



V.M. Ortuño

Departamento de Ciencias de la Vida. Facultad de Biología, Ciencias Ambientales y Química. Universidad de Alcalá. A.P. 20 Campus Universitario. E-28805 - Alcalá de Henares. Madrid. Spain.

*Correo electrónico: vicente.ortuno@uah.es

11

Los Artrópodos en el contexto del bosque como refugio climático

Resultados clave

- La península ibérica reúne un importante elenco de artrópodos, muchos de los cuáles son especies relictas que acompañan a las masas forestales en su aventura de supervivencia.
- Se distinguen tres comunidades de artrópodos forestales: las especies fitófagas, las especies depredadoras arborícolas, y las especies propias del suelo forestal. Las dos primeras tienen comprometido su futuro al destino del bosque que las asila, mientras que una parte de la fauna del suelo podría encontrar una alternativa de supervivencia, ante la desaparición de la cubierta arbórea, colonizando el medio hipogeo.
- La presión antrópica y los cambios climáticos se revelan como las grandes amenazas de los hábitats forestales, alterando la superficie forestal, su composición y estructura. Por otro lado, hay que ser cautos con algunas políticas de “sanidad vegetal” que pueden ejercer un efecto debilitador de la biodiversidad.

Contexto

La entomología forestal ha estado dedicada, durante gran parte de su historia y desarrollo, al estudio de las especies consideradas dañinas para el bosque, así como a la investigación y perfeccionamiento de los métodos de lucha. Sin embargo, desde hace unas décadas se amplió el horizonte de estudio científico, dedicando atención a la biología y ecología del conjunto de los artrópodos forestales con el fin de desentrañar el papel que juegan en el funcionamiento de estos complejos ecosistemas (Dajoz 2001). No sólo los datos que se manejan actualmente relacionan el medio forestal con una elevada diversidad

animal, sino que existen claras evidencias de ello desde tiempos remotos, tal y como prueba el registro fósil (Retallack 1997).

El tapiz vegetal de la cuenca mediterránea, según lo reconocemos actualmente, en su mayor parte tiene su origen en dos factores históricos. El primero, de larga trayectoria en el tiempo, fue el efecto de las sucesivas glaciaciones cuaternarias (en Europa, son mejor conocidas, en orden de mayor a menor antigüedad, bajo el nombre de Biber, Donau, Gunz, Mindel, Riss y Würm) y sus correspondientes períodos interglaciares, si bien para evitar controversias científicas, y de nomenclatura, parece más práctico referirnos a la existencia de siete u ocho pulsaciones frías y otras tantas interglaciaciones o pulsaciones cálidas (Arribas 2004). La temperatura media de los períodos glaciares se cree que alcanzó valores de 8°C menos que en la actualidad y la máxima extensión del hielo cubrió totalmente el norte de Europa, extendiéndose hacia el sur sobre las tierras bajas del centro-norte, llegando hacia el oeste hasta cubrir completamente las Islas Británicas. Se desarrollaron grandes campos de hielo asociados a las principales cadenas montañosas que, en la península ibérica, afectaron a los Pirineos y a otras importantes montañas, incluyendo las más meridionales como por ejemplo Sierra Nevada. Paradójicamente ese frío glaciar proporcionó gran aridez (Arribas 2004) que se tradujo en escasa humedad edáfica en las zonas libres de hielos, y niveles muy bajos de vapor de agua en la atmósfera. Los grandes cambios en las condiciones ambientales produjeron flujos migratorios de las especies vegetales y, asociados a ellas, también de multitud de especies animales. De ahí el importante valor ecológico que tienen los enclaves montanos de moderada altitud, pues en ellos dominan climas frescos que han facilitado la supervivencia de discretas superficies boscosas, pálido recuerdo de lo que antaño fueron extensas áreas forestales. El segundo efecto modelador del tapiz vegetal, éste de

más corto recorrido temporal, es el manejo de los bosques por parte del hombre, propiciando deforestaciones para aprovechamiento maderero y obtención de pastos, desencadenando incendios y, también, facilitando la conservación de áreas boscosas que son manipuladas mediante prácticas de silvicultura y actividades de aclarado (adehesamiento). El resultado final es la existencia de 42 millones de km² de bosque (32 % de las tierras emergidas) en la actualidad, de los que aproximadamente sólo un 4% se encuentran en Europa (Dajoz 2001).

En el actual contexto de cambio climático, los ecosistemas forestales afrontan además una serie de impactos que pueden alterar su composición y estructura. Entre estos posibles impactos podemos destacar la retracción del límite de distribución de especies arbóreas situadas en los márgenes de distribución debido al incremento de la aridez (p. ej. Peñuelas et al. 2007). También se pueden dar sustituciones de especies eurosiberianas por mediterráneas en las zonas más secas (Herrero et al. 2013). Otro impacto ya registrado en varias zonas de España es el incremento de la mortalidad en rodales de alta densidad debido a la interacción entre la competencia y las sequías extremas (Vila-Cabrera et al. 2011, Linares et al. 2009). También es posible que ocurra una matorralización de las cotas altitudinales inferiores debido al incremento de la aridez (Matías et al. 2012). Además, en este nuevo escenario climático es muy posible que se incremente la frecuencia de los procesos de decaimiento forestal (disminuciones del crecimiento, defoliaciones y mortalidad) asociados a sequías extremas y cambios en la gestión forestal (Linares et al. 2009, Galiano et al. 2010, Camarero et al. 2011). Sin embargo, también existen mecanismos de resiliencia y compensación demográfica que pueden amortiguar o

disminuir estos efectos (Lloret et al. 2012). En suma, el cambio climático altera la composición y estructura de los bosques afectando de esta manera a la fauna que habita en ellos.

Los bosques además de ser utilizados para su explotación y disfrute por parte del ser humano, son ecosistemas que desarrollan funciones múltiples de vital importancia para la vida del planeta (Führer 2000): su presencia protege al suelo contra los efectos de la erosión e inundaciones; contribuye a regular los ciclos hidrológicos; minimiza el calentamiento del suelo por la radiación solar; contribuye a la formación de nubes; modera el clima regional; es pieza clave en la regulación de la cantidad de CO₂ del aire y la producción de biomasa (Montero et al. 2005); y funciona como un rico reservorio de biodiversidad ya que, en general, contienen más especies vegetales y animales que los espacios abiertos. A diferencia de hábitats más expuestos (páramos, praderas, herbazales, franjas ruderales, etcétera), el bosque ofrece variaciones climáticas amortiguadas del clima general de la zona. Esta característica lo convierte en un medio muy atractivo para el asentamiento y refugio de fauna, siendo este efecto especialmente visible en el hiperdiverso filo de los Artrópodos. Por otra parte, los bosques primarios que se muestran como masas forestales con estructura en mosaico (Remmert 1991) ofrecen, en contraposición a los bosques gestionados (tendientes a la uniformidad de especies y de edad de los árboles), más recursos tróficos y más diversidad microclimática. Según como se manifieste el dosel arbóreo habrá variaciones importantes en iluminación/sombra, temperatura, humedad relativa, viento/brisa, deposición de hojarasca, características físico-químicas del suelo, etcétera. A estos factores, además hay que añadir otros de carácter más general

Figura 1.

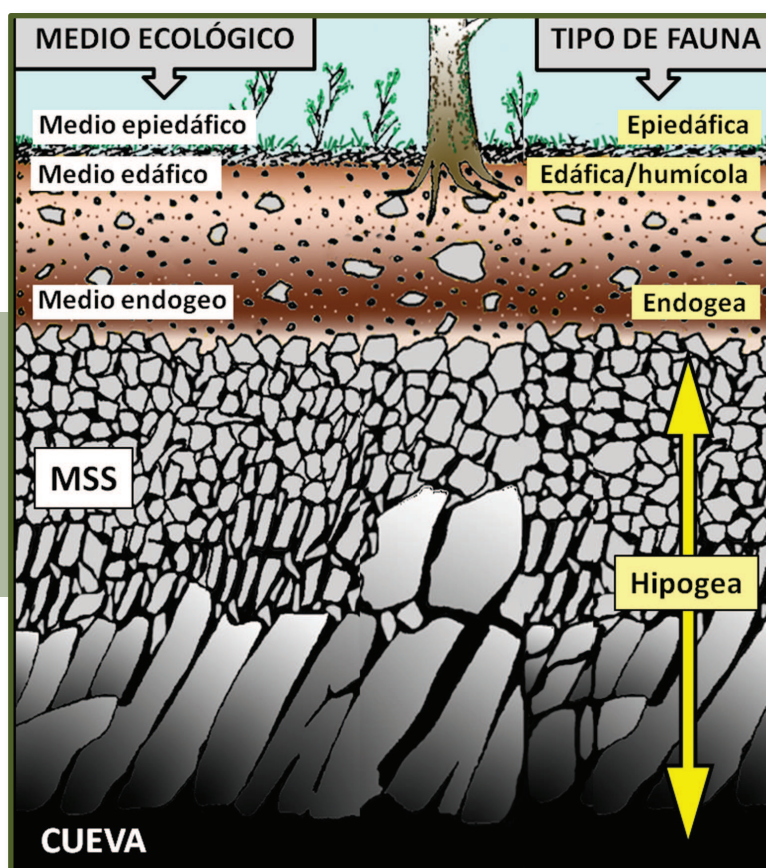


Figura 1. Idealización de un perfil de suelo/subsuelo en el que consta el medio ecológico y la tipología de fauna que le corresponde.

