

UNA APROXIMACIÓN MULTIDISCIPLINAR AL ESTUDIO DE LAS REDES TRÓFICAS DE LA HOJARASCA DE LOS HAYEDOS DE LOS PARQUES NACIONALES

NEREIDA MELGUIZO-RUIZ^{1,3}, MIQUEL A. ARNEADO², ORIOL VERDENY-VILALTA¹, SILVIA NATTA¹, FRANCISCO VALERA HERNÁNDEZ¹ Y JORDI MOYA-LARAÑO^{1,3}

RESUMEN

El funcionamiento de los ecosistemas puede depender en gran medida de la diversidad de interacciones entre las especies que los integran, dentro de lo que conocemos como redes ecológicas. Debido a ello, el cambio climático puede afectar a los procesos ecosistémicos tanto de manera directa (ej. un descenso en la precipitación afecta negativamente a las tasas de descomposición) como de manera indirecta mediante su efecto en la magnitud y dirección de las interacciones en dichas redes ecológicas. Por lo tanto estudiar cómo la variabilidad climática puede afectar a la diversidad de especies, las interacciones entre ellas y como esto afecta al funcionamiento de los ecosistemas, es de suma importancia para entender los efectos del cambio climático. Esto es especialmente importante en los ecosistemas amenazados de nuestros espacios naturales protegidos, como es el caso del hayedo en los parques nacionales, dado que allí el haya se halla en el límite sur de su distribución europea y podría estar en regresión debido al descenso de las precipitaciones como consecuencia del cambio climático.

Presentamos los primeros resultados de un proyecto multidisciplinar en tres parques nacionales (Aigüestortes, Ordesa y Picos de Europa) en el que utilizamos ADN de código de barras para identificar especies y haplotipos concretos de depredadores (arañas) y presas (colémbolos) y medimos la estructura espacial de la abundancia de los principales grupos funcionales de meso y macrofauna de las redes tróficas de la hojarasca de los hayedos, la cual está involucrada en un importante proceso ecosistémico: la descomposición de la hojarasca y el consecuente reciclado de nutrientes en el bosque. Se examinaron los componentes de la varianza espacial para la abundancia de los principales grupos funcionales presentes en la hojarasca y se analizaron los posibles factores que controlan la estructura espacial de cada uno de ellos. La red trófica de la hojarasca exhibe una fuerte estructura espacial, fundamentalmente determinada por las condiciones mesoclimáticas a nivel regional, el tipo de roca (ácida o calcárea) y la variabilidad microambiental. Encontramos además un efecto indirecto de abajo arriba de la disponibilidad hídrica sobre los depredadores de la red a través del efecto positivo del agua sobre las presas (microbívoros), lo cual indica la importancia que el agua puede tener en la configuración de la red trófica del suelo. Se hallaron 109 y 51 haplotipos de arañas y colémbolos respectivamente, lo que permitió establecer que la diversidad filogenética máxima se encuentra en el Parque Nacional de Or-

¹ Estación Experimental de Zonas Áridas, EEZA-CSIC, Carretera de Sacramento s/n, La Cañada de San Urbano, 04120-Almería. nereida@eeza.csic.es, oriol@eeza.csic.es, silvia@eeza.csic.es, pvalera@eeza.csic.es, jordi@eeza.csic.es

² Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 645, 08028-Barcelona. marnedo@gmail.com

³ Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad, Universidad de Oviedo - Campus de Mieres Edificio de Investigación - 5ª planta, C. Gonzalo Gutiérrez Quirós s/n Mieres, 33600-Asturias.

desa, y que existe una estructura filogeográfica muy marcada, especialmente en los colémbolos. Una vez se hayan analizado todos los datos se pretende ligar la disponibilidad hídrica con la diversidad funcional y molecular de los integrantes de la red trófica, y esto a su vez con la tasa de descomposición de la hojarasca. Los resultados de este estudio pueden tener importantes implicaciones para la gestión y conservación de los hayedos de los parques nacionales del norte de la península Ibérica, de cara a su persistencia frente al cambio climático que los acecha.

Palabras clave: Código de barras de ADN, Funcionamiento de los ecosistemas, hayedos, redes tróficas, hojarasca, descomposición, efectos de abajo-arriba.

SUMMARY

The correct functioning of ecosystems can largely depend on the diversity of interactions among the species embedded within them, in what we know as ecological networks. For the above reason, Climate Change can affect ecosystem processes both directly (e.g. a decrease in rainfall negatively affects decomposition rates) and indirectly through its effects in the strength and direction of the interactions in these ecological networks. Thus, studying how climatic variability can affect species diversity, and also the interaction among these species and how all of this affects in turn ecosystem function, is of central importance to understand the effects of Climate Change. This should be especially important in threatened ecosystems within our Natural Protected Areas, such as beech forests in Spanish National Parks, as beech trees are in the southernmost limit of their European distribution, where they could be in regression due to a decrease in rainfall from Climate Change.

Here, we show some preliminary results of a multidisciplinary project in three National Parks (Aigüestortes, Ordesa & Picos de Europa), in which we used DNA barcoding to identify species and haplotypes of predators (spiders) and prey (springtails) and measured the spatial structure in abundance of the main functional groups of meso- and macrofauna within the leaf-litter beech forest food webs, which are involved in a relevant ecosystem process: leaf-litter decomposition and associated nutrient recycling within the forest. We examined the variance spatial components for the abundance of the main functional groups within the leaf-litter and analyzed the potential factors controlling the spatial structure of each of these groups. These leaf-litter food webs show a strong spatial structure, mainly driven by meso-climatic conditions at the regional scale, bedrock type (acidic or limestone) and micro-environmental variability. In addition, we found an indirect bottom-up effect by which water availability controls predator abundance through its effects on microbivorous prey, which highlights the central role of water in structuring the soil food web. We found 109 and 51 spider and springtail haplotypes respectively, which allowed us to conclude that the Ordesa National Park has the maximum phylogenetic diversity for these groups and also that there is a strong phylogeographic structure, especially in springtails. Once all data are analyzed, we will link water availability with the functional and molecular diversity of the organisms embedded in these food webs, and the effect of such relationships will be linked in turn to the rate of leaf-litter decomposition. Since our results can potentially help understanding the effects of Climate Change, we claim that they could have important implications for the management and conservation of beech forests within the Iberian National Parks.

Key words: DNA barcoding, ecosystem functioning, beech forests, food webs, leaf-litter, decomposition, bottom-up effects.

INTRODUCCIÓN

En el actual contexto de inexorable cambio climático, ampliamente documentado a través de registros climatológicos, estudios sobre la circulación atmosférica y oceánica y mediciones de la extensión de hielo terrestre y marino (IPCC 2007), el funcionamiento de los ecosistemas y la diversidad que albergan se ven mermados y su persistencia comprometida. Además de las consecuencias directas, existen efectos indirectos vinculados al cambio climático que implican serias alteraciones en la dirección e intensidad de las interacciones bióticas (POLOCZANSCA *et al.*, 2008, SCHWEIGER *et al.*, 2008, revisado en TYLIANAKIS *et al.*, 2008) con el subsiguiente cambio en la distribución de las especies (ARAÚJO & LOUTO 2007, MERRILL *et al.*, 2008, PRESTON *et al.* 2008), así como en la dinámica de los ecosistemas. De hecho, trabajos recientes recalcan la necesidad de estudiar el funcionamiento de las redes ecológicas con el fin de conservar la biodiversidad, destacando el papel de la estructura de las interacciones en la estabilidad de dichas redes (BASCOMPTE & SOLÉ 1998; MONTOYA & SOLÉ 2006). La configuración de las redes ecológicas es extremadamente compleja, y los efectos que sobre ella tiene el cambio climático global son aún desconocidos –sabemos que la extinción de algunas especies clave puede afectar seriamente al resto de la red a la que pertenecen, provocando extinciones en cascada (MONTOYA *et al.*, 2006). Esto puede ser tanto más importante cuanto más ligadas al funcionamiento del ecosistema estén estas especies.

En este sentido, la fauna del suelo juega un papel fundamental en los procesos que en éste ocurren (COLEMAN 2008), y resulta ser mucho más diversa que la biota de la parte aérea de los ecosistemas terrestres, por lo que su contribución a la biodiversidad global y al funcionamiento ecosistémico deben ser tenidos en cuenta (GILLER, 1996; ADAMS & WALL, 2000). La gran cantidad de hojarasca que se acumula en los bosques caducifolios da lugar a una estructura espacialmente diversa que alberga una alta diversidad de meso y macroartrópodos (UETZ 1979, BULTMAN & UETZ 1982, 1984) en las capas más su-

perficiales del suelo. Para intentar asegurar la persistencia de los bosques caducifolios frente al cambio climático, es necesario conocer los factores que moldean la estructura de la red trófica de la hojarasca. A pesar de que ya ha sido demostrado que las comunidades animales del suelo se verán alteradas por cambios de temperatura y humedad (BRIONES *et al.*, 1997; FRAMPTON *et al.*, 2000a,b), se requieren más estudios para dilucidar las consecuencias concretas del cambio climático sobre dichas comunidades. Entre otros efectos, se sabe que la desecación limita la distribución de los artrópodos que viven en el suelo, como colémbolos y ácaros (MADGE, 1964; VERHOEF & WITTEVEEN, 1980; WAUTHY & VANNIER, 1988; HODKINSON *et al.*, 1996; HERTZBERG & LEINAAS, 1998) y que la sequía afecta negativamente a las comunidades de microartrópodos (WHITFORD, 1989; SIEPEL, 1996; WHITFORD & SOBHAY, 1999; FRAMPTON *et al.*, 2000; PFLUG & WOLTERS, 2001; LINDBERG *et al.*, 2002). Los artrópodos son especialmente sensibles a la temperatura, de forma que el futuro cambio climático podría alterar su comportamiento, dinámica poblacional, interacciones con otras especies y rango de distribución, entre otros (HARRINGTON *et al.*, 1999; AYRES & LOMBARDERO, 2000; BALE *et al.*, 2002; BEAUMONT & HUGHES, 2002). Además, la disponibilidad hídrica puede afectar al ciclo de nutrientes por medio de su efecto sobre las interacciones en el seno de la red trófica (LENSING & WISE, 2006). Asimismo se ha observado cómo las interacciones de la red trófica afectan a las tasas de descomposición de la hojarasca mediante cascadas tróficas que involucran depredadores (arañas), descomponedores (colémbolos) y la hojarasca (LENSING & WISE 2006). Por tanto, los árboles caducifolios pueden actuar como ingenieros del ecosistema promoviendo la diversidad en el suelo del bosque, la cual a su vez determina la tasa de reciclaje de nutrientes, que se hace disponible nuevamente para dichos árboles. El estudio y seguimiento de la diversidad de la red trófica del suelo en los bosques caducifolios puede por tanto servir como indicador del estado de funcionamiento del ecosistema forestal en su conjunto. Además, los hayedos ibéricos se encuentran especialmente limitados por el nitrógeno (SANTA REGINA *et al.*, 1997; AMORES

et al., 2006), por lo que el retorno de este nutriente al suelo resulta crucial. Estudios de descomposición en hayedos de la península Ibérica muestran que la tasa de descomposición de la hojarasca del haya es de aproximadamente un 20% anual (PARDO *et al.*, 1997). En la actualidad los bosques de *Fagus sylvatica* se encuentran en regresión en su límite sur de distribución (BOADA & SAURÍ 2003, MAGRI 2008), hecho que algunos autores han atribuido al calentamiento global (PEÑUELAS & BOADA 2003; JUMP *et al.* 2006). La regresión en la distribución de los hayedos podría ser el resultado por un lado del efecto directo del cambio en el régimen de precipitaciones y la temperatura sobre la supervivencia de los árboles, y por otro del efecto indirecto de una disminución del retorno de nutrientes a las hayas por disfunción de la red trófica fruto de la disminución de las precipitaciones. El descenso en la pluviometría combinado con temperaturas ligeramente más altas podría suponer importantes desajustes en las comunidades ecológicas de los hayedos, tales como cambios en la abundancia de las especies, plagas o extinciones locales.

Entre los objetivos principales de los espacios naturales protegidos (ENP) se encuentra el asegurar la conservación de la biodiversidad que éstos albergan (ARAÚJO *et al.*, 2007). Como mencionábamos anteriormente, la biodiversidad afecta directamente a la dinámica ecosistémica (p. ej. MIKOLA & SETÄLÄ 1998, NORBERG *et al.*, 2001, LOREAU 2000, LOREAU *et al.*, 2001, CARDINALE *et al.*, 2002, HOOPER *et al.*, 2005, IVES *et al.*, 2005), por lo que el buen funcionamiento y estado de «salud» de los ecosistemas en los ENP dependen directamente de la diversidad biológica presente en ellos. Así, el adecuado estudio del estado en que se encuentran los ENP debería implicar 1) Examinar la diversidad biológica presente en éstos y 2) Estudiar la relación existente entre la diversidad biológica y el funcionamiento de los ecosistemas. Sin embargo, la relación diversidad-funcionamiento del ecosistema puede no estar sólo determinada por la simple riqueza de especies, sino por cómo esta riqueza de especies se organiza con un mayor o menor nivel de complejidad en forma de red de interacciones (MONTROYA *et al.*, 2003). De cualquier manera, la distribución de los organismos y su coexistencia

en un mismo lugar no son cuestiones triviales; sabemos que la fauna no se distribuye aleatoriamente, sino que muestra patrones de agregación a todas las escalas y bajo control dependiente del espacio (ETTEMA & WARDLE 2002), de tal forma que investigar dichos patrones y esclarecer sus causas puede ayudar a comprender la dinámica de los ecosistemas forestales por medio de la actividad de sus comunidades animales. Diversos factores operando a distintas escalas espaciales -desde la más fina (estrecho rango de variación en factores bióticos y abióticos debido a la microtopografía del suelo) a la más gruesa (variación a escala continental de las propiedades del suelo debido a la historia geoclimática)- son responsables de la variabilidad espacial del suelo (LARK & CORSTANJE, 2009). Esa heterogeneidad espacial debe tener efectos notables sobre la estabilidad y funcionamiento ecosistémicos, a través de su influencia sobre la estructura de la comunidad. Está ampliamente aceptado que existe una escala espacial a la cual las poblaciones exhiben una distribución no aleatoria (FISHER, 1918; ANDREWARTHA & BIRCH, 1954; TAYLOR, 1961; HURLBERT 1990; PERRY *et al.*, 2002); describir la estructura no aleatoria de las redes ecológicas sigue siendo por tanto un aspecto fundamental de la investigación en ecología (FORTIN & DALE, 2005). Parece evidente que numerosos factores, operando a través de una amplia jerarquía de escalas espaciotemporales, determinan la distribución de las especies (LEVIN, 1992), de manera que conocer la estructura espacial de la comunidad del suelo resulta de vital importancia para poder predecir futuros efectos del cambio climático.

