo y Wyckhuys (2019) reportan que más del 40% de las especies evaluadas de insectos se encuentran en algún grado de amenaza. Por otra parte, Hallmann *et al.* (2017) reportan un declive del 75% de los insectos voladores en áreas protegidas alemanas entre 1990 y 2017. En los ecosistemas insulares este peligro es más notorio, ya que los artrópodos enfrentan amenazas inherentes a la insularidad, como la limitada capacidad de dispersión, la susceptibilidad a especies invasoras o la fragilidad de hábitats altamente especializados (Reaser *et al.*, 2007). En este contexto, la falta de monitoreo y recursos dedicados a artrópodos en islas no solo agrava su vulnerabilidad, sino que pone en peligro la integridad del conjunto de la red trófica, donde estos organismos desempeñan funciones clave (Cardoso *et al.*, 2025). Este riesgo se amplifica en ambientes extremos

como las zonas de alta montaña, que actúan como "islas dentro de islas" al albergar comunidades biológicas únicas adaptadas a condiciones específicas de altitud y clima. En este contexto, el Parque Nacional del Teide, un enclave de alta montaña situado en Tenerife (Islas Canarias), representa un laboratorio natural para estudiar el declive de las poblaciones de artrópodos. Durante los años 1995 y 1996 se realizó un estudio exhaustivo de las comunidades de invertebrados del Parque (Oromí *et al.*, 2002). Sin embargo, a lo largo de los últimos 30 años no se ha vuelto a realizar ningún estudio sobre la comunidad de invertebrados. El presente trabajo analiza cómo la diversidad de arañas, un grupo clave para el funcionamiento de los ecosistemas, ha cambiado en este entorno a lo largo de casi tres décadas, comparando datos de muestreos realizados en 1995 y 2024. Las arañas desempeñan funciones esenciales como la regulación de plagas agrícolas, el control de especies invasoras y la mitigación de enfermedades transmitidas por insectos. Además, contribuyen al reciclaje de nutrientes, sirven como alimento para otros depredadores, y generan beneficios culturales y educativos significativos. Su papel en la salud de los ecosistemas las convierte en indicadores clave de biodiversidad y proveedoras de servicios ecosistémicos cruciales para el bienestar humano (Cardoso *et al.*, 2025).

Para entender cómo ha cambiado la comunidad de arañas en estos últimos 30 años, en el presente estudio se analizan los diferentes componentes de la biodiversidad taxonómica, filogenética y funcional. La diversidad taxonómica se refiere a la diversidad de especies presentes en una comunidad, generalmente estimada como riqueza de especies. Tiene limitaciones, ya que las comunidades están compuestas por especies con diferentes historias evolutivas (Webb *et al.*, 2002; Graham y Fine, 2008), y que poseen diferentes funciones ecológicas (Villéger *et al.*, 2012, 2013). La diversidad filogenética incorpora información sobre la historia evolutiva de las especies, revelando qué especies están evolutivamente más cercanas dentro de una comunidad (Fine y Kembel, 2011). Según Wei *et al.* (2025), esta dimensión es crucial para entender cómo las especies han respondido a procesos históricos y perturbaciones ambientales recientes. La diversidad funcional se centra en los rasgos biológicos de las especies (como tamaño corporal, dieta o comportamiento) que afectan directamente su papel en el ecosistema (Petchey y Gaston, 2006; Schmera *et al.*, 2017). La diversidad funcional puede ser más informativa que la taxonómica o filogenética cuando se trata de evaluar la capacidad de un ecosistema para mantener servicios ecosistémicos bajo condiciones cambiantes. Por ejemplo, dos especies pueden ser taxonómicamente distintas, pero funcionalmente redundantes si desempeñan roles similares en el ecosistema. Esta redundancia puede amortiguar el impacto de la pérdida de especies sobre el funcionamiento del ecosistema (Schmera *et al.*, 2017). En este trabajo se prevé que la comunidad de arañas haya sufrido una reducción de riqueza a lo largo de estas tres décadas. Asimismo, se espera una disminución de la diversidad filogenética y funcional de la comunidad. Estas hipótesis se sustentan en el previsible efecto negativo del aumento de temperaturas (Martín-Esquivel

et al., 2021) y en la alteración y regresión de la comunidad vegetal (Martín-Esquivel et al., 2020) acaecidas a lo largo de los últimos años en el Parque Nacional del Teide.

OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio es comparar la biodiversidad de la comunidad de arañas del Parque Nacional del Teide entre dos años: 1995 y 2024. La biodiversidad se estudiará a partir de tres dimensiones: diversidad taxonómica (TD), filogenética (PD) y funcional (FD). Los objetivos específicos de este estudio son:

1. Caracterizar la diversidad taxonómica (TD), filogenética (PD) y funcional (FD) de la comunidad de arañas en el P.N. Teide en dos años de estudio (1995 y 2024).
2. Caracterizar la beta diversidad taxonómica (β TD), filogenética (β PD) y funcional (β FD) entre las diferentes localidades del parque en dos años de estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreos de campo

La metodología de muestreo se basa en la realizada por Oromí et al. (2002), aunque ha sido simplificada en aras de conseguir un esfuerzo de muestreo asumible y replicable en un futuro. Es por ello que, las 21 estaciones de Oromí et al. (2002) han sido reducidas a 12 (Figura 1), por la dificultad técnica que suponía su acceso o por la proximidad entre estaciones.

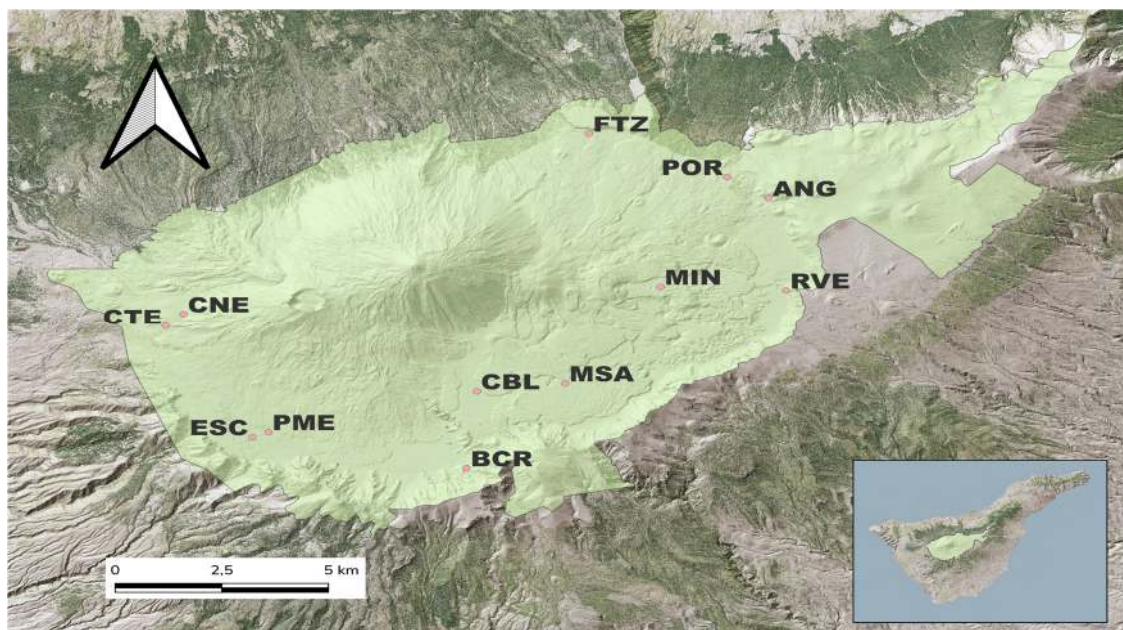


Figura 1. Mapa de las estaciones de muestreo en 2024. De izquierda a derecha se observan: Cruz de Tea (CTE), Cuevas Negras (CNE), Escobonal de Boca Tauce (ESC), Pedro Méndez (PME), Barranco del Riachuelo (BCR), Cañada Blanca (CBL), Malpaís del Sanatorio (MSA), Minas de San José (MIN), Risco Verde (RVE), Arenas Negras (ANG), El Portillo (POR) y Fortaleza (FTZ). El polígono verde delimita el área que abarca el Parque Nacional del Teide.

El protocolo de muestreo comprende diferentes tipos de muestreo, realizados en dos estaciones del año (primavera y otoño) y que pueden agruparse en: pasivos con trampas de intercepción y sistemas activos de captura (Figura 2).

Trampas de intercepción

- Trampas de caída (*pitfall*) con cebo. Es una técnica muy eficaz para animales epiedáficos. Se emplearon vasos de plástico de 7 cm de profundidad, 5,5 cm de diámetro y un volumen de 100 ml. Los vasos de plástico se enterraron en el suelo de forma que la parte superior del vaso coincidía con la superficie del suelo. Se añadió un cebo (hígado de ternera) y líquido de Turquin (1 l de cerveza, 10 g de hidrato de cloral, 5 ml de ácido acético y 2 ml de formol; en 2024 el formol se sustituyó por propilenglicol) para conservar los ejemplares. La trampa se cubre con una piedra para minimizar la evaporación del líquido y atraer a los artrópodos que buscan cobijo bajo la piedra (Figura 2.1). Se coloraron 6 trampas de caída por estación de muestreo que permanecieron activas durante 4 días.
- Trampas plato de colores (*pan traps*). Se trata de bandejas de colores llamativos para los invertebrados (azul, blanco y amarillo). Son de poca profundidad y contienen propilenglicol (Figura 2.2). Se colocaron 3 tripletes por estación. Solo se utilizaron en los muestreos de 2024. Permanecieron activas durante 4 días.
- Trampa Window. Consiste en una lámina de acetato transparente de 100x70 cm que actúa como pantalla de intercepción y unas cubetas de recepción que se disponen bajo ella en el suelo. Las cubetas contienen agua con detergente para romper la tensión superficial y así evitar que se escapen ejemplares al caer en la cubeta (Figura 2.3). Debido a la dificultad logística, esta trampa sólo se utilizó en los muestreos de 1995. Se colocó una trampa por estación durante un período de 4 días.
- Trampas Malaise. Diseñada para la captura de artrópodos voladores y especialmente eficaz para himenópteros y dípteros. Consiste en una malla en forma de tienda de campaña con tabiques centrales y sin paredes laterales, de forma que los animales voladores que chocan con la malla son dirigidos hacia la parte superior, donde caen a un tubo colector que contiene propilenglicol (Figura 2.4). Se colocó una trampa por estación de muestreo que permaneció activa durante 4 días.

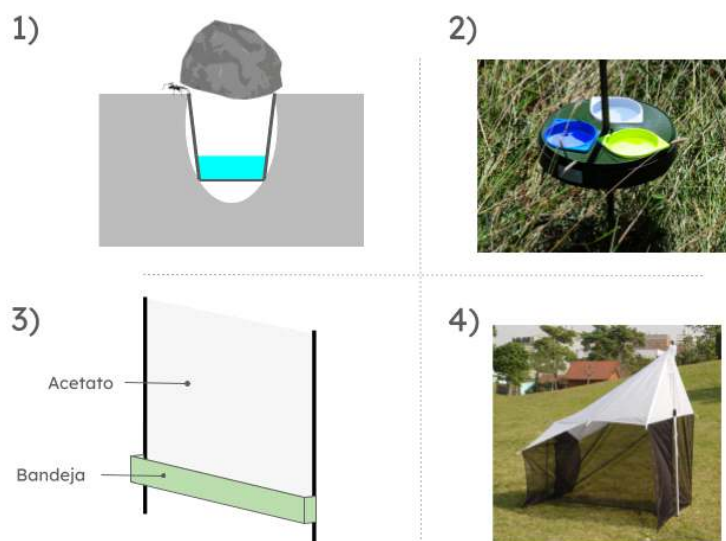


Figura 2. Esquema de las distintas trampas de interceptación utilizadas durante los muestreos. 1) Trampa de caída o *pitfall*; 2) *Pan trap*; 3) Trampa *Window*; 4) Trampa Malaise. Elaboración propia. La fotografía correspondiente a la trampa 3 fue adaptada de Cantú-Salazar et al. (2021) y la de la trampa 4 está disponible en [https://shop.bugdorm.com/product_info.php?products_id=104].

Sistemas activos

- Caza a vista. Observación y colecta directa de artrópodos con un aspirador entomológico (Figura 3.1). De forma simultánea 4 personas muestrearon durante 30 min, de forma que el esfuerzo global fue de 2 h. El caza a vista engloba tanto el manguero como el vareo de vegetación.

El manguero consiste en barrer la vegetación con una red entomológica (Figura 3.2a), conocida como manga, con movimientos repetitivos. Esto permite capturar artrópodos que se encuentran sobre la vegetación o en vuelo cercano. El vareo consiste en azotar la vegetación con una vara (Figura 3.2b) mientras la otra mano sujeta un paraguas japonés (tela blanca rectangular) que recoge los ejemplares desprendidos por los golpes.