Fuente: Elaboración propia.

(ajenos al mosaicismo del bosque) como son la pluviosidad, topografía del terreno, orientación, pendiente del suelo, etcétera. Por tanto, el bosque primario cobra especial valor científico no sólo por su potencial heterogeneidad, directamente proporcional a la diversidad biológica y ecológica, sino también por ser trazas de paleobosques que han sobrevivido hasta nuestros días al margen de la intervención humana (Carbiener 1996) o, en el peor de los casos, escasamente manipulados.

Considerando que las especies relictas son especies que se encuentran en un estado de retrogresión y, por tanto, constituyen reductos aislados de lo que antaño fueron áreas de distribución amplias y continuas, la presencia de artrópodos forestales relictos se halla íntimamente asociada a masas forestales fragmentadas o muy reducidas. En este contexto, cabe señalar que estos bosques van a ser especialmente vulnerables a los futuros cambios climáticos debido a su sensibilidad climática y a su reducida extensión. En este sentido se pueden distinguir tres comunidades de artrópodos que cuentan entre sus filas con especies relictas (en general relictos postglaciares) claramente relacionadas con el bosque. Por un lado, especies fitófagas las cuales están íntimamente relacionadas con los vegetales debido a sus diferentes estrategias nutricionales (especies *filófagas*, *xilófagas*, *rizófagas*, *antófagas*, *espermófagas* y *frugívoras*); aquí también se incluyen los grupos de especies saproxilófagas (contiene, entre otras, a las estrictamente xilófagas) y micófagas. En segundo lugar, especies depredadoras que buscan, en general, presas fitófagas sobre el dosel arbóreo (incluye especies de hábitos corticícolas) o cualquier otro estrato de vegetación. Por último, y no menos importante, un conjunto muy heterogéneo de especies que viven en

distintas capas del suelo forestal (niveles epiedáfico, edáfico y endogeo –Figura 1–), disfrutando de microambientes muy especiales lo que les facilita la supervivencia, dado el marcado carácter estenoico de muchas de ellas. Estas especies suelen tener hábitos higrófilos y esciófilos y, en general, son ápteras o braquípteras, por lo que tienen un escaso poder de dispersión, de tal modo que los suelos se convierten en reductos de aislamiento y especiación. Por si esto fuera poco, las faunas del suelo forestal, y entre ellas las relictas, cuentan con un último recurso para la supervivencia ante la desaparición final del bosque húmedo, o la sustitución progresiva de éste por bosques xerótermos: se trata de realizar migraciones verticales buscando los espacios más profundos del suelo. En otras palabras, colonizar el medio hipogeo (Figura 1) para conseguir la humedad y estabilidad térmica necesarias que les permita la supervivencia ante la desaparición del manto protector del bosque.

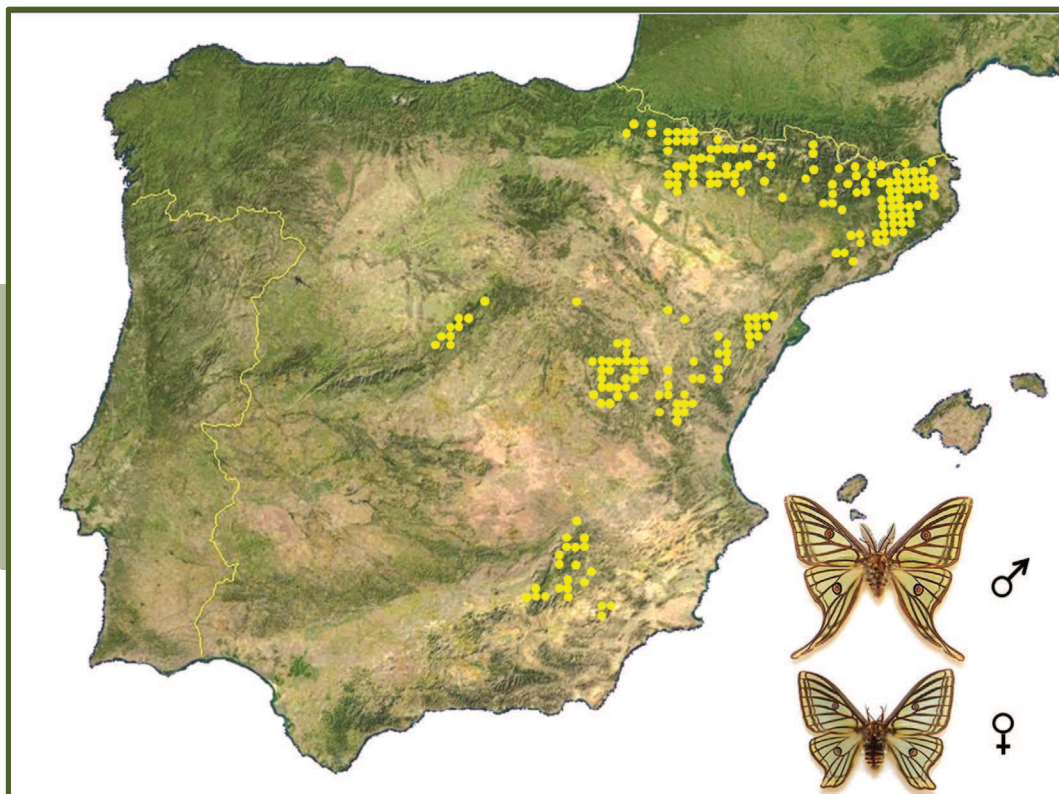
■ Resultados y discusión

Son muchos los casos de artrópodos relictos que se podrían citar en un texto de esta naturaleza. Sin embargo, sólo utilizaremos unos pocos ejemplos para ilustrar el estado actual del conocimiento y la problemática, si la hubiere, sobre su conservación.

La fauna fitófaga

Los artrópodos fitófagos, en su gran mayoría insectos, no sólo intervienen en la regulación de la producción primaria del bosque (Mattson & Addy 1975) sino que también pueden estimular el crecimiento de

■ **Figura 2.**



▲ **Figura 2.** Distribución de *Graellsia isabellae* (Graells, 1849) en el ámbito de la península ibérica. Datos extraídos de Romo et al. (2012).

Fuente: Elaboración propia.

Tabla 1. Coleópteros saproxílicos de Europa incluidos en la Lista Roja: familias, géneros y número de especies. Datos extraídos de Nieto & Alexander (2010).