Dentro del marco de la red trófica de la hojarasca en hayedos de tres parques nacionales, los objetivos del presente trabajo son: 1) Estudiar la estructura espacial de la abundancia de los grupos funcionales de la red trófica, 2) Estudiar algunos determinantes de dicha estructura, 3) Reconstruir cualitativamente la red trófica y 4) Usar herramientas moleculares para estudiar patrones de diversidad en componentes de la red trófica. Dichos objetivos son parte integrante de otros más amplios, actualmente en ejecución, en los que pretendemos ligar la disponibilidad hídrica con la diversidad funcional y molecular de los inte-

grantes de la red trófica, y éstos a su vez a un proceso ecosistémico: la descomposición de la hojarasca en los hayedos, lo que nos permitirá entender mejor cómo los hayedos podrían hacer frente al cambio climático. El estudio de la descomposición de la hojarasca se inició en verano de 2010 y finalizará en octubre de 2012, momento en el cual podremos dar una visión más global del proyecto.

Nuestro proyecto se desarrolló en los hayedos de tres parques nacionales de la península Ibérica, Picos de Europa, Ordesa y Aigüestortes, donde, como se explicará más adelante en detalle, llevamos a cabo una reconstrucción cualitativa de la red trófica de la hojarasca a lo largo del gradiente pluviométrico entre y dentro de los parques.

Una estructura espacial jerárquica debe indicar que los distintos factores y procesos que determinan la abundancia de los diferentes componentes de la red trófica ocurren a distintas escalas, y por tanto podrían afectar al funcionamiento ecosistémico de manera diferencial. Con el fin de «fraccionar» jerárquicamente la escala espacial en la abundancia de los grupos funcionales de la red trófica de la hojarasca de los hayedos, se examinó en un primer momento los componentes de la varianza para la abundancia de cada grupo. Asimismo, se investigaron los posibles factores que controlan la estructura espacial de cada uno de los grupos funcionales. En concreto, se usó la aproximación de selección de modelos (BURNHAM & ANDERSON, 2002) para examinar dichos factores, así como el análisis de vías (WOTTON 1994) para determinar la posible regulación “abajo-arriba” de los niveles tróficos más altos por medio de recursos basales como el agua. Algunos estudios han demostrado cómo la disponibilidad de recursos (tanto la cantidad como la calidad) determina la productividad de la fauna del suelo, desde los niveles tróficos más bajos de la red, hasta los depredadores (SCHEU & SCHAFFER, 1998; CHEN & WISE, 1999; PONSARD *et al.*, 2000; LENOIR *et al.*, 2007), pero se sabe muy poco acerca del papel que juega el agua en la configuración de dicha red (cf. LINDBERG *et al.*, 2002).

Por otra parte, la relación entre la biomasa y la abundancia de los animales de una red trófica es

de suma importancia para entender la estructura de la red (WOODWARD *et al.*, 2005), dado que tanto la densidad como las diferencias de tamaños entre depredadores y presas potenciales determina en gran medida quién come a quién. Recientemente se ha demostrado la importancia de ambos factores (diferencias de tamaño y abundancia) en determinar la estructura de la red y las fuerzas de interacción entre depredadores intragremiales, así como entre depredadores y presas, las cuales son mediadas por efectos indirectos (SCHNEIDER *et al.*, 2012). La Hipótesis de la Equivalencia Energética (DAMUTH 1981) asume que debido a que todas las poblaciones de una comunidad absorben la misma cantidad de energía, debe existir una relación negativa entre la abundancia y el tamaño corporal (peso) de las especies que conforman dicha comunidad. En redes tróficas, además, dado que sólo una parte de la energía es transferida entre niveles tróficos, y que los depredadores de los niveles tróficos superiores deben ser necesariamente de mayor tamaño para poder alimentarse de niveles tróficos inferiores, se espera encontrar una relación negativa entre el tamaño (peso) y la abundancia de especies o grupos taxonómicos, la cual debe seguir la relación: $\ln(\text{abundancia}) = \ln(a) + b * \ln(\text{masa})$, en donde $0 > b > -0.75$ (REUMAN *et al.*, 2009). Sin embargo, frecuentemente se encuentra que dichas relaciones negativas no se cumplen y se documentan relaciones poligonales, cuyo origen puede ser diverso, siendo uno de los más aceptados el hecho de que existen diferencias en la escala de estudio (BLACKBURN *et al.*, 1997).

Ecología molecular de los invertebrados integrantes de la red trófica del suelo

En los últimos años se ha generalizado el uso de herramientas moleculares para el estudio de cuestiones ecológicas (MONSEN-COLLAR AND DOLCEMASCOLO, 2010; BEEBEE AND ROWE, 2008). Las aplicaciones de las herramientas moleculares en los estudios ecológicos incluyen, entre otros, desde el establecimiento del grado de parentesco entre organismos, a la inferencia de la historia evolutiva y demográfica de las poblaciones o los cambios en los patrones de expresión génica entre poblaciones o bajo distintos regímenes

nes. En el presente estudio se ha incorporado información molecular para (1) delimitar agrupaciones taxonómicas moleculares como sustitutos de especies, y así evitar problemas asociados a la identificación tradicional de organismos poco conocidos y (2) proporcionar información filogenética para abordar el estudio de las comunidades en un contexto evolutivo (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). Este estudio no pretende ser exhaustivo, sino que trata de mostrar un ejemplo de cómo el uso de herramientas moleculares puede aportar información relevante al estudio de comunidades. Hemos circunscrito el análisis molecular a dos componentes de la comunidad de la hojarasca de hayedo como representantes de dos de los grupos funcionales principales, los colémbolos, microbívoros y presas de las segundas, y las arañas, depredadores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El haya (*Fagus sylvatica*), árbol caducifolio de denso estrato arbóreo que forma bosques frecuentemente monoespecíficos, se extiende ampliamente por toda Europa. En su límite sur, los hayedos se localizan en el nivel montano, en lugares con elevados valores anuales de precipitación y es por ello que, en el caso de la península Ibérica, quedan fundamentalmente relegados al eje cántabro-pirenaico (BLANCO CASTRO *et al.*, 1997).

Al perder las hojas cada otoño, el haya conforma una capa continua de materia orgánica sobre el suelo, cuya estructura espacial y lenta descomposición (WISE & SCHAFFER, 1994) ofrece un ambiente relativamente aislado del frío que permite el asentamiento de fauna activa la mayor parte del año.

El área de estudio se extiende por hayedos de tres parques nacionales del norte de la península Ibérica –Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, Ordesa y Monte Perdido y Picos de Europa– coincidiendo con el límite sur de la distribución de *F. sylvatica* (MAGRI 2008). A continuación se hace una breve descripción fisiográfica de cada

Parque. Aigüestortes i Estany De Sant Maurici, localizado en el Pirineo catalán y con una extensión aproximada de 14.119 hectáreas, es el parque nacional más oriental de nuestro estudio, con un marcado clima mediterráneo y por ello caracterizado por veranos cálidos y secos, y picos de lluvia en primavera y otoño. Debido a que los hayedos ocupan menos del 0,5% del total de su extensión (RED NATURA 2000), establecimos algunos sitios de muestreo en el área circundante al Parque. Se muestreó a altitudes comprendidas entre 1.445 y 1.758 m, con medias anuales de precipitación que abarcan desde los 913 a los 1.251 mm (NINYEROLA *et al.*, 2005).

Ordesa y Monte Perdido, localizado en el Pirineo aragonés, tiene una extensión de 15.608 hectáreas y exhibe una mezcla de climas, con influencia tanto mediterránea como atlántica. Los bosques de haya ocupan un 6% del área total del Parque (RED NATURA 2000), y los sitios de muestreo se situaron a altitudes de 1005 a 1650 m. El rango y la amplitud de la precipitación media anual son mayores que en el caso de Aigüestortes, de 1129 hasta 1690 mm (Ninyerola *et al.*, 2005).

Finalmente Picos de Europa, el Parque más occidental con una extensión de 64.660 hectáreas, se extiende por la Cordillera Cantábrica, y abarca parte de las provincias de Asturias, Cantabria y León. Presenta una marcada influencia del clima atlántico, con veranos frescos y comparativamente cálidos inviernos (FELICÍSIMO, 1994), así como un estrecho rango de variación en temperatura y precipitación a lo largo del año. Los hayedos ocupan aproximadamente el 5% de la extensión total del Parque (RED NATURA 2000), y nuestros sitios de muestreo se establecieron en altitudes de 818 a 1.409 m, con un amplio rango de precipitación media anual abarcando desde 1.109 a 1.968 mm (NINYEROLA *et al.*, 2005). Además, cabe destacar que el régimen de lluvias en este último Parque es diferente que en los otros dos, con persistentes lloviznas y nieblas que le confieren una humedad relativamente alta y constante a lo largo del año (FELICÍSIMO, 1994), y promueven una mayor retención de agua en el suelo. Por su parte, Ordesa y en especial Aigüestortes exhiben, dada su proximidad al mar Mediterráneo, estaciones más marcadas y precipitaciones menos constantes a lo

largo del año. Además, la lluvia cae generalmente en forma de tormentas y aguaceros, lo que impide que el suelo retenga el agua, y el ambiente sea más seco en determinados épocas, como la estival.

Así, la tasa o régimen de precipitación, y no sólo la cantidad de lluvia, debe influir en los patrones de distribución y la abundancia de la fauna del suelo, por medio de su productividad, y sería por tanto esperable encontrar diferencias significativas en la abundancia de los distintos componentes de la red trófica entre parques nacionales, independientemente de aquellas fruto de la variabilidad en la cantidad de lluvia.

Muestreo, conteo, medición e identificación de la fauna

Los resultados que presentamos aquí corresponden a la primera de tres campañas de muestreo (primavera-verano 2009, otoño 2009 y primavera-verano 2010), la cual fue, por otra parte, la que supuso un muestreo más intenso. Con objeto de estudiar la meso y macrofauna (>0.5mm en longitud) de la hojarasca de los hayedos, se recogieron un total de 240 bolsas de hojarasca en los tres parques nacionales, durante los meses de mayo a julio de 2009. En cada Parque se recogieron cuatro bolsas de hojarasca en 20 estaciones distribuidas en un número variable de valles o localidades (seis valles en Aigüestortes, cinco en Ordesa y ocho en Picos de Europa), y con una distancia mínima de 300 metros entre ellas. La unidad básica de muestreo consistió en la rápida recolección de 28.5 l de hojarasca y su almacenaje momentáneo en una bolsa de plástico. Inmediatamente después, se tomaron cuatro medidas de la profundidad de la hojarasca adyacente, de manera que la cantidad de hojarasca acumulada en cada uno de los sitios muestreados fuese estimada mediante el cálculo de la media de esas cuatro medidas. Además, se anotaron tanto la localización de los sitios en coordenadas UTM (GPS) como la fecha y la hora de muestreo. Posteriormente se procedió a cribar cuidadosamente la hojarasca (WISE & CHEN, 1999; LAWRENCE & WISE, 2000, 2004; LENSING & WISE, 2004) a través de 1,5 cm de luz de malla. Se esparcieron con suavidad los restos resultantes en una bandeja de color blanco y se capturaron todos

los invertebrados vivos de la muestra por medio de pinzas entomológicas blandas. Después, los animales se almacenaron en Etanol 100% para posibilitar el análisis del ADN de código de barras (véase más abajo). De las cuatro muestras recogidas en cada estación de muestreo, dos fueron recolectadas en sitios «secos», localizados en pendientes empinadas donde se produce un importante lavado de la hojarasca debido a la escorrentía del agua y donde, por esa razón, se acumula menor cantidad de nutrientes y agua, y dos en sitios «de acumulación», pequeñas depresiones del terreno en la base de las pendientes, más llanas, y donde se acumula una mayor cantidad de nutrientes y agua.

Se identificaron por medio de una lupa binocular los especímenes hasta el nivel taxonómico más bajo posible: para el grupo de miriápodos se realizó una clasificación hasta orden, y para anélidos y coleópteros hasta familia, mientras que para el resto de artrópodos sólo se llegó al nivel de clase. Además, se llevó a cabo una clasificación funcional de tres grupos principales, atendiendo a su tamaño corporal y al tipo de alimentación (según SCHAEFER & SCHAUERMANN, 2009): enquitreidos y colémbolos fueron incluidos en el grupo de la mesofauna saprófaga y microfitófaga; lombrices, isópodos, diplópodos y escarabajos elatéridos en el de la macrofauna saprófaga y finalmente, arañas, pseudoescorpiones, opiliones, quilópodos y escarabajos carábidos y estafilínidos en el grupo de la macrofauna zoófaga. Lamentablemente, debido a su relativa dificultad taxonómica, hasta la fecha los ácaros no han podido ser asignados a ninguno de los tres grupos, y quedan a la espera de una mejor resolución taxonómica en su identificación. Las siguientes variables adicionales fueron calculadas a partir de los datos: la abundancia total, o tamaño total de la comunidad, estimada como la suma de todos los individuos hallados en una muestra, y el tamaño parcial, calculado como el resultado de sustraer el grupo funcional de interés a la abundancia total, como una estimación secundaria de la productividad del sistema.

Con el fin de analizar la relación entre el tamaño y la abundancia de la fauna, para cada nivel de agregación espacial (parque, valle y/o estación)

se midieron todos los individuos de los grupos más abundantes, dejando aparte los grupos más escasos (con representación inferior a un individuo por estación en promedio, lo que representó una proporción inferior al 20% del total) en 10 estaciones de cada parque, correspondientes a cinco valles en las inmediaciones de Aigüestortes, cuatro en Ordesa y seis en Picos de Europa. Asimismo, se transformó la longitud de cada individuo a peso seco, utilizando las ecuaciones de HÓDAR (1997). Para determinar si la relación entre el logaritmo de la abundancia y el logaritmo del tamaño (masa) corporal era lineal negativa o bien tenía una estructura poligonal -lo que supondría un pico para pesos intermedios (BLACKBOURN *et al.*, 1992; 1997; REUMAN *et al.* 2009)- dividimos cada una de las muestras de invertebrados en ocho clases de tamaño y elegimos como punto para el análisis el grupo con mayor abundancia, tomando como tamaño el tamaño medio de dicho grupo (BLACKBURN *et al.*, 1992).

Variables geográficas y climáticas

Con el fin de analizar la distribución de la fauna del suelo a diferentes escalas espaciales, distinguimos las siguientes:

- Escala micro-local (micro-sitio), variabilidad dentro de cada estación, entre sitios «secos» y «de acumulación» (dos muestras de cada tipo por estación).
- Escala local, variabilidad entre estaciones, dentro de cada valle o lugar (2-7 estaciones por valle).
- Escala regional, entre valles dentro de cada Parque (5-8 valles por parque).
- Escala peninsular, variabilidad entre los tres parques nacionales.

Se obtuvieron datos de precipitación media anual para cada estación a partir del Atlas climático digital de la península Ibérica (NINYEROLA *et al.*, 2005). Asimismo y por medio de un GPS, se tomaron la altitud, latitud y longitud de cada estación. Además de la longitud, se incluyó la altitud en los análisis como aproximación de la tempe-

ratura, debido a que podría ser un factor potencialmente importante en explicar la abundancia de los invertebrados del suelo. La latitud, sin embargo, no fue incluida en los análisis estadísticos debido al estrecho rango de variación; los tres parques nacionales tienen latitudes muy similares, de manera que no esperamos encontrar efecto alguno sobre la abundancia de la fauna.