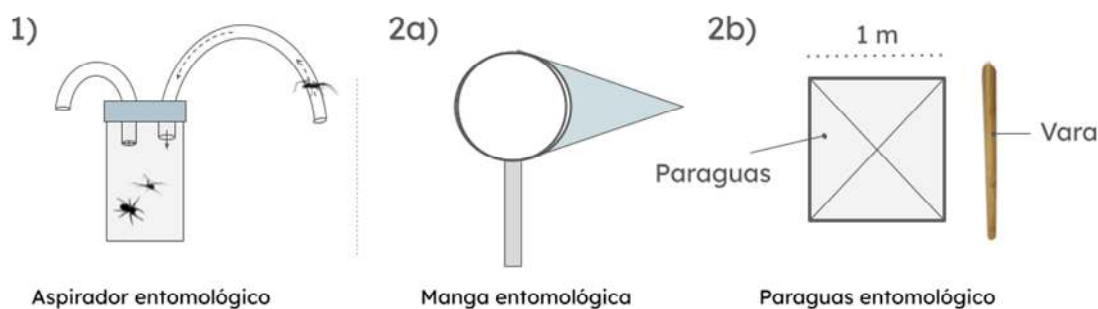


Figura 3. Esquema de los sistemas activos utilizados durante los muestreos: 1) Aspirador entomológico; 2a) Manga entomológica; 2b) Vareo.

Los muestreos se realizaron durante la primavera (mayo-junio) y otoño (septiembre-octubre) de 1995 y 2024. Se realizó un único muestreo por estación y localidad. Todos los ejemplares colectados fueron guardados a -20°C en viales con alcohol absoluto hasta su identificación. Cada ejemplar fue identificado a nivel de especie, en la medida de lo posible, usando bibliografía taxonómica de referencia (Nentwig et al., 2025; Wunderlich, 1987, 1991, 1994).

Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Se seleccionaron, en la medida de lo posible, 3 ejemplares de cada especie colectados en 2024 para su secuenciación. Para la extracción del ADN se extrajeron preferentemente patas (1-2 patas en arañas de tamaño grande, y 3-4 en las de tamaño mediano), pero en ejemplares pequeños la dificultad técnica obligó a extraer el opistosoma. En ambos casos se preservó el resto del ejemplar (*voucher*) en la colección del Departamento de Biología Animal (Zoología) DZUL. Para la realización de la extracción de ADN las muestras se dispusieron en una placa de 96 pocillos en las que se añadió una solución Chelex 100 Resin (Casquet et al., 2012). Cada pocillo contenía 0,6 ml agua Molecular Quality (MQ), 0,6 g de Chelex y 3,5 μL de proteinasa K. La placa se incubó a 55°C durante 12 horas.

Previamente a la amplificación, se realizó una dilución 1:10 del extracto y se usaron 10 μL de la misma. Para la amplificación de las muestras mediante PCR se utilizaron los cebadores LCO1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) y HCO2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (Folmer et al., 1994) que amplifican un fragmento de 658 pares de bases situado en el extremo 5' del citocromo c oxidasa subunidad 1 (COI).

La reacción de PCR se llevó a cabo en un volumen total de 25 μL . Cada pocillo contenía 15,4 μL de agua, 2,5 μL de NH_4 (en dilución 1:10), 1,5 μL de MgCl_2 (3 mM), 2,5 μL de dNTPs (2,5 mM), 0,5 μL de BSA, 0,5 μL de cada pareja de cebador (10 mM) y 0,1 μL de ADN polimerasa (BioTaq). A este mix se añadieron 2 μL de dilución 1/10 de ADN. Las PCR se llevaron a cabo bajo las siguientes condiciones: 95°C durante 4 minutos; 40 ciclos de desnaturalización a 95°C durante 45 segundos, anillamiento a 42°C durante 45 segundos, y extensión de cebadores a 72°C durante 90 segundos; y una extensión final a 72°C durante 10 minutos. Se comprobó el éxito de la amplificación mediante una electroforesis en gel de agarosa al 1%.

Los fragmentos de ADN amplificados fueron enviados a Macrogen Spain para su secuenciación por el método de Sanger. Para aquellas especies que no llegaron a amplificar, sus secuencias se obtuvieron de los repositorios de GenBank, de donde también se descargaron las secuencias de las especies colectadas en 1995, pues al estar conservadas a temperatura ambiente en alcohol 70%, su ADN no mantuvo la calidad

necesaria para ser secuenciado. Todas las secuencias fueron editadas con el software *Geneious* v. 7.13.

Reconstrucción del árbol filogenético

Un árbol filogenético basado solo en las especies muestreadas y el gen COI presentaría tres limitaciones principales. Primero, el gen mitocondrial COI tiene una alta tasa de mutación por lo que las relaciones filogenéticas profundas no se resuelven (Brown et al., 1979; Orsholm, 2024). Segundo, la topología del árbol estaría sesgada por el bajo número de especies muestreadas. Tercero, si en una posición nucleotídica los cambios se suceden (A→G, luego G→T, etc.), resulta imposible inferir cuántos cambios tuvieron lugar y, por tanto, se acaba subestimando la verdadera distancia evolutiva entre las secuencias (Yang, 2006). Para superar estas limitaciones recurrimos a una matriz *backbone* compuesta por 6 genes, 3 mitocondriales (12S, 16S, COI) y 3 nucleares (H3, 18S, 28S), que incluye 1.528 especies de arañas (Macías-Hernández et al., 2020), la cual incluye la matriz de Wheeler et al. (2016) (932 especies con los 6 genes anteriores) y 492 secuencias adicionales de COI y 28S de 122 especies de arañas de la Península Ibérica y Macaronesia (ver Macías-Hernández et al., 2020 para más detalles en la metodología). En la Figura 4 se detallan los pasos utilizados para la reconstrucción del árbol filogenético. En primer lugar (Figura 4.1), las 110 secuencias de nuestra comunidad local se alinearon con la matriz *backbone* de Macías-Hernández et al. (2020) usando el método MAFFT con los parámetros FFT-NS-i-x2, y se construyó un árbol de máxima verosimilitud (*maximum likelihood*) (ML) en RAxML-HPC v. 8.2.12 (Stamatakis, 2014) en la plataforma online *Cipres Science Gateway* (Miller, Pfeiffer y Schwartz, 2010). Se realizó una partición por genes sobre la matriz concatenada, aplicando el modelo evolutivo GTR+CAT para cada gen. En segundo lugar (Figura 4.2), durante la reconstrucción filogenética se forzó la topología (haciendo un *constraint* de los clados bien soportados) con el árbol de transcriptomas de Fernández et al. (2018). Este árbol se utilizó porque, aunque cuenta con menos especies (153), utiliza una gran cantidad de información procedente de transcriptomas, resolviendo con gran soporte las relaciones evolutivas de los principales linajes. El árbol resultante se transformó a ultramétrico usando la función *force.ultrametric* (paquete *phytools* de R; Revell, 2012) para que la distancia de todas las especies a la raíz del árbol fuese la misma. Finalmente, realizamos *tree pruning* (paquete *ape*; Paradis y Schliep, 2019) para quedarnos solo con las especies presentes en nuestras comunidades muestreadas. Así obtenemos un árbol filogenético

(Figura 4.3) con nuestras especies de estudio, sustentado en la topología y el soporte de los otros dos árboles.

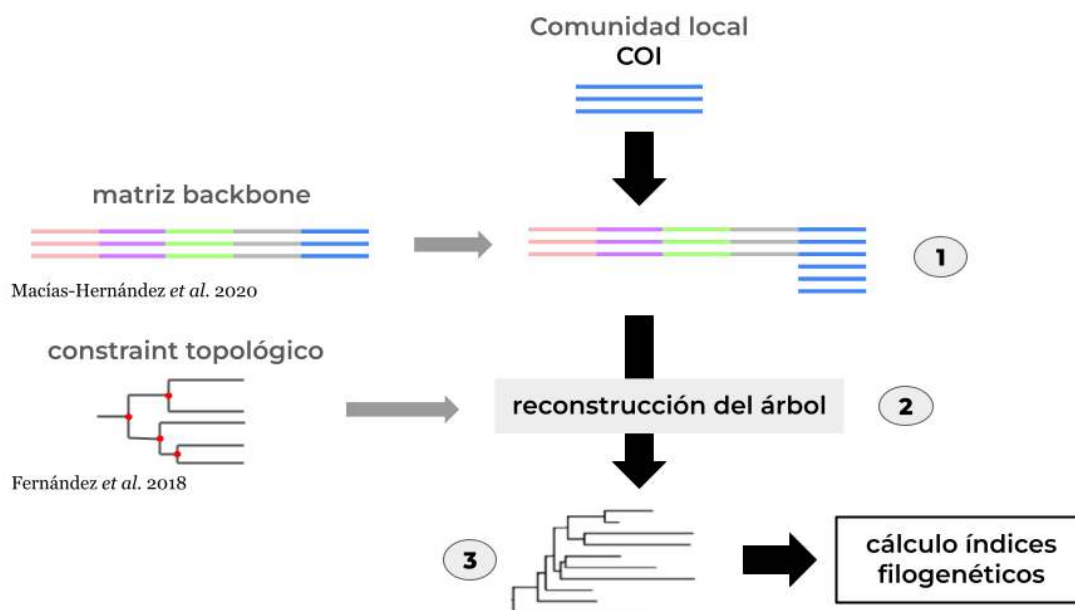


Figura 4. Esquema de la construcción del árbol filogenético. (1) Se concatenan las 110 secuencias de la comunidad local con la matriz backbone de Macías-Hernández et al. (2020). (2) A continuación se fuerza topología del árbol, haciendo un *constraint* de los clados bien soportados en el árbol filogenético de transcriptomas de Fernández et al. (2018). (3) Finalmente se hace ultramétrico y se calculan los índices filogenéticos.

Matriz de datos funcionales

El análisis de la diversidad funcional sigue un esquema análogo al explicado para la dimensión filogenética, pero con algunas variaciones. En primer lugar, los datos de partida no son secuencias sino una matriz de rasgos funcionales basada en 19 rasgos obtenidos de la bibliografía (Cardoso *unpublished data*). De éstos, diferenciamos tres rasgos morfológicos, seis relacionados con el uso y producción de tela, tres asociados a la estrategia de caza, tres al tipo de hábitat, y tres referentes a su periodo de actividad y dispersión. La Tabla 1 resume los 19 rasgos escogidos.

Tabla 1. Descripción de los rasgos funcionales utilizados en el estudio.

Rasgo	Descripción	Tipo de variable
body_lenght	Distancia entre la parte frontal del prosoma (sin incluir los quelíceros) y el final del abdomen (sin incluir las hileras)	Continua
M_mean	Promedio del tamaño corporal medido en individuos machos.	Continua
F_mean	Promedio del tamaño corporal medido en individuos hembras.	Continua
Active_hunter	Especies que cazan de forma activa	Binaria
No_web	Especies que no construyen tela para cazar.	Binaria
Capture_web	Construcción de tela para cazar.	Binaria
Vegetation	Colectado en la vegetación	Binaria
Ground	Colectado en el suelo.	Binaria
Space_web	Telarañas tridimensional que no sigue un patrón geométrico definido, suspendidas en el espacio entre la vegetación.	Binaria
Ambush_hunter	Especies que cazan esperando inmóviles a que la presa pase cerca, sin el uso de telarañas.	Binaria
Dispersal	Capacidad de dispersión por <i>ballooning</i> (dispersión aérea mediante hilos de seda), según Bonte <i>et al.</i> (2003), Bell <i>et al.</i> (2005), Blandenier (2009).	Binaria
Nocturnal	Especies activas durante la noche.	Binaria
Diurnal	Especies activas durante el día.	Binaria
Orb_web	Telaraña circular con patrón radial típico de familias como Araneidae.	Binaria
Sensing_web	Estructura de seda utilizada para detectar la presencia de presas mediante vibraciones, sin función directa de captura.	Binaria
Euryphagous	Alimentación generalista. La clasificación se realizó a nivel de género siguiendo los criterios descritos en Cardoso <i>et al.</i> (2011).	Binaria
Stenophagous	Alimentación especialista. La clasificación se realizó a nivel de género siguiendo los criterios descritos en Cardoso <i>et al.</i> (2011).	Binaria
Tube_web	Estructura en forma de tubo o túnel construida con seda, generalmente asociada al suelo o grietas.	Binaria
Sheet_web	Telaraña horizontal o ligeramente inclinada, con estructura en forma de manto o sábana, típica de familias como Linyphiidae.	Binaria

A partir de esta tabla, se construyó una matriz de distancias para generar un dendrograma. En primer lugar, los rasgos funcionales continuos se estandarizaron mediante la función *scale* del paquete base de R (R Core Team, 2024a), lo que permitió

llevarlos a una escala común y evitar que su magnitud afectara desproporcionadamente al cálculo de distancias. En segundo lugar, como los rasgos incluían variables de distinto tipo (continuas y binarias), se calculó la distancia de Gower (Gower, 1971), mediante la función *daisy* implementada en el paquete *cluster* (Maechler et al., 2022) y se reconstruyó la matriz de distancias. Esta aproximación permite cuantificar la distancia funcional entre todas las especies asignando el mismo peso a los diferentes tipos de variables (de Bello et al., 2021).

La construcción del dendrograma requiere asignar una importancia relativa a cada rasgo funcional. Para ello se empleó una versión no supervisada del algoritmo *Random Forest* (paquete *randomForest*; Liaw y Wiener, 2002), que crea múltiples árboles de decisión alimentados con subconjuntos aleatorios de datos y variables. De esta forma, se consiguieron ponderaciones precisas de los rasgos funcionales, que fueron posteriormente normalizadas e incorporadas como pesos (o *weights*) en el cálculo de la distancia de Gower. Con esta matriz de distancias ajustada se construyó el dendrograma mediante la función *hclust* (paquete *cluster*; R Core Team, 2024b). Sobre este dendrograma se calcularon los índices de diversidad funcional explicados más adelante.