| Familia | Género y número de especies | | | |
|-----------------------|---|---|---|--------------------|
| Anobiidae | <i>Xyletinus</i> (1) | | | |
| Boridae | <i>Boros</i> (1) | | | |
| Bostrichidae | <i>Amphicerus</i> (1) <i>Apate</i> (1) <i>Bostrichus</i> (1) <i>Enneadesmus</i> (1) | <i>Lichenophanes</i> (2) <i>Phonapate</i> (1) <i>Psoa</i> (2) <i>Scobicia</i> (5) | <i>Stephanopachys</i> (4) <i>Xylomedes</i> (1) <i>Xylopertha</i> (2) <i>Xyloperthella</i> (3) | Total Especies 12 |
| Buprestidae | <i>Buprestis</i> (1) | | | |
| Cerambycidae | <i>Aegosoma</i> (1) <i>Anaglyptus</i> (5) <i>Anoplistes</i> (1) <i>Aromia</i> (1) <i>Axinopalpis</i> (2) <i>Blabinotus</i> (1) <i>Brachypteroma</i> (1) <i>Calchaenesthes</i> (2) <i>Callergates</i> (1) <i>Callidium</i> (3) <i>Callimoxys</i> (1) <i>Callimus</i> (2) <i>Cerambyx</i> (7) <i>Chlorophorus</i> (11) <i>Clytus</i> (7) <i>Crotchiella</i> (1) <i>Cyrtoclytus</i> (1) <i>Deilus</i> (1) <i>Delagrangus</i> (2) <i>Ergates</i> (1) | <i>Glaphyra</i> (6) <i>Gracilia</i> (1) <i>Hesperophanes</i> (1) <i>Hylotrupes</i> (1) <i>Icosium</i> (1) <i>Isotomus</i> (4) <i>Lampropterus</i> (1) <i>Leioderes</i> (1) <i>Lioderina</i> (1) <i>Molorchus</i> (1) <i>Monochamus</i> (6) <i>Nathrius</i> (1) <i>Obrium</i> (2) <i>Penichroa</i> (1) <i>Phymatodes</i> (1) <i>Plagionotus</i> (2) <i>Poecilium</i> (7) <i>Prinobius</i> (1) <i>Prionus</i> (3) <i>Procallimus</i> (2) | <i>Pronocera</i> (1) <i>Pseudophegesthes</i> (2) <i>Psilotarsus</i> (1) <i>Purpuricenus</i> (10) <i>Pyrrhidium</i> (1) <i>Rhaesus</i> (1) <i>Rhaphuma</i> (1) <i>Ropalopus</i> (8) <i>Rosalia</i> (1) <i>Saperda</i> (5) <i>Semanotus</i> (3) <i>Stenhomalus</i> (1) <i>Stenopterus</i> (7) <i>Stromatium</i> (1) <i>Tragosoma</i> (1) <i>Trichoferus</i> (6) <i>Xyloclytus</i> (1) <i>Xylotrechus</i> (6) | Total Especies 153 |
| Cerophytidae | <i>Cerophytum</i> (1) | | | |
| Cetoniidae | <i>Gonorimus</i> (3) <i>Osmoderma</i> (5) | <i>Protaetia</i> (11) <i>Trichius</i> (4) | <i>Valgus</i> (1) | Total Especies 24 |
| Cucujidae | <i>Cucujus</i> (2) | <i>Pediacus</i> (4) | | Total Especies 6 |
| Elateridae | <i>Adelocera</i> (1) <i>Agriotes</i> (1) <i>Alestrus</i> (1) <i>Ampedus</i> (57) <i>Athous</i> (5) <i>Brachygonus</i> (5) <i>Calais</i> (1) <i>Calambus</i> (1) <i>Cardiophorus</i> (4) <i>Danosoma</i> (2) | <i>Denticollis</i> (4) <i>Diacanthous</i> (1) <i>Ectamenogonus</i> (1) <i>Elater</i> (1) <i>Haterumelater</i> (4) <i>Hypogonus</i> (1) <i>Ischnodes</i> (1) <i>Isidus</i> (1) <i>Lacon</i> (6) <i>Limoniciscus</i> (1) | <i>Megapenthes</i> (1) <i>Melanotus</i> (2) <i>Podeonius</i> (1) <i>Porthmidius</i> (1) <i>Procaerus</i> (3) <i>Reitterelater</i> (2) <i>Stenagostus</i> (5) <i>Tetrigus</i> (1) | Total Especies 115 |
| Erotylidae | <i>Dacne</i> (4) | <i>Triplax</i> (17) | <i>Tritoma</i> (2) | Total Especies 23 |
| Euchiridae | <i>Propomacrus</i> (2) | | | |
| Eucnemidae | <i>Anelastidius</i> (1) <i>Clypeorhagus</i> (1) <i>Dirrhagofarsus</i> (1) <i>Dromaeolus</i> (2) <i>Epiphanis</i> (1) <i>Eucnemis</i> (1) | <i>Farsus</i> (1) <i>Hylis</i> (6) <i>Hylochares</i> (1) <i>Isoriphis</i> (3) <i>Melasis</i> (2) <i>Microrhagus</i> (5) | <i>Nematodes</i> (1) <i>Otho</i> (1) <i>Rhacopus</i> (1) <i>Thambus</i> (1) <i>Xylophilus</i> (2) | Total Especies 31 |
| Latrididae | <i>Corticaria</i> (1) | | | |
| Leiodidae | <i>Agathidium</i> (1) | | | |
| Lucanidae | <i>Aesalus</i> (1) <i>Ceruchus</i> (1) | <i>Dorcus</i> (4) <i>Lucanus</i> (4) | <i>Platycerus</i> (3) <i>Sinodendron</i> (1) | Total Especies 14 |
| Melandryidae | <i>Phryganophilus</i> (1) | | | |
| Mycetophagidae | <i>Eulagius</i> (1) <i>Litargus</i> (1) | <i>Mycetophagus</i> (11) <i>Pseudotriphyllus</i> (1) | <i>Triphyllus</i> (1) | Total Especies 15 |
| Prostomidae | <i>Prostomis</i> (1) | | | |
| Pythidae | <i>Pytho</i> (3) | | | |
| Rhysodidae | <i>Clinidium</i> (1) | <i>Omoglymmius</i> (1) | <i>Rhysodes</i> (1) | Total Especies 3 |
| Trogositidae | <i>Ancyrona</i> (1) <i>Calitys</i> (1) <i>Grynocharis</i> (1) <i>Leipaspis</i> (2) | <i>Nemozoma</i> (3) <i>Ostoma</i> (1) <i>Peltis</i> (1) <i>Seidlitzella</i> (1) | <i>Temnochila</i> (2) <i>Tenebroides</i> (1) <i>Thymalus</i> (2) | Total Especies 17 |

los vegetales (Golley 1977), hasta tal punto que dicha actividad podría tener consecuencias directas sobre el fenómeno de sucesión y la evolución de la cubierta vegetal (Schowalter 1981). Entre estas especies podemos distinguir un gran número de relictos entomológicos de las que, tan sólo a modo de ejemplo, citaremos tres de ellas.

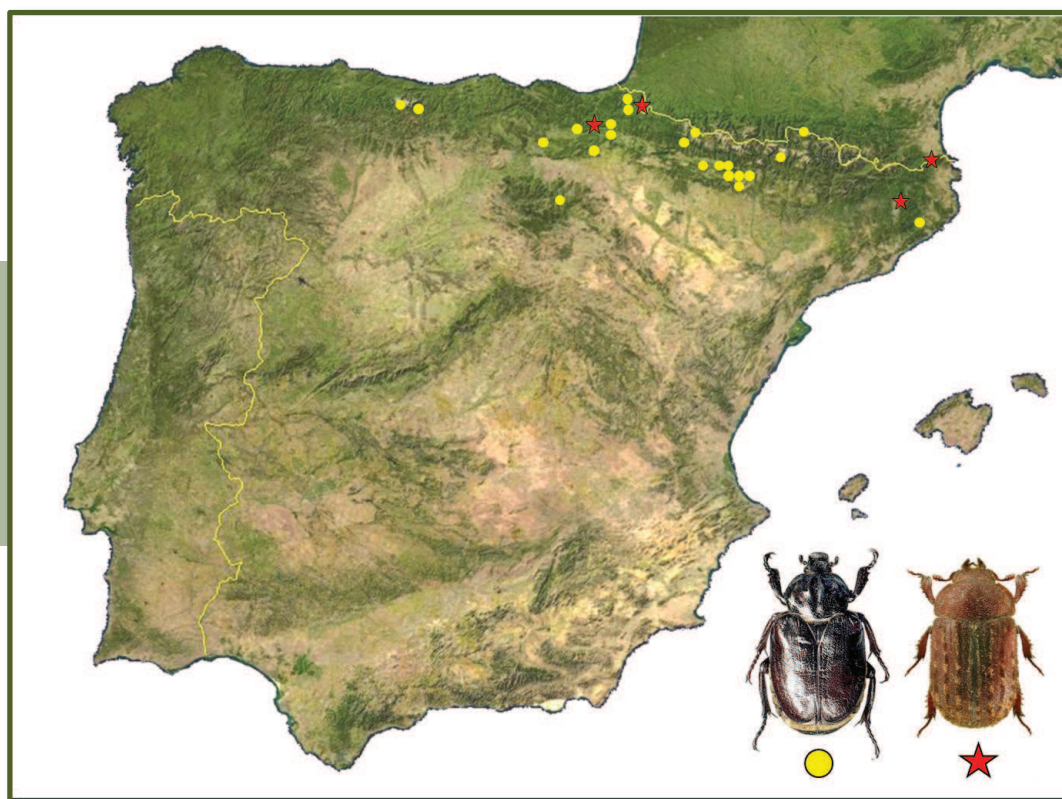
Entre las especies relictas forestales de hábitos filófagos, destacan ciertas especies de lepidóptero, y entre ellas la icónica *Graellsia isabelae* (Graells), que se puede ver directamente amenazadas por la utilización de insecticidas (Soria et al. 1986) normalmente empleados para combatir a otros defoliadores considerados plagas forestales (Romanyk & Cadahia 1992). Esta singular especie de satúrnido se alimenta de acículas de pino, en pinares maduros de la mitad oriental de la península ibérica (Romo et al. 2012) (Figura 2), siendo sus plantas nutricias en estado silvestre *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arnold. (Viejo Montesinos 2002). Su gran capacidad de dispersión, merced a su potente vuelo (hasta 10 km desde el punto de emergencia del imago) (Montoya & Hernández 1975), convierte a esta especie en un relicto que podría estar experimentando un proceso de expansión (López-Sebastián et al. 2001, Ibáñez et al. 2008), siempre y cuando se conserven en buen estado los pinares ibéricos. La mayoría de los especialistas coinciden en que su presencia en los Alpes franceses debe atribuirse a factores humanos (Rosas et al. 1992), quizá a una introducción voluntaria debido a la belleza de esta singular mariposa.

Los organismos saproxilófagos, más genéricamente saproxílicos, son aquellos que, en su ciclo vital, dependen de la madera muerta (árboles derribados o en

pie), árboles senescentes, hongos de la madera, e incluso de la presencia de otros saproxílicos (Speight 1989). En la Lista Roja de los coleópteros seproxílicos de Europa (431 especies y 160 géneros pertenecientes a 21 familias –Tabla 1–) aparece un considerable número de especies relictas, dada su distribución disyunta y puntual, condición que obedece no sólo a causas naturales sino también, en muchos casos, a factores antrópicos. Muchas de estas especies se hallan bajo la amenaza de una deriva de rarificación, pudiendo llegar a desaparecer (Nieto & Alexander 2010). En este sentido hay que subrayar que 46 especies están amenazadas de diversa consideración (14 de ellas presentes en la península ibérica –Recalde Izurzun 2010–), 56 se consideran menos amenazadas y de 122 no se tienen datos suficientes como para poder emitir un juicio bien fundado sobre el estado de conservación de la especie. Ante esta situación la pregunta es clara... ¿Cómo es posible que se haya llegada a este lamentable escenario? La respuesta es sencilla y contundente... debido a la regresión que han experimentado los bosques, más por causas antrópicas que naturales, pero también, y no menos importante, por la generalización en la aplicación de políticas de “sanidad vegetal” que han supuesto el empobrecimiento biológico de las masas forestales.

