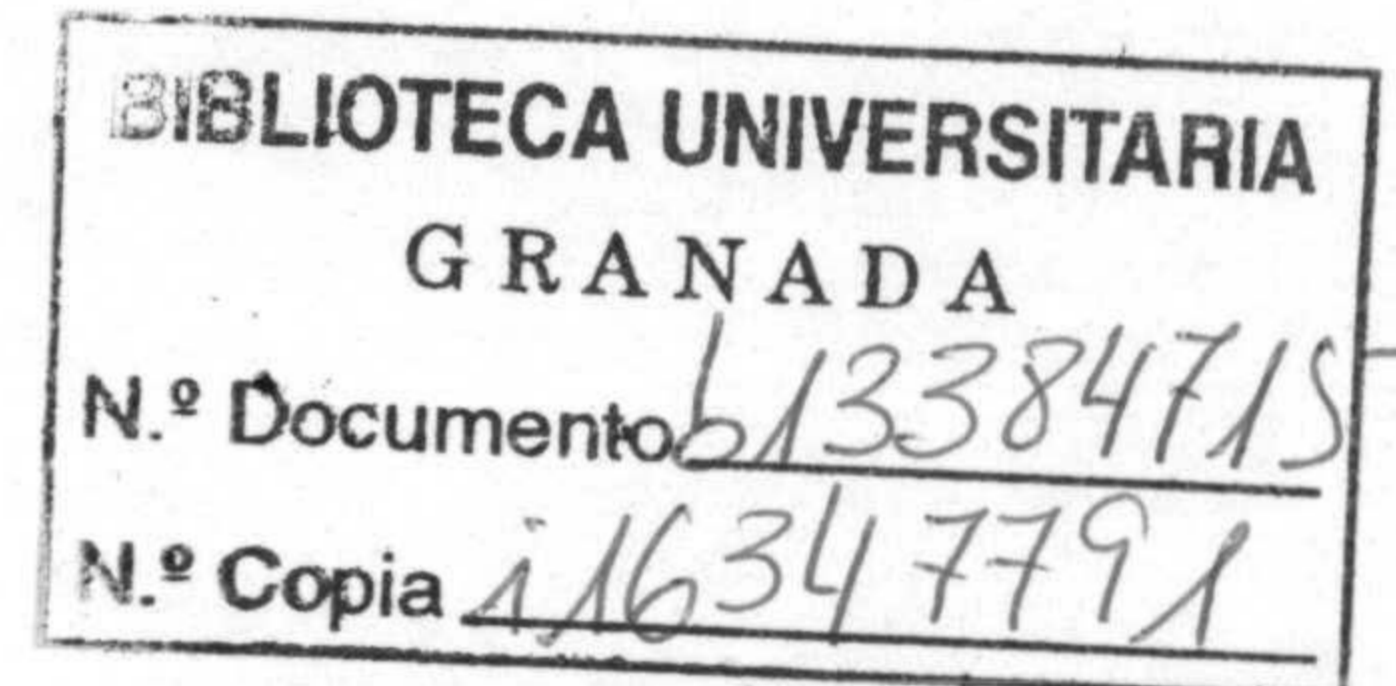


~~T. Prov. 22/30~~

T 10/31

**UNIVERSIDAD DE GRANADA  
FACULTAD DE CIENCIAS**

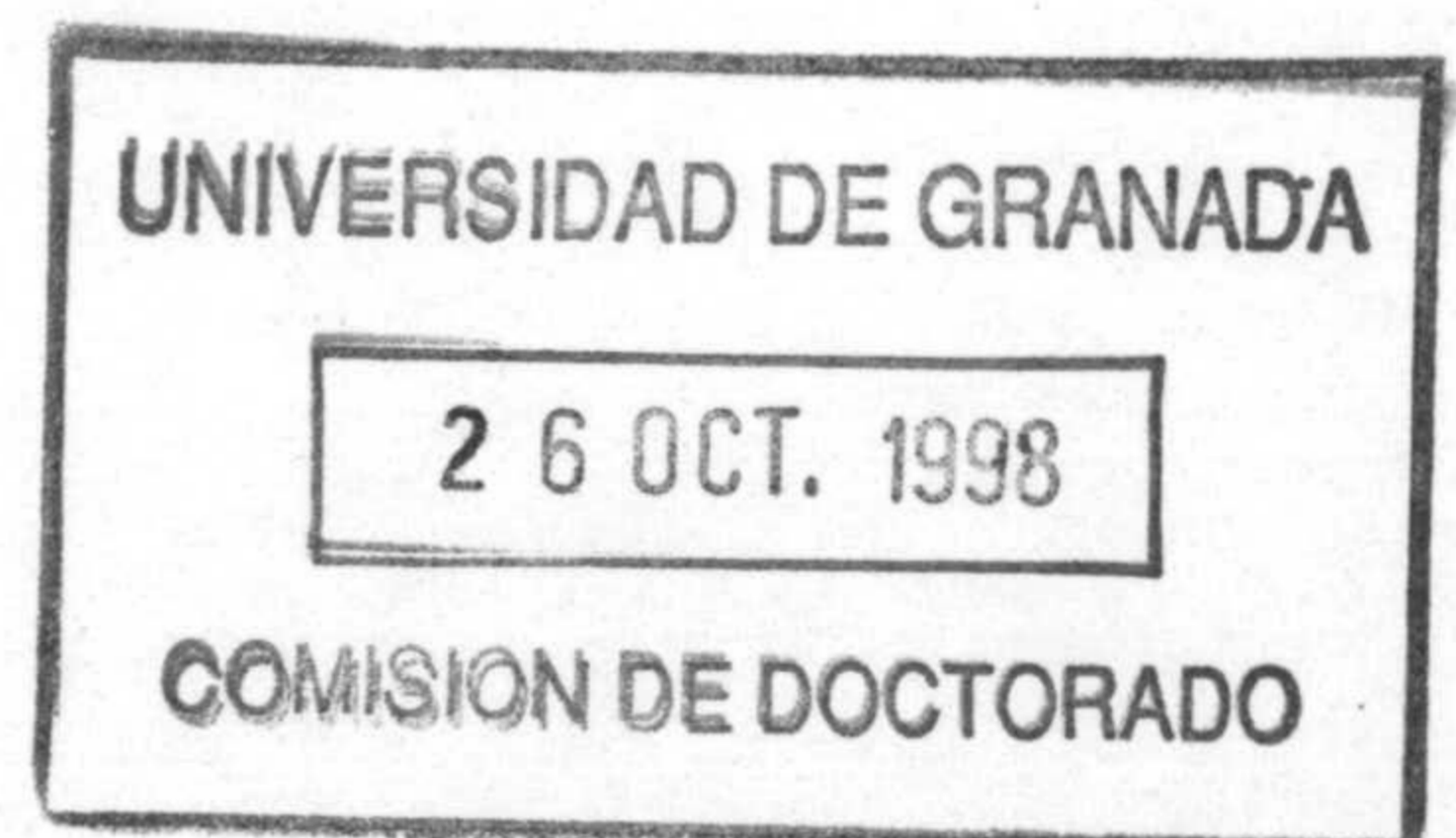


**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA**

---

**BIODIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS (INSECTA)  
EN LA SIERRA DE BAZA (GRANADA, SURESTE  
IBÉRICO): COMPOSICIÓN Y VARIABILIDAD DE SUS  
COMUNIDADES**

---



**TESIS DOCTORAL**

**EDUARDO ROMERO ALCARAZ**

**1.999**

**UNIVERSIDAD DE GRANADA  
FACULTAD DE CIENCIAS**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA**

---

**BIODIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS (INSECTA)  
EN LA SIERRA DE BAZA (GRANADA, SURESTE  
IBÉRICO): COMPOSICIÓN Y VARIABILIDAD DE SUS  
COMUNIDADES**

---

**MEMORIA PRESENTADA POR EL LICENCIADO EDUARDO ROMERO  
ALCARAZ PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA**

**El Doctorando**



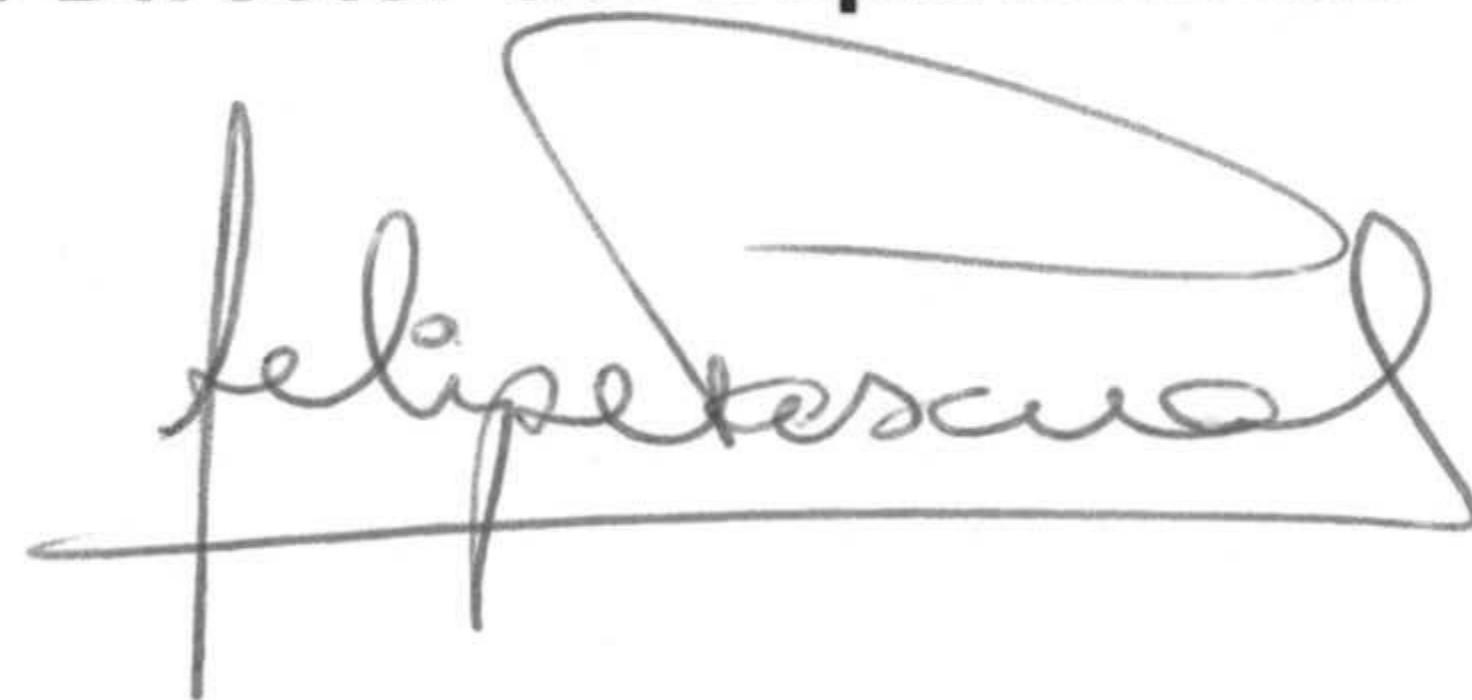
**Fdo. Eduardo Romero Alcaraz**

**El Director de la Memoria**



**Fdo: Dr. José Miguel Ávila Sánchez-Jofré**

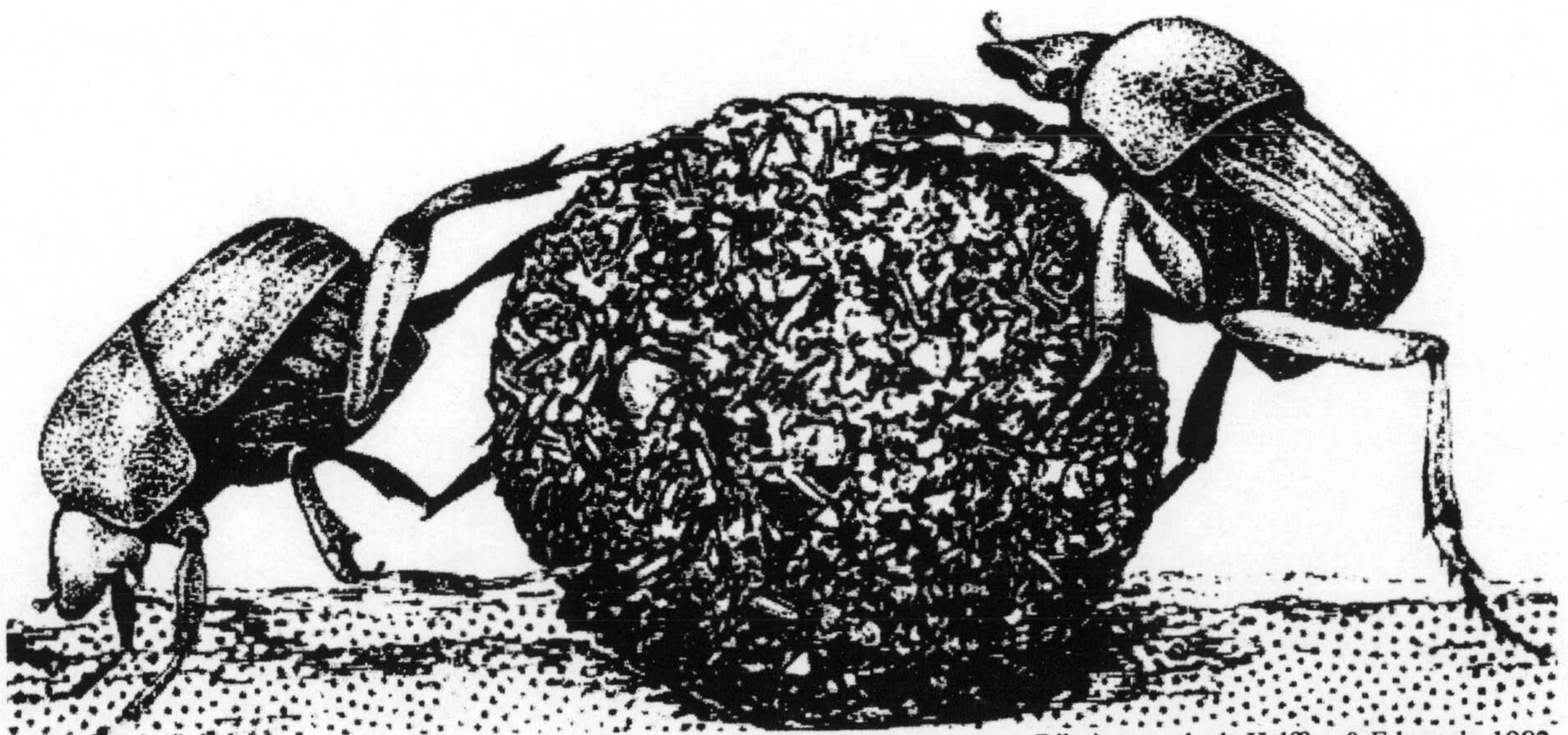
**El Director del Departamento**



**Fdo: Dr. Felipe Pascual Torres**

*“Los escarabajos peloteros,  
a pesar de su puerco trabajo,  
ocupan muy honroso rango [...].  
Y no vayamos a creer que esta labor de basurero  
requiera forma sin elegancia y vestido andrajoso;  
el insecto no conoce nuestras miserias”.*

Jean Henri Fabre



Dibujo tomado de Halffter & Edmonds, 1982.

**A mi familia**  
**A María del Mar**

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera en estas líneas dar las gracias a todos aquellos que me han ayudado, de un modo u otro, en la elaboración de esta Memoria. En primer lugar por mi director de tesis, el doctor José Miguel Ávila. A él le debo la oportunidad que me dio de entrar a trabajar en su grupo, introduciéndome así en el mundo de la entomología. La confianza que siempre depositó en mí dio como fruto este trabajo, que, aunque se demoró más de lo esperable, al fin vio la luz. Por estas circunstancias merece mi más sincero agradecimiento. Una mención muy especial merece, por lo que esta tesis le debe, el doctor Francisco Sánchez Piñero, quien colaboró intensamente en el trabajo de campo (alergias y esguinces no constituyeron barreras) y cuya atención, críticas y, sobre todo, amistad, merecen un agradecimiento mayor que el que se puede expresar en unas líneas.

El trabajo de campo hubiese sido imposible de llevar a cabo sin la colaboración de Adela González, que me acompañó en la mayoría de las ocasiones y trabajó más de lo que el frío o el calor hacían recomendable. En este sentido quiero agradecer la colaboración desinteresada que otros numerosos amigos prestaron en alguna u otra ocasión en el campo: Montaña Gómez, Carlos Beiro (éstos, junto a Adeli, sufridores de mi incipiente relación con los vehículos motorizados), Abdelmounim Badih (fiel amante de los ortópteros serranos), Javier Palomino (para el que las semillas de las plantas bastetanas constituyeron un precioso tesoro), David Cuerda (cuya capacidad de sereno asombro ante la naturaleza no tiene igual) y Helios Hernández (que disfrutó complacido de la naturaleza de este lado del Atlántico), hicieron si cabe más agradables las tareas cotidianas. Todos los demás miembros del Departamento de Biología Animal y Ecología se mostró siempre dispuesto a la colaboración en todo momento, por lo que el trabajo se hizo mucho más ameno. Entre ellos, Felipe Pascual, director del Departamento, me ofreció siempre su ayuda en aspectos formales y burocráticos, donde se desenvuelve como nadie; Manuel Tierno me ayudó en los trámites finales de entrega de la tesis; mientras que la mayoría de los miembros del grupo de comportamiento animal, junto a Alberto Tinaut, Miguel Ballesta e Ignacio Fernández, me ayudaron a comprender que el deporte no es lo mío, entre otras cosas.

Debo agradecer a los especialistas que me ayudaron en la identificación de ejemplares: el Dr. Mateu Sampere (Carabidae), el Dr. Plaza Lama (Cerambycidae), los Doctores Vela López y Bastazo Parras (Chrysomelidae), y José Luis Ruiz (Meloidae, Melolonthidae, Dasytidae, y virtualmente cualquier bicho que se le ponga delante...).

La elaboración de un trabajo de este tipo requiere, además de un buen ambiente en el lugar de trabajo, una mejor atmósfera en el plano privado, a la cual han contribuido durante estos años numerosas personas. En especial merecen mi agradecimiento por su amistad José Javier Palomino y Javier Peña, compañeros de estudios y de piso durante varios años; los buenos ratos pasados con ellos son unos de los mejores recuerdos de este período. La compañía y el apoyo incondicional de María del Mar han sido fundamentales durante estos meses; yo no podría explicar en dos líneas lo mucho que este trabajo le debe a su presencia, aunque sospecho que ella lo sabe. Por último, poco de esto habría sido posible sin la ayuda de mi familia, sobre todo de mi madre, que siempre me proporcionó el apoyo necesario aunque fuera con un gran sacrificio por su parte.

A todos ellos les estoy sinceramente agradecido.

# ÍNDICE

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Concepto de biodiversidad.....	3
Magnitud de la biodiversidad. La biodiversidad de insectos.....	4
Problemas y estrategias actuales en la protección de la biodiversidad.....	5
La protección de insectos en Europa.....	11
La Sierra de Baza como espacio protegido.....	15
Antecedentes entomológicos en las Sierras Béticas.....	16
Estructura de la memoria y objetivos.....	18

## CAPÍTULO 2. ZONA DE ESTUDIO

2.1. Localización. Características geológicas e hidrológicas.....	23
2.2. Aspectos climáticos.....	24
2.3. Vegetación y características bioclimáticas.....	25
2.4. Descripción de las estaciones de muestreo.....	28

## CAPÍTULO 3. MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES

3.1. Introducción.....	37
3.2. Trabajo de campo.....	38
3.2.1. Medida de la estructura del hábitat.....	38
3.2.2. Muestreo de la fauna epigea.....	39
3.2.3. Muestreo de la fauna ligada al matorral.....	40
3.2.4. Muestreo de la fauna coprófila.....	41
3.2.5. Muestreo de la fauna sublapidícola.....	42
3.2.6. Período de muestreo.....	43
3.3. Trabajo de laboratorio.....	43
3.3.1. Tratamiento de las muestras.....	43
3.3.2. Análisis de biomasas.....	43

## **CAPÍTULO 4. LA COMUNIDAD DE ARTRÓPODOS**

4.1. Introducción.....	47
4.2. Material y Métodos.....	49
4.3. Resultados.....	50
4.3.1. Composición de las comunidad epigea.....	50
4.3.2. Composición de la comunidad del matorral.....	54
4.3.3. Composición de la comunidad coprófila.....	58
4.3.4. Composición de la comunidad sublapidícola.....	62
4.3.5. Variación mensual de las abundancias y biomosas.....	66
4.3.5.1. Fauna epigea.....	66
4.3.5.2. Fauna del matorral.....	68
4.3.5.3. Fauna coprófila.....	69
4.3.5.4. Fauna sublapidícola.....	71
4.4. Discusión.....	73

## **CAPÍTULO 5. LA COMUNIDAD DE COLEOPTERA**

5.1. Introducción.....	81
5.2. Material y Métodos.....	85
5.3. Resultados.....	86
5.3.1. Composición faunística.....	86
5.3.1.1. Coleoptera epigeos.....	86
5.3.1.2. Coleoptera del matorral.....	88
5.3.1.3. Coleoptera coprófilos.....	88
5.3.1.4. Coleoptera sublapidícolas.....	90
5.3.2. Composición corológica.....	99
5.4. Discusión.....	102
5.4.1. La comunidad de Coleoptera epigeos.....	102
5.4.2. La comunidad de Coleoptera del matorral.....	106
5.4.3. La comunidad de Coleoptera coprófilos.....	109
5.4.4. La comunidad de Coleoptera sublapidícolas.....	112



## **CAPÍTULO 6. VARIABILIDAD TEMPORAL**

6.1. Introducción.....	117
6.2. Material y Métodos.....	118
6.2.1. Patrones de variación anual.....	118
6.2.2. Patrones de variación interanual.....	119
6.3. Resultados.....	119
6.3.1. Variación anual.....	119
6.3.1.1. Coleoptera epigeos.....	120
6.3.1.2. Coleoptera asociados al matorral.....	123
6.3.1.3. Coleoptera coprófilos.....	125
6.3.2. Variación interanual.....	127
6.3.2.1. Diferencias en el patrón fenológico.....	127
6.3.2.2. Diferencias en abundancia y diversidad.....	130
6.4. Discusión.....	133

## **CAPÍTULO 7. VARIABILIDAD ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD**

7.1. Introducción.....	143
7.2. Material y Métodos.....	146
7.3. Resultados.....	150
7.3.1. Variación de la abundancia.....	150
7.3.2. Variación de la diversidad.....	154
7.3.2.1. Diversidad alfa.....	154
7.3.2.2. Diversidad beta.....	156
7.3.2.3. Diversidad gamma.....	160
7.4. Discusión.....	163

## **CAPÍTULO 8. HETEROGENEIDAD DEL SUSTRATO**

8.1. Introducción.....	173
8.2. Material y Métodos.....	174
8.3. Resultados.....	175
8.3.1. Diferencias entre sustratos.....	175

8.3.2. Diferencias según la naturaleza de la planta.....	176
8.3.3. Diferencias según la naturaleza del excremento.....	180
8.4. Discusión.....	181

## **CAPÍTULO 9. ALTITUD**

9.1. Introducción.....	189
9.2. Material y Métodos.....	191
9.3. Resultados.....	192
9.3.1. Variación altitudinal de la abundancia.....	192
9.3.2. Reemplazamiento.....	195
9.3.3. Variación altitudinal de la diversidad.....	196
9.4. Discusión.....	202

## **CAPÍTULO 10. TIPO DE HÁBITAT Y ORIENTACIÓN DE LA VERTIENTE**

10.1. Introducción.....	209
10.2. Material y Métodos.....	210
10.3. Resultados.....	212
10.3.1. Efecto de la cobertura y la complejidad vegetal.....	212
10.3.2. Efecto del tipo de hábitat.....	214
10.3.2.1. Abundancia.....	214
10.3.2.2. Diversidad.....	218
10.3.3. Efecto de la orientación de la vertiente.....	221
10.3.3.1. Abundancia.....	221
10.3.3.2. Diversidad.....	224
10.4. Discusión.....	225

<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>235</b>
--------------------------	------------

<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>241</b>
--------------------------	------------

**CAPÍTULO 1**  
**INTRODUCCIÓN GENERAL**

INTRODUCCIÓN GENERAL  
CAPÍTULO I

## CONCEPTO DE BIODIVERSIDAD

Si hay algún concepto biológico difícil de definir, este es sin duda el de la biodiversidad, a pesar de que su uso está muy extendido entre la comunidad científica. La dificultad de su definición radica en la amplitud de su contenido que, de manera intuitiva, incluye a toda la “variedad de vida” (Gaston, 1996a), algo tan abstracto que se hace incomprensible. En una primera aproximación la biodiversidad en una área determinada podría ser equiparada al número de especies, tal y como es la idea más generalizada e intuitiva, pero esto no sería más que una parte de la “variedad de vida” que no expresaría adecuadamente la verdadera biodiversidad. Distintos niveles de biodiversidad se han propuesto, en un intento de ordenar los conceptos y, así, proveer de utilidad al término. Los más habituales son los de diversidad genética, diversidad taxonómica, y diversidad de comunidades (Primack, 1995; Gaston, 1996a), una simplificación útil de los niveles propuestos por Soulé (1991) o Erwin (1991), según los cuales la biodiversidad se manifiesta a escala de genes, de poblaciones, de asociaciones de organismos, de comunidades y de ecosistemas. Como se desprende de esto, la biodiversidad incluye no sólo a la diversidad que es producto de la existencia de distintas especies, sino también la que deriva de las diferencias genéticas entre individuos de una misma especie y de la variabilidad en las interacciones bióticas que ocurren entre los individuos de iguales o de distintas especies.

La biodiversidad entendida así está condicionada por multitud de factores actuando conjuntamente. Por tanto, para comprender el sentido de la biodiversidad y de sus patrones de variación es necesario el concurso de un contexto. A este respecto, la biodiversidad es creada y mantenida por múltiples factores abióticos y bióticos, como la altitud, la latitud, la productividad, la variabilidad climática, la edad del ecosistema, la depredación, la competencia entre organismos, la heterogeneidad espacial o estructural creada por los organismos, o el estadio de la sucesión en las comunidades, que son responsables de los cambios en las relaciones entre los organismos y, por lo tanto, en la biodiversidad (Begon *et al.*, 1986; Fjeldsa & Lovett, 1997). Otros procesos que actúan a escalas espaciales y temporales mayores, como los procesos de especiación-extinción o

dispersión, desempeñan sin duda un papel fundamental en la magnitud de la biodiversidad a escala geográfica, por lo que su cuantificación es sumamente compleja. Pero incluso la diversidad local y sus variaciones son difíciles de cuantificar, por cuanto que dependen de una manera bastante compleja de la biodiversidad regional y de las condiciones que favorecen el reemplazamiento de especies (Caley & Schuller, 1997).

## **MAGNITUD DE LA BIODIVERSIDAD. LA BIODIVERSIDAD DE INSECTOS**

Centrándonos en uno de los aspectos que tradicionalmente más se han estudiado de la biodiversidad, el número de especies, la ciencia tropieza con un hecho sorprendente: no se sabe, ni siquiera de lejos, cuál es el número de especies en el planeta. Más aún, ni siquiera la magnitud de dicho número puede ser calculada si no es mediante estimas muy variables (Wilson, 1988), que sitúan el número de especies entre 5-30 millones (May, 1986; Primack, 1995). En cualquier caso los artrópodos en general, y los insectos en particular, constituyen la mayor parte de la biodiversidad conocida actualmente, puesto que de las algo menos de un millón y medio de especies conocidas, aproximadamente la mitad son insectos, y de estos cerca del 50% son coleópteros (Primack, 1995; Stork, 1997). En relación al concepto de biodiversidad comentado más arriba, la importancia de los artrópodos es aún mayor no sólo por el gran número de especies conocidas, sino también por las múltiples estrategias ecológicas que aparecen entre ellos. De este modo los artrópodos en general y los coleópteros en particular intervienen y son fundamentales en la mayoría de los procesos de los ecosistemas, siendo especialmente relevantes en los fenómenos de polinización y reincorporación de nutrientes a la red trófica, actuando además en todos los pasos intermedios de esa red. Muchas de sus especies corresponden con el concepto de especie clave (véase Primack, 1993), aquellas que están en la base de múltiples procesos ecológicos que permiten la existencia de una alta biodiversidad, y cuya potencial extinción puede acarrear la pérdida de una importante parte de la biota local.

La biodiversidad de insectos es especialmente elevada en los bosques húmedos tropicales (Stork & Blackburn, 1993), pero también en las zonas de clima mediterráneo

es muy alta, como ocurre en la cuenca mediterránea, cuya elevada diversidad florística (Mooney, 1988; Di Castri, 1991; Primack, 1995) seguramente sea una de las causas de la gran cantidad de especies de insectos que se pueden encontrar en el área. Algunos autores estiman en unas 150.000 especies de invertebrados las que habitan en Europa, la mayoría de ellas insectos (Klein, 1994), otros sobrepasan con holgura esta cifra, y estiman en 150.000 el número de especies de insectos que están presentes en la cuenca mediterránea (Balleto & Casale, 1991). La situación geográfica de la cuenca mediterránea, en la encrucijada de regiones biogeográficas (Di Castri, 1973; 1991), unida a su paisaje heterogéneo, fruto de una compleja historia geológica, ha favorecido la colonización de variados elementos faunísticos, siguiendo complicadas dinámicas de dispersión, especiación y extinción, incluyendo además la aparición de importantes refugios Pleistocénicos (Balleto & Casale, 1991), que como resultado ha originado una de las biotas entomológicas más ricas y diversificadas de la Tierra.

## **PROBLEMAS Y ESTRATEGIAS ACTUALES EN LA PROTECCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD**

La biodiversidad está sujeta de manera natural a fluctuaciones en las que, ocasionalmente, ocurren pérdidas masivas de especies y consiguientes descensos de biodiversidad (Jablonski, 1991), habiéndose observado que en algunos millones de años la diversidad biológica alcanza de nuevo los niveles antiguos. Sin embargo, la biodiversidad actual se enfrenta con una crisis sin precedentes que puede tornarse irreversible (Primack, 1995), dada la enorme pérdida de especies que constantemente se está produciendo por la presión de las poblaciones humanas. Actualmente la pérdida de especies está acelerada, quizás en dos o tres grados de magnitud respecto a la tasa natural de extinción de especies (Lawton, 1997), algo que viene ocurriendo desde que la actividad humana transforma los hábitats, a partir de la aparición de las primeras civilizaciones agrícolas, hace unos 10.000 años, pero el ritmo de pérdida de biodiversidad se ha acelerado sobre todo desde la revolución industrial (Ehrlich & Wilson, 1991; Soulé, 1991; Lawton, 1997). Consecuentemente, a lo largo de los últimos siglos, y principalmente en la segunda mitad del siglo XX, multitud de hábitats en todas

las áreas del planeta se han visto drásticamente afectados por la actividad humana, hasta el punto de que muchos de ellos se han perdido completamente. Según Rattcliffe (1984) en las Islas Británicas, y como consecuencia directa de la actividad humana, se ha perdido hasta un 80% de los pastizales calcáreos desde 1940 hasta 1984; de un 40% de hábitat arbustivo desde 1950; hasta un 99% de zonas pantanosas desde 1930; y hasta un 50% de bosque caducifolio desde 1930. En conjunto, algunos autores estiman que la masiva antropización del planeta ha ocasionado que cifras próximas al 95% de los ambientes terrestres del planeta hayan sido transformados (Perfecto *et al.*, 1997). Debe considerarse, además de otros factores como la polución, la sobreexplotación de recursos o la introducción de especies exóticas (Primack, 1995), que una de las causas principales de pérdida de biodiversidad es la fragmentación del hábitat (Ehrlich, 1988). La fragmentación y posterior aislamiento de los parches de hábitat generados por causas humanas ocasionan una separación de las poblaciones, corriéndose de este modo el riesgo de que se pierdan las conexiones entre los distintos parches. El aislamiento de las poblaciones conlleva una pérdida de diversidad genética en las mismas por el alto grado de consanguinidad (Ehrlich, 1988), y aunque los mecanismos exactos permanecen algo oscuros, la pérdida de alelos raros y el descenso de la proporción de alelos polimórficos en las poblaciones, produce por lo general un descenso del éxito reproductivo de los individuos, lo que puede conducir a potenciales extinciones locales (Matthysen *et al.*, 1995; Baur & Schmid, 1996). Por supuesto la magnitud del problema puede variar según sea el grado de fragmentación, de modo que sus efectos perniciosos para la biodiversidad pueden depender de parámetros tales como la superficie de los parches o la conectividad de esos parches con otros (With *et al.*, 1997; Wiens *et al.*, 1997), pero en cualquier caso esos efectos son difícilmente mensurables por cuanto que por lo general no han de ser de la misma magnitud cualitativa ni cuantitativa para los distintos organismos implicados, cobrando importancia factores tales como la percepción que los organismos tengan de los recursos parcheados, la capacidad de movimientos de los organismos para atravesar las zonas menos adecuadas para llegar a los parches y, en general, otras capacidades que resultan en que las distintas especies, aun de grupos más o menos próximos, respondan de maneras muy diferentes a la fragmentación del hábitat (Abensperg-Traun *et al.*, 1996). Aunque determinadas especies podrían mantener poblaciones viables en el estado



de metapoblaciones ocupando parches relativamente separados (Hanski *et al.*, 1995), la consecuencia de la fragmentación más generalmente esperable es la de que la biodiversidad se reduzca por la inviabilidad de las poblaciones en fragmentos de hábitat progresivamente menores y aislados. Degradación y fragmentación son fenómenos íntimamente relacionados con la presión demográfica de las poblaciones humanas, que necesitan cada vez más espacio (Ehrlich & Wilson, 1991), presiones que son mayores aún en países poco desarrollados económicamente e inestables socialmente (Soulé, 1991), en los que el problema ambiental es considerado secundario frente a otros más inmediatos.

La conservación de una biodiversidad que disminuye se enfrenta con graves problemas. El primero de ellos estriba en que, puesto que no conocemos la magnitud de la biodiversidad actual, es imposible asegurar cuántas especies están desapareciendo ni a qué ritmo lo hacen (Wilson, 1988), y sólo se puede trabajar con estimas de las tasas de extinción. El segundo problema, íntimamente relacionado con el anterior, es que puesto que no conocemos la situación exacta de la pérdida de biodiversidad, es difícil establecer la estrategia adecuada para frenarla. Con base en la información de la que se dispone actualmente, dos tipos de estrategias, cualitativamente distintas, han sido propuestos habitualmente para detener la pérdida de la biodiversidad: preservar especies concretas, o preservar las comunidades al completo.

La estrategia de designar especies concretas que sirvan como blanco específico de protección se ha basado en la elección de algunas especies para las que se designaba un estatus especial que favoreciera su preservación. Idealmente, la elección de especies debe considerar su rareza y el potencial peligro a que pueden verse sometidas, de manera que especies muy restringidas localmente y con poblaciones bajas deberían ser las prioritarias en el proceso de protección (Primack, 1995). Sin embargo, otras razones han primado en muchos casos, ya sean estéticas, políticas o éticas (Lawton, 1997), que quizás descuiden la protección de especies más necesitadas pero menos carismáticas. Al mismo tiempo el factor económico ("utilidad" de las especies) representa un papel fundamental en la elección de esas especies "blanco" (Soulé, 1991; Morowitz, 1991). De

manera secundaria, sin embargo, es posible que la protección del hábitat de una especie concreta genere mecanismos de protección indirectos de todas las demás especies cuyos requerimientos quedan englobados por los de la primera (Lambeck, 1997), actuando de esta manera como “especies paraguas”. De hecho, buena parte de las áreas naturales protegidas han sido designadas gracias a la existencia en ellas de algunas de esas especies concretas que se deseaba proteger (Soulé, 1991; De Vries, 1995). Las razones muchas veces subjetivas sobre qué especie merece protección, unidas a los costos económicos de tal estrategia, y a que en muchos casos el concepto de especie paraguas no se corresponde con los resultados reales (Kerr, 1997), ocasionan que la protección de especies concretas no sea un medio ideal por sí mismo para la protección de la biodiversidad, sino que la protección de los ecosistemas y las comunidades al completo hayan sido propuestos como la solución óptima (Primack, 1995). Los problemas de esta segunda estrategia, la de proteger hábitats, no son menores que los de proteger especies. Esta cuestión se ha intentado resolver tradicionalmente mediante la preservación, más o menos integral, de muestras de ecosistemas naturales de los más diversos tipos posibles, a fin de que la biodiversidad que albergan se conserve con ellos. La elección de los hábitats a proteger ha generado, sin embargo, un intenso debate sobre el diseño de las áreas naturales que se pretende preservar. Aspectos tales como el tamaño, forma y número óptimos de las reservas, han generado la cuestión (aún no resuelta) de qué es mejor, diseñar reservas grandes y únicas, o bien varias reservas pequeñas y más o menos próximas (el llamado debate SLOSS: “*single large or several small*”). La primera estrategia ofrece a su favor la posibilidad de conservar en su seno la mayor parte de las poblaciones de baja densidad, mientras que la segunda teóricamente puede contribuir a la protección de más tipos de hábitats e incluir a más poblaciones de especies raras, algunas de las cuales podrían persistir mediante una dinámica metapoblacional. En cualquier caso, la designación de reservas naturales es a veces un proceso sujeto a razones subjetivas de la misma naturaleza que las expuestas más arriba para la protección de especies, según las cuales determinados ecosistemas son más proclives a verse dotados de figuras de protección que otros, menos emblemáticos para la sociedad o de menor valor “político”. Sean cualesquiera que sean las razones de la designación de reservas naturales, el resultado es que todavía son alarmantemente insuficientes: actualmente algo

menos del 6% de toda la superficie terrestre se encuentra bajo alguna figura de protección, y las perspectivas más optimistas sitúan esta proporción en un 10% como máximo en el futuro (Primack, 1995), estando por tanto una enorme parte de la biodiversidad potencialmente amenazada por la actividad humana.

Teniendo en cuenta las dificultades que emergen en el momento de diseñar un plan para conservar la biodiversidad, y sobre todo considerando que ésta es muy dinámica, se podrá pensar, con razón, que la preservación del medio natural y su diversidad biológica es una labor ardua y compleja, por cuanto que los espacios naturales intactos son cada vez más reducidos y estamos todavía muy lejos de conocer de manera ideal los mecanismos ecológicos a los que están sometidos, lo cual puede llevar a expectativas desesperanzadoras en este sentido. Sin embargo actualmente existen las herramientas científicas para profundizar en el conocimiento de las causas de la biodiversidad y de su pérdida, y para diseñar nuevas estrategias de conservación.

Es cierto que vivimos en una época de grandes extinciones de las que no conocemos sus mecanismos últimos, pero también es cierto que disponemos de abundante información paleontológica sobre épocas pasadas de bruscas pérdidas de biodiversidad. Esos datos han proporcionado mucha información sobre la duración, la magnitud, la selectividad y los patrones de recolonización de los procesos de extinción más graves (Jablonski, 1991), y aunque sus implicaciones para la biodiversidad actual y futura no se conocen todavía, es presumible que puedan aportar una importante ayuda para comprender los fenómenos que están ocurriendo actualmente. La ecología y la sistemática (filogenia y biogeografía) son dos disciplinas que deben actuar coordinadamente en la búsqueda de soluciones a la pérdida de biodiversidad, la una estudiando las interacciones complejas que afectan a la diversidad biológica, y la otra profundizando en el estudio y catalogado de la biblioteca genética y el inventariado biológico (Ehrlich & Wilson, 1991) para poder detectar los centros de radiación que se están produciendo actualmente, y que serán las fuentes de biodiversidad futura (Erwin, 1991). En realidad, tal como define Patrick (1997): “La sistemática es la ciencia por la

que se conocen las especies. Comprender y analizar las especies y sus relaciones es esencial para evaluar la biodiversidad”.

La elección de los objetos de conservación debe ir encaminada a diseñar reservas de tamaño suficientemente grande, o redes bien comunicadas como para permitir una complejidad estructural capaz de acomodar a una biodiversidad alta y permitir sus fluctuaciones naturales (Jablonski, 1991), teniendo especial cuidado en que las zonas con mayores esfuerzos de conservación sean aquellas en las que se están produciendo actualmente procesos de radiación y especiación (aumento de biodiversidad, en definitiva) (Erwin, 1991) con vistas a asegurar una diversidad biológica futura mayor. Además de estos espacios naturales, y puesto que la humanidad ocupa buena parte de la superficie terrestre, deberían hacerse esfuerzos por intentar que la biodiversidad fuera máxima en ambientes humanizados, haciéndolos más habitables para más especies (Soulé, 1991; McGeoch & Chown, 1997). A este respecto no debemos olvidar que los sistemas naturales intactos por el hombre no han de ser los únicos que alberguen una importante fracción de la biodiversidad, sino que existen otros ecosistemas, más o menos modificados y manejados que seguramente son muy importantes como receptores y soportes de biodiversidad. Consecuentemente, los hábitats que están alterados (como vimos quizás el 95%) deben ser tenidos en cuenta en los planes de conservación, al contrario de lo que se ha venido haciendo tradicionalmente, y más aún teniendo en cuenta que, al menos en zonas tropicales, algunos ecosistemas agrícolas albergan una enorme diversidad Biológica (Vandermeer & Perfecto, 1997; Perfecto *et al*, 1997), y en la mayoría de los casos son la principal parte constituyente del “mar” en el que se encuentran dispersas las “islas” de espacios naturales protegidos.

Otras muy distintas técnicas alternativas podrían desarrollarse, incluidas aquellas que requieran importantes esfuerzos económicos, como la creación de bancos de semillas o genes, o la creación de organismos internacionales realmente eficientes, en un intento de globalizar la solución a un problema global (Soulé, 1991). Todo esto requiere, sin embargo, una voluntad social y política real, con provisión de fondos públicos para poder

llevar a cabo los fines propuestos mediante proyectos realistas, en los que se haya cuantificado de forma realista la relación costo-beneficio (Moran *et al.*, 1997), y aunque estemos lejos de conseguir las condiciones económicas y sociales apropiadas, sobre todo en países pobres, cualquier estudio que se proponga como objetivo conocer las razones que hacen que la biodiversidad en un determinado sitio y momento sea como es, será un paso más en el largo proceso de la preservación a largo plazo de la biodiversidad.

## **LA PROTECCIÓN DE INSECTOS EN EUROPA**

Los problemas a los que se enfrenta la biodiversidad en general ocurren también para los Coleoptera, aunque en un nivel más bajo de conocimientos pudiera dar la impresión de lo contrario. Dadas sus enormes abundancia y diversidad, los coleópteros y en general los insectos han sido tratados habitualmente como animales que aparecían en excedentes que hacían impensable la necesidad de protegerlos. Factores como la eliminación selectiva de insectos considerados perjudiciales, o un interés coleccionista mal entendido han ocasionado graves descensos en las poblaciones de muchas especies, aunque estos, aun siendo de gran importancia, son mucho menos importantes que el hecho principal que más ha perjudicado a las poblaciones de insectos (y a las de los demás organismos), como es la destrucción de sus hábitats. Es evidente que la pérdida de un biotopo implica necesariamente la pérdida de los organismos que lo habitan, por tanto la conservación del hábitat es fundamental para preservar las especies. Es en este sentido en el que se han desarrollado los cuerpos legislativos de los Estados con interés conservacionista, al menos en los últimos y más serios (aunque a veces poco eficaces) intentos de reglar la protección de las especies y sus ambientes, aunque los conocimientos actuales sobre los que se basa tal protección están muy lejos de lo que sería necesario. Puesto que el ámbito político en el que se localiza España es el de la Unión Europea, estando obligada su política ambiental a ajustarse a las consignas de las leyes de la Unión, creemos conveniente hacer un pequeño resumen de los principales hitos en la política comunitaria de protección medioambiental, para posteriormente centrarnos en los ambientes ibéricos y en concreto el de la Sierra de Baza.

A pesar de lo reducido de su tamaño, Europa es una región enormemente heterogénea y de hábitats múltiples, lo que le permite albergar una diversidad relativamente elevada de organismos a pesar de que enormes áreas estén muy degradadas. No obstante, no fue hasta la década de 1970 cuando se comenzó a legislar sobre la protección de las especies europeas (invertebradas o no) y sus hábitats, en el marco de la llamada entonces Comunidad Económica Europea. Fue en 1972 cuando la Comunidad publicó una primera comunicación sobre la necesidad de establecer actuaciones conservacionistas en su territorio, lo que condujo al primer Programa de Acción, en el que se establecían las prioridades comunitarias en este campo. Ya en ese documento se aludía a la necesidad de conservar los hábitats de las especies amenazadas como medida más útil incluso que la protección directa de las especies. A finales de los años de 1970 y principios de los 80, y dentro del segundo Programa, la Comunidad se adhirió a los convenios de Bonn (para proteger a las especies animales migradoras, sobre todo aves, y que sólo incluía un insecto, el lepidóptero *Danaus plexippus*) y Berna (1979, sólo incluyó invertebrados a partir de su revisión de 1991, de los que 41 especies eran insectos) sobre protección de especies, así como al CITES (Convention of International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna, firmado en 1973 y revisado en 1992, apenas incluía insectos). En estos años era poca la importancia que, a efectos de conservación, se les otorgaba a los insectos y otros invertebrados, y el interés se centraba en la conservación de los vertebrados, principalmente aves y mamíferos. Durante los años 80, el ingreso de países con influencia mediterránea (Grecia, Portugal y España) a la Comunidad incrementó enormemente el número de hábitats con que contaba el territorio, por lo tanto la principal actividad conservacionista consistió en catalogar esos hábitats y disponer la protección de los más característicos e importantes ecológicamente (siempre, claro está, siguiendo criterios que muy difícilmente están libres de una cierta carga subjetiva). El proceso culminó en 1992 con la construcción de dos instrumentos destinados a perdurar varios años, uno de ellos encaminado a financiar iniciativas dirigidas a la conservación ambiental, llamado programa LIFE, y otro, legislativo, concebido para determinar las áreas que debían ser protegidas, conocido como "Directiva Hábitats" (Directiva 92/43 de la C.E.E.). En este último documento se recogen más de 200 tipos de hábitat que deben ser protegidos debido a su singularidad

dentro del marco europeo. Una segunda parte de la Directiva Hábitats recoge una lista de especies animales y vegetales que deben ser directamente protegidas o para las que se propone designar áreas especiales de protección. En la lista se incluyen especies de plantas (469 especies), vertebrados (más de 200 especies) e invertebrados, de estos últimos sólo 71 especies, de las cuales 46 son insectos (únicamente 36 estrictamente protegidas).

Más de la mitad de los hábitats (52'3%) propuestos para conservar en la Directiva Hábitats están presentes en España (Klein, 1994), muchos de ellos en la Península Ibérica, un lugar de enorme diversidad morfológica y biológica, que cuenta con la mayor riqueza entomológica de Europa (Galante, 1994) dada su posición geográfica a modo de encrucijada entre distintas regiones biogeográficas. La relativamente bien conservada naturaleza ibérica (al menos comparando con otros países europeos más o menos próximos) no se debe, sin embargo, a una eficaz política de conservación, sino más bien a una serie de factores sociales, económicos y de desarrollo que han posibilitado tal estado. De este modo la industrialización fue tardía en la Península Ibérica respecto a otras zonas de Europa, lo que contribuyó a que muchos ecosistemas no sufrieran graves alteraciones. Los modelos de desarrollo agrícola y ganadero estuvieron durante siglos, y en muchas áreas ibéricas, perfectamente integrados en un modelo que probablemente hoy se llamaría de desarrollo sostenido (agricultura extensiva, pastoreo trashumante...).

No obstante esa gran diversidad biológica, el conocimiento de ella está muy lejos de ser el ideal. Aunque en los últimos años se ha mejorado en este aspecto, ya sea por la mayor producción científica (todavía insuficiente) (Martín-Albadalejo, 1994), como por la puesta en marcha de proyectos exhaustivos como el "Fauna Ibérica", la entomofauna de enormes regiones ibéricas está aún en un pésimo estado de conocimiento. Este hecho es especialmente destacable si consideramos que muchas de esas regiones a las que nos referimos están catalogadas como hábitats para conservar por la directiva europea, y algunas de ellas están de hecho legalmente protegidas. Resulta innecesario abundar en la necesidad obvia que tiene conocer la diversidad de organismos

que hay en un espacio natural que es de suficiente interés como para merecer protección legal. Actualmente se están realizando esfuerzos claramente enfocados a dilucidar la situación de las especies de invertebrados protegidos o que existen en áreas protegidas, así como se están desarrollando iniciativas para fomentar distintos estudios y estrategias que permitan la elaboración de proyectos de conservación oportunos. En el primer caso destaca la publicación de obras como la de Rosas *et al.* (1992), que vienen a actualizar la situación en España de las poblaciones de invertebrados que están legalmente protegidos, anteriormente muy poco conocida, salvo por la publicación de algunos "Libros Rojos" (García de Viedma & Gómez Bustillo, 1976; Gangwere *et al.*, 1985). En el segundo caso cabe destacar algunos intentos para implicar cada vez más a la comunidad científica de entomólogos (con escasa tradición de investigación en temas de conservación) en estos aspectos, como la International Conference on Arthropod Management and Environmental Conservation, celebrada en Calpe (Alicante) en 1993, y de la que se desprendió el llamado "Manifiesto de Calpe de los Entomólogos Españoles" (publicado en el *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 18 (1-2), 13-14, 1994), donde se exponen las necesidades primordiales para la correcta conservación de los insectos y sus hábitats.

Como se puede deducir de todo lo anterior, la conservación de los artrópodos en Europa ha estado basada en los dos modelos tradicionales que comentábamos más arriba, uno de ellos primando la preservación de especies concretas, y otro, más reciente, basado sobre la protección de los hábitats. En cualquier caso el nivel de conocimientos es aún demasiado bajo en la mayoría de las ocasiones como para diseñar estrategias de conservación eficaces.

Puesto que la conservación natural requiere del conocimiento exhaustivo de cuáles son y cuál es el funcionamiento de las partes que constituyen el ecosistema, unas de las más importantes de las cuales son los insectos, se ha planteado la elaboración de esta memoria como una contribución en este sentido, aportando datos sobre la biodiversidad de coleópteros y sobre los factores que la afectan en un espacio protegido como es la Sierra de Baza, en la provincia de Granada.



## LA SIERRA DE BAZA COMO ESPACIO PROTEGIDO

La Sierra de Baza es uno de tantos casos de espacio natural protegido del que se desconoce su entomofauna. La Sierra de Baza, en la provincia de Granada, declarada Parque Natural por la ley 2/89 de 18 de Julio aprobada por el Parlamento Andaluz, se trata de un sistema montano de media altura muy bien delimitado, y de una elevada heterogeneidad de hábitats. La Sierra de Baza fue designada como espacio natural protegido debido a su singularidad florística, con una importante proporción de endemismos (Blanca & Morales, 1991) y de heterogeneidad paisajística. De hecho en su interior, y por sólo citar algunos, aparecen varios de los biotopos recomendados por la Directiva Hábitat de la Unión Europea como de necesaria protección, tales como formaciones de *Junniperus communis* en pastizales calcáreos, cualesquiera otras formaciones de enebros, todos los tipos de matorrales termomediterráneos y preestepáricos, encinares o pinares mediterráneos de pinos negros endémicos. Para todos estos hábitats la Unión Europea recomienda la delimitación de zonas de protección, pero la conservación de estas zonas sólo puede gestionarse mediante el conocimiento profundo de su diversidad biológica y de las relaciones ecológicas que se establecen entre las especies, lo que permite determinar los efectos que tienen sobre el ecosistema las actividades humanas.

La peculiaridad de la Sierra de Baza está muy determinada por su posición geográfica dentro de un contexto montañoso de marcada identidad, como son las Sierras Béticas, la mayor y más alta masa orográfica de la Península Ibérica. La fisionomía de estas cordilleras tiene una identidad muy bien marcada, en primer lugar por la falta de un eje axial claramente definido como ocurre en los Pirineos. Al contrario, el conjunto está dispuesto en una serie de macizos pesados y más o menos aislados unos de otros por profundas depresiones, y en segundo lugar, la existencia de una depresión longitudinal más o menos interrumpida contribuye también a la originalidad del sistema. La elevada heterogeneidad de las sierras Béticas, unida a su situación geográfica y a la complicada evolución geológica y climatológica de toda la cuenca del Mediterráneo a partir del terciario, ha favorecido la aparición de situaciones de vicarianza o procesos dispersivos

particularmente complejos, así como ha permitido que estos sistemas actúen como áreas de refugio para elementos termófilos del Pleistoceno (Balleto & Casale, 1991).

A pesar de su singularidad y de su evidente interés botánico, la Sierra de Baza es casi totalmente desconocida para la Administración (responsable directa de su conservación) en cuanto a la fauna se refiere. De hecho, el valor faunístico de la Sierra de Baza se limita, oficialmente, a “una fauna rica y variada, con más de 100 especies; entre los mamíferos destacan el gato montés, la jineta y el tejón”.<sup>1</sup> La evidente escasez de datos faunísticos en general, y entomológicos en particular, sobre la Sierra de Baza, ha sido la principal razón por la que se ha emprendido la elaboración de esta memoria, en un intento de aportar información sobre su biodiversidad de Coleoptera que permita una mejor y eficaz protección de sus comunidades, lo que sin duda repercutirá sobre el resto de organismos de la sierra, dada la importancia que tienen los coleópteros y su influencia sobre otras partes de la comunidad.

## **ANTECEDENTES ENTOMOLÓGICOS EN LAS SIERRAS BÉTICAS**

Habida cuenta de todo lo expuesto anteriormente, un primer paso en la elaboración de esta memoria fue el de realizar una revisión bibliográfica sobre temas entomológicos en las sierras Béticas y en la Sierra de Baza en particular. La revisión que sigue no pretende abarcar todos los trabajos publicados sobre los artrópodos en las sierras Béticas, labor que sería enorme, pero sí pretende ofrecer una idea del estado de los conocimientos sobre la entomofauna de las mismas, exponiendo brevemente algunos de los trabajos más importantes en los últimos años considerando varios grupos taxonómicos distintos.

Quizás por su altitud y belleza, Sierra Nevada ha sido la zona de las sierras Béticas más intensamente estudiada. La mayoría de los trabajos entomológicos llevados a cabo allí son principalmente faunísticos de diversos grupos entomológicos, como

---

<sup>1</sup> Junta de Andalucía, 1995: Plan de Medio Ambiente de Andalucía (1995-2000). Dirección General de Planificación y Participación. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.

escarabeidos (Col.) (Ávila & Pascual, 1981, 1987, 1989) tenebriónidos (Col.) (Español, 1954; Cobos, 1954a, 1954b), maláquidos (Col.) (Pardo Alcaide, 1954), curculiónidos (Col.) (Roudier, 1954), varias familias de Coleoptera (Mateu, 1954), quironómidos (Dip.) (Vílchez-Quero & Casas-Jiménez, 1987), formícidos (Hym.) (Tinaut, 1979), noctuidos (Lep.) (Calle, 1980), ropalóceros y zigénidos (Lep.) (Fernández-Rubio, 1975; Fernández-Rubio & Gómez-Bustillo, 1972), plecópteros (Sánchez-Ortega & Alba Tercedor (1990) y ortópteros (Pascual, 1977, 1978b). En Sierra Nevada otros trabajos entomológicos han tratado aspectos más ecológicos, tales como fenología, distribución espacial relación de las poblaciones con determinados factores ambientales, como los de Ávila & Pascual (1986, 1988a, 1988b) sobre coleópteros escarabeidos, Sáinz-Cantero *et al.* (1985, 1987) sobre coleópteros acuáticos, Madero & Tinaut (1985, 1987) sobre véspidos (Hym.), Tinaut (1984) sobre formícidos, Alba Tercedor (1979, 1981, 1984) sobre plecópteros y efemerópteros, Sánchez-Ortega & Alba Tercedor (1989) sobre plecópteros, o Pascual (1978a, 1978c) sobre ortópteros.

Respecto a otras sierras próximas destacan los trabajos realizados en la Sierra Morena cordobesa y en la sierra jiennense de Cazorla, de nuevo también eminentemente faunísticos: De Sierra Morena hay que señalar los trabajos faunísticos de Cárdenas Talaverón & Bujalance (1985) sobre tenebriónidos, los de Cárdenas Talaverón & Bach (1985, 1988, 1989a, 1990) sobre carábidos (Col.), los de Ferreras Romero & Morillo Ortiz (1987), Ferreras Romero & Pardo Pavón (1981), y García Rojas *et al.* (1987) sobre coleópteros acuáticos, el de Calle (1978) sobre noctuidos (Lep.), Baena Ruiz & Ferreras Romero (1982) sobre heterópteros acuáticos, Ferreras Romero (1982, 1986) sobre odonatos, Gallardo Mayenco & Ferreras Romero (1984) sobre efemerópteros y Sendra *et al.* (1986) sobre dipluros. También en Sierra Morena unos pocos trabajos se han centrado en distintos aspectos ecológicos, como los de Cárdenas Talaverón & Bach (1986, 1989b) con carábidos o Fernández Haeger & Rodríguez González (1982) con formícidos, aunque son minoría respecto a los faunísticos.

En cuanto a la Sierra de Cazorla casi todos los trabajos son eminentemente faunísticos, como los de Daccordi & Petitpierre (1977) sobre crisomélidos (Col.),

Vílchez Quero *et al.* (1987) sobre quironómidos (Dip.), Calle sobre noctuidos (Lep.), Berzosa (1987) sobre tisanópteros, o el de Del Tanago & De Viedma (1983) sobre efemerópteros, plecópteros y odonatos, y muy pocos, como el de Gangwere (1990) sobre ortópteros trata de otros aspectos ecológicos.