Cálculo de los índices de diversidad taxonómica (TD), filogenética (PD) y funcional (FD)

La diversidad taxonómica se calculó a partir de la riqueza de especies. Para explorar su variación temporal y espacial, se realizaron los siguientes análisis: diagramas de cajas (*boxplot*) por año; curvas de acumulación de especies por año, implementadas con el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2020); y diagramas de Venn por año, y por año y localidad, elaborados con el paquete *VennDiagram* (Chen y Boutros, 2011). Además, para evaluar la composición de las comunidades en ambos años, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) utilizando el paquete *vegan*.

Sobre el árbol filogenético explicado en la Figura 4 se calcularon tres parámetros: PD, MPD y MNTD. La distancia filogenética (PD) es la suma de las longitudes de las ramas que conectan todas las especies en un árbol filogenético según Faith (1992). El MPD (*Mean Pairwise Distance*; Webb, 2000) calcula el promedio de las distancias filogenéticas entre todas las parejas de especies en una comunidad. El MNTD (*Mean Nearest Taxon Distance*; Webb et al., 2002) mide la distancia promedio entre cada especie y su pariente más cercano. Por su parte, para el estudio de la diversidad funcional se realizó un dendrograma sobre el que se obtuvo fPD, fMPD y fMNTD (análogos a PD, MPD y MNTD). Son el resultado de implementar la metodología utilizada para la dimensión filogenética, pero utilizando el dendrograma de los rasgos funcionales. La combinación de MPD y MNTD (o de sus análogos fMPD y fMNTD) ofrece una visión detallada del árbol porque explican su estructura a distintos niveles. Mientras que MPD

está más influenciado por la estructura basal del dendrograma, MNTD describe las ramas terminales (Webb et al., 2002).

Como estos índices están estrecha y positivamente correlacionados con la riqueza de especies, se utilizaron modelos nulos para evitar sesgos en su interpretación. Los modelos nulos generan una distribución bajo una hipótesis de aleatoriedad y, por tanto, simulan qué resultados serían esperables si no existiera un patrón biológico real (Swenson, 2014). Al comparar el resultado del modelo nulo con los resultados observados se puede comprobar si existe un patrón biológico que explique nuestros datos (Gotelli, 2020), en tanto que, si no lo hay, lo observado tenderá hacia el modelo nulo. Esta comparación se realiza mediante el *Standardized Effect Size* (SES), que calculamos para los 6 índices (PD, MPD, MNTD, fPD, fMPD y fMNTD) mediante el paquete *picante* de R (Kembel et al., 2010). Es el resultado de la diferencia entre el valor observado de cada uno de los índices y la media de los valores obtenidos a partir de modelos nulos, dividida por la desviación estándar de dichos valores nulos. La expresión queda recogida a continuación, donde x representa cada uno de los índices detallados anteriormente:

$$SES_x = (x_{obs} - \bar{x}_{null})/\sigma_{null}$$

Cuanto mayor sea la diferencia entre el valor observado y el obtenido por el modelo nulo, mayor será el valor de SES. Valores cercanos a 0 indican que no existe un patrón biológico que explique la distribución de los datos. Se considera que se aleja lo suficiente del modelo nulo cuando supera ± 1.96 (Mazel et al., 2015) (Figura 5.2). Este umbral responde al hecho de que, como el SES sigue una distribución normal estándar, el valor ± 1.96 abarca el 95% central de la distribución (Cumming, 2012), es decir, un valor de significancia $p\text{-valor} < 0.05$, es equivalente a un $SES > 1.96$ (o < -1.96) (Mazel et al., 2016).

En el contexto de la diversidad filogenética y funcional, valores de SES menores de -1.96, revelan una comunidad con una diversidad filogenética o funcional baja (*clustering*), donde las especies presentan relaciones evolutivas cercanas o rasgos funcionales similares (Figura 5.1a) (Mazel et al., 2015; Miller et al., 2017). Este fenómeno suele estar asociado con un fuerte filtrado ambiental, que selecciona especies con características convergentes adaptadas a condiciones específicas (Swenson, 2011; Götzenberger et al., 2016). Por el contrario, valores de SES mayores de 1.96 (valores observados > esperados al azar) indican que hay más diversidad de la esperada por azar por el modelo nulo. Esto sugiere una comunidad filogenética o funcionalmente dispersa, que en la literatura recibe el nombre de *overdispersion* (Hardy, 2008) (Figura 5.1b), y es reflejo de procesos de competencia entre especies cercanamente relacionadas o con funciones similares (Swenson, 2011; Mason et al., 2013).

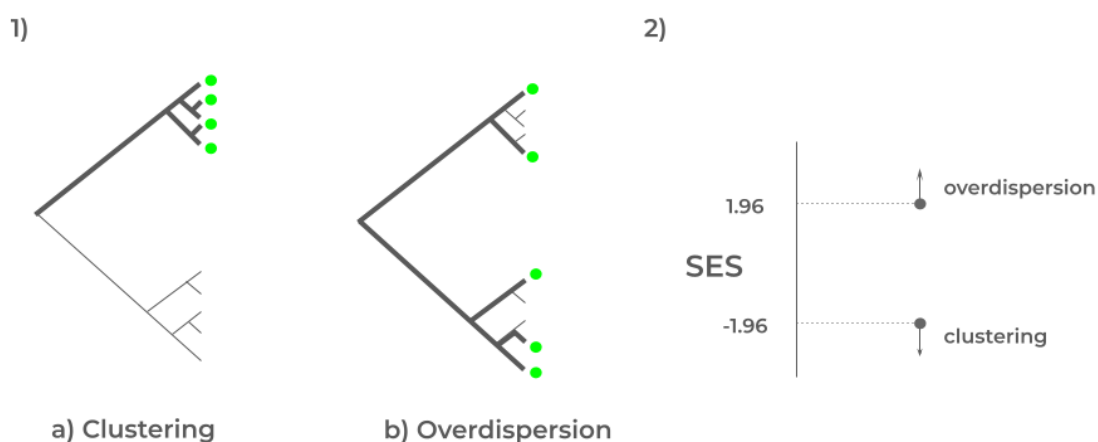


Figura 5. (1) Árbol filogenético esquematizado. (a) *Clustering* o agrupamiento: indica que las especies están más cercanas filogenética o funcionalmente que en una distribución al azar (indican filtrado ambiental), es decir, las especies tienen que tener rasgos similares. (b) *Overdispersion* o sobredispersión: especies más diferentes filogenética o funcionalmente de lo esperado al azar. Indica procesos de competencia entre especies diferentes entre sí, que evitan de esta forma competir por los recursos. (2) SES toma valores cercanos a 0 cuando la distribución de los datos observados se asemeja a una distribución aleatoria generada por el modelo nulo; es decir, cuando no se identifica un patrón biológico subyacente. En cambio, si supera 1.96 se aprecia una marcada *overdispersion* y si es inferior a -1.96 se observa *clustering*.

Análisis estadísticos

El estimador Chao (Chao 1984, 1987) es una herramienta estadística utilizada para estimar la riqueza total esperada en un muestreo. Se basa en la frecuencia de especies únicas (*singletons*) y dobles (*doubletons*) en la muestra. Su utilización en las curvas de acumulación de especies ofrece una estimación de cuánta diversidad podría no haber sido detectada en los muestreos.

Para analizar la variación de la riqueza a lo largo del tiempo, se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM, de sus siglas en inglés *Generalized Linear Model*). Para cada modelo se seleccionó la distribución (Poisson o binomial negativa, dado que se trata de una variable discreta) con menor Criterio de Información de Akaike (AIC). Para analizar el efecto del Año sobre la riqueza observada se realizó un GLM con distribución Poisson. Además, se utilizó un GLM con distribución binomial negativa para evaluar la influencia de Año, Muestreo y su interacción sobre la riqueza. Este segundo modelo se formuló de la siguiente manera:

$$\text{Riqueza} \sim \text{Año} * \text{Muestreo}$$

Para los valores de SES de PD, MPD y MNTD, así como para sus análogos de la diversidad funcional (fPD, fMPD y fMNTD), también se estudió el efecto de Año, Muestreo y su interacción mediante GLM, pero con distribución gaussiana, dado que se

trata de una variable continua. En caso de que la tabla ANOVA (paquete *car*; Fox y Weisberg, 2019) asociada revelase diferencias significativas se hizo un análisis de comparaciones múltiples (test de Tukey; paquete *emmeans*; Lenth, 2023).

Para el estudio de la diversidad filogenética y funcional se dividió el parque nacional en dos zonas geográficas: una zona oeste (O), que incluye las localidades de Escobonal de Boca Tauce, Cañada de Pedro Méndez, Cruz de Tea, Cuevas Negras, Barranco del Riachuelo, Cañada Blanca, y una este (E) con Malpaís del Sanatorio, Minas de San José, Risco Verde, Arenas Negras, El Portillo y Fortaleza. Esta división está motivada por los patrones heterogéneos de cambio climático documentados en el Parque Nacional del Teide. El sector suroeste presenta una mayor velocidad de aumento de temperaturas y evapotranspiración (Martín-Esquivel *et al.*, 2021), lo que podría estar generando diferencias en las comunidades biológicas entre ambos sectores.

Cálculo de la beta diversidad taxonómica (TD), filogenética (PD) y funcional (FD)

Por último, se calculó la beta diversidad de las tres dimensiones de biodiversidad (TD, PD y FD). De esta forma, la beta diversidad taxonómica (β_{TD}) refleja las diferencias de composición entre comunidades (Bacaro *et al.*, 2007), la beta diversidad filogenética (β_{PD}) evalúa las diferencias en las relaciones evolutivas entre las especies presentes en las comunidades (Graham *et al.*, 2008), y la beta diversidad funcional (β_{FD}) estima las diferencias entre los rasgos funcionales de las especies entre comunidades (Ricotta & Burrascano, 2008). Los componentes de la beta diversidad se calcularon siguiendo el enfoque propuesto por Cardoso *et al.* (2014):

$$\beta_{total} = \beta_{repl} + \beta_{riq}$$

donde β -reemplazamiento (β_{repl}) refleja la porción de diversidad debida al reemplazo de especies (o bien relaciones evolutivas o funciones) entre comunidades, y β -riqueza (β_{riq}) la diferencia en el número total de especies (o relaciones evolutivas o funciones) entre comunidades. El valor de β_{total} varía entre 0 y 1. Un valor cercano a 0 indica alta similitud entre las comunidades, mientras que un valor cercano a 1 sugiere comunidades con mayores diferencias (Cardoso *et al.*, 2014).

En el contexto de la beta diversidad taxonómica, β_{repl} permite detectar especies únicas que están siendo reemplazadas, y un valor alto puede indicar perturbaciones ambientales severas, como alteraciones de hábitat o invasiones de especies exóticas (Legendre, 2014). Por su parte, un aumento en el valor de β_{riq} es resultado de un cambio notable de riqueza entre parcelas. Este componente puede guiar estrategias de conservación y

restauración al identificar qué especies han desaparecido y qué zonas han perdido más especies. En el análisis de la beta diversidad filogenética, un valor alto de β_{repl} significa que las especies presentes en la comunidad han sido reemplazadas por otras con relaciones evolutivas relativamente lejanas. Esto sugiere que ha habido un cambio significativo en la composición filogenética de la comunidad, posiblemente debido a procesos de filtrado ambiental que favorecen especies con características evolutivas distintas. Por otro lado, la β_{riq} refleja diferencias en el número de linajes evolutivos entre las comunidades comparadas. En cuanto a la beta diversidad funcional, valores altos de β_{repl} atestiguan el reemplazo de especies con rasgos funcionales distintos, mientras que β_{riq} permite detectar cambios en la cantidad de funciones únicas (Cardoso et al., 2014).

RESULTADOS

Diversidad taxonómica

Se colectaron un total de 110 especies, de las cuales 92 se corresponden con el año 1995, y 49 con el año 2024. La Figura 6 compara la riqueza observada entre 1995 y 2024. El *boxplot* muestra que, tanto la mediana como el rango intercuartílico, son mayores en 1995. El test ANOVA confirma que el Año tiene un efecto significativo en la riqueza observada ($p < 0,01$), siendo mayor en el año 1995.

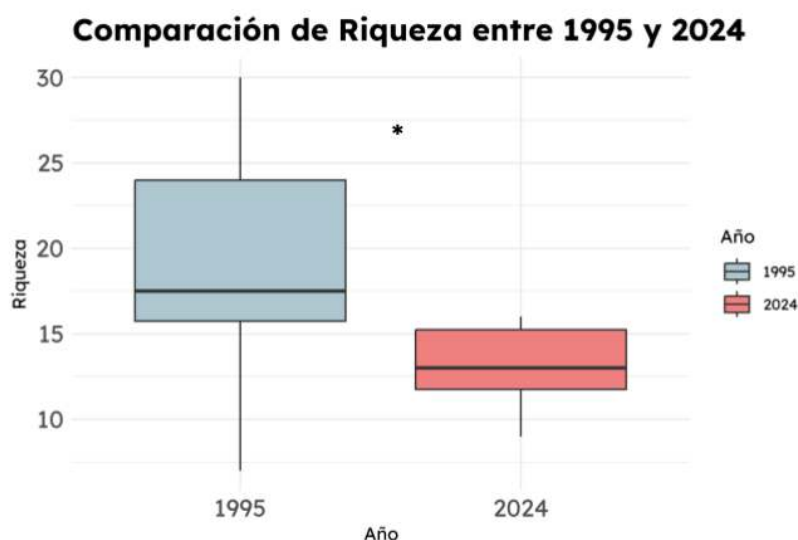


Figura 6. *Boxplot* de la riqueza observada en 1995 y 2024. (*) $p < 0,01$

Las curvas de acumulación de especies (Figura 7) completan la visión de la variación de la riqueza entre ambos años. En 1995 la curva tiene una pendiente de 12,56, mientras que en 2024 desciende a 6,04. Por tanto, en 1995 por cada unidad de esfuerzo de muestreo se capturó el doble de especies que en 2024. Teniendo en cuenta los valores estimados de Chao para ambos años (217 y 86 especies, respectivamente), en 1995 se

detectó el 42% de la diversidad que albergaba el parque y en 2024 el 57%. Todo esto apunta a una disminución notable de la riqueza, que podría ser aún más acuciante teniendo en cuenta que la curva de 1995 parece lejos de estar saturada.