Aunque los coleópteros cerambícidos y los elatéridos son los más diversos en número de géneros y especies saproxílicas de la Lista Roja europea (Tabla 1), se tomarán como ejemplo de especies relictas saproxílicas a dos coleópteros, cetónido y lucánido respectivamente. El cetónido es *Osmoderma eremita* (Scop.) que, en las últimas décadas, se está aproximando vertiginosamente a una situación grave que augura su futura calificación como especie en “peligro de

■ **Figura 3.**



▲ **Figura 3.** Distribución de dos especies saproxílicas, *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) y *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1794) en el ámbito de la península ibérica. Datos de *O. eremita* extraídos de Micó et al. (2012) (circulo amarillo) y de *A. scarabaeoides* extraídos de Muñoz-Batet et al. (2007) y San Martín Moreno & Recalde Izurzun (2008) (estrella roja).

Fuente: Elaboración propia.

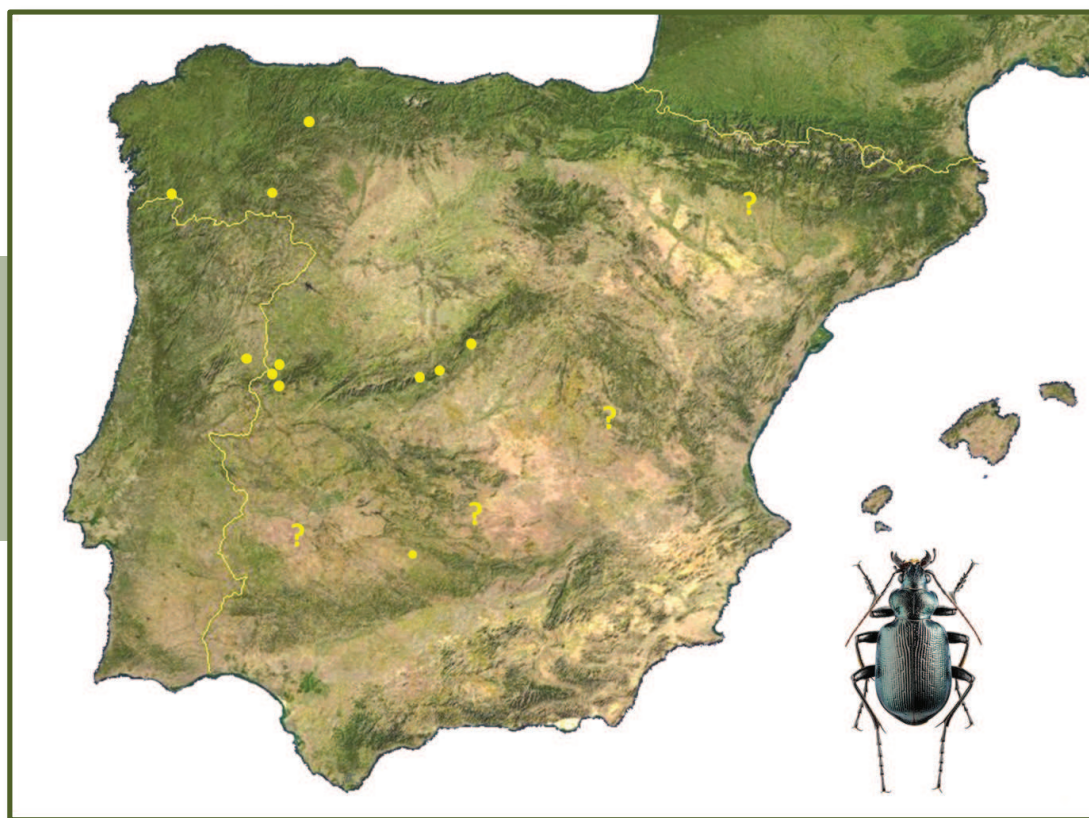
extinción”. Este coleóptero, para completar su ciclo biológico, requiere de las oquedades que se forman en los árboles viejos, principalmente frondosas. Dada la política de eliminación de este tipo de árboles, no es de extrañar que, en Europa, la presencia de esta especie haya disminuido en todas las regiones (Ranius et al. 2005). En la península ibérica se considera una auténtica rareza, siendo localizada en pocas áreas de los Pirineos, Montes Vascos, Cornisa Cantábrica y, de forma aún más puntual, en el Sistema Ibérico y la Cordillera Costero-Catalana (Micó et al. 2012) (Figura 3). Asumiendo el carácter relictual de la especie, marcadamente acusado en los bosque ibéricos, hay que añadir el factor antrópico como la causa que ha acelerado el declive de sus poblaciones (Murria Beltrán et al. 2004).

Otro buen ejemplo de relicto saproxílico es el lucánido *Aesalus scarabaeoides* (Panz.), escasamente representado en los bosques europeos y aún menos en los bosques ibéricos. Se sabe de su presencia en la Cadena Catalana (Español & Bellés 1982), Montes Vascos (Recalde et al. 2006) y Pirineos (Muñoz-Batet et al. 2007, San Martín Moreno & Recalde Izurzun 2008) (Figura 3). El género cuenta con siete especies distribuidas por el Hemisferio norte de las que tan sólo *A. scarabaeoides* está en Europa occidental (López-Colón 2000). Se trata de una especie rara, considerada como una reliquia del bosque primario (Bartolozzi 1989) y cuyo ciclo biológico está estrechamente relacionado con diferentes especies de caducifolios (Paulian & Baraud 1982, Van Meer 1999, Muñoz-Batet et al. 2007). Actualmente es considerada una especie protegida de la fauna ibérica (Rosas et al. 1992).

Los depredadores ligados a la vegetación

Los bosques cuentan con una variada fauna que depreda especies fitófagas cuya presencia, y buen estado de sus poblaciones, contribuye a mantener el equilibrio de los ecosistemas forestales. Entre los artrópodos cobra especial relevancia ciertas especies de coleópteros carábidos (Dajoz 2001, 2002), destacando algunas especies arborícolas de los géneros *Calosoma* Web., *Dromius* Bon., *Lebia* Latr. o *Tachyta* Kirby, entre otros. Aunque *Calosoma sycophanta* (L.) es una de las especies mejor conocidas (Riesgo 1964, Dajoz 2002), será otra especie próxima, *Calosoma inquisitor* (L.), la que sirva de ejemplo de depredador relicto de medios forestales. Esta especie suele estar ligada a los robledales en donde busca una de sus principales fuentes de alimento, la oruga de *Lymantria dispar* (L.), más conocida como “lagarta peluda”. Bien es verdad que no muestra una dieta estrictamente monófaga, saciando su voracidad con otros insectos (preferiblemente orugas de otros lepidópteros) que encuentre en su camino. La capacidad de vuelo en las especies de *Calosoma*, facilita el desplazamiento de los individuos hacia nuevas masas forestales, si bien *C. inquisitor* parece tener predilección por los robledales más maduros. En la península ibérica se muestra como una especie esquiva, habiéndose observado esporádicamente en bosques de carácter montano del norte y centro peninsular, y en Sierra Morena (Serrano 2013) (Figura 4). El género *Calosoma* tiene un largo recorrido de millones de años y es bien conocido desde el Oligoceno (Nel 1989), razón por la cual, las especies actuales, incluida *C. inquisitor*, pueden considerarse formas relictas, muchas de ellas exclusivas de enclaves boscosos.

■ Figura 4.



▲ Figura 4. Distribución de *Calosoma inquisitor* (Linnaeus, 1758) en el ámbito de la península ibérica. Datos extraídos de muy diversas fuentes. Las citas poco precisas que aluden exclusivamente a la provincia (Navarra, Cuenca, Ciudad Real y Badajoz) se indican con una interrogación.