La Sierra de Baza ha sido estudiada ampliamente desde el punto de vista botánico (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988; Blanca & Morales, 1991), pero no así desde el zoológico, aspecto en el que los trabajos son muy escasos (Luzón *et al.*, 1998; Beiro *et al.*, 1998) o poco exhaustivos (Navarro, 1995), a pesar de que el entorno próximo está mucho mejor estudiado, tanto en lo que se refiere a vertebrados (ej., Hódar, 1993; Pleguezuelos, 1992) como a artrópodos (Sánchez-Piñero, 1994). La escasa bibliografía refleja el pobre estado de conocimientos sobre los artrópodos de esta sierra. Este trabajo, por tanto, es una de las primeras aportaciones al conocimiento de los artrópodos en general, y la primera en cuanto a determinar cuáles son algunos factores que afectan a la biodiversidad de coleópteros en particular en este sistema montañoso protegido.

## **ESTRUCTURA DE LA MEMORIA Y OBJETIVOS**

La Memoria se estructura en capítulos organizados fundamentalmente en tres bloques principales. El bloque inicial está compuesto por los tres primeros capítulos, de carácter general sobre los antecedentes, objetivos y metodología general. El segundo bloque, formado por los capítulos 4 y 5, trata sobre los aspectos fundamentales para cualquier estudio sobre los problemas que conlleva la protección de la biodiversidad, como son los descriptivos. Se describe en ellos la comunidad de artrópodos en la Sierra de Baza, destacándose la importancia de los coleópteros como parte esencial de la artropodofauna, tratándose asimismo distintos aspectos de gran relevancia en la estructuración de la comunidad de coleópteros, como son la composición faunística y corológica. El tercero de los grandes bloques, por último, trata de estudiar, sobre la base de la información precedente, cuáles son los factores que influyen en la biodiversidad de coleópteros y cómo lo hacen sobre distintos grupos, centrándose en cómo la variabilidad

temporal y espacial del hábitat se relacionan con los patrones de cambios de biodiversidad de coleópteros.

Parte de los resultados de esta Memoria han sido ya comunicados a la comunidad científica, en los siguientes trabajos:

- ROMERO-ALCARAZ, E. & ÁVILA, J.M.: Proyecto de estudio de la coleopterofauna en tres áreas protegidas de la provincia de Granada (España). Comunicación a la International Conference on Arthropod Management and Environmental Conservation (Calpe, Alicante, octubre de 1993)
- ROMERO-ALCARAZ, E. & ÁVILA, J.M., 1997: Primera cita de *Aphodius (Phalacrothous) putoni* Reitter, 1894 para Andalucía (Coleoptera, Aphodiidae). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 21(3-4): 286
- ROMERO-ALCARAZ, E., ÁVILA, J.M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1998: Inventario de los Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera) de la Sierra de Baza (Granada, Sureste de la Península Ibérica): composición faunística y corológica. *Zoologica baetica*, en prensa
- ROMERO-ALCARAZ, E., SÁNCHEZ-PIÑERO, F. & ÁVILA, J.M., 1998: Factors affecting Coleoptera biodiversity in a protected natural area in Souther Iberian Peninsula. En: *Book of Abstracts, VIth Eur. Congr. Entomol.* (Brunnhofer, V. & Soldán, T. eds.), České Budejovice, August 23-29, 1998, pp 722-723.

temporal y espacial del hábitat se relacionan con los procesos de cambios de biodiversidad de ecosistemas.

Parte de los resultados de esta investigación han sido ya comunicados en congresos, jornadas y las siguientes publicaciones:

\* ROMERO-ALVARO, F. & AVILA, J.M. (1997) Efectos de la catástrofe de 1997 en los bosques de la Sierra de Baza. Programa de Ecología y Evolución. Universidad de Granada. *Informe Final*.  
\* ROMERO-ALVARO, F. & AVILA, J.M. (1997) Primeros datos de vegetación de la Sierra de Baza. *Informe Final*.  
\* ROMERO-ALVARO, F. & AVILA, J.M. (1997) Primeros datos de vegetación de la Sierra de Baza. *Informe Final*.

\* ROMERO-ALVARO, F., AVILA, J.M. & BARRERA-RODRIGUEZ, J. (1997) Inventario de la Sierra de Baza. *Informe Final*.  
\* ROMERO-ALVARO, F., AVILA, J.M. & BARRERA-RODRIGUEZ, J. (1997) Inventario de la Sierra de Baza. *Informe Final*.

\* ROMERO-ALVARO, F., AVILA, J.M. & BARRERA-RODRIGUEZ, J. (1997) Inventario de la Sierra de Baza. *Informe Final*.  
\* ROMERO-ALVARO, F., AVILA, J.M. & BARRERA-RODRIGUEZ, J. (1997) Inventario de la Sierra de Baza. *Informe Final*.

\* ROMERO-ALVARO, F., AVILA, J.M. & BARRERA-RODRIGUEZ, J. (1997) Inventario de la Sierra de Baza. *Informe Final*.  
\* ROMERO-ALVARO, F., AVILA, J.M. & BARRERA-RODRIGUEZ, J. (1997) Inventario de la Sierra de Baza. *Informe Final*.

**CAPÍTULO 2**  
**ZONA DE ESTUDIO**

CAPITULO 3  
ZONA DE ESTUDIO



## 2.1. LOCALIZACIÓN. CARACTERÍSTICAS GEOLÓGICAS E HIDROLÓGICAS

La Sierra de Baza se localiza en el sureste de la Península Ibérica, encuadrada dentro del conjunto de las sierras béticas (zona bética), y al este de la provincia de Granada, entre los 37° 20' de latitud norte y los 2° 48' de longitud oeste. Se encuentra limitada al noroeste y al noreste por la depresión de Guadix-Baza, al suroeste por los llanos del Marquesado, que la separan de Sierra Nevada, y al este y sureste por la Sierra de los Filabres, en la provincia de Almería. La altitud de la sierra oscila entre los 840 metros sobre el nivel del mar en la zona de Baza, en el límite norte de la sierra, y un máximo de 2.271 metros en el Pico Santa Bárbara, en la parte central de la sierra. Algunos otros picos superan los 2.000 metros, como el Calar de Rapa (2.236 m), el Calar de San Sebastián (2.159 m) o el Picón de Gor (2.157 m).

Corológicamente se sitúa en la provincia Bética, que ocupa buena parte del sur ibérico, dentro del sector Guadiciano-Bacense de esta provincia, y dentro de este sector se encuentra casi totalmente integrada en el subsector Serranobacense (Rivas-Martínez, 1987).

La mayor parte de la sierra se incluye dentro del Parque Natural de la Sierra de Baza, que ocupa una extensión de 52.337 hectáreas, constituyendo uno de los cuatro Parques Naturales actualmente establecidos en la provincia de Granada.

La Sierra de Baza es de origen alpino (Julivert *et al.*, 1980), al igual que todo el conjunto de las cordilleras Béticas, que no son más que la mitad de la antigua cordillera cuya parte central está hundida en el Mediterráneo y la más meridional constituye la cordillera del Rif en el Norte de África, y en este sentido se habla a menudo del arco Bético-Rifeño para designar a todo el conjunto (Sáenz de Galdeano, 1997).

Geológicamente en la Sierra de Baza aparecen los complejos Nevado-Filábride, Alpujárride y Neógeno-Cuaternario. El primero, constituido por rocas metamórficas intensamente deformadas y de naturaleza silíceas, aflora en una franja en el sureste de la

sierra y en el curso alto del río Gor. El complejo Alpujárride, formado principalmente por rocas de naturaleza caliza, se extiende por la mayor parte de la Sierra, ocupando toda la zona central y la occidental, mientras que el Neógeno-Cuaternario corresponde a sedimentos post-orogénicos de materiales detríticos, y aparece en las zonas más bajas, en toda la periferia de la Sierra salvo en la parte suroriental, donde como dijimos antes se encuentra el límite con la Sierra de los Filabres. Una descripción más detallada de las características geológicas de la zona puede encontrarse en Sáenz de Galdeano (1997).

Hidrológicamente, en la Sierra de Baza se diferencian una vertiente mediterránea en el extremo suroccidental, y una atlántica, la más importante, formada principalmente por las cuencas de los ríos Baza y Gor, en las partes norte y oeste de la sierra (Medina & Chiroso, 1992), aunque el caudal de las corrientes está muy condicionado por la orografía y la precipitación, siendo en general bastante irregular (Medina & Chiroso, 1992) con lo que el carácter general de la sierra es marcadamente seco.

## **2.2.ASPECTOS CLIMÁTICOS**

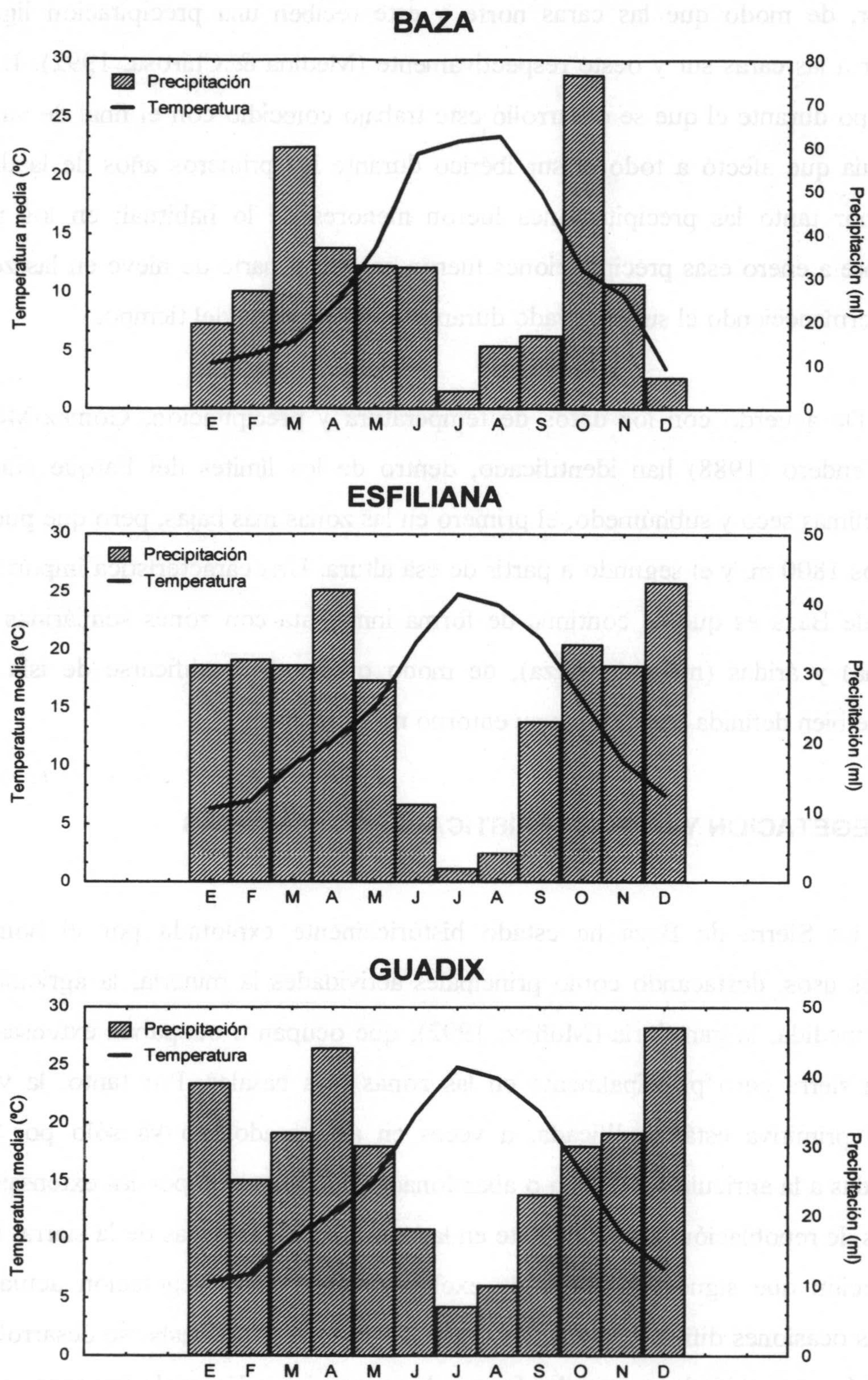
La Sierra de Baza puede definirse, en cuanto a su clima, como mediterránea con un marcado carácter continental (Fig.2.1). De hecho los datos de las escasas estaciones de medición de temperatura y precipitación en el parque o en sus proximidades, muestran unas temperaturas medias anuales entre 11° C y 15° C (Medina & Chiroso, 1992), oscilando las medias entre algo más de 3° C en el mes más frío y más de 23° C en el más cálido (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988). La precipitación anual en la sierra es escasa, oscilando entre los 313 mm en la estación de Esfiliana, al sur de la sierra, y los 540 mm de Narvéez, a 1380 m de altitud (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988; Medina & Chiroso, 1992 ). Aunque carecemos de datos sobre la precipitación en las zonas más elevadas, la tendencia observada en las distintas localidades de la Sierra de Baza de las que se dispone de datos climáticos es que la precipitación aumenta con la altitud, por lo que cabría suponer una mayor cantidad de agua de lluvia en las cumbres. La precipitación está irregularmente repartida a lo largo del año, presentando mínimos en verano y máximos en otoño y primavera, y también se reparte geográficamente de forma

irregular, de modo que las caras norte y este reciben una precipitación ligeramente superior a las caras sur y oeste respectivamente (Medina & Chiroso, 1992). El período de tiempo durante el que se desarrolló este trabajo coincidió con el final de varios años de sequía que afectó a todo el sur ibérico durante los primeros años de la década de 1990, por tanto las precipitaciones fueron menores de lo habitual; en los meses de diciembre a enero esas precipitaciones fueron en buena parte de nieve en las zonas más altas, permaneciendo el suelo nevado durante la mayor parte del tiempo.

De acuerdo con los datos de temperatura y precipitación, Gómez-Mercado & Valle-Tendero (1988) han identificado, dentro de los límites del Parque Natural, los ombroclimas seco y subhúmedo, el primero en las zonas más bajas, pero que puede llegar hasta los 1800 m, y el segundo a partir de esa altura. Una característica importante de la Sierra de Baza es que se continúa de forma inmediata con zonas semiáridas (Guadix, Esfiliana) y áridas (hoya de Baza), de modo que podría calificarse de isla climática bastante bien definida respecto de su entorno más próximo.

### **2.3. VEGETACIÓN Y CARACTERÍSTICAS BIOCLIMÁTICAS**

La Sierra de Baza ha estado históricamente explotada por el hombre para distintos usos, destacando como principales actividades la minería, la agricultura y, en menor medida, la ganadería (Muñoz, 1992), que ocupan u ocupaban extensas áreas en toda la sierra pero principalmente en las zonas más basales. Por tanto, la vegetación natural primitiva está modificada, a veces en alto grado, no ya sólo por las zonas dedicadas a la agricultura, en uso o abandonadas, sino también por las extensas zonas de pinares de repoblación, especialmente en las zonas medias y bajas de la sierra. Por eso la descripción que sigue está centrada exclusivamente en la vegetación actual, que en muchas ocasiones difiere bastante de la que se supone podría haberse desarrollado en la zona si las comunidades vegetales fueran las potenciales. En cualquier caso, en la Sierra de Baza la riqueza florística es elevada, debiéndose destacar una relativamente elevada proporción de elementos florísticos con una distribución geográfica restringida al sur



**Figura 2.1.** Diagramas ombroclimáticos de tres estaciones meteorológicas en los alrededores de la Sierra de Baza. Se representa la temperatura media y la precipitación media mensual (adaptado de Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988).

ibérico (7'0%), siendo también elevados los porcentajes de especies exclusivamente ibéricas (8'6%), iberonorteafricanas (12'9%) y de distribución mediterránea (41'1%) (Blanca & Morales, 1991). La mayor parte de las especies vegetales de la Sierra de Baza son elementos adaptados a las condiciones secas de la zona, destacando el hecho de que el 63'5% de las especies se localizan en ombroclimas semiáridos, semiárido-secos y secos (en este último el 59'3%) (Blanca & Morales, 1991).

En cuanto a las características bioclimáticas, en la Sierra de Baza se han identificado tres pisos bioclimáticos (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988): oromediterráneo, supramediterráneo y mesomediterráneo.

El piso oromediterráneo se sitúa en la Sierra de Baza por encima de los 1.900 metros, y queda limitado a una estrecha franja en la zona central de la sierra, y en él se dan actualmente las siguientes series de vegetación: serie oromediterránea bética basófila de *Juniperus sabina* o sabina rastrera (*Daphno oleoidi-Pineto sylvestris* S.), y la serie oromediterránea nevadense silicícola de *Juniperus nana* o enebro rastrero (*Genisto baeticae-Junipereto nanae* S.) (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988).

El piso supramediterráneo comienza en la Sierra de Baza sobre los 1.400-1.500 metros de altitud y se extiende por una gran parte del territorio hasta los 1.800-1.900 metros. Se han definido en esta zona dos series de vegetación actuales: la serie supramediterránea bética basófila de *Quercus rotundifolia* o encina (*Berberido hispanicae-Querceto rotundifoliae* S.), y la serie supramediterránea filábrica y nevadense silicícola de *Quercus rotundifolia* o encina (*Adenocarpo decorticanti-Querceto rotundifoliae* S.) (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988).

El piso mesomediterráneo se localiza en toda la franja basal de la sierra, entre los 900 y los 1.400 metros, aunque puede llegar hasta los 1.600 en orientaciones más expuestas. Una serie de vegetación actual está definida en este piso, la serie mesomediterránea bética, marianense y aracenopacense, basófila de *Quercus rotundifolia*

o encina (*Paeonio coriaceae-Querceto rotundifoliae* S.) (Gómez-Mercado & Valletendero, 1988).

Las estaciones de muestreo elegidas son representativas de los distintos pisos bioclimáticos descritos, con la salvedad de que, en la cara sur de la sierra, el piso supramediterráneo está muy reducido dada la alta exposición de esa ladera, razón por la cual el piso mesomediterráneo alcanza una elevada altitud y no hemos establecido ninguna estación de muestreo representativa del supramediterráneo en la vertiente sur.

## 2.4. DESCRIPCIÓN DE LAS ESTACIONES DE MUESTREO

Las estaciones de muestreo se situaron en un itinerario en dirección Norte-Sur dentro del Parque Natural de la Sierra de Baza (Fig.2.2). Tales estaciones se eligieron teniendo en cuenta el gradiente altitudinal y las distintas comunidades vegetales, de manera que se incluyeran en el muestreo puntos representativos de las mayores formaciones paisajísticas presentes en la sierra. De esta manera fueron seleccionados diferentes puntos de muestreo que incluyen a biotopos de matorral, de encinar, de pinar autóctono, de pinar de repoblación y de prados de alta montaña (ver más abajo). Las tablas 2.1 y 2.2 detallan la cobertura vegetal de las estaciones de muestreo y la complejidad vertical de cada una de ellas, respectivamente, según el método descrito en el capítulo 3. A continuación se expone la lista de localidades de muestreo, así como la nomenclatura utilizada para cada una de ellas en el texto.

- **Rambla del Chopo (SB1).** U.T.M.: 30SWG179439. Altitud: 1.120 metros. Situada en la ladera norte de la sierra y localizada en el piso mesomediterráneo, presenta una cobertura vegetal total del 60'0% de la superficie (Tab.2.1). Se trata de una zona de encinar aclarado y achaparrado en la que el estrato arbóreo de *Quercus rotundifolia* Lam. proporciona una cobertura del 7'5%, y en cuyos claros aparece un estrato arbustivo bien desarrollado, alcanzando una cobertura del 40'5%. Por debajo del matorral el sustrato herbáceo se encuentra sobre el 17'0% de la superficie de la zona de muestreo. Entre la vegetación de medio y gran porte destacan, además de *Quercus*

*rotundifolia*, las especies *Quercus coccifera* L. y *Juniperus oxycedrus* L., mientras que *Rosmarinus officinalis* L. y *Stipa spp.* son las especies dominantes entre el matorral (16'5% y 21'5% de cobertura, respectivamente). La cobertura vegetal alcanza sus valores máximos entre 0 y 50 cm de altura debido al matorral (Tab.2.2), pero a partir de esa altura el porcentaje del área ocupada por la vegetación se reduce notablemente, manteniéndose en valores próximos al 2% hasta aproximadamente 2 metros de altura debido a las chaparras.

- **Rambla de Ceuta (SB2).** U.T.M.: 30SWG104470. Altitud: 1.200. Se localiza en la vertiente norte de la sierra, dentro del piso mesomediterráneo. Se trata de un encinar (*Quercus rotundifolia* Lam.) bastante aclarado y mezclado con pinos (*Pinus halepensis* Miller) en el que la cobertura vegetal total alcanza el 45'5% (Tab.2.1), estando el estrato arbóreo bastante bien representado, con un 17'0% de cobertura, correspondiente a encinas (5'5%) que aparece achaparrada, y a pinos (12'0%). Los árboles dejan grandes claros que son ocupados por un matorral que constituye una cobertura del 27'5%, y que incluye a especies como *Stipa spp.* (19'5%), *Rosmarinus officinalis* L., (2'5%) y otras especies con coberturas menores: *Thymus ssp.* (0'5%) y *Juniperus oxycedrus* L. (0'5%). El estrato herbáceo está muy poco desarrollado en este punto, con una cobertura de tan solo el 5'5%, lo que condiciona que sea esta la única estación de muestreo en la que la máxima cobertura no ocurre en el menor intervalo de altura, sino entre 10 y 19 cm y por la presencia de especies arbustivas (Tab.2.2). El sustrato arbóreo, aunque disperso, proporciona una cobertura reducida, pero más o menos constante, en todos los intervalos de altura considerados, alcanzando un 2'25% por encima de 2'5 metros.
- **Cortijo de Narvárez (SB3).** U.T.M.: 30SWG138421. Altitud: 1.400 metros. Situada en la ladera norte de la Sierra de Baza y encuadrada en el piso supramediterráneo, presenta una cobertura vegetal total del 58'0% (Tab.2.1), constituyendo una zona de pinares de repoblación de *Pinus halepensis* Miller, en la que el sustrato arbóreo, principalmente pinos, cubre el 35'0% de la superficie, quedando el sotobosque bastante reducido (13'0%) y estando ausente en buena parte de la zona (37'5% de

suelo desnudo). Cuando aparece, este sotobosque está constituido fundamentalmente por *Ulex parviflorus* Pourret (9'5%), y pies muy jóvenes de *Quercus rotundifolia* Lam. (26'5%), estos últimos alcanzando en muy pocos casos porte arbóreo. En los primeros 10 centímetros de altura sobre el suelo es donde la cobertura vegetal es máxima (Tab.2.2), bajando ésta progresivamente hasta una altura aproximada de 1'5 metros, punto a partir del cual la cobertura aumenta debido principalmente a las ramas y copas de los pinos, que ocupan una cobertura del 8'18% por encima de los 2'5 metros.

- **La Canaleja (SB4).** U.T.M.: 30SWG133408. Altitud: 1.520 metros. Situada en la cara norte de la sierra e incluida, como la anterior, en el piso supramediterráneo, se trata de una ladera de fuerte inclinación y elevada cobertura vegetal (72'5%), con un denso matorral que proporciona una cobertura del 43'5% de la superficie, estando también el sustrato herbáceo bien desarrollado (46'5%). En el matorral predomina el romero (*Rosmarinus officinalis* L.), junto al cual aparece con una abundancia menor el enebro (*Juniperus oxycedrus* L.), y algunas otras especies más escasas (Tab.2.1). El alto grado de desarrollo del matorral favorece unos porcentajes de cobertura relativamente elevados en los primeros 50 cm de altura sobre el suelo (Tab.2.2), bajando éstos uniformemente a partir de esa altura, y llegando a ser 0 a partir de 180 cm de altura, dado el casi nulo desarrollo del estrato arbóreo.
- **Umbría de los Perendengues (SB5).** U.T.M.: 30SWG146403. Altitud: 1.750 metros. Situada en la cara norte, se trata de una ladera de inclinación bastante marcada, incluida en el piso supramediterráneo, al igual que las dos anteriores estaciones. Presenta una cobertura vegetal elevada (67'5%) con un estrato arbóreo bien desarrollado (24'0% de cobertura), correspondiente a pinares de repoblación (*Pinus halepensis* Miller) que produce una gran cantidad de hojarasca depositada en el suelo (43'5% de acículas de pino). El matorral se encuentra relativamente bien desarrollado (34'5% de cobertura), en el cual *Erinacea anthyllis* Link es la especie dominante (20'5%), sobre todo en las zonas donde el bosque queda más aclarado. En los primeros 20 cm de altura sobre el suelo la cobertura vegetal alcanza sus mayores



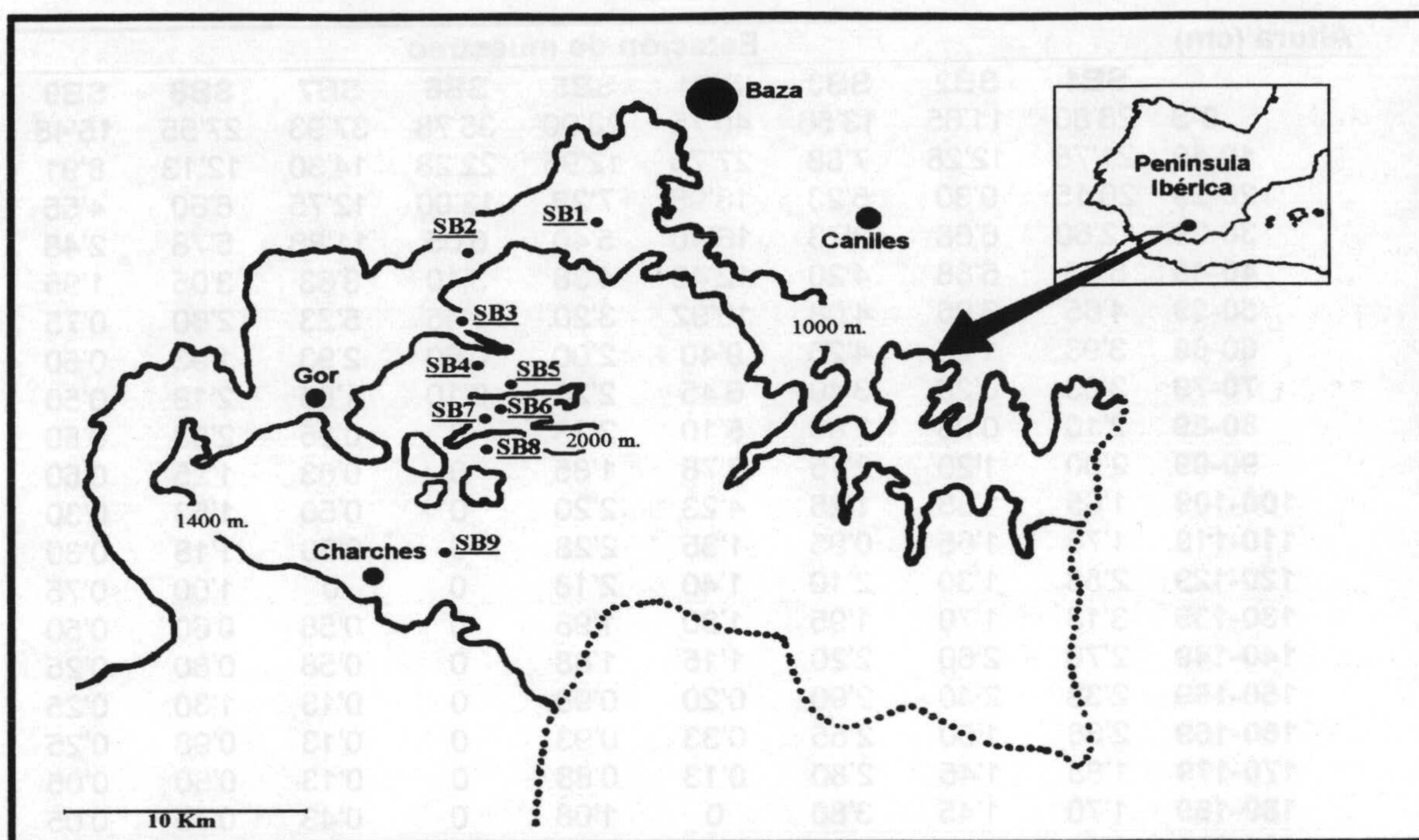
valores (Tab.2.2), que coincide a grandes rasgos con la altura de los pies de planta de *Erinacea anthyllis*, descendiendo la cobertura constantemente hasta una altura de aproximadamente 2 metros, siendo a partir de ese punto los pinos los responsables de un ligero aumento de cobertura, legando al 6'28% por encima de 2'5 metros.

- **Los Prados del Rey (SB6).** U.T.M.: 30SWG135374. Altitud: 2.150 metros. Localizada en el piso bioclimático oromediterráneo, se trata de unos prados de alta montaña (Los Prados del Rey) que ocupan zonas llanas y húmedas, y localizados cerca del Pico de Santa Bárbara, máxima elevación de la sierra. La cobertura vegetal total es muy elevada (89'5%), predominando ampliamente la vegetación herbácea (62'5% de cobertura), de porte cespitoso y escaso desarrollo vertical, en la que especies anuales como *Festuca iberica* (Hackel), *Leontodon carpetanus* Lange, *Plantago subulata* L. o *Carex ovalis* Good., son abundantes, mientras que el sustrato arbóreo está virtualmente ausente (1'0% de cobertura de *Pinus nigra* Arnold *salzmannii* (Dunal). El matorral constituye un importante sustrato, con un 44'0% de cobertura, en el que especies como *Juniperus communis* L. *hemisphaerica* (K.Presl) (12'5%) y *Juniperus sabina* L. (2'5%). Los primeros 30 cm sobre el suelo son los que comprenden la mayor cobertura vegetal, mientras que el escaso desarrollo vertical ya comentado es el responsable de que a partir de 80 cm la cobertura sea nula, salvo la que representa la mínima proporción de las copas de los escasos pinos por encima de 2'5 metros.
- **Proximidades del Calar de Santa Bárbara (SB7).** U.T.M.: 30SWG140368. Altitud: 2.200 metros. Situada muy próxima a la estación precedente, e incluida por tanto en el mismo piso oromediterráneo, esta área se distingue por su alta cobertura vegetal (93'5%), destacando un importante estrato arbóreo de *Pinus nigra* Arnold *salzmannii* (Dunal), que supone un 25'5% de cobertura (Tab.2.1). Bajo el sustrato arbóreo se sitúa un sotobosque arbustivo constituido por matas de sabina y enebro (*Juniperus sabina* L. y *Juniperus comunis* L. *hemisphaerica* (K.Presl)) que alcanzan diámetros de varios metros en general y que, sobre todo el enebro, alcanzan elevados grados de cobertura (4'0% la sabina; 40'5% el enebro). La estructura vertical de la

vegetación en este punto es semejante en los primeros centímetros a la de la estación de muestreo precedente, pero la presencia de pinos antiguos y altos proporciona una elevada cobertura por encima de 2'5 metros (Tab.2.2).

- **Puerto de los Tejos (SB8).** U.T.M.: 30SWG155311. Altitud: 1.840 metros. Localizada en la vertiente sur de la Sierra de Baza, al igual que las dos estaciones anteriores la zona se localiza en el piso oromediterráneo. Se trata de zonas relativamente degradadas con una vegetación que cubre el 76'0% de la superficie (Tab.2.1), constituida por un importante estrato herbáceo (65'5%) y un matorral espinoso relativamente aclarado (24'5% de cobertura) en el que destacan las especies *Berberis hispanica* Boiss & Reuter (11'0%) y *Prunus spp.*(13'0%). El estrato arbóreo está muy poco desarrollado, constituido por pinos (*Pinus halepensis* Miller) que suponen una cobertura de tan sólo el 7'0%. Este escaso desarrollo de los árboles supone una baja cobertura por encima de los primeros 50 cm sobre el suelo, siendo el matorral el principal responsable de la escasa cobertura a alturas superiores.
- **Charches (SB9).** U.T.M.: 30SWG064281. Altitud: 1.640 metros. Localizada en la cara sur de la Sierra de Baza, está muy próxima a la localidad de Charches. A pesar de su altitud esta zona se encuadra dentro del piso mesomediterráneo, dada su elevada exposición. Se corresponde con zonas que fueron cultivadas y posteriormente abandonadas, presentando una cobertura vegetal total del 61'5% (Tab.2.1). El estrato arbóreo es casi inexistente, y corresponde a encinas que representan una cobertura del 1'0%, estando el sustrato herbáceo mejor desarrollado (43'0%). El matorral cubre el 24'5% de la superficie total, formado principalmente por espartales (*Stipa spp.*) (25'0%) y tomillares nitrófilos (*Thymus spp.*) (10'5%). La predominancia de plantas arbustivas de poca altura es la responsable de que la mayor cobertura ocurra en los primeros centímetros de altura sobre el suelo (Tab.2.2), mientras que es muy reducida a partir de unos 50 cm, y siendo nula por encima de 2 metros dada la escasísima presencia de árboles.

**Figura 2.2.** (Página siguiente). Mapa de la zona de estudio. Para ofrecer una mayor claridad en el mapa sólo se han representado en él las líneas de nivel correspondientes a 1.000, 1.400 y 2.000 metros de altitud.



	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9
Suelo desnudo	23'5	44'0	37'5	23'0	23'5	15'5	10'0	30'0	34'5
Piedras	17'0	10'5	11'5	17'5	5'5	2'5	0'5	8'5	29'5
Hojarasca	9'0	26'5	30'0	6'0	43'5	5'0	12'0	10'0	-
Veg. Herbácea	17'0	5'5	18'0	46'5	31'5	62'5	68'5	65'5	43'0
Matorral vivo	40'5	27'5	13'0	43'0	34'5	44'0	47'5	24'5	24'5
<i>Stipa</i> spp.	<b>21'5</b>	19'5	-	-	-	-	-	-	<b>25'0</b>
<i>Rosmarinus officinalis</i>	<b>16'5</b>	2'5	-	<b>25'5</b>	-	-	-	-	-
<i>Juniperus oxycedrus</i>	7'0	0'5	0'5	<b>8'5</b>	-	-	-	-	-
<i>J. communis</i>	-	-	-	-	1'5	<b>12'5</b>	<b>40'5</b>	-	-
<i>J. sabina</i>	-	-	-	-	-	<b>2'5</b>	<b>4'0</b>	-	-
<i>Ulex parviflorus</i>	-	-	<b>9'5</b>	-	-	-	-	-	-
<i>Genista</i> spp.	-	-	-	0'5	-	-	-	-	4'5
<i>Erinacea anthyllis</i>	-	-	-	-	<b>20'5</b>	-	-	-	-
<i>Berberis hispanica</i>	-	-	-	-	4'0	3'0	1'5	<b>11'0</b>	-
<i>Prunus</i> spp.	-	-	3'0	-	8'5	-	-	<b>13'0</b>	-
<i>Thymus</i> spp.	-	0'5	-	4'0	-	-	-	0'5	<b>10'5</b>
Matorral seco	7'0	-	3'5	3'0	0'5	1'0	0'5	2'0	3'0
Árboles	7'5	17'0	35'0	0'5	24'0	1'0	25'5	7'0	1'0
<i>Quercus rotundifolia</i>	7'5	5'5	<b>26'5</b>	0'5	-	-	-	-	1'0
<i>Pinus halepensis</i>	-	12'0	12'0	-	24'0	-	-	7'0	-
<i>P. nigra salzmannii</i>	-	-	-	-	-	1'0	25'5	-	-
Cobertura total	60'0	45'5	58'0	72'5	67'5	89'5	93'5	76'0	61'5

**Tabla 2.1.** Cobertura, expresada en porcentaje, de las distintas formaciones vegetales en las diferentes estaciones de muestreo. Se muestran en negrita las especies de matorral vareadas en cada punto.

Altura (cm)	Estación de muestreo								
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9
0-9	28'80	11'65	13'56	40'75	23'90	35'78	37'93	27'55	15'48
10-19	21'78	12'28	7'88	27'78	12'95	22'28	14'30	12'13	8'91
20-29	20'15	9'30	5'23	18'98	7'28	13'00	12'75	8'60	4'55
30-39	12'60	6'68	3'73	16'40	5'40	6'05	11'88	5'78	2'48
40-49	8'83	5'88	4'20	12'48	4'38	3'10	8'63	3'05	1'95
50-59	4'65	3'95	4'08	10'92	3'20	1'45	5'23	2'60	0'75
60-69	3'93	1'25	4'25	9'40	2'00	0'60	2'93	1'93	0'50
70-79	3'03	0'28	3'40	6'45	2'25	0'10	1'85	2'18	0'50
80-89	2'10	0'95	2'80	5'10	2'33	0	0'85	2'33	0'50
90-99	2'00	1'20	2'15	3'78	1'85	0	0'63	1'25	0'50
100-109	1'65	1'35	1'25	4'23	2'20	0	0'50	1'53	0'30
110-119	1'78	1'65	0'95	1'35	2'28	0	0'50	1'18	0'30
120-129	2'58	1'30	2'10	1'40	2'18	0	0	1'00	0'75
130-139	3'13	1'70	1'95	1'60	1'98	0	0'58	0'60	0'50
140-149	2'78	2'60	2'20	1'15	1'88	0	0'58	0'80	0'25
150-159	2'38	2'40	2'90	0'20	0'98	0	0'13	1'30	0'25
160-169	2'38	1'50	2'55	0'33	0'93	0	0'13	0'98	0'25
170-179	1'88	1'45	2'80	0'13	0'88	0	0'13	0'60	0'05
180-189	1'70	1'45	3'80	0	1'08	0	0'43	0'75	0'05
190-199	1'70	1'45	4'55	0	0'75	0	0'13	0'60	0'20
200-209	0'43	0'85	4'30	0	1'93	0	0'10	0'60	0
210-219	0'38	0'85	4'55	0	2'18	0	0'10	0'60	0
220-229	0'25	0'85	4'75	0	2'33	0	0'10	0'35	0
230-239	0'25	0'85	4'80	0	1'83	0	0'10	0'35	0
240-249	0'25	0'85	4'80	0	1'83	0	0'10	0'35	0
>250	0'25	3'25	8'18	0	6'28	0'30	16'15	0'40	0
H'	2'52	2'80	3'10	2'28	2'77	1'46	2'10	2'37	1'93

**Tabla 2.2.** Complejidad vertical de las diferentes estaciones de muestreo. En las columnas correspondientes a cada punto se indica el porcentaje medio de cobertura vegetal a cada intervalo de altura (cm), así como el índice de diversidad H' de cada estación de muestreo.

**CAPÍTULO 3**  
**MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES**

CAPÍTULO 3  
MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES

### 3.1. INTRODUCCIÓN

La elaboración de este trabajo supuso, en un primer momento, tener que seleccionar en qué tipo de coleopterofauna debíamos centrarnos. A pesar de que podemos encontrar coleópteros en casi todos los ambientes y microambientes de cualquier área geográfica, nos dedicamos únicamente a las comunidades terrestres, que son las mejor representadas en nuestra zona concreta de la Sierra de Baza (véase capítulo anterior). Teniendo en cuenta esto, el muestreo de los artrópodos en general, y los Coleoptera en particular de la Sierra de Baza se ha llevado a cabo sobre cuatro sustratos diferentes, suelo, matorral, excremento de herbívoro y bajo piedras. Los dos primeros sustratos, el suelo y el matorral, constituyen las partes fundamentales de las zonas muestreadas, y por tanto es de suponer que alberguen a buena parte de la entomofauna, y sólo en algunas de las estaciones de muestreo (SB2, SB3 o SB5) el sustrato arbóreo alcanza una importancia semejante al matorral. Sin embargo, y debido a la necesidad de hacer comparables los datos entre las distintas estaciones de muestreo, el estudio de la entomofauna ligada a la vegetación se ha restringido al matorral, que está bien representado en todas las estaciones de muestreo. El tercer sustrato muestreado, el excremento de herbívoro, se eligió con el fin de incluir en el estudio un medio muy particular, que se distribuye de una forma parcheada y efímera en el espacio y en el tiempo, y que por esas características alberga a una entomofauna especial, sometida a unas condiciones y restricciones distintas a las de aquellas especies del suelo o del matorral. Por último, las piedras suelen ser eficaces refugios para una parte importante de la artropodofauna, incluida la de coleópteros; puesto que, como se vio en la descripción de las parcelas de estudio, las piedras constituye una fracción notable de la superficie, al menos en varias estaciones de muestreo, la exploración sistemática del ambiente sublapidícola fue una elección necesaria.

El muestreo de estos tres sustratos, además de ofrecer datos más globales sobre la entomofauna de la Sierra de Baza que los que se desprenden de estudios basados en sólo un método, permitirá además determinar las distintas dinámicas de las poblaciones en cada uno de ellos, así como estimar los distintos efectos de las características del hábitat sobre ellas.

Para cada uno de los sustratos se utilizó un método de muestreo diferente y adecuado a las distintas características de los sustratos. La elección de cada uno de los métodos se hizo teniendo en cuenta el sesgo que se introduce en la interpretación de los resultados a causa del sistema de muestreo: el uso de diferentes métodos de muestreo nos permite obtener medidas de abundancia relativa de los diferentes taxones en cada uno de los sustratos, pero que no son directamente comparables entre ellos. Esto, lejos de constituir un inconveniente, nos permite deducir tendencias y patrones generales en cada sustrato, pudiendo así tratar a la comunidad de cada uno de ellos de manera independiente de las de los otros, así como observar el efecto de diferentes factores sobre ellas.

## **3.2. TRABAJO DE CAMPO**

### **3.2.1. MEDIDA DE LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT**

En cada una de las estaciones de muestreo se determinó la estructura del hábitat siguiendo una modificación del método descrito por Wiens & Rotenberry (1981), distinguiendo entre cobertura horizontal y complejidad vertical. En cada estación de muestreo se realizaron dos transectos de 50 metros de longitud. A intervalos de 1 metro en cada transecto se colocaba una vara graduada de 1 cm de diámetro y 2 metros de altura sobre dos puntos situados un metro a derecha e izquierda de la cinta, obteniéndose así 200 puntos de contacto con el sustrato en cada estación de muestreo. La cobertura horizontal se estimó como el porcentaje de puntos en los que la vara contactaba con suelo desnudo, piedras, hojarasca, vegetación herbácea, matorral (vivo y seco) y árboles, distinguiendo entre las distintas especies vegetales. La complejidad vertical del hábitat se calculó mediante el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) (Shannon & Weaver, 1949). Para ello se consideraron los porcentajes medios estimados de cobertura vegetal a distintas alturas, tomando intervalos de 10 cm entre 0 y 249 cm, y un último intervalo correspondiente a una altura superior a 250 cm.



### 3.2.2. MUESTREO DE LA FAUNA EPIGEA

El muestreo de la fauna epigea se llevó a cabo en todas las estaciones de muestreo. Para ello se utilizó el método de las trampas de caída, una de las técnicas consideradas más eficaces para la estima de las comunidades de artrópodos epigeos (ej.: Adis, 1979; Greenslade, 1964, 1973; Majer, 1978; Abensperg-Traun & Steven, 1995), a la vez de constituir un método rápido y sencillo, ideal para nuestros propósitos. En cada punto de muestreo se colocaron 12 trampas de caída sin cebar en cada estación de muestreo, dispuestas en hilera y separadas 4 metros entre sí, lo que, teniendo en cuenta los nueve puntos de muestreo, daba un total de 108 trampas por muestreo en el total de la sierra. Este número de trampas por muestreo permitía la realización de cálculos estadísticos fiables, suponía el número óptimo para una relación satisfactoria entre el esfuerzo de muestreo y los resultados según nuestra experiencia previa, y además estaba dentro de los márgenes recomendados por los autores citados para obtener resultados representativos. Cada una de las trampas consistía en un recipiente de plástico de 65 mm de diámetro y 90 mm de altura, conteniendo 50 mililitros de una disolución de hidrato de cloral (10 g/l) como conservante, a lo que se añadían unas gotas de jabón líquido con el objeto de disminuir la tensión superficial y evitar así que los artrópodos de pequeño tamaño pudieran escapar una vez caídos en la trampa. Esta disolución no posee efectos atrayentes o repulsivos para la entomofauna, si bien ciertos grupos de insectos no epigeos, como Diptera e Hymenoptera (no Formicidae), en ciertos períodos del año parecieron sentirse atraídos por la humedad de las trampas, obteniéndose en ocasiones capturas abundantes de estos taxones. Las trampas se enterraban a ras de suelo y permanecían colocadas durante 48 horas, y pasado ese tiempo se vaciaban y se retiraban por completo. El período de 48 horas es el recomendado por Adis (1979) como el necesario para coleccionar muestras representativas de la comunidad de artrópodos epigeos, al mismo tiempo que se evita el efecto de vaciado (Southwood, 1978), y por otra parte se ajustaba perfectamente a las restricciones de tipo logístico que se nos planteaban durante el trabajo de campo. La pérdida o el deterioro de trampas por circunstancias tales como la nieve o la acción de animales, ocasionó que el número total de trampas que pudimos recoger en condiciones óptimas para el análisis de su contenido fuera menor que el número posible, habiendo contabilizado un total de 2414 trampas.

### 3.2.3. MUESTREO DE LA FAUNA LIGADA AL MATORRAL

El muestreo de la fauna del matorral se llevó a cabo en todos los puntos de muestreo excepto en SB2, y con la salvedad de que las estaciones SB6 y SB7, habida cuenta de la similitud en cuanto al matorral, se consideraron, a estos efectos, como una sola localidad. Para el muestreo de la fauna de artrópodos asociados a la vegetación se utilizó el método de vareo. El vareo consistía en golpear suavemente a cada pie de planta con una vara durante 20 segundos, recogiendo los artrópodos que se desprendían de ella en una bandeja de 18'5 por 27'5 centímetros. Para ello se seleccionaron en cada punto de muestreo las dos especies de matorral más abundantes (Tab.1), salvo en SB5, en el que dada la dominancia de *Erinacea anthyllis* Link sólo se consideró a esta especie, y en SB1, en la cual se muestreó en 60 pies de una tercera especie, *Juniperus oxycedrus* L. (10 matas en cada uno de los 6 primeros muestreos). Se varearon en total 3.333 pies de planta de 11 especies vegetales, cuyas dimensiones se muestran en la tabla 1. De cada pie de planta se realizaban dos medidas, la altura y el diámetro medio, a partir de las cuales se estimaba el volumen de la mata.

Estación muestreo	Especie	N	Altura (cm) ± S.E.	Diámetro (cm) ± S.E.	Vol. (cm <sup>3</sup> ) ± S.E.
SB1	<i>R. officinalis</i> L.	200	40'36 ± 1'33	65'31 ± 1'58	9260'5 ± 671'5
	<i>J. oxycedrus</i> L.	60	108'08 ± 5'72	135'41 ± 7'96	121043 ± 17764'78
	<i>Stipa</i> spp.	240	60'56 ± 1'01	50'35 ± 1'64	10208'3 ± 871'27
SB3	<i>Q. rotundifolia</i> Lam.	240	82'12 ± 3'08	86'00 ± 2'04	33435'7 ± 2597'50
	<i>U. parviflorus</i> Pourret	240	68'50 ± 1'65	58'73 ± 2'04	15380'0 ± 1759'57
SB4	<i>J. oxycedrus</i> L.	270	145'05 ± 2'95	171'46 ± 5'43	259559 ± 17958'21
	<i>R. officinalis</i> L.	270	66'03 ± 1'44	73'44 ± 1'93	20600 ± 1320'30
SB5	<i>E. anthyllis</i> Link	260	26'28 ± 0'68	66'25 ± 1'62	6111'6 ± 384'93
SB6-7	<i>J. communis</i> L.	240	72'18 ± 3'12	264'68 ± 10'56	308630 ± 26437'5
	<i>J. sabina</i> L.	240	76'44 ± 2'61	263'71 ± 9'58	351748 ± 43377'64
SB8	<i>B. hispanica</i> Bo. & Reut.	265	78'87 ± 1'83	108'01 ± 3'51	58117 ± 6804'24
	<i>Prunus</i> spp.	267	95'13 ± 2'90	103'06 ± 3'19	71764 ± 7009'04
SB9	<i>Thymus</i> spp.	270	32'89 ± 0'75	48'65 ± 1'12	4423'34 ± 303'22
	<i>Stipa</i> spp.	271	53'81 ± 1'04	49'90 ± 1'24	7226'2 ± 496'58

Tabla 3.1. Especies vegetales vareadas en cada estación de muestreo, número total de plantas vareadas (N) y dimensiones de las plantas (altura, diámetro y volumen).

La dificultad de separar eficaz y rápidamente el contenido de la bandeja obtenido tras el vareo, que incluía una gran cantidad de broza por lo general, hizo recomendable introducir todo el contenido de la bandeja, con la ayuda de un embudo, en bolsas de celofán etiquetadas que se metían en un recipiente con vapores de acetato de etilo, y

posteriormente se llevaban al laboratorio donde se procedía a separar los artrópodos colectados.

### 3.2.4. MUESTREO DE LA FAUNA COPRÓFILA

Para el muestreo se utilizaron trampas de caída del tipo cebo-superficie-rejilla (Lobo *et al.*, 1988), que es el modelo de trampa que mejor reproduce la dinámica de un excremento natural (Veiga *et al.*, 1989). Cada trampa consistía en un cilindro de plástico de 20 cm de longitud y 10 de diámetro que se enterraba a ras de suelo. En el fondo del cilindro se introducía un recipiente de plástico de 6'5 cm de diámetro y 9 cm de altura, conteniendo una disolución conservante de hidrato de cloral (10 mg/l). Sobre el conjunto se disponía un embudo apoyado en el borde exterior del cilindro, y sobre éste se colocaba una rejilla metálica de 25 mm de luz de malla sobre la que se disponía el cebo. Cada trampa era cebada con 200 g de excremento de vacuno o de equino, asegurándonos que éste era reciente y de que no contenía ningún insecto en su interior. La cantidad de cebo utilizada se eligió de modo que poseyera un volumen semejante al de los excrementos de ovino, tipo de ganado mayoritario en la Sierra de Baza (Muñoz, 1992). Se utilizó excremento de vacuno y equino debido a la dificultad de conseguir excremento fresco de oveja en cantidad suficiente para poner las trampas en cada muestreo. Las trampas se recogían una vez transcurridas 48 horas desde su colocación, período durante el cual el excremento es colonizado por la mayoría de las especies e individuos de escarabeidos coprófagos (Koskela & Hanski, 1977; Hanski, 1980a). A pesar de que estos autores realizaron su trabajo en el norte de Europa, nuestra experiencia previa, y las condiciones de mayor temperatura y sequedad ambiental en nuestra zona, nos hicieron prever una dinámica semejante de colonización, e incluso más rápida, en nuestra zona de estudio, por lo que el período de dos días fue considerado adecuado para nuestros propósitos.

Entre junio de 1994 y febrero de 1995 se colocaron dos trampas (una cebada con excremento de vacuno y otra con excremento de equino) quincenalmente en cada estación de muestreo. Desde marzo de 1995 hasta febrero de 1996 se usaron sólo trampas cebadas con excremento de vacuno, debido a los escasos resultados que ofreció el uso del excremento de equino y a la imposibilidad de conseguir excremento de dicha procedencia, colocándose una sola trampa cebada con excremento de vacuno con la

misma periodicidad. En determinadas ocasiones, especialmente en los meses de invierno y en las mayores altitudes, la abundante nieve hacía imposible el muestreo por estar completamente inaccesibles los lugares, a lo que hay que sumar que en ocasiones las trampas fueron levantadas accidentalmente por animales mientras permanecían funcionando. Por lo tanto el número de trampas realmente utilizadas es menor que el que habría sido posible en condiciones ideales. En concreto se recogieron y se analizaron 97 trampas cebadas con excremento de equino (64 en los meses de 1994 y 33 en enero y febrero de 1995) y 199 cebadas con excremento de vacuno (83 en 1994 y 116 en 1995).

Los artrópodos capturados eran transportados al laboratorio en viales de plástico etiquetados con la fecha, punto de muestreo y procedencia del excremento (vacuno o equino) conteniendo como conservante líquido de Sheerpeltz.

### **3.2.5. MUESTREO DE LA FAUNA SUBLAPIDÍCOLA**

El estudio se efectuó eligiendo en cada uno de los demás puntos de muestreo y en cada fecha 10 piedras al azar, de las cuales, y antes de levantarlas, se realizaban tres medidas, longitud, anchura y altura desde el suelo, y una vez levantada se medía la altura de la parte enterrada en el suelo si se daba tal circunstancia. A partir de estas medidas se estimaban la superficie y el volumen de todas las piedras examinadas. Una vez levantadas, de cada piedra se anotaba el número de artrópodos que se encontraban, encuadrándolos dentro de sus correspondientes categorías taxonómicas (véase "Tratamiento de las muestras" más abajo). De los artrópodos encontrados se estimaba la longitud total para posteriores análisis de biomasa, tras lo cual se volvía a colocar la piedra en su posición original. Sólo se recogían y se llevaban al laboratorio las especies de Coleoptera que no éramos capaces de identificar en el campo. Cuando encontrábamos un hormiguero, ante la imposibilidad de conocer el número de individuos que se encontraban en el interior del nido sin utilizar una metodología específica innecesaria para este trabajo, se estimaba el número de individuos que se encontraban inmediatamente debajo de la piedra, así como su longitud; en este caso se consideró cada hormiguero como un único individuo a efectos de determinar abundancias de artrópodos, no obstante para la estima de biomasa se tuvo en cuenta a todos los individuos que

éramos capaces de contar. En este sustrato se muestreó en las mismas estaciones que en el caso de la fauna asociada al matorral

### 3.2.6. PERÍODO DE MUESTREO

En medios tan heterogéneos temporalmente como los mediterráneos las poblaciones de ciertas especies de artrópodos pueden presentar ciclos fenológicos muy breves; para asegurarnos de abarcar con nuestros muestreos a la mayoría de estas especies se consideró un período de 15 días entre los muestreos sucesivos. Por tanto, durante el período comprendido entre febrero de 1994 y enero de 1996 se realizaron muestreos quincenales en la Sierra de Baza de la fauna del suelo y del matorral, y entre junio de 1994 y enero de 1996, se muestreó también la fauna asociada al excremento. Por último, en el período entre mayo de 1994 y mayo de 1995 se estudió asimismo la entomofauna sublapidícola.

## 3.3. TRABAJO DE LABORATORIO

### 3.3.1. TRATAMIENTO DE LAS MUESTRAS

Una vez en el laboratorio, los ejemplares fueron identificados hasta unidades taxonómicas operacionales (OTUs, *sensu* Sneath & Sokal, 1973). Los Coleoptera fueron identificados hasta el nivel taxonómico de familia en todos los casos, y a nivel específico siempre que fue posible, a veces con la colaboración de especialistas en cada grupo. En cualquier caso en casi todas las ocasiones en las que no fue posible lo anterior, se utilizó el concepto de morfoespecie, ampliamente usado por numerosos autores en trabajos relacionados con la conservación (ej.: Olson, 1994; Moran *et al.*, 1994; Perfecto *et al.*, 1997) y que no supone impedimentos graves para nuestros propósitos.

### 3.3.2. ANÁLISIS DE BIOMASAS

La biomasa de los artrópodos se estimó mediante el uso de ecuaciones de regresión específicas para cada taxón considerado (Hódar, 1996). Se utilizaron estas

ecuaciones dado que los ejemplares a partir de los cuales fueron deducidas se recolectaron en zonas adyacentes a la Sierra de Baza (hoyas de Guadix y Baza), por lo tanto es más posible que se ajusten a nuestros propósitos que otras ecuaciones publicadas (p.ej. Schoener, 1980; Sample *et al.*, 1993; Ganihar, 1997). Para el análisis de biomasa se estimó el peso seco de los insectos a partir de la regresión con la longitud. A tal fin se midieron las longitudes (excluidos apéndices) de todos los especímenes capturados, mediante el uso de una lupa binocular provista de escala graduada para los ejemplares de menos de 10 mm, y de un nonius para aquellos de tamaño mayor. En todos los casos la precisión de las medidas era de 0'1 mm.

### 3.3. TRABAJO DE LABORATORIO

#### 3.3.1. TRATAMIENTO DE LAS MUESTRAS

Una vez en el laboratorio las muestras se congelaron para su posterior análisis. Las muestras se congelaron en el momento de la captura y se conservaron en frío hasta el momento de su análisis. El material se congeló en el momento de la captura y se conservó en frío hasta el momento de su análisis. El material se congeló en el momento de la captura y se conservó en frío hasta el momento de su análisis.

#### 3.3.2. ANÁLISIS DE BIOMASA

La biomasa de los artrópodos se estimó a partir de la longitud de los ejemplares capturados. La biomasa se estimó a partir de la longitud de los ejemplares capturados.



**CAPÍTULO 4**  
**LA COMUNIDAD DE ARTRÓPODOS**

LA COMUNIDAD DE ARTROPODOS  
CAPÍTULO 4



## 4.1. INTRODUCCIÓN

Antes de emprender cualquier tarea encaminada a la conservación de cualquier espacio natural, es preciso conocer con detalle la comunidad biológica que se desarrolla en él para poder diseñar las técnicas de manejo apropiadas así como para estimar su eficacia. En este sentido son frecuentes y muy numerosos los trabajos encaminados a la descripción de partes de la comunidad biológica, tanto animal como vegetal, de múltiples zonas del planeta, la suma de los cuales ofrece una visión más completa y real de qué es exactamente aquello de lo que estamos tratando. Dentro de las comunidades animales, los artrópodos constituyen la parte más diversificada taxonómica y ecológicamente, por tanto conocer cómo se estructuran sus poblaciones es un paso esencial en el proceso de la conservación. Son numerosos los estudios descriptivos generales sobre las comunidades de artrópodos de diversas localidades, tanto en zonas templadas del planeta (p.ej., Winchester & Ring, 1996; Sivasubramaniam *et al.*, 1997) como en áreas tropicales (p.ej., Janzen *et al.*, 1976; Basset *et al.*, 1992; Fowler *et al.*, 1993; Olson, 1994; Guilbert *et al.*, 1995), e incluso polares (Convey & Lewis Smith, 1997). En la Península Ibérica este tipo de trabajos no son demasiado frecuentes, debiéndose destacar los de González-Moliné *et al.* (1988), Ascaso (1985) o Sánchez-Piñero (1994), y otros en los que el análisis de la comunidad de artrópodos se inscribe dentro de un estudio mayor de disponibilidad de recursos tróficos para comunidades de vertebrados (Herrera, 1980; Obeso, 1987; Zamora, 1987; Hódar, 1993). En la mayoría de estos estudios se pone de manifiesto la gran importancia de los artrópodos en todos los procesos ecológicos, actuando casi siempre como organismos clave en los distintos niveles de las redes tróficas.