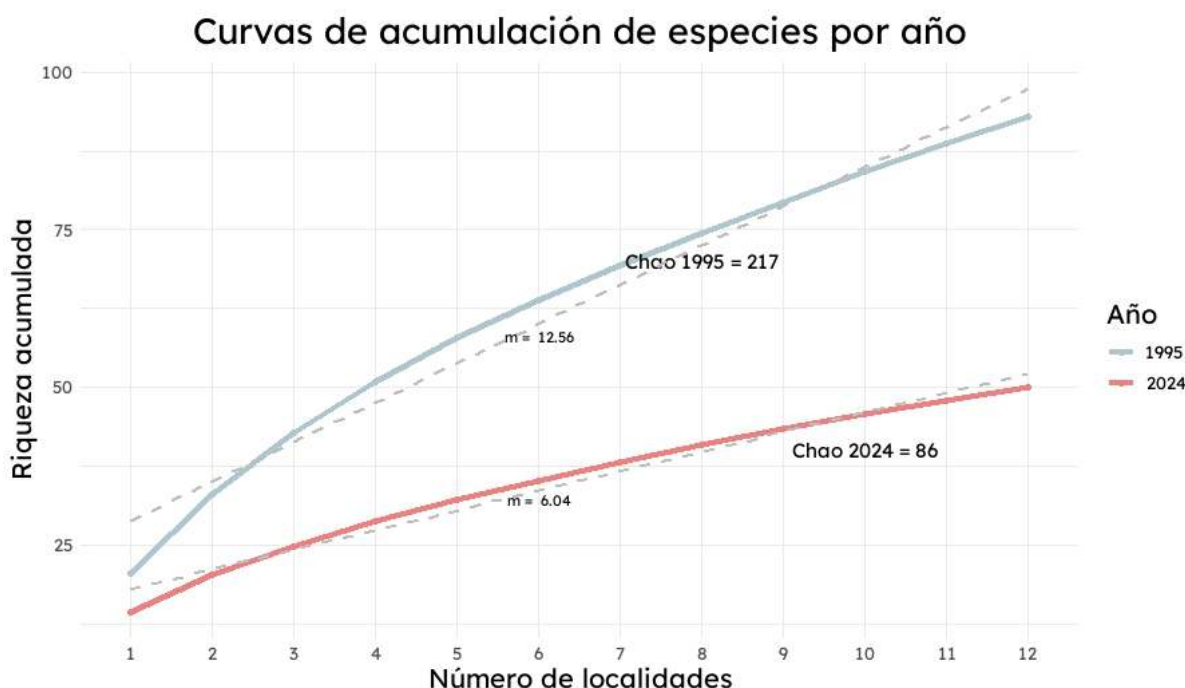


Figura 7. Curvas de acumulación de especies por año para las 12 localidades de muestreo. En 1995 (azul) la curva es más pronunciada y alcanza un valor Chao (número de especies esperadas en función del número de especies raras capturadas) de 217, mientras que en 2024 (rojo) el valor se mantiene en 86.

La Figura 8 muestra la riqueza observada para los distintos tipos de muestreos realizados en 1995 y 2024. El test ANOVA revela que el tipo de muestreo influye notablemente en la riqueza observada ($p < 0.01$). Por tanto, diferentes métodos capturan distinto número de especies, siendo el caza a vista (CV) y la trampa *window* (W) los que capturan mayor riqueza de arañas (Figura 8). Sin embargo, al considerar únicamente el efecto del año, no se observan diferencias significativas en la riqueza total entre 1995 y 2024 ($p = 0.17$). Por último, la interacción año:muestreo indica que el efecto del tipo de muestreo varía entre años ($p < 0.05$). Para averiguar qué tipo de muestreo varía, se realizó un test de Tukey para comparaciones múltiples, que concluyó que la riqueza capturada por las trampas *pitfall* sí varía significativamente entre años, siendo mayor en 1995 ($p = 0.04$). Para el resto de tipos de muestreo no había diferencias significativas entre años.

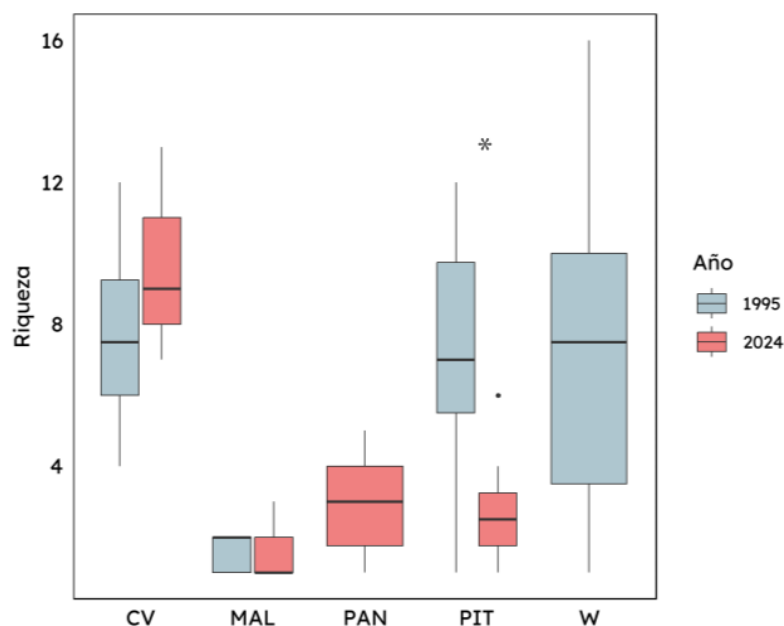


Figura 8. *Boxplot* de la riqueza observada por año y tipo de muestreo. En el eje OX se observan los tipos de muestreo: Caza a Vista (CV), Trampa Malaise (MAL), *Pantrap* (PAN), *Pitfall* (PIT) y *Window* (W). Es importante señalar que en PAN solo se empleó en 2024 y que W solo se utilizó en 1995. (*) $p < 0.05$.

En el diagrama de Venn (Figura 9) se observa que 31 especies (28%) son compartidas entre ambos años, mientras que 61 (55%) son únicas de 1995, y 18 (17%) lo son de 2024. Al desglosar los diagramas de Venn por localidad (Figura 10) se observa que en ocho de las doce localidades se reporta una pérdida de especies entre 1995 y 2024. Las mayores pérdidas se registran en las localidades de El Portillo (18 spp.), La Fortaleza (17 spp.) y el Malpaís del Sanatorio (14 spp.), donde el número de especies únicas de 1995 supera ampliamente al de especies compartidas o únicas de 2024. En contraste, en Cuevas Negras y El Escobonal de Boca Tauce se reporta un ligero aumento en el número de especies, con más especies únicas de 2024 que de 1995 (4 y 1, respectivamente).

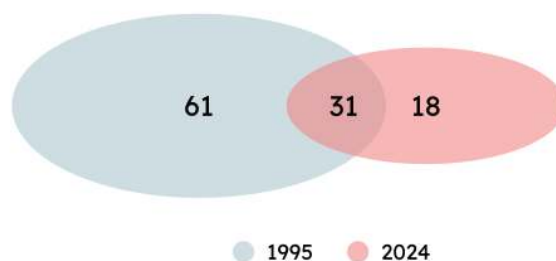


Figura 9. Diagrama de Venn del número de especies capturadas en ambos años.

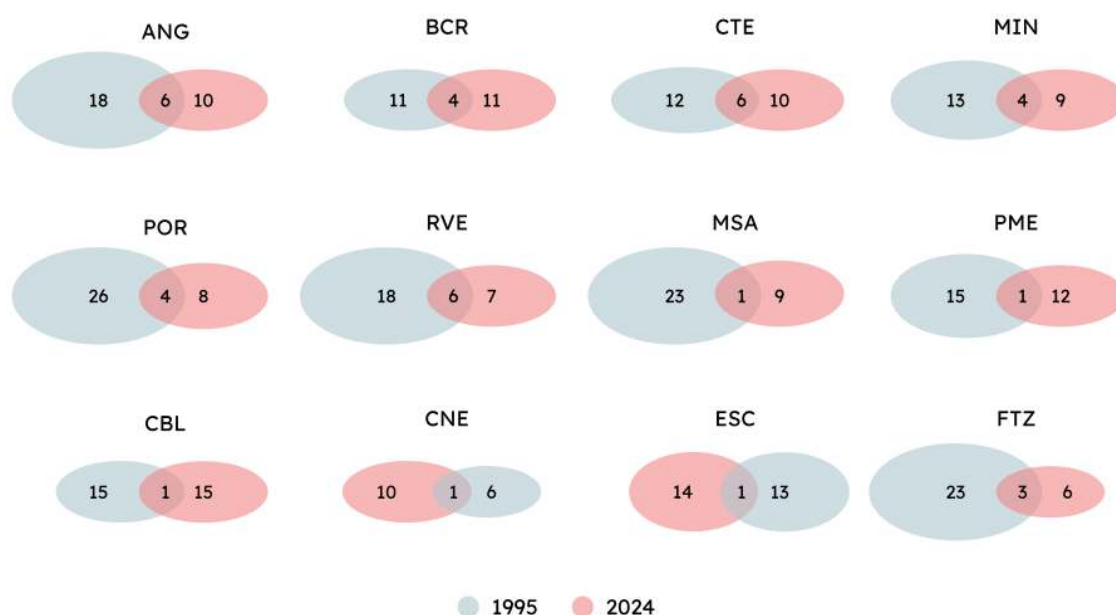


Figura 10. Diagrama de Venn por localidad. Los acrónimos corresponden a las localidades: Arenas Negras (ANG), Barranco del Riachuelo (BCR), Cruz de Tea (CTE), Minas de San José (MIN), El Portillo (POR), Risco Verde (RVE), Malpaís del Sanatorio (MSA), Pedro Méndez (PME), Cañada Blanca (CBL), Cuevas Negras (CNE), Escobonal de Boca Tauce (ESC) y Fortaleza (FTZ).

La composición de las comunidades en los dos años se estudió mediante análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS; Figura 11). Las muestras de 1995 se distribuyen más ampliamente en el gráfico que las de 2024, indicando una mayor homogeneidad de las comunidades en 2024. Por otro lado, la composición de la comunidad ha variado notablemente en las últimas décadas, pues los polígonos de 1995 y 2024 no se solapan. Muchas localidades han desplazado notablemente en el espacio nMDS entre 1995 y 2024.

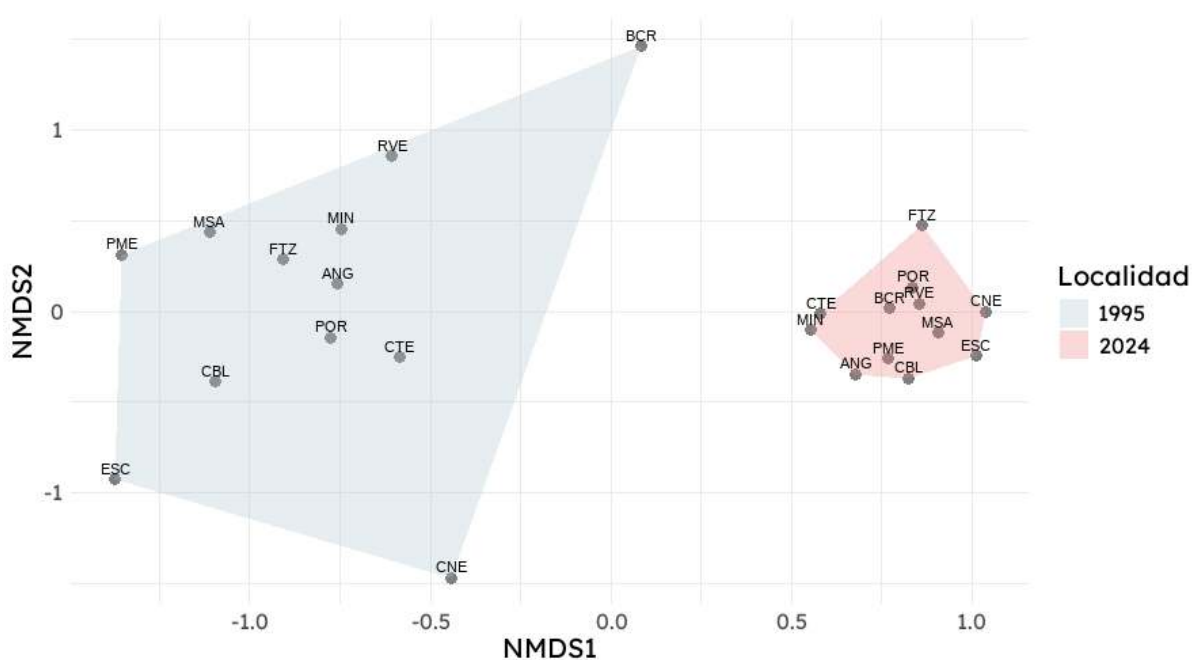


Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) que representa el grado de similitud a nivel taxonómico entre ambos años. Los acrónimos corresponden a las localidades: Arenas Negras (ANG), Barranco del Riachuelo (BCR), Cruz de Tea (CTE), Minas de San José (MIN), El Portillo (POR), Risco Verde (RVE), Malpaís del Sanatorio (MSA), Pedro Méndez (PME), Cañada Blanca (CBL), Cuevas Negras (CNE), Escobonal de Boca Tauce (ESC) y Fortaleza (FTZ).