De manera adicional, se ha utilizado información sobre la productividad de hayucos del Parque Nacional de Ordesa (años 2004 y 2006) -cuyas estaciones de muestreo hicimos coincidir, en la medida de lo posible, con las nuestras- para verificar si las diferencias espaciales en productividad por encima del suelo (hayucos) podrían explicar parcialmente las diferencias espaciales en productividad secundaria por debajo del suelo (tamaño de la comunidad de invertebrados en la hojarasca). Se asume en este análisis que las diferencias temporales en productividad no oscurecerían las diferencias espaciales. Por otra parte, dado que algunos de los invertebrados representantes de la fauna del suelo viven varios años, es de esperar un desfase temporal entre las productividades por encima y por debajo del suelo, por lo que contrastar datos del mismo año no garantizaría mayor fiabilidad a los resultados.

Análisis de códigos de barras de ADN

Tras la fijación de los especímenes en etanol absoluto, éstos fueron conservados en el frigorífico hasta su procesado. Previo al procesado de las muestras para la extracción del ADN, se obtuvieron fotografías en visión dorsal para facilitar su identificación posterior y contrastar los resultados de la delimitación molecular. En el caso de las arañas, se utilizaron dos patas de los individuos de mayor tamaño (>10 mm) y el abdomen en los especímenes pequeños (<10 mm). El resto del espécimen fue conservado como referencia. En el caso de los colémbolos se separaron las cabezas que, como en el caso de las arañas, fueron conservadas como referencias y se utilizó el resto del cuerpo para los análisis moleculares. Los especímenes de referencia han sido depositados en el Centre de Recursos de la Biodiversitat Animal de la Universitat de Barcelona (<http://www.ub.edu/crba>). La

extracción del ADN total se llevó a cabo utilizando el REDExtract-N-Amp kit (Sigma–Aldrich, www.sigma.com). El código de barras universal para animales (la mitad 5' del gen mitocondrial *cox1*) fue amplificado y secuenciado utilizando los primers universales descritos en FOLMER *et al.* (1994). Las secuencias resultantes fueron ensambladas y editadas con ayuda del programa Geneious Pro 5.5 y alineadas con la versión online del programa MAFFT (KATO AND TOH, 2008). Las secuencias obtenidas fueron colapsadas a haplotipos mediante el programa DNACollapser (VILLESEN, 2007). El programa RaxML 7-2-8-ALPHA (STAMATAKIS, 2006) se utilizó para obtener los árboles de haplotipos de máxima verosimilitud de cada grupo. Se utilizó un esquema de partición por codones simplificado, uniendo las primeras y segundas posiciones del codón en una misma partición. Los árboles resultantes fueron re-enraizados (*midpoint rooting*), ordenados y las ramas de longitud cero resueltas con ayuda del programa TREEDIT (disponible en <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/treedit/>). Los árboles fueron linealizados utilizando el algoritmo implementado en PATHd8 (BRITTON *et al.*, 2007), fijando arbitrariamente la longitud de la raíz a 1. La delimitación de linajes moleculares como substitutos de especies nominales se realizó mediante el método *Generalized Mixed Yules-Coalescent* (GMYC) (PONS *et al.*, 2006) implementado en el paquete de R SPLITS (EZARD *et al.*, 2009). Se escogió un representante de cada agrupación GMYC para su identificación mediante la comparación de su secuencia de código de barras con bases de datos de referencia. Inicialmente, se compararon las secuencias desconocidas con la base de datos disponible en BOLD (RATNASINGHAM AND HEBERT, 2007). En caso de no obtener ningún emparejamiento significativo (similitud $\geq 97\%$), se buscó en la base de datos *nr* de Genbank mediante el algoritmo *blast*.

Los valores de algunos estadísticos descriptivos de las características filogenéticas a nivel de comunidad fueron obtenidos mediante el paquete de R. PICANTE (KEMBEL *et al.*, 2010). Se utilizaron las agrupaciones de GMYC como substitutos de especie. La diversidad de las distintas áreas se midió utilizando el índice de diversidad filogenética de Faith (PD) (FAITH, 1992). Se calculó la similitud entre las diferentes áreas utilizando distancia filo-

genética media entre los taxones (grupos GMYC) de cada área (beta-diversidad filogenética).

Análisis estadísticos

Para los análisis estadísticos de la estructura de la abundancia y la relación abundancia-tamaño, se usó el software estadístico libre R, versión 2.13.1 (R Development Core Team, 2011). Se usaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM), usando la función «lmer» en el paquete «lme4», con distribución gaussiana de errores, así como Modelos Aditivos Generalizados (función «gam» en el paquete «mgcv»), que sirvieron para contrastar si la relación entre log-abundancia y log-peso era lineal o poligonal. Para estimar la mejor combinación de variables explicativas, o dicho de otro modo, el modelo más parsimonioso para explicar la estructura espacial de la abundancia, se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc, BURNHAM & ANDERSON, 2002). En estos modelos la estación de muestreo fue siempre incluida como un efecto aleatorio. Además, para contrastar la hipótesis de que hay un efecto de abajo-arriba de la lluvia actuando indirectamente sobre los depredadores, se llevó a cabo un análisis de vías (función y librería «lavaan» de R, que es una aplicación robusta a la heterogeneidad en la varianza del error). En concreto se contrastó si un modelo en que la precipitación media anual explica la abundancia de depredadores de forma directa es menos parsimonioso que uno en el cual la precipitación explica la abundancia de depredadores a través de su efecto en el recurso principal de éstos, las presas (un efecto de abajo-arriba o «bottom-up»). Para ello, se utilizó el Criterio Bayesiano de Información (BIC). El modelo con el menor valor BIC sería el que mejor explicaría los datos.

RESULTADOS

Estructura espacial de la red trófica: componentes espaciales de la varianza y papel del agua

La única fuente consistente de variación espacial en la abundancia de los tres grupos funcionales

aparece a escala regional, es decir, entre valles dentro de cada parque nacional (Figura 1). El modelo que mejor se ajustó a nuestros datos (menor AICc), tanto para el tamaño total de la comunidad como para cada uno de los tres grupos funcionales, incluye como variables explicativas *Parques Nacionales*, *Tipo de roca madre*, *Tipo de micro-sitio*, *Fecha y hora de muestreo*, *Precipitación*

media anual y *Tamaño parcial de la comunidad* como factores fijos, y *Estación* como variable aleatoria. A continuación se describen las relaciones anteriores en mayor detalle.

Tamaño de la comunidad. Encontramos diferencias significativas entre parques nacionales (Figura 2a) con mayor abundancia de fauna en

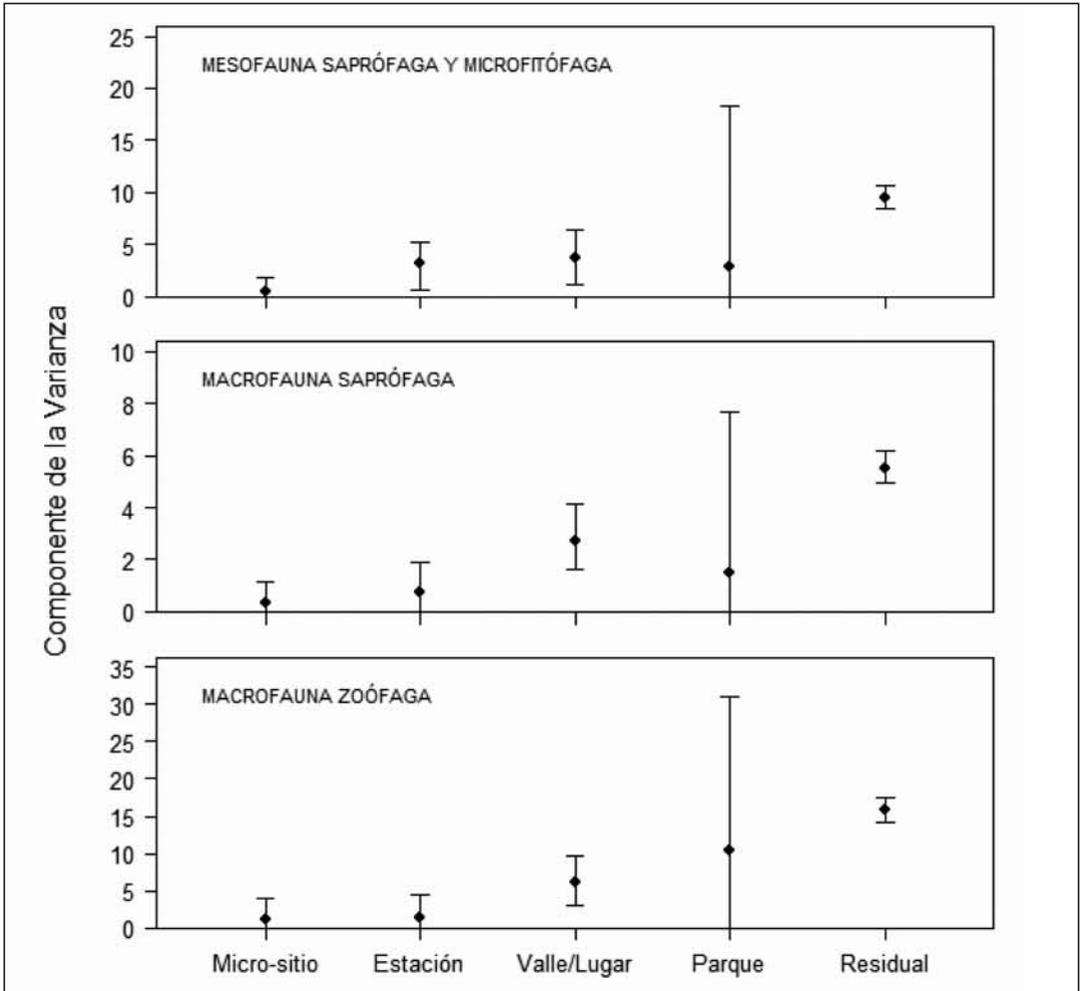


Figura 1. Componentes de la varianza espacial para la abundancia de 3 grupos funcionales de la red trófica de la hojarasca de los hayedos de los Parques Nacionales. El único componente significativo, en que el intervalo de confianza al 95% no se solapa con 0, es el de Valle/Lugar. Las estimas se obtuvieron utilizando la función «pvals.fnc» en la librería «languageR» de R, que utiliza una aproximación bayesiana MCMC.

Figure 1. Spatial variance components for the abundance of 3 functional groups within the leaf-litter food web in beech forests from the National Parks. The only significant component; i.e., with a 95% Confidence Interval non overlapping with 0, was that of Valley/Location. Estimates were obtained with the function «pvals.fnc» in the «languageR» library of R, which uses a bayesian MCMC approach.

Aigüestortes (Tabla 1). Además, existe un efecto significativo del Tipo de roca madre (Figura 2b); la abundancia es mayor en sitios cuya roca madre es calcárea, en comparación con aquellos asentados sobre roca silíceo. Encontramos también diferencias significativas entre Tipos de micro-sitio (Figura 2c), con un mayor tamaño de la comunidad en sitios «de acumulación», donde los nutrientes y el agua son más abundantes que en sitios «secos». Por último, existe un importante efecto positivo de la precipitación media anual sobre la abundancia total de fauna (Tamaño de la comunidad), con una sig-

nificativa mayor abundancia de fauna en los sitios más lluviosos (Fig 2d).

Mesofauna saprófaga y microfitófaga. Entre las variables explicativas del modelo, ni el Tipo de roca madre ni el Tipo de micro-sitio fueron significativos. Se encontraron diferencias importantes entre Parques, con significativamente mayor abundancia de este grupo en Aigüestortes en comparación con los otros dos (Tabla 1). Además, encontramos de nuevo un notable efecto de la Precipitación media anual, con mayor número de individuos en las estaciones

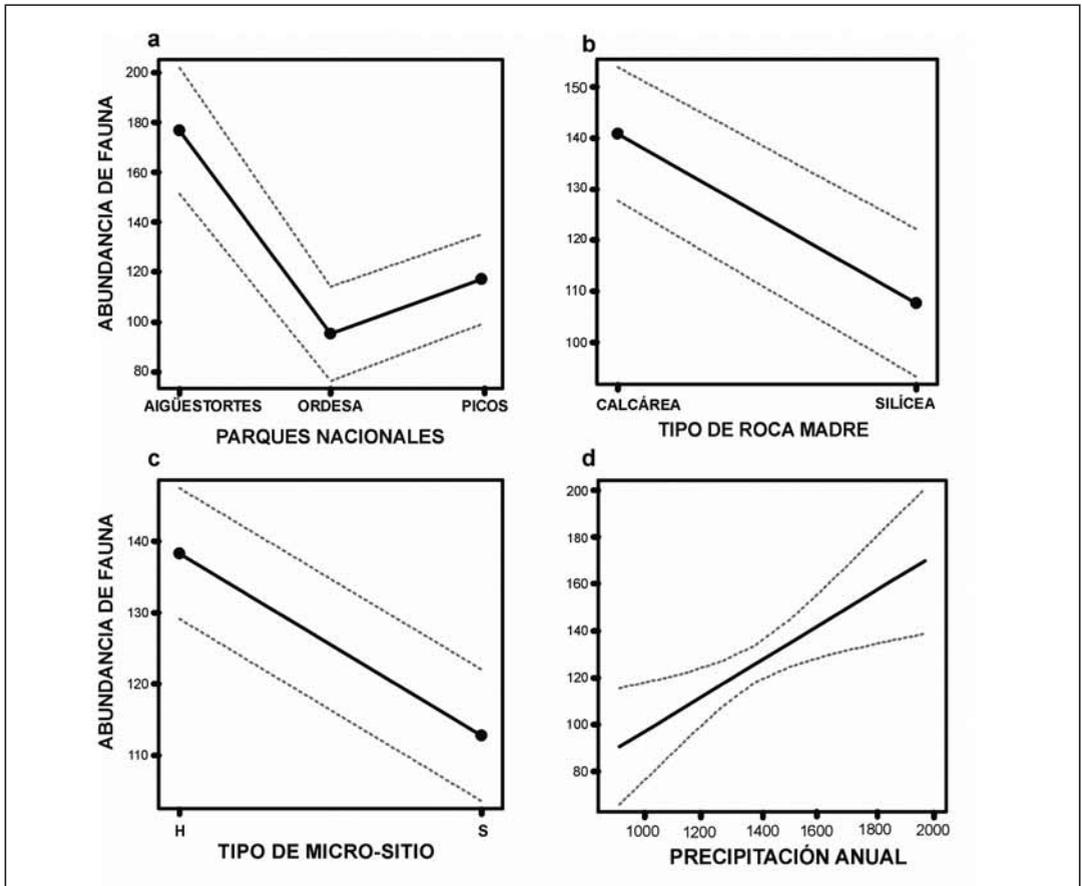


Figura 2. Efectos parciales de los factores potencialmente responsables de la abundancia total de fauna (Tamaño de la comunidad) a.- Parques Nacionales; b.- Tipo de roca madre; c.- Tipo de micro-sitio (H: zonas de acumulación y S: zonas secas) y d.- Precipitación media anual.

Figure 2. Partial effects for factors potentially driving the abundance of fauna (Community size). a.- National Parks; b.- Bedrock type; c.- Type of micro-site (H: humid accumulation areas and S: dry areas) and d.- Mean Annual Precipitation.