A pesar de esto, y por lo general, los espacios naturales protegidos en el ámbito ibérico, y en la mayoría de países han conseguido ese *status* gracias a la presencia en ellos de especies de gran tamaño, ya sean plantas de elevado interés (Khan *et al.*, 1997) o, más frecuentemente, vertebrados, en especial aves y mamíferos (De Vries, 1995).

Sin embargo, tal estrategia ofrece protección sólo para una muy pequeña parte de la diversidad de invertebrados (Kerr, 1997), y son pocos, por no decir ninguno, aquellos

espacios naturales protegidos en los que se ha tenido en cuenta desde el punto de vista de la conservación a las poblaciones de artrópodos. Sólo recientemente se ha comenzado a estimar el efecto de las características del hábitat y su degradación sobre las poblaciones de artrópodos (Niemelä *et al.*, 1990; Holmes *et al.*, 1993; Tonhasca & Byrne, 1994; Olson, 1994; Baz & García-Boyero, 1995; Greenberg & Mcgrane, 1996; Abensperg-Traun *et al.*, 1996; Lawton *et al.*, 1998), y cada vez más frecuentemente se tiene en cuenta la importancia de esta parte de la comunidad biológica como la principal reserva de biodiversidad y las implicaciones sobre el conjunto del ecosistema que se deducen de ello (Hanski *et al.*, 1995; Butterfield, 1996; Niemelä, 1996; Perfecto *et al.*, 1996, 1997; Winchester, 1997; Lawton *et al.*, 1998). Teniendo en cuenta el escaso conocimiento de las poblaciones de artrópodos en numerosos espacios protegidos, el primer objetivo de este capítulo será el de describir la comunidad de artrópodos en la Sierra de Baza en términos de abundancia relativa de los grandes grupos definidos (ver Material y Métodos generales), así como sus variaciones espaciales (entre diferentes estaciones de muestreo) y temporales (a lo largo del año).

Además de la composición faunística y distribución de abundancias de los taxones que integran una comunidad, es interesante conocer otras características determinantes en las relaciones reales entre esos taxones. Una de las más importantes es la de la biomasa de los organismos y cómo se distribuye ésta entre los distintos taxones, lo que es especialmente relevante en los artrópodos, que almacenan buena parte de la biomasa que está disponible para niveles superiores de la red trófica (Zamora, 1987; Hódar, 1993). En relación a esto también son diversos los trabajos que estudian la relación entre la abundancia o diversidad de las comunidades con la biomasa de los taxones, observándose como, en general, la mayor abundancia y densidad de las poblaciones parece estar relacionada con un menor tamaño corporal de los individuos (Morse *et al.*, 1988; Pagel *et al.*, 1991; Stork & Blackburn, 1993), aunque las razones energéticas o fisiológicas de tal relación estén discutidas (Cotgreave, 1993; Blackburn & Gaston, 1994) e incluso sugiriéndose en alguna ocasión que tal relación no es del todo cierta (Dial & Marzluff, 1988). Por lo tanto, el segundo objetivo de este trabajo es el de determinar la distribución de biomasa de los artrópodos de la Sierra de Baza, dado que esto es fundamental desde una visión conservacionista, puesto que los artrópodos constituyen una fuente principal de recursos para otros organismos, básicamente

vertebrados que, como dijimos más arriba, suelen ser la razón para la protección o no de un hábitat, estudiando asimismo las variaciones espaciales y temporales de las distribuciones de biomasa.

Por último, puesto que en la mayoría de los trabajos referidos anteriormente los Coleoptera aparecen como una de las principales fracciones de artrópodos en la mayoría de ambientes, también en los hábitats mediterráneos, el tercer objetivo de este capítulo es el de cuantificar la importancia real de este orden en los distintos sustratos muestreados en la Sierra de Baza, con vistas a deducir, en los siguientes capítulos, las implicaciones de este grupo para la conservación.

## 4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha estudiado la comunidad de artrópodos en los cuatro sustratos definidos en Material y Métodos generales (suelo, matorral, excremento y bajo piedras), siguiendo la metodología de captura allí explicada.

La existencia de diferencias en la distribución de frecuencias de los distintos taxones entre las estaciones de muestreo se cuantificó mediante la prueba del estadístico G. La similitud entre la composición de la comunidad de artrópodos entre dichas estaciones de muestreo se midió mediante el índice de similitud de Raabe, a partir del cual se construyeron dendrogramas de afinidad para cada sustrato.

La variación temporal de la abundancia y la biomasa se ha cuantificado tanto para artrópodos en general como para coleópteros en particular. Se ha llevado a cabo un análisis de correlación para detectar si ambos parámetros varían de manera semejante en los dos casos.

Se ha determinado también la contribución de los distintos taxones a la abundancia y la biomasa total de artrópodos en cada uno de los meses del año, expresada como el porcentaje de abundancia o biomasa de cada taxón sobre el total referido a todo el período de muestreo.

## 4.3.RESULTADOS

### 4.3.1.COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD EPIGEA

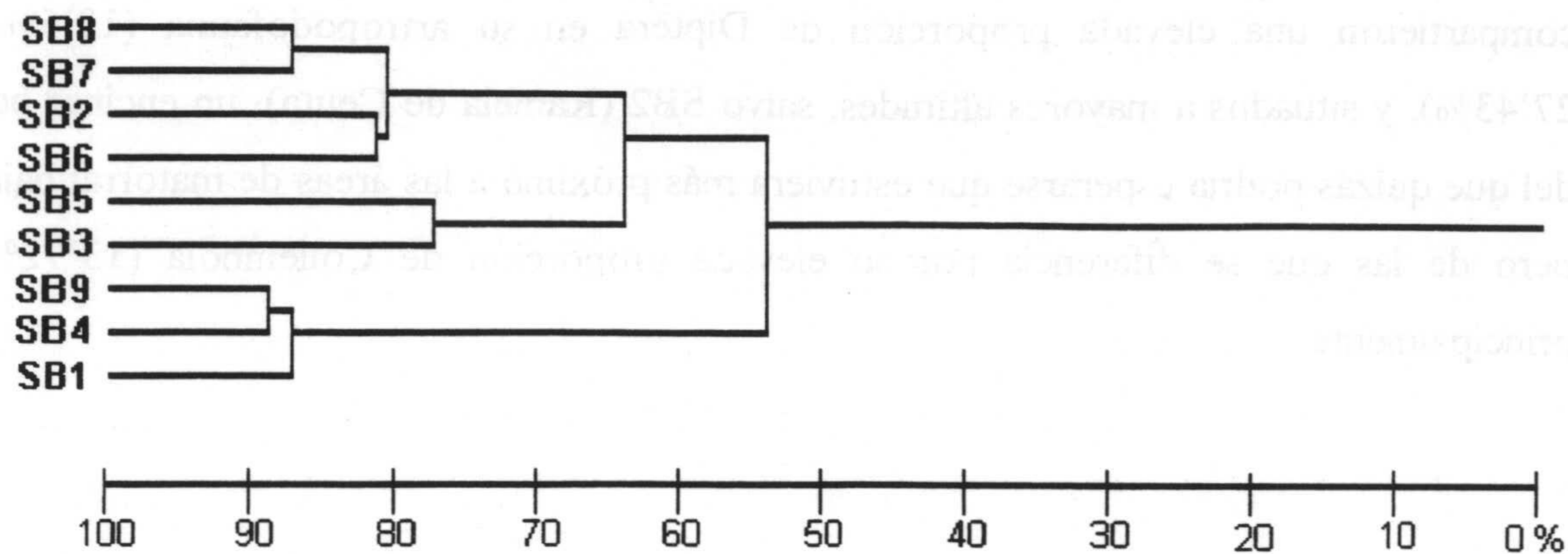
**Abundancia.** En el conjunto de la Sierra de Baza la fauna epigea estuvo claramente dominada, en términos de abundancia, por los Hymenoptera (Tab.4.1), que alcanzaron el 50'26% de todas las capturas, la inmensa mayoría de las cuales (91'57%) pertenecieron a la familia Formicidae. Otros grupos importantes fueron los Diptera (13'74%), los Coleoptera (12'62%), los Collembola (6'80%) y los Homoptera (3'52%), de los que una buena parte fueron Aphidae (33'89%). Algunos quelicerados, como los órdenes Araneae y Acarina fueron también relativamente abundantes (2'97% y 2'91%, respectivamente).

Entre puntos de muestreo distintos existieron diferencias significativas en la distribución de abundancias ( $G= 15252'0187$ ; g.l.: 264;  $p<0'001$ ), estando debidas estas diferencias a grupos como Collembola, Diptera, Homoptera, Blattodea o Formicidae, que mostraron cambios notables en sus abundancias relativas en los diferentes puntos. Del dendrograma de afinidad construido a partir del índice de Raabe (Fig.4.1) se deduce una caracterización de dos conjuntos de zonas bien diferenciadas (54% de similitud): el primero incluye a zonas de encinar (SB1) y de matorral (SB4 y SB9), zonas todas más o menos expuestas, y en ellas se observa como los Formicidae constituyeron la principal porción de la abundancia, oscilando entre el 61'33% y el 69'59%, mientras que el segundo grupo más abundante fue el de Coleoptera, si bien con abundancias mucho menores, entre el 9'09% y el 13'35%; el segundo conjunto, formado por el resto de las zonas, se caracteriza por una abundancia notablemente menor de Formicidae, entre el 13'93% y el 41'20%, quedando entonces las abundancias relativas de los demás grupos distribuidas de forma desigual. Aunque con una semejanza bastante alta (64%), dos subconjuntos de zonas aparecen separadas en este último grupo, una de ellas correspondiente a los pinares (SB3 y SB5), en los que Collembola y Coleoptera, considerados en conjunto, constituyeron aproximadamente la tercera parte de todos los artrópodos colectados, y en los que fueron relativamente abundantes los Araneae, y la otra correspondiente a un conjunto de biotopos más o menos diversos, pero que

compartieron una elevada proporción de Diptera en su artropodofauna (18'5% - 27'43%), y situados a mayores altitudes, salvo SB2 (Rambla de Ceuta), un encinar bajo del que quizás podría esperarse que estuviera más próximo a las áreas de matorral bajas, pero de las que se diferencia por su elevada proporción de Collembola (13'72%), principalmente.

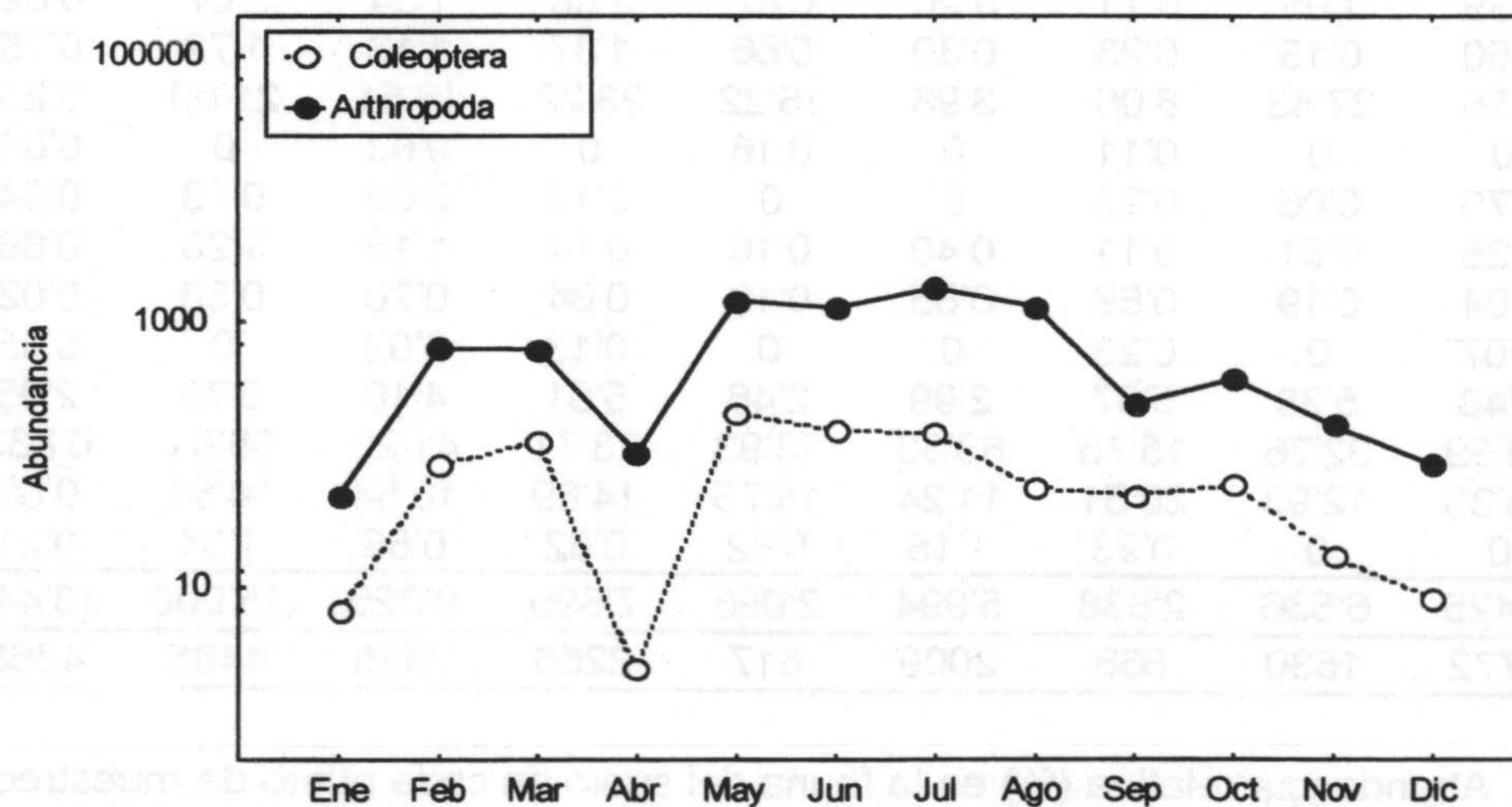
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Ind/Tr	Total
Scorpionida	0'04	0'07	0	0	0	0	0	0	0'07	0'002	5
Soliphuga	0	0	0	0'05	0	0	0	0	0	0'0004	1
Araneae	2'02	2'17	4'95	3'55	6'88	4'61	2'89	3'03	1'81	0'236	646
Opiliona	0'83	0'72	3'68	1'29	1'97	2'70	1'27	0'91	0'18	0'091	250
Acarina	0'83	0'39	5'53	1'89	13'11	4'52	3'10	2'52	3'11	0'232	634
Isopoda	0'04	0	4'15	0	0'16	0'04	0	0'09	0'09	0'017	47
Diplopoda	0'25	0'52	2'19	0	1'80	0	0'04	0'04	0'62	0'029	75
Chilopoda	0'14	0	0	0'15	0'49	0'09	0'14	0'07	0'05	0'007	21
Collembola	1'22	13'72	18'43	4'09	19'83	8'81	7'47	3'00	7'46	0'540	1478
Tysanura s.l.	0'22	0	0'35	0'40	0	0	0	0'02	0'11	0'008	23
Psocoptera	0'04	0'13	0'35	0	0	0	0'07	0'02	0'02	0'003	10
Blattodea	0'29	0'07	4'50	2'14	1'80	1'46	0'81	0'02	0'07	0'059	162
Mantodea	0'03	0	0	0	0	0	0	0	0	0'0004	1
Orthoptera	0'75	0'45	1'50	0'15	0'66	0'39	0'52	0'95	1'57	0'070	185
Dermaptera	0	0	0	0	0	0'14	1'20	0'02	0	0'025	68
Embioptera	0'11	0	0	1'10	0	0	0	0	0'02	0'009	26
Thysanoptera	0'03	0	0'23	0'10	0'16	0'49	0'21	0'22	0'04	0'013	35
Hom. no Aphi.	1'19	1'31	1'84	1'60	2'95	1'82	0'28	2'72	0'34	0'185	507
Aphidae	0'39	1'05	0'11	0'20	0'82	2'88	1'34	2'07	0'62	0'095	260
Heteroptera	0'50	0'13	0'23	0'30	0'66	1'37	1'16	1'72	0'75	0'074	202
Diptera	3'56	27'43	8'06	3'98	16'22	23'22	18'51	21'00	5'28	1'089	2988
Dip. Larvas	0	0	0'11	0	0'16	0	0'03	0	0'04	0'002	5
Trichoptera	0'79	0'06	0'23	0	0	0'13	0'03	0'13	0'04	0'013	37
Lepidoptera	0'25	0'51	0'11	0'40	0'16	0'74	1'16	1'28	0'88	0'060	170
Lep. Larvas	0'04	0'19	0'69	0'65	0'16	0'84	0'70	0'33	0'02	0'030	87
Neuroptera s.l	0'07	0	0'23	0	0	0'13	0'03	0	0'05	0'004	10
Hym.no Form.	3'43	5'38	5'87	2'99	2'46	5'01	4'16	5'75	2'95	0'340	921
Formicidae	69'59	32'76	15'78	63'33	13'93	23'71	41'20	38'01	61'33	3'650	10005
Coleoptera	13'35	12'93	20'51	11'24	14'75	14'89	10'54	14'51	9'09	1'002	2743
Col. Larvas	0	0	0'23	1'15	0'82	0'62	0'56	1'54	0'21	0'050	138
Ind/Trampa	8'425	6'536	2'638	5'994	2'096	7'699	9'325	15'000	13'440	7'935	—
Total	2772	1530	868	2009	617	2256	2835	4485	4368	—	21740

**Tabla 4.1.** Abundancia relativa (%) en la fauna del suelo en cada punto de muestreo y en total. La columna Ind/Tr expresa el número medio de individuos capturados por trampa a lo largo de todo el período de muestreo. La columna Total indica el número total de individuos capturados durante ese mismo período. De modo análogo para las filas Ind/Trampa y Total.



**Figura 4.1.** Dendrograma de afinidad construido a partir del índice de Raabe entre los distintos puntos de muestreo para los diferentes grupos de artrópodos en el sustrato suelo.

Si consideramos la variación de la abundancia total de artrópodos a lo largo del año, observamos como se alcanzó un máximo muy marcado y amplio en los meses de primavera y verano (Fig.4.2), para descender bruscamente a partir del mes de septiembre. El mínimo que se observa en el mes de abril correspondió con nevadas extraordinarias en 1994 y 1995 que ocasionaron un descenso apreciable del número de capturas. La evolución anual de las capturas de Coleoptera mostró un patrón semejante al general, estando fuertemente correlacionada con la variación de la abundancia de artrópodos ( $r: 0'84; p < 0'001$ ).



**Figura 4.2.** Variación mensual de la abundancia de artrópodos en general y de coleópteros en particular en el sustrato suelo. Se representa, en escala logarítmica, el número medio de ejemplares capturados por mes.

**Biomasa.** El grupo de artrópodo que dominó claramente la distribución de biomasa fue el de los Coleoptera, con la mitad (50'03%) de todo el peso seco capturado

en trampas de caída (Tab.4.2), La familia Tenebrionidae fue la que aportó la mayor parte de la biomasa de Coleoptera (62'72%), debido sobre todo a la captura más o menos abundante de individuos de los géneros *Blaps* y *Pimelia*. La importante contribución de los Meloidae en este aspecto (12'54%), a pesar de constituir solamente el 2'15% de la abundancia de los Coleoptera, se debió casi exclusivamente a la especie *Berberomeloe majalis*, de gran tamaño y elevado peso. Diplopoda, con el 11'30% y Formicidae, con el 10'45%, constituyeron también grupos con elevada biomasa total en este sustrato. Otros grupos importantes en este aspecto fueron Hymenoptera (no Formicidae) (6'09%), Diptera (5'49%), Orthoptera (5'08%) y Araneae (3'59%).

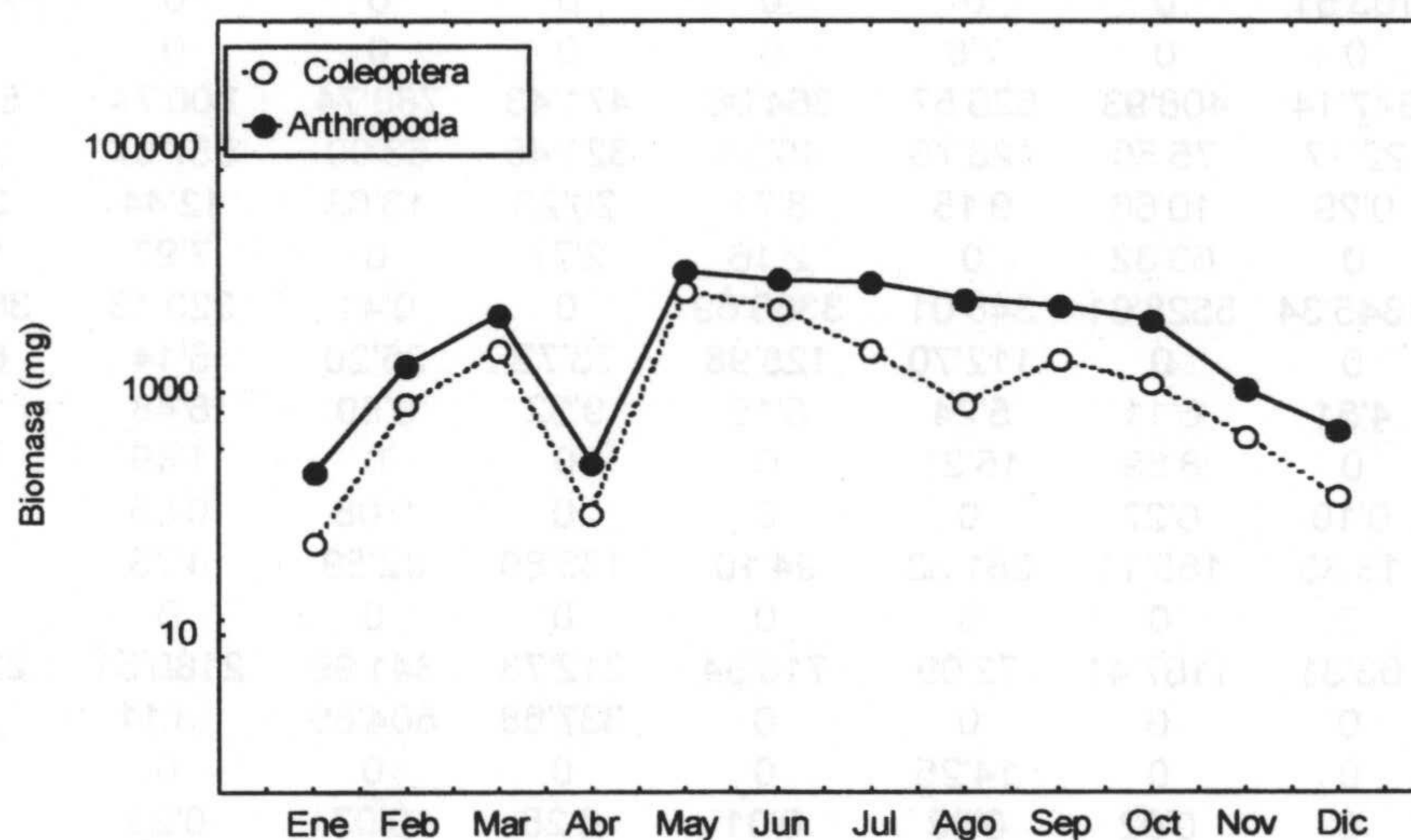
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
Scorpionida	14'99	103'51	0	0	0	0	0	0	757'34	875'84
Soliphuga	0	0	0	7'8	0	0	0	0	0	7'8
Araneae	655'34	347'14	408'93	626'57	364'08	471'43	788'74	800'74	501'26	4964'23
Opilionida	33'88	22'17	75'50	128'75	40'94	321'45	53'90	557'07	33'88	1267'54
Acarina	10'71	0'29	10'66	9'15	8'71	20'23	13'63	12'44	32'50	118'32
Isopoda	17'62	0	63'82	0	2'16	2'77	0	7'97	16'03	110'37
Diplopoda	1065'97	1345'34	5528'61	348'01	3360'69	0	0'41	323'13	3634'25	15606'41
Chilopoda	198'21	0	0	112'70	125'98	73'72	36'20	5'14	61'81	613'76
Collembola	1'68	4'51	6'11	5'24	5'15	9'32	6'59	6'48	14'77	59'85
Tysanura s.l.	10'84	0	8'89	15'21	0	0	0	1'49	12'68	49'11
Psocoptera	0'05	0'10	0'27	0	0	0	0'08	0'05	0'17	0'72
Blattodea	64'90	13'35	165'11	281'33	94'10	133'89	82'59	4'73	5'35	845'35
Mantodea	13'64	0	0	0	0	0	0	0	0	13'64
Orthoptera	9'12	63'31	1167'41	72'09	716'94	212'73	341'99	2180'51	2249'63	7013'73
Dermaptera	0	0	0	0	0	337'68	604'89	13'11	0	955'68
Embioptera	1'89	0	0	14'25	0	0	0	0	0'53	16'67
Thysanoptera	0'06	0	0'02	0'03	0'01	0'26	0'07	0'23	0'06	0'74
Hom. no Aph.	23'31	15'59	20'81	35'84	23'58	62'71	109'72	134'45	199'77	625'78
Aphidae	1'74	2'07	0'08	6'36	1'25	8'10	3'47	10'43	2'77	36'27
Heteroptera	12'14	1'20	4'77	12'66	30'97	132'40	72'63	318'57	456'02	1041'36
Diptera	338'91	1312'84	274'34	138'00	283'67	1079'03	1298'55	2207'32	656'39	7589'05
Dip. Larvas	0	0	0'70	0	37'14	0	47'06	0	7'08	91'98
Trichoptera	10'74	1'07	2'44	0	8'11	10'63	0'62	8'35	1'28	43'24
Lepidoptera	132'72	71'91	10'06	34'41	1'14	119'18	277'82	936'77	871'77	2455'78
Lep. Larvas	0'01	16'99	121'84	172'69	0'69	233'42	287'26	139'60	261'18	1233'68
Neuroptera s.l	9'27	0	2'86	0	0	1'40	1'20	0	2'19	16'92
Hym.no Form.	1239'76	1151'27	538'89	853'51	158'75	704'69	723'55	1881'76	1162'51	8414'69
Formicidae	2929'77	917'35	2334'46	1418'68	73'80	1696'06	577'72	2331'45	2157'42	14436'71
Coleoptera	4534'56	8435'27	4033'52	1595'54	1628'10	7763'58	5673'91	22445'22	12998'33	69108'03
Col. Larvas	0	0	16'99	97'22	4'83	107'62	37'14	198'06	54'15	516'01
<b>Total biomasa</b>	<b>11331'83</b>	<b>13825'28</b>	<b>14797'09</b>	<b>5986'04</b>	<b>6970'79</b>	<b>13502'3</b>	<b>11039'74</b>	<b>34525'07</b>	<b>26151'12</b>	<b>138129'26</b>

**Tabla 4.2.** Biomasa (mg) de los distintos taxones considerados en el sustrato suelo por punto de muestreo y en total

Entre localidades de muestreo las distribuciones de biomasa mostraron diferencias significativas ( $G=8'4 \times 10^{12}$ ; g.l.: 240;  $p < 0'001$ ) puesto que distintos grupos de

tamaño grande (Scorpionida, Diplopoda, Chilopoda, Blattodea, Orthoptera, Lepidoptera y Coleoptera, sobre todo Tenebrionidae) se distribuyeron de forma desigual entre las distintas zonas estudiadas, lo que provocó cambios en las distribuciones de frecuencia generales, dada su elevada contribución a la biomasa total.

La evolución mensual de las biomásas se muestra en la figura 4.3. En ella se observa como la biomasa total de artrópodos y la de Coleoptera mostraron patrones de cambio similares ( $r: 0'86; p < 0'001$ ), y muy parecidos a los que se habían observado en la distribución mensual de abundancias, si bien hay que destacar la elevada contribución de los Coleoptera en casi todos los meses del año.



**Figura 4.3.** Biomasa media por mes de artrópodos en general y de coleópteros en particular en la fauna epigea

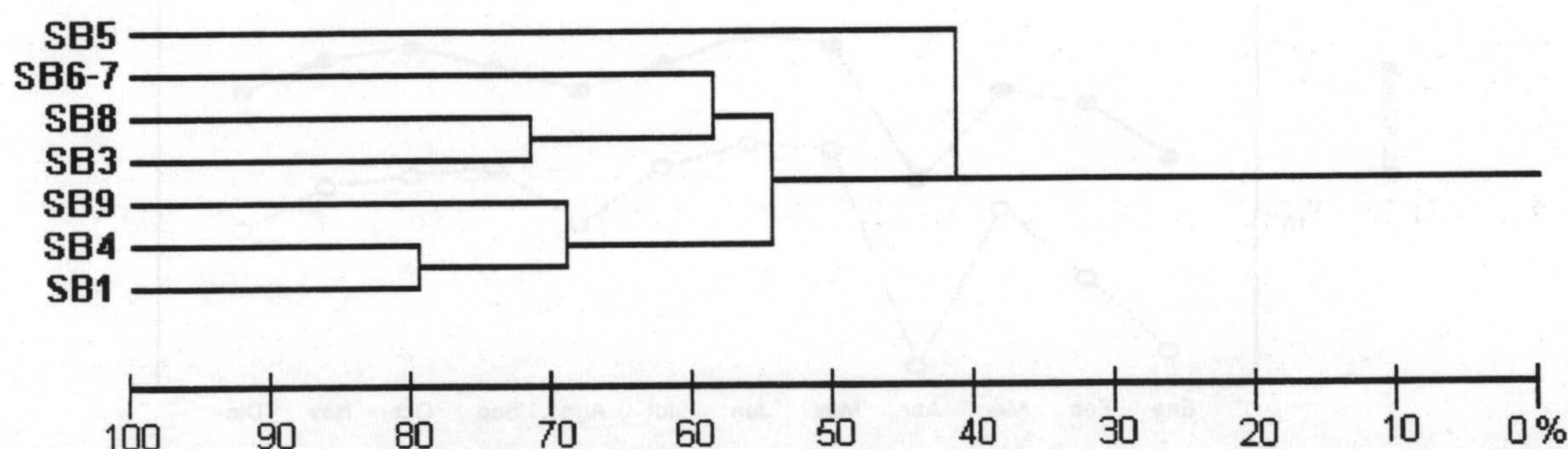
#### 4.3.2. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DEL MATORRAL

**Abundancia.** La fauna asociada al matorral estuvo dominada en términos de abundancia por los Homoptera (19'82%), de los cuales más de la mitad (57'64%) correspondieron a la familia Aphidae (Tab.4.3). Otro grupo abundante en este sustrato fue Collembola (17'40%), constituyéndose también aquí los Hymenoptera como una importante fracción de la entomofauna (15'88%), si bien la proporción de Formicidae fue claramente inferior que en el suelo (51'64%). Los Araneae fueron bastante abundantes en las matas (11'83%), así como los Coleoptera, que estuvieron bastante bien representados (10'82%).



	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Ind/PI	Total
Pseudoescorp	0	0'09	0'13	0'17	0'26	0'08	0'22	0'004	14
Araneae	16'72	13'01	17'21	5'69	14'95	9'45	3'58	0'246	820
Opilionida	0	0'17	0'13	0	0'78	0'16	0	0'006	20
Acarina	20'53	6'64	5'52	28'65	5'76	1'52	11'55	0'175	585
Isopoda	0	0	0	0'18	0'15	0	0	0'001	4
Diplopoda	0	0	0	0'17	0'10	0	0'22	0'001	5
Collembola	4'39	37'45	14'00	15'65	11'97	24'19	3'47	0'361	1206
Tysanura s.l.	1'46	0	0	0	0'05	0	1'68	0'006	21
Psocoptera	1'17	1'13	0'39	0'18	0'15	0'08	0'22	0'008	27
Blattodea	1'76	0	1'71	0'53	7'68	0'72	1'57	0'057	193
Mantodea	0'59	0'17	0'26	0	0	0'08	0'44	0'003	11
Orthoptera	0'029	0	0'13	0	0'20	0	0'22	0'002	8
Dermaptera	0	0	0	0	1'66	0'08	0	0'009	33
Thysanoptera	1'17	5'06	0'66	31'85	0'31	3'12	1'23	0'090	303
Hom.no Aphi.	9'97	3'58	10'64	2'67	6'13	13'46	13'90	0'174	582
Aphidae	8'50	11'35	9'19	2'13	4'88	22'92	18'27	0'237	792
Heteroptera	5'86	1'57	5'25	3'02	4'98	3'36	3'25	0'079	265
Diptera	2'64	1'48	1'57	0'70	1'08	0'64	0'22	0'022	75
Lepidoptera	0'29	0'35	0'52	0'18	0'15	0'48	0'56	0'033	24
Lep. Larvas	0'58	2'09	2'63	0'53	0'57	1'36	1'34	0'026	89
Neuroptera s.l	0	0'17	0'13	0	0'26	0'32	0	0'003	12
Hym.no Form.	3'52	2'36	5'12	1'42	18'12	3'92	2'46	0'154	515
Formicidae	12'90	1'31	17'21	2'13	4'05	3'76	24'77	0'165	550
Coleoptera	7'33	11'18	8'54	3'56	15'47	9'93	9'98	0'225	750
Col. Larvas	0'29	0'78	0	0	0'26	0'32	0'78	0'007	26
Ind/Planta	0'682	2'385	1'409	2'169	4'123	2'345	1'648	2'079	—
Total	341	1145	761	564	1979	1248	892	—	6930

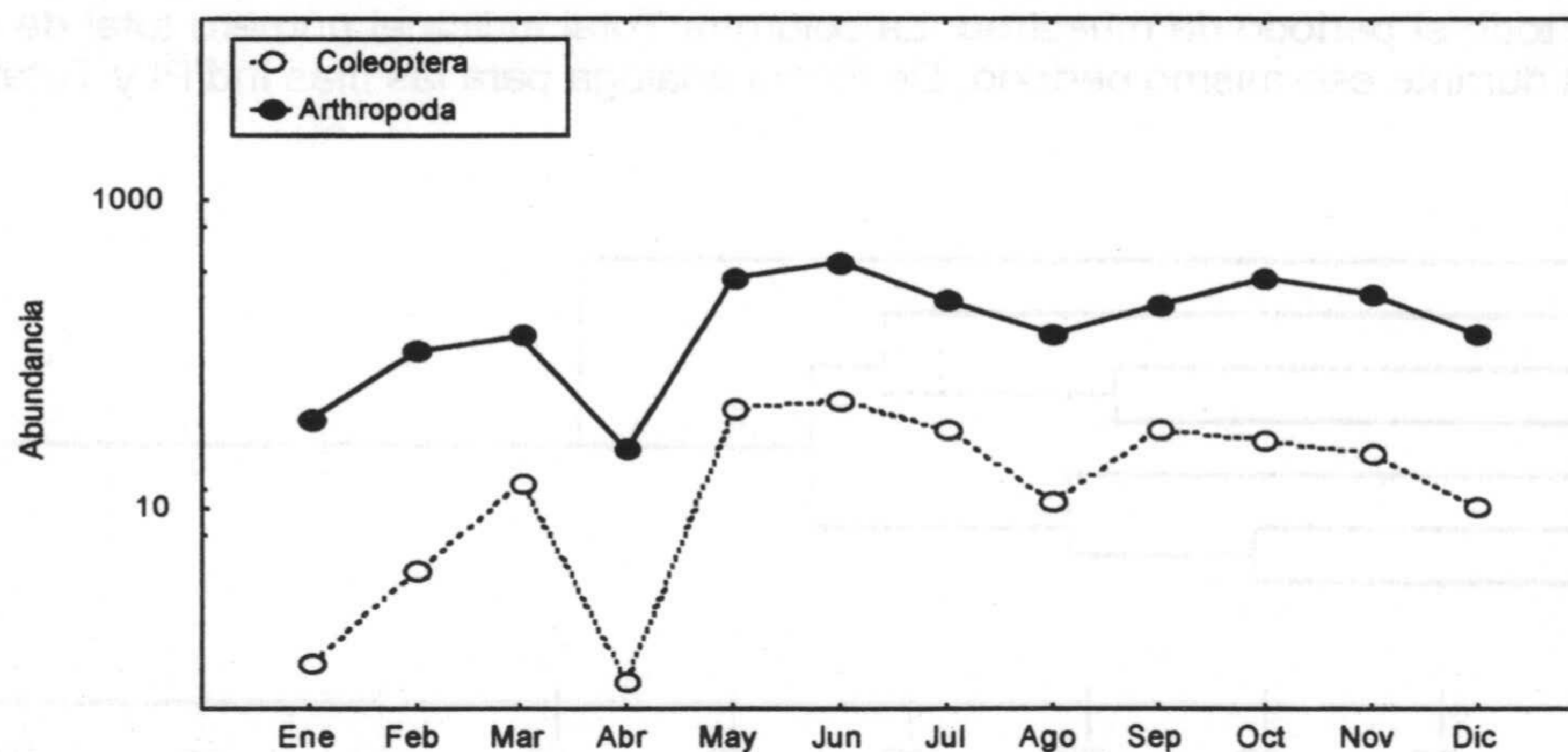
**Tabla 4.3.** Abundancia relativa (%) de la fauna del matorral en cada punto de muestreo y en total. La columna Ind/PI expresa el número medio de individuos capturados por pie de planta a lo largo de todo el período de muestreo. La columna Total indica el número total de individuos capturados durante ese mismo período. De forma análoga para las filas Ind/PI y Total.



**Figura 4.4.** Dendrograma de afinidad construido a partir del índice de Raabe entre los distintos puntos de muestreo para los diferentes grupos de artrópodos en el sustrato matorral.

Entre las distintas estaciones de muestreo las distribuciones de abundancia fueron significativamente diferentes ( $G=153'50$ ; g.l.=180;  $p<0'0001$ ), debido a las diferentes proporciones que presentaron en los diferentes puntos de muestreo grupos típicamente ligados al matorral, como Acarina, Thysanoptera, Homoptera, y otros como Collembola,

Blattodea e Hymenoptera, con una importante fracción de Formicidae. Más concretamente, y según el dendrograma de afinidad construido, uno de los puntos (SB5) se caracteriza fácilmente y se separa pronto de los demás (41%) (Fig.4.4), habida cuenta de que en la composición de su artropodofauna los Thysanoptera fueron extremadamente abundantes (31'85%) frente a los demás puntos, en los que las abundancias de este taxón oscilaron entre un 0'31% y un 5'06%. SB5 se caracteriza también por ser la estación de muestreo con una mayor abundancia relativa de Acarina (28'65%), muy por encima de los otros puntos, salvo de SB1 (20'53%). El resto de las zonas se estructuran en dos bloques de afinidad semejantes entre sí en un 54%, uno de ellos correspondiente al conjunto de zonas de encinar (SB1) y matorral (SB4 y SB9) ya definido en cuanto a la fauna epigea, en las que los Formicidae tuvieron una importancia relativa elevada, aunque otros grupos fueron también importantes, como Acarina, Araneae u Homoptera no Aphidae, y son precisamente las diferencias en las abundancias de estos taxones las que marcan la separación entre SB9 y las otras dos zonas (SB1 y SB4). Grupos como Collembola, Araneae, Coleoptera y Aphidae parecen estar implicados en el agrupamiento del resto de zonas, entre las que se diferencia bien SB6-7 dada la elevada abundancia relativa en este punto de Hymenoptera no Formicidae (18'12%).



**Figura 4.5.** Variación mensual de la abundancia de artrópodos en general y de coleópteros en particular en el sustrato matorral. Se representa, en escala logarítmica, el número medio de ejemplares capturados por mes.

Un modelo estacional semejante al que se apreciaba en el sustrato suelo se repitió en el matorral, estando la abundancia de artrópodos y de coleópteros fuertemente correlacionadas a lo largo del año ( $r: 0'94; p < 0'001$ ) (Fig.4.5).

**Biomasa.** La biomasa de los artrópodos ligados al matorral estuvo dominada por los Coleoptera, que agruparon el 38'29% de todo el peso seco estimado (Tab.4.4), principalmente gracias a taxones típicamente asociados a la vegetación, como Curculionidae, Meliridae, Coccinellidae, Alecullinae o Chrysomelidae. Otros grupos importantes fueron los Hymenoptera, con un 17'78% del total (de los que un 39'80% correspondieron a Formicidae), los Heteroptera, con un 9'97% y los Araneae, con un 8'09%. Los órdenes con mayores abundancias en el matorral, Homoptera y Collembola, no alcanzaron más que un 6'93% y un 0'11% de la biomasa, respectivamente.

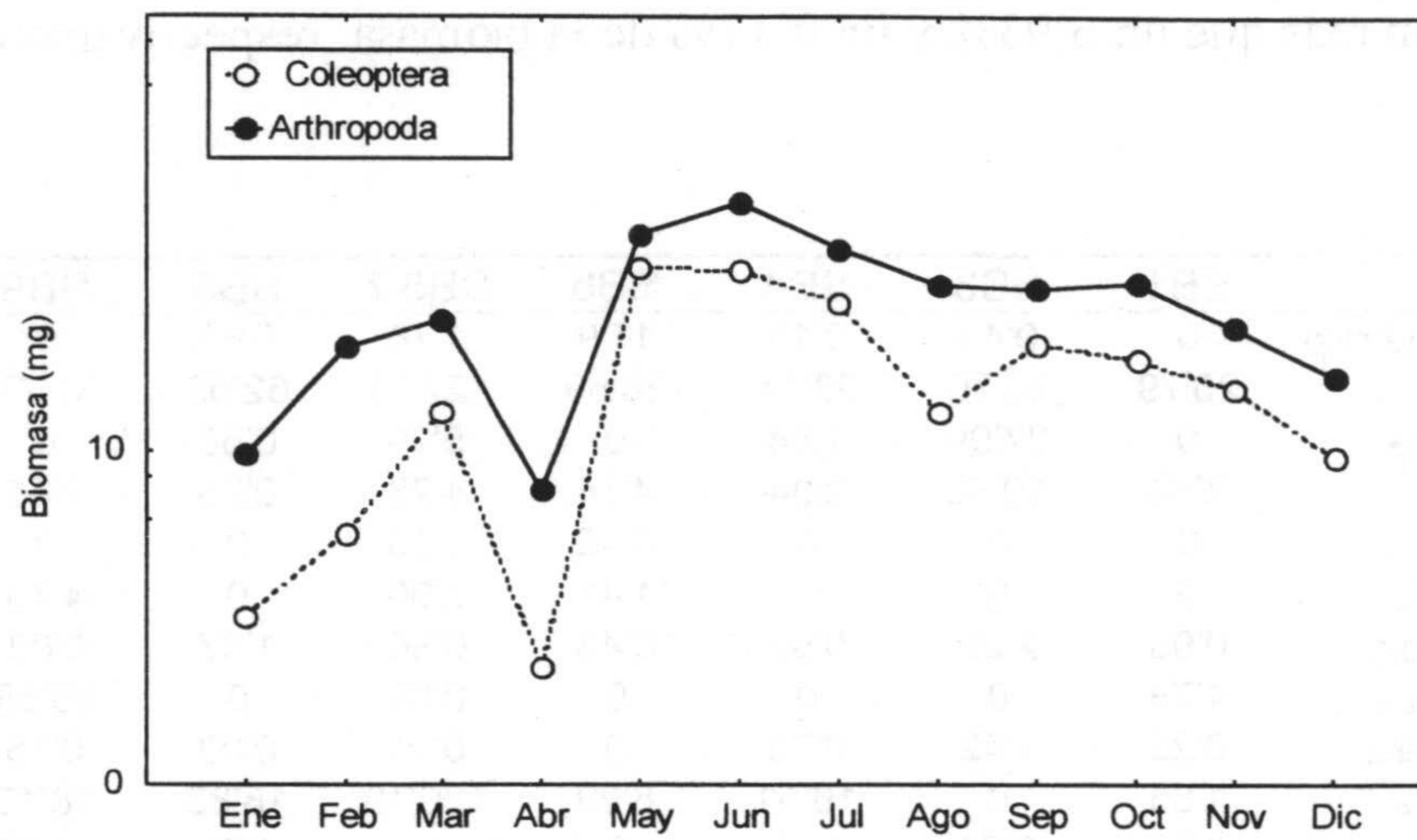
	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Total
Pseudoescorp	0	0'40	0'13	1'09	1'74	0'63	0	3'99
Araneae	25'79	75'76	83'14	28'59	127'91	62'53	31'77	435'49
Opilionida	0	27'99	1'84	0	5'76	0'66	0	36'25
Acarina	2'64	10'53	2'34	4'14	4'28	0'29	2'85	27'07
Isopoda	0	0	0	0'16	1'56	0	0	1'72
Diplopoda	0	0	0	1'41	2'96	0	4'75	9'12
Collembola	0'05	2'29	0'53	0'43	0'86	1'67	0'08	5'91
Tysanura s.l.	4'79	0	0	0	0'69	0	15'58	21'06
Psocoptera	0'22	1'42	0'25	0	0'11	0'03	0'15	2'18
Blattodea	1'65	0	16'51	8'99	186'19	18'83	18'13	250'3
Mantodea	1'55	0'94	1'42	0	0	4'86	28'27	37'04
Orthoptera	0'62	0	1'91	0	16'58	0	42'53	61'64
Dermaptera	0	0	0	0	222'33	8'40	0	230'73
Thysanoptera	0'09	0'59	0'08	3'44	0'07	0'46	0'35	5'08
Hom.no Aphi.	34'64	21'21	42'82	7'91	64'64	43'10	81'97	296'29
Aphidae	2'24	15'56	11'72	0'95	9'67	29'56	6'72	76'42
Heteroptera	7'81	29'73	58'39	69'22	184'81	64'20	122'48	536'64
Diptera	1'84	3'02	3'41	0'41	5'64	1'31	0'63	16'26
Lepidoptera	0'41	24'86	1'65	0'88	0'51	12'10	119'86	160'27
Lep. Larvas	0'07	24'25	19'94	3'46	14'20	16'57	48'99	127'48
Neuroptera s.l	0	1'94	1'44	0	6'89	5'84	0	16'11
Hym.no Form.	7'48	11'34	39'82	30'82	434'87	37'98	12'57	574'88
Formicidae	20'98	1'40	87'38	2'37	21'10	44'46	204'39	382'08
Col. larvas	0'11	4'45	0	0	0'97	0	0'77	6'3
Coleoptera	52'33	212'69	100'79	77'82	722'54	366'33	528'26	2060'76
Total	165'31	470'37	475'51	242'09	2036'88	719'81	1271'1	5381'07

**Tabla 4.4.** Biomasa (mg) de los distintos taxones considerados en el sustrato matorral por punto de muestreo y en total

Las diferencias en las distribuciones de biomasa fueron significativas entre puntos de muestreo ( $G=3'01 \times 10^8$ ; g.l.: 150;  $p < 0'001$ ), ocasionadas por diversos grupos de tamaño bastante grande que pueden provocar cambios importantes en la distribución de biomasa con pequeños cambios en sus abundancias en los distintos puntos, tales como

Dermaptera, Blattodea, Orthoptera, Heteroptera y Coleoptera, o bien por grupos de pequeño tamaño que sin embargo pueden mostrar enormes diferencias de abundancias, como es el caso de los Formicidae.

La biomasa tanto de artrópodos como de coleópteros mostró unas variaciones mensuales semejantes a la abundancia (Fig.4.6), estando fuertemente correlacionadas esas variaciones en coleópteros y artrópodos en general ( $r: 0'93; p<0'001$ ).



**Figura 4.6.** Biomasa media por mes de artrópodos en general y de coleópteros en particular en la fauna del matorral

#### 4.3.3.COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD COPRÓFILA

**Abundancia.** Entre la fauna coprófila destacaron claramente aquellos grupos de insectos especializados en el uso del excremento como recurso (Tab.4.5), tales como los Coleoptera (41'09%) y los Diptera (27'64%, de los cuales el 21'35% correspondió a capturas de larvas), pero un grupo muy bien representado fueron los Hymenoptera (29'16%), casi exclusivamente representados por Formicidae (99'23%). El resto de los taxones estuvo muy pobremente representado en este sustrato.

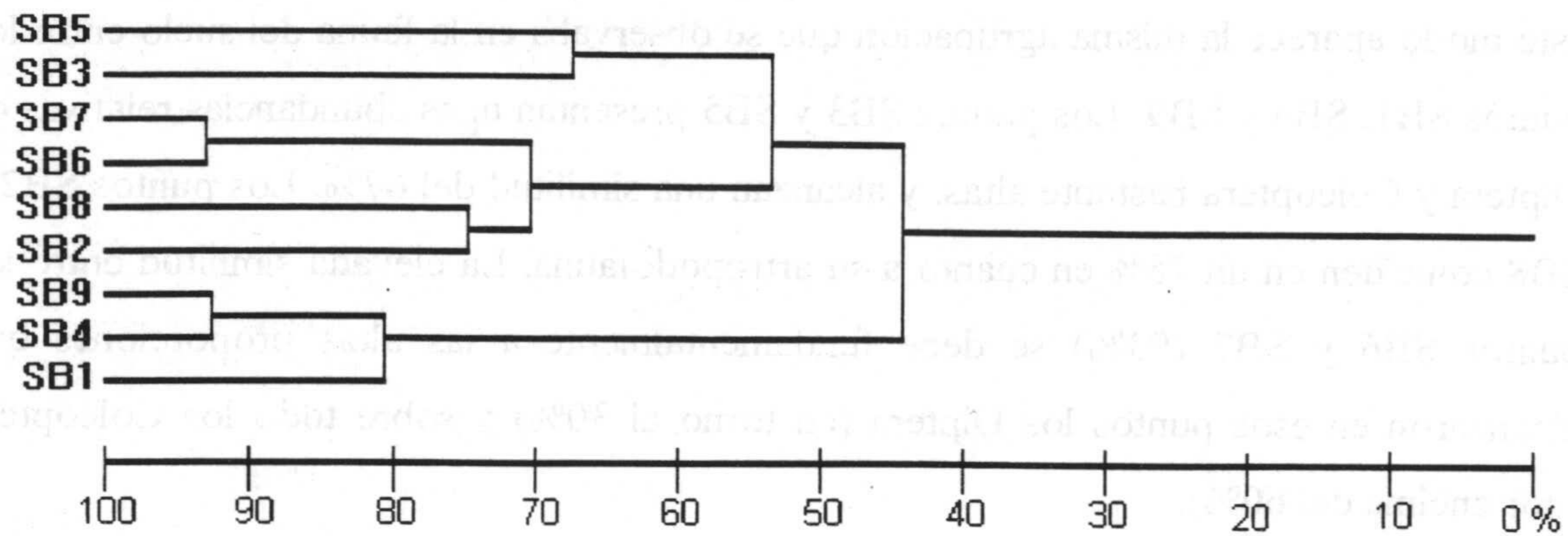
Las diferencias la distribución de frecuencias entre puntos de muestreo fueron significativas ( $G= 8952'262; g.l.: 175; p<0'001$ ) y estuvieron ocasionadas por las muy diferentes abundancias de taxones como Formicidae, Diptera y Coleoptera en cada una de las estaciones de muestreo. Las agrupaciones resultantes del dendrograma construido son parecidas a las que ocurrían en la fauna epigea, y esencialmente están debidas a la

participación de los mismos grupos artropodianos en los distintos puntos (Fig.4.7). De este modo aparece la misma agrupación que se observaba en la fauna del suelo entre los puntos SB1, SB4 y SB9. Los puntos SB3 y SB5 presentan unas abundancias relativas de Diptera y Coleoptera bastante altas, y alcanzan una similitud del 67%. Los puntos SB2 y SB8 coinciden en un 75% en cuanto a su artropodofauna. La elevada similitud entre los puntos SB6 y SB7 (93%) se debe fundamentalmente a las altas proporciones que alcanzaron en esos puntos los Diptera (en torno al 30%) y sobre todo los Coleoptera (por encima del 60%).

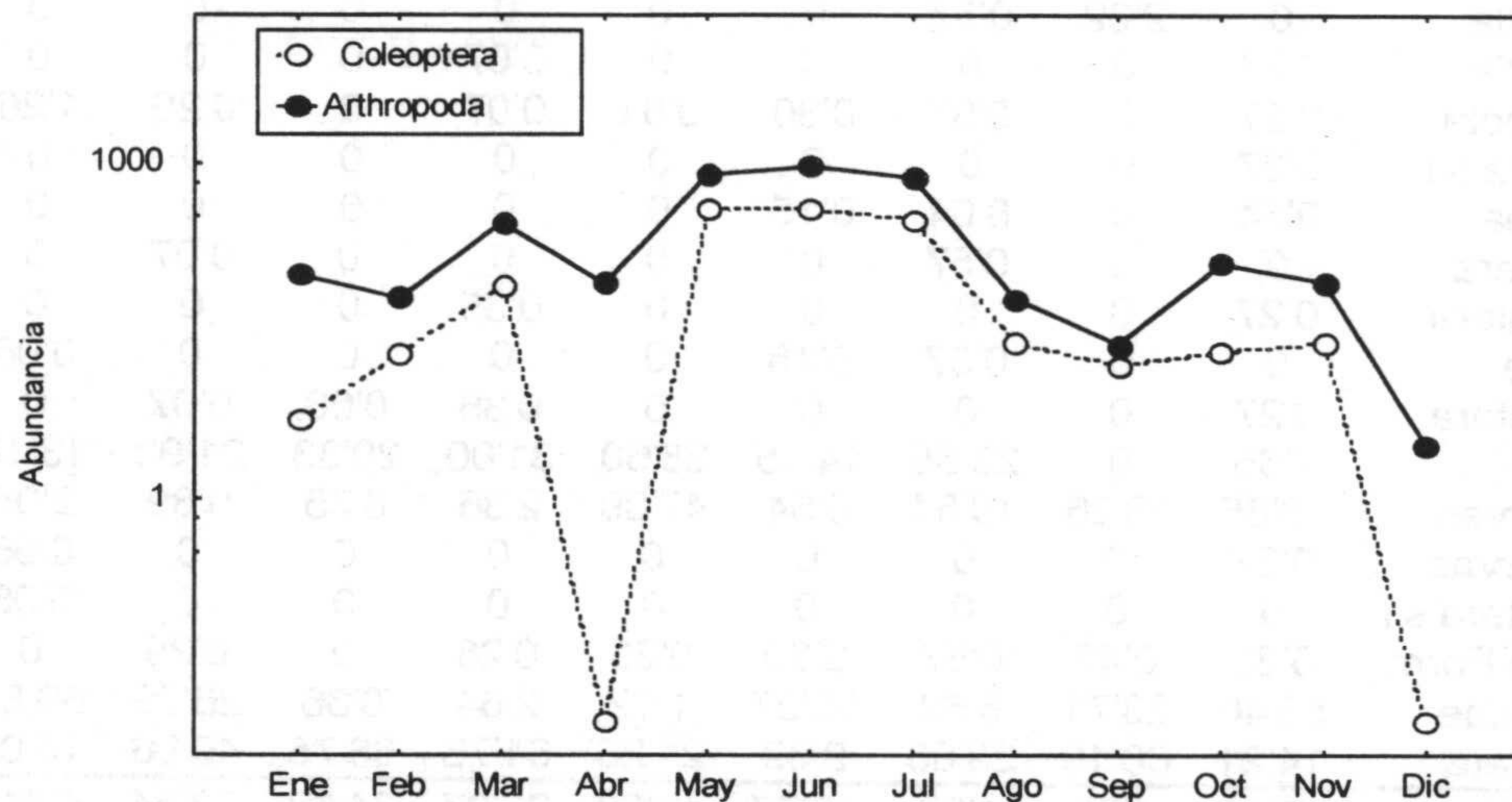
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Ind/Tr	Total
Araneae	0'27	0	0'57	0'4	0'51	0'14	0'42	0'29	0'26	0'074	22
Acarina	0'27	0	0'57	1'06	0'25	0	0	0'07	0'06	0'040	12
Isopoda	0'27	0	6'32	0	0	0	0	0	0	0'040	12
Diplopoda	0	2'32	0'57	0	0	0	0	0	0	0'003	1
Chilopoda	0'27	0	0	0	0	0'07	0	0	0	0'006	2
Collembola	0'27	0	0'57	0'30	0'51	0'07	0	0'29	1'26	0'100	30
Tysanura s.l.	0'27	0	0	0	0	0	0	0	0	0'003	1
Blattodea	0'54	0	8'04	0'15	0	0	0	0	0	0'057	17
Orthoptera	0	0	0'57	0	0	0	0	0'07	0	0'006	2
Dermaptera	0'27	0	0	0	0	0'35	0	0	0	0'020	6
Aphidae	0	0	0'57	0'15	0	0	0	0	0'06	0'010	3
Heteroptera	0'27	0	0	0	0	0'36	0'08	0'07	0	0'027	8
Diptera	7'65	0	23'55	14'15	28'60	31'00	29'33	21'93	13'18	5'276	1562
Dip. Larvas	18'85	13'26	19'54	6'54	47'09	2'86	0'75	0'89	2'05	1'432	424
Lep. Larvas	0'27	0	0	0	0	0	0	0	0'06	0'006	2
Neuroptera s.l.	0	0	0	0	0	0	0	0	0'06	0'003	1
Hym.no Form.	0'82	0'49	0'57	0'30	0'25	0'28	0	0'29	0	0'054	16
Formicidae	55'46	23'71	8'62	66'97	1'52	2'64	0'66	26'09	66'82	6'993	2070
Coleoptera	14'21	60'19	29'88	9'89	21'26	61'76	68'75	49'96	16'09	9'929	2859
Ind/Trampa	10'46	4'25	4'97	18'77	13'62	39'97	34'28	38'54	43'14	24'09	-----
Total	366	102	174	657	395	1399	1200	1349	1510	-----	7050

**Tabla 4.5.** Abundancia relativa (%) por punto de muestreo y en total de la fauna ligada al excremento. La columna Ind/Tr expresa el número medio de individuos capturados por trampa a lo largo de todo el período de muestreo. La columna Total indica el número total de individuos capturados durante ese mismo período. De forma análoga para las filas Ind/Trampa y Total.