Diversidad filogenética

De las 49 especies seleccionadas para secuenciar el gen mitocondrial COI en los muestreos de 2024 se obtuvieron secuencias para un total de 33 (67%). Para las 16 especies restantes y para el total de especies de 1995 las secuencias se descargaron de GenBank. Esta base de datos no es completa, y es por ello que, para 15 especies no se encontró la secuencia concreta y fue necesario recurrir a la de su pariente más cercano dentro del género. Con todo, el alineamiento se construyó a partir de 110 secuencias, de las cuales 77 se obtuvieron de GenBank. Este alineamiento consta de 658 pb (fragmento *barcode*) y fue unificado con el alineamiento de COI de Macías-Hernández *et al.* (2020), dando lugar a una matriz de 1.111 pb constituida por 1.473 secuencias. Esta matriz de COI se concatenó al alineamiento incluyendo los otros genes (28S, 12S, 16S, 18S y H3), se generó una matriz concatenada de 10.347 pb compuesta por 1.638 secuencias, sobre la cual se generó un árbol filogenético (Figura 12).

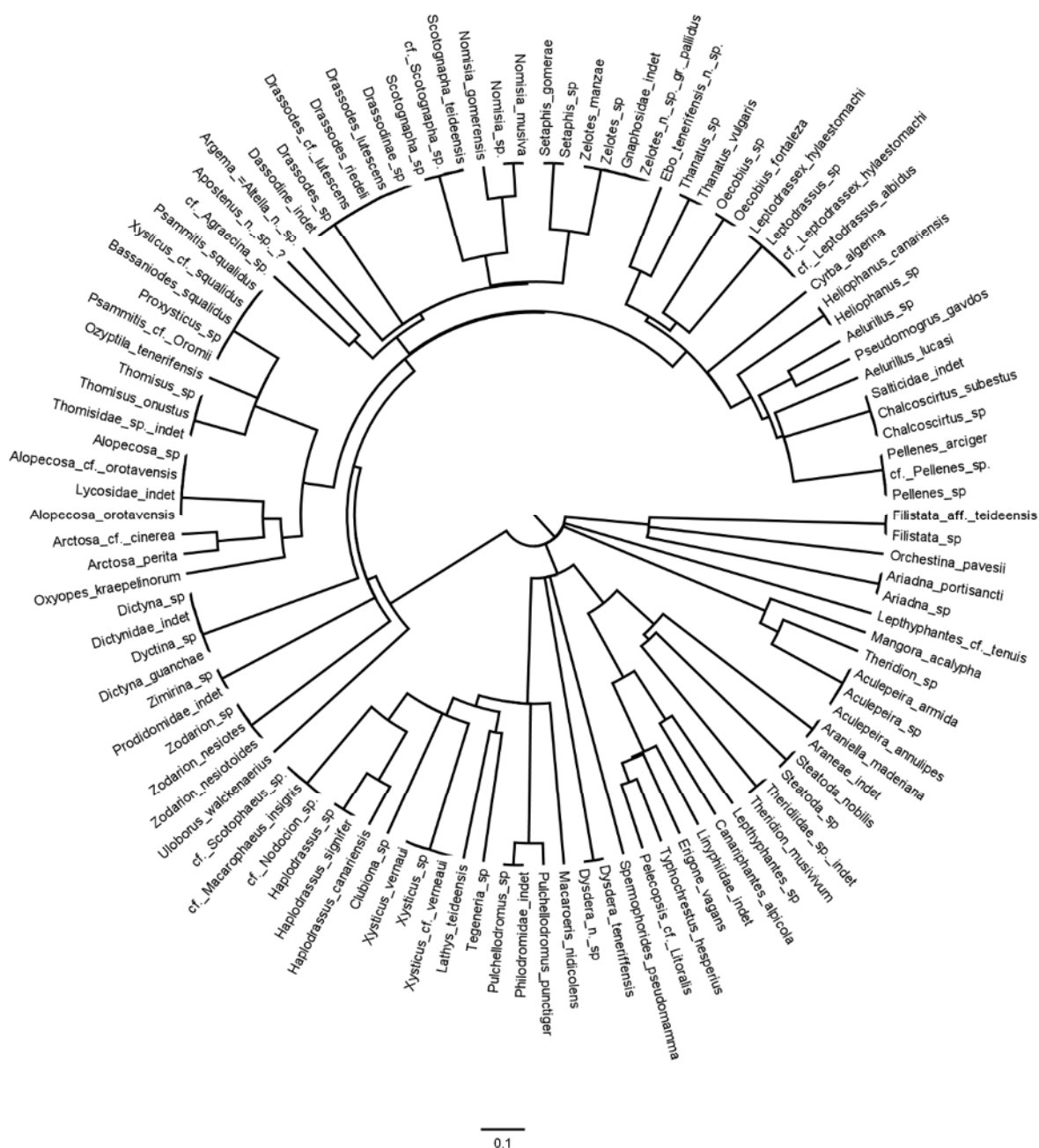


Figura 12 Árbol filogenético de máxima verosimilitud (*maximum likelihood*, ML) obtenido mediante el método de RAxML que contiene las 110 especies de arañas colectadas en los muestreos. Barra de escala = 1% de cambio sustitucional.

La Figura 13 compara los valores obtenidos de SES de PD, MPD y MNTD para 1995 y 2024. Los datos se comparan entre dos zonas geográficas [Oeste (W) y Este (E)] para identificar patrones espaciales. No se encontró un efecto significativo del Año, Zona ni de su interacción en la evolución temporal de estos parámetros ($p>0.05$). En general, los valores de SES fueron negativos para todos los años y zonas. En la zona Oeste la mediana de 1995 supera a la de 2024 en los tres parámetros, pero no puede identificarse un patrón análogo en la zona Este. Los valores de MPD presentan valores *outliers* en la zona

Oeste. En 2024 la comparación Oeste-Este parece seguir un patrón; en el Este el rango intercuartílico es mayor y la mediana, salvo para MPD, también.

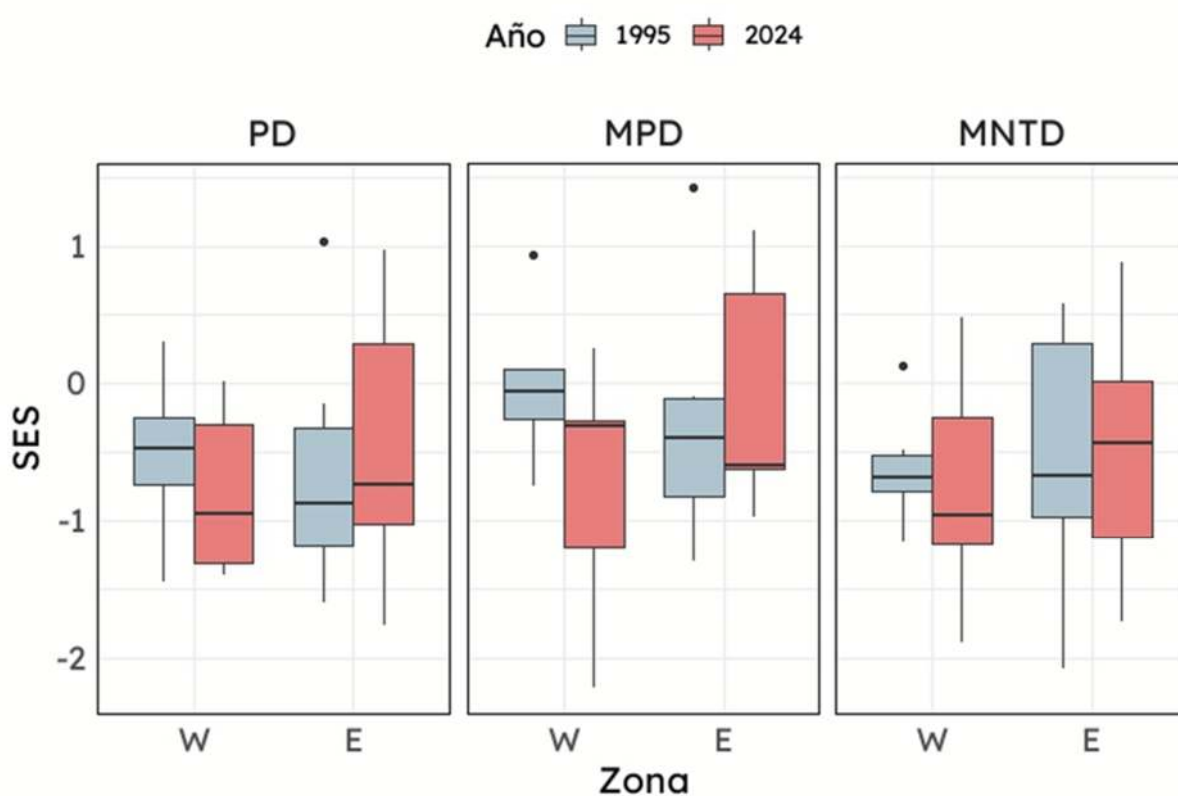


Figura 13. Boxplots de SES de la *Pairwise Distance* (PD), *Mean Pairwise Distance* (MPD) y *Mean Nearest Taxon Distance* (MNTD), en las zonas delimitadas Oeste (W) y Este (E).

Diversidad funcional

La evolución temporal del valor de SES de fPD, fMPD y fMNTD se representa en la Figura 14. Al igual que en la dimensión filogenética, el test ANOVA no encontró evidencia de efecto del Año, Zona ni su interacción. En términos generales los valores de SES son negativos. El fPD muestra poca variación tanto entre años como entre zonas, mientras que el fMPD presenta cambios más marcados, especialmente en la zona E, donde los valores de SES aumentan notablemente en 2024. Por su parte, el fMNTD también exhibe valores negativos, aunque de menor magnitud.

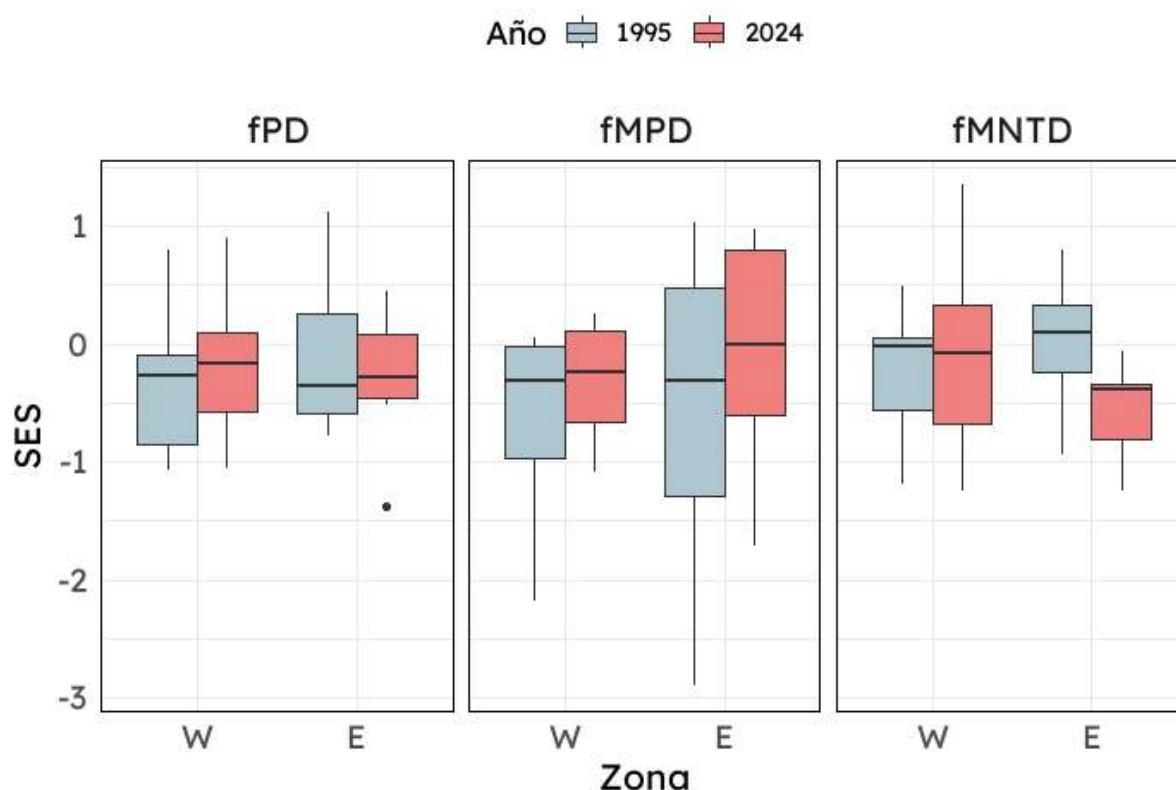


Figura 14. Boxplots de SES de la *functional Pairwise Distance* (fPD), *functional Mean Pairwise Distance* (fMPD) y *functional Mean Nearest Taxon Distance* (fMNTD), en las zonas delimitadas Oeste (W) y Este (E).