	Aigüestortes (n=15)	Ordesa (n=20)	Picos de Europa (n=20)	Media*
MESOFAUNA SAPRÓFAGA Y MICROFITÓFAGA				
ENCHYTRAEIDAE	12.5(9.9)	12.8(11.3)	11.1(17.6)	12.1(13.4)
COLLEMBOLA	4.1(5.0)	5.2(5.4)	4.7(8.3)	4.7(6.4)
MACROFAUNA SAPRÓFAGA				
LUMBRICIDAE	1.4(1.8)	1.8(1.7)	0.9(0.9)	1.3(1.5)
ISOPODA	2.9(3.4)	1.6(1.4)	2.1(3.3)	2.1(2.9)
JULIDA	2.0(1.5)	2.9(2.5)	1.3(1.0)	2.1(1.9)
GLOMERIDA	4.4(3.7)	1.1(1.9)	2.1(4.0)	2.3(3.4)
PSELAPHOGNATHA	0.5(1.3)	0.7(1.1)	1.0(1.0)	0.8(1.1)
POLYDESMIDA	0.4(0.6)	0.1(0.2)	0.1(0.1)	0.2(0.4)
COLEOPTERA Elateridae	0.1(0.2)	0.1(0.2)	0.2(0.5)	0.2(0.3)
ARCHAEOGNATHA	0.2(0.5)	0.1(0.2)	0.0(0.1)	0.1(0.3)
DYCTIOPTERA (CUCARACHAS)	0.1(0.2)	0.1(0.3)	0.0(0.0)	0.1(0.2)
MACROFAUNA ZOÓFAGA				
ARANEAE	6.4(6.3)	6.8(4.1)	7.1(4.2)	6.8(4.7)
OPILIONIDA	1.6(2.9)	2.5(3.3)	0.9(0.9)	1.7(2.6)
PSEUDOSCORPIONIDA	0.8(1.0)	1.3(0.8)	4.3(4.4)	2.3(3.2)
LITHOBIOMORPHA	18.3(8.4)	8.4(5.3)	5.1(3.4)	9.9(7.8)
GEOPHILOMORPHA	8.7(7.8)	1.8(1.8)	7.0(6.7)	5.6(6.4)
SCOLOPENDROMORPHA	2.2(3.6)	0.0(0.0)	0.1(0.4)	0.65(2.1)
COLEOPTERA Carabidae	1.0(1.3)	0.8(0.9)	1.0(1.1)	0.9(1.1)
OTROS				
ACARI	8.1(5.2)	11.7(9.3)	19.6(16.8)	13.6(12.6)
COLEOPTERA Curculionidae	2.3(1.5)	2.4(3.8)	1.4(1.3)	2.0(2.5)
COLEOPTERA Otros**	5.1(14.1)	4.9(5.1)	3.7(5.6)	4.5(8.5)
HETEROPTERA	0.5(0.9)	0.1(0.2)	0.1(0.1)	0.2(0.5)
HYMENOPTERA (Hormigas)	3(5.3)	6.2(8.9)	0.3(0.4)	3.2(6.4)
LARVAS	3.1(4.0)	5.5(4.6)	2.2(1.6)	3.7(3.9)

*Calculada entre parques.

** Scarabeidae, Coccinellidae, Pselaphidae, más no identificados.

Tabla 1. Abundancia de los grupos taxonómicos y funcionales de orden superior en redes tróficas de la hojarasca de los hayedos de tres parques nacionales (Medias ± SD calculadas entre estaciones para cada parque y luego entre parques – columna de la derecha)

Table 1. Abundance of the higher taxonomic and functional groups in beech forest leaf-litter food webs from 3 National Parks (Means ± SD calculated among sites within each Park and then among Parks – rightmost column).

más lluviosas. Finalmente, el Tamaño parcial de la comunidad muestra una correlación positiva significativa con la abundancia de este grupo.

Macrofauna saprófaga. Existen diferencias significativas entre Tipos de micro-sitio (Tabla 1), con una mayor abundancia de este grupo en sitios «de acumulación» que en los «secos». No se halló efecto alguno del Tipo de roca madre, de la Fecha y Hora de muestreo, o de la Precipitación media anual sobre la macrofauna saprófaga, aunque sí encontramos un efecto positivo significa-

tivo del Tamaño parcial de la comunidad sobre este grupo.

Macrofauna zoófaga. Encontramos diferencias significativas entre parques nacionales (Tabla 1) así como entre Tipos de micro-sitio, con nuevamente mayor abundancia de depredadores en sitios de acumulación. Ni el Tipo de roca madre, ni la Fecha y Hora de muestreo ni la Precipitación media anual tuvieron efectos sobre este grupo funcional, pero sí hallamos de nuevo una fuerte correlación entre el Tamaño parcial de la

comunidad y la abundancia de macrofauna zoófaga.

La producción de hayucos en el Parque Nacional de Ordesa (2004 y 2006) no explicó de manera significativa la producción secundaria (biomasa) de fauna invertebrada del suelo en 2009 (datos de 2004, $r = 0,08$, $p = 0,748$; datos de 2006, $r = -0,10$, $p = 0,681$, $N=18$ estaciones de muestreo). Esto podría ser debido a que en realidad el principal director de la productividad (la disponibilidad hídrica) no presenta un gradiente muy marcado en el Parque, dado que en Ordesa la biomasa de producción secundaria tampoco se correlaciona con la pluviometría media anual ($r = 0,19$, $p = 0,459$), a diferencia de lo que pasa cuando el gradiente se extiende a los otros dos parques (véase más arriba).

Relación abundancia-tamaño corporal: una aproximación a la estructura de la red trófica

La mayoría de relaciones encontradas fueron poligonales (fuerte forma triangular), como es el ejemplo en el valle de Añisclo (Figura 3a). Sin embargo, también se encontró alguna relación negativa, como en el valle de Pineta (Figura 3b, pendiente del modelo lineal = -0.29), vecino y muy cercano a Añisclo.

Códigos de barras de ADN

En estos resultados preliminares, se analizaron muestras de los tres parques, tres valles por parque y hasta cuatro localidades por valle. En total se incluyeron 316 extracciones de ADN y se obtu-

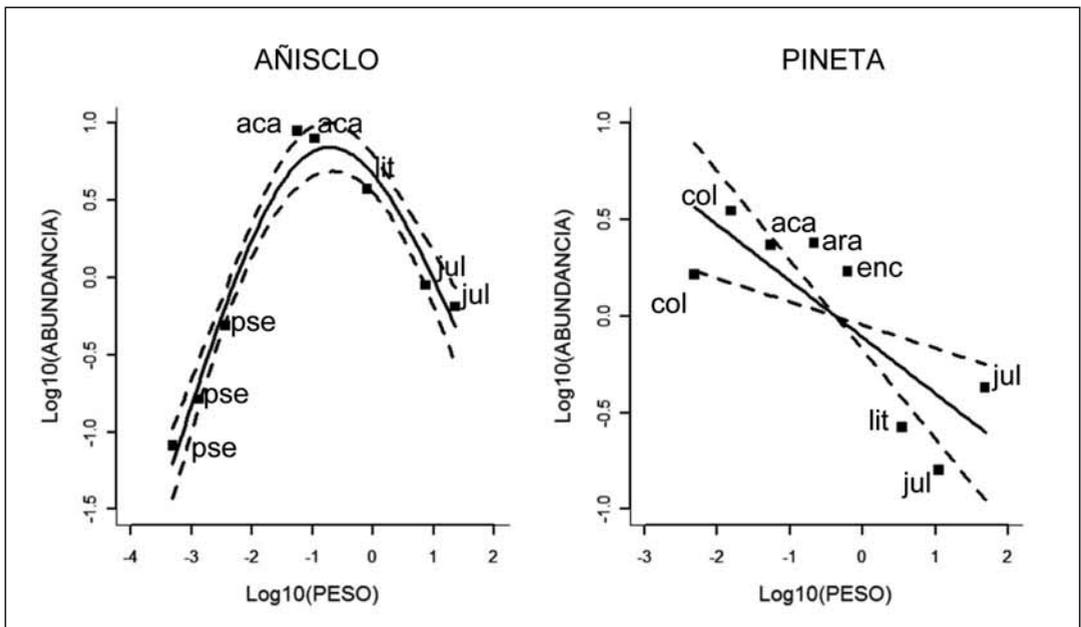


Figura 3. Relación entre la abundancia y el tamaño corporal (peso medio) y representación de los grupos más abundantes de cada clase de tamaño (Blackburn *et al.* 1992). Nótese la forma claramente triangular (poligonal) de la relación en Añisclo ($p < 0.001$) y la relación negativa para Pineta ($p = 0.01$). aca – acarina, ara – araneae, col – collembola, enc – enchytraeidae, jul – julida, lit – lithobiomorpha, pse – pselaphognata.

Figure 3. Relationship between abundance and body size (mean body mass) with specification of each of the most abundant group within each size class (Blackburn *et al.* 1992). Note the clearly triangular (polygonal) shape of the relationship for Añisclo ($p < 0.001$) and the negative relationship for Pineta ($p = 0.01$). aca – acarina, ara – araneae, col – collembola, enc – enchytraeidae, jul – julida, lit – lithobiomorpha, pse – pselaphognata.

vieron un total de 267 códigos de barras de ADN (85%), correspondientes a 174 arañas y 93 colémbolos. Las secuencias de arañas correspondieron a 109 haplotipos distintos, mientras que se encontraron 51 haplotipos entre las secuencias de colémbolos (Tabla 2). Las relaciones filogenéticas entre los haplotipos de cada organismo se muestran en la Figura 4. En el caso de las arañas, se obtuvieron 41 agrupaciones GMYC (intervalo de confianza 38-44). Para los colémbolos se obtuvieron 16 (16-18). La identificación molecular de las agrupaciones GMYC reveló que la mayor parte de especies de arañas corresponden a la familia Linyphiidae. Cabe destacar la dominancia de dos especies: *Monocephalus fuscipes* y *Microneta viaria*. En ambos casos se trata de especies paleárticas de amplia distribución. En el caso de los colémbolos, la identificación fue mucho más limitada, dada su menor representación en las bases de datos utili-

zadas de referencia, y en muchos casos sólo pudieron asignarse a nivel de familia. Cabe destacar la dominancia de un solo haplotipo que apareció en prácticamente la mitad de las muestra totales analizadas, aunque ausente en Picos de Europa, y que según la identificación molecular correspondería, o sería cercana, a la especie de entomobriomorfo *Orchesella kervillei*.

Por lo que se refiere a la estructura filogenética de las comunidades, los datos sugieren que la diversidad filogenética de arañas es mayor en Ordesa (PD=6.31), seguida de cerca por Picos de Europa (PD=6.13) y a mayor distancia Aigüestortes (PD=3.19), mientras que para los colémbolos los valores máximos corresponden a Ordesa (PD=5.47), seguido de Aigüestortes (PD=4.35) y Picos de Europa muestra los valores más bajos (PD=2.8). El patrón de similitud entre los parques

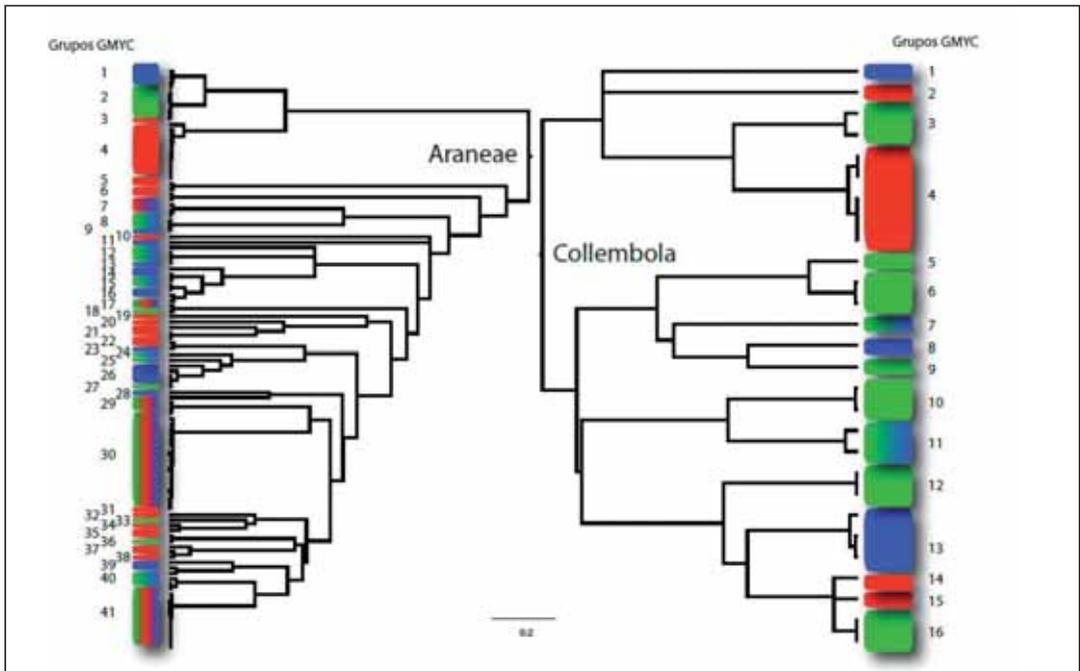


Figura 4. Árboles de máxima verosimilitud ultramétricos de haplotipos de arañas (izquierda) y colémbolos (derecha). Las agrupaciones corresponden a los grupos de GMYC obtenidos y la numeración corresponde a la mostrada en la Tabla 3. El código de colores corresponde a los diferentes parques: Aigüestortes= azul, Ordesa= verde, Picos de Europa= rojo. Los rectángulos con más de un color corresponden a grupos GMYC encontrados en más de un parque.

Figure 4. Maximum likelihood ultrametric trees for spider (left) and springtail (right) haplotypes. Clusters are built according to GMYC groups and numbering follows Table 3. Color coding depict different Parks: Aigüestortes = blue, Ordesa = green, Picos de Europa = red. Rectangles with more than one color represent GMYCs found in more than one Park.