La dinámica estacional de la fauna coprófila presentó un máximo en los meses de primavera y verano (Fig.4.8), salvo en el de abril, en el que la nieve redujo sensiblemente el número de capturas, con un descenso más o menos continuo a partir de julio, con la excepción del mes de octubre, en que se produjo un incremento de la abundancia total de artrópodos debido a la aparición de numerosos Diptera, tanto larvas como adultos, y de Coleoptera, sobre todo algunas especies otoñales de Aphodiidae. La tendencia fue la misma considerando tanto a los artrópodos en general como a los coleópteros en particular ( $r: 0'98; p < 0'001$ ).



**Figura 4.7.** Dendrograma de afinidad construido a partir del índice de Raabe entre los distintos puntos de muestreo para los diferentes grupos de artrópodos en el sustrato excremento.



**Figura 4.8.** Variación mensual de la abundancia de artrópodos en general y de coleópteros en particular en el sustrato excremento. Se representa, en escala logarítmica, el número medio de ejemplares capturados por mes.

**Biomasa.** La biomasa de los artrópodos en el sustrato excremento estuvo muy desigualmente repartida entre los distintos taxones (Tab.4.6), de forma que los Coleoptera supusieron el 82'05% del total (principalmente debido a la familia Scarabaeidae, que agrupó al 56'83% de la biomasa de coleópteros), quedando todos los demás taxones muy pobremente representados en este aspecto, salvo los Diptera (8'78%) y los Hymenoptera (6'63%, mayoritariamente Formicidae).

Existieron diferencias significativas entre las distribuciones de biomasa (porcentaje) entre estaciones de muestreo ( $G=1'29 \times 10^{11}$ ; g.l.: 140;  $p < 0'001$ ), ocasionadas por grupos no típicos de la fauna coprófila y de gran tamaño, que se

presentaron con una abundancia muy baja pero suficiente para, dado su peso, provocar esas diferencias, como Isopoda, Diplopoda, Blattodea, Orthoptera, Dermaptera o Lepidoptera.

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
Araneae	1'85	0	0'64	23'82	28'81	8'19	19'15	17'64	2'36	102'46
Acarina	0'20	0	0'02	0'26	0'12	0	0	0'01	0'63	1'24
Isopoda	2'16	0	13'75	0	0	0	0	0	0	15'91
Diplopoda	0	214'0	179'7	0	0	0	0	0	0	393'7
Chilopoda	1'73	0	0	0	0	3'61	0	0	0	5'34
Collembola	0'00	0	0'00	0'08	0'20	0'15	0	0'02	0'22	0'67
Tysanura s.l.	1'31	0	0	0	0	0	0	0	0	1'31
Blattodea	36'46	0	142'2	13'93	0	0	0	0	0	192'63
Orthoptera	0	0	23'91	0	0	0	0	0	0	23'91
Dermaptera	9'17	0	0	0	0	61'66	0	0	0	70'83
Aphidae	0	0	0'06	0	0	0	0	0	0	0'06
Heteroptera	0'89	0	0	0	0	45'87	0'08	13'06	0	59'9
Diptera	78'43	0	233'7	119'4	119'4	163'1	152'8	149'3	982'6	1999'01
Dip. larvas	69'43	15'8	117'7	38'61	121'1	11'08	32'30	33'02	46'36	485'4
Lep. larvas	0'10	0	0	0	0	0	0	0	23'11	23'21
Neuroptera s.l.	0	0	0	0	0	0	0	0	2'43	2'43
Hym.no Form.	25'82	20'72	2'50	2'07	0'86	3'43	0	1'53	3'75	60'68
Formicidae	316'1	90'3	63'69	327'6	4'29	8'70	2'30	92'05	1008'2	1913'2
Col. larvas	18'41	0	0'92	5'34	7'98	2'64	0	0	0	35'29
Coleoptera	412'7	537'1	809'3	297'7	566'9	5378'3	5504'7	2810'4	7297'4	23614'5
Total	975'2	877'9	1588'3	828'8	849'7	5686'7	5711'3	3117'0	9367'1	29001'6

Tabla 4.6. Biomasa (mg) de los distintos taxones considerados en el sustrato excremento por punto de muestreo y en total

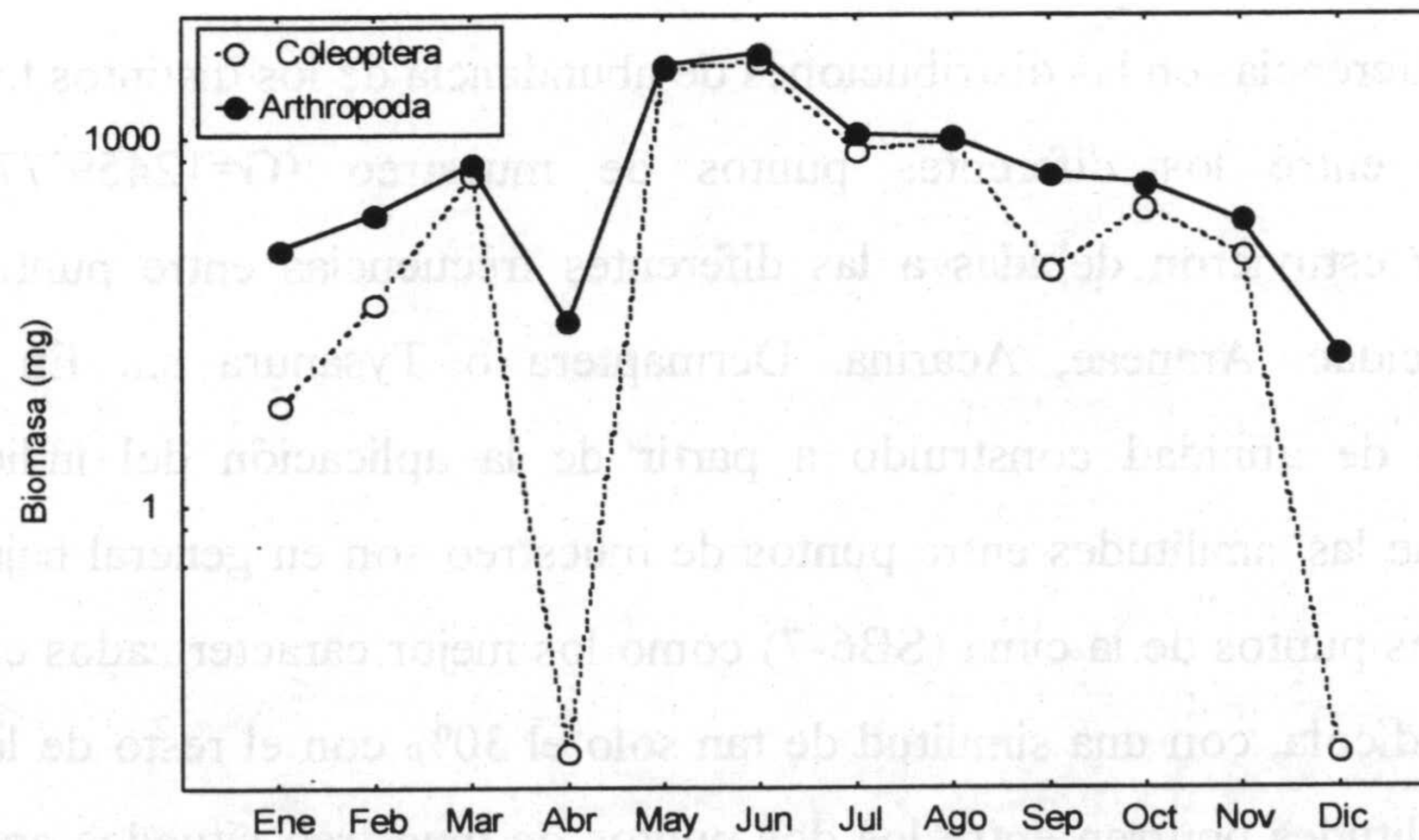


Figura 4.9. Biomasa media por mes de artrópodos en general y de coleópteros en particular en la fauna del excremento

La fluctuación mensual de biomasa siguió, a grandes rasgos, el mismo patrón que el de las abundancias (Fig.4.9), debiéndose destacar el incremento de biomasa que se

observó en el otoño (octubre) en los coleópteros, debido a la aparición de adultos de Aphodiidae de fenología otoñal. La fluctuación fue semejante para artrópodos y para coleópteros ( $r: 0'99; p < 0'001$ ).

#### 4.3.4. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD SUBLAPIDÍCOLA

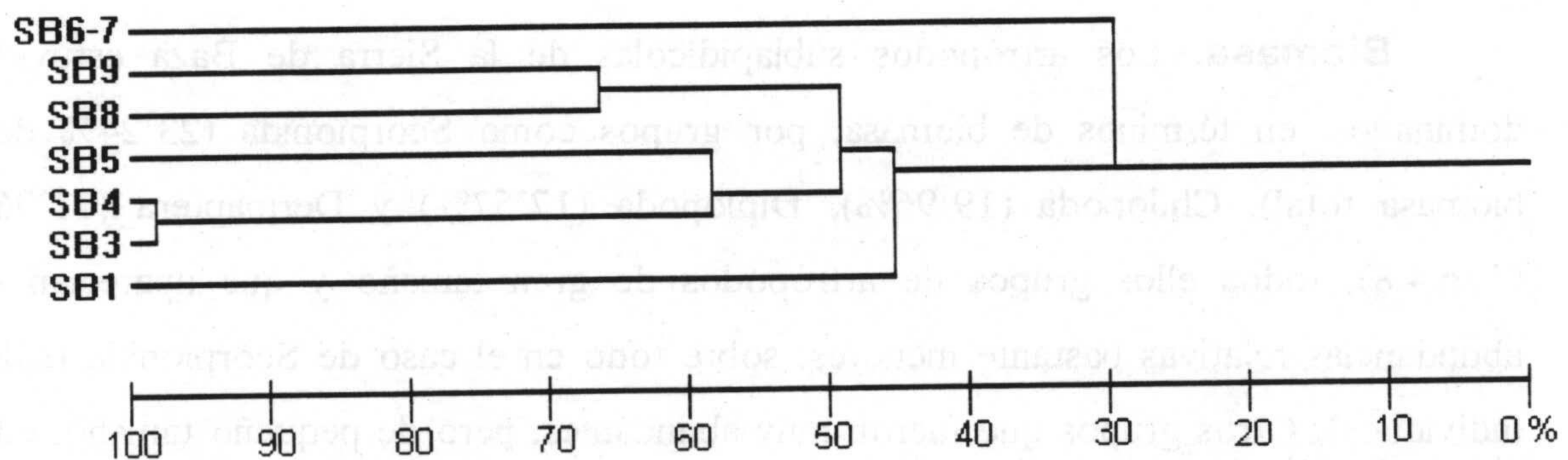
**Abundancia.** La fauna sublapidícola de la Sierra de Baza estuvo dominada por los Formicidae (Tab.4.7), que alcanzaron el 22'27% del total de artrópodos. Este dato sin duda está subestimado por cuanto que, como se expone en Material y Métodos, los datos reflejados en la tabla como Formicidae se refieren a individuos aislados, mientras que los hormigueros se han considerado como un único individuo. En concreto se localizaron nidos de Formicidae en 75 casos (6'19% de las piedras). Otro grupo muy abundante fueron los Araneae (17'98%), Acarina, Dermaptera y Chilopoda (12'06%, 9'74% y 9'28% respectivamente). Los Coleoptera aparecieron con una abundancia relativa moderada, del 6'38%, que se vio aumentada al 7'89% al considerar a las larvas. Algo menor fue la abundancia de Isopoda (5'56%), mientras que el resto de taxones aparecieron con abundancias relativas notablemente menores, sin alcanzar la mayoría de ellos el 3% del total.

Las diferencias en las distribuciones de abundancia de los distintos taxones fueron significativas entre los diferentes puntos de muestreo ( $G=12459'77; g.l.: 182; p < 0'0001$ ), y estuvieron debidas a las diferentes frecuencias entre puntos de grupos como Formicidae, Araneae, Acarina, Dermaptera o Tysanura s.l. En concreto, el dendrograma de afinidad construido a partir de la aplicación del índice de Raabe demuestra que las similitudes entre puntos de muestreo son en general bajas (Fig.4.10), destacando los puntos de la cima (SB6-7) como los mejor caracterizados en cuanto a su fauna sublapidícola, con una similitud de tan solo el 30% con el resto de las zonas. Las mayores similitudes ocurren entre los dos puntos de muestreo situados en la ladera sur de la Sierra de Baza (SB8 y SB9) y entre los puntos SB3 (pinar) y SB4 (matorral) (98% de similitud), ambos caracterizados por una cobertura en general alta.



	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Ind/P.	Total
Pseudoescorp	0	0	0	0'92	0	0	0	0'001	1
Scorpionida	2'77	0	0	0	0	0	0	0'002	2
Araneae	9'72	23'89	23'89	25'00	11'43	17'22	27'78	0'127	155
Opilionida	0	1'77	1'77	0	0'57	0	0	0'002	3
Acarina	15'28	40'71	40'71	16'67	2'28	5	18'05	0'085	104
Isopoda	16'66	13'27	13'27	1'85	4'00	5'00	2'77	0'039	48
Diplopoda	4'17	4'42	4'42	5'55	2'86	0	4'17	0'017	21
Chilopoda	4'17	3'54	3'54	15'74	26'28	2'77	5'55	0'065	80
Collembola	1'39	5'31	5'31	0	1'14	4'44	1'39	0'019	24
Tysanura s.l.	15'28	0'88	0'88	0'92	0'57	0	0	0'012	15
Orthoptera	0	0	0	3'69	1'17	3'33	0	0'009	13
Blattodea	0	1'77	1'77	0'92	8'00	0'55	0	0'021	26
Dermaptera	0	0	0	12'96	23'43	16'11	0	0'069	84
Embioptera	2'77	0	0	0	0'57	0	0	0'003	4
Hom. no Aphi.	1'39	0	0	0	0	0'55	0	0'002	3
Heteroptera	0	0	0	0	1'14	1'66	4'17	0'006	9
Diptera	5'55	0	0	0	1'14	1'11	0	0'006	8
Lep. larvas	0	0	0	0	0	0'55	0	0'001	1
Hym.no Form.	1'39	0	0	0	0	0	0	0'001	1
Formicidae	16'04	0'18	1'79	10'41	2'28	28'59	29'18	0'156	192
Col. larvas	2'04	1'61	0	2'60	0	3'12	0	0'010	13
Coleoptera	1'38	2'65	2'65	2'77	13'14	10'00	6'94	0'045	55
Total	98	124	75	115	174	192	71	0'646	862

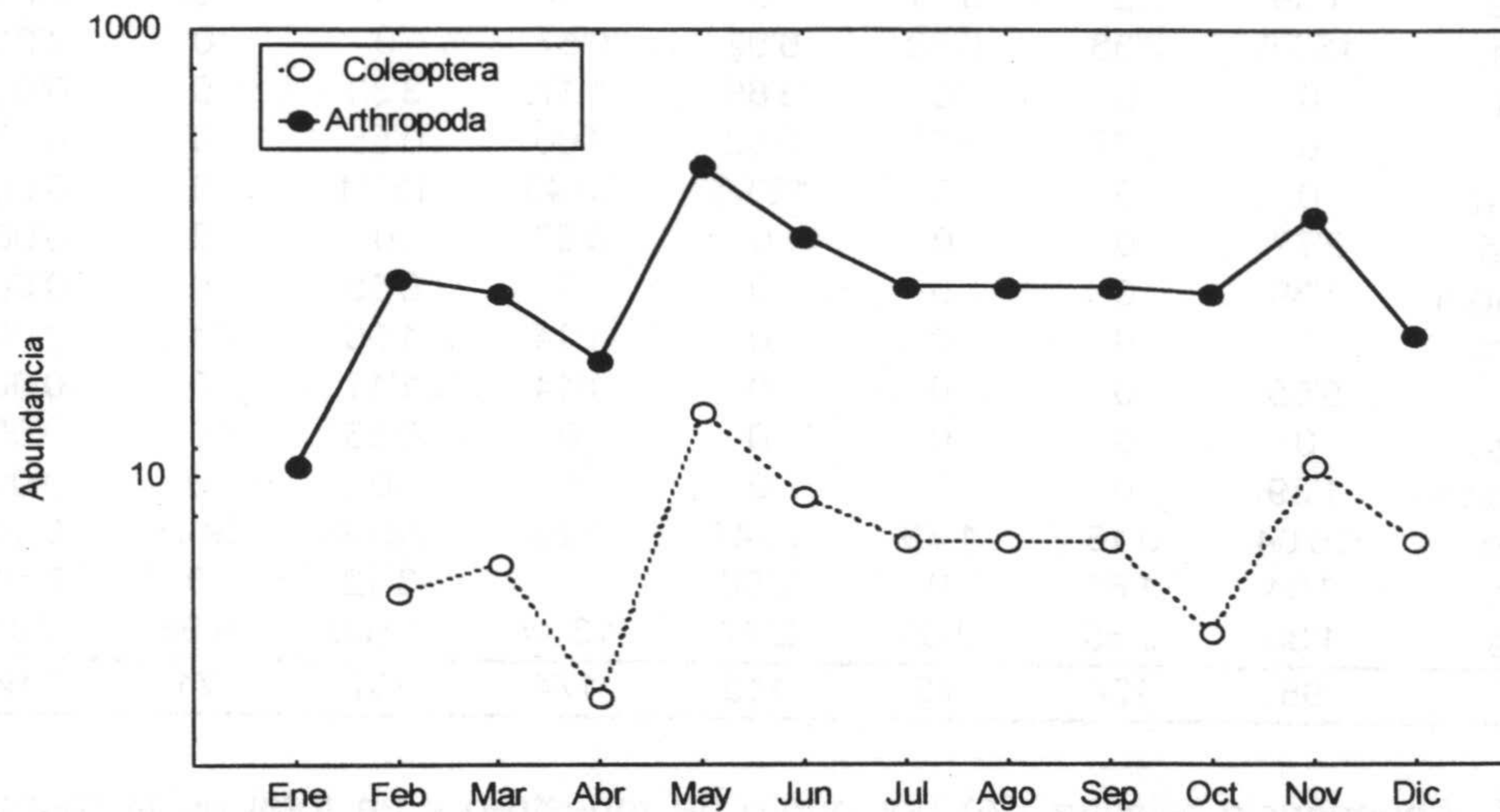
**Tabla 4.7.** Abundancia relativa (%) por punto de muestreo y en total de la fauna capturada bajo piedras. Los hormigueros están contabilizados como si se trataran de un único individuo. La columna Ind/P indica el número medio de individuos de cada taxón capturado en el total de los puntos de muestreo. La columna Total indica la abundancia de cada taxón en el total de puntos. La fila Total expresa la abundancia total de artrópodos en cada punto.



**Figura 4.10.** Dendrograma de afinidad construido a partir del índice de Raabe entre los distintos puntos de muestreo para los diferentes grupos de artrópodos bajo piedras.

La abundancia de artrópodos a lo largo del año fue máxima en el mes de mayo (Fig.4.11), alcanzándose un máximo menor en noviembre, mientras que los mínimos ocurrieron en enero y abril. Los coleópteros presentaron una oscilación en abundancia semejante ( $r: 0'97; p<0'001$ ), si bien sus mínimos ocurrieron en abril y en octubre.

Durante todo el año ambas líneas en la gráfica (la de artrópodos y la de coleópteros) aparecen muy separadas, lo que señala una contribución relativamente baja de los coleópteros a la abundancia total de artrópodos.



**Figura 4.11.** Variación mensual de la abundancia de artrópodos en general y de coleópteros en particular bajo piedras. Se representa, en escala logarítmica, el número medio de ejemplares capturados por mes.

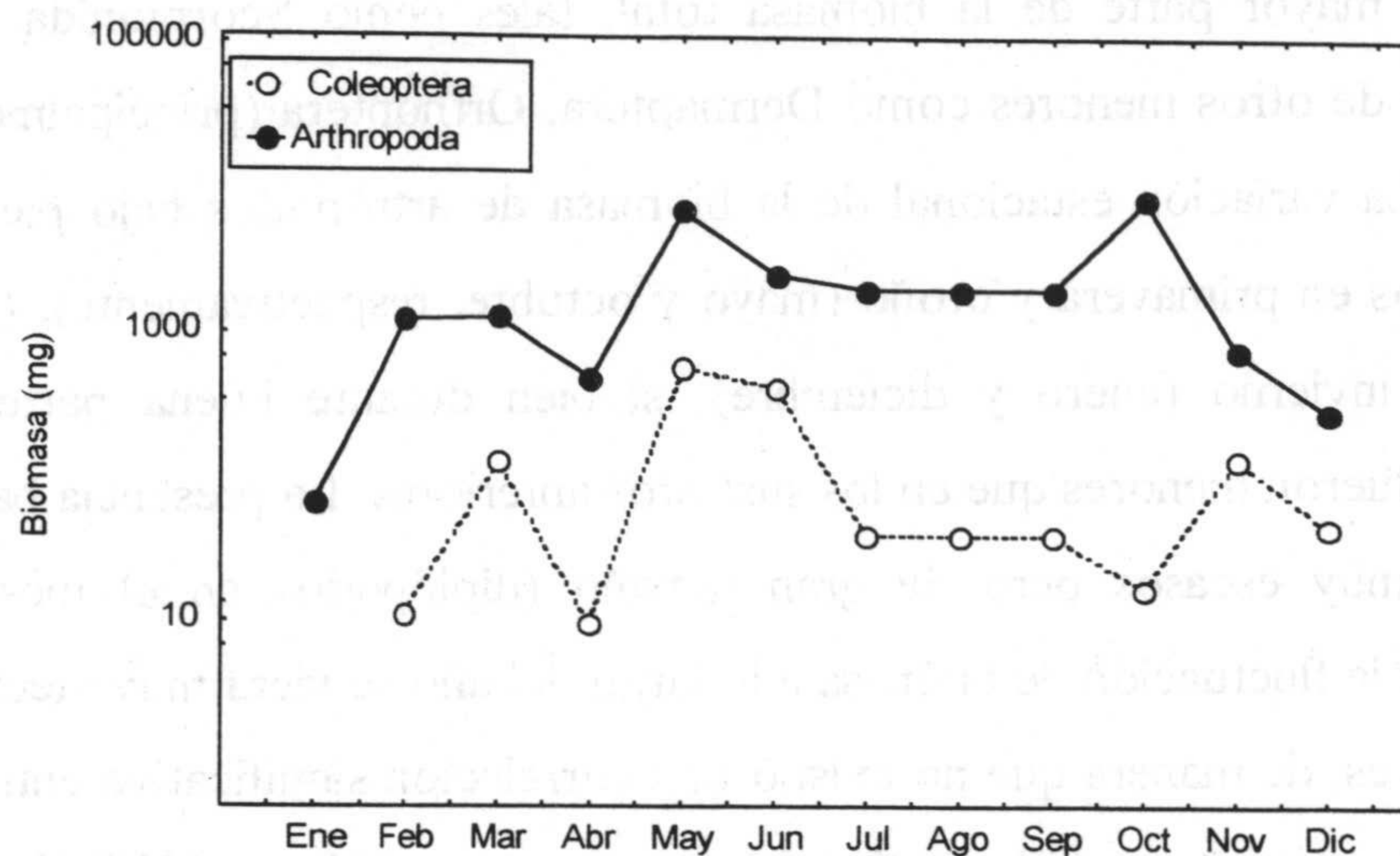
**Biomasa.** Los artrópodos sublapidícolas de la Sierra de Baza estuvieron dominados, en términos de biomasa, por grupos como Scorpionida (23'24% de la biomasa total), Chilopoda (19'96%), Diplopoda (17'57%) y Dermaptera (11'96%) (Tab.4.8), todos ellos grupos de artrópodos de gran tamaño y que aparecían con abundancias relativas bastante menores, sobre todo en el caso de Scorpionida (sólo 2 individuos). Otros grupos que fueron muy abundantes, pero de pequeño tamaño, como Formicidae, Araneae o Acarina, tuvieron mucha menos importancia relativa en cuanto a la biomasa se refiere, con unos porcentajes del 9'81%, 4'95% y 0'02%, respectivamente. Los Coleoptera mantuvieron una contribución relativa menor a la que ofrecían en las abundancias, con un 4'33% del total de biomasa (5'80% si sumamos las larvas).

Las biomasas de cada grupo se repartieron de manera significativamente diferente entre los diferentes puntos de muestreo ( $G=5'85 \times 10^6$ ; g.l.: 154;  $p < 0'0001$ ). Estas diferencias estuvieron debidas a la desigual distribución entre puntos de los grupos que

aportaron la mayor parte de la biomasa total, tales como Scorpionida, Diplopoda o Chilopoda, y de otros menores como Dermaptera, Orthoptera (principalmente Ensifera) o Araneae. La variación estacional de la biomasa de artrópodos bajo piedras presentó unos máximos en primavera y otoño (mayo y octubre, respectivamente), (Fig.4.12) con mínimos en invierno (enero y diciembre), si bien durante buena parte del año las oscilaciones fueron menores que en los sustratos anteriores. La presencia bajo las piedras de taxones muy escasos pero de gran tamaño (diplópodos en el mes de octubre) ocasionó que la fluctuación de biomasa a lo largo del año se viera muy afectada por la de esos ejemplares, de manera que no existió una correlación significativa entre la variación de biomasa de coleópteros y de artrópodos en general ( $r: 0'44$ ;  $p: 0'15$ ). La contribución de los coleópteros en cualquier caso fue menor que en los otros sustratos, lo que queda reflejado en la mayor distancia entre las líneas correspondientes a los artrópodos y a los coleópteros en la gráfica.

	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	mg./P	Total
Pseudoescorp	0	0	0	0'29	0	0	0	$2'39 \times 10^{-4}$	0'29
Scorpionida	5565'63	0	0	0	0	0	0	4'59	5565'63
Araneae	21'88	126'82	156'88	344'17	114'07	298'36	121'51	0'98	1183'69
Opilionida	0	9'84	30'95	0	33'38	0	0	0'06	74'17
Acarina	1'04	1'16	0'46	1'04	0'81	0'39	0'41	$4'38 \times 10^{-3}$	5'31
Isopoda	126'54	15'31	0'98	2'63	7'23	18'51	1'96	0'14	173'16
Diplopoda	1362'38	764'33	0	1801'58	48'60	0	229'10	3'47	4205'99
Chilopoda	46'27	56'25	59'51	3135'08	1244'98	66'02	171'45	3'95	4779'56
Collembola	0'01	0'34	0'06	0	0'17	0'39	0'01	$8'09 \times 10^{-4}$	0'98
Tysanura s.l.	25'32	0'23	2'98	0'43	0	0	0	0'02	28'96
Orthoptera	0	0	0	290'65	53'58	744'69	0	0'90	1088'92
Blattodea	0	37'45	30'09	4'73	91'27	2'15	0	0'13	165'69
Dermaptera	0	0	0	382'62	936'97	1542'38	0	2'36	2861'97
Embioptera	1'73	0	1'55	0	1'55	0	0	$3'99 \times 10^{-3}$	4'83
Homoptera	1'43	0	0'73	0	0	0'73	0	$2'38 \times 10^{-3}$	2'89
Heteroptera	0	0	1'84	0	11'66	6'52	0'11	0'02	20'13
Diptera	1'22	0	0	0	1'09	41'93	0	0'03	44'24
Lep. larvas	0	0	0	0	0	2'31	0	$1'91 \times 10^{-3}$	2'31
Hym.no Form.	3'48	0	0	0	0	0	0	$2'87 \times 10^{-3}$	3'48
Formicidae	445'74	151'30	372'95	349'68	272'98	474'82	281'93	1'94	2349'4
Col. larvas	93'49	169'50	0	5'95	0	84'10	0	0'29	353'04
Coleoptera	40'36	13'18	9'93	112'63	397'38	260'71	200'89	0'85	1035'08
<b>Total</b>	<b>7736'52</b>	<b>1345'71</b>	<b>668'91</b>	<b>6431'48</b>	<b>3215'72</b>	<b>3544'01</b>	<b>1007'37</b>	<b>19'79</b>	<b>24069'51</b>

**Tabla 4.8.** Biomasa (mg.) de artrópodos bajo piedras por punto de muestreo y en total. La biomasa de Formicidae está calculada sumando los individuos aislados y la media de individuos por hormiguero. La columna mg./P. expresa la biomasa media por piedra en el total de la Sierra de Baza. La columna total indica la biomasa total de cada taxón. La fila Total indica el total de biomasa por cada punto.

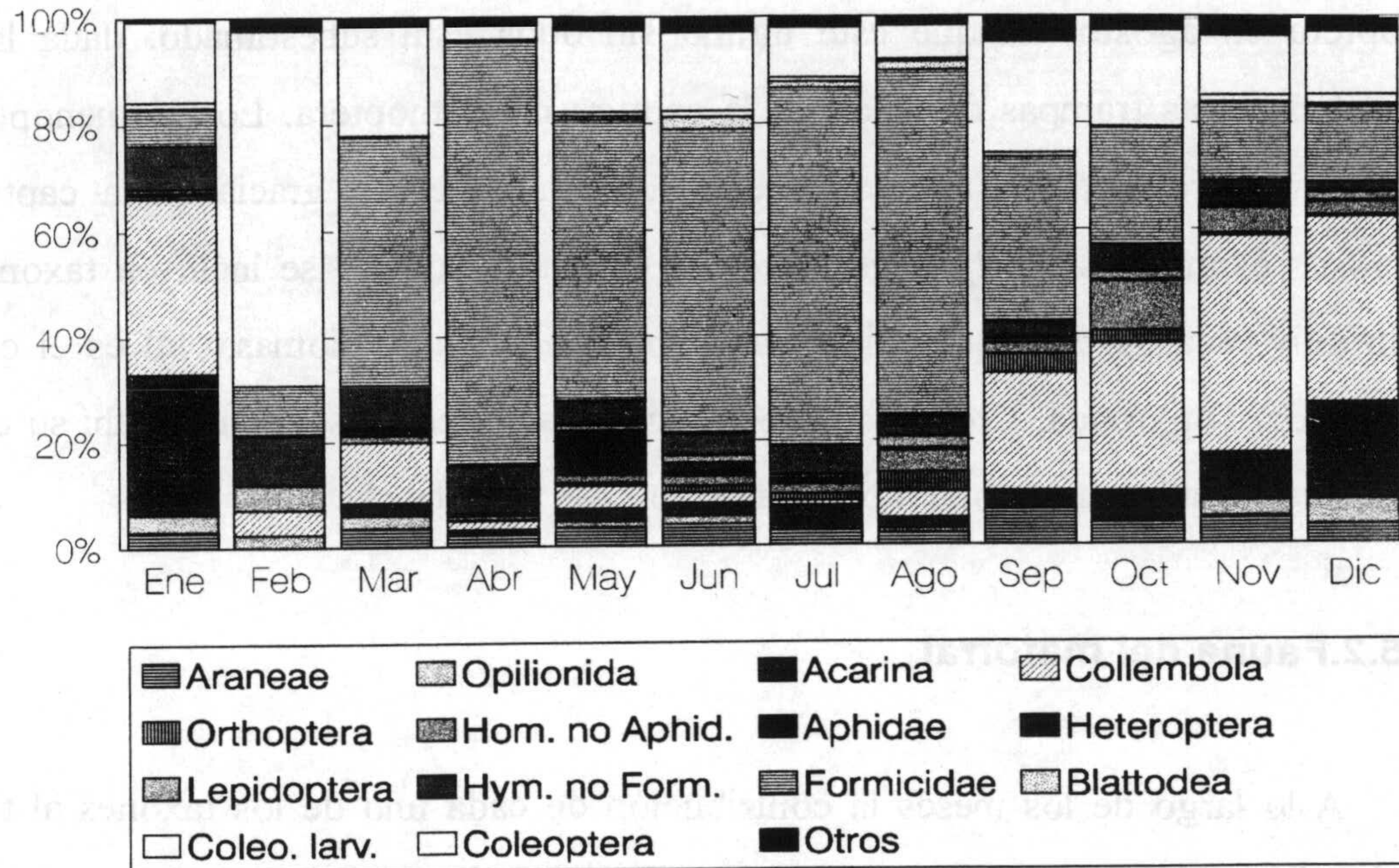


**Figura 4.12.** Biomasa media por mes de artrópodos en general y de coleópteros en particular en la fauna sublapidícola

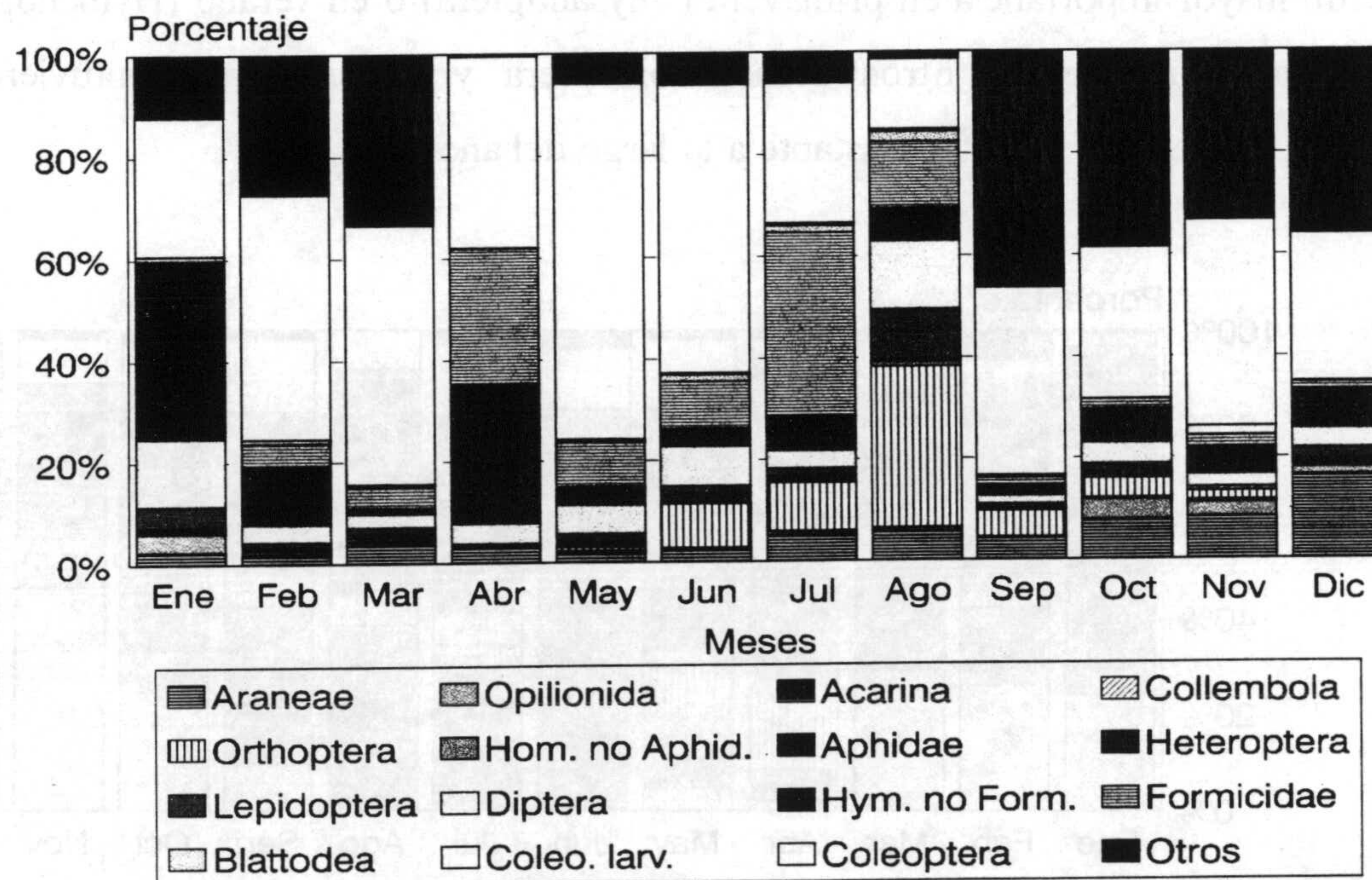
#### 4.3.5. VARIACIÓN MENSUAL DE LAS ABUNDANCIAS Y BIOMASAS

##### 4.3.5.1. Fauna epigea

En la escala temporal, la composición porcentual de los distintos taxones en cada uno de los meses del año mostró claras variaciones según la época (Fig.4.13). En los meses más cálidos (primavera y verano) el grupo dominante fue el de los Formicidae, con proporciones que superaron el 50% de todos los artrópodos capturados. Otros grupos proporcionalmente abundantes fueron los Coleoptera y los Hymenoptera no Formicidae. En los meses de otoño e invierno la proporción de Formicidae descendió, mientras que otros grupos, especialmente Collembola, aumentaron su contribución respecto del total. La proporción de Coleoptera se mantuvo en niveles bastante constantes salvo en el mes de febrero, cuando fueron especialmente abundantes debido a la captura masiva de Buprestidae de los géneros *Acmaoedera* y *Acmaoederella*, principalmente.



**Figura 4.13.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos epigeos a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de abundancia.



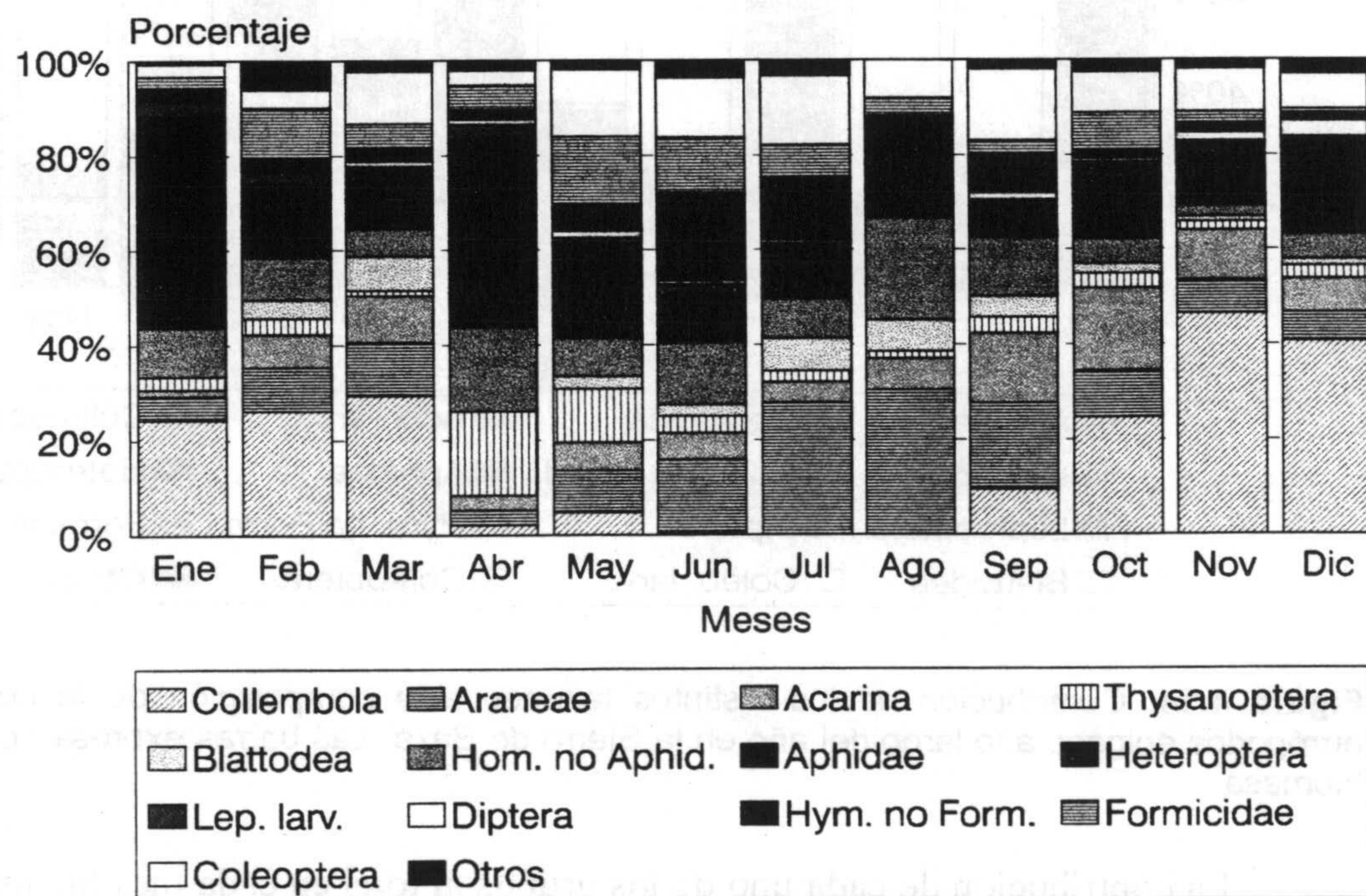
**Figura 4.14.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos epigeos a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de biomasa.

La contribución de cada uno de los grupos al total en cada mes fue muy diferente que la de las abundancias. El grupo que dominó fue el de los Coleoptera (Fig.4.14). En los meses centrales del verano otros grupos dominaron, los Formicidae en julio y los

Orthoptera en agosto, aunque este último sin duda está subestimado, dada la poca efectividad de las trampas de caída en la captura de Orthoptera. Los Hymenoptera no Formicidae incrementaron mucho su contribución en enero gracias a la captura de numerosos ejemplares de *Apis mellifera*. En el grupo "otros" se incluyen taxones que fueron muy escasos pero que sin embargo poseen una alta biomasa, tal es el caso de Scorpionida, Diplopoda, Chilopoda, Soliphuga, Mantodea o Isopoda, de ahí su elevada contribución a la biomasa total a pesar de su escasa abundancia.

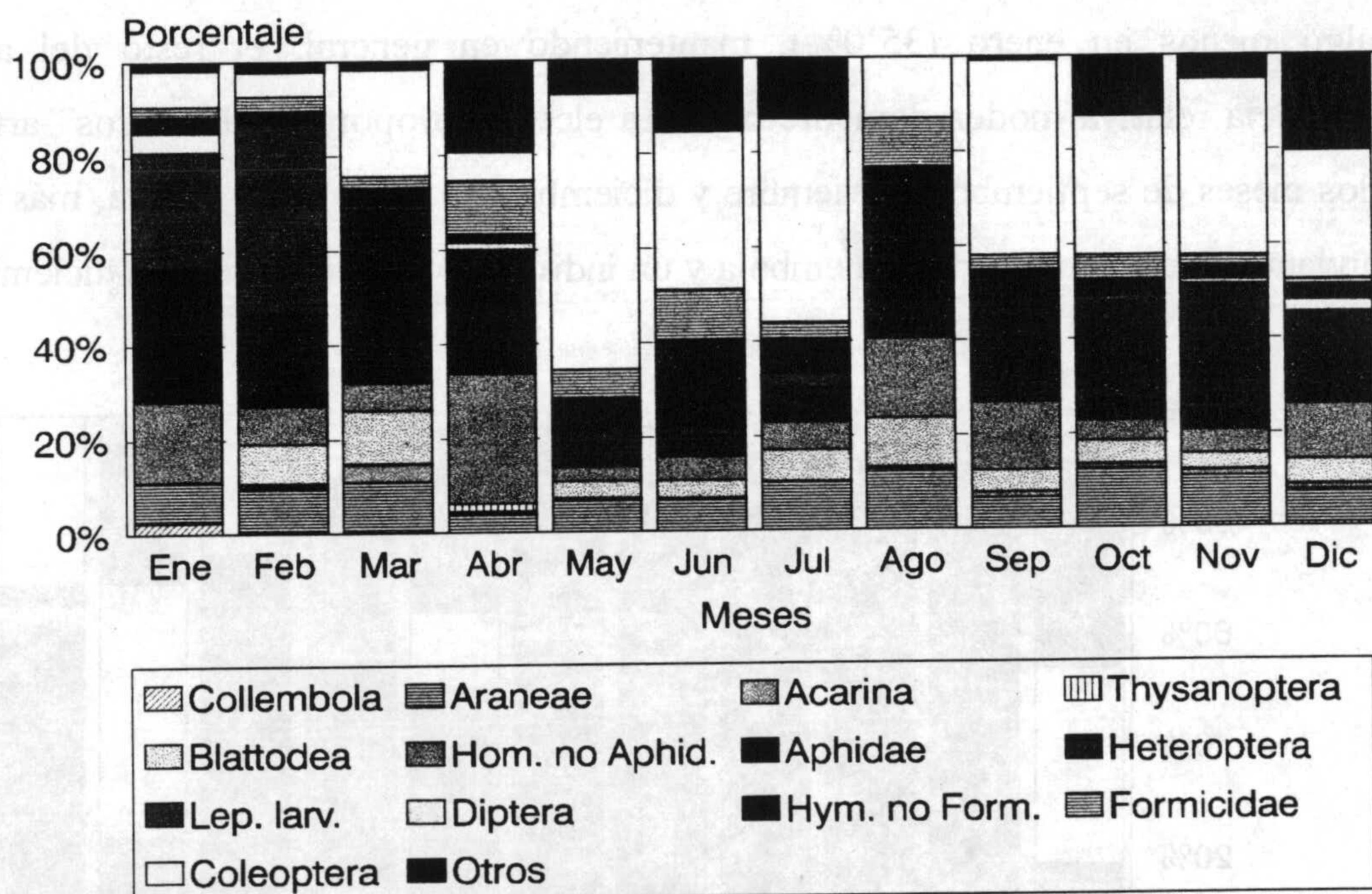
#### 4.3.5.2. Fauna del matorral

A lo largo de los meses la contribución de cada uno de los taxones al total de abundancias varió notablemente (Fig.4.15). En general no hubo grupos que dominaran claramente sobre los otros, salvo en los meses de noviembre, diciembre y enero, en los que Collembola y Aphidae alcanzaron elevadas frecuencias relativas. Algunos grupos tuvieron mayor importancia en primavera (Thysanoptera) o en verano (Hymenoptera no Formicidae, Araneae), y otros como Coleoptera y Heteroptera mantuvieron una importancia relativa bastante constante a lo largo del año.



**Figura 4.15.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos del matorral a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de abundancia.

La distribución de biomasa entre los distintos taxones a lo largo del año se muestra en la figura 4.16. Esta distribución estuvo dominada por grupos como Coleoptera y Heteroptera en buena parte de los meses, si bien estos últimos perdieron importancia en los meses de mayo, junio y julio, mientras que en esos meses incrementaron su proporción los Hymenoptera no Formicidae. En enero y febrero cobraron especial relevancia las larvas de Lepidoptera, que ocupan una importante fracción de la biomasa a pesar de su escasa abundancia. Otros grupos como Araneae y, en menor medida, Homoptera (no Aphidae) mantuvieron una importancia relativa bastante regular en los distintos meses.

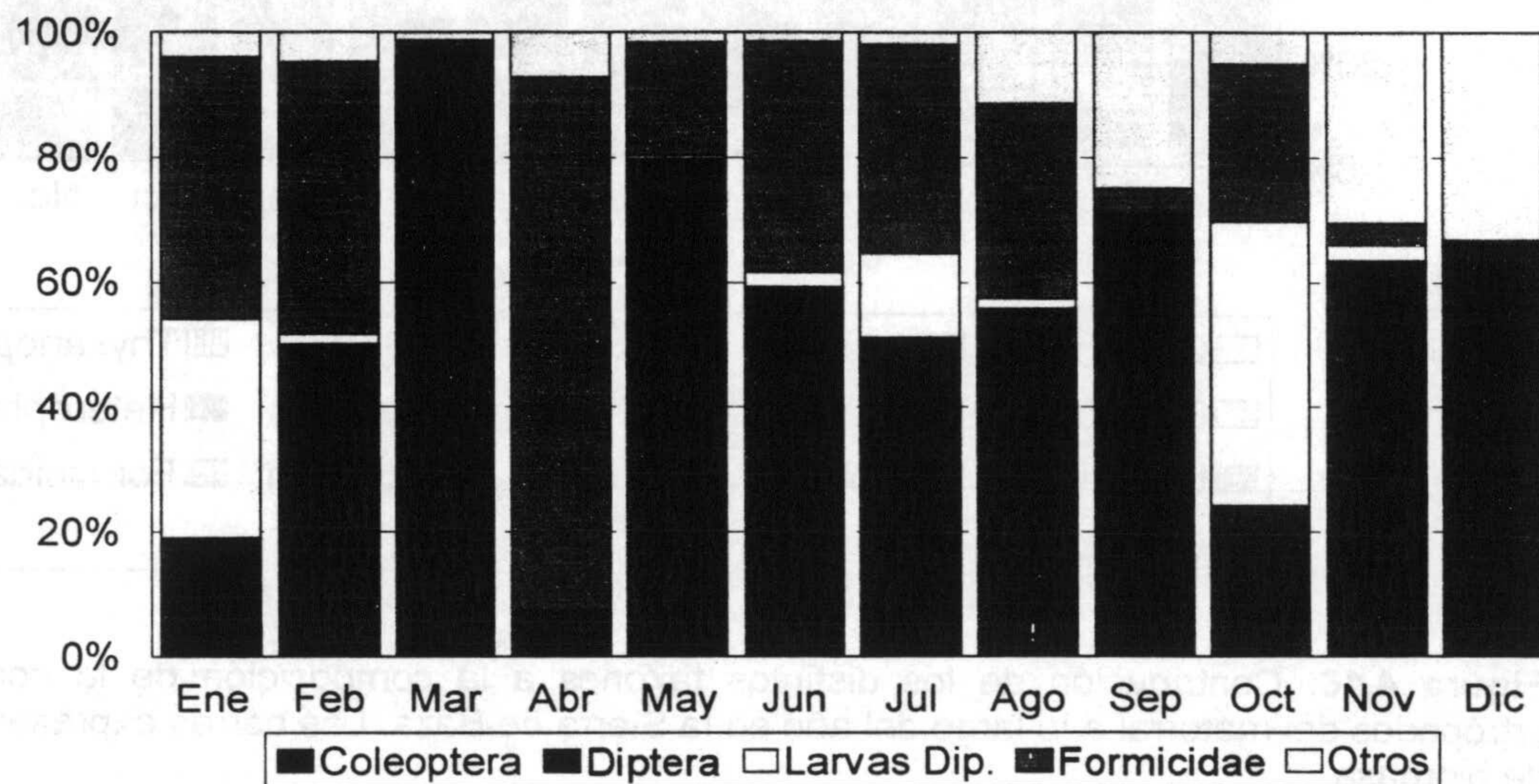


**Figura 4.16.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos del matorral a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de biomasa.

#### 4.3.5.3. Fauna coprófila

A lo largo del año la abundancia y la biomasa de artrópodos coprófilos estuvieron dominadas por muy pocos taxones, que constituyeron la mayor parte de los artrópodos en todo momento. Con respecto a la abundancia (Fig.4.17), los Coleoptera fueron el grupo dominante en los meses de verano (de mayo a septiembre), con proporciones que sobrepasaron el 40% y que llegaron a un 66'7% en septiembre, si bien en esos meses,

sobre todo los centrales del verano, los Formicidae también constituyeron una importante fracción de la abundancia de artrópodos. Este último grupo presentó una abundancia relativa importante en los meses de febrero y abril, especialmente en este último, en que alcanzó un 85'5% del total. Además de en el mes de marzo, en el que alcanzó un 70'3%, los Diptera adultos mantuvieron una contribución bastante importante, en algunos casos, como noviembre, aproximándose a la tercera parte de todos los artrópodos presentes (el 66'6% que alcanzó este grupo en diciembre fue solamente producto de que en ese mes se colectaron solamente tres artrópodos, dos de ellos moscas). Las larvas de Diptera, otro grupo con una muy importante presencia normalmente en los excrementos, fueron especialmente importantes en octubre (45'6%), y algo menos en enero (35'0%), manteniendo en general, el resto del año, una abundancia relativa moderadamente baja. La elevada proporción de "otros" artrópodos en los meses de septiembre, noviembre y diciembre, se debió a la captura, más o menos abundante en esos meses de Collembola y un individuo de Dermaptera en diciembre.

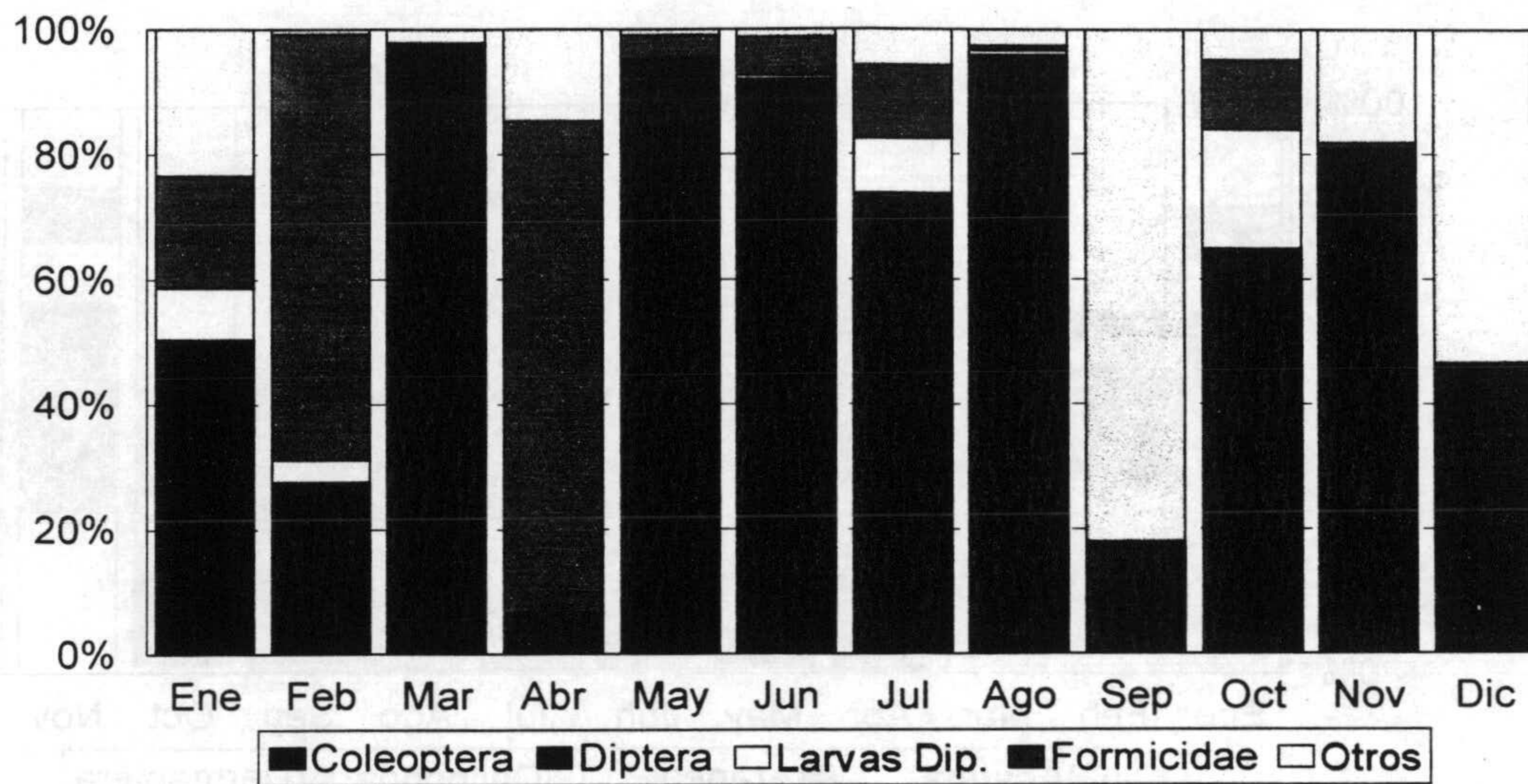


**Figura 4.17.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos del excremento a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de abundancia.

La biomasa de artrópodos, por otra parte, estuvo dominada en muy buena parte del año por los Coleoptera (Fig.4.18), que alcanzaron hasta un 95'4% de toda la biomasa en el mes de agosto, y superaron el 50% en buena parte de la primavera, verano y otoño. Los Diptera fueron bastante importantes en este aspecto en el mes de enero y en el de noviembre, mientras que sus larvas lo fueron especialmente en octubre. Por otro lado, los



Formicidae fueron un grupo con una biomasa relativa importante en los meses de febrero y abril. Algunos grupos de artrópodos no coprófagos y bastante escasos elevaron la proporción de biomasa atribuible a "otros" en enero (Dermaptera), abril (Hymenoptera no Formicidae), septiembre (Diplopoda), noviembre (Hymenoptera no Formicidae y larvas de Lepidoptera) y diciembre (Dermaptera).