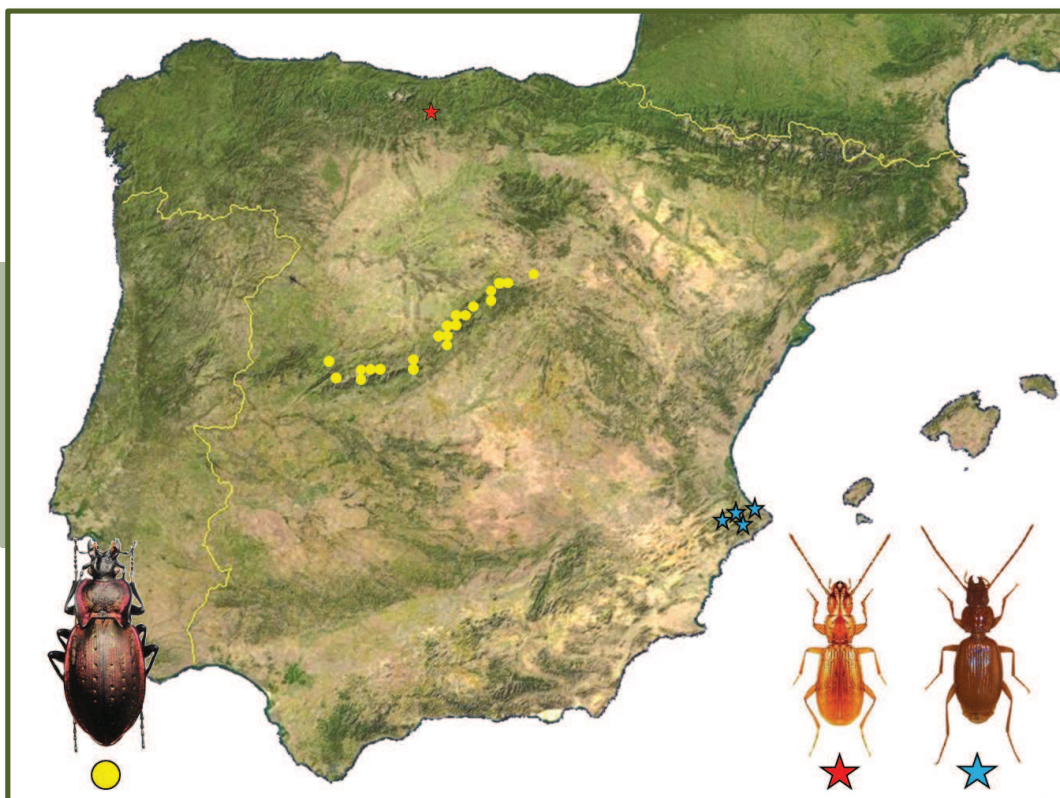
Fuente: Elaboración propia.

La fauna del suelo (epiedáfica, edáfica y endogea)

Un bosque como sistema ecológico no está circunscrito, exclusivamente, al conjunto de especies vegetales que lo configuran y a la fauna que se asocia a ellas. También es, parte de un bosque, el suelo y subsuelo que lo sustentan (Figura 1), hábitats que además de atesorar una extraordinaria biodiversidad juegan un papel vital en los ciclos biogeoquímicos (Dajoz 2001). Bajo condiciones de humedad, cierta oscuridad y, en general, riqueza de nutrientes, el basamento del bosque reúne comunidades de animales que, en su mayoría, están dominadas por los artrópodos. Estos invertebrados desempeñan diferentes roles ecológicos, destacando la función descomponedora, saprófaga y depredadora de muchos de ellos. Entre estos últimos destaca la presencia de numerosos arácnidos (arañas, opiliones, pseudoscorpiones, ácaros, etcétera), miriápodos quilópodos e insectos (Kühnelt 1957). Los insectos depredadores, están especialmente bien representados por los estafilínidos y carábidos, ambas familias con elevada diversidad específica y, en general, con poblaciones numerosas. Sobre los carábidos, se ha prestado especial atención en las últimas décadas y se dispone de datos relevantes sobre su biología y ecología (Thiele 1977), no obstante aún queda mucho por saber. De entre todas las especies de carábidos relictos propios del suelo forestal, el género *Carabus* L. reúne a las especies más emblemáticas, dado su considerable tamaño y vistosidad (Turin et al. 2003). En este sentido podemos afirmar, sin temor a equivocarnos, que no existe un bosque en Europa que no contenga, al menos, una especie de *Carabus*. En el ámbito ibero-balear se han citado 31 especies (Serrano 2013), con muy

diferente implantación, si bien no todas son forestales. Quizá uno de los mejores ejemplos de relicto forestal podemos obtenerlo del subgénero *Oreocarabus* Géh., representado en Europa por 6 especies (Turin et al. 2003), de las cuáles *Carabus (Oreocarabus) ghiliani* Laf. es la que cuenta con una distribución más restringida y, por tanto, de carácter relictual. Esta especie es conocida, exclusivamente, del ámbito ibérico, más concretamente de algunos bosques del Sistema Central (Guadarrama, Ayllón y Pela) y, muy rarificada, de parajes desarbolados de Gredos y Béjar (García-París & Ortuño 1988, Gilgado & Ortuño 2012) (Figura 5). Las poblaciones de estos dos últimos enclaves quizá se muestren senescentes por la práctica desaparición del bosque y, dada su mayor exposición a la luz, explicaría por qué los individuos muestran cierta tendencia al melanismo (singularidad que para algunos autores justificaría morfológicamente su estatus de subespecie: *C. ghiliani negrei*). Aunque la especie, en Guadarrama y Ayllón, ocasionalmente puede rebasar el límite superior del pinar buscando refugio entre piornos y enebros rastrero (García-París & Ortuño 1988), se sabe que su óptimo lo halla en suelos forestales dominados por *Pinus sylvestris* L. y *Fagus sylvatica* L. en donde desarrolla hábitos sublapidícolas (Ortuño & Toribio 1996). Su carácter higrófilo propicia la concentración de individuos en las proximidades de los torrentes y regatos que atraviesan el bosque. La puesta y la larva fue estudiada y descrita recientemente (Gilgado & Ortuño 2011), no obstante aún se sabe muy poco sobre su biología. Es de destacar que a su condición de especie relicta se suma su carácter endémico del centro peninsular, razón por la cual ha sido considerada como una especie amenazada (Viejo & Sánchez Cumplido 1995) y

■ Figura 5.



▲ Figura 5. Distribución de carábidos endémicos de la península ibérica: *Carabus (Oreocarabus) ghiliani* La Ferté-Sénéctère, 1847; *Trechus triamicorum* Ortuño & Jiménez-Valverde, 2011; complejo específico del linaje-*Trechus martinezi*. Datos de *C. (O.) ghiliani* extraídos de Gilgado & Ortuño (2012) (circulo amarillo), de *T. triamicorum* extraídos de Ortuño & Jiménez-Valverde (2011) (estrella roja) y del linaje-*Trechus martinezi* extraídos de Ortuño & Arillo (2005) (estrella azul).

Fuente: Elaboración propia.

catalogada como vulnerable por la UICN, apareciendo en el Libro Rojo de los Invertebrados de España (Serrano & Lencina 2006).

El medio hipogeo y su fauna

El medio hipogeo es el conjunto de espacios subterráneos (cuevas, oquedades de medio y pequeño tamaño, red de fisuras, etcétera) que subyacen al suelo (Figura 1). Éstos se pueden desarrollar en la roca madre, pero también en un nivel inmediatamente superior de acumulación de roca meteorizada, denominado Medio Subterráneo Superficial (abreviado MSS; Juberthie et al. 1980, Juberthie et al. 1981). Existen varias tipologías de MSS, si bien aquella que se encuentra asentada bajo suelos forestales puede haberse originado por deposición coluvial o por disgregación de la roca madre (Ortuño et al. 2013). Lo más singular de este tipo de medios es su notable capacidad para asilar un tipo de fauna que necesite, para su supervivencia, gran estabilidad térmica e hídrica, mayor aún de la que ofrece el ambiente epigeo del bosque. Por tanto, la colonización del subsuelo es inexorable y favorece, en aquellos linajes “más aventureros”, modificaciones muy notables (fisiológicas y morfológicas) que conducen a una mejor adaptación a la vida hipogea. De ese modo, son capaces de afrontar grandes limitaciones que les impone este medio, como por ejemplo la ausencia de luz (condición afótica) y, en los espacios subterráneos más alejados de la superficie, cierta austeridad respecto al consumo energético para así sobrevivir con escasa disponibilidad de nutrientes. Estas adaptaciones son básicamente las mismas que han desarrollado los artrópodos cavernícolas (Ortuño 2011). Un buen ejemplo de relictos hipogeos es el coleóptero carábido *Trechus triamnicorum* Ort. & J.-Valv., especie que cuenta con características claramente troglomorfas (Carabajal et al. 1999, Ortuño & Jiménez-Valverde 2011) que, sumadas a su ubicación geográfica, todo apunta hacia un origen que se remonta a los últimos períodos glaciares. Por tanto, cabría calificarlo como un relictos glacial (Vandel 1965) de carácter hipogeo que se halla al abrigo de un medio forestal (bosque de hayas de Saja, Cantabria –Figura 5–). Al mismo tiempo, podemos referirnos a él como un microendemismo (*sensu* Rapoport 1975) del MSS. Es una especie fuertemente higrófila que vive exclusivamente en los espacios subterráneos que se forman por la alteración de los estratos de esquistos pizarrosos. Resulta muy llamativa su sintopía con otras tres especies del mismo género (*Trechus distigma* Kiesenw., *Trechus jeannei* Sci. y *Trechus carrilloi* Tor. & Rod.) que muestran diferentes grados de adaptación al suelo/subsuelo, por lo que aunque ocupen una misma área, lo hacen segregadas espacialmente a lo largo de un gradiente vertical del suelo-subsuelo. Esto sugiere que, aunque ahora ocupan una misma área, el asentamiento de estas especies, o de sus ancestros, se produjo en diferentes momentos de la historia de este linaje. Como ya se ha explicado, en unos casos el origen relictos se debe al efecto de las últimas glaciaciones; así debió suceder en *T. triamnicorum* y también en *T. carrilloi*, una de las especies sintópicas y también hipogea. Sin embargo, la presencia de *T. jeannei* y *T. distigma* en la misma área, quizá tuvo su origen en lentas migraciones edáficas postglaciares, probablemente acompañando a la expansión del haya.