Los resultados del algoritmo *Random Forest* se recogen en la Figura 15. El gráfico de la izquierda (*Mean Decrease Accuracy*) muestra el peso de cada variable en la precisión del modelo; es decir, cuánto disminuye la exactitud del modelo si se elimina determinada variable. Cuanto mayor sea el valor en la gráfica, más importante será la variable. Las más importantes son las variables relacionadas con el tamaño corporal de las especies (*Body_length*, *F_mean* y *M_mean*), seguidos por los tipos de caza *Active_hunter* y *No_web*, que también son relevantes. El gráfico de la derecha (*Mean Decrease Gini*) muestra qué tan bien es capaz cada variable de separar los datos en grupos homogéneos. Un valor alto indica que la variable es efectiva para generar particiones más puras, lo que mejora la capacidad del modelo para clasificar correctamente. De nuevo, *Body_length*, *F_mean* y *M_mean* son las más importantes y los patrones de caza siguen siendo relevantes. A la vista de ambos gráficos, se observa que los rasgos morfológicos son más determinantes que las estrategias de caza, el tipo de tela o los patrones de comportamiento y, por tanto, deben recibir una ponderación mayor en la matriz de distancias. De los tres rasgos morfológicos el *Body_length* es el más determinante. El dendrograma resultante se recoge en la Figura 16.



Figura 15. Resultado del algoritmo *Random Forest*. El gráfico de la izquierda (*Mean Decrease Accuracy*) muestra el peso de cada variable en la precisión del modelo. El gráfico de la derecha (*Mean Decrease Gini*) muestra qué tan bien es capaz cada variable de separar los datos en grupos homogéneos.

Cluster Dendrogram

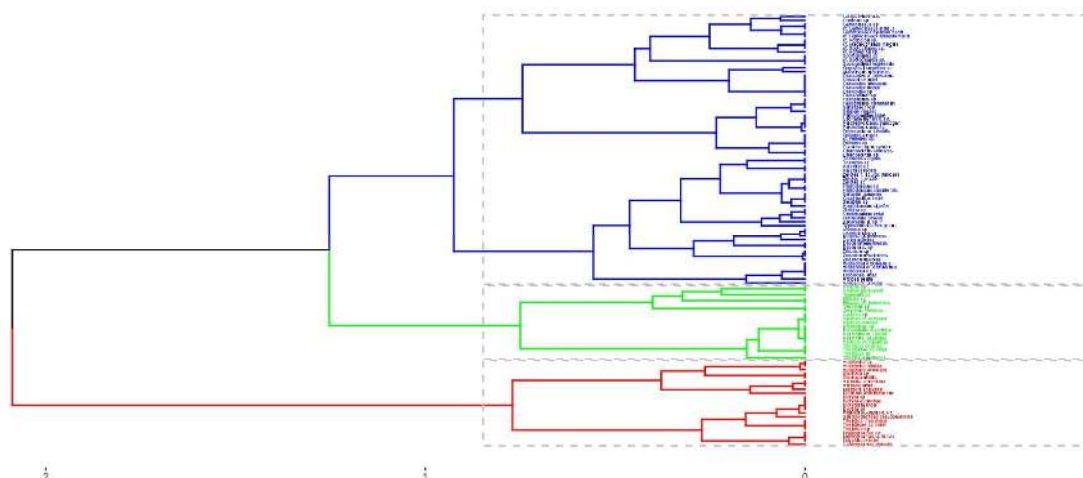


Figura 16. Dendrograma realizado a partir de una matriz de rasgos funcionales ponderada con el algoritmo *Random Forest*. Principalmente agrupa a las especies en base a 3 grupos funcionales: arañas de suelo (azul), arañas que hacen tela en vegetación (verde) y arañas de gran tamaño (rojo).

Diversidad Beta

La Tabla 2 y Figura 17 recogen los datos de diversidad beta desglosada en sus dos componentes [reemplazamiento (β_{repl}) y riqueza (β_{riq})] para cada uno de los componentes de la diversidad taxonómica, filogenética y funcional. Los resultados muestran la diferencia de diversidad beta entre 1995 y 2024 para cada una de las doce localidades, de forma que cuanto mayor sea el valor, mayor diferencia habrá en esa localidad entre

1995 y 2024. En general el componente de reemplazamiento (β_{repl}) domina sobre el de riqueza (β_{riq}) en todas las dimensiones, especialmente en la taxonómica, donde alcanza una mediana de 0,70, lo que refleja que al menos la mitad de las localidades experimentaron un reemplazamiento muy elevado de especies (Tabla 2 y Figura 17).

Tabla 2. Beta diversidad taxonómica, filogenética y funcional para las doce localidades entre 1995 y 2024. La beta diversidad se descompuso en beta total (β_{total}), beta *richness* (β_{riq}) o riqueza y beta reemplazamiento (β_{repl}). En la primera columna aparecen las localidades: El Escobonal de Boca Tauce (ESC), Pedro Méndez (PME), Cruz de Tea (CTE), Cuevas Negras (CNE), Barranco del Riachuelo (BCR), Cañada Blanca (CBL), Malpaís del Sanatorio (MSA), Minas de San José (MIN), Río Verde (RVE), Arenas Negras (ANG), El Portillo (POR) y Fortaleza (FTZ).

localidad	β TD			β PD			β FD		
	total	riq	repl	total	riq	repl	total	riq	repl
ESC	0.96	0.04	0.93	0.58	0.31	0.27	0.48	0.38	0.10
PME	0.96	0.11	0.86	0.72	0.18	0.54	0.57	0.17	0.41
CTE	0.79	0.07	0.71	0.52	0.07	0.45	0.45	0.09	0.37
CNE	0.94	0.24	0.71	0.68	0.02	0.66	0.45	0.14	0.32
BCR	0.85	0.00	0.85	0.67	0.39	0.28	0.50	0.32	0.17
CBL	0.97	0.00	0.97	0.58	0.23	0.35	0.35	0.19	0.17
MSA	0.97	0.42	0.55	0.75	0.09	0.65	0.62	0.13	0.49
MIN	0.85	0.15	0.69	0.80	0.16	0.64	0.57	0.12	0.45
RVE	0.81	0.35	0.45	0.71	0.36	0.35	0.58	0.25	0.32
ANG	0.82	0.07	0.59	0.52	0.08	0.44	0.33	0.01	0.32
POR	0.89	0.47	0.42	0.68	0.01	0.67	0.39	0.07	0.31
FTZ	0.91	0.53	0.38	0.76	0.32	0.43	0.67	0.36	0.31
rango	0.18	0.53	0.59	0.29	0.38	0.40	0.34	0.37	0.39
mediana	0.89	0.35	0.55	0.71	0.16	0.44	0.57	0.13	0.32

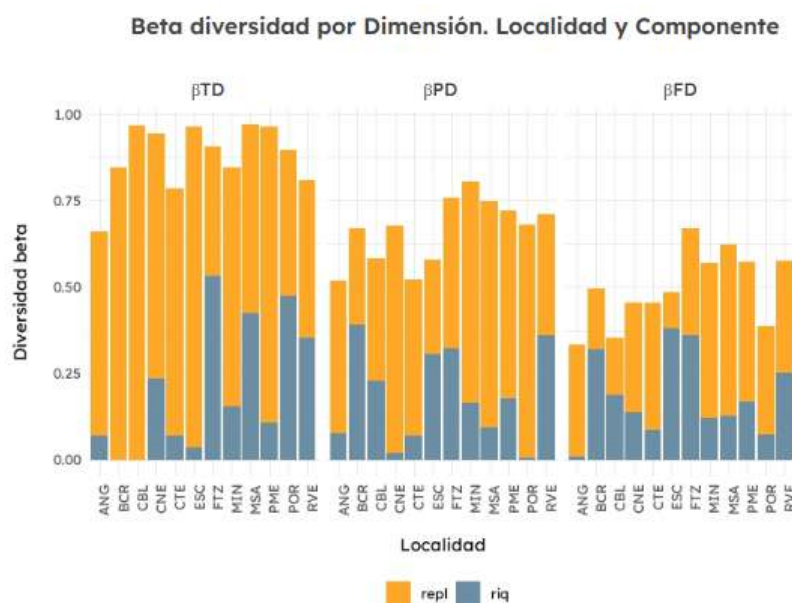


Figura 15. Beta diversidad total descompuesta en sus componentes riqueza (riq) y reemplazamiento (repl) para las 12 localidades y para la dimensión taxonómica (β TD), filogenética (β PD) y funcional (β FD).

Para facilitar la interpretación de los datos, en la Figura 18 se representó la β diversidad total de cada dimensión en cada localidad. La β TD es consistentemente más alta que la β PD y β FD, con valores cercanos o superiores a 0,80, lo que indica que la dimensión taxonómica es la que más variación interanual presenta. A su vez, la componente filogenética es consistentemente más alta que la funcional. Este patrón parece reflejarse en la amplitud de los rangos de variación. Mientras que β FD registra el rango más amplio (0,34), la dimensión filogenética (0,28) y taxonómica (0,18) presentan rangos más reducidos.

Cañada Blanca (CBL) y Malpaís del Sanatorio (MSA) presentan valores máximos (0,97) de β TD. Cabe mencionar que mientras que MSA alcanza valores altos en las otras dos dimensiones, los valores de CBL se mantienen bajos. Además, el alto valor de β TD en CBL se debe en exclusiva al componente reemplazamiento (Tabla 2; Figura 17).

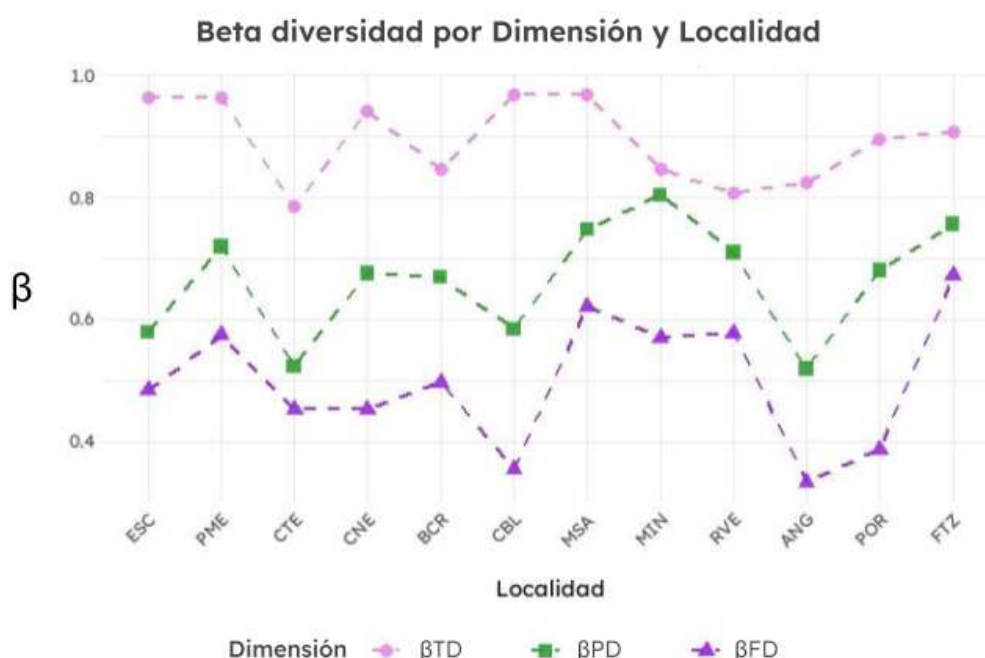


Figura 16. Nube de puntos de los valores de beta diversidad para las tres facetas de la biodiversidad.

La β PD se mantiene por encima de la funcional en las doce localidades y encuentra su mínimo en Cruz de Tea (0,52; CTE), que también es el mínimo de la dimensión taxonómica (0,79). En Minas de San José (MIN) es donde la β PD alcanza su valor máximo (0,80), aunque su valor de diversidad taxonómica es de los más bajos.

La β FD sigue, en cierta medida, la nube de puntos de la componente filogenética, pero presenta mayor amplitud de rango. Su valor máximo se encuentra en Fortaleza (0,67; FTZ), que se corresponde a un valor medio de la componente taxonómica, y relativamente alto de la filogenética. Arenas Negras (ANG) registra el valor mínimo de la β FD (0,33), coincidiendo con uno de los valores más bajos de la componente filogenética (0,52).

DISCUSIÓN

El análisis de la biodiversidad filogenética y funcional es fundamental porque complementa la interpretación de la dimensión taxonómica y ofrece una visión más fidedigna de la comunidad de arañas (Cardoso et al., 2014; Tucker et al., 2018; Chapman et al., 2018; Li et al., 2021). Mientras que los datos taxonómicos muestran una reducción de la riqueza de especies entre los periodos estudiados, los análisis de los índices filogenéticos y funcionales demuestran que no ha habido variación significativa en la historia evolutiva ni en la funcionalidad de la comunidad de arañas.

El estudio de la dimensión taxonómica apunta a un claro empobrecimiento de la comunidad de arañas. El *boxplot* de riqueza por año (Figura 6) muestra una disminución general en el número de especies detectadas, que coincide con lo observado en las curvas de acumulación (Figura 7). Sus pendientes muestran que, bajo un esfuerzo de muestreo constante, en 2024 se capturó la mitad de especies por unidad de esfuerzo que en 1995. Esta reducción de la riqueza está explicada por el valor del estimador Chao, que disminuye de 217 en 1995 a 86 en 2024, lo que indica una reducción notable de las especies raras (*singletons* y *doubletons*). Es por ello que, pese a que el porcentaje de especies detectadas respecto al total estimado es mayor en 2024 (57%) que en 1995 (42%), esta diferencia no refleja una mejora en la eficiencia del muestreo. Más bien, sugiere que en 2024 encontramos una comunidad más pobre y probablemente más homogénea -como muestra el polígono del nMDS- en la que la ausencia de especies raras o de baja detectabilidad facilita capturar una mayor proporción del total de especies presentes. Esta pérdida de especies raras queda reflejada en los diagramas de Venn (Figura 9 y 10), que revelan una pérdida significativa de especies únicas, tanto en el total (61 especies), como a escala de parcela.