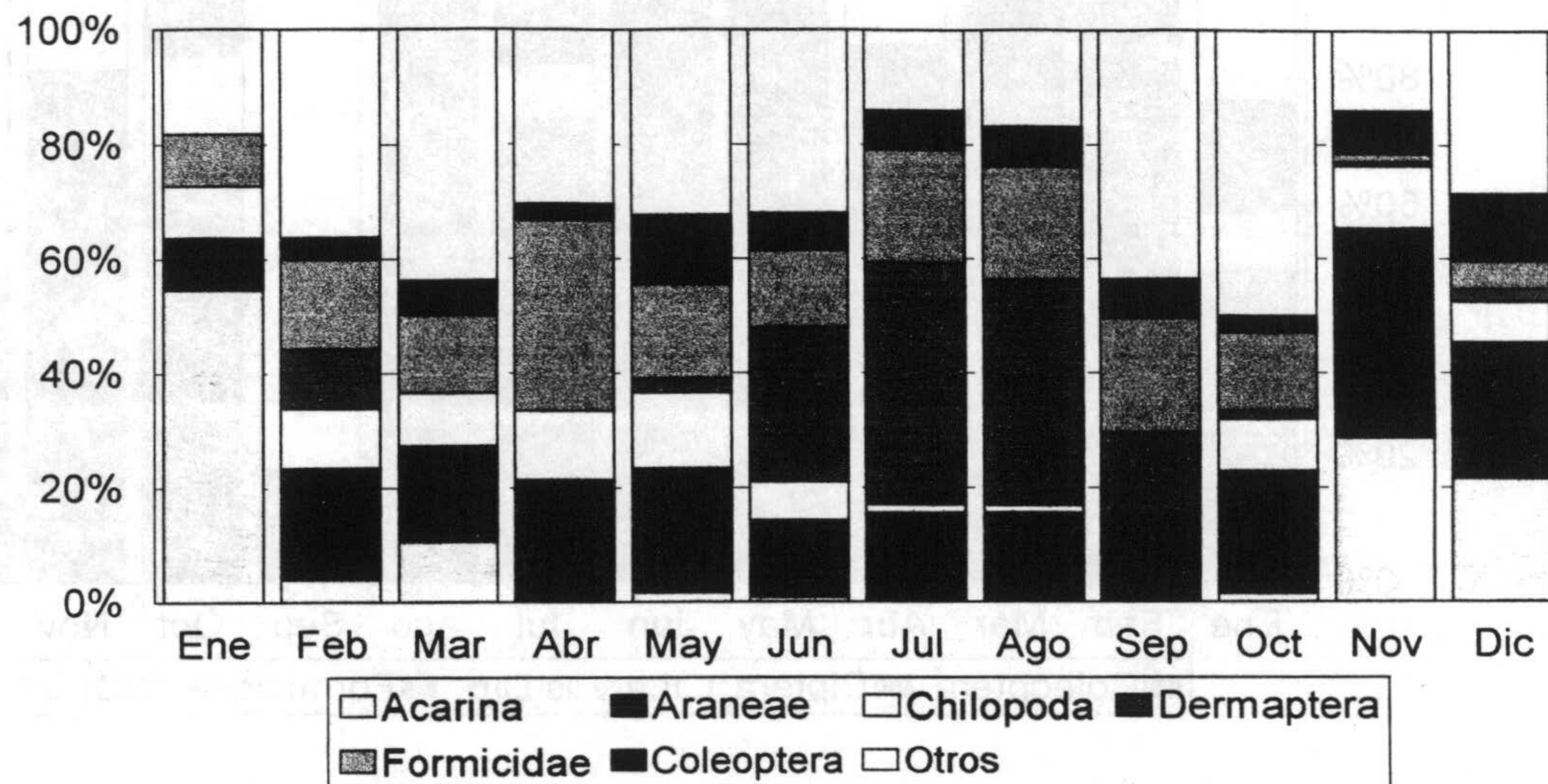


**Figura 4.18.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos del excremento a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de biomasa.

#### 4.3.5.4. Fauna sublapidícola

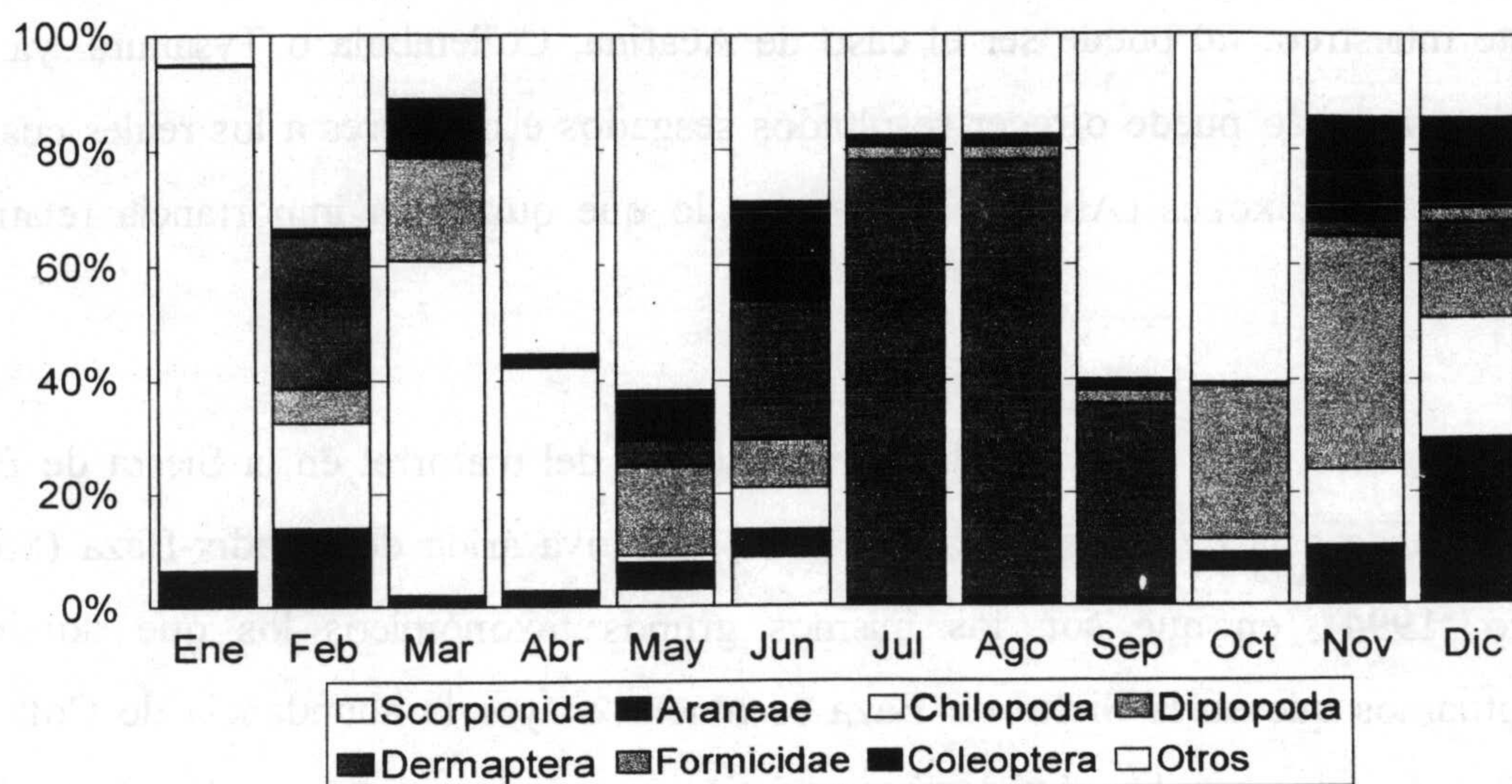
La contribución relativa de los taxones con respecto a la abundancia y biomasa totales en cada mes del año se muestra en las figuras 4.19 y 4.20, respectivamente. En general, dos grupos de quelicerados, ácaros y arañas, se mostraron bien representados en cuanto a abundancia en buena parte del año, destacando que en enero los ácaros constituyeron más de la mitad (54'5%) de los artrópodos bajo las piedras, siendo también abundantes en noviembre y diciembre, mientras que en los meses más cálidos su importancia se redujo notablemente. Las arañas constituyeron una de las principales fracciones de la fauna en la mayoría de los meses del año, y sólo en enero su importancia relativa fue menor del 10% del total (9'1%). Los Formicidae mantuvieron en líneas generales una importancia relativa bastante constante a lo largo del año, y sólo en los meses de noviembre a enero mostraron una disminución importante de su contribución. Grupos como Chilopoda, y sobre todo Dermaptera, fueron especialmente abundantes en

ciertos momentos del año (primavera en el caso de los quilópodos y verano en el de los dermápteros), para caer sus proporciones a niveles mínimos en el resto de los meses. Los coleópteros, por último, estuvieron en general pobremente representados en cuanto a la abundancia relativa bajo piedras en la mayor parte del año, y únicamente en los meses de mayo y diciembre alcanzaron una proporción superior al 10% (12'2% y 11'9%, respectivamente).



**Figura 4.19.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos sublapidícolas a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de abundancia.

En relación a la biomasa, los grupos que comprendieron buena parte del peso seco total fueron los miriápodos, Chilopoda y Diplopoda, que constituyeron una importante fracción sobre todo en los meses fríos, mientras que los Dermaptera fueron uno de los grupos que más biomasa representaron en los meses de verano bajo las piedras de la Sierra de Baza. Debido a su relativamente gran tamaño, algunos coleópteros contribuyeron a que la biomasa de este orden adquiriera cierta importancia relativa en meses concretos, como julio (16'4%), noviembre (17'9%) y diciembre (15'8%), aunque en general su contribución fue escasa, al igual que la de grupos relativamente abundantes, como Araneae y Formicidae, cuyas proporciones en este aspecto resultaron ser bastante bajas.



**Figura 4.20.** Contribución de los distintos taxones a la composición de la comunidad de artrópodos sublapidícolas a lo largo del año en la Sierra de Baza. Las barras expresan porcentaje de biomasa.

## 4.4. DISCUSIÓN

### 4.4.1. Composición de la comunidad e importancia de los Coleoptera

En la comunidad de artrópodos epigeos de la Sierra de Baza dominan grupos como Hymenoptera (sobre todo Formicidae), Diptera y Coleoptera. Esta composición no es muy diferente de la de otras localidades mediterráneas, en las que los mismos taxones son los que agrupan a la mayor parte de los artrópodos (Ascaso, 1985; González-Moliné, 1988; Sánchez-Piñero, 1994). En nuestro caso la enorme abundancia de Formicidae está relacionada con la caída ocasional de columnas de individuos pertenecientes al mismo hormiguero, mientras que el elevado número de capturas de Diptera, un grupo claramente no epigeo, parece estar influida por la atracción que ejerce el agua de las trampas sobre estos insectos. Esto mismo ocurre con los Hymenoptera (no Formicidae) y Lepidoptera, por lo que la importancia de estos artrópodos en la fauna del suelo está sin duda sobreestimada, como podemos deducir si comparamos estos resultados con otros obtenidos en áreas mediterráneas pero con trampas diseñadas para evitar la caída de insectos voladores (Ascaso, 1985). Por tanto, si tenemos en cuenta estas consideraciones, los Coleoptera aparecen como el grupo mejor representado en este sustrato. Al contrario, las abundancias de algunos grupos pueden estar subestimadas

en este muestreo, tal puede ser el caso de Acarina, Collembola o Tysanura, ya que el método empleado puede ofrecer resultados sesgados e inferiores a los reales cuando se trata de estos taxones (Ascaso, 1985), por lo que quizás su importancia relativa sea mayor.

De otro lado, la comunidad entomológica del matorral en la Sierra de Baza es muy parecida a la de áreas próximas, como la Hoya árida de Guadix-Baza (Sánchez-Piñero, 1994), en que son los mismos grupos taxonómicos los que dominan, si exceptuamos que en la Sierra de Baza es mucho mayor la abundancia de Collembola, relacionado esto con el carácter más restrictivo en cuanto a temperatura y humedad que ofrecen las zonas áridas para insectos de este tipo. En esta comunidad se pueden diferenciar dos grandes grupos de taxones: aquellos que son típicamente fitófagos, como Homoptera, Thysanoptera, Heteroptera, diversas familias de Coleoptera (Curculionidae y Chrysomelidae principalmente) o larvas de Lepidoptera, que están bastante bien representados en este sustrato, ya sea por su elevada abundancia o por su gran biomasa, y otros taxones que no son fitófagos pero que se desarrollan sobre las plantas, ya sea por encontrar en éstas un medio de mayor humedad que el suelo (Collembola), por ser depredadores de fitófagos (Araneae, Coccinellidae), o bien por utilizar las plantas como lugar de forrajeo durante el período de actividad, como Formicidae, a las que este comportamiento también les puede ser útil para conseguir refugios térmicos en días calurosos (Fernández-Escudero, 1994).

En el caso de la comunidad de artrópodos coprófilos, ésta está claramente dominada por taxones especialistas en el uso del excremento como recurso, si exceptuamos la notable aportación cuantitativa de los Formicidae, sobre todo Coleoptera y Diptera, como es habitual en este tipo de hábitat (Mohr, 1943; Sanders & Dobson, 1966; Desière & Thomé, 1977; Koskela & Hanski, 1977; Hanski & Koskela, 1979; Hanski, 1980b; Lobo, 1992), dadas las características propias del excremento como hábitat, que condicionan la necesidad de una elevada especialización morfológica, ecológica o etológica para su consumo. Sin embargo, el excremento actúa también como hábitat para grupos taxonómicos de comportamiento trófico más generalista, como Formicidae, que son capaces de explotar con cierta eficacia este recurso, y de hecho en nuestro estudio han sido el segundo grupo en abundancia, aunque su importancia se

reduce notablemente en cuanto a la biomasa. Algunos taxones, por otra parte, pueden encontrar en el excremento condiciones más propicias de humedad y temperatura en el interior de la boñiga, donde estos factores varían de forma diferente a como lo hacen en el exterior (Landin, 1961; Lumaret, 1975; Lobo, 1991), de modo que puede actuar como un refugio. Esto puede justificar la presencia de Collembola, Isopoda o Blattodea en las deposiciones de nuestro estudio. Algunos grupos depredadores son capaces de explotar la presencia de presas potenciales más o menos especializadas en el uso el excremento, y por esto se puede explicar la presencia de Araneae e incluso algún Chilopoda, aunque las capturas de este último grupo y de otros como Orthoptera, Heteroptera o Hymenoptera no Formicidae pueden considerarse como puramente accidentales.

El medio sublapidícola actúa como refugio eficaz para numerosas especies de artrópodos, de manera que órdenes muy distintos están representados bajo las piedras en la Sierra de Baza. No obstante, la incompatibilidad evidente que supone este hábitat con el desarrollo de alas, implica que una gran parte de los órdenes de insectos voladores no estén representados, o lo estén de manera accidental, bajo las piedras, siendo, por contra, grupos de artrópodos de hábitos terrestres e higrófilos, como los ácaros o los miriápodos, los que constituyen la mayor parte de los individuos sublapidícolas.

Sólo en las piedras los coleópteros se muestran como un grupo poco dominante, pero en los otros tres sustratos (suelo, matorral y excremento) los Coleoptera son uno de los grupos dominantes de la comunidad de artrópodos de la Sierra de Baza, ya que son muy abundantes en suelo, matorral y excremento. No obstante, algunos taxones son más abundantes en el suelo o en el matorral, o en ambos, en determinados meses del año (p.ej. Formicidae en el suelo, Aphidae y Collembola en el matorral). De esto se desprende la importancia que tiene el haber considerado como una característica fundamental de la comunidad el reparto de la biomasa total entre taxones, aspecto en el cual los Coleoptera aparecen como el grupo de mayor importancia en los tres sustratos, oscilando su contribución relativa entre el 38'29% de toda la biomasa en el matorral y el 82'05% en el excremento. Por tanto es posible inferir de nuestros resultados la enorme importancia que adquieren los Coleoptera en la Sierra de Baza, dada no sólo por su abundancia y su biomasa, sino también por la elevada diversificación que presentan tanto en especies como en nichos ecológicos. Esto hace de los Coleoptera una pieza clave en

el ecosistema, con total seguridad una de las que más, si no la que más, influye en su dinámica general. Por tanto, el estudio de la comunidad de Coleoptera es imprescindible para comprender cómo funciona todo el sistema, y es a este aspecto al que dedicaremos los siguientes capítulos de esta memoria.

#### **4.4.2. Variación temporal y espacial de la comunidad de artrópodos**

Las dos variables estudiadas, abundancia y biomasa de la comunidad de artrópodos, fluctúan de un modo parecido a lo largo del año en todos los sustratos, alcanzando máximos en general coincidentes con los meses más cálidos, al igual que ocurre si consideramos únicamente a los Coleoptera, lo que podría indicar que los distintos factores ambientales en diferentes épocas condicionarían de un modo semejante las dinámicas de los distintos taxones en cuanto a su abundancia absoluta (y por tanto a su biomasa). La falta de correlación significativa entre la variación de la biomasa de artrópodos y de coleópteros a lo largo del año bajo las piedras se debe exclusivamente a la presencia en el mes de octubre de varios ejemplares de Diplopoda que elevan notablemente la biomasa total, y no a la existencia de tendencias distintas en ambos casos. Los cambios más suaves en la abundancia de la artropodofauna sublapidícola a lo largo del año posiblemente estén relacionados con la mayor estabilidad de un medio mucho más protegido de las condiciones exteriores como es la superficie inmediatamente por debajo de la piedra, que suele presentar unas condiciones bastante amortiguadas en cuanto a temperatura (Fernández-Escudero, 1994).

Si consideramos la variación de abundancia y biomasa a lo largo del año expresada como porcentaje sobre el total, observamos que hay grupos que cambian claramente su relación de dominancia según la época del año, lo que nos indica un cierto grado de reemplazamiento de taxones en la escala temporal, y por tanto las relaciones que se establecen en el seno de la comunidad de artrópodos (depredador-presa o competitivas) seguramente deben ser cualitativamente distintas en los distintos meses del año, de forma que las posibles perturbaciones que sufra el hábitat influirán de modos distintos sobre la comunidad de artrópodos en diferentes momentos, y posiblemente el efecto se pueda transmitir a otros niveles de la red. Lamentablemente carecemos de estudios sobre estos aspectos, pero para un correcto manejo y control de los espacios

naturales sería deseable desarrollar diseños experimentales encaminados a dilucidar esos efectos.

Pero quizás más evidente, y por tanto más fáciles de estudiar, son los efectos que se pueden derivar de perturbaciones localizadas no ya temporalmente, sino espacialmente. En la Sierra de Baza en todos los casos analizados, es decir, abundancias y biomásas en suelo, en vegetación y en excremento, las distribuciones de frecuencia de los diferentes taxones son significativamente diferentes entre estaciones de muestreo, y también en los cuatro sustratos las asociaciones deducidas de los dendrogramas construidos a partir de las abundancias relativas son bastante claras. Estos hechos sugieren la existencia de diferencias notables entre los distintos puntos muestreados en la Sierra de Baza, lo que sin duda se explica por la elevada heterogeneidad del hábitat. Las asociaciones muy nítidas que se obtienen en el caso de las faunas epigea y coprófila entre las estaciones de muestreo en las que domina el matorral (SB1, SB4 y SB9), al igual que entre aquellas en las que domina el bosque (principalmente SB3 y SB5), parecen indicar que el tipo de hábitat es un factor crucial en la organización de las comunidades de artrópodos en la Sierra de Baza, permitiendo o impidiendo cada tipo fisionómico de paisaje la presencia de distintos grupos de artrópodos, independientemente del sustrato que consideremos. Sin embargo hay que tener en cuenta además que en un sustrato relativamente complejo, como es el matorral, compuesto por diferentes especies vegetales que no necesariamente han de ser iguales para los artrópodos, la heterogeneidad se puede ver multiplicada, como de hecho se puede deducir de las asociaciones que aparecen entre los puntos de muestreo en las matas, en las que la naturaleza de la planta posiblemente influya en que, por ejemplo, la estación SB5 se aleje claramente de las demás, y que estaciones tan alejadas altitudinalmente y diferentes desde el punto de vista de la formación vegetal dominante, como SB3 y SB8 se muestren más próximas entre sí que con cualesquiera de las otras.

Todos estos aspectos serán tratados con mucho más detalle en los siguientes capítulos para el caso concreto de los coleópteros, objeto principal de estudio de esta memoria, pero las implicaciones inmediatas que se deducen de tales diferencias en las comunidades de artrópodos estriban en la necesidad de considerar la heterogeneidad ambiental y faunística a escala espacial local y a escala temporal, para obtener de este

modo conclusiones más generales que permitan comprender los distintos factores que condicionarán la dinámica general de las poblaciones a escala paisajística y a largo plazo, que es a la que se deberían desarrollar habitualmente los programas de manejo y conservación de espacios naturales.





**CAPÍTULO 5**  
**LA COMUNIDAD DE COLEÓPTEROS**

LA COMUNIDAD DE COLEGIADOS  
CAPÍTULO 2

## 5.1. INTRODUCCIÓN

Los coleópteros son uno de los órdenes de artrópodos mejor representados en la fauna de numerosas comunidades biológicas terrestres, siendo importantes tanto como componentes de la artropodofauna epigea, como integrantes de las comunidades de artrópodos asociados a la vegetación, y son parte fundamental de las comunidades de artrópodos vinculadas con distintos tipos de materia orgánica en descomposición, entre los que el excremento de herbívoro es un excelente ejemplo.

La importancia de la fauna epigea en distintas zonas del planeta varía de acuerdo a la cantidad de suelo libre de vegetación, de manera que en las regiones tropicales la comunidad entomológica del suelo suele ser menos rica y abundante que la del dosel, mientras que en suelos más desérticos y con escasa o nula cobertura vegetal, la comunidad epigea está muy bien desarrollada, al igual que en ambientes tan restrictivos para la vegetación como los polares (Convey & Lewis, 1997). En las comunidades mediterráneas de artrópodos el suelo es un importante sustrato para la entomofauna, y en ellas los Coleoptera son uno de los órdenes de mayor importancia tanto en abundancia como en biomasa destacando Tenebrionidae y Carabidae como familias más representativas (Ascaso, 1985; González Moliné, 1988; Sánchez-Piñero, 1994). La mayoría de los estudios realizados sobre estos grupos en zonas del sur ibérico han sido sobre todo faunísticos, como los de Español (1954), Cobos (1954a, 1954b), Cárdenas Talaverón & Bujalance (1985) y Sánchez-Piñero *et al.* (1992) sobre Tenebrionidae, o Cárdenas Talaverón & Bach (1985, 1988, 1989a, 1990) sobre Carabidae, y algunos otros han estudiado la estructura de la comunidad (Sánchez-Piñero, 1994) o aspectos concretos de la ecología de Tenebrionidae y Carabidae (Cárdenas Talaverón & Bach, 1986, 1989b; Sánchez-Piñero & Gómez, 1995).

La vegetación, en segundo lugar, es otro sustrato fundamental como soporte de buena parte de la diversidad de artrópodos. Tal soporte se produce por el aprovechamiento que de las plantas hacen numerosos grupos de artrópodos, ya sea para alimentación, para protección frente a las adversidades climáticas o frente a depredadores, como un sustrato para realizar la puesta, o como cazadero en el que se

concentran las presas potenciales. La importancia de la fauna asociada a la vegetación varía según la cantidad y calidad de especies vegetales, y la diversidad y complejidad de la comunidad de artrópodos están por lo habitual directamente relacionadas con la heterogeneidad y complejidad de la comunidad vegetal. En este sentido, las comunidades vegetales tropicales, con su enorme diversidad y multitud de tipos de hábitats y microhábitats, albergan comunidades entomológicas enormemente diversas (Janzen *et al.*, 1976; Basset *et al.* 1992; Guilbert *et al.*, 1995; Vandermeer & Perfecto, 1997), que de hecho deben constituir la mayor parte de la biodiversidad total, pero incluso las escasas matas de zonas áridas presentan una entomofauna considerablemente importante (Sánchez-Piñero, 1994), siendo vitales como refugio para una comunidad sometida a duras condiciones ambientales. Las comunidades vegetales mediterráneas ocupan y definen buena parte de los ecosistemas, estando muy bien adaptadas a la dureza y estacionalidad del clima, al mismo tiempo que bastante diversificadas, apareciendo como un sustrato capaz de contener una alta biodiversidad, entendida como un elevado número de taxones interactuando de múltiples formas. Los Coleoptera son, en este aspecto, uno de los grupos más notables de las comunidades asociadas a la vegetación en ambientes mediterráneos próximos a nuestra zona de estudio (Sánchez-Piñero, 1994; González-Megías, en prep.), destacando familias fitófagas, como Chrysomelidae o depredadoras, como Coccinellidae, si bien pocos son los estudios en los que se ha ido más allá de listados faunísticos más o menos profundos (Pardo Alcaide, 1954; Roudier, 1954; Daccordi & Petitpierre, 1977), siendo muy escasos aquellos en los que se han tratado aspectos distintos, como el trofismo y la fenología (Vela & Bastazo, 1985) o las relaciones más complejas que se producen en el seno de la comunidad (Sánchez-Piñero, 1994).

En tercer lugar, y en cuanto a la fauna coprófila, ésta es general es muy rica en especies, entre las cuales, además de bacterias, protozoos, hongos, nematodos que se alimentan de los anteriores (Sudhaus, 1981), y otros taxones, destacan los artrópodos, mayoritariamente insectos. Dentro de estos últimos sobresalen dos órdenes principales, los dípteros y los coleópteros (Desiére & Thomé, 1977; Hanski, 1980b; Hanski & Koskela, 1979; Koskela & Hanski, 1977; Lobo, 1992; Mohr, 1943; Sanders & Dobson, 1966). Con respecto a los coleópteros coprófagos y coprófilos, estos forman un grupo de especies bien definido, fácilmente estudiable por sí mismo, debido a que las interacciones que se producen dentro de la comunidad de coleópteros suelen estar bastante bien definidas, mientras que las

que ocurren entre estos y otros taxones son menos relevantes, salvo quizás con los dípteros, pero en este caso son los coleópteros los que afectan a las poblaciones de dípteros al depredar sobre sus larvas y sus huevos, pero muy raramente se da lo contrario (Hanski, 1991a). Por otra parte, dentro de la comunidad de coleópteros coprófilos, las relaciones que se establecen entre las especies, principalmente competitivas, son extremadamente interesantes, por cuanto es posible que den lugar a estrategias reproductoras y conductas que hacen posible la coexistencia de un gran número de especies.

La cantidad y variedad de coleópteros coprófagos y coprófilos es enorme, incluso en zonas del planeta donde la diversidad entomológica no es muy elevada, como el norte de Europa (Hanski, 1980b), o en zonas áridas cálidas, donde la diversidad de coleópteros coprófilos es también muy elevada (Schoenly, 1983; Sánchez-Piñero, 1994). Tal diversidad es una característica de hábitats efímeros y parcheados, la mayoría de los cuales soportan una gran cantidad de formas de vida distintas; esto aumenta la importancia de investigar este tipo de sistemas en orden a conocer y conservar la diversidad específica (Hanski, 1987).

En este sentido, los estudios de la composición faunística y de las relaciones entre especies de las comunidades locales de coleópteros coprófilos en Europa son bastante abundantes (p.ej.: Hanski, 1980b; Holter, 1982; Lumaret, 1983; Lumaret & Kirk, 1987, 1991; Hanski, 1991b; Wassmer, 1994, 1995), al igual que en la Península Ibérica (p.ej.: Galante, 1978, 1983; Ávila, 1984; Blanco, 1985; Fernández-Sigler, 1986; Ávila & Pascual, 1986, 1987, 1988a, 1988b, 1989; Ávila & Sánchez-Piñero, 1988, 1989, 1990; Ávila *et al.*, 1988; Galante *et al.*, 1989; Galante & Stebnicka, 1993; Hidalgo & Cárdenas, 1994; Lobo, 1992; Menéndez & Gutiérrez, 1996; Lobo *et al.* 1997), a pesar de lo cual existen aún extensas regiones ibéricas en las que el inventario de especies está muy pobremente conocido.

Por último, otro aspecto del hábitat que contribuye en gran manera a aumentar la complejidad aumentando la cantidad de microhábitats y refugios posibles es la cantidad y el tipo de piedras de que disponen los organismos en un determinado biotopo. Las piedras pueden actuar como refugios eficaces para organismos proclives a verse afectados por las condiciones climáticas adversas, o bien como lugares mejor protegidos contra depredadores, y numerosos grupos de artrópodos están más o menos especializados en la utilización eficaz de este recurso, por ejemplo escorpiones, arañas,

quilópodos, apterigotas, hormigas y numerosos coleópteros. Las ventajas que confieren las piedras son indudables desde el punto de vista térmico, ya que constituyen un mecanismo amortiguador de las temperaturas extremas, tanto de las altas como de las bajas (Fernández-Escudero, 1994), permitiendo a los artrópodos mantener su actividad vital aún cuando las condiciones externas son muy adversas. Por otra parte, la mayor o menor adversidad de las condiciones externas depende del medio abiótico que consideremos, de los cuales los ambientes de alta montaña y los estepáricos son sin duda de los más restrictivos en el área mediterránea. Ambos están sometidos a una fuerte estacionalidad que genera condiciones muy duras durante buena parte del año, ya sea por la presencia constante de nieve en la alta montaña, o por las extremadas sequía y oscilación térmica en las estepas. Estudios recientes han tratado de cómo los artrópodos sobreviven en ambientes de este tipo en las proximidades de nuestra zona de estudio, en concreto en Sierra Nevada con el formícido *Proformica longiseta* (Fernández-Escudero, 1994) y en la Hoya de Guadix y Baza con diversos grupos de coleópteros (Sánchez-Piñero, 1994), concluyendo ambos que la utilización de refugios térmicos como piedras, ranuras, galerías o sombras, es una estrategia eficaz. Sin embargo carecemos de estudios, siquiera meramente descriptivos, sobre cómo se articula la comunidad de artrópodos de este medio tan peculiar, mucho menos sobre las relaciones ecológicas que se dan entre los taxones que allí conviven. Consideramos que el estudio de la artropodofauna en general y de la coleopterofauna en particular de la Sierra de Baza estaría seriamente mutilado sin considerar este sustrato, más aún cuando en este marco se ofrecen condiciones que en algunos casos rozan los límites de restricción comentados más arriba, ya sea en las zonas centrales de la sierra, que podemos calificar de alta montaña, o en las partes basales, que merecerían calificarse de prestepáricas o al menos muy secas.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, los objetivos de este capítulo son los de estudiar y describir la composición de la comunidad de Coleoptera en cuatro sustratos de la Sierra de Baza: fauna del suelo, del matorral, asociada a excremento de herbívoro y sublapidícola. Además, se llevará a cabo un estudio de la corología de las especies en los cuatro sustratos, para cuantificar de esta manera el posible grado de endemismo de taxones en la Sierra de Baza, aspecto destacable a tener en cuenta en el diseño de cualquier técnica de conservación y manejo de espacios naturales.

## 5.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Los métodos generales de muestreo y análisis de las muestras son los mismos que ya han sido descritos en el capítulo 3, por tanto aquí nos centraremos en la descripción de los métodos utilizados para la descripción de otros aspectos no meramente faunísticos de la comunidad.

La categoría corológica se ha establecido para algunos grupos de Coleoptera, sobre todo de aquellos más abundantes y que serán utilizados para posteriores análisis en los capítulos siguientes. Esto se ha llevado a cabo de acuerdo con diferentes fuentes bibliográficas consultadas.

En Tenebrionidae se ha utilizado la información disponible en Español (1944, 1948, 1954, 1959, 1960a, 1960b, 1961a, 1961b y 1961c), Español & Viñolas, 1987, Cobos (1987), y Viñolas (1986, 1990). Para los Carabidae la información se ha recogido de Pérez Zaballos (1982, 1983, 1986a y 1986b), Zaballos (1987), Cárdenas-Talaverón & Bach-Piella (1988), Vázquez *et al.* (1990) y Cobos, (1987). La categoría corológica de los Buprestidae ha sido establecida según el criterio de Cobos (1986).

En cuanto a la distribución geográfica de las especies de Scarabaeoidea coprófilos de la Sierra de Baza, hemos resumido los distintos patrones de distribución según Martín-Piera (1984), Baraud (1992), Lumaret (1978), Dellacasa (1983) y Ruiz *et al.* (1994) en cinco categorías corológicas habitualmente utilizadas en este tipo de fauna (Ruano-Marco *et al.*, 1988; Lobo, 1992).

En los casos en los que todas las especies de una misma familia han quedado descritas hasta el nivel específico, se expresa el porcentaje de especies en cada categoría taxonómica. En los casos en los que han quedado especies innominadas esto es imposible, por tanto se ofrece la categoría taxonómica de aquellas especies que hemos podido determinar completamente.

## 5.3.RESULTADOS

### 5.3.1.COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

#### 5.3.1.1.COLEOPTERA EPIGEOS

Los muestreos de la fauna epigea han proporcionado capturas de 2.398 especímenes de Coleoptera, pertenecientes a 47 familias (Tab.5.1). La distribución de frecuencias de las especies capturadas mediante trampas de caída está claramente desplazada de la distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $p < 0'01$ ), mostrando la existencia de unas pocas especies relativamente abundantes (*Asida segurensis*, *Anthaxia corsica*, *Psilotrix* sp.) y una mayoría de especies con abundancias relativas menores del 1% (Fig.), resultando una distribución que se ajusta bastante bien al modelo de distribución de las series logarítmicas. La cuantificación de la distribución de frecuencias de las distintas familias (Fig.5.1) indica que tres de ellas (6'38%) comprendieron más de la mitad de la abundancia total de coleópteros (54'34%). Estas familias fueron Tenebrionidae (23'27%), Buprestidae (18'06%) y Curculionidae (13'01%). Otro grupo de familias puede definirse con aquellas que presentaron una abundancia relativa entre el 5% y el 10% del total, estando constituido por otras tres familias (6'38%) que agruparon en conjunto al 20'86% de todos los coleópteros: Carabidae (8'42%), Staphylinidae (7'21%) y Dasytidae (5'21%). El resto de las familias presentaron abundancias relativas menores, habiéndose encontrado 17 familias (36'17%) con abundancias relativas entre el 1% y el 5% (entre ellas estuvieron Nitidulidae, 4'05%, Anthicidae, 3'25%, Meloidae, 2'59%, Aphodiidae, 1'96% y Chrysomelidae, 1'84%), y un último grupo, constituido por el resto de las familias (24, 51'06%) con abundancias relativas menores del 1%. Debe hacerse notar que un 4'96% de todas las capturas de Coleoptera correspondieron a larvas.

Las proporciones relativas sufren un severo cambio cuando analizamos la biomasa, de modo que Tenebrionidae triplicó su importancia (62'72%), mientras que las otras dos familias más abundantes la redujeron notablemente, concentrando los Buprestidae y los Curculionidae sólo el 1'83% y el 2'61% de toda la biomasa,



respectivamente. Meloidae, familia poco abundante, significó el 12'54% de la biomasa, mientras que Carabidae representó el 9'99%. Otros grupos con reducida contribución relativa a la biomasa de Coleoptera fueron Scarabaeidae (2'84%), Staphylinidae (1'88%), Chrysomelidae (0,38%) y Aphodiidae (0'20%). Las larvas supusieron un 0'74% de la biomasa.

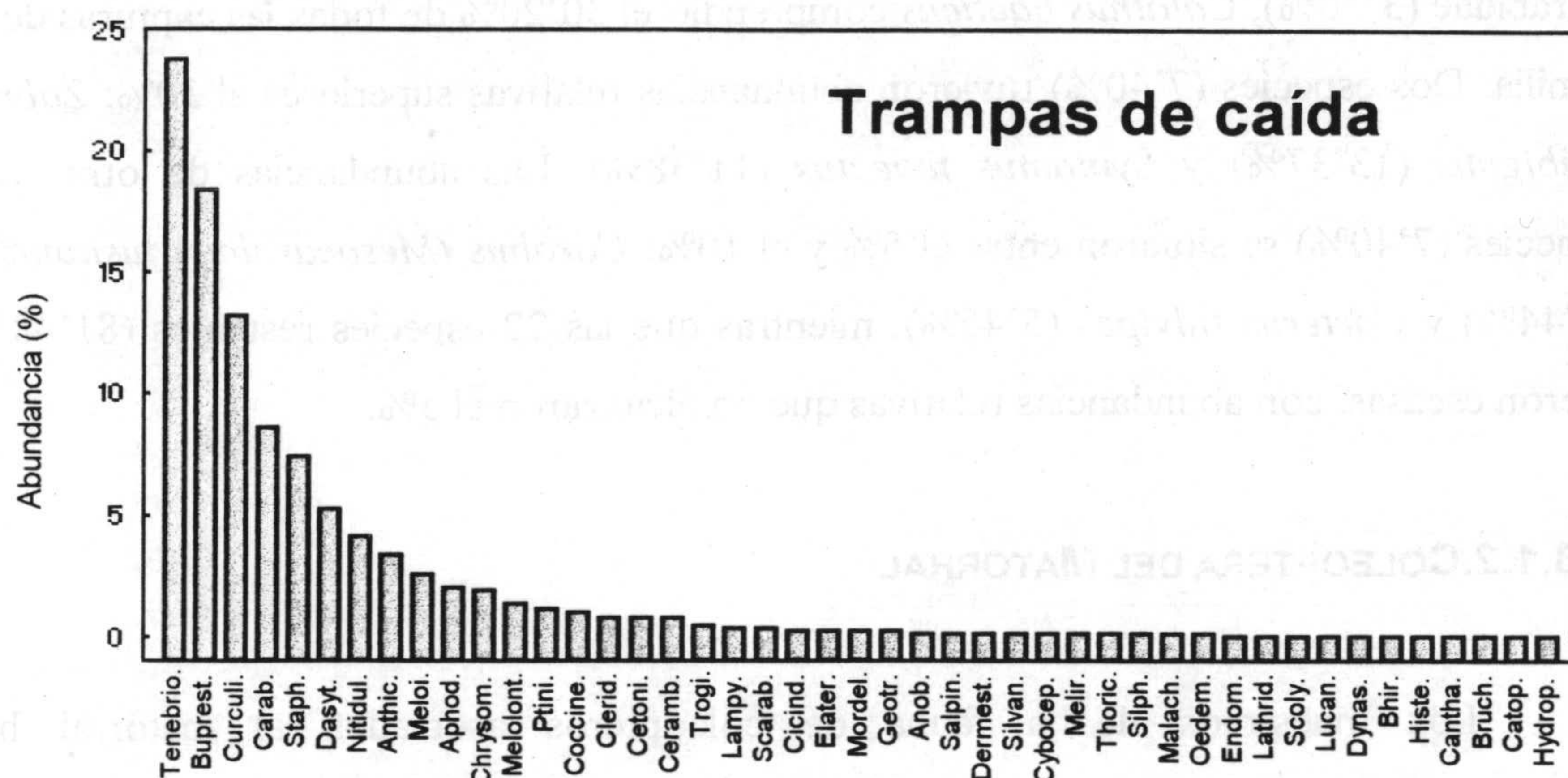


Figura 5.1. Abundancia relativa de las distintas familias colectadas con trampas de caída durante todo el período de muestreo.

Entre los Tenebrionidae, una especie (4'35%), *Asida (Globasida) segurensis*, fue especialmente abundante, constituyendo el 20'25% de las capturas de esta familia. Por encima del 10% de la abundancia total de tenebriónidos se encontró un grupo de dos especies (8'70%), *Pimelia integra*, con el 14'87% y *Asida (Globasida) cincta frigida*, con el 12'37%. Otro grupo de especies (3, 13'04%) apareció con abundancias entre el 5% y el 10%: *Pimelia monticola* (9'67%), *Asida (Planasida) lencinae* (9'50%) y *Tentyria incerta* (9'50%), quedando todas las demás especies (17, 73'91%) con abundancias menores al 5% del total.

Entre los Buprestidae la distribución de frecuencias mostró también la presencia de una especie (4'55%) muy abundante, *Anthaxia corsica carmen*, con más de la tercera parte de la abundancia total de esta familia (35'57%). Tres especies (que constituyeron el 13'64% de las especies) alcanzaron abundancias próximas al 10%: *Anthaxia (Anthaxia)*

*marmottani hispanica* (10'62%), *Acmaeodera nigellata* (8'77%) y *Anthaxia* sp1 (8'31%). Con una abundancia menor, próxima al 6% aparecieron 2 especies (9'09%): *Acmaeodera bipunctata* (6'93%) y *Acmaeodera rubromaculata* (6'69%), mientras que el resto de especies (16, 72'73%) no alcanzaron el 5% de la abundancia total.

Al igual que entre los Tenebrionidae y los Buprestidae, una única especie de Carabidae (3'70%), *Calathus baeticus* comprendió el 30'20% de todas las capturas de la familia. Dos especies (7'40%) tuvieron abundancias relativas superiores al 10%: *Zabrus ambiguus* (13'37%) y *Syntomus foveatus* (11'38%). Las abundancias de otras dos especies (7'40%) se situaron entre el 5% y el 10%: *Carabus (Mesocarabus) lusitanicus* (6'44%) y *Carterus fulvipes* (5'45%), mientras que las 22 especies restantes (81'48%) fueron escasas, con abundancias relativas que no alcanzaron el 5%.

### 5.3.1.2. COLEOPTERA DEL MATORRAL

Los muestreos de la fauna de coleópteros asociados al matorral han proporcionado 654 especímenes capturados, pertenecientes a 22 familias que se muestran en la tabla 5.2. La distribución de abundancias de las diferentes familias de coleópteros colectadas muestra unas pocas familias abundantes, mientras que la mayoría de ellas suponen porcentajes muy bajos de individuos respecto del total (Fig.5.2). Fueron especialmente abundantes tres familias, que constituyeron casi las dos terceras partes (65'34%) de todas las capturas: Curculionidae (24'92%), Coccinellidae (24'77%) y Meliridae (15'65%). Otras familias más o menos abundantes fueron Chrysomelidae (6'12%), Nitidulidae (4'56%) y Salpingidae (4'10%), mientras que el resto de las familias se mostraron menos abundantes, con 9 familias (40'91% de las familias) con abundancias relativas menores del 1%.

### 5.3.1.3. COLEOPTERA COPRÓFILOS

Mediante las trampas cebadas con excremento se capturó un total de 2.758 especímenes de coleópteros, pertenecientes a 16 familias (Tab.5.3). En términos de abundancia relativa, el desequilibrio existente entre las familias más abundantes y las demás fue muy marcado (Fig.5.3). La familia mejor representada fue Staphylinidae con el

62'83% de todas las capturas, seguida de Scarabaeidae (13'92%), Histeridae (8'27%) y Aphodiidae (7'03%). Estas cuatro familias agruparon al 92'05% de todos los Coleoptera coprófilos capturados. El resto de las familias aparecieron con abundancias mucho menores, y salvo Hydrophilidae (4'06%) y Silphidae (1'16%), no alcanzaron el 1% de la abundancia total. Entre las familias de escasa representación destaca el hecho de que varias de ellas pertenecen a grupos saprófagos u omnívoros, como Ptinidae, Anthicidae o Tenebrionidae, necrófagos, como Silphidae, o incluso fitófagos, como Buprestidae y Curculionidae.

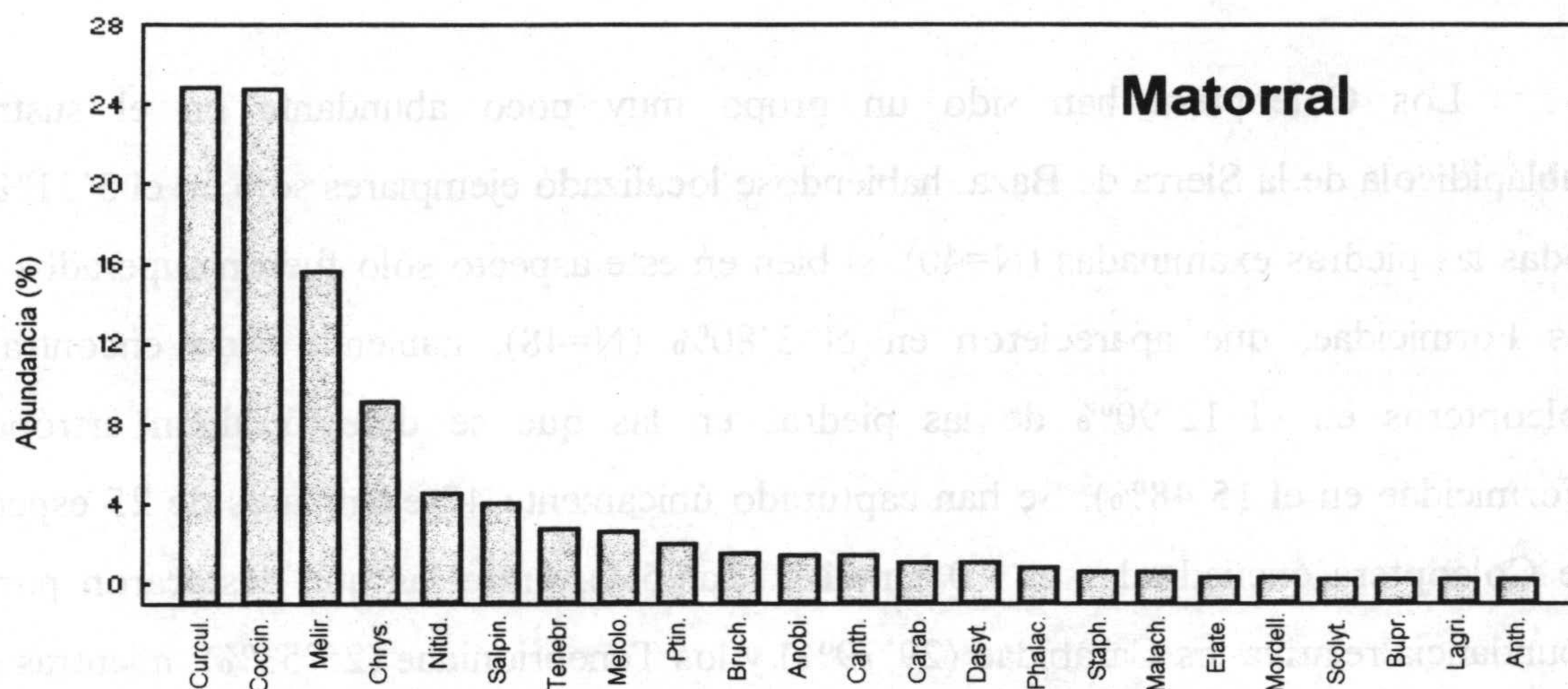


Figura 5.2. Abundancia relativa de las distintas familias colectadas en el matorral durante todo el período de muestreo.

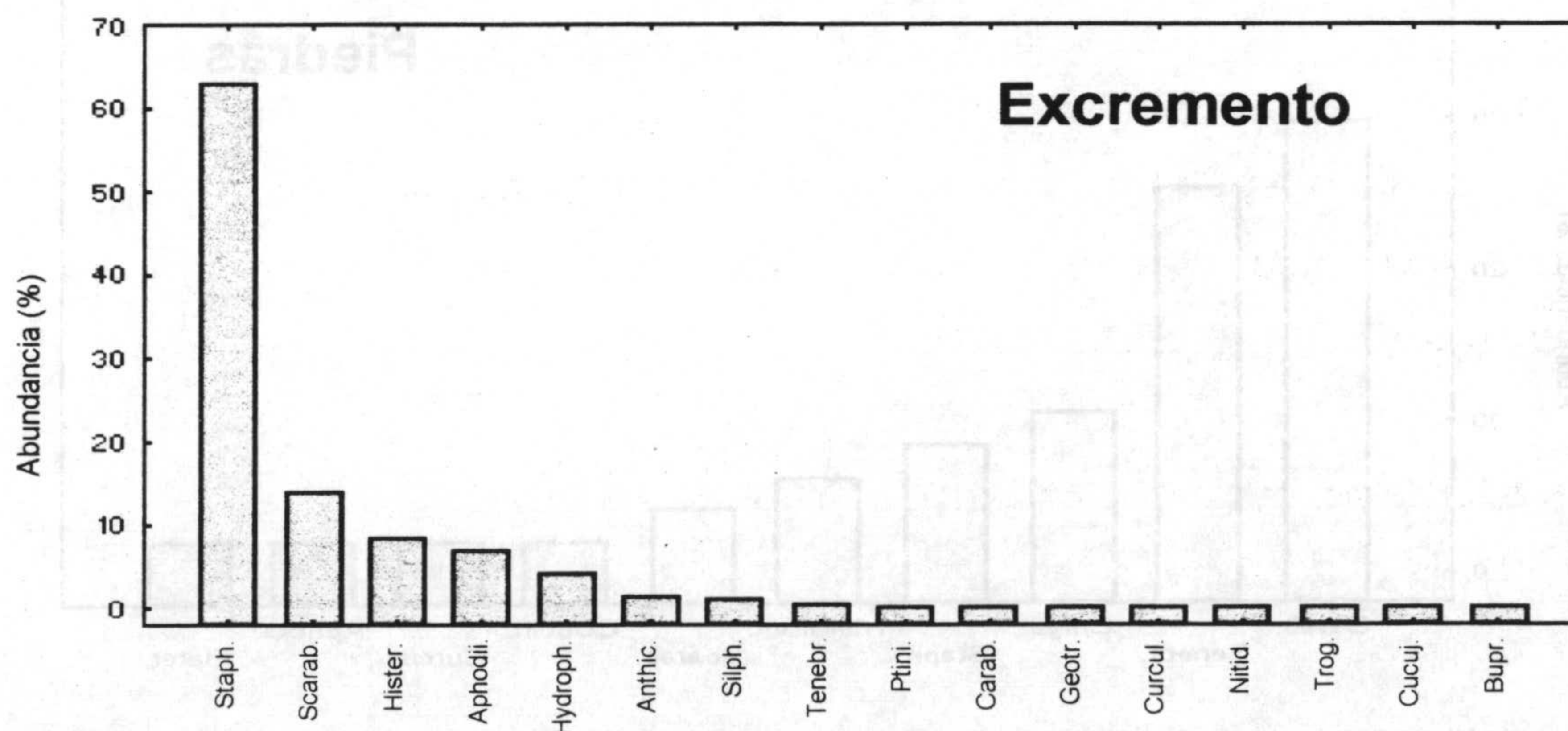
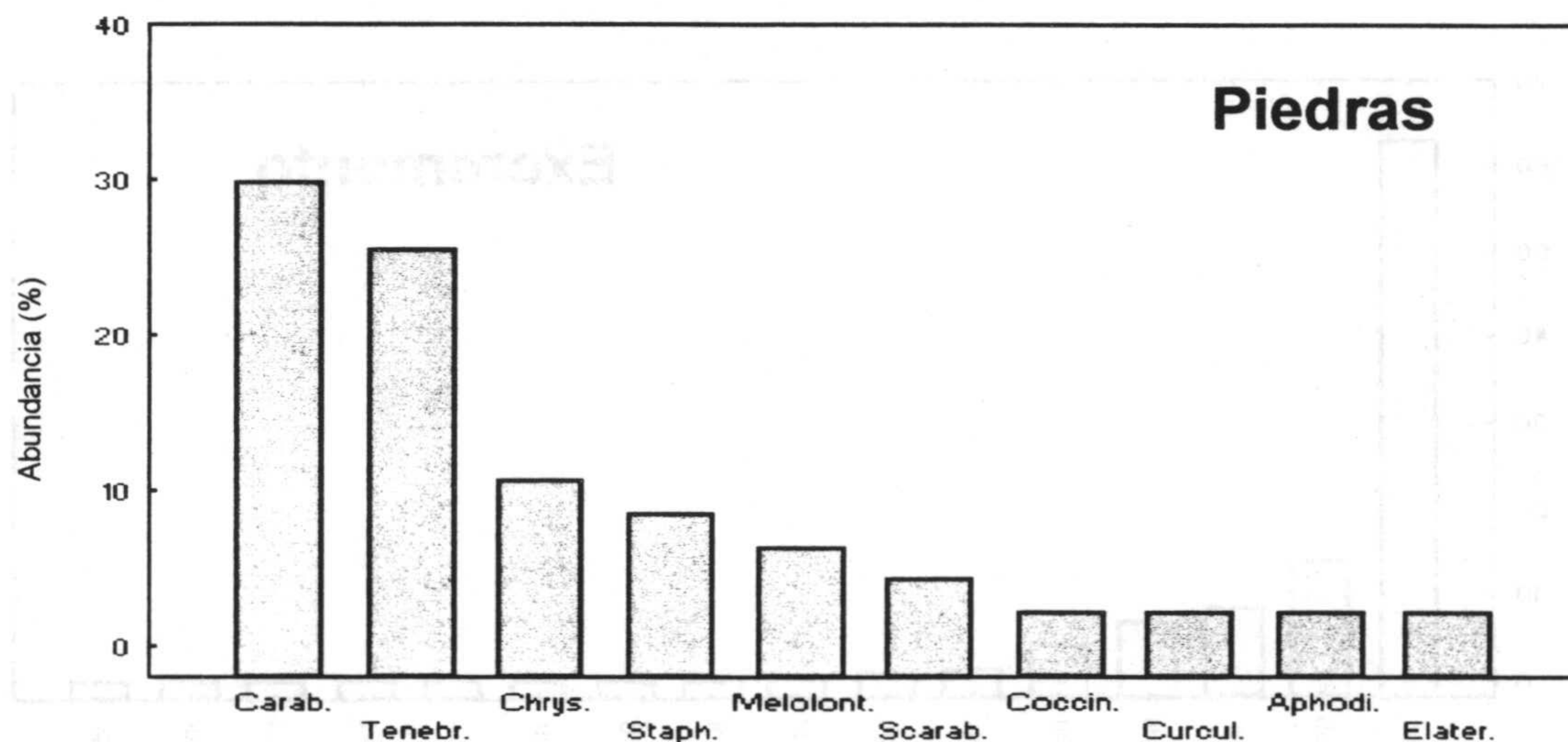


Figura 5.3. Abundancia relativa de las distintas familias colectadas con trampas de excremento durante todo el período de muestreo.

En cuanto a la biomasa, sin embargo, las relaciones de dominancia variaron con respecto a las encontradas en cuanto a la abundancia, siendo en este caso Scarabaeidae la familia que acumuló la mayor parte de la biomasa de los Coleoptera, con el 56'83%, tras la cual estuvieron las familias Staphylinidae (14'71%), Tenebrionidae (6'94%), Histeridae (5'76%) y Aphodiidae (4'34%), de modo que estas cinco familias supusieron el 88'58% de toda la biomasa.

#### 5.3.1.4. COLEOPTERA SUBLAPIDÍCOLAS

Los Coleoptera han sido un grupo muy poco abundante en el sustrato sublapidícola de la Sierra de Baza, habiéndose localizado ejemplares sólo en el 3'31% de todas las piedras examinadas (N=40), si bien en este aspecto sólo fueron superados por los Formicidae, que aparecieron en el 3'80% (N=48), habiendo sido encontrados coleópteros en el 12'90% de las piedras en las que se detectó algún artrópodo (Formicidae en el 15'48%). Se han capturado únicamente 47 ejemplares de 25 especies de Coleoptera encuadradas en 10 familias (Tab.5.4), entre las que destacaron por su abundancia relativa los Carabidae (29'79%) y los Tenebrionidae (25'53%), mientras que el resto de familias estuvieron peor representadas en este sustrato, debiéndose destacar sin embargo la abundancia relativa de Chrysomelidae (10'64%) (Fig.5.4).



**Figura 5.4.** Abundancia relativa de las distintas familias colectadas bajo piedras durante todo el período de muestreo.

**Tabla 6.1.** Lista de especies capturadas en las trampas de caída durante todo el período de muestreo. Se muestra el número de capturas por punto de muestreo. El asterisco significa que se colectó en muestreo directo. El doble asterisco junto al nombre de la especie significa que se realizaron capturas directas en otras localidades de la Sierra de Baza. En las dos últimas filas, abundancia total y número de taxones, sólo se incluyen los datos de los muestreos cuantitativos y que fueron utilizados en los análisis posteriores.