TAMAÑO TOTAL DE LA COMUNIDAD									
Variable	Grupo	Efectos fijos							
		Estima	mediaMCMC	HPD95inf	HPD95sup	pMCMC	p valor*		
Intercepto		114.5907	105.3758	52.1042	161.8123	0.0001			
Parque	Ordesa	-77.3869	-77.8645	-106.3935	-49.5765	0.0001	0.0001		0.0001
Tipo de roca madre	Picos de Europa	-60.4628	-62.8193	-91.0052	-33.8203	0.0002	0.0001		
Tipo de micro-sitio (H o S)		-34.5657	-35.0984	-53.6705	-17.2273	0.0001	0.0001		
		-24.1393	-24.2287	-34.4026	-13.7468	0.0001	0.0001		
Período del año	Primavera tardía	-5.6155	-4.8096	-20.4921	11.8484	0.5552			0.2407
	Verano	-20.6140	-18.1483	-38.2221	1.8542	0.0726			
Período del día	Mediodía	3.1413	8.9862	-8.5626	27.1529	0.3270			0.3748
	Tarde	-7.8559	-8.8070	-27.5917	9.7443	0.3596			
Precipitación media anual		0.0736	0.0792	0.0384	0.1197	0.0008			
Efectos aleatorios									
		Desv. Tip.	medianaMCMC	mediaMCMC	HPD95inf	HPD95sup			
Estación		23.7649	13.1119	12.7058	3.7822	21.0682			
Residual		35.2038	38.7377	38.8161	34.5239	43.3818			
MESOFAUNA SAPRÓFAGA Y MICROFITÓFAGA									
Variable	Grupo	Efectos fijos							
		Estima	mediaMCMC	HPD95inf	HPD95sup	pMCMC	p valor*		
Intercepto		-7.6268	-7.6792	-20.1619	3.0102	0.1916			
Parque	Ordesa	-10.3570	-10.4066	-16.4086	-4.0115	0.0006	0.0006		0.0041
Tipo de roca madre	Picos de Europa	-11.2419	-11.1567	-17.3447	-5.0874	0.0004	0.0004		
		-0.6966	-0.6481	-4.5206	3.2269	0.7316			
Tipo de micro-sitio (H o S)		2.0151	2.0929	-0.5952	4.5694	0.1073			
Período del año	Primavera tardía	-3.5862	-3.6078	-6.9176	-0.2467	0.0362	0.0362		0.0077
	Verano	-7.4468	-7.7855	-12.0024	-3.7092	0.0002	0.0002		
Período del día	Mediodía	-0.3588	-0.0308	-3.7864	3.7038	0.9784			0.8164
	Tarde	-1.3465	-1.3728	-5.3258	2.3406	0.4798			
Precipitación media anual		0.0228	0.0227	0.0140	0.0311	0.0001			
Tamaño parcial de la comunidad		0.1160	0.1172	0.0818	0.1526	0.0001			

(Continúa)

MESOFAUNA SAPRÓFAGA Y MICROFITÓFAGA (Cont.)						
Variable	Grupo	Efectos aleatorios				
		Desv. Típ.	medianaMCMC	mediaMCMC	HPD95inf	HPD95sup
Estación		3.7425	1.4220	1.4330	0.0000	3.1664
Residual		8.4446	8.9718	8.9827	8.0278	9.9070
MACROFAUNA SAPRÓFAGA						
Variable	Grupo	Efectos fijos				
		Estima	mediaMCMC	HPD95inf	HPD95sup	p valor*
Intercepto		15.9939	16.0066	8.4952	23.8956	0.0001
Parques	Ordessa	-4.2866	-4.4724	-8.6100	-0.2558	0.0390
	Picos de Europa	-3.9969	-4.2126	-8.3841	-0.0811	0.0448
Tipo de roca madre		-2.3358	-2.4313	-5.0137	0.1889	0.0734
Tipo de micro-sitio (H o S)		-2.5040	-2.4943	-3.8951	-1.0473	0.0008
Período del año	Primavera tardía	-1.0044	-1.3074	-3.5885	1.0246	0.2716
	Verano	0.6859	0.9595	-1.8904	3.8099	0.5156
Período del día	Mediodía	-1.8802	-1.5903	-3.9422	0.9906	0.2122
	Tarde	-0.2438	-0.8888	-3.5525	1.6994	0.4996
Precipitación media anual		-0.0012	-0.0009	-0.0067	0.0051	0.7544
Tamaño parcial de la comunidad		0.0447	0.0440	0.0256	0.0611	0.0001
Efectos aleatorios						
Estación	Residual	Desv. Típ.	medianaMCMC	mediaMCMC	HPD95inf	HPD95sup
		3.6132	2.1238	2.1186	1.2817	3.0085
		4.5430	5.0493	5.0620	4.4810	5.6358

(Continúa)

MACROFAUNA ZOÓFAGA		Grupo	Efectos fijos						p valor*
Variable	Estima		medianaMCMC	HPD95inf	HPD95sup	pMCMC			
Intercepto	57.3561		39.5654	75.1935	0.0001				
Parques	-18.5389	Ordessa	-28.2789	-9.0972	0.0002	0.0048			
Tipo de roca madre	-11.2178	Picos de Europa	-21.1503	-1.7678	0.0260				
	-1.6457		-7.7076	4.4683	0.5636				
Tipo de micro-sitio (H o S)	-7.9725		-11.5674	-4.2943	0.0001				
Período del año	1.4158	Primavera tardía	-4.4731	6.4275	0.6910	0.3541			
	-3.6908	Verano	-10.2275	2.8733	0.3609				
Período del día	0.7645	Mediodía	-4.8921	6.8501	0.7292	0.8638			
	2.4738	Tarde	-4.6086	7.7209	0.6188				
Precipitación media anual	-0.0071		-0.0207	0.0071	0.3462				
Tamaño parcial de la comunidad	0.2286		0.1718	0.2797	0.0001				
		Efectos aleatorios							
	Desv. Tip.	medianaMCMC	medianaMCMC	HPD95inf	HPD95sup				
Estación	7.0462	3.8813	3.6824	0.0000	5.8710				
Residual	12.1252	13.1152	13.1495	11.6966	14.6637				

*p-valor del contraste de hipótesis global (análisis de tipo III) de que hay diferencias entre grupos. Para Parques corresponde a la comparación Aigüestortes, Ordessa o Picos de Europa. Para el período del año corresponde a Primavera temprana, Primavera tardía o Verano. Para período del día corresponde a Mañana, Mediodía o Tarde.

Tabla 2. Factores que afectan potencialmente a la abundancia de fauna capturada en la capa de hojarasca de los hayedos (resultados de un MGLM).

Table 2. Factors that potentially affect the abundance of fauna caught in the leaf-litter layer of beech forests (results from a GLMM).

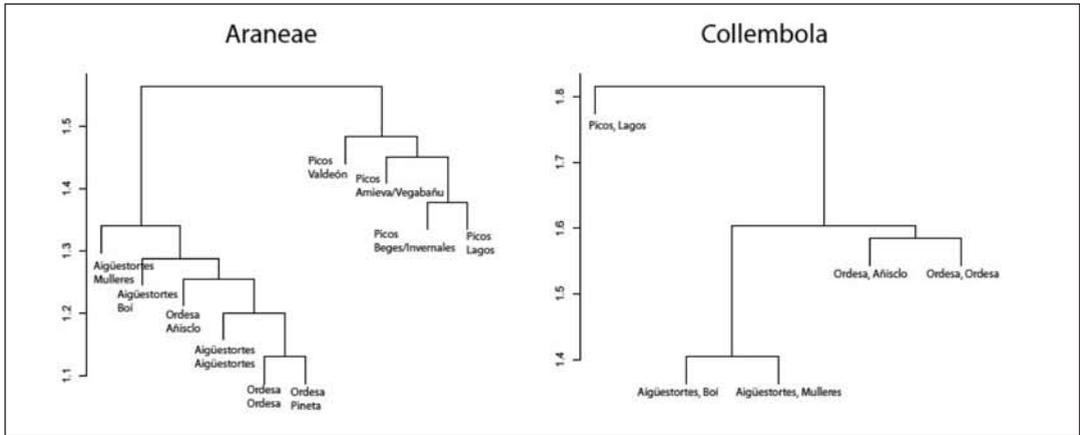


Figura 5. Dendrograma mostrando el grado de afinidad filogenética entre los valles de los distintos parques, arañas a la izquierda y colémbolos a la derecha. Nótese las diferencias en la escala entre los dos organismos.

Figure 5. Dendrogram showing the degree of phylogenetic affinity among the Valleys/Locations of the different Parks. Spiders on the left and springtails on the right. Note the differences in scale between the two taxa.

es muy parecido para los dos taxones, y en ambos casos sugieren una mayor similitud entre Ordesa y Aigüestortes. Los resultados a nivel de valle se resumen en la Tabla 3 y en la Fig. 5.

Efecto de abajo-arriba indirecto desde el agua a la abundancia de depredadores.

El análisis de vías muestra un efecto indirecto positivo de la precipitación media anual sobre la abundancia de la macrofauna zoófaga –los depredadores– por medio de la de las presas (Figura 6).

DISCUSIÓN

Hemos encontrado una fuerte estructura espacial en la abundancia de los componentes de la red trófica de la hojarasca de los hayedos de los parques nacionales, con una mayor variabilidad entre valles (o lugares) y estando ésta determinada principalmente por la disponibilidad hídrica, la variabilidad entre micro-sitios y el tipo de roca madre (calcárea o silíceo). El efecto de la disponibilidad hídrica sobre los depredadores de la red trófica es indirecto, con un efecto de abajo-arriba a través del efecto del agua sobre la

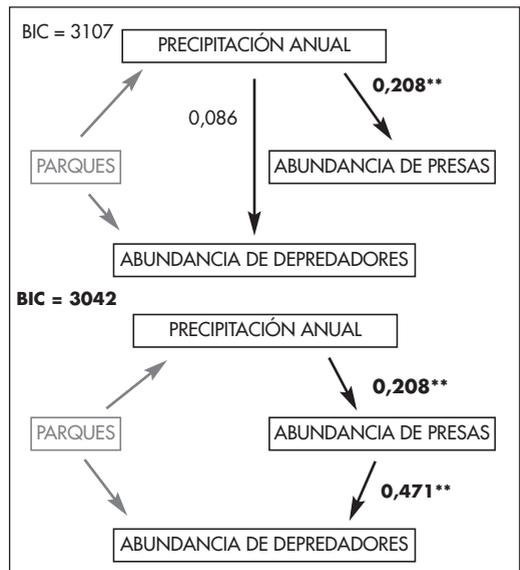


Figura 6. Análisis de vías en el que se muestra el efecto indirecto del agua sobre los depredadores (macrofauna zoófaga) a través de la abundancia de presas (mesofauna saprófaga y microfító-faga, y macrofauna saprófaga). El modelo inferior -con un BIC menor- es el modelo más parsimonioso y apoya un efecto indirecto de arriba-abajo de la lluvia actuando sobre los depredadores.

Figure 6. Path analysis showing the indirect effect of water on predators (zoofagous macrofauna) through prey abundance (saprophagous and microphytophagous mesofauna plus saprophagous macrofauna). The model in the lower panel - with a lower BIC- is the most parsimonious, supporting an indirect bottom-up effect of rainfall affecting predators.

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PAA26-020	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-1	18	7	Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona terrestris</i>
PAA22-016	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-1	15	9	Araneae		
PAA25-019	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-1	17	24	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes tenuis</i>
PAA23-017	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-1	16	26	Araneae		
PAA24-018	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-1	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA202010	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-1	11	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA29-023	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-2	20	16	Araneae		
PAA31-025	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-2	21	25	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>
PAA28-022	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-2	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA30-024	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-2	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA27-021	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-2	19	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA35-029	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-3	15	9	Araneae		
PAA36-030	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-3	24	12	Araneae	Theridiidae	<i>Pardiscura pallens</i>
PAA33-027	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-3	16	26	Araneae		
PAA34-028	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-3	23	39	Araneae		
PAA32a026	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-3	22	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA37-031	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-4	25	12	Araneae	Theridiidae	<i>Pardiscura pallens</i>
PAA39-032	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-4	26	17	Araneae	Tetragnathidae	<i>Metellina mingei</i>
PAA40-034	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-4	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA41-035	Aigüestortes	Aigüestortes	A4-4	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA8_059	Aigüestortes	Boí	A12-1-H	43	7	Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona terrestris</i>
PAA7_058	Aigüestortes	Boí	A12-1-H	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA7_057	Aigüestortes	Boí	A12-1-H	42	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA9_060	Aigüestortes	Boí	A12-2-S	44	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA10-000	Aigüestortes	Boí	A12-2-S	1	40	Araneae		
PAA204012	Aigüestortes	Boí	A12-3	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#hoplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PAA12-002	Aigüestortes	Boí	A12-3-H	3	15	Araneae		
PAA11-001	Aigüestortes	Boí	A12-3-H	2	23	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes flavipes</i>
PAA15-003	Aigüestortes	Boí	A13-1-H	4	14	Araneae		
PAA16-004	Aigüestortes	Boí	A13-1-H	5	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA17-005	Aigüestortes	Boí	A13-2-S	6	1	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
PAA18-006	Aigüestortes	Boí	A13-2-S	7	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA19-007	Aigüestortes	Boí	A13-3-H	8	39	Araneae		
PAA20-009	Aigüestortes	Boí	A13-4-S	10	8	Araneae	Hahniidae	<i>Cryphoea pirini</i>
PAA21-015	Aigüestortes	Boí	A13-4-S	14	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA2-008	Aigüestortes	Boí	A6-1	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA203011	Aigüestortes	Boí	A6-1	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA5-044	Aigüestortes	Boí	A6-3	14	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA4-033	Aigüestortes	Boí	A6-3	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PAA52-047	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	36	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA54-049	Aigüestortes	Mulleres	A10-3-H	37	26	Araneae		
PAA53-048	Aigüestortes	Mulleres	A10-3-H	35	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA55-050	Aigüestortes	Mulleres	A10-3-H	38	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA56-051	Aigüestortes	Mulleres	A10-4-S	39	26	Araneae		
PAA57-052	Aigüestortes	Mulleres	A20-1-H	40	14	Araneae		
PAA58-053	Aigüestortes	Mulleres	A20-1-H	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA206014	Aigüestortes	Mulleres	A20-2	13	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA59-054	Aigüestortes	Mulleres	A20-2-S	41	1	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
PAA60-055	Aigüestortes	Mulleres	A20-3-H	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA61-056	Aigüestortes	Mulleres	A20-4-S	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PAA42-036	Aigüestortes	Mulleres	A7-1	28	11	Araneae	Theridiidae	<i>Theridion sisyphum</i>
PAA43-037	Aigüestortes	Mulleres	A7-2	29	26	Araneae		

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PAA44-038	Aigüestortes	Mulleres	A8-1	30	16	Araneae		
PAA45-039	Aigüestortes	Mulleres	A8-2	29	26	Araneae		
PAA46-040	Aigüestortes	Mulleres	A8-2	31	29	Araneae		
PAA47-041	Aigüestortes	Mulleres	A8-4	32	13	Araneae		
PAA48-042	Aigüestortes	Mulleres	A9-1	33	1	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
PAA49-043	Aigüestortes	Mulleres	A9-2	34	1	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
PAA51-046	Aigüestortes	Mulleres	A9-4	18	7	Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona terrestris</i>
PAA50-045	Aigüestortes	Mulleres	A9-4	35	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
PAA205013	Aigüestortes		A17-2	12	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA198110	Ordesa	Añiscló	O16-1-H	21	25	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>
POA199111	Ordesa	Añiscló	O16-1-H	72	29	Araneae		
POA200112	Ordesa	Añiscló	O16-3-H	3	15	Araneae		
POA201113	Ordesa	Añiscló	O16-4-S	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA183099	Ordesa	Añiscló	O6-1-H	58	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA187101	Ordesa	Añiscló	O6-3-H	66	12	Araneae	Theridiidae	<i>Paidiscura pallens</i>
POA186100	Ordesa	Añiscló	O6-3-H	44	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA188102	Ordesa	Añiscló	O6-4-S	67	2	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
POA190103	Ordesa	Añiscló	O7-1-H	68	8	Araneae		
POA191104	Ordesa	Añiscló	O7-1-H	69	8	Araneae		
POA192105	Ordesa	Añiscló	O7-2-S	58	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA194106	Ordesa	Añiscló	O7-3-H	53	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA195107	Ordesa	Añiscló	O7-3-H	70	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA197109	Ordesa	Añiscló	O7-4-S	71	27	Araneae	Linyphiidae	<i>Agyneta jacksoni</i>
POA196108	Ordesa	Añiscló	O7-4-S	52	40	Araneae		
POA156074	Ordesa	Ordesa	O14-1-H	55	2	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
POA157075	Ordesa	Ordesa	O14-1-H	51	33	Araneae		