Otro ejemplo de relictos hipogeos, pero con un origen bien distinto, es el del complejo específico de *Trechus martinezi*, conjunto de adelfotaxones (*T. martinezi* Jeann., *T. alicantinus* Esp., *T. beltrani* Tor. y *T. torresalae* Ort. & Ari.) que viven en cuevas y MSS de la

comarca de la Marina Alta (Alicante). El ancestro común de estas especies vivía en suelos forestales húmedos que se extendían por toda la zona. Este tipo de vegetación mediterránea húmeda (bosques refugio) tuvo su origen durante los períodos glaciares, muy especialmente durante la glaciación Würm (Llobera & Valladares 1989), a la que se asociaba fauna mesoterma e higrófila. Cuando las condiciones climáticas cambiaron, las poblaciones del linaje de *T. martinezi* se vieron afectadas por una pérdida dramática de la cubierta vegetal, y con ellas de su área de distribución. Parte de estas poblaciones encontraron refugio en hábitats subterráneos, aumentando en ellas la deriva genética por “efecto fundador”, produciéndose, en su conjunto, un proceso cladogenético o diversificador (Ortuño & Arillo 2005). Por lo tanto, los descendientes de aquellas paleofaunas son relictos forestales (Bellés 1987) aunque sobrevivan en el subsuelo y el bosque haya desaparecido.

En aras de la brevedad expositiva, sólo se citan estos dos ejemplos de relictos hipogeos, si bien se puede concluir que el subsuelo es un medio extraordinariamente rico en diversidad biológica, contando con infinidad de especies relictas, muchas de ellas microendémicas, de las que una mayoría aún están por descubrir.

■ Recomendaciones para la adaptación

Según lo anteriormente expuesto, debe quedar claro que las principales amenazas para la supervivencia de las especies vinculadas al bosque, sean o no relictas, son la desaparición, retracción o alteración de la propia masa forestal. La destrucción de los hábitats por acción antrópica y los impactos del cambio climático suponen un serio problema que amenaza la supervivencia de miles de especies propias del bosque. Entre los factores más preocupantes podemos citar los siguientes:

- a) Deforestación total o parcial del bosque con fines agrícolas o pecuarios.
- b) Manejo del bosque para favorecer la creación de un monocultivo, dando como resultado el empobrecimiento de la biodiversidad que contenía el bosque original.
- c) Practicar repoblaciones forestales con especies alóctonas que acaban por empobrecer el suelo (un claro ejemplo, sobre suelo ibérico, son los eucaliptales).
- d) Aplicar de forma exagerada lo que se denomina “sanidad vegetal”, cuyo resultado conduce a un forzado empobrecimiento de la biodiversidad. Bajo este capítulo recaen acciones como la fumigación del bosque con insecticidas no selectivos (por ejemplo antiqutinizantes), la tala de árboles viejos o enfermos que son el medio de vida de especies saproxílicas y, en general, la “limpieza del bosque” que suponga la retirada de troncos, ramas o depósitos de hojarasca en donde se desarrollan muchas de las especies silvícolas.
- e) Provocar incendios forestales.

- d) Ejercer una alta presión antrópica por uso recreativo, lo que conlleva, en numerosas ocasiones, el abandono de basura, latas y otros recipientes que actúan, por largo tiempo, como improvisadas trampas pitfall en donde mueren miles y miles de artrópodos epiedálicos y edálicos. Este impacto también se hace notar en pequeños vertebrados (anfibios, reptiles, mamíferos insectívoros y roedores).
- e) Capturar fauna con fines coleccionistas o comerciales, actividad que ha lesionado muy gravemente algunas poblaciones de especies notablemente vistosas (por ejemplo, en el caso de *Carabus ghilianii*).
- f) Practicar aterrazamientos y, en general, modificar la estructura del suelo en extensas áreas.
- g) Los impactos derivados del cambio climático: decaimiento forestal, cambios en la composición de especies vegetales, cambios fenológicos y corológicos de especies arbóreas, e incremento de la mortalidad de árboles en zonas con alta densidad.

Ante esta colección de acciones lesivas que pueden actuar de modo independiente o sinérgico, la respuesta que se debe dar, desde el ámbito de la ciencia y la gestión medioambiental, es la propuesta de una serie de medidas que conduzcan hacia la conservación de estos hábitats y, por ende, de las especies que viven en ellos. Una de las claves es conservar el bosque respetando su heterogeneidad y asistiendo a los procesos de autorregulación que se dan en los ecosistemas forestales. La retirada constante de recursos tróficos (árboles viejos, árboles muertos, ramas, tocones, depósitos de hojarasca, etcétera) puede empobrecer gravemente estos hábitats. Además, hay que promover la creación de reservas dentro de las zonas protegidas ya existentes, o en nuevas áreas gestionadas al amparo de los conocimientos científicos que resulten de la ejecución de proyectos de investigación. También resulta necesario implementar medidas de adaptación al cambio climático que fomenten la resiliencia de los ecosistemas forestales frente a perturbaciones climáticas (p. ej. sequías extremas y olas de calor) que probablemente experimenten un incremento de su frecuencia y severidad en las próximas décadas (IPCC 2013). Por lo tanto, es necesario invertir económicamente y en capital humano para incrementar, antes de que sea demasiado tarde, el conocimiento sobre estos ecosistemas y, a la luz de la información obtenida, tomar nuevas decisiones sobre los modelos de gestión y conservación. Todo ello requiere de un cambio en la manera de contemplar el bosque bajo una nueva óptica, no sólo entre los responsables de su estudio y gestión, sino también en el conjunto de la ciudadanía, y ello se consigue sólo desde el conocimiento y una adecuada educación.

■ Material suplementario

Sistemática de las especies y géneros de Arthropoda recogidos en el texto

Subfilo Hexapoda

Clase Insecta

Orden Coleoptera

Familia Carabidae

Género *Calosoma* Weber 1801

Calosoma inquisitor (Linnaeus, 1758) - Nombre común: escarabajo inquisidor.

Calosoma sycophanta (Linnaeus, 1758) - Nombre común: cazador de orugas.

Género *Carabus* Linnaeus, 1758

Carabus (Oreocarabus) ghilianii La Ferté- Sénectère, 1847 - Nombre común: no existe.

Género *Dromius* Bonelli, 1810

Género *Lebia* Latreille, 1802

Género *Tachyta* Kirby, 1837

Género *Trechus* Clairville, 1806

Trechus alicantinus Español, 1971 - Nombre común: no existe.

Trechus beltrani Toribio, 1990 - Nombre común: no existe.

Trechus carrilloi Toribio & Rodríguez, 1997 - Nombre común: no existe.

Trechus distigma Kiesenwetter, 1851 - Nombre común: no existe.

Trechus jeannei Sciaky, 1998 - Nombre común: no existe.

Trechus martinezi Jeannel, 1927 - Nombre común: no existe.

Trechus torresalai Ortuño & Arillo, 2005 - Nombre común: no existe.

Trechus triamicorum Ortuño & Jiménez-Valverde, 2011 - Nombre común: no existe.

Familia Lucanidae

Género *Aesalus* Fabricius, 1801

Aesalus scarabaeoides (Panzer, 1794) - Nombre común: no existe.

Familia Cetoniidae

Género *Osmoderma* Lepelletier & Serville, 1828

Osmoderma eremita (Scopoli, 1763) - Nombre común: escarabajo ermitaño.

Orden Lepidoptera

Familia Saturniidae

Género *Graellsia* Grote, 1896

Graellsia isabelae (Graells, 1849) - Nombre común: mariposa isabelina; mariposa luna.

Familia Lymantriidae

Género *Lymantria* Hübner, 1819

Lymantria dispar (Linnaeus, 1758) - Nombre común: lagarta peluda o gitana peluda (oruga); polilla gitana (imago).

Sobre algunos términos científico-técnicos

Seguidamente, se listan algunos términos científico-técnicos que aparecen a lo largo del texto, a los que se adjunta una breve definición o frase explicativa.

Adelfotaxones: término que se aplica a un conjunto de organismos que constituyen grupos hermanos.

Afótico: dicese del medio al que no llega ningún fotón, o en el que la intensidad de la luz que penetra no es biológicamente significativa.

Alóctono: exótico, no aborigen.

Antiquitinizante: sustancia química que limita o dificulta la síntesis de quitina.

Antófago: que se alimenta principalmente de flores.

Áptero: que carece de alas.

Antrópico: dicese de aquello que se halla bajo la influencia del hombre.

Arácnidos: clase de artrópodos sin antenas, de respiración traqueal, que presentan cuatro pares de patas y el cuerpo dividido en dos regiones corporales. El nombre científico es Arachnida.