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<b>Carabidae</b>										
<i>Carabus (Mesocarabus) lusitanicus</i> F. <i>helluo</i> Brenn	1	-	-	-	2	3	-	3	-	9
<i>Carabus (Mesocarabus) lusitanicus</i> F. <i>latus</i> Gyb.	2	-	2	-	-	-	-	-	-	4
<i>Zabrus ambiguus</i> Ramb.	-	-	-	-	-	9	3	15	-	27
<i>Laemostenus (Pristonychus) baeticus</i> Rambur	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Orthomus barbarus expansus</i> Mateu	2	2	-	-	-	-	-	-	10	14
<i>Calathus baeticus</i> Rambur	-	-	1	-	2	27	6	25	-	61
<i>Calathus granatensis</i> Vuillefroy	-	-	6	-	-	-	-	1	-	7
<i>Harpalus serripes</i> Quens.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Harpalus wagneri</i> Shaub.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Trymosternus cordatus sagrensis</i> Mateu	-	-	1	-	-	-	6	1	-	8
<i>Microlestes abeillei</i> Bris.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Microlestes holdhausi chobauti</i> Jean.	-	-	-	-	1	2	1	4	-	8
<i>Cryptophonus tenebrosus</i> Dej.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Iberodinodes baeticus</i> Ramb.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Amara (Amara) eurynota</i> Putz.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Amara (Paracolia) simplex</i> Dej.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Amara (Camptocelia) brevis</i> Dej.	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<i>Amara (Leiocnemis) cottyi</i> Coq.	-	1	-	-	-	-	-	-	2	3
<i>Syntomus foveatus</i> Foure	-	-	-	-	-	8	9	5	1	23
<i>Syntomus fuscomaculatus</i> Motsch.	-	-	-	-	1	-	1	-	-	2
<i>Leistus spinibarbis</i> F.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2
<i>Cymindis lineola</i> Duft.	-	1	-	-	-	-	-	-	6	7
<i>Paradromius linearis</i> (Ol.)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Styracoderus atramentarius</i> Rosh.	-	-	-	-	-	1	-	1	-	2
<i>Carterus fulvipes</i> Latr.	-	-	-	-	-	-	-	11	-	11
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<b>Cicindelidae</b>										
<i>Cicindela maroccana</i> F.	5	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<b>Hydrophilidae</b>										
<i>Cercyon quisquilius</i> Linnaeo	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Histeridae</b>										
<b>Silphidae</b>										
<i>Tanathophilus rugosus</i> (L.)	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2
<b>Catopidae</b>										
<b>Staphylinidae</b>										
	3	3	27	6	6	77	33	16	2	173
<b>Lampyridae</b>										
	-	-	1	4	-	2	-	1	-	8
<b>Cantharidae</b>										
	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Malachiidae</b>										
<i>Malachius</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Malachius viridis</i> Fabricius	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Salpingidae</b>										
	-	-	2	-	1	-	-	-	-	3
<b>Meliridae</b>										
	-	-	1	-	1	-	-	-	-	2

Tabla 6.1. Continuación

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<b>Dasytidae</b>										
<i>Psilotrix</i> sp.	49	3	24	40	-	-	-	6	-	122
<i>Henricopus</i> sp.	-	-	-	-	-	2	-	1	-	3
<b>Cleridae</b>										
<i>Trichodes leucopsideus</i> Ol.	-	-	2	-	-	-	2	14	1	19
<b>Elateridae</b>										
<i>Cardiophorus</i> sp2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Cardiophorus</i> sp3	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2
Elateridae gen.sp.	-	-	1	-	1	-	-	-	-	2
<b>Cebrionidae</b>										
<i>Cebrion granatensis</i> in litt. **	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Buprestidae</b>										
<i>Anthaxia</i> sp1	8	-	1	12	6	-	-	8	1	36
<i>Anthaxia</i> sp2	2	-	-	-	-	-	-	2	1	5
<i>Anthaxia</i> sp3	-	1	-	2	-	-	-	-	-	3
<i>Anthaxia</i> sp4	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Anthaxia (Anthaxia) nitidula</i> (Linnaeo)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Anthaxia (Anthaxia) millefolii</i> (Fabricius)	3	-	-	-	1	-	-	-	-	4
<i>polychloros</i> Abeille	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anthaxia (Anthaxia) funerula</i> (Illiger)	1	-	-	10	2	-	1	-	-	14
<i>Anthaxia (Anthaxia) marmottani</i> Brisout	14	-	5	6	3	-	-	18	-	46
<i>hispanica</i> Cobos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anthaxia corsica</i> Reiche <i>carmen</i> Obenberger	68	14	15	11	20	-	-	23	3	154
<i>Acmaeoderella lanuginosa</i> (Gyllenhall)	-	-	-	5	-	-	-	-	6	11
<i>Acmaeoderella cyanipennis</i> (Lucas)	-	-	-	2	-	-	-	1	5	8
<i>Acmaeoderella adpersula</i> (Illiger)	12	2	8	-	2	-	-	-	6	30
<i>Acmaeoderella virgulata</i> (Illiger)	3	-	-	1	-	-	1	9	-	14
<i>Acmaeoderella flavofasciata</i> (Piller)	1	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Acmaeodera</i> sp1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2
<i>Acmaeodera bipunctata</i> (Olivier)	1	-	9	-	2	2	11	5	-	30
<i>Acmaeodera cylindrica</i> (Fabricius)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Acmaeodera nigellata</i> Abeille	3	-	-	5	-	-	-	4	26	38
<i>Acmaeodera rubromaculata</i> Lucas	6	-	4	3	-	-	-	-	16	29
<i>Agrilus albogularis Gory artemisiae</i> Brisout	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Trachis quercicolus</i> Marseul	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2
<i>Sphaenoptera barbarica</i> (Gmelin)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>Dermestidae</b>										
<i>Atagenus</i> sp.	-	-	1	-	-	1	-	1	-	3
<b>Bhirridae</b>										
	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<b>Nitidulidae</b>										
<i>Meligethes</i> sp.	1	6	-	8	-	6	22	53	1	97
<b>Cybocephalidae</b>										
<i>Cybocephalus</i> sp.	-	-	1	2	-	-	-	-	-	3
<b>Silvanidae</b>										
	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3
<b>Thorictidae</b>										
<i>Thorictus</i> sp.	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2
<b>Lathridiidae</b>										
	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Endomichidae</b>										
	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<b>Coccinellidae</b>										
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	-	-	-	-	1	2	2	4	4	13
Coccinellidae sp5	-	-	1	-	-	2	1	3	-	7

Tabla 6.1. Continuación

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<i>Hyperaspis reppensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4
<b>Anobiidae</b>										
Anobiidae sp2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Anobiidae sp3	-	-	1	-	-	-	-	1	-	2
Anobiidae sp4	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<b>Ptinidae</b>										
Ptinidae sp.1	-	-	-	-	4	-	-	-	-	4
Ptinidae sp.4	-	1	1	-	-	2	-	-	-	4
Ptinidae sp.5	1	-	-	-	1	-	-	-	-	2
Ptinidae sp.6	-	-	7	-	9	-	-	1	-	17
<b>Oedemeridae</b>										
<i>Sparedrus lencinae</i> Vázquez, 1988	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Oedemeridae gen.sp.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<b>Anthicidae</b>										
Anthicidae sp.1	-	9	-	-	-	-	3	11	2	25
Anthicidae sp.2	-	11	-	-	-	4	3	-	-	18
Anthicidae sp.3	-	4	-	-	-	1	4	2	-	11
Anthicidae sp.4	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Anthicidae sp.5	-	-	-	-	-	11	5	7	-	23
<b>Meloidae</b>										
<i>Berberomeloe majalis</i> (Linnaeo)	-	-	4	-	-	2	1	18	-	25
<i>Mylabris (Mylabris) quadripunctata</i> (L.)	1	-	-	1	-	-	-	4	2	8
<i>Mylabris (Mycrabis) maculosopunctata</i> Graëls	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3
<i>Mylabris platai</i> Pardo Alcaide	-	-	-	-	-	2	17	-	7	26
<b>Mordellidae</b>										
Mordellidae sp.1	-	-	-	-	-	-	-	4	1	5
<b>Lagriidae</b>										
<i>Lagria glabrata</i> Ol. **	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Tenebrionidae</b>										
<i>Akis discoidea</i> Quens.	-	-	-	-	-	-	-	-	12	12
<i>Asida (Planasida) lencinae</i> in litt.	2	-	-	-	-	-	-	50	1	53
<i>Asida (Globasida) cincta</i> Rosenh. <i>frigida</i> Esc.	8	2	-	1	-	9	1	3	45	69
<i>Asida (Globasida) segurensis</i> Esc.	-	-	-	-	-	45	16	52	-	113
<i>Asida (Glabrasida) paralela</i> Sol.	4	1	-	-	3	1	4	3	11	27
<i>Elongasida rectipennis</i> (Esc.)	5	1	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>Blaps lusitanica</i> Herbst.	1	2	1	1	-	1	1	6	-	13
<i>Dichillus subcostatus</i> Sol.	-	-	-	1	1	4	-	9	-	15
<i>Opatrum baeticum</i> Rosenh.	-	-	-	-	-	2	3	-	-	5
<i>Pachychila glabella</i> Herbst.	-	-	-	-	-	-	-	7	-	7
<i>Phylan indiscretus</i> Muls.	-	-	-	-	-	3	-	-	-	3
<i>Pimelia integra</i> Sol.	-	63	-	-	-	-	-	-	20	83
<i>Pimelia monticola</i> Rosenh.	-	1	-	-	2	11	23	17	-	54
<i>Pimelia variolosa</i> Sol.	-	3	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Scaurus punctatus</i> F.	1	-	-	-	-	-	-	-	2	3
<i>Scaurus rugulosus</i> Sol.	6	2	1	-	-	-	-	-	-	9
<i>Tentyria incerta</i> Sol.	1	2	-	-	-	-	-	9	41	53
<i>Tentyria platyceps</i> Stev.	1	1	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Micrositus laufferi</i> Reitt.	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<i>Heliopathes humerangulus</i> (Reitt.)	-	-	-	-	-	2	-	-	7	9
<i>Lamprocrypticus minutissimus</i> Esc.	-	-	-	-	-	3	2	-	-	5
<i>Omophlus lepturoides</i>	-	9	-	-	-	-	-	1	-	10
<i>Proctenius granatensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1

Tabla 6.1. Continuación

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<b>Scarabaeidae</b>										
<i>Euonthophagus gibbosus gibbosus</i> (Scriba)	-	-	-	-	-	-	3	1	-	4
<i>Onthophagus (Parentius) punctatus</i> (Illiger)	-	4	-	-	-	-	-	-	-	4
<b>Aphodiidae</b>										
<i>Aphodius (Agrilinus) ibericus</i> Harold	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Aphodius (Ammonoecius) lusitanicus</i> Erichson	-	-	-	-	-	2	2	-	-	4
<i>Aphodius (Ammonoecius) elevatus</i> (Olivier)	-	-	-	-	-	-	-	4	-	4
<i>Aphodius (Chilothorax) distinctus</i> (Müller)	1	21	-	-	-	-	-	-	-	22
<i>Aphodius (Anomius) annamariae</i> Baraud	-	-	-	-	-	-	-	9	-	9
<i>Aphodius (Nimbus) affinis</i> Panzer	-	-	-	-	-	1	-	1	-	2
<i>Aphodius (Phalacronotus) putoni</i> Reitter	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Pleurophorus caesus</i> (Creutzer)	-	2	-	1	-	-	-	-	-	3
<b>Geotrupidae</b>										
<i>Thorectes laevigatus</i> Fabricius <i>lusitanicus</i> Jekel	1	-	-	-	3	-	-	-	-	4
<i>Sericotrupes niger</i> Marshan	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<b>Glaresidae</b>										
<i>Glaresis hispana</i> Báguena **	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Dynastidae</b>										
<i>Oryctes nasicornis</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Phyllognatus excavatus</i> (Forster) **	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<b>Cetoniidae</b>										
<i>Netocia oblonga</i> Gory **	-	-	-	-	-	5	-	-	-	5
<i>Tropinota (Tropinota) squalida</i> (Scopoli)	3	5	-	-	-	-	-	-	11	19
<b>Melolonthidae</b>										
<i>Polyphylla fullo</i> (Linné)**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Euserica segurana</i> (Brenske)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Euserica mutata</i> (Gyllenhal)	3	-	-	-	-	-	-	-	1	4
<i>Euserica mulsanti</i> (Brenske)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Rhizotrogus palidipennis</i> Blanchard	-	1	2	1	-	-	-	1	-	5
<i>Rhizotrogus submarginatus</i> Reiche	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Rhizotrogus zuzartei</i>	-	-	1	-	-	-	1	1	-	3
<i>Anoxia villosa</i> (Fabricius) **	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Himenoplia lata</i> Heyden	-	-	-	-	-	-	-	4	13	17
<b>Trogidae</b>										
<i>Trox perlatus</i> Geoffrey <i>hispanicus</i> Harold	3	-	6	1	-	-	-	-	-	10
<b>Lucanidae</b>										
<i>Dorcus parallelepipodus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>Cerambycidae</b>										
<i>Iberodorcadion (Baeticodorcadion) mucidum</i> (Dalm.)	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4
<i>Stenurella aproximans</i> (Rosenh.)	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3
<i>Brachyleptura stragulata</i> Germ.	-	-	-	-	-	-	-	4	-	4
<i>Clorophorus trifasciatus</i> (F.)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Parmena pubescens</i> (Dalm.)	-	-	-	-	-	1	-	1	-	2
<i>Agapanthia asphodeli</i> (Latr.) **	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Ergates faber</i> (L.) **	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cerambyx velutinus</i> Brull.**	-	15	-	-	-	-	-	-	-	15
<i>Monochamus</i> sp.	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Arhopalus tristis</i> (F.)**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1



Tabla 6.1. Continuación

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<b>Chrysomelidae</b>										
<i>Timarcha parvicollis</i> Rosenh.	-	-	1	1	-	2	-	1	-	5
<i>Cytonus pardoii</i> Cobos	-	-	1	-	-	-	-	1	-	2
<i>Cassida meridionalis</i> Suffr.	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3
<i>Aphthona</i> sp1	-	-	-	-	1	1	1	-	-	3
<i>Psylliodes</i> sp1	-	-	-	-	-	2	1	-	-	3
<i>Psylliodes</i> sp3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Psylliodes obscura</i> aenea	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Phyllotreta nigripes</i> Redtb.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Phyllotreta</i> sp1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Chaetocnema</i> sp1	-	-	-	-	-	-	6	8	-	14
<i>Longitarsus</i> sp1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	2
<i>Longitarsus</i> sp5	-	-	-	-	-	-	3	4	-	7
<b>Bruchidae</b>										
Bruchidae sp.2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>Scolytidae</b>										
Scolytidae sp.1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Curculionidae</b>										
	5	31	8	4	1	40	70	76	77	312
<b>ABUNDANCIA TOTAL</b>	232	237	155	134	80	308	274	576	380	2376
<b>NÚMERO DE TAXONES</b>	35	34	37	26	28	43	37	68	47	

Tabla 6.2. (Debajo). Lista de especies capturadas en el matorral durante todo el período de muestreo. Se muestra el número de capturas por punto de muestreo. En las dos últimas filas, abundancia total y número de taxones, sólo se incluyen los datos de los muestreos cuantitativos y que fueron utilizados en los análisis posteriores.

ESPECIE	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Total
<b>Carabidae</b>								
<i>Microlestes holdhausi chobauti</i> Jeann	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Syntomus fuscocomaculatus</i> Motsch	1	-	-	-	2	-	-	3
<i>Philorhizus crucifer</i> Steph.	-	-	1	-	-	2	-	3
<b>Staphylinidae</b>								
	-	1	-	-	3	-	-	4
<b>Cantharidae</b>								
	1	6	-	-	1	1	-	9
<b>Malachiidae</b>								
<i>Malachius sierranus</i> Evers.	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Malachius lusitanicus</i> Erichson	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Malachius laticollis</i> Rosenhauer	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Malachius viridis</i> Fabricius	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Salpingidae</b>								
	-	15	-	-	8	4	-	27
<b>Meliridae</b>								
	3	28	1	-	61	10	-	103
<b>Dasytidae</b>								
<i>Psilotrix</i> sp.	-	2	5	-	-	-	-	7
<b>Elateridae</b>								
<i>Cardiophorus</i> sp1	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Cardiophorus</i> sp3	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>Buprestidae</b>								
<i>Agilus albogularis Gory artemisiae</i> Brisout	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>Nitidulidae</b>								
<i>Meligethes</i> sp.	-	-	3	-	19	8	-	30

Tabla 6.2. Continuación

	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Total
<b>Phalacridae</b>	1	-	-	-	1	3	-	5
<b>Coccinellidae</b>								
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	5	3	2	1	69	21	2	103
<i>Exochomus quadripustulatus</i>	-	1	-	-	5	-	1	7
<i>Adalia decempunctata</i>	-	2	-	-	-	-	-	2
<i>Hyperaspis reppensis</i>	-	-	-	-	-	1	5	6
<i>Subcoccinella</i> sp.	-	-	-	-	-	3	1	4
Coccinellidae sp1	1	-	-	-	-	-	-	1
Coccinellidae sp2	-	-	1	-	-	-	-	1
Coccinellidae sp3	-	-	-	-	1	-	-	1
Coccinellidae sp4	-	-	-	-	7	-	-	7
Coccinellidae sp5	2	1	6	-	17	4	1	31
<b>Anobiidae</b>								
Anobiidae sp1	-	-	-	-	1	3	-	4
Anobiidae sp2	-	-	-	-	1	-	-	1
Anobiidae sp3	-	-	-	-	-	1	-	1
Anobiidae sp4	-	1	-	-	-	2	-	3
<b>Ptinidae</b>								
<i>Ptinus</i> sp	-	1	-	-	-	-	2	3
Ptinidae sp.2	-	-	1	-	-	-	-	1
Ptinidae sp.3	-	-	-	1	-	-	-	1
Ptinidae sp.4	2	-	-	-	-	-	-	2
Ptinidae sp.6	1	-	1	1	-	-	-	3
Ptinidae sp.7	-	1	-	-	-	-	2	3
<b>Anthicidae</b>								
Anthicidae sp.5	1	-	-	-	-	-	-	1
<b>Mordellidae</b>								
Mordellidae sp.2	-	-	-	-	1	-	1	2
<b>Lagriidae</b>								
<i>Lagria grenieri</i> Bris.	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Tenebrionidae</b>								
<i>Nesotes nigroeneus</i> Küst.	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Opatrum baeticum</i> Rosenh.	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Probatiscus anthracinus</i> Germ. <i>foveolatus</i> Seidl.	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Proctenus granatensis</i>	-	-	-	-	-	-	6	6
Alecullinae sp.	-	-	-	-	-	9	-	9
<b>Melolonthidae</b>								
<i>Euserica segurana</i> (Brenske)	-	-	-	-	-	17	-	17
<b>Chrysomelidae</b>								
<i>Longitarsus tarraconensis</i>	4	-	-	-	-	-	-	4
<i>Cassida pyrenaea</i> We.	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Cryptocephalus ramburii</i> Suffr.	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Cryptocephalus lusitanicus</i>	-	-	-	-	-	5	-	5
<i>Aphthona euphorbiae</i> (Schr.)	-	-	-	-	18	-	-	18
<i>Aphthona</i> sp1	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Psylliodes</i> sp1	-	-	-	-	5	-	-	5
<i>Psylliodes</i> sp2	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Psylliodes</i> sp4	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Psylliodes ruficolor</i>	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Psylliodes obscura</i> aenea	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Phyllotreta nigripes</i>	-	-	-	4	-	-	-	4
<i>Phyllotreta</i> sp1	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Chaetocnema</i> sp1	-	-	-	-	-	1	-	1

Tabla 6.2. Continuación

	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Total
<i>Longitarsus</i> sp1	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Longitarsus</i> sp2	-	-	2	-	-	-	-	2
<i>Longitarsus</i> sp3	-	-	-	-	3	-	-	3
<i>Longitarsus</i> sp4	-	-	-	4	-	-	-	4
<i>Longitarsus</i> sp5	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Colaspidea globosa</i>	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Hispella atra</i> L.	-	-	-	-	1	-	-	1
Chrysomelidae sp1	1	-	-	-	-	-	-	1
Chrysomelidae sp2	1	-	-	-	-	-	-	1
<b>Bruchidae</b>								
Bruchidae sp.1	1	1	-	-	2	-	1	5
Bruchidae sp.2	-	1	-	-	-	-	3	4
Bruchidae sp.3	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Scolytidae</b>								
Scolytidae sp.2	-	-	-	-	1	-	-	1
<b>Curculionidae</b>								
<b>ABUNDANCIA TOTAL</b>	23	118	43	28	264	114	64	654
<b>NÚMERO DE TAXONES</b>	16	18	14	6	27	22	19	

Tabla 6.3. (Debajo). Lista de especies capturadas en las trampas de excremento durante todo el período de muestreo. Se muestra el número de capturas por punto de muestreo. El asterisco significa que se colectó en muestreo directo de excrementos naturales. En las dos últimas filas, abundancia total y número de taxones, sólo se incluyen los datos de los muestreos cuantitativos y que fueron utilizados en los análisis posteriores.

ESPECIE	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<b>Carabidae</b>										
<i>Carabus lusitanicus</i> F. <i>helluo</i> Brenn	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Zabrus ambiguus</i> Ramb.	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2
<i>Orthomus barbarus expansus</i> Mateu	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Syntomus foveatus</i> Foure	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2
<b>Hydrophilidae</b>										
<i>Sphaeridium scarabaeoides</i> Linnaeo	-	-	-	-	-	32	22	5	-	59
<i>S. bipustulatum</i> Fabricius	-	-	-	1	-	19	13	6	-	39
<i>Cercyon haemorrhoidalis</i> Fabricius	-	-	1	-	-	3	-	-	1	5
<i>Cercyon obsoletum</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Cercyon quisquilius</i> Linnaeo	-	-	-	1	-	7	-	-	-	8
<b>Histeridae</b>	15	1	6	26	5	41	35	45	54	228
<b>Silphidae</b>										
<i>Tanathophilus rugosus</i> (L.)	-	-	-	2	2	8	16	3	1	32
<b>Staphylinidae</b>	6	9	30	24	38	533	551	531	11	1733
<b>Buprestidae</b>										
<i>Anthaxia</i> sp.2	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Nitidulidae</b>										
<i>Carpophilus</i> sp1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Carpophilus</i> sp2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Cucujidae</b>										
<b>Ptinidae</b>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Ptinidae gen.sp.6	4	-	1	1	-	-	-	-	-	6

Tabla 6.3. Continuación

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9	Total
<b>Anthicidae</b>	-	-	-	1	-	17	9	1	-	28
Anthicidae gen.sp.6	-	-	-	1	-	8	-	-	-	9
Anthicidae gen.sp.7	-	-	-	-	-	-	1	2	-	3
<b>Tenebrionidae</b>										
<i>Akis discoidea</i> Quens.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Dichillus subcostatus</i> Sol.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Pachychila glabella</i> Herbst.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Heliopathes humerangulus</i> (Reitt.)	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Tentyria incerta</i> Sol.	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<i>Micrositus laufferi</i> Reitt.	-	-	-	-	-	-	-	-	6	6
<b>Scarabaeidae</b>										
<i>Scarabaeus (Scarabaeus) sacer</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>S. (Scarabaeus) typhon</i> Fisc.-Wald.	-	-	1	-	-	-	-	-	1	2
<i>S. (Ateuchetus) puncticollis</i> Latreille	-	-	-	-	-	-	-	-	9	9
<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (F.)	-	-	-	-	-	-	-	-	10	10
<i>Caccobius schreberi</i> (L.)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Euonthophagus gibbosus gibbosus</i> (Scriba)	-	-	-	-	4	24	32	43	39	142
<i>E. amyntas</i> (Olivier)	1	-	-	-	-	1	5	-	15	22
<i>Onthophagus (Palaeonthophagus)</i> <i>lemur</i> (F.)	-	9	11	6	11	50	4	14	2	107
<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i> (Scriba)	-	-	-	-	-	2	3	5	3	13
<i>O. (Palaeonthophagus) fracticornis</i> (Preyssler)	-	-	-	-	-	2	2	-	-	4
<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i> (L.)	-	3	-	-	-	8	10	4	-	25
<i>O. (Palaeonthophagus) ruficapillus</i> Brulle	1	-	-	-	-	-	-	1	-	2
<i>O. (Palaeonthophagus) merdarius</i> (Chevrolat)	-	5	-	-	-	-	-	1	7	13
<i>O. (Trichonthophagus) maki</i> (Illiger)	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2
<i>O. (Parentius) punctatus</i> (Illiger)	12	14	1	-	-	-	-	-	4	31
<b>Aphodiidae</b>										
<i>A. (Agrilinus) constans</i> Duftsmidt	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>A. (Ammonoecius) lusitanicus</i> Erichson	-	-	-	-	-	2	2	-	-	4
<i>A. (Ammonoecius) elevatus</i> (Olivier)	-	-	-	-	-	-	-	5	-	5
<i>A. (Anomius) annamariae</i> Baraud	-	-	-	-	-	-	-	5	-	5
<i>A. (Aphodius) fimetarius</i> L.	-	-	-	-	-	-	8	-	-	8
<i>A. (Aphodius) foetidus</i> (Herbst)	-	-	-	-	1	18	28	12	2	61
<i>A. (Calamosternus) granarius</i> (L.)	1	-	1	-	-	-	2	3	1	8
<i>A. (Chilothorax) distinctus</i> (Müller)	7	1	-	1	-	3	25	1	43	81
<i>A. (Eurodalus) tersus</i> Erichson	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>A. (Melinopterus) sphaelatus</i> (Panzer)	-	-	-	-	-	1	1	-	-	2
<i>A. (Nimbus) affinis</i> Panzer	-	-	-	-	-	6	7	4	1	18
<i>A. (Phalacronotus) quadrimaculatus</i> L. <i>diecki</i> Harold	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Geotrupidae</b>										
<i>Thorectes laevigatus</i> F. <i>lusitanicus</i> Jek.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Sericotrupes niger</i> Marshan	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<b>Trogidae</b>										
<i>Trox perlatus</i> Geof. <i>hispanicus</i> Harold	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<b>Curculionidae</b>										
	-	-	-	-	-	-	1	1	-	2
<b>ABUNDANCIA TOTAL</b>	50	44	52	65	61	787	782	699	218	2758
<b>NÚMERO DE TAXONES</b>	12	10	8	11	7	22	25	26	23	

Tabla 6.4. Lista de especies de Coleoptera y número de individuos en los distintos puntos de

ESPECIE	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9	Total
<b>Carabidae</b>								
<i>Zabrus ambiguus</i> Ramb.	-	-	-	-	2	1	-	3
<i>Calathus baeticus</i> Rambur.	-	-	-	-	2	-	-	2
<i>Calathus granatensis</i> Vuillefroy	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Calathus ambiguus</i> Payk	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Harpalus serripes</i> Quens.	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Trymosternus cordatus sagrensis</i> Mateu	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Ophonus (Metophonus) cunii</i> Fairm	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Syntomus fuscomaculatus</i> Motsch	-	-	-	-	2	-	-	2
<i>Styracoderus atramentarius</i> Rosh.	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Tenebrionidae</b>								
<i>Asida (Globasida) cincta</i> Rosenh. <i>frigida</i> Esc.	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Asida (Glabrasida) paralela</i> Sol.	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Dendarus elongatus</i> Muls.	-	-	-	-	2	-	2	4
<i>Phyllan indiscretus</i> Muls.	-	-	-	-	2	-	-	2
<i>Probaticus anthracinus</i> Germ. <i>foveolatus</i> Seidl.	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Tentyria incerta</i> Sol.	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Tentyria platyceps</i> Stev.	1	-	-	-	-	-	-	1
<b>Staphylinidae</b>								
	-	1	-	-	3	-	-	4
<b>Coccinellidae</b>								
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	1
<b>Curculionidae</b>								
	-	-	-	-	1	-	-	1
<b>Chrysomelidae</b>								
	-	1	-	-	3	-	1	5
<b>Scarabaeidae</b>								
<i>Euonthophagus gibbosus gibbosus</i> (Sriba)	-	-	-	-	-	2	-	2
<b>Aphodiidae</b>								
<i>Aphodius (Ammonoecius) elevatus</i> (Olivier)	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Melolonthidae</b>								
	1	-	-	-	-	-	1	2
<i>Amphimallon majalis</i> Razoumowsky	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Rhizotrogus camerosensis</i> Báguena	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Rhizotrogus</i> sp	-	-	-	-	-	1	-	1
<b>Elateridae</b>								
<i>Cardiophorus</i> sp3	-	-	-	-	1	-	-	1

### 5.3.2. COMPOSICIÓN COROLÓGICA

Entre los Tenebrionidae epigeos de la Sierra de Baza, destaca el hecho de que todas las especies colectadas son elementos faunísticos ibéricos o a lo sumo ibero-magrebíes. De este modo el 54'1% de ellos son especies con distribuciones geográficas restringidas al sureste ibérico: *Akis discoidea* (Español, 1959), *Asida lencinae* (in litt.), *Asida cincta* (Cobos, 1987), *Asida paralela*, *Asida segurensis*, *Elongasida rectipennis* (Cobos, 1987), *Micrositus laufferi* (Viñolas, 1990), *Phyllan indiscretus* (Viñolas, 1990),

*Tentyria incerta* (Español, 1960b, Viñolas, 1986), *Pimelia integra*, *Pimelia monticola*, *Pimelia variolosa* (Español, 1954, Cobos, 1987), y *Lamprocrypticus minutissimus* (Español, 1948). Por otra parte, el 33'4% de las especies presentan una distribución mayor o menor, pero siempre están restringidas a la Península Ibérica: *Blaps lusitanica* (Español, 1961a), *Opatrum baeticum* (Español, 1963), *Pachychila glabella* (Español, 1944), *Dendarus elongatus* (Español, 1961c), *Scaurus rugulosus* (Español, 1960a), *Tentyria platyceps* (Español, 1960b, Viñolas, 1986), *Nesotes nigroaeneus* (Español, 1961b) y *Heliopathes humerangulus* (Español & Viñolas, 1987). Por último, el 8'3% de las especies son de distribución ibero-magrebí o bético-rifeña: *Dichillus subcostatus* (Español, 1954) y *Probaticus anthracinus*, mientras que sólo una especie (4'2%) es de distribución mediterránea occidental: *Scaurus punctatus* (Español, 1960a).

Entre los Carabidae que hemos capturado mediante trampas de caída, los patrones de distribución que encontramos en las especies de la Sierra de Baza son, en general, más amplios, y de este modo encontramos varias especies que alcanzan distribuciones eurosiberianas o paleárticas, como *Poecilus cupreus* (Pérez Zaballo, 1983, 1986b), *Calathus ambiguus* (Cárdenas-Talaverón & Bach-Piella, 1988), *Harpalus serripes* (Pérez Zaballo, 1983, 1986b; Zaballo, 1987), *Amara eurynota* (Pérez Zaballo, 1983), *Syntomus foveatus* (Pérez Zaballo, 1983; Zaballo, 1987) o *Paradromius linearis* (Vázquez *et al.*, 1990). Otras especies de Carabidae son de ámbito mediterráneo, tales como *Microlestes abeillei* (Pérez Zaballo, 1982; Zaballo, 1987; Vázquez *et al.*, 1990), *Syntomus fuscomaculatus* (Pérez Zaballo, 1983), *Cymindis lineola* y *Carterus fulvipes* (Pérez Zaballo, 1983; Zaballo, 1987) o *Notiophilus quadripunctatus* (Pérez Zaballo 1983, 1986a). Por último unas pocas especies son de ámbito exclusivamente ibérico, como *Calathus granatensis* (Cárdenas-Talaverón & Bach-Piella, 1988), *Carabus lusitanicus* o *Harpalus wagneri* (Pérez Zaballo, 1983; Zaballo, 1987), o restringidas al sureste ibérico, como la subespecie *Orthomus barbarus expansus* (Cobos, 1987).

En un grupo de especies por lo general ampliamente distribuidas, como son las de Buprestidae, la mayoría de las especies colectadas en la Sierra de Baza son de distribución amplia, de gravitación mediterránea (Cobos, 1986), e incluso entre estas especies encontramos algún elemento bético-rifeño, como *Acmaeoderella cyanipennis*,

ibéricos, como las subespecies *Anthaxia corsica carmen* y *Agrilus albogularis artemisiae*, o incluso propio exclusivamente del sureste ibérico, como es la subespecie *Acmaeoderella cyanipennis cyanipennis* (Cobos, 1986). Entre las especies de Chrysomelidae, destaca el carácter mediterráneo de buena parte de las especies de Alticinae, que constituyen la mayoría de los taxones capturados, debiéndose destacar entre estas especies a los endemismos ibéricos *Timarcha parvicollis* y *Cyrtonus pardoii* (Daccordi & Petitpierre, 1977).

En cuanto a los coleópteros que han sido capturados en las trampas cebada con excremento, la Sierra de Baza alberga elementos faunísticos mayoritariamente de distribución mediterránea (42'4%) (Tab.6.5). La dominancia de los elementos mediterráneos se debe a las especies *Scarabaeus sacer*, *S.puncticollis*, *Gymnopleurus flagellatus*, *Onthophagus similis*, *O.fracticornis*, *O.maki*, *Aphodius ibericus*, *A.elevatus*, *A.foetidus*, *A.distinctus*, *A.tersus*, *A.affinis*, *A.quadrimculatus diecki* y *Sericotrupes niger*, que constituyeron el 46'7% de las especies de Aphodiidae, mientras que en Scarabaeidae alcanzaron el 40'0%. Por el contrario, las especies de distribución euroturánica fueron más importantes entre Scarabaeidae, en que representaron el 46'7% (*Scarabaeus typhon*, *Caccobius schreberi*, *Euonthophagus gibbosus*, *E.amyntas*, *Onthophagus vacca* y *O.ruficapillus*). Los endemismos ibéricos constituyeron el 21'2% de todas las especies (*Trox perlatus hispanicus*, *Onthophagus merdarius*, *O.punctatus*, *Aphodius lusitanicus*, *A.annamariae*, *A.putoni* y *Thorectes laevigatus*) cobrando mayor importancia entre los Aphodiidae (20'0%) que entre los Scarabaeidae (13'3%). Por el contrario, hay que destacar la escasa representación de elementos con distribución europea (una sola especie, *Aphodius constans*) y amplia (*Aphodius fimetarius*, *A.granarius*, *A.sphacelatus* y *Pleurophorus caesus*).

CATEGORÍA	SCARABAEIDAE	APHODIIDAE	TOTAL
Amplia distribución	—	4 (26'7%)	4 (12,1%)
Europeas	—	1 (6.7%)	1 (3,0%)
Euroturánicas	7 (46.7%)	—	7 (21,2%)
Mediterráneas	6 (40.0%)	7 (46,7%)	14 (42,4%)
Ibéricas	2 (13.3%)	3 (20,0%)	7 (21,2%)
<b>TOTAL ESPECIES</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>33</b>

**Tabla 5.5.** Número de especies y porcentaje correspondientes a cada una de las categorías corológicas definidas en el texto, y para el conjunto de puntos de muestreo, correspondientes a Scarabaeidae, Aphodiidae y el conjunto de los Scarabaeoidea coprófilos de la Sierra de Baza.

## 5.4. DISCUSIÓN

### 5.4.1. La comunidad de Coleoptera epigeos

La fauna de coleópteros epigeos de la Sierra de Baza está dominada por los Tenebrionidae, que suponen una quinta parte de toda la abundancia y dos terceras partes de la biomasa de coleópteros capturados mediante trampas de caída. Estos son insectos en general bien adaptados a las condiciones de sequedad y proporcionalmente muy abundantes en zonas áridas (Sánchez-Piñero, 1994 y referencias en él), constituyendo asimismo uno de los más destacados elementos en ambientes mediterráneos, donde sus numerosas adaptaciones a las duras condiciones de climas marcadamente estacionales les permiten un notable éxito. Los tenebriónidos constituyen una familia caracterizada por sus adaptaciones fisiológicas y comportamentales a condiciones de sequedad elevada (Fiori, 1977; Hadley, 1979; Turner & Lombard, 1990), apareciendo como el grupo mejor representado en distintas zonas áridas del planeta (Pierre, 1958; Cloudsley-Thompson & Chadwick, 1964; Holm & Scholtz, 1980), incluidas las del sureste ibérico próximo a nuestra zona de estudio (Sánchez-Piñero, 1994), pero al mismo tiempo son insectos bien adaptados de igual forma a las características de la alta montaña mediterránea, donde las condiciones climáticas pueden llegar también a ser extremas por la elevada insolación y estacionalidad, con fuertes oscilaciones térmicas anuales y diarias. Las zonas más bajas y expuestas de la Sierra de Baza, en contacto con la depresión árida de Guadix-Baza, ofrecen abundancias relativamente altas de especies como *Akis discoidea*, *Asida cincta frigida* o *Tentyria incerta*, especies que colonizan también las cumbres de Sierra Nevada (Español, 1954) y la hoya de Guadix-Baza (Sánchez-Piñero, 1994), lo que debe relacionarse con las similitudes comentadas entre ambos tipos de ambientes. Especies como *Akis discoidea*, *Blaps lusitanica*, *Pimelia variolosa*, *Pimelia integra*, *Scaurus punctatus*, *Scaurus rugulosus*, *Tentyria platyceps*, *Elongasida rectipennis*, o *Micrositus laufferi*, aparecen exclusivamente en esas zonas más bajas y expuestas, mientras que *Asida segurensis*, *Opatrum baeticum*, *Pimelia monticola*, o *Lamprocrypticus minutissimus* se distribuyen en la Sierra de Baza solamente en las partes más altas. Por último, algunas especies de tenebriónidos aparecen con abundancias semejantes en la mayoría de las zonas, tales son los casos de *Asida paralela* y *Blaps*



*lusitanica*. La composición de especies de Tenebrionidae de la Sierra de Baza, aun siendo menos rica que la de la estepa árida que la rodea, presenta muchas especies comunes a ésta, y muestra al mismo tiempo diferencias notables respecto a la de otros sistemas montañosos con características menos xéricas del sur ibérico, como la Sierra Morena de Córdoba (Cárdenas Talaverón & Bujalance, 1985), o la Sierra Subbética (Bujalance & Ferreras, 1987), en las que aparecen como elementos faunísticos dominantes distintas especies de Dendarini, menos adaptados a los ambientes secos. Las condiciones especiales de sequedad y alta montaña de la Sierra de Baza determinan, sin embargo, que esta comunidad esté dominada por especies mejor adaptadas a estas condiciones restrictivas, que son típicas de buena parte del sureste ibérico, que en conjunto presenta una fauna muy rica y característica, con numerosos endemismos más o menos localizados que constituyen una proporción significativa de las especies (Español, 1954; Cobos, 1987; Sánchez-Piñero, 1994), lo que constituye una característica de evidente interés en esta fauna, como es el aspecto que se deriva para la conservación. En la Sierra de Baza esta misma situación se refleja también en la composición de la comunidad de tenebriónidos, con más de la mitad de las especies colectadas presentando distribuciones geográficas exclusivamente limitadas al sureste ibérico, algunas de ellas con distribuciones aún más localizadas, como *Elongasida rectipennis* (Cobos, 1987) o *Lamprocrypticus minutissimus* (Español, 1948), lo que se interpreta generalmente como el reflejo de una situación actual compleja en el sentido de que el sureste ibérico se trata de una zona de especiación y radiación importante entre los tenebriónidos (Sánchez-Piñero, 1994 y referencias en él), en la que la diversidad paisajística permite un trasvase e intercambio continuos de fauna con las áreas circundantes.

En cuanto a los Carabidae, y al contrario que los tenebriónidos, son un grupo mucho menos adaptado a las condiciones de sequedad que se dan periódicamente en las áreas mediterráneas, siendo insectos que están más ligados a los microambientes húmedos, buscando en numerosas ocasiones los refugios que proporciona el matorral, las piedras o incluso el excremento de herbívoro (Sánchez-Piñero, 1994). Se trata de una familia típicamente epigea, y en este sustrato cobran cierta importancia en la Sierra de Baza, tanto en cuanto a abundancia como a biomasa se refiere. A pesar de que los carábidos constituyen un grupo en general bastante adaptable a los cambios en las temperaturas, lo que les permite colonizar amplias zonas del planeta (Butterfield, 1996),

no ocurre así con sus requerimientos de humedad, que son mucho mayores (Lövei & Sunderland, 1996), siendo por tanto un grupo mal adaptado a las condiciones de sequedad. Debido a esto en la Sierra de Baza, y en la mayoría de las especies, las mayores abundancias ocurren en los puntos más elevados y de mayor humedad, como en los casos de *Zabrus ambiguus*, *Calathus baeticus*, *Trymosternus cordatus sagrensis*, *Microlestes holdhausi chobauti* o *Carterus fulvipes*, apareciendo, como veremos más tarde, coincidiendo con la estación otoñal, en la que ocurren importantes precipitaciones en la zona. De otro lado, otras especies como las del género *Amara* parecen ligadas a ambientes más secos, y aunque con abundancias bajas, las cuatro especies capturadas de este género sólo aparecen en Charches (SB9) y Rambla de Ceuta (SB2), siendo sobre todo la primera de esas localidades muy expuesta y soleada; lo mismo ocurre con *Orthomus barbarus expansus*, *Cymindis lineola* y *Paradromius linearis*, más propias algunas de ellas de zonas con una cierta componente de xericidad (Serrano *et al.*, 1990). Entre los Carabidae, y ligado a su carácter en general higrófilo, destaca el hecho de que bastantes de las especies aparecen con cierta frecuencia en Narvéez (SB3), una estación de muestreo con mucha menor insolación que la mayoría de las otras debido a su densa cobertura arbórea de pinar de repoblación, y donde la comunidad de Tenebrionidae, al contrario, estaba casi ausente.

En el caso de la Sierra de Baza las especies de Carabidae de distribución mediterránea están bien representadas, siendo el aumento de la importancia relativa de los elementos faunísticos de distribución mediterránea un patrón general conforme nos acercamos a las áreas mediterráneas desde las zonas atlánticas y centrales de la Península Ibérica (Novoa, 1979; Pérez Zaballo, 1986b; Vázquez & Salgado, 1991; Arbigay & Salgado, 1993). Sin embargo, las peculiares características xéricas de buena parte del sureste ibérico, unidas al carácter poco especializado para los ambientes secos de los Carabidae, deben ser las responsables de que en la comunidad de la Sierra de Baza los elementos faunísticos endémicos de esta área estén muy reducidos en número, al igual que ocurre con todo el sureste ibérico (Cobos, 1987; Sánchez-Piñero, 1994). En este sentido cabe destacar únicamente a *Orthomus barbarus expansus* como una subespecie propia del sureste ibérico (Cobos, 1987), siendo la mayoría de las demás especies de distribución más amplia, desde, como acabamos de decir, mediterránea, hasta paleártica, lo que no hace sino confirmar el carácter generalista de la mayoría de especies. A pesar

de estas restricciones para la fauna de Carabidae, cuando se compara la comunidad de carábidos de la Sierra de Baza con la de la depresión de Guadix-Baza, mucho más seca (Sánchez-Piñero, 1994), se observa que en esta última zona el número de especies es mayor, al contrario de lo que cabría esperar según lo expuesto hasta ahora. La explicación a este hecho hay que buscarla en el alto número de especies que fueron capturadas en la depresión mediante trampas de luz, que como señala el autor corresponden a capturas de ejemplares provenientes de las orillas de ríos próximos, de las que sólo dos especies son comunes a las capturadas en la Sierra de Baza mediante trampas de caída (*Poecilus cupreus* y *Paradromius linearis*), resultando en total que si excluimos estas capturas, la comunidad de la sierra es más rica que la de la depresión, lo que indica el carácter menos restrictivo de este sistema montañoso para este tipo de fauna, pero siendo bastante más pobre que las comunidades de otras zonas del sur ibérico con un carácter menos seco (Cárdenas Talaverón & Bach, 1985, 1988, 1989a, 1990). No obstante se debe tener en cuenta que, al contrario que estos últimos trabajos citados, en la Sierra de Baza no hemos desarrollado técnicas específicas de captura de carábidos, al mismo tiempo que en la zona muestreada de la sierra no existen corrientes de agua importantes, por lo que la riqueza de especies de Carabidae en el total de la Sierra de Baza debe ser sin duda mayor.

Otro grupo relativamente importante en la fauna epigea ha sido el de los Scarabaeoidea, tanto de especies habitualmente coprófilas (Scarabaeidae, Aphodiidae), que han arrojado capturas en algunos casos moderadamente altas, como de especies no coprófagas (Melolonthidae). En el primero de los grupos, destaca la abundancia de distintas especies de Aphodiidae, especies mayoritariamente coprófagas, pero en las que el comportamiento saprófago no es raro (Halffter & Edmonds, 1982), y mostrándose veces como importantes de la fauna epigea. De estas especies destaca por su abundancia *Aphodius distinctus*, que fue también muy abundante en el excremento (véase más abajo) y que, a pesar de ser una especie más frecuente en localidades frías y con una importante humedad (Fernández-Sigler, 1986; Ávila & Pascual, 1987; Ávila & Sánchez-Piñero, 1990), ha sido localizada en partes basales y méxicas de la Sierra de Baza. El resto de las especies de Aphodiidae, salvo *Aphodius annamariae*, han sido bastante menos abundantes en las trampas de caída, y esta última, a pesar de ser un elemento faunístico ligado a las zonas meseteñas de encinar (Galante, 1984), ha sido capturada sólo en SB8,

una localidad de relativamente elevada altitud. En cuanto a los Scarabaeidae, su presencia en trampas de caída ha sido muy rara, con sólo dos especies (*Euonthophagus gibbosus* y *Onthophagus punctatus*) y muy pocos ejemplares (4 de cada especie), lo que está en relación con el carácter marcadamente coprófago de estas especies, que sólo secundariamente se comportan como necrófagos o saprófagos (Halffter & Edmonds, 1982) no llegando a ser en ningún caso una parte fundamental de la fauna epigea. Los Melolonthidae, por su parte, han aparecido en trampas de caída con abundancias no demasiado altas (sólo *Himenoplia lata* supera los 10 ejemplares), y con un no muy alto número de especies, lo que más que por su escasez debe explicarse por la inadecuación de los métodos de muestreo para una fauna como esta, caracterizada en las áreas próximas por tiempos de emergencia muy breves (Sánchez-Piñero, 1994) que dificultan su captura en gran medida.

Por último, ciertas familias de coleópteros han sido capturadas de forma relativamente abundante a pesar de estar constituidas por especies fitófagas y ligadas a la vegetación, como son los casos de Buprestidae (Cobos, 1986), Curculionidae (Crowson, 1981) (estas dos familias llegaron a ser las segunda y tercera más abundantes, respectivamente, en trampas de caída), Chrysomelidae (Crowson, 1981), Cerambycidae (Vives, 1984) y la mayoría de los Meloidae (Bologna, 1991). Probablemente la mayoría de estas capturas sean accidentales, producidas por la caída ocasional de individuos de estas familias en las trampas durante los desplazamientos de estos insectos entre plantas, ejerciendo tal vez alguna atracción el agua que llenaba las trampas, tal y como ocurría con otros grupos de artrópodos no epigeos (véase capítulo 4), por lo que su importancia en este sustrato está sobreestimada. Por estas razones creemos más oportuno discutir la composición faunística de, al menos las familias más claramente vinculadas a la vegetación, como Buprestidae y Chrysomelidae, en el próximo apartado.

#### **5.4.2. LA COMUNIDAD DE COLEOPTERA DEL MATORRAL**

Los grupos de coleópteros dominantes en el matorral de la Sierra de Baza corresponden a familias típicamente fitófagas o asociadas a la vegetación. Entre las primeras habrían de situarse Curculionidae, Meliridae y Chrysomelidae, mientras que entre las segundas los Coccinellidae constituyen una importante fracción de la

comunidad. En conjunto la composición es semejante, en cuanto a importancia de las diferentes familias, a la observada en Sierra Nevada (González-Megías, com.pers.) y en la depresión de Guadix-Baza (Sánchez-Piñero, 1994). Como en esta última zona, es de destacar el hecho de que un grupo habitualmente bien representado en la vegetación, como son los Buprestidae, haya estado representado en nuestras capturas por un único ejemplar de *Agrilus albogularis artemisiae*. La principal razón de este hecho hay que buscarla en el marcado comportamiento de defensa de estos insectos, que consiste en desprenderse de las matas donde pasan la mayor parte de su tiempo para pasar inadvertidos a los posibles depredadores una vez en el suelo ("inmovilismo reflejo", Cobos, 1986). La abundancia de estos insectos en las trampas de caída, como se vio más arriba, indica la posibilidad de que los Buprestidae sean de hecho uno de los principales componentes faunísticos de los coleópteros del matorral, ya que su captura mediante dicho método sin duda ofrece estimas de abundancia menores de las reales. Los géneros mayoritarios (*Anthaxia*, *Acmaeodera* y *Acmaeoderella*) son taxones de amplia distribución, variando desde cosmopolitas (*Anthaxia*, Cobos, 1986) hasta holárticos (*Acmaeodera*, Cobos, 1986) o paleárticos occidentales con influencias norteafricanas (*Acmaeoderella*, Cobos, 1986), y a pesar de que la mayoría de especies de Buprestidae capturadas en la Sierra de Baza son elementos faunísticos de distribución amplia, en la mayor parte de ellas se detecta una gravitación mediterránea (circummediterránea casi siempre), lo que nos habla de un carácter en general adaptado a las condiciones características de un clima mediterráneo. En este sentido, en la Sierra de Baza están presentes 5 de las 9 especies (55'5%) ibéricas de *Acmaeoderella*, género calificado como termófilo por Cobos (1986), que encuentra en la Sierra de Baza las condiciones óptimas para el desarrollo de sus poblaciones, de carácter en general polífago. El mismo porcentaje de las especies ibéricas de *Acmaeodera* (55'5%) se han localizado en la Sierra de Baza, mientras que de *Anthaxia* el porcentaje desciende hasta el 23'7%. Aunque existen tales diferencias entre géneros, en general se advierte un grado de endemismos ibéricos que, no siendo demasiado alto, es más importante si se considera que la fauna de Buprestidae ibéricos no es excesivamente peculiar, habida cuenta de la amplia distribución de la mayoría de las especies; sin embargo, en la Sierra de Baza aparecen elementos ibéricos como *Anthaxia marmottani*, *A.corsica carmen*, *Agrilus albogularis artemisiae*, e incluso endemismos muy localizados en el sureste ibérico, como *Acmaeoderella cyanipennis cyanipennis* o *Acmaeodera rubromaculata segurensis*.

El estado actual de la identificación de los Chrysomelidae capturados en la Sierra de Baza no permite aportar excesiva información sobre la distribución corológica de estas especies. En ciertas áreas montañosas de la Península Ibérica otros estudios han mostrado una proporción variable de los elementos mediterráneos en su fauna de Chrysomelidae (Petitpierre, 1980; García-Ocejo & Gurrea, 1995). Es de destacar, sin embargo, la importancia de las especies de Alticinae y, en especial, del género *Longitarsus*, en la Sierra de Baza, cuya importancia se ve incrementada por la presencia en esta sierra de otras especies que no han sido capturadas en nuestro trabajo (Bastazo *et al.*, 1993). Este es un grupo que en la Península Ibérica se caracteriza por una importante proporción de elementos de gravitación mediterránea (Bastazo, 1997), por lo que podemos deducir un importante carácter mediterráneo de la fauna de Chrysomelidae en la Sierra de Baza, destacando como endemismos ibéricos las especies *Timarcha parvicollis* y *Cyrtonus pardo* (Daccordi & Petitpierre, 1977).

Los Coccinellidae, bastante abundantes en nuestros muestreos, se han mostrado como especies en general de amplias distribuciones, lo que sin duda está en relación con sus hábitos no fitófagos y euritópicos, para lo que la naturaleza de la planta no es un factor esencial, teniendo en cuenta su alimentación fundamental a base de homópteros.

Es destacable el hecho de que el grado de endemismo encontrado en diferentes familias más o menos escasas es elevado, apareciendo varias especies que, si bien no son elementos que contribuyan notablemente a la abundancia de los coleópteros, cobran un elevado interés por su carácter endémico. En esta categoría se encuentran especies como las cuatro especies nominadas de Malachidae: *Malachius lusitanicus*, y *M. viridis*, ambos endemismos ibéricos (Pardo-Alcaide, 1968), y *M. sierranus* y *M. laticollis*, las dos especies endemismos del sureste ibérico, o *Lagriia grenieri* (Lagriidae), también endémica del sureste ibérico, al igual que dos de las tres especies de Tenebrionidae capturadas ocasionalmente en el matorral, *Opatrum baeticum*, de distribución ibérica meridional y *Nesotes nigroaeneus*, de distribución ibérica oriental (Español, 1961b)

### 5.4.3. LA COMUNIDAD DE COLEOPTERA COPRÓFILOS

El excremento de herbívoro forma un tipo de hábitat muy característico, parcheado en el espacio y efímero en el tiempo, de tipo discreto, muy localizado y en forma de islas bien delimitadas (Mohr, 1943; Koskela & Hanski, 1977; Otronen & Hanski, 1983). La explotación de un recurso como este conlleva una fuerte especialización fisiológica y etológica (Riley, 1889; Bartholomew & Heinrich, 1978), puesto que características como el tamaño (Sowig & Wassmer, 1994), la distribución de los excrementos (Hanski, 1991a), sus condiciones físicas y químicas (Gómez Gutiérrez *et al*, 1979; Anderson & Coe, 1974; Lobo, 1991), su procedencia (Rainio, 1966; Anduaga & Halffter 1991; Ávila & Pascual, 1981, 1986; Sánchez-Piñero & Ávila 1991), o su duración (Landin, 1961; Lumaret, 1975) son características que pueden restringir el tipo de fauna que puede explotarlo. En este sentido, la comunidad de coleópteros asociados al excremento de herbívoro en la Sierra de Baza está compuesta principalmente por especies pertenecientes a familias típicamente coprófilas, como Staphylinidae, Histeridae, Scarabaeidae, Aphodiidae y, en menor medida, Hydrophilidae, apareciendo también, aunque peor representadas, otras familias de hábitos más generalistas, como Ptinidae, Anthicidae o Tenebrionidae, o bien de hábitos necrófagos y esporádicamente coprófilos, como Silphidae (Pardo Alcaide & Yus, 1975) o Trogidae (Vaurie, 1955, 1962; Paulian & Baraud, 1982; Romero-Samper, 1988; Ruiz, 1995). La presencia de ocasionales capturas de grupos fitófagos, como Buprestidae y Curculionidae puede ser considerada meramente accidental.

La comunidad de Scarabaeoidea (Scarabaeidae, Aphodiidae, Geotrupidae y Trogidae) ha sido objeto de un estudio más detallado por ser este el grupo habitualmente mejor representado en la fauna coprófila, y por constituir en la Sierra de Baza una muy importante fracción de la comunidad, sobre todo en cuanto a la biomasa. La comunidad de Scarabaeoidea está compuesta por 33 especies pertenecientes a las familias Scarabaeidae, Aphodiidae, Geotrupidae y Trogidae, siendo las dos primeras familias las dominantes tanto en número de especies como en abundancia. Destaca la reducida representación de la familia Geotrupidae, con sólo dos especies presentes en la zona (*Sericotrupes niger* y *Thorectes laevigatus*), ninguna de las cuales llega a ser abundante. La dominancia de escarabeidos y afódidos respecto a geotrúpidos es un resultado que coincide con lo señalado en general para otras áreas de marcado carácter mediterráneo

en la Península Ibérica (por ejemplo Galante, 1978; Sánchez-Piñero & Ávila, 1991; Ávila, 1984; Lobo, 1992; Hidalgo & Cárdenas, 1994; Sánchez-Piñero, 1994). En el caso de los Trogidae, su escasa presencia en los excrementos (sólo un individuo fue capturado en trampas cebadas) estaría relacionada con la presencia sólo ocasional de las especies de esta familia en excrementos (principalmente de carnívoros), ya que se trata de especies principalmente necrófagas (Vaurie, 1955, 1962; Paulian & Baraud, 1982; Romero-Samper, 1988; Ruiz, 1995).

Con respecto a las dos familias dominantes, se capturó el mismo número de especies de Aphodiidae (15 especies) y Scarabaeidae (15 especies) en la zona de estudio. La relación entre el número de especies de Aphodiidae y Scarabaeidae en la Sierra de Baza (1:1) se aproxima a la razón del número de especies de ambas familias obtenida para áreas próximas como Sierra Nevada (1'4:1 ; Ávila, 1984) ( $\chi^2 = 1'49$ ,  $p = 0'22$ , g.l. = 1) y la Hoya de Guadix-Baza (1'7:1 ; Sánchez-Piñero, 1994) ( $\chi^2 = 3'99$ ,  $p < 0'05$ , g.l. = 1), siendo esta proporción significativamente menor a la señalada para la Península Ibérica en general (2'3:1 ; Lobo, 1992) ( $\chi^2 = 8'77$ ,  $p < 0'01$ , g.l. = 1). De este modo, la fauna de Scarabaeoidea coprófagos en el sureste ibérico parece poseer una relación más equilibrada en el número de especies de Aphodiidae y Scarabaeidae con respecto al conjunto peninsular, lo que podría estar relacionado con el patrón general establecido de aumento relativo del número de especies de Scarabaeidae con el descenso de latitud (Galante, 1978; Galante, 1983; Galante *et al.*, 1989; Galante & Stebnicka, 1993; Hidalgo & Cárdenas, 1994; Wassmer, 1994). Este aumento de la importancia relativa de los Scarabaeidae respecto a Aphodiidae se hace aún más evidente si consideramos la abundancia relativa de las dos familias: el número de escarabeidos fue de 1'7 veces superior al número de afódidos. Esta es una situación inversa a la generalmente hallada en el sur de la Península Ibérica, donde suelen ser más abundantes los Aphodiidae, oscilando la relación entre el número de escarabeidos y de afódidos entre 0'3:1 y 0'8:1 (Ávila, 1984; Ávila & Sánchez-Piñero, 1990; Ávila *et al.*, 1989; Sánchez-Piñero, 1994).

La distribución de frecuencias de abundancia muestra la existencia de una especie dominante, *Euonthophagus gibbosus*, que representa el 23'7% del total de individuos.



Otras especies dominantes de la comunidad son *Onthophagus lemur* (16'5%), *Aphodius distinctus* (14'6%) y *Aphodius foetidus* (9'7%). Otro grupo (*Onthophagus punctatus*, *O.vacca*, *Euonthophagus amyntas* y *Aphodius affinis*) comprendería especies frecuentes (entre el 5'5% y el 3'2% del total de individuos) en la zona de estudio. Finalmente la mayoría (60'6%) de las especies presentes en la zona de estudio presentan una baja abundancia, pudiéndose considerar especies satélites en la comunidad (Hanski, 1982). Entre estas especies raras cabría destacar a *Aphodius putoni*, especie sólo conocida del sur de la Península Ibérica, constituyendo el ejemplar capturado en la Sierra de Baza la tercera cita de esta especie (Romero-Alcaraz & Ávila, 1997).

Las especies más abundantes de la Sierra de Baza se caracterizan por tratarse de elementos ubiquistas y generalistas, con tendencia orófila o ligados a condiciones xéricas (o ambas preferencias conjuntamente). *E.gibbosus*, *O.lemur*, *A.distinctus* y *A.foetidus* son especies ampliamente distribuidas por la Península Ibérica (Martín-Piera, 1984; Baraud, 1992), apareciendo en el sureste peninsular desde zonas bajas (véanse Sánchez-Piñero & Ávila, 1991; Sánchez-Piñero, 1994) hasta zonas de alta montaña (Ávila, 1984), si bien estas especies mostrarían un marcado carácter orófilo en el sureste ibérico, como el caso de *E.gibbosus* (Martín-Piera, 1984), bien por tratarse de especies criófilas (*A.distinctus*; Fernández-Sigler, 1986); Ávila & Pascual, 1987; Ávila & Sánchez-Piñero, 1990) o por requerir niveles de humedad relativamente elevados, que sólo aparecerían en las partes altas de la sierra (*A.foetidus*; Landin, 1961; Rainio, 1966; Lobo, 1982). Por otro lado, el carácter fuertemente mediterráneo y xérico de la Sierra de Baza (particularmente en la vertiente sur), probablemente determine la presencia de elementos xerófilos, como *O.lemur*, *O.vacca*, *O.ruficapillus*, *A.tersus* (Lumaret, 1978; Martín-Piera, 1984), junto con especies propias de las áreas áridas circundantes (*O.merdarius*, *S.puncticollis*; Sánchez-Piñero, 1994) que llegarían a penetrar en las zonas más secas y expuestas de la vertiente sur (espantal SB9). La abundancia de especies como *E.gibbosus* y *A.distinctus* en estas zonas de carácter más xérico, así como la abundancia relativa de *O.lemur* (una de las especies dominantes en los altiplanos áridos de Guadix; Sánchez-Piñero, 1994) en las partes más altas de la sierra, estaría relacionada con la similitud entre las zonas de alta montaña mediterránea y las zonas estepáricas por las condiciones abióticas extremas existentes en ambos tipos de ambientes (Zamora, 1987; Suárez-Cardona *et al.*, 1992; Gómez, 1993). Habría que destacar también la abundancia relativa

de *O.punctatus*, especie asociada al bosque mediterráneo (Martín-Piera, 1984) que aparece en las zonas bajas (y principalmente en los encinares) de la Sierra de Baza. La abundancia de esta especie en la zona podría estar subestimada, dada su especialización en la explotación de letrinas de conejo (Ávila *et al.*, 1988; Sandoval & Ávila, 1991; Sánchez-Piñero & Ávila, 1991).