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
POA158076	Ordessa	Ordessa	O14-2-S	48	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA159077	Ordessa	Ordessa	O14-2-S	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA160078	Ordessa	Ordessa	O14-4-S	21	25	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>
POA161079	Ordessa	Ordessa	O14-4-S	54	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA212114	Ordessa	Ordessa	O4-1	1	40	Araneae		
POA142061	Ordessa	Ordessa	O4-1-H	45	2	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
POA144062	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	46	2	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
POA145063	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	47	2	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
POA147065	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	49	2	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates ravastellus</i>
POA146064	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	48	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA148067	Ordessa	Ordessa	O4-4-S	50	15	Araneae		
POA149066	Ordessa	Ordessa	O4-4-S	48	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA152070	Ordessa	Ordessa	O8-1-H	53	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA150068	Ordessa	Ordessa	O8-1-H	51	33	Araneae		
POA151069	Ordessa	Ordessa	O8-1-H	52	40	Araneae		
POA153071	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	17	24	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes tenuis</i>
POA155073	Ordessa	Ordessa	O8-3-H	53	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA154072	Ordessa	Ordessa	O8-3-H	54	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA170088	Ordessa	Pineta	O12-1-H	60	28	Araneae		
POA169087	Ordessa	Pineta	O12-1-H	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA173091	Ordessa	Pineta	O12-3-H	60	28	Araneae		
POA171089	Ordessa	Pineta	O12-3-H	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA172090	Ordessa	Pineta	O12-3-H	61	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA175093	Ordessa	Pineta	O12-4-S	62	17	Araneae	Tetragnathidae	<i>Metellina mengei</i>
POA174092	Ordessa	Pineta	O12-4-S	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>
POA176094	Ordessa	Pineta	O12-4-S	63	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
POA177095	Ordesa	Pineta	O13-1-H	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA179096	Ordesa	Pineta	O13-2-S	64	36	Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus latifrons</i>
POA180097	Ordesa	Pineta	O13-3-H	65	40	Araneae		
POA181098	Ordesa	Pineta	O13-4-S	11	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
POA163081	Ordesa	Pineta	O3-1-H	56	18	Araneae	Linyphiidae	<i>Nerienne emphana</i>
POA162080	Ordesa	Pineta	O3-1-H	35	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
POA164082	Ordesa	Pineta	O3-2-S	9	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
POA165083	Ordesa	Pineta	O3-3-H	57	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA166084	Ordesa	Pineta	O3-3-H	58	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
POA167085	Ordesa	Pineta	O3-4-S	59	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
POA168086	Ordesa	Pineta	O3-4-S	57	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA98-170	Picos	Amieva/Vegabañu	P15-1-H	88	22	Araneae		
PPA99-171	Picos	Amieva/Vegabañu	P15-2-S	109	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA101115	Picos	Amieva/Vegabañu	P15-4-S	73	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA84-163	Picos	Amieva/Vegabañu	P7-2-S	103	5	Araneae		
PPA89-165	Picos	Amieva/Vegabañu	P7-3-H	105	3	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA85-164	Picos	Amieva/Vegabañu	P7-3-H	104	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA90-166	Picos	Amieva/Vegabañu	P9-1-H	58	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA208143	Picos	Amieva/Vegabañu	P9-2	91	29	Araneae		
PPA92-167	Picos	Amieva/Vegabañu	P9-2-S	106	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PPA93-168	Picos	Amieva/Vegabañu	P9-3-H	107	38	Araneae		
PPA96-169	Picos	Amieva/Vegabañu	P9-4-S	108	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA133133	Picos	Beges/Invernales	P10-1-H	85	22	Araneae		
PPA132132	Picos	Beges/Invernales	P10-1-H	84	32	Araneae	Linyphiidae	<i>sp.</i>
PPA135135	Picos	Beges/Invernales	P10-3-H	74	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA134134	Picos	Beges/Invernales	P10-3-H	86	10	Araneae		

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PPA136136	Picos	Beges/Invernales	P10-3-H	87	20	Araneae		
PPA137137	Picos	Beges/Invernales	P10-3-H	88	22	Araneae		
PPA138138	Picos	Beges/Invernales	P10-3-H	79	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA139139	Picos	Beges/Invernales	P10-3-H	79	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA141141	Picos	Beges/Invernales	P10-4-S	89	6	Araneae		
PPA140140	Picos	Beges/Invernales	P10-4-S	35	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PPA123123	Picos	Beges/Invernales	P2-1-H	80	21	Araneae		
PPA124124	Picos	Beges/Invernales	P2-1-H	35	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PPA122122	Picos	Beges/Invernales	P2-1-H	79	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA125125	Picos	Beges/Invernales	P2-2-S	53	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PPA126126	Picos	Beges/Invernales	P2-2-S	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA129129	Picos	Beges/Invernales	P2-3-H	82	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA128128	Picos	Beges/Invernales	P2-3-H	81	35	Araneae		
PPA127127	Picos	Beges/Invernales	P2-3-H	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA207142	Picos	Beges/Invernales	P2-4	90	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PPA131131	Picos	Beges/Invernales	P2-4-S	83	19	Araneae		
PPA130130	Picos	Beges/Invernales	P2-4-S	53	30	Araneae	Linyphiidae	<i>Microneta variata</i>
PPA62-144	Picos	Lagos	P1-2-S	92	37	Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus latifrons</i>
PPA64-146	Picos	Lagos	P1-2-S	92	37	Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus latifrons</i>
PPA63-145	Picos	Lagos	P1-2-S	93	37	Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus latifrons</i>
PPA66-147	Picos	Lagos	P1-3-H	94	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA67-148	Picos	Lagos	P1-4-S	95	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA68-149	Picos	Lagos	P1-4-S	96	21	Araneae		
PPA76-157	Picos	Lagos	P18-1-H	74	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>
PPA77-158	Picos	Lagos	P18-1-H	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA79-160	Picos	Lagos	P18-2-S	102	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates sp</i>

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PPA78-159	Picos	Lagos	P18-2-S	88	22	Araneae		
PPA80-161	Picos	Lagos	P18-3-H	58	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA81-162	Picos	Lagos	P18-4-S	21	25	Araneae	Linyphiidae	<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>
PPA69-150	Picos	Lagos	P5-1-H	97	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates</i> sp
PPA70-151	Picos	Lagos	P5-2-S	74	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates</i> sp
PPA71-152	Picos	Lagos	P5-2-S	98	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates</i> sp
PPA72-153	Picos	Lagos	P5-3-H	99	7	Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona terrestris</i>
PPA73-154	Picos	Lagos	P5-4-S	100	5	Araneae		
PPA74-155	Picos	Lagos	P5-4-S	26	17	Araneae	Tetragnathidae	<i>Metellina mengei</i>
PPA75-156	Picos	Lagos	P5-4-S	101	31	Araneae		
PPA102116	Picos	Valdeón	P10-1-H	74	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates</i> sp
PPA103117	Picos	Valdeón	P10-1-H	75	4	Araneae	Dysderidae	<i>Harpactocrates</i> sp
PPA105118	Picos	Valdeón	P10-1-H	76	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA107119	Picos	Valdeón	P10-3-H	77	34	Araneae		
PPA108120	Picos	Valdeón	P10-4-S	27	41	Araneae	Linyphiidae	<i>Monocephalus fuscipes</i>
PPA109121	Picos	Valdeón	P14-2-S	78	6	Araneae		
PAC6	Aigüestortes	Boí	A12-1-H	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC7	Aigüestortes	Boí	A12-1-H	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC8	Aigüestortes	Boí	A12-2-S	30	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC9	Aigüestortes	Boí	A12-2-S	33	13	Collembola		
PAC10	Aigüestortes	Boí	A12-3-H	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC11	Aigüestortes	Boí	A12-3-H	30	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC12	Aigüestortes	Boí	A12-4-S	30	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC14	Aigüestortes	Boí	A13-2-S	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC16	Aigüestortes	Boí	A13-3-H	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC17	Aigüestortes	Boí	A13-3-H	32	13	Collembola		

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#hoplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PAC20	Aigüestortes	Boí	A13-4-S	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC19	Aigüestortes	Boí	A13-4-S	13	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC1	Aigüestortes	Boí	A6-1	7	1	Collembola		
PAC2	Aigüestortes	Boí	A6-1	14	8	Collembola		
PAC3	Aigüestortes	Boí	A6-2	26	11	Collembola		
PAC4	Aigüestortes	Boí	A6-3	17	13	Collembola		
PAC5	Aigüestortes	Boí	A6-4	11	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC24	Aigüestortes	Mulleres	A10-1-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC27	Aigüestortes	Mulleres	A10-1-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC28	Aigüestortes	Mulleres	A10-1-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC25	Aigüestortes	Mulleres	A10-1-H	27	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC26	Aigüestortes	Mulleres	A10-1-H	28	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC30	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	8	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC32	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC33	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC34	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC29	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	27	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC31	Aigüestortes	Mulleres	A10-2-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC35	Aigüestortes	Mulleres	A10-3-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC36	Aigüestortes	Mulleres	A10-3-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC37	Aigüestortes	Mulleres	A10-4-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC38	Aigüestortes	Mulleres	A10-4-S	29	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC39	Aigüestortes	Mulleres	A17-3-H	34	13	Collembola		
PAC40	Aigüestortes	Mulleres	A20-4-S	12	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC22	Aigüestortes	Mulleres	A9-3	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
PAC23	Aigüestortes	Mulleres	A9-3	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
POC97	Ordessa	Añisclo	O16-1-H	15	12	Collembola		
POC98	Ordessa	Añisclo	O16-1-H	16	12	Collembola		
POC100	Ordessa	Añisclo	O16-2-S	6	3	Collembola		
POC99	Ordessa	Añisclo	O16-2-S	35	12	Collembola		
POC81	Ordessa	Añisclo	O6-1-H	41	10	Collembola	Entomobryidae	sp.
POC82	Ordessa	Añisclo	O6-2-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC84	Ordessa	Añisclo	O7-1-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC88	Ordessa	Añisclo	O7-1-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC87	Ordessa	Añisclo	O7-1-H	10	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC85	Ordessa	Añisclo	O7-1-H	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC86	Ordessa	Añisclo	O7-1-H	40	11	Collembola		
POC89	Ordessa	Añisclo	O7-2-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC90	Ordessa	Añisclo	O7-2-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC91	Ordessa	Añisclo	O7-2-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC92	Ordessa	Añisclo	O7-2-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC94	Ordessa	Añisclo	O7-3-H	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC93	Ordessa	Añisclo	O7-3-H	20	14	Collembola		
POC96	Ordessa	Añisclo	O7-4-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC95	Ordessa	Añisclo	O7-4-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC78	Ordessa	Ordessa	O14-1-H	28	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC77	Ordessa	Ordessa	O14-1-H	37	16	Collembola	Tomoceridae	Tomocerus minor
POC79	Ordessa	Ordessa	O14-3-H	50	3	Collembola		
POC80	Ordessa	Ordessa	O14-4-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	Orchesella kervillei
POC62	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	18	16	Collembola	Tomoceridae	Tomocerus minor
POC65	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	19	16	Collembola	Tomoceridae	Tomocerus minor
POC61	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	36	16	Collembola	Tomoceridae	Tomocerus minor

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#hoplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
POC64	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	36	16	Collembola	Tomoceridae	<i>Tomocerus minor</i>
POC63	Ordessa	Ordessa	O4-3-H	38	16	Collembola	Tomoceridae	<i>Tomocerus minor</i>
POC69	Ordessa	Ordessa	O8-1-H	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
POC68	Ordessa	Ordessa	O8-1-H	31	9	Collembola		
POC74	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	39	5	Collembola		
POC72	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	23	6	Collembola		
POC73	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	24	6	Collembola		
POC70	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	25	6	Collembola		
POC71	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	9	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
POC75	Ordessa	Ordessa	O8-2-S	28	7	Collembola	Entomobryidae	<i>Orchesella kervillei</i>
POC76	Ordessa	Ordessa	O8-3-H	22	10	Collembola	Entomobryidae	<i>sp.</i>
PPC41	Picos	Lagos	P1-1-H	51	2	Collembola		
PPC43	Picos	Lagos	P1-2-S	1	2	Collembola		
PPC44	Picos	Lagos	P1-2-S	44	4	Collembola		
PPC42	Picos	Lagos	P1-2-S	21	15	Collembola	Tomoceridae	<i>Tomocerus minor</i>
PPC46	Picos	Lagos	P1-3-H	42	4	Collembola		
PPC45	Picos	Lagos	P1-3-H	49	4	Collembola		
PPC48	Picos	Lagos	P1-4-S	1	2	Collembola		
PPC47	Picos	Lagos	P1-4-S	45	4	Collembola		
PPC55	Picos	Lagos	P18-1-H	4	4	Collembola		
PPC54	Picos	Lagos	P18-1-H	43	4	Collembola		
PPC52	Picos	Lagos	P18-1-H	45	4	Collembola		
PPC53	Picos	Lagos	P18-1-H	46	4	Collembola		
PPC58	Picos	Lagos	P18-2-S	5	4	Collembola		
PPC57	Picos	Lagos	P18-2-S	45	4	Collembola		
PPC56	Picos	Lagos	P18-2-S	47	4	Collembola		

(Continúa)

Código AND	Parque	Valle/Lugar	id. Punto	#haplotipo	grupo GMYC	Orden	Familia	Especie
PPC59	Picos	Lagos	P18-3-H	48	4	Collembola		
PPC60	Picos	Lagos	P18-4-S	45	4	Collembola		
PPC49	Picos	Lagos	P5-2-S	2	4	Collembola		
PPC50	Picos	Lagos	P5-2-S	4	4	Collembola		
PPC51	Picos	Lagos	P5-4-S	3	4	Collembola		

Tabla 3. Especímenes analizados en el presente estudio. Las identificaciones a nivel de familia y especie se realizaron mediante similitud en los códigos de barras (véase texto).

Table 3. Specimens analyzed in the present study. Family and species level identification were performed by similarity among bar codes (see text).

fauna microbívora. Por otra parte, la relación teórica negativa entre la abundancia y el tamaño medio de los diferentes grupos de la red trófica se cumple sólo en algunos valles, como el de Pineta en Ordesa. Los análisis moleculares revelan una fuerte estructura filogeográfica para los colémbolos, siendo ésta menor en las arañas. El parque con mayor diversidad filogenética resultó ser Ordesa. A continuación discutimos en mayor detalle la relevancia de cada uno de estos hallazgos.