Artrópodos: grupo de los animales invertebrados, con estatus de filo, que presentan el cuerpo con simetría bilateral formado por una serie lineal de segmentos y provisto de apéndices articulados. Reúnen a los subfilos Trilobitomorpha (†), Cheliceriformes, Crustacea, Myriapoda y Hexapoda (incluye Insecta). El nombre científico es Arthropoda.

Braquíptero: con alas cortas.

Carábidos: familia de insectos coleópteros que destacan por la voracidad de la mayoría de sus especies. En general son depredadores. El nombre científico es Carabidae.

Cerambícidos: familia de insectos coleópteros que destacan por sus hábitos fitófagos y un notable alargamiento de las antenas. También se les denomina longicornios. El nombre científico es Cerambycidae.

Cetónidos: familia de insectos fitófagos cuyas especies suelen exhibir bellos colores. El nombre científico es Cetoniidae.

Cladogenético: dicese del mecanismo evolutivo que, por evolución adaptativa, conduce hacia el desarrollo de una mayor diversidad de organismos.

Coleópteros: Orden de insectos con piezas bucales masticadoras y que poseen el primer par de alas endurecidas (los élitros) que cubren, a su vez, las dos alas posteriores de carácter membranoso. Vulgarmente conocidos como escarabajos. El nombre científico es Coleoptera.

Coluvial: dicese de los depósitos de rocas que se acumulan en las laderas de las montañas.

Corticícola: característica comportamental de las especies que tienen el hábito de pulular por la corteza de los árboles.

Edáfico: del suelo o relativo a él. Normalmente se aplica a los niveles más superficiales del suelo.

Efecto fundador: formación de una nueva población de individuos a partir de un número muy reducido de éstos, lo que conlleva una escasa diferenciación genética entre los individuos y la fijación de alelos poco frecuentes.

Elatéridos: familia de insectos coleópteros que se caracterizan por tener un mecanismo de clic en el tórax, el cual les permite poder salir lanzado por los aires. El nombre científico es Elateridae.

Endémico: especie propia y exclusiva de una determinada zona.

Endogeo: propio del interior del suelo.

Epiedáfico: propio de la superficie del suelo.

Epigeo: del exterior (en contraposición a hipogeo).

Esciófilo: amante de la sombra.

Espermófago: que se alimenta de semillas.

Estafilínidos: familia de insectos coleópteros extraordinariamente diversas, con casi 50.000 especies descritas. Su forma alargada y los élitros cortos les confieren un aspecto que se aleja del estereotipo de los coleópteros. La mayoría son depredadores. El nombre científico es Staphylinidae.

Estenoico: que tiene un margen estrecho de selección de hábitat.

Eurosiberiano: dicese de la región biogeográfica, o su fauna y flora, que abarca Siberia y la mayor parte de Europa, salvo una franja meridional que circunda el Mediterráneo. El norte de la península ibérica pertenece al dominio eurosiberiano.

Filófago: que se alimenta de hojas.

Frugívoro: que se alimenta de frutos.

Higrófilo: amante de ambientes húmedos.

Hiperdiverso: dicese del grupo de organismos que cuenta con una elevada diversidad específica.

Hipogeo: propio del subsuelo. Aplicable a los espacios subterráneos, y a la fauna, que localizamos por debajo de los horizontes edáficos.

Lepidópteros: orden de insectos con antenas largas, ojos compuestos, boca chupadora y cuatro alas cubiertas de diminutas escamas que se imbrican. Vulgarmente conocidos como mariposas y polillas, aunque en el estado de larva reciben el nombre de oruga. El nombre científico es Lepidoptera.

Lucánidos: familia de insectos coleópteros con hábitos fitófagos. Algunas de sus especies son conocidas bajo el nombre de “ciervos volantes”. El nombre científico es Lucanidae.

Matorralización: expansión del matorral a antiguas zonas forestales o de pastizal.

Medio Subterráneo Superficial: una de las tipologías de medio hipogeo. El término se aplica a los espacios subterráneos que se hallan en la zona de disgregación de la roca madre o entre los depósitos coluviales o aluviales. Se suele hacer referencia a este medio de forma abreviada como MSS.

Melanismo: excesivo desarrollo de pigmento oscuro.

Mesotermo: dicese del organismo que vive en condiciones de temperaturas medias.

Micófago: que se alimenta de hongos.

Microendémicas: especie propia y exclusiva de una zona muy poco extensa.

Monófago: que se alimenta de un solo tipo de comida.

Oligoceno: época de la era cenozoica que comenzó hace unos 40 millones de años y finalizó hace 23 m.a.

Opiliones: orden de arácnidos conocido también por el nombre de murgaños o segadores. Tienen un parecido superficial con las arañas y también son depredadores aunque no venenosos. El nombre científico es Opiliones.

Paleofauna: dicese de la fauna de períodos geológicos pasados.

Pitfall: trampa de caída que se instala sobre el sustrato y que se utiliza, con frecuencia, para coleccionar artrópodos del suelo.

Quilópodos: clase de miriápodos conocidos vulgarmente como ciempiés y escolopendras. Son depredadores y algunos de ellos venenosos. El nombre científico es Chilopoda.

Pseudoscorpiones: orden de arácnidos que, por sus pedipalpos hipertrofiados y quelados, recuerdan vagamente a los escorpiones. El nombre científico es Pseudoscorpiones o Pseudoscorpionida.

Relicto: término que se aplica a especies actuales que tienen una distribución muy reducida en comparación con la que tuvieron en tiempos pretéritos. La reducción del área de distribución se puede deber a causas naturales o antrópicas.

Reliquia: equivale al término “fósil viviente”.

Resiliencia: propiedad que muestran ciertas comunidades y ecosistemas para absorber perturbaciones, sin alterar significativamente sus características de estructura y funcionalidad, pudiendo volver a su estado original una vez que la perturbación ha cesado.

Retrogresión: proceso de retracción o retroceso respecto a una determinada situación.

Rizófago: que se alimenta de raíces.

Ruderal: dicese de las especies propias de terrenos perturbados, incultos, cunetas, márgenes de caminos, escombreras, etcétera.

Sanidad vegetal: conjunto de acciones que conducen a la conservación del buen estado sanitario de individuos, poblaciones y productos que pertenecen al reino vegetal, tanto de especies agrícolas como forestales.

Saprófago: que se alimenta de materia en descomposición, bien de procedencia vegetal o animal.

Saproxílico: dicese de los organismos que necesitan de los árboles enfermos o muertos, hongos de la madera, o de la presencia de otros saproxílicos, para poder completar su ciclo vital.

Saproxilófago: que se alimenta de madera en descomposición.

Satúrnidos: familia de insectos lepidópteros que reúne a algunas de las mariposas más grandes y espectaculares del mundo. El nombre científico es Saturniidae.

Sintopía: coincidencia geográfica y de hábitat de dos o más especies.

Troglobiomorfo: conjunto de cambios fisiológicos/morfológicos que experimentan las especies hipogeas en su respuesta adaptativa al medio. Los más frecuentes son el alargamiento de apéndices, la pérdida de pigmentos tegumentarios, reducción o desaparición de los ojos, o incremento en el número de quimiorreceptores y mecanorreceptores.

Würm: nombre que se le da al período glacial más reciente en la historia de la Tierra. Tuvo su inicio hace unos 110.000 años y un colapso drástico hace tan sólo unos 10.000 años.

Xerotermo: organismo vegetal que vive en regiones con escasez de precipitaciones, elevada temperatura media y amplio rango de temperaturas.

Xilófago: que se alimenta de madera.