En conjunto, el marcado carácter mediterráneo de la Sierra de Baza determina la existencia de una comunidad de Scarabaeoidea coprófagos con un elemento de elementos de distribución mediterránea, junto con una reducida representación (tanto en número de especies como en abundancia) de elementos europeos (*A.constans*). El hecho de que las especies de distribución mediterránea constituyan la categoría corológica con una mayor proporción en el conjunto de la fauna es un patrón común a las comunidades de escarabeidos coprófagos en el sur de la Península Ibérica (Ávila, 1984; Sánchez-Piñero, 1994). Sin embargo, este predominio del número de especies de distribución mediterránea (*sensu* Martín-Piera, 1983, es decir, incluyendo los endemismos ibéricos) no es equivalente en las distintas familias: mientras en Aphodiidae las especies mediterráneas constituyeron el 66'7% del número total de especies, en Scarabaeidae este porcentaje fue inferior (46'7%). Estas diferencias vendrían marcadas por la distinta representación de especies ibéricas en ambas familias, más elevada en afóidos (20'0%) que en escarabeidos (13'3%). Al mismo tiempo, si bien las especies dominantes de Aphodiidae (*A.distinctus* y *A.foetidus*) son elementos mediterráneos, en el caso de Scarabaeidae las especies dominantes (*E.gibbosus* y *O.lemur*) poseen una amplia distribución euroturánica.

Como conclusión, la fauna de Scarabaeoidea coprófagos de la Sierra de Baza está dominada por especies euritópicas y generalistas, bien adaptadas a las condiciones de fuerte estacionalidad y períodos de sequía de la zona, comprendiendo mayoritariamente elementos de distribución mediterránea y euroturánica.

#### 5.4.4.LA COMUNIDAD DE COLEOPTERA SUBLAPIDÍCOLAS

Los coleópteros capturados bajo las piedras en la Sierra de Baza han sido muy escasos y han sido encontrados en una proporción muy baja de piedras (N= 40, el 3'31%

de todas las piedras examinadas). Sin embargo, y si bien no son un grupo importante en cuanto a abundancia ni biomasa en el conjunto de la sierra, son el segundo taxón, tras Formicidae, en cuanto a proporción de piedras ocupadas, que es en general baja para el conjunto de artrópodos (34'04%). Tanto en abundancia como en número de especies, dominan las especies de Carabidae y de Tenebrionidae, ambas típicamente epigeas y en muchas ocasiones asociadas con hábitos sublapidícolas, sobre todo los carábidos, que suelen pasar períodos de reposo bajo las piedras (Lövei & Sunderland, 1996). De estas dos familias, las sublapidícolas han sido en general especies capturadas también en trampas de caída, y solamente cuatro especies, dos de Carabidae (*Calathus ambiguus* y *Ophonus cunii*) y dos de Tenebrionidae (*Dendarus elongatus* y *Probaticus anthracinus flaveolatus*) han sido encontradas exclusivamente bajo las piedras. Podemos pensar que la coleopterofauna sublapidícola en la Sierra de Baza no adquiere una excesiva importancia, en términos de abundancia y de particularidad de las especies, siendo un sustrato que no es determinante para las poblaciones de la mayoría de coleópteros.

The first part of the report is a general introduction to the project. It describes the objectives of the study and the methods used to collect and analyze the data. The second part of the report is a detailed description of the results of the study. It includes a discussion of the findings and their implications for the field of research. The third part of the report is a conclusion and a list of references.

**CAPÍTULO 6**  
**VARIABILIDAD TEMPORAL**

VARIAZIONI TEMPORALI  
CAPITULO 5

## 6.1 INTRODUCCIÓN

La actividad de los insectos en general, como la de otros animales ectotérmicos, está marcada por la temperatura del medio en el que se desenvuelven, pudiéndose establecer relaciones directas más o menos claras entre ambos parámetros (Fallaci *et al.*, 1997; Honek, 1997). Más importante incluso que la actividad es la velocidad de desarrollo en los insectos, que debido a su carácter ectotérmico, está condicionada por una combinación de tiempo y temperatura, de manera que es necesaria una temperatura determinada durante un tiempo concreto (o grados-día) para que el desarrollo se lleve a cabo de manera adecuada (Begon *et al.*, 1986). Aunque en general la velocidad de desarrollo aumenta linealmente con el incremento de la temperatura (dentro de unos márgenes ecológicos), la manera en que el desarrollo de los diferentes grupos de insectos se ve afectado por la temperatura es distinta según los casos (Honek, 1996), lo que ha contribuido a que se hayan desarrollado estrategias evolutivas que hagan coincidir las fases de desarrollo con las de la óptima temperatura. A pesar de que la competencia se ha esgrimido en ocasiones como un proceso que contribuye a generar una cierta segregación fenológica (mediante la adquisición de lo que Giller & Doube, 1994, llaman "refugios temporales" en el caso de coleópteros coprófilos), las limitaciones y restricciones al desarrollo impuestas por las propias características abióticas del medio, principalmente temperatura y humedad, probablemente sean las que determinen en mayor grado la fenología de los coleópteros. Esto es especialmente importante en medios altamente variables temporalmente como los mediterráneos, que están caracterizados por fuertes variaciones estacionales de temperatura y precipitación que determinan fenologías en general bien definidas en los coleópteros.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, se han planteado los siguientes objetivos en la elaboración de este capítulo:

- 1) Descripción de los patrones de variación anual de abundancia y fenología de los coleópteros en cada sustrato muestreado (suelo, matorral y excremento), cuantificando si en todos ellos el patrón de variación es o no equivalente.

2) En cada una de las tres comunidades, descripción de los modelos fenológicos de las familias mejor representadas.

3) Estudio de las diferencias interanuales en el ciclo fenológico, cuantificando las posibles diferencias en el patrón de variación anual entre los dos años de trabajo, así como las diferencias en abundancia y diversidad de coleópteros entre ambos años.

## **6.2. MATERIAL Y MÉTODOS**

### **6.2.1. PATRONES DE VARIACIÓN ANUAL**

Con el fin de hacer comparables los datos de variación temporal en los diferentes sustratos, hemos expresado la fenología como la proporción, en porcentaje, de la abundancia de distintas familias en cada uno de los meses del año. En este sentido, y para obtener el patrón fenológico de los diferentes grupos de Coleoptera, hemos considerado estas proporciones para el conjunto de especímenes colectados en los dos años de trabajo. Este método de trabajo nos permitió aplicar índices de correlación a los patrones obtenidos en los diferentes sustratos, de forma que podemos estimar si los Coleoptera presentan, en general, la misma tendencia fenológica en el suelo, en el matorral y en el excremento.

Por otra parte, en cada uno de los sustratos se ha establecido la variación de la abundancia media por muestra y de la diversidad media por muestra a lo largo del año, tanto en el total del área muestreada, como para cada estación de muestreo por separado. En este apartado, y para obtener una visión más general de tales variaciones, de nuevo se ha considerado en conjunto a los dos años de muestreo. Los valores de abundancia media y diversidad media en distintos meses del año fueron sometidos a un análisis de correlación con el objetivo de observar si ambos parámetros varían de un modo independiente o no. El modelo fenológico se ha establecido de manera semejante, utilizando el valor de la abundancia relativa en cada uno de los meses, para distintas familias de coleópteros en cada sustrato.



### 6.2.2. PATRONES DE VARIACIÓN INTERANUAL

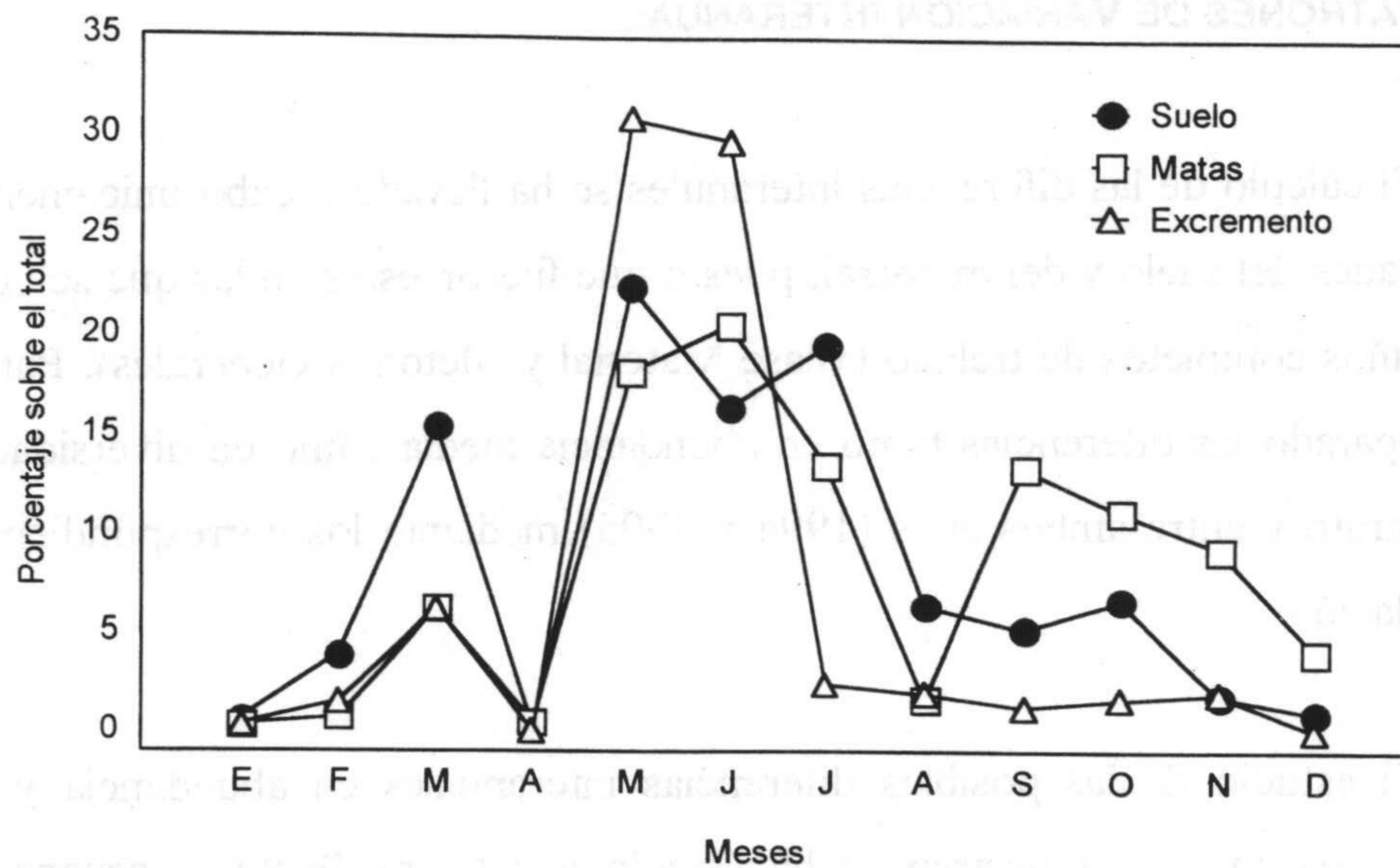
El cálculo de las diferencias interanuales se ha llevado a cabo únicamente para las comunidades del suelo y del matorral, puesto que fueron estas en las que se completaron los dos años completos de trabajo (véase Material y Métodos Generales). Para tal fin se han comparado las diferencias tanto en abundancia media como en diversidad media en cada sustrato y entre ambos años (1994 y 1995) mediante los correspondientes análisis de correlación.

El estudio de las posibles diferencias interanuales en abundancia y diversidad entre los dos años de muestreo se ha llevado a cabo mediante la prueba de Mann-Wihtney, comparando los valores medios de abundancia y diversidad por muestra entre 1994 y 1995.

## 6.3. RESULTADOS

### 6.3.1. VARIACIÓN ANUAL

Los patrones de variación anual para las tres comunidades de coleópteros (suelo, matorral y excremento) se muestran en la figura 6.1. Se puede deducir que la fenología de los coleópteros en conjunto de la Sierra de Baza es eminentemente primavero-estival, puesto que la mayor proporción de coleópteros se concentró en los meses de primavera y verano en los tres sustratos, aunque una buena parte de ellos, sobre todo en el matorral, aparecieron en los meses de otoño (septiembre, octubre y noviembre). La coleopterofauna coprófila es la que presenta un rango fenológico más restringido, pues la mayoría de los individuos se concentra en los meses de mayo y junio. Las tres comunidades mostraron un patrón general muy semejante, como se desprende de los elevados valores de las correlaciones entre las abundancias relativas de coleópteros en cada mes entre sustratos (Tab.6.1), que fue máximo entre los sustratos de suelo y excremento ( $p=0'790$ ;  $p=0'002$ ).



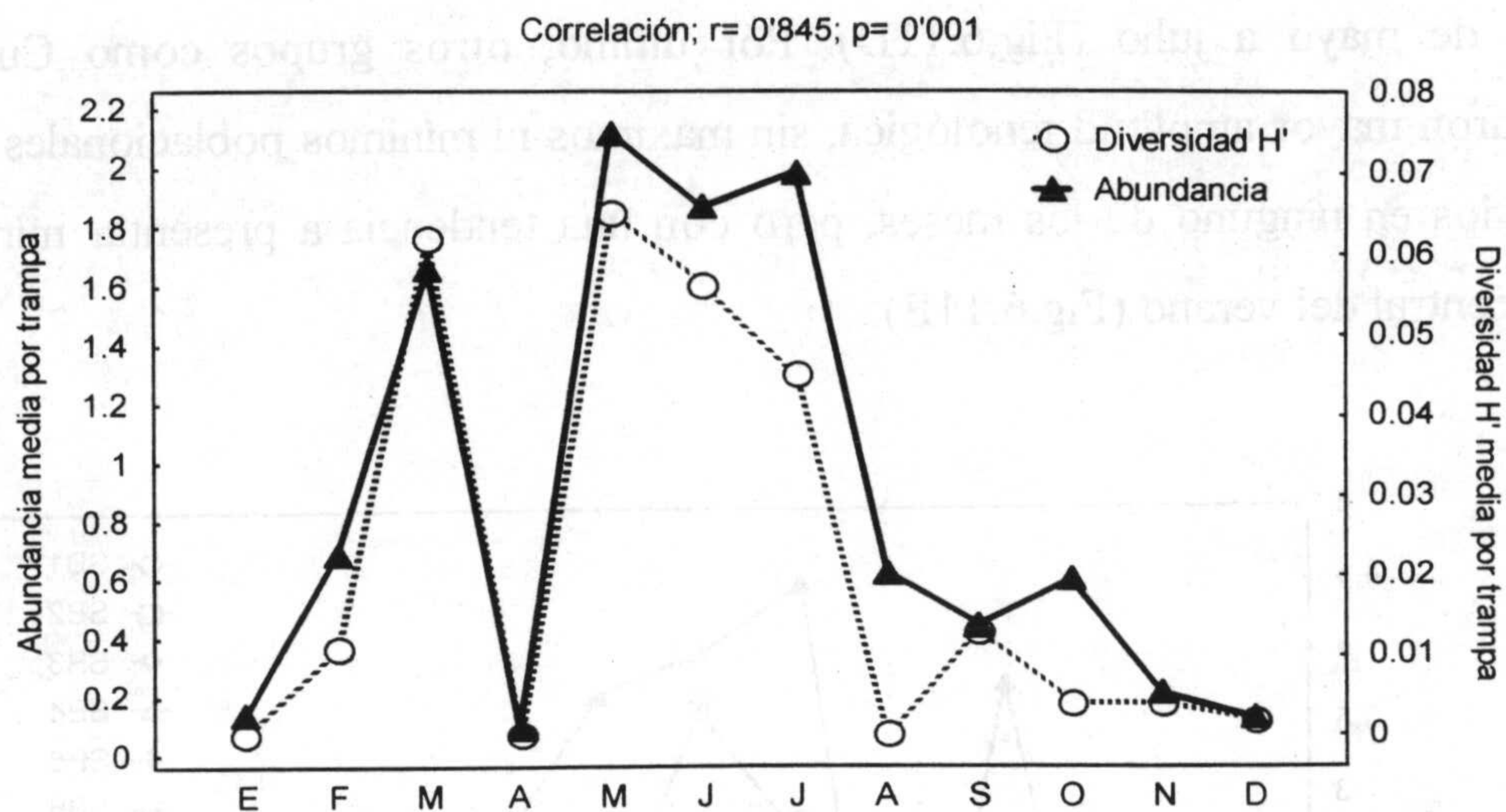
**Figura 6.1.** Modelo de variación anual de la abundancia de los Coleoptera considerados en conjunto en los tres sustratos muestreados.

	r	p
Suelo-Matorral	0'730	0'007
Suelo-Excremento	0'790	0'002
Matorral-Excremento	0'633	0'027

**Tabla 6.1.** Correlación de entre la fenología de Coleoptera en los diferentes sustratos (datos transformados logarítmicamente).

### 6.3.1.1. COLEOPTERA EPIGEOS

Los Coleoptera colectados mediante trampas de caída en la Sierra de Baza mostraron en conjunto una fenología principalmente primaveral-estival, ocurriendo las máximas abundancia y diversidad medias en los meses de marzo a julio (salvo en abril) y obteniéndose una proporción mucho más baja en los meses de invierno, diciembre y enero, principalmente (Fig.6.2), meses en los que las bajas temperaturas y la nieve, al igual que ocurrió en abril, hicieron descender considerablemente la abundancia y diversidad de Coleoptera. Ambos parámetros, abundancia y diversidad, oscilaron de forma semejante entre los diferentes meses del año, obteniéndose una elevada correlación entre ambos ( $r=0'845$ ;  $p=0'001$ ) (Fig.6.2).

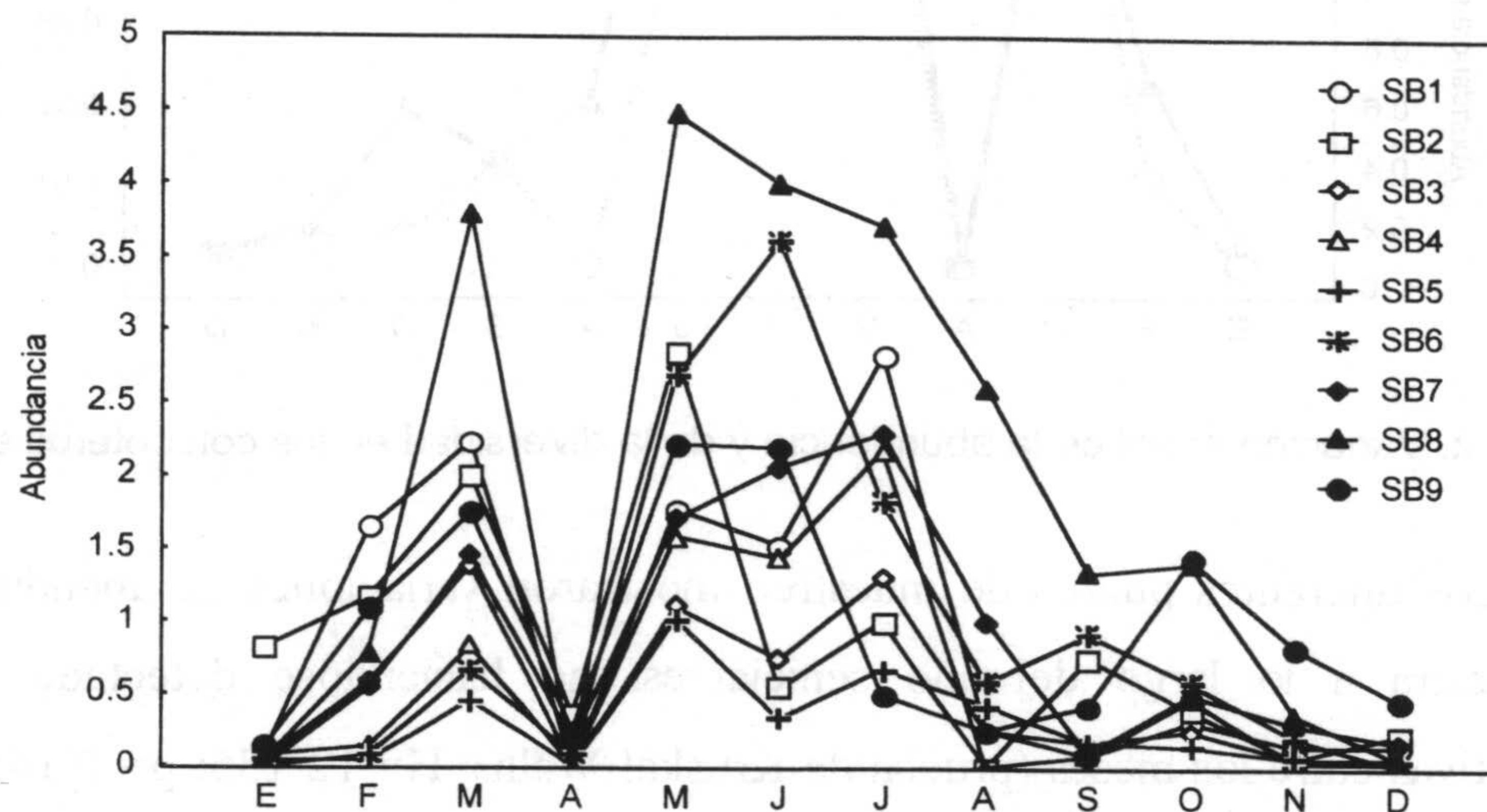


**Figura 6.2.** Variación anual de la abundancia y de la diversidad en los coleópteros epigeos.

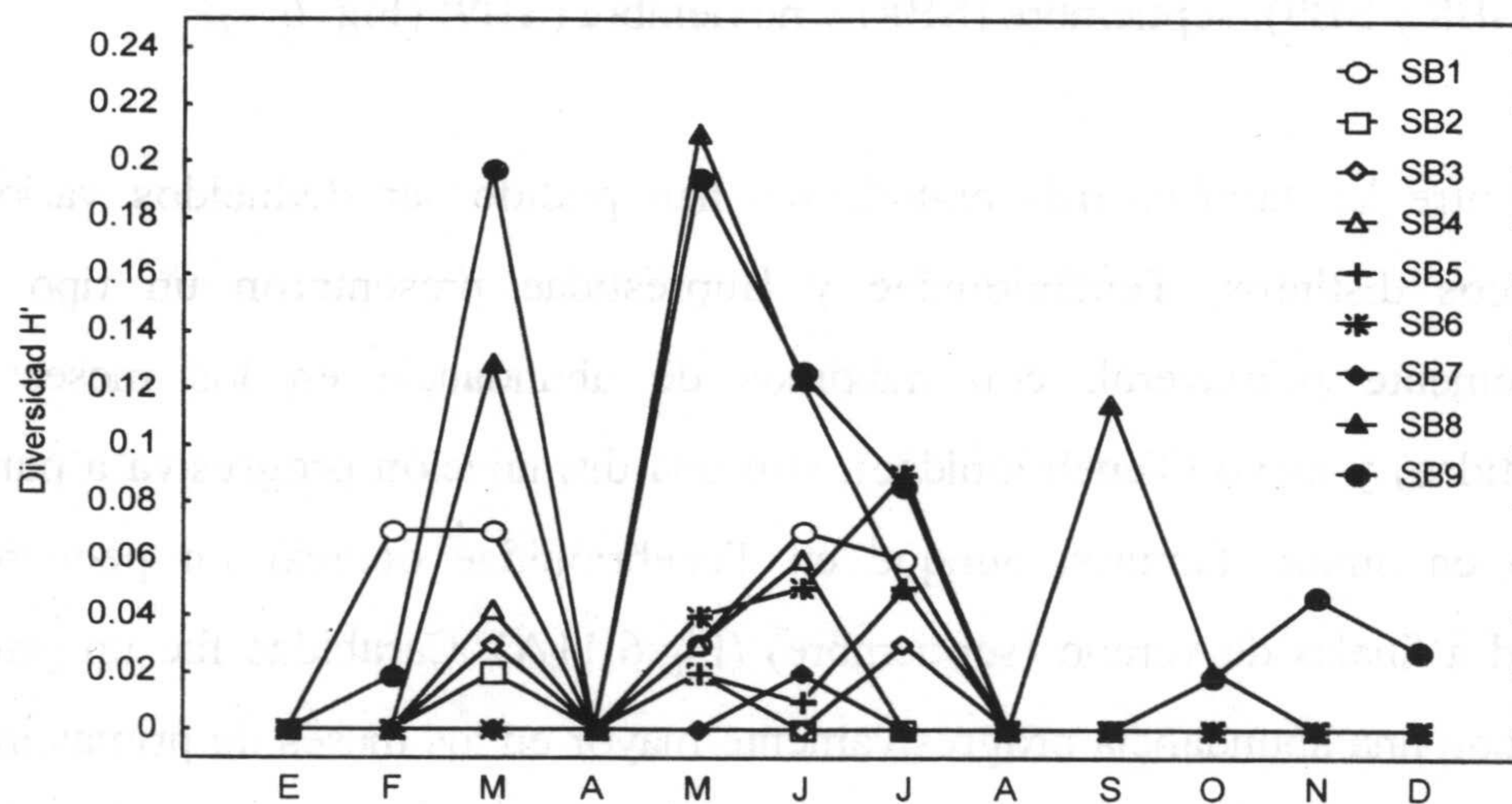
Los diferentes puntos de muestreo mostraron variaciones de abundancia media por muestra a lo largo del año semejantes, no habiéndose detectado diferencias significativas entre los meses (prueba de Kruskal-Wallis;  $H = 12.135$ ;  $p = 0.145$ ;  $N = 108$ ) (Fig.6.3). Sin embargo, las variaciones mensuales en diversidad media entre puntos de muestreo sí fueron significativamente diferentes en el conjunto de los meses, debido sobre todo a las estaciones SB8 y SB9, que presentaron elevados valores de diversidad en marzo (SB8 y SB9), septiembre (SB8) y noviembre (SB9) (Fig. 6.4).

Entre las familias más abundantes han podido ser deducidos varios modelos fenológicos distintos. Tenebrionidae y Buprestidae presentaron un tipo fenológico eminentemente primaveral, con máximos de abundancia en los meses de marzo (Buprestidae) y mayo (Tenebrionidae), con una disminución progresiva a partir del mes de julio en ambas familias, aunque en Tenebrionidae ocurrió un pequeño pico de actividad a finales de verano (septiembre) (Fig.6.11A). Carabidae fue un grupo estival-otoñal, con una abundancia progresivamente mayor en los meses de primavera y verano, para alcanzar el máximo en el mes de septiembre y sufrir un descenso bastante acusado a partir de entonces, alcanzando a mediados de invierno el mínimo (Fig.6.11B). En este mismo sustrato Staphylinidae presentaron un modelo bimodal, con un pico de abundancia en primavera y otro menor en otoño (Fig.6.11C), si consideramos que el mínimo de abril se debe a las nevadas extraordinarias. Por su parte los Dasytidae se ajustaron a un modelo fenológico de tipo casi explosivo, con presencia únicamente en los

meses de mayo a julio (Fig.6.11D). Por último, otros grupos como Curculionidae mostraron mayor amplitud fenológica, sin máximos ni mínimos poblacionales demasiado marcados en ninguno de los meses, pero con una tendencia a presentar mínimos en la parte central del verano (Fig.6.11E).



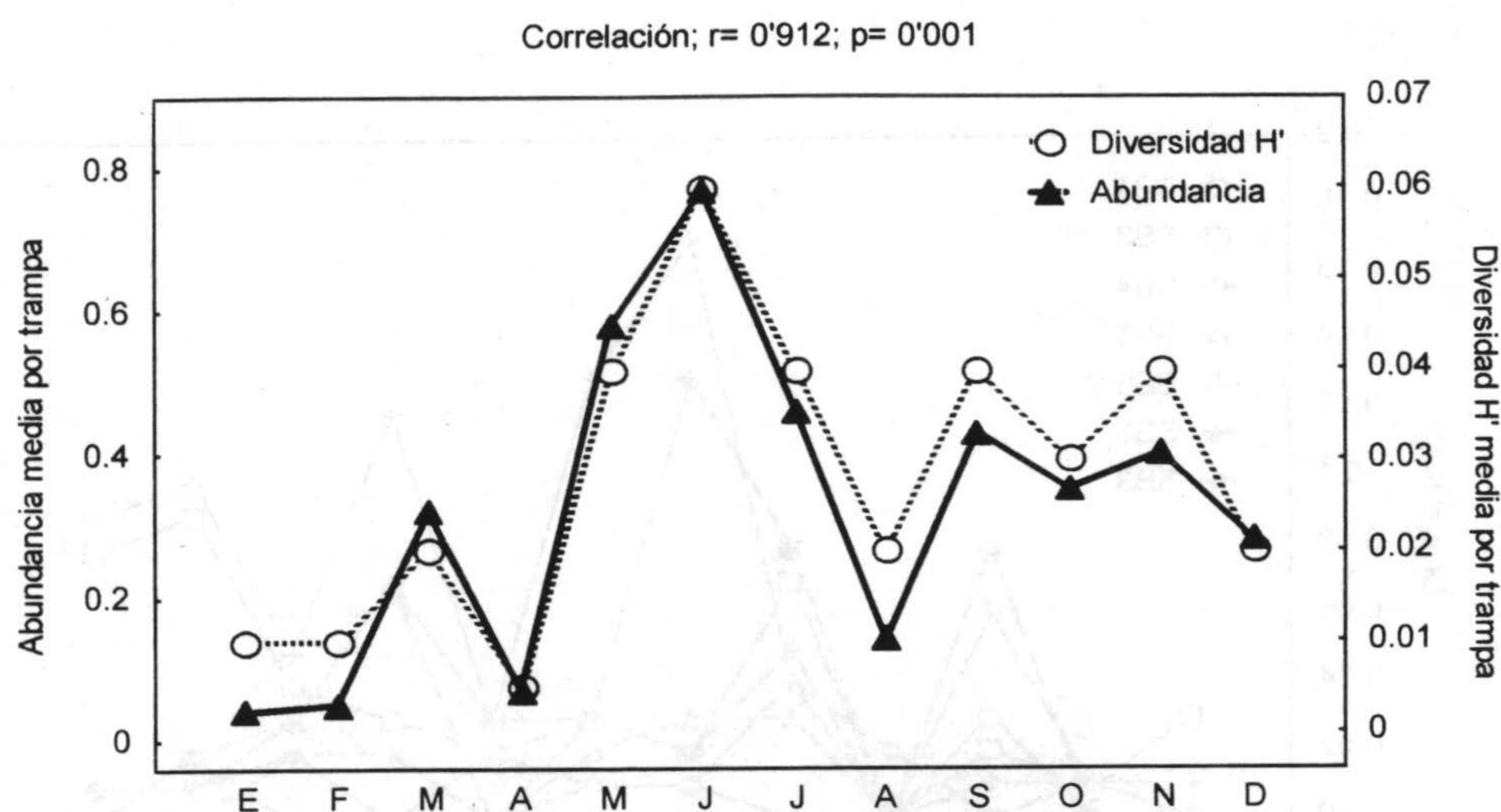
**Figura 6.3.** Variaciones de la abundancia media de coleópteros epigeos por trampa para los nueve puntos de muestreo y en los diferentes meses del año.



**Figura 6.4.** Variaciones de la diversidad H' media de coleópteros epigeos por trampa para los nueve puntos de muestreo y en los diferentes meses del año.

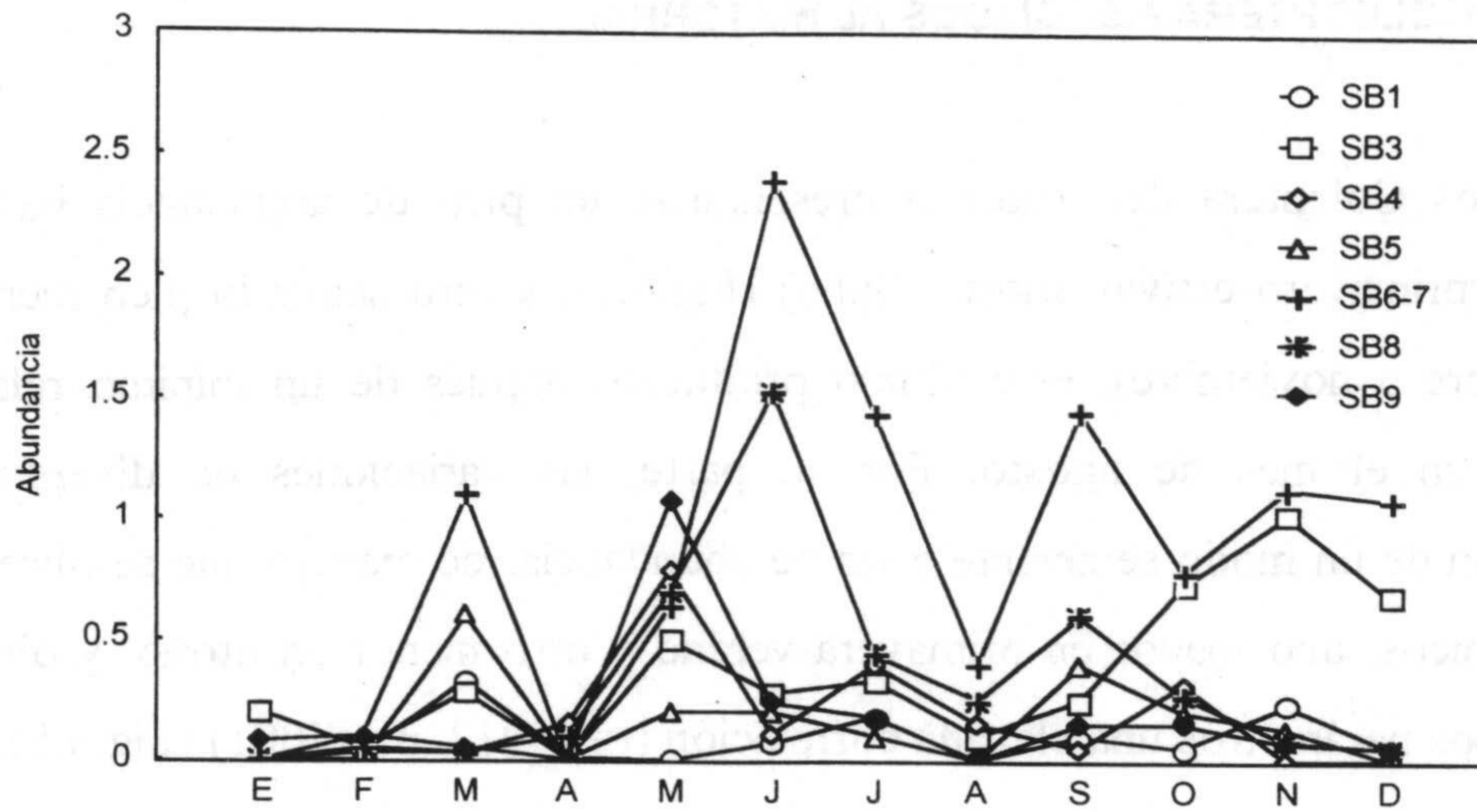
## 6.3.1.2. COLEOPTERA ASOCIADOS AL MATORRAL

Los Coleoptera del matorral presentaron un pico de abundancia bastante bien marcado primavera-estival (mayo a julio) (Fig.6.5), y otro segundo pico menor, otoñal (septiembre a noviembre), este último producido después de un mínimo relativamente acusado en el mes de agosto. Por su parte, las variaciones de diversidad media ocurrieron de un modo semejante a las de abundancia, de manera que se observaron los mismos picos, uno mayor en primavera-verano y otro menor en otoño, y obteniéndose para ambos parámetros una elevada correlación ( $r= 0'912$ ;  $p= 0'001$ ) (Fig.6.5).

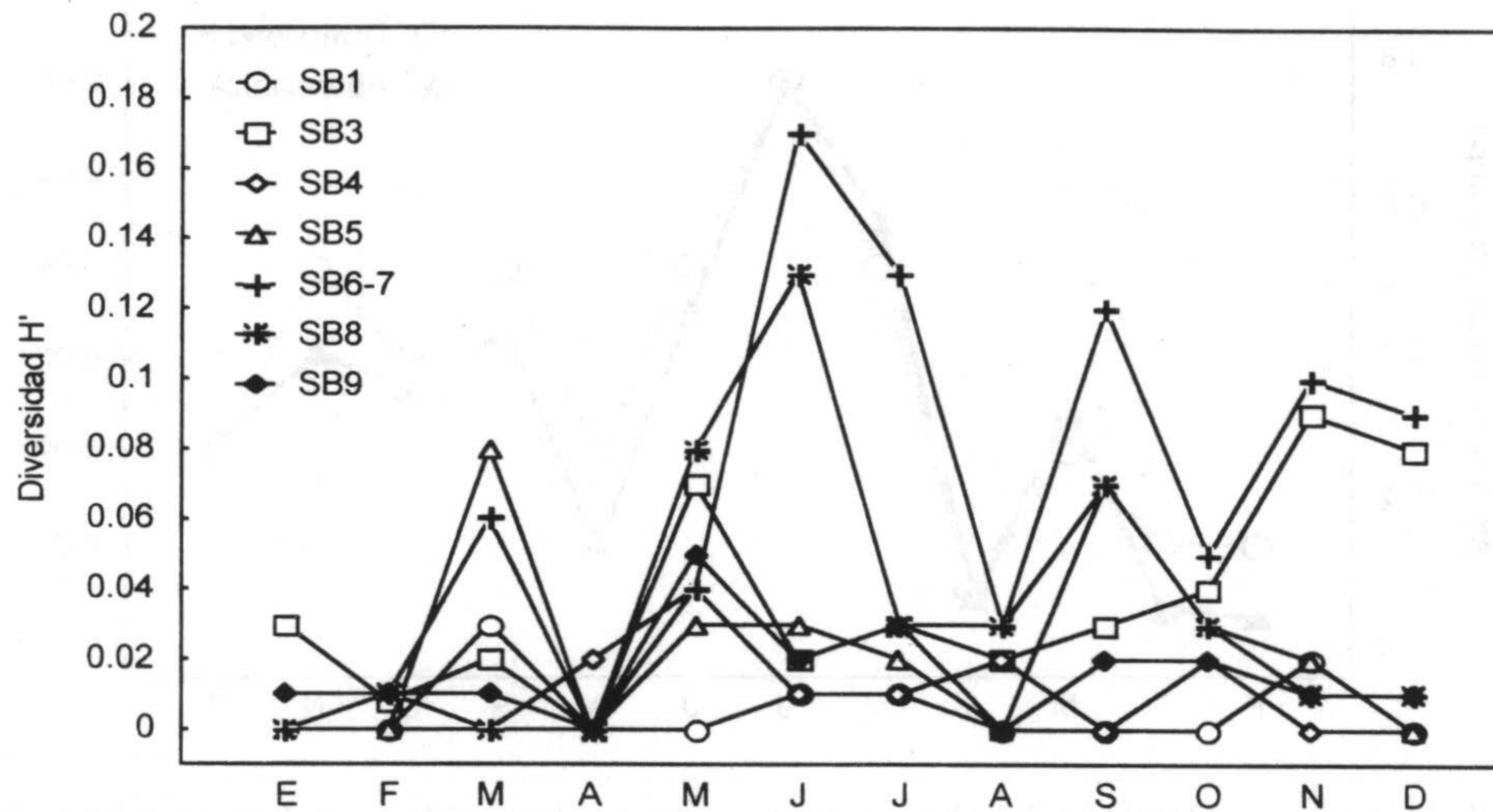


**Figura 6.5.** Variación anual de la abundancia y de la diversidad en los coleópteros asociados al matorral.

A diferencia de lo que ocurría en la fauna epigea, en los coleópteros asociados al matorral las variaciones de abundancia (Fig.6.6) y diversidad (Fig.6.7) a lo largo del año fueron significativamente diferentes entre los distintos puntos de muestreo (Abundancia; prueba de Kruskal-Wallis:  $H= 17'620$ ;  $p= 0'007$ ; Diversidad;  $H= 21'495$ ;  $p= 0'001$ ;  $N= 84$ ), debido a las mayores abundancia y diversidad medias que alcanzaron los coleópteros en el mes de junio en los puntos de muestreo SB6-7 y SB8, en el mes de septiembre en SB6-7 y en los meses de octubre, noviembre y diciembre en los puntos SB3 y SB6-7.



**Figura 6.6.** Variaciones de la abundancia media de coleópteros por mata para los siete puntos de muestreo y en los diferentes meses del año.



**Figura 6.7.** Variaciones de la diversidad  $H'$  media de coleópteros por mata para los siete puntos de muestreo y en los diferentes meses del año.

De las familias más abundantes se pueden deducir cuatro modelos fenológicos dominantes: el primero de ellos correspondió a coleópteros con una fenología primavero-estival, con actividad de adultos centrada en los meses de junio y julio (Fig.6.11F), tal como ocurrió en la familia Coccinellidae, de los que casi la mitad de los insectos colectados lo fueron en los meses de junio y julio, aunque en otoño estos coleópteros mostraron aún cierta actividad, y en la familia Chrysomelidae, con una gráfica de fenología casi idéntica. El segundo modelo correspondió a Coleoptera otoñales, con máximos de actividad a partir del mes de septiembre y hasta noviembre, tal fue el caso de los Meliridae (Fig.6.11G). Un tercer modelo corresponde a grupos de amplia

distribución temporal y varios picos de actividad a lo largo del año, como ocurrió en Curculionidae (prácticamente igual que ocurría en las trampas de caída) y Nitidulidae, estos con un pico principal en primavera (Fig.6.11H). Por último, al cuarto modelo se ajustaron los coleópteros de fenología más o menos breve y explosiva, con actividad centrada en un breve período del año, como ocurrió con los Alleculinae, que aparecieron en la Sierra de Baza exclusivamente en los meses de mayo y junio (Fig.6.11I).

### 6.3.1.3. COLEOPTERA COPRÓFILOS

Los Coleoptera coprófilos de la Sierra de Baza mostraron una fenología claramente primavero-estival (Fig.6.8), con máximos de individuos en los meses de mayo, junio y julio. A partir de entonces los efectivos comenzaron a ser cada vez más escasos, hasta alcanzar mínimos que coinciden con los meses de diciembre y enero. A partir de febrero las poblaciones comienzan a crecer de forma constante. El mínimo que se observó en el mes de abril se debe, al igual que en los dos sustratos precedentes (suelo y matorral) a que en ese mes en ambos años de muestreo se produjeron copiosas nevadas y temperaturas muy bajas, lo que interrumpió el proceso de crecimiento de las poblaciones. Las variaciones de diversidad a lo largo de los meses se corresponden de modo bastante exacto con las variaciones en abundancia, habiéndose obtenido los máximos de diversidad en primavera y verano (mayo a julio), y encontrándose por tanto una elevada correlación entre ambos parámetros ( $r= 0'916$ ;  $p= 0'00001$ ) (Fig.6.8).

La misma tendencia en las variaciones de abundancia y diversidad fue encontrada también en todos los puntos de muestreo, con máximos más o menos acusados en los meses de mayo a julio y mínimos en el resto del año (Figs.6.9 y 6.10), aunque hay que hacer notar que la diversidad fue relativamente alta en los meses de primavera y final del verano (Fig.6.10). Entre los distintos puntos de muestreo la abundancia y la diversidad variaron de manera semejante a lo largo de los meses, no habiéndose obtenido diferencias significativas en ninguno de los casos (Abundancia; Kruskal-Wallis:  $H= 11'868$ ;  $p= 0'157$ ; Diversidad;  $H= 12'544$ ;  $p= 0'128$ ;  $N= 108$ ).

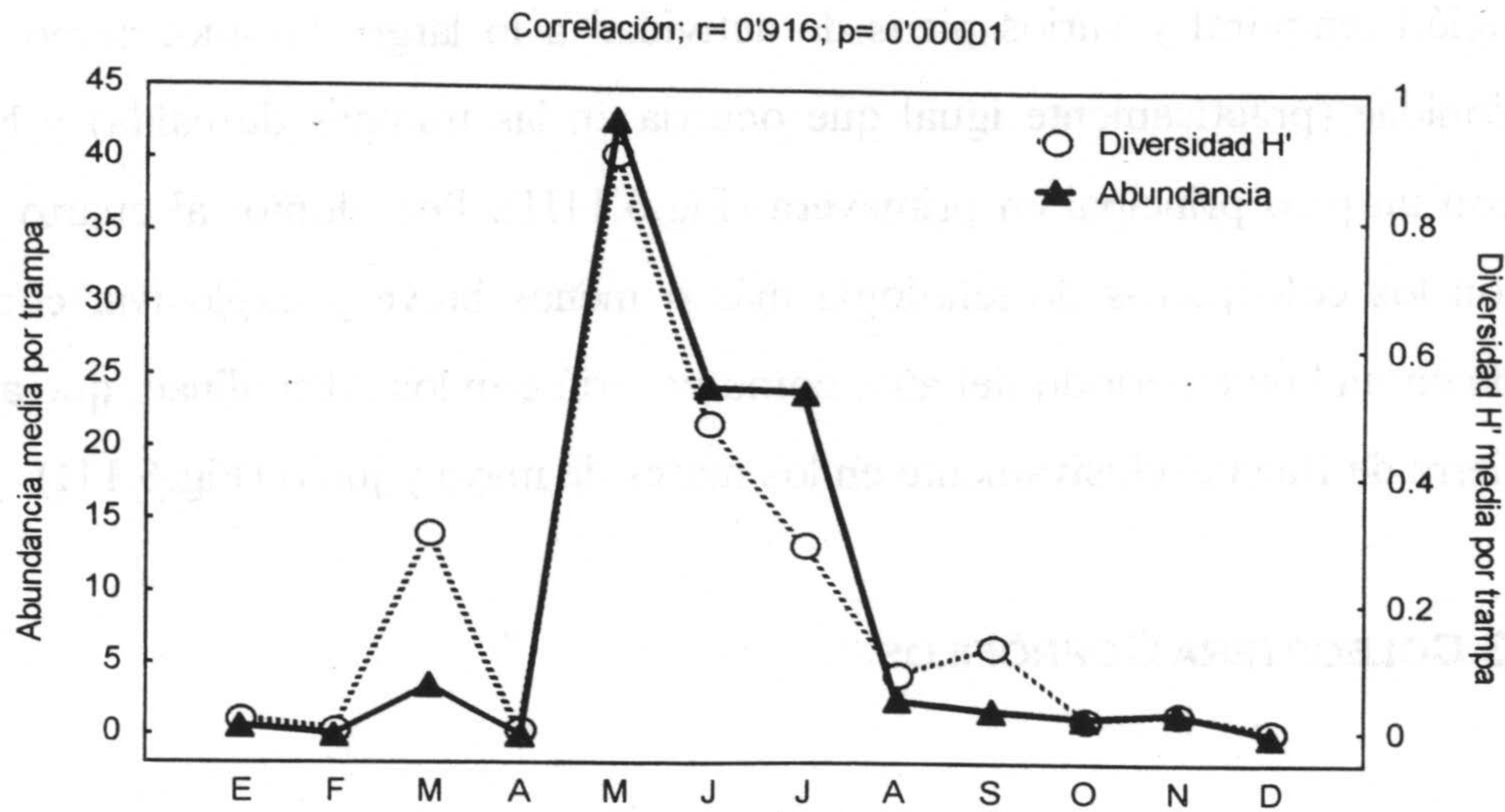


Figura 6.8. Variación anual de la abundancia y de la diversidad en los coleópteros coprófilos.

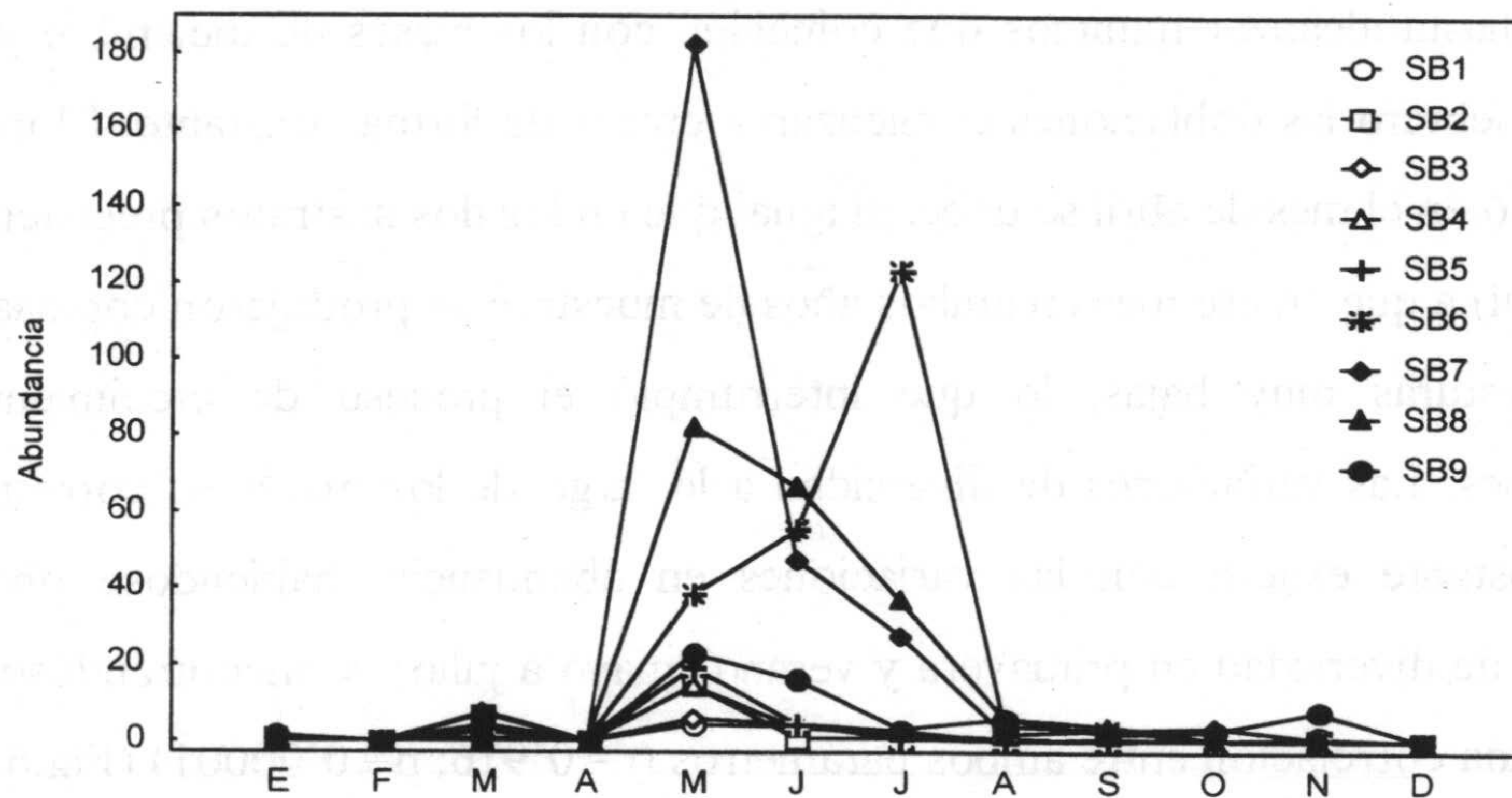


Figura 6.9. Variaciones de la abundancia media de coleópteros coprófilos por trampa para los nueve puntos de muestreo y en los diferentes meses del año.

Considerando la fenología de diferentes familias por separado, Scarabaeidae, Histeridae y Staphylinidae verifican esta misma dinámica estacional (Figs.6.11J y 6.11K), con máximos de abundancia en los meses de primavera y verano (de mayo a julio), pero no así la familia Aphodiidae, que se encuentra en la Sierra de Baza con una distribución temporal mucho más amplia, con máximos en marzo, junio y noviembre (Fig.6.11L). El máximo de marzo se debe a especies como *Aphodius foetidus*, y *A. distinctus*, ambos con una amplia fenología; el pico de noviembre se debe principalmente a *Aphodius distinctus*



y *A.affinis*, este último claramente otoñal. En junio *A.foetidus* alcanza uno de sus máximos, lo que se traduce en la fenología de la familia.

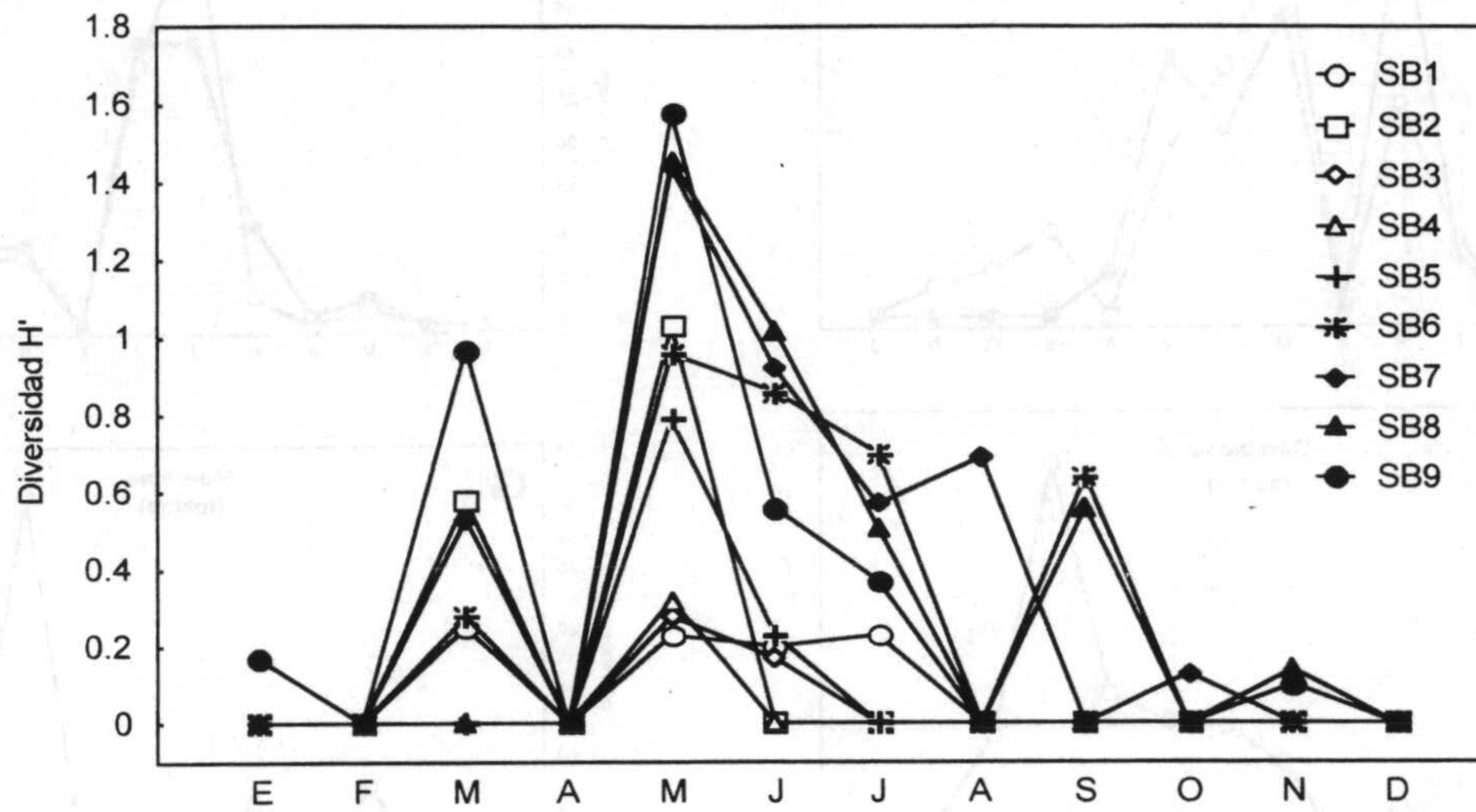


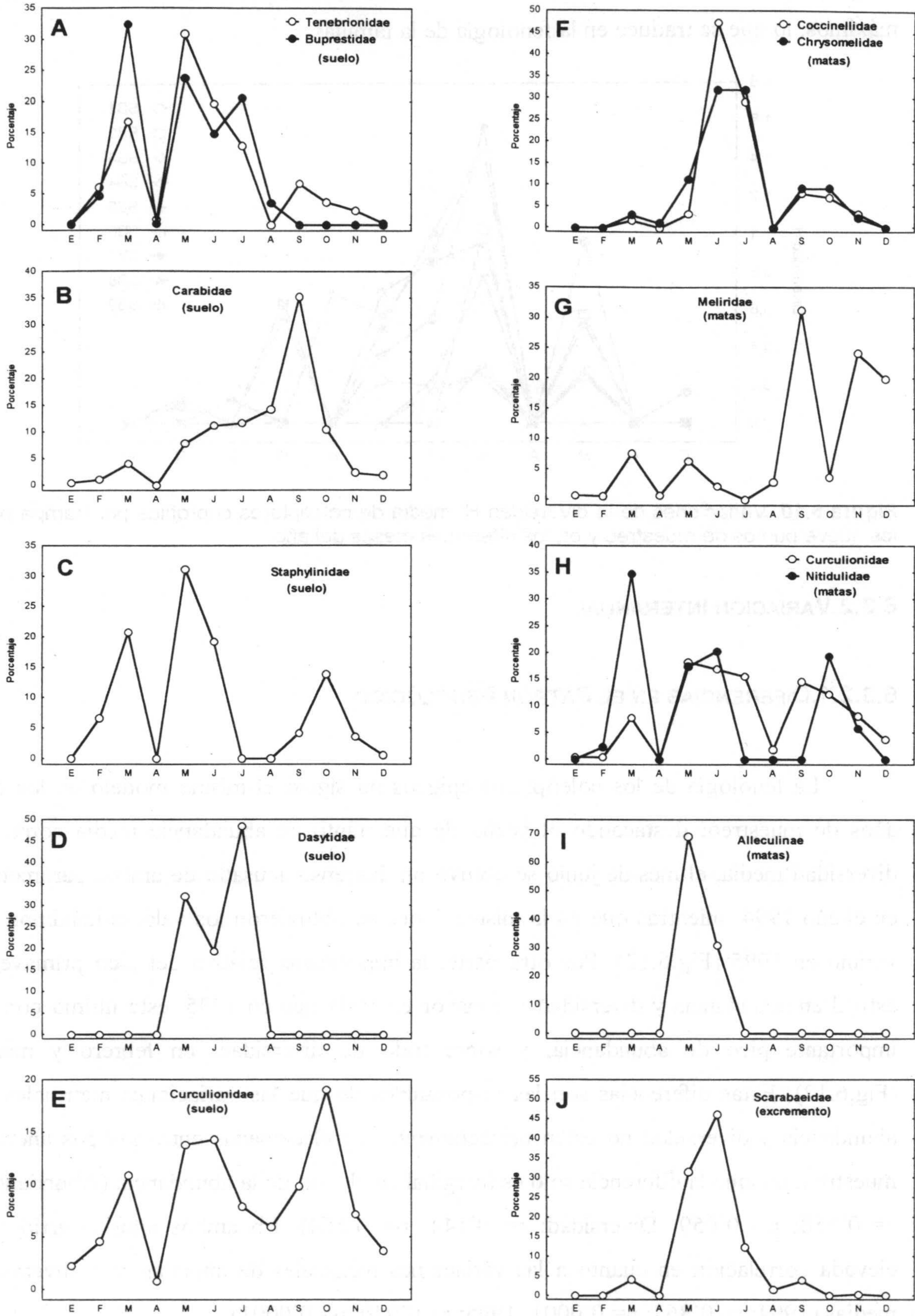
Figura 6.10. Variaciones de la diversidad H' media de coleópteros coprófilos por trampa para los nueve puntos de muestreo y en los diferentes meses del año.