Dado que se ha identificado a las trampas *pitfall* como principales responsables de la reducción en las capturas (Figura 7), cabe también considerar que su efectividad se haya reducido a consecuencia de cambios ambientales. La eficiencia de este tipo de trampas depende del grado de actividad de los organismos, por lo que el aumento de temperaturas en los últimos años (Martín-Esquivel et al., 2021) y la aridez (Beguería et al., 2025) podría reducir su movimiento y, por tanto, su susceptibilidad a ser capturadas por métodos pasivos. Esto explicaría por qué la caza a vista, que es un método activo y por tanto permite colectar ejemplares, aunque su movilidad se haya visto reducida, no ha sufrido una variación significativa (Figura 8). El caso de las trampas Malaise es particular porque, aunque se trate de un método pasivo, y por tanto debería reportar una reducción en el número de capturas, el bajo volumen de ejemplares capturados dificulta identificar cambios anuales. Además, estas trampas están enfocadas en la captura de insectos voladores por lo que el bajo número de capturas de arañas no puede interpretarse como el de las *pitfall*.

La posible disminución en la eficacia de las trampas *pitfall* ofrece dos lecturas. En primer lugar, que las especies perdidas son principalmente aquellas que se desplazan activamente por el suelo, probablemente desarrollando una estrategia de caza activa. Este fenómeno es de gran relevancia pues Måsviken et al. (2023b) reportaron una relación entre la altitud y la estrategia de caza. En su estudio observaron que la caza activa se ve menos favorecida en zonas de gran altitud, posiblemente debido a las condiciones ambientales y a la limitación de recursos. En el caso del Parque Nacional del Teide, el descenso reportado en la captura de cazadoras activas, junto con el aumento de las temperaturas y la aridez (Martín-Esquivel et al., 2021; Beguería et al., 2025) sugiere un aumento del filtrado ambiental. En segundo lugar, que las especies perdidas no se dispersan por *ballooning* (dispersión mediante hilos de seda que son arrastrados por el viento) y, por tanto, tienen menos capacidad de dispersión. Bell et al. (2005) sugirieron que estas especies suelen estar asociadas con nichos ecológicos más estrechos. Posiblemente, los cambios en los regímenes de temperatura y humedad (Martín-Esquivel et al., 2021; Beguería et al., 2025) han afectado de forma más severa a las especies epiedáficas que no se dispersan por *ballooning*, mientras que no ha habido efecto en aquellas especies con alta capacidad de dispersión.

En otros sistemas ecológicos el filtrado ambiental supone una reducción de la FD (Pitta et al., 2019; Carvalho et al., 2019). La hipótesis del empobrecimiento funcional parece estar respaldada por la reducción del espacio taxonómico observada en el nMDS (Figura 11), por la alta tasa de reemplazamiento (β_{repl}) en las tres dimensiones (Figura 17), y por la disminución de las capturas de las trampas *pitfall*. Además, la sustitución progresiva de la retama (*Spartocytisus supranubius*) por una comunidad de rosalito (*Pterocephalus lasiospermus*) (Martín-Esquivel et al., 2020; Renner et al., 2022) puede estar disminuyendo la complejidad ambiental y proporcionando menos microhábitats a las arañas (Langellotto y Denno 2004). Sin embargo, y pese a todos estos indicios, nuestro estudio no ha encontrado variación significativa en los valores de SES de fPD, fMPD ni fMNTD (Figura 14) y -como se discutirá más adelante- los cambios de β FD son los más moderados de las tres dimensiones.

En la mayoría de los casos los valores de SES presentan valores negativos, tanto en la dimensión filogenética (Figura 13) como en la funcional (Figura 14). Esto podría interpretarse como una comunidad que tiende hacia el agrupamiento o *clustering* (Figura 4) filogenético y funcional como respuesta a alteraciones ambientales (Martín-Esquivel et al., 2020; Renner et al., 2022) que provocan un aumento del filtrado ambiental. Sin embargo, los valores de SES están lejos del umbral de significancia (-1.96) por lo que esta hipótesis no puede ser confirmada. De todo esto pueden hacerse varias interpretaciones. Primero, y a la vista de todos los factores que apuntan a una disminución de FD, es razonable concluir que la alteración se encuentra en un estadio incipiente y que solo podrá detectarse en estudios posteriores. Segundo, puede que -debido al fuerte

filtrado ambiental- la redundancia funcional (distintas especies que presentan mismos rasgos funcionales) de la comunidad sea tan alta que una disminución de FD sea poco probable pese a la pérdida de riqueza.

Por otro lado, Martín-Esquivel *et al.* (2021) reportan que la temperatura ha aumentado de forma más acuciante en el sector Oeste del Parque Nacional del Teide. Esto justifica la separación por zona geográfica (Oeste-Este) en el análisis de la diversidad filogenética y funcional. Simultáneamente, se observa que entre 1995 y 2024 el número de especies compartidas no es constante a lo largo de las doce localidades. En 4 de las 6 localidades situadas al Oeste el porcentaje de especies compartidas es menor que en el Este (Figura 9). Este patrón sugiere que las comunidades más occidentales sufren un mayor estrés térmico, lo que provoca pérdida de especies y *clustering* filogenético y funcional como respuesta a un aumento del filtrado ambiental. De nuevo, los valores negativos de SES parecen apoyar esta hipótesis, aunque no pueden corroborarla por no superar el umbral de significancia.

Es fundamental destacar que en este estudio el reemplazamiento taxonómico no consistió en la incorporación de especies asociadas a zonas fuera del Parque Nacional, sino a un reordenamiento del propio *pool* de especies del Parque. De hecho, solo un 17% de las especies registradas en la totalidad de los muestreos son exclusivas del año 2024 (Figura 9), de las cuales solo 3 especies nativas (*Araniella maderiana*, *Mangora acalypha* (Araneidae) y *Pellenes arciger* (Salticidae)) no habían sido reportadas antes para el Parque. Pitta *et al.* (2019) sugieren que una disminución en la riqueza taxonómica combinada con un alto reemplazamiento podría indicar una pérdida de especies sensibles y su sustitución por otras más tolerantes a un aumento del filtrado ambiental.

La posición relativa de las especies en el dendrograma funcional (Figura 16) sigue en gran medida la del árbol filogenético (Figura 12), lo que apoya la hipótesis de que la diversidad funcional y filogenética están correlacionadas (Hacala *et al.*, 2021). Cabe destacar que el agrupamiento en el dendrograma no responde únicamente a rasgos morfológicos, como *Body_lenght* sino a rasgos de menor importancia para el *Random Forest*, como el estilo de vida o el tipo de tela. Mientras que el clado marcado en rojo (Figura 16), que engloba un menor número de especies, agrupa a especies de mayor tamaño, el grupo azul está compuesto por arañas de suelo y el verde engloba especies que hacen tela en la vegetación. Queda evidenciado, por tanto, que el efecto de los tres rasgos morfológicos acaba siendo compensado por el efecto conjunto del resto de rasgos funcionales, que, aunque menos importantes, son más numerosos. Para mejorar el dendrograma funcional sería necesario aumentar el número de rasgos morfológicos (por ejemplo, longitud de patas, de los quelíceros, etc.) (Macías-Hernández *et al.*, 2020) o, alternativamente, eliminar aquellos altamente correlacionados. Además, otro aspecto que podría mejorar la resolución del árbol funcional, es la toma de medidas morfológicas

de ejemplares colectados en las parcelas de estudio (actualmente en curso), no basados en datos bibliográficos. Es de destacar que algunos rasgos funcionales están asignados a nivel de familia o género, lo que puede hacer perder información a nivel de especie. Por lo tanto, la toma de datos de más variables morfológicas y a nivel específico, podría mejorar la estima de la diversidad funcional.

La Tabla 2 revela diferencias notables entre las tres dimensiones de beta diversidad estudiadas: β TD, β PD y β FD. La beta diversidad taxonómica es consistentemente más alta que las otras dos dimensiones y el componente reemplazamiento (β_{repl}) domina en las tres, como ocurre en otros estudios (Almeida *et al.*, 2024; Pitta *et al.*, 2019; García-Navas *et al.*, 2024). Este patrón indica que la comunidad de arañas ha sufrido un notable reemplazo de especies en las 12 localidades, que se ha visto acompañado de cambios moderados en la dimensión filogenética y mucho más bajos en la funcional. Estudios previos que analizan la relación entre estos tres componentes de la beta diversidad (Villéger *et al.*, 2013; Almeida *et al.*, 2024; Pitta *et al.*, 2019) trabajan con escalas espaciales mucho mayores (ríos, llanuras, etc.) y no realizan comparaciones temporales. Sin embargo, sus resultados son extrapolables porque los procesos subyacentes —como el filtrado ambiental y la competencia— operan de manera similar independientemente de la escala espacial o temporal.

Los altos valores de β TD se explican por un proceso de redundancia funcional y filogenética. Aunque la tasa de reemplazamiento (β_{repl}) sea alta en TD (Figura 17-18), los reemplazos ocurren entre especies de la misma familia o género que, en su mayoría, comparten rasgos funcionales similares (Cardoso *et al.*, 2011b). Este fenómeno también fue documentado por Pitta *et al.* (2019), quienes reportaron que gradientes de temperatura propician reemplazos de especies, pero no de familias. Esta redundancia, tanto filogenética como funcional, amortigua los cambios en PD y FD (Wu *et al.*, 2022; Mouillot *et al.*, 2013), lo que explica por qué los valores de β TD son altos mientras que los de β PD y β FD son progresivamente más bajos (Almeida *et al.*, 2024; Villéger *et al.*, 2013). Un claro ejemplo de lo explicado se encuentra en Cañada Blanca (CBL), que presenta una β TD extremadamente alta (0.97) y valores considerablemente bajos de las otras dos dimensiones (Figura 18).

La amplitud del rango de las tres componentes (Figura 17-18) revela patrones interesantes sobre la dinámica de la comunidad. Si bien β TD presenta la mayor variación entre años -pues cuenta con los valores de beta diversidad más altos- muestra al mismo tiempo el rango más reducido (0,18), lo que indica poca variabilidad entre las localidades. Esto sugiere que todas las localidades están expuestas a una alta tasa de reemplazamiento de especies y que este cambio afecta de forma homogénea a todas las localidades. En cambio, la dimensión funcional muestra poca variación entre años, pero con un amplio rango (0,34). Esto supone que, aunque el reemplazo de especies tiende a mantener las funciones ecológicas de la comunidad, el proceso no es completamente

efectivo en todas las parcelas. Como resultado, se observan grandes diferencias en la β FD entre localidades.

Al estudiar la comunidad de arañas en bosques templados Måsviken *et al.* (2023a) reportaron que la vegetación (árbol/matorral y cobertura vegetal) es el factor determinante de las tres componentes de la biodiversidad. Su estudio, además, indica que las condiciones ambientales son especialmente explicativas de la dimensión filogenética y funcional. En la misma línea, Más *et al.* (2009) encontraron una fuerte correlación entre la riqueza de arañas y el tipo de cobertura vegetal, sugiriendo que la estructura del hábitat (entendida como la disposición y variedad de componentes, tales como árboles o arbustos) es crítica para sostener la diversidad de la comunidad de arañas. Podgaiski *et al.*, (2013) indica que un aumento de la diversidad funcional de la comunidad de plantas conlleva un incremento de la abundancia de arañas y de su diversidad funcional. Estos estudios son de gran relevancia pues la comunidad vegetal del Parque Nacional del Teide muestra signos de clara alteración. Por un lado, al comparar la vegetación actual con la reportada por Alexander von Humboldt en 1817, que recoge anotaciones de su visita en 1799 y de las de von Buch y Smith en 1815, se observa que 23 especies han visto su rango superior de distribución desplazado a cotas más altas a una media de 36,4 m por década (Renner *et al.*, 2022). En la misma línea, la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*) se ve negativamente afectada por el cambio climático y los herbívoros introducidos, al mismo tiempo que ciertas especies del pinar se están expandiendo a cotas del Parque Nacional (Martín-Esquivel *et al.*, 2020). En base a la literatura consultada, estos cambios en la comunidad vegetal podrían ser responsables, o en cierta medida favorecer, la alteración de la comunidad de arañas. Por tanto, sería altamente interesante estudiar esta hipótesis y determinar qué factores bióticos (diversidad de plantas vasculares, complejidad de la comunidad vegetal) (Måsviken *et al.*, 2023), y abióticos (temperatura, precipitación) (Måsviken *et al.*, 2023) afectan en mayor medida a la comunidad de arañas del Parque Nacional del Teide.

El presente estudio es pionero al ser el primero en analizar temporalmente una comunidad de artrópodos, evaluando tanto la diversidad α como β desde las dimensiones taxonómica, filogenética y funcional. Como su objetivo es actualizar el estado de conservación de la comunidad de arañas del Parque Nacional del Teide, tiene un enfoque principalmente descriptivo y no profundiza en aspectos que se tendrán en cuenta en estudios posteriores. Más allá del análisis del efecto de las condiciones climáticas y bióticas en la comunidad, el estudio sería más completo si utilizara rasgos funcionales de ejemplares colectados en el propio Parque Nacional. Por otro lado, a falta de estudios análogos en otros sistemas insulares, sería interesante repetir los muestreos de manera periódica. Esto permitiría reducir el sesgo producido por eventos climáticos que, aunque cada vez más comunes, son inusuales en la serie histórica, como las olas de calor o las nevadas escasas, acaecidas en los últimos años. A pesar de estas limitaciones, este

estudio es fundamental porque contribuye a reducir las vastas lagunas de conocimiento sobre extinciones en artrópodos, un grupo altamente vulnerable, pero infraestudiado en términos de conservación. Además, proporciona una base sólida para diseñar estrategias de conservación efectivas en ecosistemas insulares tan singulares como el Parque Nacional del Teide.