Estructura de la red y papel del agua

Conocer la estructura espacial de la red trófica de la hojarasca conlleva importantes implicaciones para su estudio, como el ajuste de tests estadísticos y la puesta a punto de mejores diseños experimentales (LEGENDRE *et al.*, 2002), teniendo en cuenta además que la elección de la escala puede afectar tanto a los resultados como a la comparación de éstos con estudios similares (RAHBK, 2005). Nuestros resultados muestran los mismos patrones espaciales para los tres grupos funcionales, sugiriendo la existencia de un claro efecto de escala sobre la distribución de la meso y la macrofauna que vive en la hojarasca de los hayedos. Este resultado refleja la existencia de distintas condiciones mesoclimáticas –por definición, el mesoclima es el clima natural de una región que no tiene por qué ser representativo del clima general debido a sutiles diferencias en altitud o exposición– que deben tener importantes efectos en la distribución espacial de la fauna del suelo. La varianza residual fue relativamente grande, lo cual sugiere que otros factores (bióticos o abióticos) independientes de la escala espacial, deben ser fundamentales. El pH del suelo, la disponibilidad hídrica, la profundidad y estructura de la capa de hojarasca entre otros igualmente dependientes de la micro-topografía del terreno, deben tener un efecto notable sobre la abundancia de fauna.

Aún controlando para las diferencias en precipitación media anual y otros factores, nuestros resultados muestran diferencias significativas entre parques nacionales, tanto para la comuni-

dad a escala global, como para la mesofauna saprófaga y microfitófaga y la macrofauna zoófaga. Cabe destacar que los parques no fueron un componente significativo de la varianza espacial, es decir que a pesar de que existen diferencias entre parques, este nivel de escala espacial dentro de la jerarquía estudiada no contribuye significativamente a la varianza global de la abundancia. Las condiciones ambientales deben diferir entre regiones y dar lugar por tanto a distintas comunidades con densidades faunales características. Así, encontramos las mayores abundancias en Aigüestortes, el parque más oriental del estudio, donde *F. sylvatica* se mezcla en ocasiones con otras especies de árboles, como el abeto común (*Abies alba*) y el pino albar (*Pinus sylvestris*).

Tal y como era de esperar (SCHAEFER & SCHAUERMANN, 2009), encontramos mayor abundancia total de invertebrados en sitios calcáreos que en silíceos. Los suelos ácidos impiden el intercambio de cationes y son más pobres en nutrientes, lo que implica menor biomasa microbiana y por tanto menor abundancia de invertebrados. Además, algunos animales, como por ejemplo las lombrices (EDWARDS & BOHLEN, 1996) y otros organismos con esqueleto calcáreo, son especialmente sensibles a los pH bajos.

Encontramos mayor abundancia total de fauna, así como de la macrofauna saprófaga y zoófaga, en sitios de acumulación en comparación con los sitios secos. Debido a la escorrentía, el agua, la hojarasca y los nutrientes se acumulan en la base de las pendientes, lo que seguramente favorece el crecimiento microbiano, explicando la agregación de fauna en estos lugares.

Cabe destacar la existencia de un fuerte efecto significativo de la precipitación media anual sobre la abundancia total de fauna, así como sobre la de la mesofauna saprófaga y microfitófaga; las zonas más lluviosas presentan altas abundancias de fauna, sugiriendo que una mayor cantidad de agua conlleva probablemente mayor disponibilidad de biomasa microbiana (hongos, arqueas y bacterias), alimento de presas como colémbolos y enquitreidos.

El tamaño parcial de la comunidad, una estima de la productividad del sistema independiente del resto de factores del modelo, tiene un importante efecto positivo sobre la abundancia de cada uno de los tres grupos funcionales.

Por otra parte, mediante análisis de vías hallamos un importante efecto indirecto del agua sobre los depredadores por medio de las presas, lo cual sugiere que la productividad (mayor cantidad de agua conllevará más biomasa microbiana y por tanto nutrientes) de los niveles tróficos más bajos desempeña un papel primordial en la configuración de la red trófica. Las fuerzas reguladoras de este tipo reciben el nombre de «bottom-up» o «de abajo a arriba», según lo cual la cantidad y calidad de nutrientes y/o recursos basales regularía la abundancia de los niveles tróficos superiores, afectando por tanto a la dinámica de toda la comunidad del suelo.

A pesar de que las diferencias en la escala de muestreo se han propuesto como una de las razones principales por las cuales se podrían explicar relaciones poligonales abundancia-tamaño en algunos estudios y relaciones negativas en otros, en nuestro caso encontramos una relación de cada tipo en valles continuos de Ordesa muestreados a la misma escala, lo que sugiere que este no sería el caso. Además, dado que estos dos valles se muestrearon durante más de una jornada y las jornadas se hallaban intercaladas entre ellas, las diferencias en las condiciones climáticas entre los muestreos son una explicación poco probable para estos resultados. Actualmente, estamos recopilando datos climáticos por interpolación (NINYEROLA *et al.*, 2005) con el fin de corroborar si diferencias energéticas debidas a la orientación de los diferentes valles podrían explicar el hecho de encontrar una u otra pauta. Sin embargo, es posible que un muestreo más exhaustivo de la fauna (incluyendo meso y microfauna) utilizando extractores de suelo tipo Berlese (algo totalmente fuera del alcance del presente trabajo debido al enorme esfuerzo logístico y de personal que esto supondría) hubiese arrojado unas pautas muy diferentes y más parecidas a las encontradas en otros estudios de suelo (REUMAN *et al.*, 2009).

Códigos de barras de ADN

La distribución de los grupos GMYC (Figura 4) sugiere una mayor estructuración geográfica en los colémbolos, ya que, salvo contadas excepciones, los grupos incluyen individuos muestreados en un solo parque. Diferentes estudios han demostrado en colémbolos la existencia de fuerte diferenciación genética entre localidades incluso separadas por distancias cortas, del orden de decenas de kilómetros (CICCONARDI *et al.*, 2010, GARRICK *et al.*, 2007, TIMMERMANS *et al.*, 2005). Por el contrario, en las arañas aparecen numerosos ejemplos de grupos que se encuentran en dos o incluso los tres parques. La identificación de alguno de estos grupos indica que se trata de especie de amplia distribución y, en algunos casos, pertenecientes a familias de gran capacidad de dispersión, como son los linífidos. Sin embargo, también existen algunos ejemplos de grupos de arañas con una fuerte estructuración geográfica. El mejor ejemplo lo constituye el género *Harpactocrates*. Los especímenes muestreados pertenecen a dos especies, una circunscrita a los Pirineos (*H. ravastellus*) y otra pendiente de descripción del Sistema Cantábrico. Nuestros datos indican la existencia de estructuración filogeográfica en ambas especies incluso a nivel de parques.

Los índices de diversidad obtenidos son mayores en arañas que en colémbolos, aunque hay que tener en cuenta que se capturó y analizó un número inferior de colémbolos y que éstos no fueron capturados en todos los valles. En lo que se refiere a la comparación entre las diferentes áreas, aunque a nivel de parque, Ordesa aparece como el de mayor diversidad de arañas, seguido muy de cerca por Picos. Cuando los datos se separan por valle (o lugar), se observa una alta variabilidad en el reparto de la diversidad entre los valles de un mismo parque. Al menos dos lugares de Picos (Beges y Lagos, ambos hayedos sobre roca calcárea) son más diversos que los valles de Ordesa y los valles de Aigüestortes son más diversos que alguno de los de Ordesa y Picos. En los colémbolos el patrón es parecido, los valles de un mismo parque muestran valores extremos de diversidad. Estos datos sugieren la existencia de una fuerte componente ambiental en la distribución de la diversidad filogenética

entre valles, o simplemente que el muestreo dista mucho de ser representativo de la diversidad de cada valle.

La similitud filogenética entre valles (Figura 5) indica un fuerte efecto de la componente geográfica en el caso de los colémbolos, ya que los diferentes valles quedan agrupados por parque. Sin embargo, en el caso de las arañas esta agrupación geográfica solo se observa en el caso de Picos de Europa, ya que los valles de Ordesa y los de Aigüestortes aparecen mezclados. Estos datos pueden reflejar la mayor capacidad de dispersión de las arañas, de forma que solo grandes distancias como las que separan Picos del resto de parques, evitan la mezcla de elementos de las diferentes comunidades. Por otra parte, el grado de diferenciación filogenética entre valles es mayor en colémbolos que en arañas, lo que podría reflejar diferencias en la capacidad de dispersión entre ambos grupos.

Centrándonos en el contexto del funcionamiento ecosistémico, nuestros resultados tienen importantes implicaciones para la persistencia de estos bosques frente al cambio climático. Dado que los hayedos se encuentran amenazados por el potencial descenso en las precipitaciones debido al calentamiento global (PEÑUELAS & BOADA, 2003), el hecho de que la abundancia de la fauna sea especialmente sensible a la disponibilidad hídrica puede tener importantes consecuencias para el ciclo de nutrientes, crecimiento y reclutamiento del haya. Tal y como hemos visto, el agua puede afectar tanto directa como indirectamente a la abundancia y actividad de muchos organismos del suelo. Los enquitreidos, por ejemplo, que habitan las capas más superficiales del suelo, son muy sensibles al agua (NIELSEN, 1955; SPRINGETT *et al.*, 1970; DOZSA-FARKAS, 1992), y participan en la descomposición de la hojarasca tanto directa –a través de su consumición, metabolismo y deposición de excrementos ricos en nutrientes– como, muy especialmente, de manera indirecta estimulando la actividad microbiana por medio del «pastoreo» (DIDDEN, 1993; LAAKSO & SETALA, 1999; COLE *et al.*, 2000). Numerosos estudios han mostrado cómo la desecación limita la distribución de los artrópodos del suelo, y que la sequía afecta negativamente a

las comunidades de microartrópodos y a las interacciones tróficas, tan importantes en procesos ecosistémicos fundamentales como el retorno de nutrientes. Así, el cambio climático podría alterar la distribución de los invertebrados del suelo, afectando a las interacciones entre especies y al ciclo de nutrientes, y por tanto comprometiendo la persistencia de los hayedos en su límite sur de distribución.

Algunas direcciones futuras y recomendaciones de cara a la gestión

El suelo del hayedo está enormemente poblado y es muy diverso, de tal manera que en este estudio extensivo hemos considerado sólo una fracción infinitesimal de la abundancia y diversidad realmente existente. De hecho, en estudios intensivos en hayedos de localidades concretas de Europa Central, se han obtenido las siguientes densidades de micro, meso y macrofauna respectivamente: $>10^6$, $>10^4$ y >1000 individuos/m² (SCHAEFER AND SCHAUERMANN 2009). Dada la importancia de los procesos de la red trófica en los procesos ecosistémicos del bosque en su conjunto, con una importancia primordial en el reciclado de nutrientes para hacerlos disponibles de nuevo para las hayas, futuros estudios deberán considerar la inclusión de muestreos más intensivos de la fauna de los hayedos.

El efecto abajo-arriba que tiene la disponibilidad hídrica afecta a la abundancia de depredadores, pero es de esperar que afecte también a la diversidad, hipótesis que contrastaremos cuando analicemos todas las secuencias de ADN de código de barras. Por otra parte, también estamos estudiando el efecto que tiene la diversidad y abundancia de organismos de la red trófica sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, lo que nos permitirá saber el papel que juega la disponibilidad hídrica en las tasas de descomposición tanto de manera directa, como indirecta, a través de la red trófica. Dado que además la estructura espacial de la red trófica depende de las diferencias mesoclimáticas, y que debido al cambio climático el hayedo se halla posiblemente en regresión, se recomienda hacer un seguimiento climatológico de los distintos hayedos (lugares y/o valles) en los

parques nacionales, mediante el establecimiento de micro-estaciones meteorológicas.

Dada la originalidad de la fauna (especialmente en los colémbolos) y la composición diferencial de la red trófica, especialmente rica en quilópodos (véase Tabla 1), en las zonas periféricas al Parque Nacional de Aigüestortes, se recomienda extender la zona de protección del Parque a la zona del valle de Mulleres (entrada del túnel de Vielha).

CONCLUSIONES

El presente estudio arroja conclusiones que son potencialmente importantes:

- La red trófica de la hojarasca de los hayedos de los parques nacionales exhibe una fuerte estructura espacial, fundamentalmente determinada por las condiciones mesoclimáticas a escala regional, pero también por factores ligados a la micro-topografía del suelo y la disponibilidad hídrica. Existe asimismo un interesante efecto indirecto de abajo-arriba (bottom-up) de la disponibilidad hídrica sobre los depredadores de la red a través de las presas microbívoras, lo cual sugiere un importante papel del agua en la configuración de las comunidades del suelo. Además, la relación teórica negativa entre la abundancia y el tamaño medio de los diferentes grupos de la red trófica se cumple sólo en algunos valles, siendo las razones de esto desconocidas hasta la fecha. Finalmente, existe una robusta estructura filogeográfica que es más fuerte para los colémbolos (presas) que para las arañas (depredadores), seguramente como resultado de diferentes capacidades de dispersión y ecología divergente. El parque con mayor diversidad filogenética de arañas y colémbolos es el de Ordesa.
- De nuestros resultados se desprende la necesidad de muestreos intensivos y sistemáticos de la fauna de los hayedos, dada su implicación en procesos ecosistémicos fundamentales como el reciclado y retorno de nutrientes a los árboles, junto con estudios ecológicos encaminados a examinar el papel de la disponibilidad hídrica y las interacciones bióticas en la descomposi-

ción de la hojarasca. El seguimiento climatológico de los bosques caducifolios por medio del establecimiento de microestaciones meteorológicas ayudaría sin duda a la conservación de estos ecosistemas en el actual contexto de cambio climático. Proponemos asimismo la ampliación de los espacios protegidos, concretamente en aquellos lugares que por su diversidad y abundancia de fauna pueden contribuir de forma diferencial al mantenimiento de la diversidad funcional, taxonómica y genética de las redes tróficas de los hayedos.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Raquel Álvarez por el trabajo en el laboratorio de biología molecular y a Leticia Bidegaray, Miguel A. Calero, Eva De Mas, Ana L. Llandrés, Albert Torrents y Assumpta Vilalta por ayudar desinteresadamente en algunas de las tareas de separación de material, así como a Gerardo

Jiménez por su ayuda en la revisión de este manuscrito y la recopilación de bibliografía. Ester Campanario ayudó en el recuento e identificación de los grupos de quilópodos. Estamos especialmente agradecidos al personal de los parques nacionales por su apoyo constante, especialmente a Maribel Nerín, Francesca Gil, Amparo Mora, Elena Villagrasa, Feliciano Sesé y Aurelio Naval. Se agradece también a Marisol Feliu y todo el equipo logístico del Centre de Recerca d'Alta Muntanya (CRAM) de la Universitat de Barcelona, quien nos acogió durante los muestreos en Aigüestortes. Agradecemos igualmente a Mariajo Bañuelos, Paola Laiolo, Mario Quevedo y el resto de compañeros de la UMIB por habernos facilitado el trabajo. Esta investigación fue principalmente financiada por el Proyecto de Parques Nacionales 020/2008 y parcialmente por el proyecto CGL2010-18602 (IP JML) y sendas becas FPI BES-2008-004515 a OVY y BES-2011-043505 a NMR del MICINN.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, G.A. & WALL, D.H. 2000. Biodiversity above and below the surface of soils and sediments: linkages and implications for global change. *Bioscience* 50: 1043-8.
- AMORES, G., BERMEJO, R., ELUSTONDO, D., LASHERAS, E. & SANTAMARÍA, J. M. 2006. Nutritional status of northern Spain beech forests. *Water, Air and Soil Pollution* 177:227-238.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press.
- ARAÚJO, M.B. & LOUTO M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16:743-753.
- AYRES, M.P. & LOMBARDEO, M.J. 2000. Assessing the consequences of climate change for forest herbivores and pathogens. *The Science of the total environment* 262-263.
- BALE J.S., MASTERS G.J., HODKINSON I.D., *et al.*, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8: 1-16.
- BASCOMPTE, J. & SOLE R.V. 1998. Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 173-174.
- BEAUMONT, L.J. & HUGHES, L. 2002. Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Issue and Global Change Biology* 8: 954-971.
- BEEBEE, T. & ROWE, G. 2008. *An Introduction to Molecular Ecology*, New York, NY, Oxford University Press.
- BLACKBURN T.M., LAWTON, J.H. & PERRY, J.N. 1992. A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance in natural animal assemblages. *Oikos* 1: 107-112.
- BLACKBURN T.M. & GASTON K.J. 1997. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *Ecology* 66: 233-249.
- BLANCO CASTRO, E., CASADO GONZÁLEZ, M.A., COSTA TENORIO, M. *et al.*, 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Ed. Planeta, Barcelona.