Referencias bibliográficas

- Arribas O (2004) *Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar*. Lynx Edicions, Barcelona
- Bartolozzi L (1989) Descrizione di una nuova sottospecie di *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1795) di Basilicata. *Bolletino de la Società Entomologica Italiana* 121:104-107
- Bellés X (1987) *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibèrica i les Illes Balears*. CSIC-Ed. Moll, Mallorca
- Camarero JJ, Bigler CJ, Linares JC, Gil-Pelegrín E (2011) Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759-769
- Carabajal E, García J, Rodríguez F (1999) Descripción de un nuevo género y una nueva especie de *Trechini* (Coleoptera: Caraboidea: Trechidae) de la cordillera Cantábrica. *Elytron* 13:123-131
- Carbiener D (1996) Pour une gestion écologique des forêts européennes. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 29:19-38
- Dajoz R (2001) *Entomología forestal: los insectos y el bosque. Papel y diversidad de los insectos en el medio forestal*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid
- Dajoz R (2002) *Les Coléoptères Carabidés et Ténébrionidés: Écologie et Biologie*. Editions Tec & Doc, Paris
- Español F, Bellés X (1982) Noticia de la presencia de "*Aesalus scarabaeoides*" (Panzer) ("Col. *Lucanidae*") en España y actualización de la clave de lucánidos ibéricos. *Boletín de la Estación Central de Ecología* 11:71-75
- Führer E (2000) Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and Management* 132:29-38
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F (2010) Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. *Ecosystems* 13:978-991
- García-París M, Ortuño VM (1988) Nuevos datos sobre la distribución y ecología de *Oreocarabus ghilianii* (Ferté-Sénectère, 1874) (Col.: Carabidae). *Boletín de la Asociación. Española de Entomología* 12:105-110
- Gilgado JD & Ortuño VM (2011) Biological notes and description of egg and first instar larva of *Carabus (Oreocarabus) ghilianii* La Ferté- Sénectère 1847 (Coleoptera: Carabidae). *Annales de la Société Entomologique de France (nouvelle série)* 47:444-456
- Gilgado JD & Ortuño VM (2012) *Carabus (Oreocarabus) guadarramus* LaFerté- Sénectère 1847 (Coleoptera: Carabidae): first instar larva and reflections on its biology and chorology. *Animal Biodiversity and Conservation* 35:13-21
- Golley FB (1977) Insects as regulators of forest nutrient cycling. *Tropical Ecology* 18:116-123
- Herrero A, Castro J, Zamora R, Delgado-Huertas A, Querejeta JI (2013) Growth and stable isotope signals associated with drought-related mortality in saplings of two coexisting pine species. *Oecologia* 173:1613-1624
- Ibáñez S, Nevado JC, Ylla J (2008) *Graellsia isabellae* (Graells, 1849), una nueva especie para la fauna lepidopterológica de Almería (España) (Lepidoptera: Saturniidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología* 36:427-430
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge
- Juberthie C, Bouillon M, Delay B (1981) Sur l'existence du milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mémoires de Biospéologie* 8:77-93
- Juberthie C, Delay B, Bouillon M (1980) Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie* 7:19-52
- Kühnelt W (1957) *Biología del suelo*. CSIC, Madrid
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2009) Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497
- Llobera F, Valladares F (1989) *El litoral mediterráneo español. Introducción a la ecología de sus biocenosis terrestres. Volumen I*. Penthalon, Madrid
- Lloret F, Escudero A, Iriondo JM, Martínez-Vilalta J, Valladares F (2012) Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology* 18:797-805
- López-Colón JI (2000) Familia *Lucanidae*. En: Martín-Piera F, López-Colón JI. Fauna ibérica (Vol. 14): *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid
- López-Sebastián E, López JC, Selfa J (2001) Nota preliminar sobre la distribución de *Graellsia isabellae* (Graells, 1849) (Lepidoptera, Saturniidae) en la Provincia de Valencia. *Graellsia* 57:183-184
- Matías L, Zamora R, Castro J (2012) Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a Mediterranean community. *Oecologia* 169:833-844
- Mattson WJ, Addy ND (1975) Phytophagous Insects as Regulators of Forest Primary Production. *Science* 190:515-522
- Micó E, Murria E, Galante E (2012). *Osmoderma eremita*. En: Matellanes R, Martínez R,

- coordinadores. *Bases ecológicas preliminares para la conservación de las especies de interés comunitario en España: Invertebrados*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid
- Montero G, Ruiz-Peinado R, Muñoz M (2005) *Producción de biomasa y fijación de CO₂ por los bosques españoles*. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Ministerio de Educación y Ciencia. Madrid
- Montoya R, Hernández R (1975) *Graellsia isabelae* (Graells). *Vida Silvestre* 12:207-211
- Muñoz-Batet J, Soler J, Viñolas A (2007) Nuevas poblaciones de *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1794) en Cataluña (*Coleoptera: Lucanidae: Aesalinae*). *Heteropterus Revista de Entomología* 7:91-95
- Murria Beltrán E, Murria Beltrán F, Murria Beltrán A (2004) Presencia de *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) en Aragón (España): Distribución y ecología (*Coleoptera, Cetoniidae*). *Catalogus de la entomofauna aragonesa* 31:7-23
- Nel A (1989) Les Calosomes fossiles de l'Oligocène du sud-est de la France. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 93:257-268
- Nieto A, Alexander KNA (2010) *European Red List of saproxylic beetles*. Publications Office of the European Union, Luxemburg
- Ortuño VM (2011) Diversidad de los insectos, y sus afines, en las cuevas: una visión ecológica para la conservación. En: del Egidio M, Juanes D, coordinadores. *La Ciencia del Arte III. Ciencias experimentales y conservación del patrimonio*. Subdirección General de Publicaciones, Información y Documentación, Ministerio de Cultura. Madrid
- Ortuño VM, Arillo A (2005). Description of a new hypogean species of the genus *Trechus* Clairville, 1806 from eastern Spain and comments on the *Trechus martinezi*-lineage (*Coleoptera: Adephaga: Carabidae*). *Journal of Natural History* 39:3483-3500
- Ortuño VM, Gilgado JD, Jiménez-Valverde A, Sendra A, Pérez-Suárez G, Herrero-Borgoñón JJ (2013) The "Alluvial Mesovoid Shallow Substratum", a new subterranean habitat. *Plos One* 8:e76311
- Ortuño VM, Jiménez-Valverde A (2011) Taxonomic notes on *Trechini* and description of a new hypogean species from the Iberian Peninsula (*Coleoptera: Carabidae: Trechinae*). *Annales de la Société Entomologique de France (nouvelle série)* 47:2132
- Ortuño VM, Toribio M (1996) *Los Coleópteros Carábidos. Morfología, biología y sistemática. Fauna de la Comunidad de Madrid*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid
- Paulian R, Baraud J (1982) *Lucanidae et Scarabaeoidea. Faune des Coléoptères de France, Vol. 2*. Encyclopédie Entomologique XLIII. Lechevalier, Paris
- Peñuelas J, Ogaya R, Boada M, Jump AS (2007) Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30:829-837
- Ranius T, Aguado LO, Antonsson K, Audisio P, Ballerio, A, Carpaneto GM, Chobot K, Gjurašin B, Hanssen O, Huijbregts H, Lakatos F, Martin O, Neculiseanu Z, Nikitsky NB, Paill W, Pirnat A, Rizun V, Ruicănescu A, Stegner J, Süda I, Szwajko P, Tamutis V, Telnov D, Tsinkevich V, Versteirt V, Vignon V, Vögeli M, Zach P (2005) *Osmoderma eremita* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) in Europe. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:1-44
- Rapoport EH (1975) *Aerografía. Estrategias Geográficas de las Especies*. Fondo de Cultura Económica. México-D.F.
- Recalde JI, Ugarte I, San Martín AF, Salgueira F (2006) Hallazgo de *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1794) en Álava (*Coleoptera, Lucanidae*). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 39:400-401
- Recalde Izurzun JI (2010) "Lista Roja europea de escarabajos saproxílicos" (*Coleoptera*) presentes en la Península Ibérica: actualización y perspectivas. *Heteropterus Revista de Entomología* 10:157-166
- Remmert H (1991) *The mosaic-cycle concept of ecosystems. Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin
- Retallack GJ (1997) Early forest soils and their role in Devonian global change. *Science* 276:583-585
- Riesgo A (1964) *Calosoma sycophanta* L. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales* 14:125-128
- Romanyk N, Cadahia D (1992) *Plagas de insectos en las masas forestales españolas*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid
- Romo H, García-Barros E, Martín J, Ylla J, López M (2012) *Graellsia isabelae*. En: Matellanes R, Martínez R, coordinadores. *Bases ecológicas preliminares para la conservación de las especies de interés comunitario en España: Invertebrados*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid
- Rosas G, Ramos MA, García-Valdecasas A (1992) *Invertebrados españoles protegidos por convenios internacionales*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA-CSIC, Madrid
- San Martín Moreno AF, Recalde Izurzun JI (2008) Nuevo registro de *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1794) en la Península Ibérica y actualización de la fauna navarra de lucánidos (*Coleoptera: Lucanidae*). *Heteropterus Revista de Entomología* 8:113-112
- Schowalter TD (1981) Insect herbivore relationship to the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecosystem succession. *Oikos* 37:126-130

- Serrano J (2013) Nuevo catálogo de la familia Carabidae de la península Ibérica (*Coleoptera*). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia. Murcia
- Serrano J, Lencina JL (2006) *Carabus (Oreocarabus) ghilianii* La Ferté-Sénectère, 1874. En: Verdú JR, Galante E, editores. *Libro Rojo de los Invertebrados de España*. Dirección general para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Soria S, Abós F, Martín E (1986) Influencia de los tratamientos con diflubenzurón ODC 45 por 100 sobre pinares en las poblaciones de *Graellsia Isabelae* (Graells) (*Lep. Syssphingidae*) y reseña de su biología. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas* 12:29-50
- Speight MCD (1989) *Saproxyllic invertebrates and their conservation*. Nature and Environment Series 46, Council of Europe. Strasbourg
- Thiele H-U (1977) *Carabid beetles in their environments. A Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour*. Springer-Verlag, Berlin
- Turin H, Peney L, Casale A (2003) *The genus Carabus in Europe. A Synthesis*. Pensoft Publishers, Sofia
- Vandel A (1965) *Biospeleology: La Biologie des Animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris
- Van Meer C (1999) Données entomologiques sur une très vieille forêt de feuillus: la forêt de Sare. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux* 27:1-17
- Viejo JL, Sánchez Cumplido C (1995) Normas legales que protegen a los artrópodos en España. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 19:175-189
- Viejo Montesinos JL (2002) Lepidópteros españoles. En: Pineda FD, de Miguel JM, Casado MA, Montalvo J, editores. *La diversidad biológica de España*. Pearson Educación, Madrid
- Vila-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Vayreda J, Retana J (2011) Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecological Applications* 21:1162-1172