CONCLUSIONES

1. La riqueza de especies de arañas en el Parque Nacional del Teide ha disminuido entre 1995 y 2024. En 1995 cada localidad albergaba un conjunto característico de especies, que ya no es reconocible en 2024.
2. Todas las localidades muestran una alta tasa de reemplazamiento ($\beta\text{TD}_{\text{repl}}$) que no responde a la llegada de especies alóctonas al Parque, sino a un reordenamiento y homogeneización de las especies que antaño conformaban cada localidad.
3. La disminución de las capturas de las trampas *pitfall* sugiere que gran parte de las especies perdidas son epiedáficas, lo que probablemente esté relacionado con su menor capacidad de dispersión.
4. Las especies nativas *Araniella maderiana*, *Mangora acalypha* (Araneidae) y *Pellenes arciger* (Salticidae) son nuevas citas para el Parque.
5. La comunidad podría presentar signos iniciales de una transición hacia el agrupamiento filogenético o funcional debido a un filtrado ambiental.
6. Los cambios en FD están amortiguados por el fenómeno de redundancia funcional, que responde al hecho de que muchos rasgos funcionales están conservados a nivel de familia.

BIBLIOGRAFÍA

- Bacaro, G., Ricotta, C., & Mazzoleni, S. (2007). Measuring beta-diversity from taxonomic similarity. *Ecography*, 30(2), 200–210. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02595.x>
- Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M., & Weyman, G. S. (2005). Ballooning dispersal using silk: World fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95, 69–114. <https://doi.org/10.1079/ber2004350>
- Brown, W. M., George, M., Jr., & Wilson, A. C. (1979). Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76(4), 1967–1971. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.4.1967>
- Cantú Salazar, L., Vray, S., L'Hoste, L., Jakubzik, A., & Herrera Mesías, F. (2021). An addition to the list of wild bee fauna of Luxembourg: *Nomada kohli* Schmiedeknecht, 1882 (Hymenoptera, Apidae), with a list of the species of the genus *Nomada* Scopoli, 1770 recorded in the country. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, 123, 195–204.
- Cardoso, P., Erwin, T. L., Borges, P. A. V., & New, T. R. (2011b). The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144, 2647–2655. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., & Coddington, J. A. (2011a). Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLOS ONE*, 6(6), e21710. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021710>
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J. C., Fortelius, M., Borges, P. A. V., Podani, J., & Schmera, D. (2014). Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography*, 41(4), 749–761. <https://doi.org/10.1111/jbi.12221>
- Carlo, R., Sabina, B., & Moro, P. A. (2008). Beta diversity for functional ecology. *Preslia*, 80, 61–71.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A. J., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11, 265–270.
- Chao, A. (1987). Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43, 783–791.
- Chapman, P. M., Tobias, J. A., Edwards, D. P., & Davies, R. G. (2018). Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. *Journal of Applied Ecology*, 55(4), 1604–1614. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13073>

- Chen, H., & Boutros, P. C. (2011). VennDiagram: A package for the generation of highly-customizable Venn and Euler diagrams in R. *BMC Bioinformatics*, 12, 35. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-35>
- Cowie, R. H., Bouchet, P., & Fontaine, B. (2022). The Sixth Mass Extinction: Fact, fiction or speculation? *Biological Reviews*, 97(2), 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>
- Cumming, G. (2012). *Understanding the new statistics: Effect sizes, confidence intervals, and meta-analysis*. Routledge.
- Ernst, C. M., Loboda, S., & Buddle, C. M. (2016). Capturing northern biodiversity: Diversity of arctic, subarctic and north boreal beetles and spiders are affected by trap type and habitat. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 63–73. <https://doi.org/10.1111/icad.12143>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Fernández, R., Kallal, R. J., Dimitrov, D., Ballesteros, J. A., Arnedo, M. A., Giribet, G., & Hormiga, G. (2018). Phylogenomics, diversification dynamics, and comparative transcriptomics across the spider tree of life. *Current Biology*, 28(9), 1489–1497.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.064>
- Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2013). Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 36(7), 720–731. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06548.x>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R companion to applied regression* (3rd ed.). SAGE Publications. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- García-Navas, V., Martínez-Núñez, C., Christidis, L., & Ozgul, A. (2024). Turnover of bird species along the Nullarbor Plain: Insights from taxonomic, phylogenetic, and functional beta diversity. *Ecosphere*, 15(7), e4910. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4910>
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606–2621. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:NMAOSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2)
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857–871. <https://doi.org/10.2307/2528823>
- Götzenberger, L., Botta-Dukát, Z., Lepš, J., Pärtel, M., Zobel, M., & de Bello, F. (2016). Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1275–1287. <https://doi.org/10.1111/jvs.12425>
- Graham, C. H., & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(5), 579–592. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x>

Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523–549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>

Janicki, J., Dickie, G., Scarr, S., y Chowdhury, J. (2022, December 6). The collapse of insects. *Reuters Graphics*. Recuperado de [<https://www.reuters.com/graphics/GLOBAL-ENVIRONMENT/INSECT-APOCALYPSE/egpbykdxjvq/>]

Jiménez-Valverde, A., & Lobo, J. M. (2007). Determinants of local spider (Araneidae and Thomisidae) species richness on a regional scale: climate and altitude vs. habitat structure. *Ecological Entomology*, 32, 113–122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00848.x>

Legendre, P. (2014). Replacement and richness difference components. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334. <https://doi.org/10.1111/geb.12207>

Lenth, R. (2023). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* (R package version 1.8.8). <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R News*, 2(3), 18–22. <https://CRAN.R-project.org/package=randomForest>

Li, C., Wang, X., Zhang, B., Cui, P., Feng, G., & Svenning, J. (2021). Decomposing multiple β -diversity reveals non-random assembly of the waterbird communities across anthropogenic subsidence wetlands. *Diversity and Distributions*, 28(8), 1694–1705. <https://doi.org/10.1111/ddi.13396>

Li, Z., Heino, J., Zhang, J., Ge, Y., Liu, Z., & Xie, Z. (2023). Unravelling the factors affecting multiple facets of macroinvertebrate beta diversity in the world's third pole. *Journal of Biogeography*, 50(4), 792–804. <https://doi.org/10.1111/jbi.14574>

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2022). *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions* (R package version 2.1.4). <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>

Martín Esquivel, J. L., Marrero Gómez, M. V., Cubas, J., González-Mancebo, J. M., Olano, J. M., & del Arco Aguilar, M. J. (2020). Climate warming and introduced herbivores disrupt alpine plant community of an oceanic island (Tenerife, Canary Islands). *Plant Ecology*, 221(2), 1117–1131. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01066-5>

Mason, N. W. H., De Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. In Zobel, M. (ed.), *Journal of Vegetation Science*, 24, 794–806.

Måsviken, J., Dalén, L., Norén, K., & Dalerum, F. (2023a). The relative importance of abiotic and biotic environmental conditions for taxonomic, phylogenetic, and functional diversity of spiders across spatial scales. *Oecologia*, 202(2), 261–273. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05383-0>

Måsviken, J., Marquina, D., Norén, K., Dalén, L., y Dalerum, F. (2023b). Elevational variation of spider and insect communities in the Swedish mountains. *Ecosphere*, 14(6). <https://doi.org/10.1002/ecs2.4540>

Mas, E. D., Chust, G., Pretus, J. L., y Ribera, C. (2009). Spatial modelling of spider biodiversity: matters of scale. *Biodiversity and Conservation*, 18(7), 1945-1962. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9566-2>

Mazel, F., Davies, T., Gallien, L., Renaud, J., Groussin, M., Münkemüller, T., y Thuiller, W. (2015). Influence of tree shape and evolutionary time-scale on phylogenetic diversity metrics. *Ecography*, 39(10), 913-920. <https://doi.org/10.1111/ecog.01694>

Milano, F., Blick, T., Cardoso, P., Chatzaki, M., Fukushima, C. S., Gajdoš, P., Gibbons, A. T., Henriques, S., Macías-Hernández, N., Mammola, S., Nentwig, W., Nolan, M., Pétilon, J., Polchaninova, N., Řezáč, M., Sandström, J., Smith, H., Wiśniewski, K., y Isaia, M. (2021). Spider conservation in Europe: A review. *Biological Conservation*, 253, 109020. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109020>

Miller, M. A., Pfeiffer, W., y Schwartz, T. (2010, November). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In *2010 gateway computing environments workshop (GCE)* (pp. 1-8). IEEE.

Nentwig, W., Blick, T., Bosmans, Hänggi, A., Kropf, C., Stäubli, A. (2025). Spiders of Europe. Version 2.2025. Online at <https://www.araneae.nmbe.ch>, accessed on 05-02-2025. <https://doi.org/10.24436/1>

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2020). *vegan: Community Ecology Package* (R package version 2.5-7). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Orsholm, J. (2024). Community phylogenetics in the era of DNA-barcoding: Potentials and challenges. Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences. <https://res.slu.se/id/publ/128248>

Paradis, E., y Schliep, K. (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526-528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>

Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>

Pimm, S. L., Jenkins, C., Abell, R., Brooks, T., Gittleman, J. L., Joppa, L., Raven, P. B., Roberts, C. J., y Sexton, J. B. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187). <https://doi.org/10.1126/science.1246752>

Pitta, E., Zografou, K., Poursanidis, D., y Chatzaki, M. (2019). Effects of climate on spider beta diversity across different Mediterranean habitat types. *Biodiversity and Conservation*, 28(14), 3971-3988. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01860-2>

Podgaiski, L. R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça, M. d. S., ... y Pillar, V. D. (2013). Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in south Brazilian grasslands. *PLoS ONE*, 8(3), e60207. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060207>

R Core Team (2024a). *scale: Centering and scaling of matrices and vectors*. In: The R stats package. URL: <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-devel/library/base/html/scale.html>

R Core Team (2024b). The R stats package. R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-devel/library/stats/html/hclust.html>

Reaser, J. K., Meyerson, L. A., Cronk, Q., De Poorter, M. A. J., Eldrege, L. G., Green, E., y Vaiutu, L. (2007). Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environmental Conservation*, 34(2), 98–111.

Renner, S. S., Otto, R., Martín Esquivel, J. L., Marrero Gómez, M. V., y Fernández-Palacios, J. M. (2022). Vegetation change on Mt. Teide, the Atlantic's highest volcano, inferred by incorporating the data underlying Humboldt's *Tableau Physique des Iles Canaries*. *Journal of Biogeography*, 50(2), 251–261. <https://doi.org/10.1111/jbi.14503>

Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>

Schmera, D., Heino, J., Podani, J., et al. (2017). Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia*, 787, 27–44. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2974-5>

Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., et al. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574, 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>

Swenson, N. G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98(3), 1–8. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000289>

Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R* (Vol. 639). New York: Springer.

Tucker, C., Davies, T., Cadotte, M., & Pearse, W. (2018). On the relationship between phylogenetic diversity and trait diversity. *Ecology*, 99(6), 1473–1479. <https://doi.org/10.1002/ecy.2349>

Villéger, S., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.12021>

Webb, C. O., & Losos, J. B. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145–157.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505.

Wei, C., Li, H., Heino, J., & Jiang, X. (2025). Seasonal variation and driving factors of beta diversity of macroinvertebrate assemblages in subtropical Chinese high-mountain streams. *Water Biology and Security*, 100, 100379. <https://doi.org/10.1016/j.watbs.2025.100379>

Wheeler, W. C., Coddington, J. A., Crowley, L. M., Dimitrov, D., Goloboff, P. A., Griswold, C. E., Hormiga, G., Prendini, L., Ramírez, M. J., Sierwald, P., Almeida-Silva, L., Álvarez-Padilla, F., Arnedo, M. A., Benavides Silva, L. R., Benjamin, S. P., Bond, J. E., Grismado, C. J., Hasan, E., Hedin, M., Izquierdo, M. A., Labarque, F. M., Ledford, J., Lopardo, L., Maddison, W. P., Miller, J. A., Piacentini, L. N., Platnick, N. I., Polotow, D., Silva-Dávila, D., Scharff, N., Szűts, T., Ubick, D., Vink, C. J., Wood, H. M., & Zhang, J. (2016). The spider tree of life: Phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*, 32(1), 1–17. <https://doi.org/10.1111/cla.12182>

World Spider Catalog. (2025). *World Spider Catalog* (Version 26). Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on 28/05/2025. <https://doi.org/10.24436/2>

Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J., & Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314(5800), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>

Wunderlich, J. (1987). *Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras*. Langen, Germany: Triops.

Wunderlich, J. (1991). *Die Spinnen-Fauna der Makaronesischen Inseln*. Straubenhardt, Germany: Hirschberg - Leutershausen.

Wunderlich, J. (1994). *Zu Ökologie, Biogeographie, Evolution und Taxonomie einiger Spinnen der Makaronesischen Inseln*. Straubenhardt, Germany: Hirschberg - Leutershausen.

Wu, N., Liu, G., Zhang, M., Wang, Y., Peng, W., y Qu, X. (2022). Spatial factors outperform local environmental and geo-climatic variables in structuring multiple facets of stream macroinvertebrates' β -diversity. *Animals*, 12(19), 2648. <https://doi.org/10.3390/ani12192648>

Yang, Z. (2006). *Computational molecular evolution*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198567028.001.0001>