- BOADA, M. & SAURÍ, D. 2003. Evolución socioambiental del hayedo en el macizo del Montseny (1945-1995). *Ería* 62:317-324.
- BRIONES, M.J.I., INESON, P. & PEARCE, T.G. 1997. Effects of climate change on soil fauna; responses of enchytraids, Diptera larvae and tardigrades in a transplant experiment. *Applied Soil Ecology* 6: 117- 134.
- BRITTON, T., ANDERSON, C. L., JACQUET, D., LUNDQVIST, S. & BREMER, K. R. 2007. Estimating Divergence Times in Large Phylogenetic Trees. *Systematic Biology* 56: 741-752.
- BULTMAN, T. L. & UETZ, G. W. 1982. Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. *Oecologia* 55: 34-41.
- BULTMAN, T. L. & UETZ, G. W. 1982. Effect of structure and nutritional quality of litter on abundances of litter-dwelling arthropod. *American Midland Naturalist* 111: 165-172.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. 2002. Model selection and inference: a practical information _ Theoretic Approach. 2nd ed. New York: Springer-Verlag.
- CARDINALE, B. J., PALMER, M. A. & COLLINS S. L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415:426-429.
- CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K., FINE, P. & KEMBEL, S. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- CHEN, B. R. & WISE, D. H. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80:761-772.
- CICCONARDI, F., NARDI, F., EMERSON, B., FRATI, F. & FANCIULLI, P. P. 2010. Deep phylogeographic divisions and long-term persistence of forest invertebrates (Hexapoda: Collembola) in the North-Western Mediterranean basin. *Molecular Ecology* 19: 386-400.
- COLE, L., BARDGETT, R.D. & INESON, P. 2000. Enchytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralisation of carbon in organic upland soils. *European Journal of Soil Science* 51: 185-192.
- COLEMAN, D. C. 2008. From peds to paradoxes: Linkages between soil biota and their influences on ecological processes. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 271-289.
- DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- DIDDEN W.A.M. 1993. Ecology of terrestrial Enchytraeidae—Review. *Pedobiologia* 37: 2-29.
- DOZSA-FARKAS, K. 1992. List of Enchytraeid Synonyma. *Newsletter on Enchytraeidae* 3:16-46.
- EDWARDS, C.A. & BOHLEN, P.J. 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*. Chapman & Hall, London, UK.
- ETTEMA, C.H. & WARDLE D.A. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 177-183.
- EZARD, T., FUJISAWA, T. & BARRACLOUGH, T. G. 2009. splits: SPecies' LImits by Threshold Statistics. Rpackage version 1.0-11/r29. . Available from <http://R-Forge.R-project.org/projects/splits/>.
- FAITH, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- FELICÍSIMO, A. M. 1994. El clima de Asturias. *Geografía de Asturias*, 2. Ed. Prensa Ibérica, S.A. Oviedo.
- FISHER, R.A. 1918. The corrections between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Tran. R. Soc. Edinb* 52: 399-433.
- FOLMER, O., BLACK, M., HOEH, W., LUTZ, R. & VRIJENHOEK, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294-299.
- FORTIN, M.J. & DALE, M.R.T. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge Univ. Press.
- FRAMPTON, G.K., VAN DEN BRINK, P.J. & GOULD, P.J.L. 2000. Effects of spring drought and irrigation on farmland arthropods in southern Britain. *Journal of Applied Ecology* 37: 865-883.
- GARRICK, R., SANDS, C., ROWELL, D., HILLIS, D. & SUNNUCKS, P. 2007. Catchments catch all: long-term population history of a giant springtail from the southeast Australian highlands-a multigene approach. *Molecular Ecology* 16: 1865-1882.
- GILLER, P.S. 1996. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity Conservation* 5: 135-168.

- HARRINGTON, R., WOIWOD, I. & SPARKS, T. 1999. Climate and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 146-150.
- HERTZBERG, K. & LEINAAS, H.P. 1998. Drought stress as a mortality factor in two pairs of sympatric species of Collembola at Spitsbergen, Svalbard. *Polar Biology* 19: 302-306.
- HÓDAR, J.A. 1997. The use and usefulness of regression equations for estimation of prey length and biomass in diet studies of insectivore vertebrates. *Miscelania Zoologica* 20.2: 1-10.
- HODKINSON, I.D., COULSON, S.J., WEBB, N.R. *et al.*, 1996. Can high Arctic soil microarthropods survive elevated summer temperatures? *Functional Ecology* 10: 314-321.
- HOOPER DU, CHAPIN FS III, EWEL JJ, HECTOR A, INCHAUSTI P., *et al.* 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-36.
- HURLBERT, S.H. 1990. Spatial-distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- IPCC 2007. Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, in: Parry K.L., Canziani O.F., Palutikif J.P., vann der Linden P.J., Hanson C.E. (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IVES, A. R., CARDINALE, B. J. & SNYDER, W. E. 2005. A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 102-116.
- JUMP A.S., HUNT J.M. & PENUELAS J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12: 2163-2174.
- KATOH, K. & TOH, H. 2008. Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics* 9: 286-298.
- KEMBEL, S. W., COWAN, P. D., HELMUS, M. R., CORNWELL, W. K., MORLON, H., ACKERLY, D. D., BLOMBERG, S. P. & WEBB, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- LAAKSO, J., & SETÄLÄ, H. 1999. Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos* 87: 57-64.
- LARK, R.M. & CORSTANJE, R. 2009. Non-homogeneity of variance components from spatially nested sampling of the soil. *European Journal of Soil Science* 60: 443-452.
- LAWRENCE, K.L. & WISE, D.H. 2000. Spider predation on forest-floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition. *Pedobiologia* 44: 33-39.
- LAWRENCE, K.L. & WISE, D.H. 2004. Unexpected indirect effect of spiders on the rate of litter disappearance in a deciduous forest. *Pedobiologia*, 48: 149-57.
- LEGENDRE, P., DALE, M.R.T., FORTIN M.J., GUREVITCH, J., HOHN, M. & MYERS D. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25: 601-615.
- LENOIR, L., PERSSON, T., BENGTTSSON, J., WALLANDER, H. & WIREN, A. 2007. Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralization *Biology and Fertility of Soils* 43: 281-294.
- LENSING, J.R. & WISE, D.H. 2004. A test of the hypothesis that a pathway of intraguild predation limits densities of a wolf spider. *Ecological Entomology* 29: 294-99.
- LENSING, J. R. & WISE D. H. 2006. Predicted climate change alters the indirect effect of predators on an ecosystem process. *PNAS* 103:15502-15505.
- LINDBERG, N., BENGTTSSON, J.B. & PERSSON, T. 2002. Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *Journal of Applied Ecology* 39: 924-936.
- LEVIN, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- LOUREAU, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91:3-17.
- LOUREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTTSSON, J., GRIME, J. P., HECTOR, A., HOOPER, D. U., HUSTON, M. A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D. & WARDLE, D. A. 2001. Eco-

- logy – Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- MADGE, D.S. 1964. The humidity reactions of Oribatid mites. *Acarologia* 6: 566–591.
- MAGRI, D. 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography* 35:450-463.
- MERRILL, R.M., GUTIERREZ D., LEWIS O.T., GUTIERREZ J., DIEZ S.B., WILSON R.J. 2008. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect. *Journal of Animal Ecology* 77, 145–155.
- MIKOLA, J. & SETÁLÁ, H. 1998. Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos* 83:180-194.
- MONSEN-COLLAR, K. & DOLCEMASCOLO, P. 2010. Using Molecular Techniques to Answer Ecological Questions. *Nature Education Knowledge* 1: 1.
- MONTOYA, J.M., RODRIGUEZ, M.A. & HAWKINS, B.A. 2003. Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology Letters* 6: 587-593.
- MONTOYA, J.M., PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-64.
- NIELSEN, C.O. 1955. Survey of Year's Results Obtained by a Recent Method for the Extracting of Soil-Inhabiting Enchytraeid Worms, *Soil Zoology*. Proc. University of Nottingham 2nd Easter School in Agricultural Science, Kevan, D.K. McE., Ed., London: Butterworths 202–214.
- NINYEROLA, M., PONS I FERNÁNDEZ, X. & ROURE, J.M. 2005. *Atlas climático digital de la Península Ibérica metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Bellaterra: Centre de Recerca Ecológica i Aplicacions Forestals.
- NORBERG, J. SWANEY, D. P., DUSHOFF, J., LIN, J., CASAGRANDE, R., LEVIN, S. A. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. *PNAS* 98:11376-11381.
- PARDO, F., GIL, L. & PARDOS, A. 1997. Field study of beech (*Fagus sylvatica* L.) and melojo oak (*Quercus pyrenaica* Willd) leaf litter decomposition in the centre of the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 191:89-100.
- PEÑUELAS, J., & BOADA, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- PERRY, J.N., LIEBHOLD, A.M., ROSENBERG, M.S., DUNGAN, J., MIRITI, M., JAKOMULSKA, A. & CITRON-POUSTY, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- PFLUG, A. & WOLTERS, V. 2001. Influence of drought and litter age on Collembola communities. *European Journal of Soil Biology* 37: 305-308.
- POLOCZANSKA, E. S., HAWKINS, S. J., SOUTHWARD, A. J. & BURROWS, M. T. 2008. Modeling the response of populations of competing species to climate change. *Ecology* 89:3138-3149.
- PONS, J., BARRACLUGH, T. G., GOMEZ-ZURITA, J., CARDOSO, A., DURAN, D. P., HAZELL, S., KAMOUN, S., SUMLIN, W. D. & VOGLER, A. P. 2006. Sequence-Based Species Delimitation for the DNA Taxonomy of Undescribed Insects. *Systematic Biology* 55: 595-609.
- PONSARD, S., & R. ARDITI. 2000. What can stable isotopes (¹⁵N and ¹³C) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology* 81:852-864.
- PRESTON, K., ROTENBERRY, J.T., REDAK, R.A. & ALLEN, M.F. 2008. Habitat shifts of endangered species under altered climate conditions: importance of biotic interactions. *Global Change Biology* 14: 2501-2515.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RAHBEK, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.

- RATNASINGHAM, S. & HEBERT, P. D. 2007. BOLD : The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Molecular Ecology Notes* 7: 355–364.
- RED NATURA 2000. Reports from the National Parks. Technical Documents.
- REGINA, I.S., TARAZONA, T., CALVO, R. 1997. Nitrogen as a limiting factor in the development of beech forests in the Sierra de la Demanda (Spain). *Plant Ecology* 133: 49-56.
- REUMAN, D. C., MULDER, C., BANASEK-RICHTER, C., BLANDENIER, M. F. C. BREURE, A. M., HOLLANDER, H. DEN, KNEITEL, J. M. RAFFAELLI, D. WOODWARD, G. & COHEN, J.E. 2009. Allometry of body size and abundance in 166 food webs. Pages 1-44 in H. Caswell, editor. *Advances in Ecological Research*, Vol 41.
- SCHAEFER, M. & SCHAUERMANN, J. 2009. Soil Fauna in Functioning and Management of European Beech Ecosystems. *Ecological Studies* 208a: 93-102.
- SCHNEIDER, F.D., SCHEU, S. & BROSE, U. en prensa. Body mass constraints on feeding rates determine the consequences of predator loss. *Ecology Letters*
- SCHEU, S. & SCHAEFER, M. 1998. Bottom-up control of soil macrofauna community in a beechwood on lime stone: manipulations of food resources. *Ecology* 79: 1573- 1585.
- SCHWEIGER, O., SETTELE, J., KUDRNA, O., KLOTZ, S. & KUHN, I. 2008. Climate change can cause spatial mismatch of trophic interacting species. *Ecology* 89, 3472–3479
- SIEPEL, H. 1996. The importance of unpredictable and shortterm environmental extremes for biodiversity in oribatid mites. *Biodiversity Letters* 3: 26-34.
- SPRINGETT, J.A., BRITAIN, J.E., SPRINGETT, B.P. 1970. Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils. *Oikos* 21:16-21.
- STAMATAKIS, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688-2690.
- TAYLOR, L.R. 1961. Aggregation, variance and mean. *Nature* 189: 732-735.
- TIMMERMANS, M. J. T. N., ELLERS, J., MARIËN, J., VERHOEF, S. C., FERWERDA, E. B. & VAN STRAALLEN, N. M. 2005. Genetic structure in *Orchesella cincta* (Collembola): strong subdivision of European populations inferred from mtDNA and AFLP markers. *Molecular Ecology* 14: 2017-2024.
- TYLIANAKIS J.M., DIDHAM R.K., BASCOMPTE J. & WARDLE D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- UETZ, G. W. 1979. The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecologia* 40: 29-42.
- VERHOEF, H.A. & WITTEVEEN, J. 1980. Water balance in Coilembola and its relation to habitat selection; cuticular water loss and water uptake. *Journal of Insect Physiology* 26: 201-218.
- VILLESSEN, P. 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences. *Molecular Ecology Notes* 7: 965–968.
- WAUTHY, G. & VANNIER, G. 1988. Application of an analytical model measuring tolerance of an oribatid community (Acari) to continuously increasing drought. *Experimental and Applied Acarology* 5: 137-150.
- WHITFORD, W.G. 1989. Abiotic controls on the functional structure of soil food webs. *Biology and Fertility of Soils* 8: 1-6.
- WHITFORD, W.G. & SOBHY, H.M. 1999. Effects of repeated drought on soil microarthropod communities in the northern Chihuahuan Desert. *Biology and Fertility of Soils* 28: 117-120.
- WISE, D.H. & CHEN, B.R. 1999. Impact of intraguild predators on survival of a forestfloor wolf spider. *Oecologia* 121: 129-37.
- WISE, D.H. & SCHAEFER, M. 1994. Decomposition of leaf litter in a mull beech forest: comparison between canopy and herbaceous species. *Pedobiologia* 38: 269-288.
- WOODWARD, G., B. EBENMAN, M. EMMERSON, J. M. MONTOYA, J. M. OLESEN, A. VALIDO, & P. H. WARREN. 2005. Body size in ecological networks. *Trends In Ecology and Evolution* 20: 402–409.
- WOOTTON, J. T. 1994. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology* 75:151–165.