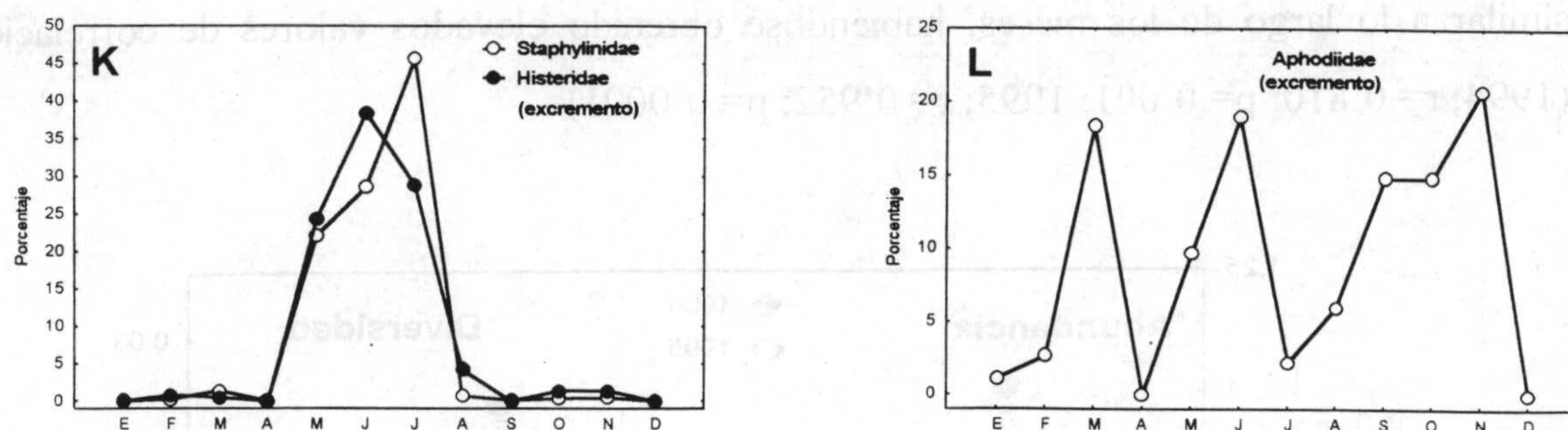
### 6.3.2.VARIACIÓN INTERANUAL

#### 6.3.2.1.DIFERENCIAS EN EL PATRÓN FENOLÓGICO

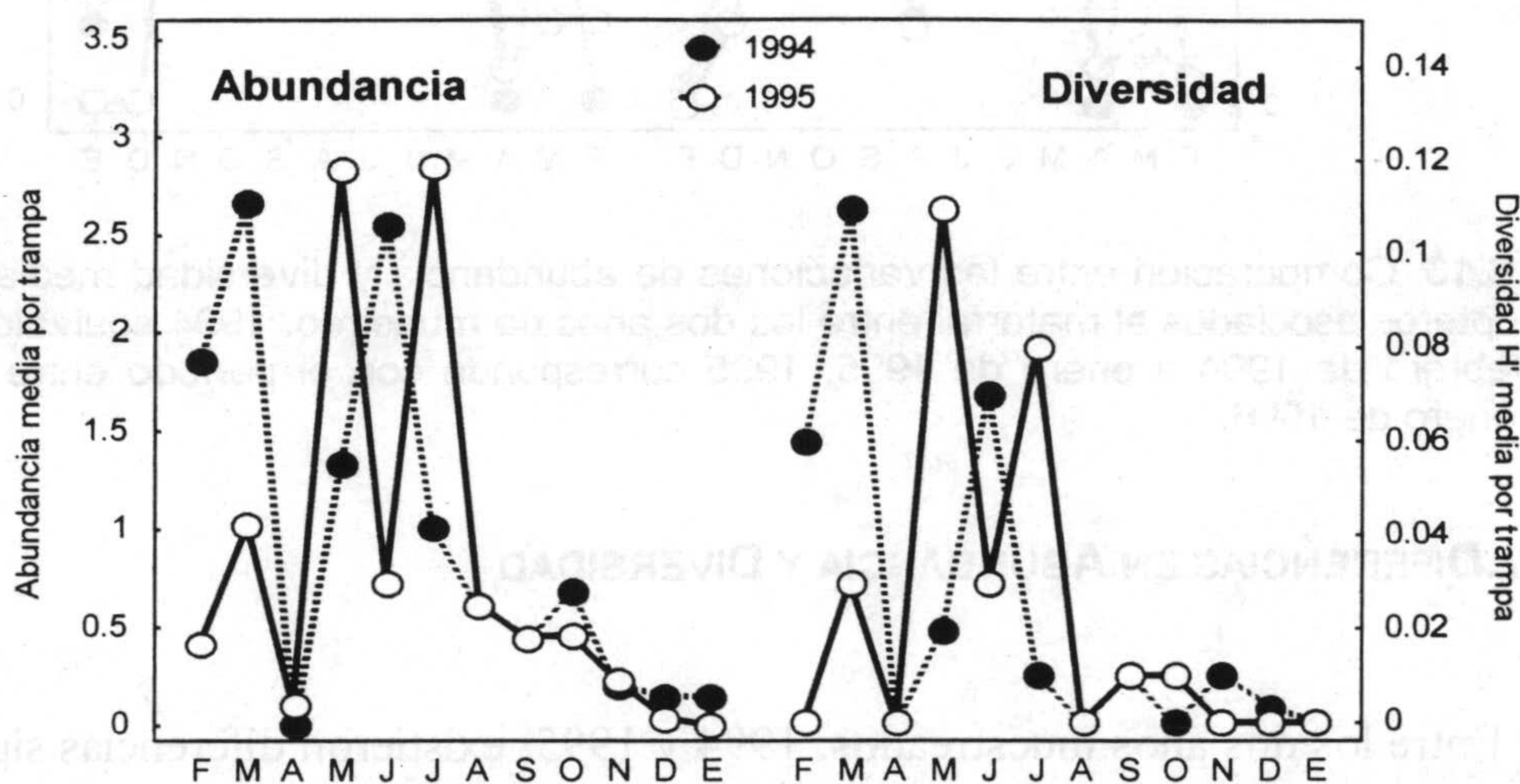
La fenología de los coleópteros epigeos no siguió el mismo modelo en los dos años de muestreo, destacando el hecho de que, tanto en abundancia media como en diversidad media, el mes de junio se obtuvo un descenso acusado de ambos parámetros en el año 1994, mientras que en la misma época se obtuvieron los valores máximos del verano en 1995 (Fig.6.12). Por otra parte, la importancia relativa del pico primavero-estival en abundancia y diversidad fue mayor en 1994 que en 1995, éste último con un importante pico de abundancia, y sobre todo de diversidad, en febrero y marzo (Fig.6.12). Estas diferencias son las responsables de que las variaciones mensuales de abundancia y diversidad no estén perfectamente correlacionadas entre los dos años de muestreo, aunque la diferencia sólo es marginal en el caso de la abundancia (Abundancia;  $r= 0'558$ ;  $p= 0'059$ ; Diversidad;  $r= 0'144$ ;  $p= 0'654$ ). En ambos años ocurrió una elevada correlación en cuanto a las variaciones mensuales de abundancia y diversidad medias (1994;  $r= 0'867$ ;  $p= 0'0001$ ; 1995;  $r= 0'940$ ;  $p= 0'0001$ ).

Figura 6.11. Leyenda en página siguiente





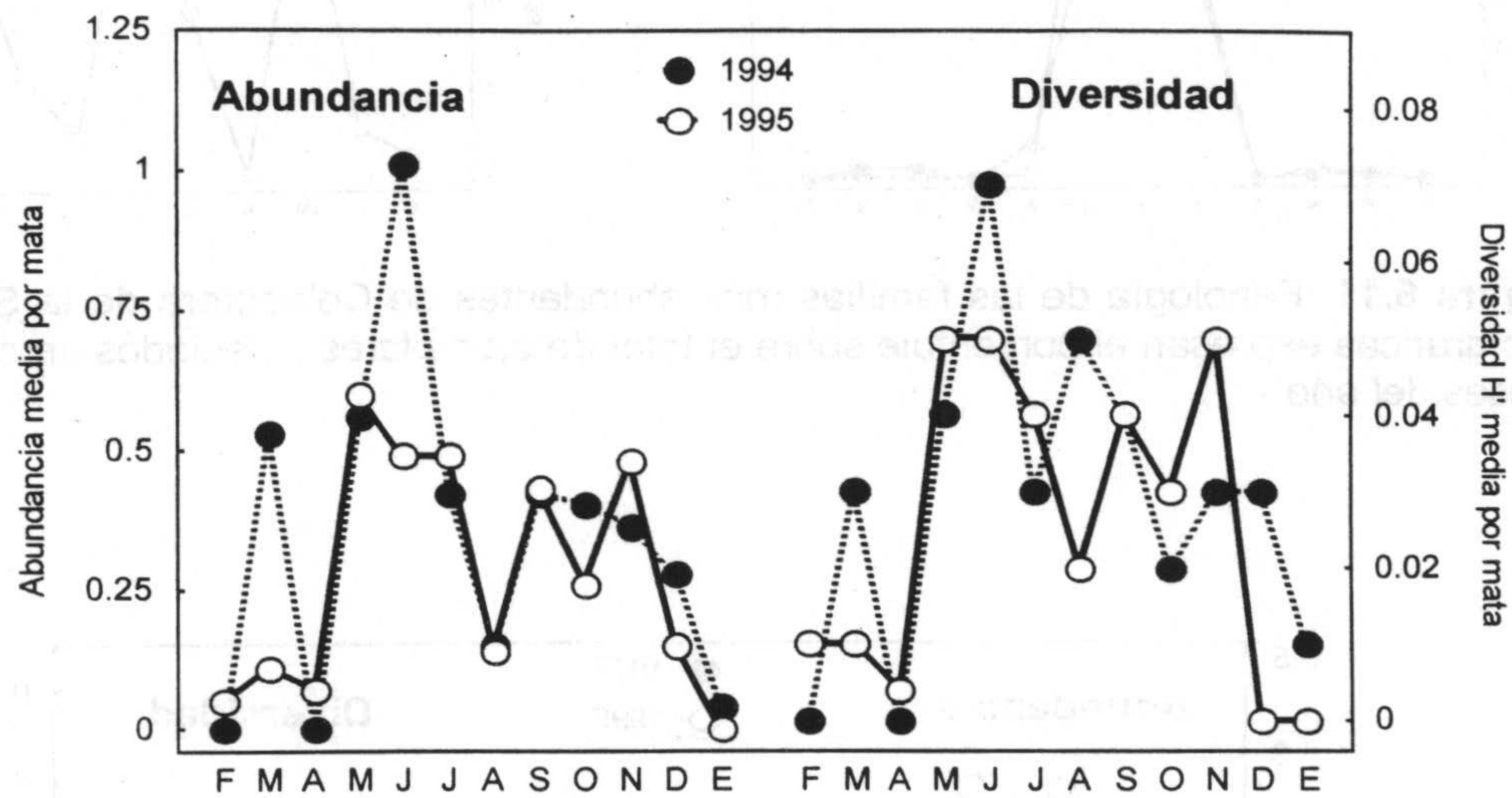
**Figura 6.11.** Fenología de las familias más abundantes de Coleoptera de la Sierra de Baza. Las gráficas expresan el porcentaje sobre el total de ejemplares colectados en cada uno de los meses del año



**Figura 6.12.** Comparación entre las variaciones de abundancia y diversidad medias por trampa de coleópteros epigeos entre los dos años de muestreo. 1994 equivale al período desde febrero de 1994 a enero de 1995; 1995 corresponde con el período entre febrero de 1995 y enero de 1996.

Sin embargo, en la fauna de coleópteros asociados al matorral, tanto la variación mensual de la abundancia media, como la variación de la diversidad media a lo largo de cada año, fue muy similar en 1994 y 1995 (Abundancia;  $r= 0'755$ ;  $p= 0'005$ ; Diversidad;  $r= 0'630$ ;  $p= 0'028$ ) (Fig.6.13), obteniéndose los máximos de abundancia y diversidad en primavera tardía (mayo-junio) en ambos años, y apareciendo una zona de meseta en las gráficas en el otoño. Cabe destacar, sin embargo, que durante 1994 se pudieron observar uno máximos de abundancia y diversidad relativamente importante en marzo, el cual no ocurrió el año siguiente (Fig.6.13). Al igual que en el caso de la fauna epigea, tanto en 1994 como en 1995, la abundancia media y la diversidad variaron de forma muy

similar a lo largo de los meses, habiéndose obtenido elevados valores de correlación (1994;  $r=0.810$ ;  $p=0.001$ ; 1995;  $r=0.952$ ;  $p=0.0001$ ).



**Figura 6.13.** Comparación entre las variaciones de abundancia y diversidad medias por mata de coleópteros asociados al matorral entre los dos años de muestreo. 1994 equivale al período desde febrero de 1994 a enero de 1995; 1995 corresponde con el período entre febrero de 1995 y enero de 1996.

#### 6.3.2.2. DIFERENCIAS EN ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD

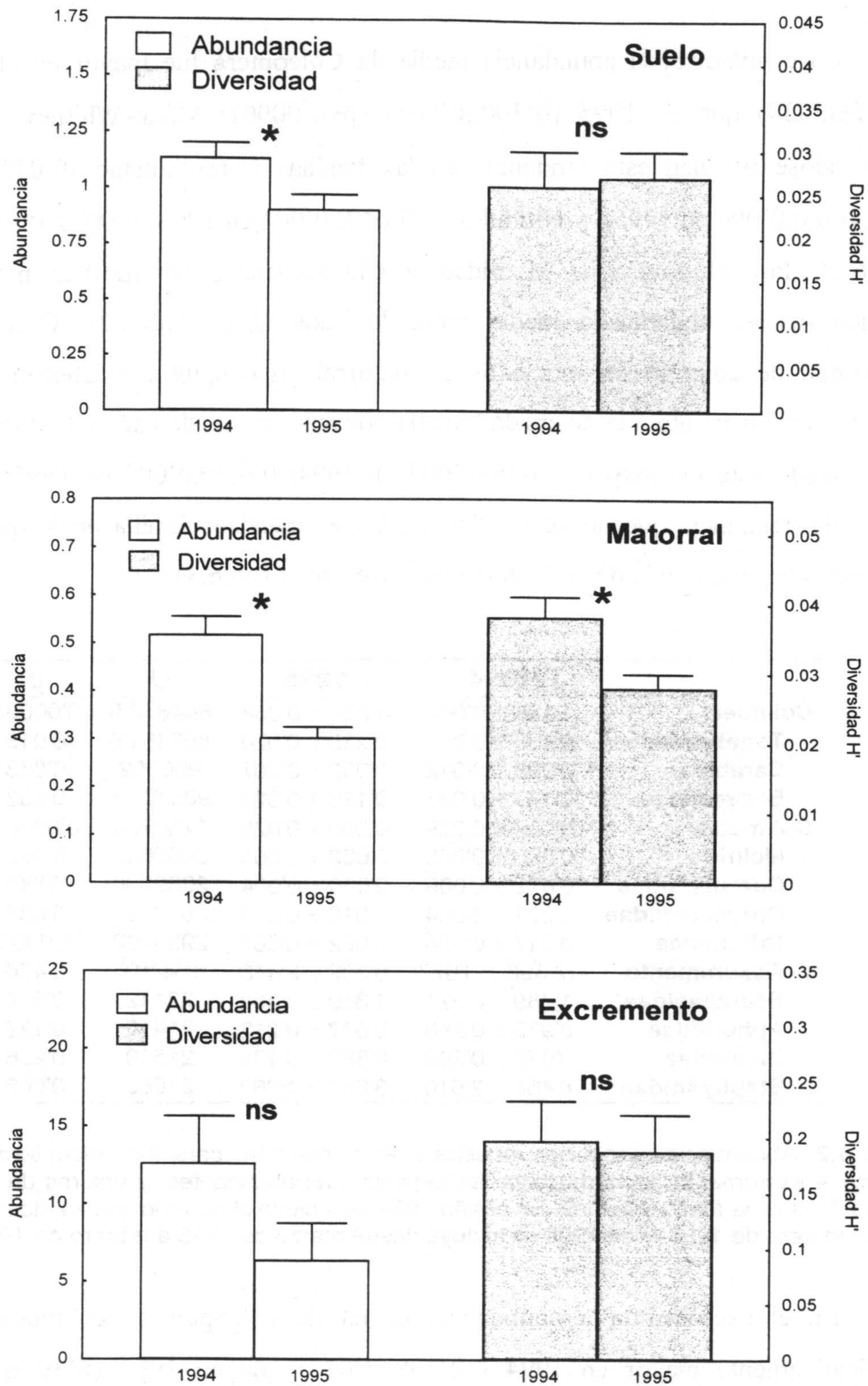
Entre los dos años muestreados, 1994 y 1995, existieron diferencias significativas en la abundancia media de Coleoptera por trampa de caída (Fig.6.14), siendo este valor mayor en el primer año ( $1.134 \pm 0.067$ , E.S.) que en el segundo ( $0.904 \pm 0.068$ ) ( $p < 0.00001$ ; Mann-Whitney). En el caso de las tres familias más abundantes, esta tendencia se mantuvo para Carabidae ( $0.098 \pm 0.012$  en 1994;  $0.052 \pm 0.007$  en 1995), pero no así para Tenebrionidae, en los que la abundancia media fue mayor en 1995 ( $0.23 \pm 0.02$ ) que en 1994 ( $0.168 \pm 0.012$ ) (Tab.6.2). Para Buprestidae no existieron diferencias significativas entre los dos años, aunque la abundancia fue ligeramente mayor en 1994 ( $0.179 \pm 0.027$ ) que en 1995 ( $0.126 \pm 0.023$ ). En el caso de la diversidad no existieron diferencias en cuanto a la diversidad media por trampa en ambos años de muestreo cuando consideramos todos los coleópteros capturados en trampas de caída, siendo el valor medio en 1994 de  $0.026 \pm 0.004$ , y de  $0.027 \pm 0.003$  en 1995 ( $p = 0.989$ ; Mann-Whitney) (Fig.6.14), así como tampoco para ninguna de las familias para las que se llevó a cabo el análisis, tal como se muestra en la tabla 6.3.

En el matorral la abundancia media de Coleoptera fue mayor en el año 1994 ( $0'517 \pm 0'039$ ) que en 1995 ( $0'300 \pm 0'005$ ) ( $p < 0'00001$ ; Mann-Whitney) (Fig.6.14), verificándose también esta tendencia en las familias Curculionidae ( $0'072 \pm 0'009$  en 1994;  $0'03 \pm 0'004$  en 1995), y Nitidulidae ( $0'017 \pm 0'004$  en 1994;  $0'002 \pm 0'001$  en 1995) (Tab.6.2). Por el contrario, Meliridae y Chrysomelidae no mostraron diferencias significativas en abundancia media entre los dos años (Tab.6.2). Considerada la comunidad de coleópteros asociados al matorral en conjunto, existieron diferencias significativas en cuanto a la diversidad media por mata en los dos años de trabajo, siendo 1994 cuando ésta fue mayor ( $0'038 \pm 0'003$  en 1994;  $0'028 \pm 0'002$  en 1995;  $p = 0'004$ ) (Fig.6.14), tendencia que no se verificó en Chrysomelidae, familia en la que no hubo diferencias en cuanto a la diversidad media entre años (Tab.6.3).

	1994	1995	U	p
<b>Col.suelo</b>	$1'134 \pm 0'067$	$0'904 \pm 0'068$	844818'5	0'00005
<b>Tenebrionidae</b>	$0'168 \pm 0'019$	$0'230 \pm 0'020$	898461'5	0'015
<b>Carabidae</b>	$0'098 \pm 0'012$	$0'052 \pm 0'007$	900302	0'013
<b>Buprestidae</b>	$0'179 \pm 0'027$	$0'126 \pm 0'023$	908707'5	0'053
<b>Col.matas</b>	$0'517 \pm 0'039$	$0'300 \pm 0'025$	1290734	0'00001
<b>Meliridae</b>	$0'028 \pm 0'005$	$0'033 \pm 0'005$	3006645	0'382
<b>Curculionidae</b>	$0'072 \pm 0'009$	$0'030 \pm 0'004$	2969390	0'0006
<b>Chrysomelidae</b>	$0'022 \pm 0'004$	$0'018 \pm 0'003$	2996727	0'536
<b>Nitidulidae</b>	$0'017 \pm 0'004$	$0'002 \pm 0'001$	2984762	0'0001
<b>Col.excremento</b>	$12'598 \pm 3'077$	$6'302 \pm 2'446$	10470'0	0'476
<b>Scarabaeidae</b>	$1'789 \pm 0'521$	$1'369 \pm 0'350$	22112	0'978
<b>Aphodiidae</b>	$0'938 \pm 0'288$	$0'577 \pm 0'212$	21410	0'122
<b>Histeridae</b>	$0'972 \pm 0'208$	$0'588 \pm 0'174$	21500	0'236
<b>Staphylinidae</b>	$8'460 \pm 2'510$	$3'630 \pm 1'960$	21063	0'066

**Tabla 6.2.** Abundancia media por muestra  $\pm$  error estándar para los coleópteros de suelo, matorral y excremento así como para las familias más abundantes, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Whitney. En el año 1994 se incluye el período que va desde marzo de 1994 a febrero de 1995; y en 1995 se incluye desde marzo de 1995 a febrero de 1996.

En el excremento la abundancia media de coleópteros por muestra no fue significativamente mayor en 1994 ( $12'598 \pm 3'077$ ) que en 1995 ( $6'302 \pm 2'446$ ) ( $p = 0'476$ ; Mann-Whitney) (Fig.6.14), así como tampoco lo fueron en ninguna de las cuatro familias mejor representadas entre los dos años (Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphylinidae e Histeridae) (Tab.6.2).



**Figura 6.14.** Abundancia y diversidad medias por muestra  $\pm$  error estándar para los Coleoptera colectados en 1994 y 1995 en suelo, matorral y excremento. En el año 1994 se incluye el período que va desde marzo de 1994 a febrero de 1995, y en 1995 se incluye desde marzo de 1995 a febrero de 1996. \*:  $p < 0.05$ ; ns: no significativo (prueba de la U de Mann-Whitney).

Considerando la diversidad de la comunidad de coleópteros coprófilos, las diferencias entre los dos años no fueron significativas, siendo el valor para 1994 de  $0'196 \pm 0'037$  y para 1995 de  $0'187 \pm 0'034$  ( $p = 0'910$ ; Mann-Whitney) (Fig.6.14), al igual que ocurrió en los casos de Scarabaeidae y Aphodiidae, en los que no se detectaron diferencias significativas de diversidad media entre 1994 y 1995 (Tab.6.3).

	1994	1995	U	p
<b>Col.suelo</b>	0'026±0'004	0'027±0'003	925292'0	0'989
<b>Tenebrionidae</b>	0'010±0'002	0'016±0'002	918113'5	0'120
<b>Carabidae</b>	0'003±0'001	0'001±0'000	923999'0	0'301
<b>Buprestidae</b>	0'013±0'002	0'010±0'002	920634'5	0'289
<b>Col.matas</b>	0'038±0'003	0'028±0'002	1340386'0	0'0046
<b>Chrysomelidae</b>	0'006±0'001	0'003±0'002	422877'5	0'380
<b>Col.excremento</b>	0'196±0'037	0'187±0'034	10895'0	0'910
<b>Scarabaeidae</b>	0'092±0'018	0'066±0'012	11963'5	0'673
<b>Aphodiidae</b>	0'004±0'002	0'029±0'011	11845'5	0'124

**Tabla 6.3.** Diversidad media por muestra  $\pm$  error estándar para los coleópteros de suelo, matorral y excremento así como para las familias más abundantes, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Whitney. En el año 1994 se incluye el período que va desde marzo de 1994 a febrero de 1995, y en 1995 se incluye desde marzo de 1995 a febrero de 1996.

## 6.4. DISCUSIÓN

La Sierra de Baza está caracterizada, al igual que la mayor parte del área mediterránea, por una fuerte estacionalidad, que determina la existencia de un invierno bastante frío, en el que la nieve y las bajas temperaturas son habituales en buena parte de la sierra, y un verano con temperaturas muy elevadas y sometido a una fuerte sequedad. Relacionado con esto, las poblaciones de coleópteros de la Sierra de Baza se distribuyen de un modo muy irregular en las diferentes épocas del año, concentrándose en aquellos meses en los que la temperatura y la humedad son óptimas para el desarrollo adecuado de los individuos, esto es, principalmente primavera, para descender progresivamente a partir de los primeros meses del verano, momento en el cual las condiciones se endurecen, hasta alcanzar mínimos poblacionales en los meses de invierno. El resultado es que la fauna de coleópteros en general es mucho más abundante y diversa en primavera, y esto ocurre tanto en la fauna del suelo como en la del matorral y el excremento, lo cual es importante desde la perspectiva del efecto que producen las condiciones climáticas sobre fauna pertenecientes a medios relativamente alejados. Esto

es, dejando por el momento aparte los efectos particulares de las condiciones ambientales sobre cada una de las comunidades de coleópteros estudiadas, el conjunto de la fauna parece responder de una manera común ante las fluctuaciones estacionales.

Tanto la diversidad como la abundancia medias por muestra variaron de un modo similar en el caso de la fauna epigea de coleópteros en la Sierra de Baza, alcanzando máximos en ambos parámetros en los meses de primavera (salvo abril, debido a las extraordinarias circunstancias meteorológicas ya comentadas). Por lo que se puede deducir de este hecho, la comunidad mantiene unas relaciones de abundancias relativas entre las especies a lo largo del año bastante constantes, por lo que no hay discordancias en las variaciones de abundancia y diversidad. Esto, sin embargo, no implica una similitud en la composición de especies en los distintos momentos del año, sino que, al contrario, cada una de las estaciones está caracterizada por una comunidad de coleópteros cualitativamente diferente, lo que se traduce en una amplia gama de modelos fenológicos entre los principales grupos. Entre estos modelos destaca la diferenciación que se observa entre las tres familias más abundantes. Mientras que los Tenebrionidae y los Buprestidae son claramente primaverales, con descensos acusados a partir de la última parte de la primavera y primera del verano, los Carabidae son, por el contrario, estivales-otoñales, predominando netamente la componente otoñal en el patrón de variación. Por un lado, los tenebriónidos aparecen como imagos en la zona de estudio coincidiendo con los óptimos momentos de temperatura y humedad que ocurren en la primavera, alcanzando en el mes de mayo un pico destacado de actividad. La adaptación de estos insectos a las condiciones restrictivas derivadas de las altas temperaturas y la sequía estival (Fiori, 1977; Hadley, 1979; McClain *et al.*, 1985; Turner & Lombard, 1990) permiten que una relativamente importante fracción de individuos permanezca activa durante los meses de junio y julio, sobre todo en las partes más altas, de condiciones más moderadas, pero siendo su número progresivamente mayor hasta alcanzar mínimos en agosto. La existencia de especies de ciclo largo, que prolongan su actividad desde primavera hasta finales de verano y principios de otoño, es algo habitual en las comunidades de tenebriónidos (Bodenheimer, 1934; De los Santos *et al.*, 1988; Martín-Cantarino & Seva, 1990), y en nuestro caso los representantes de *Tentyria*, *Pimelia*, *Scaurus* y *Blaps* responden a esta dinámica, siendo en buena parte responsables del pequeño pico de actividad imaginal tras agosto.



Por el contrario, la fenología básicamente otoñal de los imagos de carábidos responde sin duda al carácter más higrófilo de la mayoría de estas especies, muy limitados por las condiciones de humedad (Lövei & Sunderland, 1996), estando por tanto muy restringidos a momentos en que la sequedad es menor. Los Carabidae son insectos, por otra parte, tolerantes a amplios espectros térmicos (Butterfield, 1996), cuya actividad responde positivamente a los aumentos de la temperatura, dentro de unos márgenes ecológicos (Honek, 1997), lo que es responsable de que la actividad imaginal de éstos en la Sierra de Baza aumente progresivamente conforme las temperaturas ambientales comienzan a elevarse a partir de primavera, pero sólo alcanza un máximo cuando se presenta la óptima relación entre alta temperatura y alta humedad en septiembre.

Por último, un grupo como Buprestidae, capturado masivamente en trampas de caída, pero sin duda ligado a la vegetación por su carácter fitófago, presenta una fenología primaveral larga, con máximos a partir de febrero (con la excepción de abril) y un descenso paulatino de la actividad durante el verano, en definitiva, coincidiendo su presencia con los períodos en los que la productividad vegetal es mayor en la zona de estudio.

Staphylinidae presentan entre la fauna epigea un modelo fenológico con mínimos estivales, y máximos tanto en primavera como en otoño. Al ser éstos unos insectos muy susceptibles a la desecación y las altas temperaturas (Hunter *et al.*, 1991), es esperable un comportamiento fenológico tendente a minimizar la actividad en las épocas menos favorables, de manera que en julio y agosto la actividad fue mínima, quedando la actividad de nuevo interrumpida con las temperaturas muy bajas del invierno en la zona. Por su parte, Dasytidae responden de manera explosiva a las condiciones ambientales, de tal modo que la presencia de los imagos ocurre durante un muy breve período de tiempo, al contrario que los Curculionidae considerados en conjunto, un grupo ligado a la vegetación y entre los que es posible encontrar muy diferentes ciclos fenológicos de acuerdo con los distintos modos de explotar el recurso alimenticio que suponen las plantas (Crawford, 1986), lo que en conjunto se refleja en la irregular y más o menos constante presencia de adultos de curculiónidos durante todo el año en la Sierra de Baza.

La distribución temporal de los coleópteros ligados a la vegetación está, en general, muy limitada por los ciclos vitales de las plantas sobre las que se desarrollan o sobre las que se alimentan, ajustándose habitualmente a los patrones de desarrollo de las mismas, y coincidiendo con los momentos de máximo crecimiento vegetativo, con el fin de aprovechar al máximo la extensa gama de recursos que ofrece un hábitat vivo y constantemente variable. En este sentido, la fenología de los coleópteros asociados al matorral de la Sierra de Baza, en conjunto, se caracteriza frente a los modelos fenológicos observados en la fauna del suelo y del matorral por un relativamente importante pico de actividad de adultos en los meses de otoño, período en el cual se produce un segundo intervalo de producción de tejidos vegetales tras el de la primavera, como es la producción de frutos. La dependencia que, en mayor o menor grado, presentan las especies de coleópteros asociados al matorral respecto a sus plantas nutricias, debe ser uno de los fenómenos que regulan las poblaciones de coleópteros, variando de maneras similares las diferentes especies en función del estado de productividad vegetal. Como consecuencia de esto, al igual que ocurría en cuanto a la fauna del suelo, la comunidad de coleópteros asociados al matorral mantiene durante todo el año una estructura de abundancias relativas entre taxones muy constante, como se refleja en la elevada correlación de abundancia y diversidad a lo largo de los meses. De nuevo, sin embargo, los protagonistas responsables de las variaciones son diferentes según la época del año, apareciendo de nuevo diferentes modelos fenológicos entre la fauna. Existen grupos de aparición explosiva, como Alleculinae, de actividad primaveral, estando muy ligados a los ciclos de las plantas con las que están estrechamente relacionados. Otros coleópteros, por su parte, presentaron fenología algo más larga, otoñal, no estando ausentes sin embargo el resto del año, como es el caso de los Meliridae. Otros grupos presentaron un modelo de distribución temporal primaveral-estival, y con un importante pico de actividad en la época de otoño, coincidiendo éste con la nueva fase de productividad vegetal (frutos), tales son los casos de los fitófagos Chrysomelidae y de los depredadores Coccinellidae. Y por último, casos como los de Curculionidae y Nitidulidae aparecieron como ampliamente distribuidos a lo largo del año, presentando mínimos más marcados únicamente en agosto (excepción hecha, de nuevo, del mes de abril), y coincidiendo (en el caso de los Curculionidae) con el patrón mostrado en el suelo.

En un medio tan especializado como es el excremento de herbívoro, las relaciones de competencia han sido esgrimidas habitualmente como unas de las principales en cuanto a la separación estacional de diferentes especies con distintos comportamientos ecológicos, ejerciendo por tanto una enorme influencia sobre la fenología general de la comunidad. No obstante, las condiciones climáticas son también cruciales en cuanto a los ciclos fenológicos, puesto que las boñigas sobre las que se sustenta la comunidad pueden modificar su estado (Landin, 1961; Lumaret, 1975; Lobo, 1991) e incluso su composición química (Anderson & Coe, 1974; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1979) dependiendo de las condiciones de temperatura y humedad a que se vean sometidas. De este modo, en el verano, las boñigas se secan con mayor rapidez, lo que condiciona que las poblaciones de coleópteros coprófilos vean limitada su distribución temporal cuando los excrementos comienzan a no ser adecuados para su uso como recurso alimenticio o de nidificación. El resultado es que la comunidad comienza a disminuir sus efectivos tan pronto como comienzan las condiciones de mayor temperatura y menor humedad, y sólo es posible intuir que la tendencia se rompe en los puntos más altos de la sierra, donde el verano es en general más suave. Por otra parte, las mismas restricciones que se han comentado para la fauna del suelo y del matorral que implica el invierno, aparecen en la fauna coprófila con igual relevancia, siendo en general el invierno demasiado frío como para que las poblaciones alcancen niveles elevados.

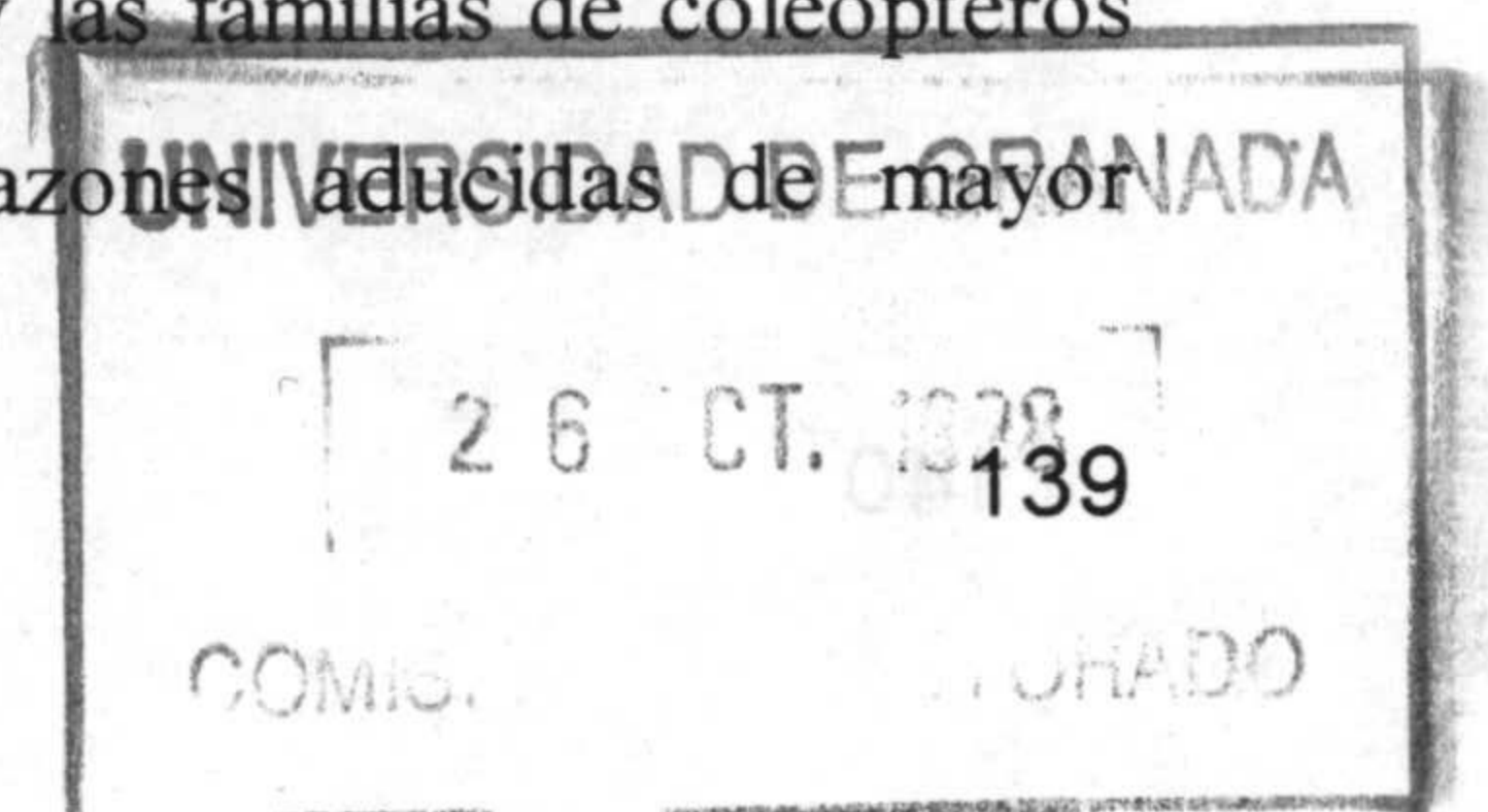
Sin embargo, diferentes estrategias de distribución temporal aparecen cuando consideramos los distintos grupos de coleópteros implicados, estando seguramente muy relacionadas con los diferentes comportamientos ecológicos de cada una de ellas. De esta manera hay dos patrones fenológicos muy marcados entre los coleópteros coprófilos de la Sierra de Baza: el primero de ellos corresponde a insectos que responden a la estrategia general que se acaba de comentar, esto es, desarrollo rápido en aquellos períodos de tiempo en los que la boñiga reúne unas condiciones de humedad y temperatura óptimas para su uso directo como recurso alimenticio y para efectuar la puesta. En este sentido, los Scarabaeidae se ajustan perfectamente a este patrón, presentando máximos poblacionales en los meses de mayo y junio, pero descendiendo bruscamente a partir de entonces. Asociado a esta abundancia de Scarabaeidae en primavera, los depredadores Staphylinidae e Histeridae hacen su aparición en el excremento de manera casi sincrónica con los primeros. Tanto Histeridae como

Staphylinidae (Hunter *et al.*, 1991) son coleópteros univoltinos, estando los segundos muy limitados por la desecación, siendo por tanto habituales en ellos las fenologías de tipo explosivo. Probablemente la masiva presencia de larvas de dípteros en esos meses del año, presas potenciales de ambas familias, sea también un factor determinante en la fenología casi explosiva de Histeridae y Staphylinidae coprófilos en la Sierra de Baza, concentrada en la primavera y principios del verano, especialmente en Staphylinidae, en los que la escasez de potenciales presas después del verano posiblemente sea un factor clave para explicar la virtual ausencia de estos insectos en el excremento, a pesar de estar aún relativamente bien representados en la Sierra de Baza en el otoño (véase su fenología en el suelo).

Un segundo modelo fenológico aparece en las especies de Aphodiidae, presentando tres períodos en el año en los que la abundancia es mayor, alternando con épocas en las que los efectivos llegan a niveles mínimos. El comportamiento nidificador de los afódidos, de tipo endocóprido, limita sin duda las épocas en las que el excremento está en condiciones óptimas no sólo para su consumo directo, sino para la nidificación y desarrollo larvario de las nuevas generaciones, que han de pasar varias semanas por lo general en el interior del excremento, y por ello las poblaciones llegaron a niveles mínimos en los meses de julio y agosto, siendo sin embargo relativamente abundantes en primavera y otoño. Por lo tanto es posible que las condiciones abióticas determinen en gran medida la distribución temporal de los afódidos en la zona de estudio, pero no hay que olvidar un hecho fundamental, como es que los Scarabaeidae, con su tipo de nidificación paracóprida (la principal en la sierra) o telocóprida, suponen sin duda una presión competitiva elevada para los Aphodiidae, al retirar cantidades notables de excremento que, de esa manera, dejan de estar disponibles para una nidificación de tipo endocóprida. Es por tanto predecible que ocurra algún tipo de segregación temporal entre ambos tipos de estrategias de nidificación, lo que sería sin duda ventajoso para los Aphodiidae. Los dos máximos poblacionales que presentan los Aphodiidae en marzo y en noviembre, probablemente se relacionen con algún mecanismo de segregación temporal respecto a los Scarabaeidae, que justamente en esas épocas aparecen bajo mínimos poblacionales.

Las condiciones ambientales no sólo son variables entre diferentes estaciones en un mismo año, sino que en medios tan altamente impredecibles como los mediterráneos, la variabilidad interanual en las características climatológicas se reflejan en cambios en las comunidades entomológicas entre años distintos. Tales efectos sobre las comunidades pueden reflejarse en dos aspectos: diferencia en cuanto al patrón de variación a lo largo del año y en cuanto al tamaño de los efectivos poblacionales. El patrón de variación general de la comunidad de coleópteros en la Sierra de Baza ha variado de manera significativa en el conjunto de la coleopterofauna epigea, lo que indica cambios en las respuestas fenológicas de las especies ante modificaciones en las condiciones ambientales. Los cambios en el modelo de variación temporal de la abundancia fueron muy acusados en la fauna epigea justamente en la época en que esta es mayor en general, esto es, en primavera y principios de verano, lo que se reflejó en las variaciones de diversidad, que necesariamente fueron diferentes también entre años. Sin embargo, las variaciones de abundancia y diversidad a lo largo del año entre los coleópteros del matorral estuvieron altamente correlacionadas entre 1994 y 1995, lo que probablemente esté en relación con los antedichos ajustes entre los ciclos de los insectos y de las plantas: éstos últimos, al ser en general más constantes en la Sierra de Baza, permiten una menor variabilidad de los ciclos de los coleópteros, al ser la aparición de los recursos más o menos predecible temporalmente, al menos a la escala de tiempo en que se ha llevado a cabo este estudio.

Sin embargo, tanto en la fauna del suelo como del matorral, existieron diferentes respuestas ante la variabilidad interanual en cuanto a la mayor o menor abundancia de coleópteros en uno u otro año. En los tres sustratos analizados, la abundancia fue menor en el segundo año de trabajo (aunque no significativamente menor en el caso de la fauna coprófila). Una de las causas posibles de este hecho sea la prolongación de la sequía, que duraba desde principios de los años 1990, que endureció aún más en 1995 las condiciones de sequedad que venían arrastrándose desde años anteriores. Un hecho destacable, sin embargo, es que los diferentes grupos de coleópteros respondieron de maneras diferentes ante las posibles diferencias interanuales. De esta manera, Carabidae, Curculionidae y Nitidulidae fueron más abundantes en 1994, Tenebrionidae lo fueron en 1995, mientras que Buprestidae, Meliridae, Chrysomelidae y las familias de coleópteros coprófilos, no mostraron diferencias significativas. Las razones aducidas de mayor



“sequedad acumulada” en el segundo año respecto del segundo parecen estar apoyadas en el hecho de que únicamente sean los tenebriónidos, como ya hemos visto, fuertemente adaptados a las condiciones de xericidad, los únicos que lograron mantener poblaciones más saludables en 1995, mientras que Carabidae, más limitados por la humedad, redujeron significativamente sus efectivos. Sin embargo, no hubo cambios apreciables de diversidad entre años en la mayoría de los casos, siendo únicamente los coleópteros del matorral considerados en conjunto los que disminuyeron su diversidad en 1995 respecto de 1994, pero no así por ejemplo, los Chrysomelidae. Tales cambios de abundancia, cuando existen, pero no de diversidad, indican que la comunidad no cambió esencialmente su composición relativa entre los dos años, afectando los efectos positivos o negativos de las variaciones ambientales interanuales de manera relativamente homogénea a las diferentes especies de cada familia, que constituirían así grupos coherentes de especies con requerimientos ecológicos sumamente parejos.

Como resumen final de las conclusiones de este capítulo, los coleópteros de la Sierra de Baza son de presencia fundamentalmente primaveral, apareciendo en las épocas más favorables tanto de temperatura, como de humedad, y de producción vegetal. En los tres sustratos muestreados, las variaciones parecen estar determinadas por los mismos condicionantes ambientales, siendo únicamente las de los coleópteros ligados al matorral las que aparecen más relacionadas con los ciclos de desarrollo vegetal. A pesar de la tendencia general de los coleópteros, numerosas particularidades subyacen en los modelos generales, pudiendo ser detectados múltiples patrones de variación temporal entre los distintos grupos de coleópteros, de acuerdo con sus requerimientos tróficos o sus adaptaciones a condiciones de mayor o menor dureza ambiental. La variabilidad interanual afecta de manera diferente a las diferentes comunidades y grupos de coleópteros implicados, tanto en los patrones de variación temporal, como en las diferencias en abundancia y diversidad entre años.

**CAPÍTULO 7**  
**VARIABILIDAD ESPACIAL DE LA**  
**DIVERSIDAD**

Y CONTRA  
VARIABILIDAD ESPACIAL DE LA  
INVERSIÓN



## 7.1. INTRODUCCIÓN

La cuantificación de la diversidad biológica y el esclarecimiento de las causas que la condicionan son dos tareas fundamentales a llevar a cabo cuando se habla de técnicas de conservación. No obstante, una premisa imprescindible es la de haber considerado previamente la escala a la que se pretende llevar a cabo dicha protección. Es posible, y de hecho frecuente, tratar de proteger a especies concretas más o menos amenazadas de extinción, o bien se puede intentar proteger el hábitat al completo, asegurándose así la protección conjunta de muchas especies. Los aspectos referentes a la elección del “blanco” hacia el que deben apuntar los esfuerzos en la protección fueron tratados en capítulos anteriores de esta memoria, por lo que no abundaremos más sobre ello. Como se mencionó entonces, la estrategia de protección de la diversidad biológica habitual y más efectiva debe basarse en la protección de la(s) comunidad(es) al completo (Primack, 1995), lo que en la práctica se plasma en la declaración de espacios naturales protegidos (consideraciones sobre qué tipo de espacio es el idóneo para estos fines se hicieron también en capítulos anteriores), en los que el objetivo ideal es la preservación de la diversidad a escala paisajística, esto es, la diversidad  $\gamma$ .

Sin embargo, la diversidad regional es un concepto al que las tácticas de conservación tradicionales no han prestado excesiva atención, asumiéndose en varias ocasiones que la preservación de especies de gran tamaño y con amplios territorios sería una estrategia que, de manera secundaria pero eficaz, proporcionaría protección a la mayoría de las especies menores, cuyos requerimientos quedarían englobados por las necesidades de las especies mayores (se habla así de “especies paraguas”), habiendo sido designadas buena parte de las áreas naturales protegidas sobre la base de la existencia en ellas de algunas de esas especies concretas (habitualmente grandes vertebrados o vegetales) que se deseaba proteger (Soulé, 1991; De Vries, 1995). Aun siendo una técnica que puede ser útil para preservar las poblaciones de un cierto número de especies además de las consideradas “paraguas” (Lambeck, 1997), la asunción de que la mayoría de las especies de la zona considerada quedan eficazmente protegidas es errónea, habiéndose demostrado que para la mayoría de las poblaciones de invertebrados, que es lo mismo que decir la mayoría de todas las especies, la protección no queda garantizada (Kerr, 1997), quedando importantes huecos en la protección integral de la comunidad.

Se deduce de esto que es necesario investigar con mayor profundidad las causas de la diversidad y de sus variaciones para poder llevar a buen término la protección de la diversidad a escala paisajística.

A este respecto, la diversidad regional y las diversidades locales en distintos puntos concretos de la región están muy estrechamente relacionadas. La diversidad local es creada y mantenida por un contexto complejo que viene dado por factores como la altitud, la latitud, la productividad, la variabilidad climática, la edad del ecosistema, la depredación, la competencia entre organismos, la heterogeneidad espacial o estructural creada por los organismos, o el estadio de la sucesión en las comunidades, que son responsables de los cambios en la diversidad (Begon *et al.*, 1986; Fjeldsa & Lovett, 1997). Es decir, numerosos factores de los que caracterizan a cada localidad son responsables en parte de su mayor o menor diversidad. Pero no son sólo las características locales del hábitat o de las comunidades las que determinan la diversidad en un momento y lugar concretos, sino que otros procesos que actúan a escalas espaciales mayores también afectan a la diversidad local, dependiendo ésta por tanto de una manera bastante compleja de la diversidad regional y las condiciones que favorecen el reemplazamiento de especies entre localidades (Caley & Schulter, 1997). La dilucidación de los mecanismos que mantienen la diversidad local, y de los procesos que inciden sobre el reemplazamiento faunístico son fundamentales para comprender los procesos que afectan a la diversidad regional.

Uno de los factores habitualmente estudiados, y que está muy relacionado con la magnitud de la diversidad regional, es el área, siendo un hecho contrastado que un aumento del tamaño del área muestreada lleva consigo un aumento en la diversidad biológica encontrada. Las implicaciones de este fenómeno en la biología de la conservación son interesantes, por cuanto que el área de un espacio natural es perfectamente medible, y en caso de estar en relación directa con la diversidad, podría ser una herramienta útil en la política de conservación. Sin embargo, el papel desempeñado por el área en sí misma sobre la diversidad es secundario, puesto que otros elementos derivados de ella son sin duda los responsables de los aumentos paralelos de área y diversidad. Las posibles explicaciones al efecto del área quedan resumidas por Huston (1994): 1) En primer lugar, tal incremento de la diversidad con el área puede ser

un simple artefacto del muestreo. Conforme se incrementa paulatinamente el área estudiada y el esfuerzo de muestreo, crece asimismo simultáneamente la probabilidad de encontrar especies raras que ocasionan un incremento en la diversidad que somos capaces de medir. 2) La segunda posible explicación tiene que ver con la teoría de dinámica de islas de MacArthur & Wilson, 1963, 1967), de tal modo que la diversidad de un área concreta estaría fuertemente condicionada por el equilibrio entre extinción e inmigración de organismos. Según la teoría de islas, a mayor área de la isla, menores tasas de extinción se esperan en las poblaciones, lo que significaría en último término que un área natural de mayor superficie podría sostener una mayor diversidad biológica. 3) Por último, y lo que para muchos autores parece la causa principal de aumento de diversidad con la superficie, la diversidad se vería favorecida por la heterogeneidad espacial del medio, entendida como diferencias en tipo y calidad de suelo, de topografía, de clima, de agentes erosivos y en muy buena parte de la estructura vegetal (Huston, 1994). Un área mayor contiene por lo general mayor cantidad de hábitats que una superficie más reducida, por lo que es posible una mayor diversidad de organismos ocupando los diferentes nichos ecológicos generados por la mayor complejidad ambiental. Por otra parte, la heterogeneidad del medio aumentará también la posibilidad de que ocurran distintos microambientes en él, cada uno con características físicas diferentes y, por lo tanto, adecuados para diferentes tipos faunísticos con requerimientos más o menos dispares que, de esa forma, pueden coexistir en un ámbito geográfico reducido. En otras palabras, la heterogeneidad del hábitat es un factor que, en teoría, debe contribuir a incrementar la diversidad entomológica.

Resumiendo todas estas consideraciones, la diversidad regional debe ser el principal objeto de conservación. Puesto que la diversidad a escala paisajística está estrechamente relacionada con la diversidad local y con el relevo faunístico, así como en gran medida con la heterogeneidad ambiental, el capítulo presente se ha planteado con los siguientes objetivos:

1) Estimar si distintas localidades de muestreo en la Sierra de Baza muestran patrones distintos de diversidad local, esto es, cuantificar la diversidad  $\alpha$ .

2) Comprobar si las comunidades de coleópteros de la Sierra de Baza son cualitativamente diferentes entre localidades, es decir, cuantificar la diversidad  $\beta$  ocasionada por el relevo faunístico.

3) Cuantificar la diversidad a escala paisajística o diversidad  $\gamma$  (esto es, considerando toda la zona muestreada) de la Sierra de Baza y determinar la influencia que sobre ella ejercen las distintas diversidades locales (diversidades  $\alpha$ ) así como el relevo faunístico (diversidad  $\beta$ ) ocasionado por la heterogeneidad ambiental.

## 7.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se han utilizado para este capítulo los datos procedentes de los muestreos de suelo, matorral y excremento. A partir de ellos se ha medido la abundancia de coleópteros en las diferentes estaciones de muestreo utilizando el valor medio de abundancia por muestra. Las diferencias en la composición de abundancias entre localidades de muestreo se ha cuantificado mediante el índice de similitud de Czekanowsky, a partir del cual se han construido tres dendrogramas de asociación, uno para cada sustrato muestreado.

La diversidad y su variabilidad se han cuantificado a tres escalas espaciales, que corresponden con los conceptos de  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ -diversidades. En nuestro estudio estas tres escalas de medida de la diversidad han quedado definidas como sigue:

- 1) Diversidad  $\alpha$ : la diversidad que hemos medido en cada una de las estaciones de muestreo.
- 2) Diversidad  $\beta$ : la diversidad ocasionada por el relevo faunístico entre localidades adyacentes.
- 3) Diversidad  $\gamma$ : la diversidad medida considerando el total de la Sierra de Baza.

### 7.2.1. MEDIDA DE LA DIVERSIDAD $\alpha$ .

La diversidad  $\alpha$  ha sido cuantificada mediante dos medidas. En primer lugar, tal y como hacen o recomiendan varios autores (Lobo *et al.*, 1997; Halffter, 1998), se ha

contabilizado el número medio de especies por muestra (cada trampa en el caso de la fauna epigea y coprófila y cada mata en el caso de la fauna del matorral). Sin embargo, aun siendo una buena estima de la  $\alpha$ -diversidad, el número de especies no refleja las relaciones de abundancia entre los distintos componentes faunísticos de la comunidad, por tanto falla en describir la diversidad en términos de la componente "abundancia relativa" que es fundamental en el concepto de diversidad. Para minimizar ese problema hemos optado por utilizar como segunda medida el índice de diversidad  $H'$  de Shannon-Wiener (Shannon & Weaver, 1949), uno de los índices de medida de la diversidad  $\alpha$  más ampliamente utilizado y que se expresa como  $-\sum(p_i \ln p_i)$ , donde  $p_i$  es la abundancia relativa de la especie  $i$ . Este es un índice fácil de calcular, en el que la componente de diversidad generada por la variedad de especies viene cuantificada por su carácter sumatorio, mientras que la componente generada por la abundancia relativa de las distintas especies se introduce con las sucesivas  $p_i$ , pudiendo considerársele como una buena medida de la diversidad en cada una de las estaciones de muestreo de este estudio, por reflejar éste más claramente las relaciones de dominancia entre las diferentes especies. A pesar de las objeciones que se han planteado al uso del índice  $H'$  en cuanto a verse afectado por el tamaño muestral, en este caso dicho tamaño muestral es equivalente en todos los puntos de muestreo para cada sustrato muestreado, por lo que la comparación entre las diversidades así obtenidas en todos los puntos es perfectamente posible.

### 7.2.2. MEDIDA DE LA DIVERSIDAD $\beta$ .

En cuanto al relevo faunístico, existen distintos índices para medir la  $\beta$ -diversidad (p.ej.: Whittaker, 1972; Harrison *et al.*, 1992) que son utilizados a veces para artrópodos (Jay-Robert *et al.*, 1997; Lawton *et al.*, 1998). Nosotros hemos estimado esta diversidad mediante dos procedimientos diferentes. El primero de ellos ha sido el cálculo de la expresión de Cody (Cody, 1993) como recomienda Halffter (1998). Según esta expresión, la diversidad  $\beta$  puede estimarse como:

$$\beta = 1 - C(T_1 + T_2) / T_1 T_2$$

siendo  $T_1$  y  $T_2$  el número de especies en los lugares de muestreo 1 y 2 respectivamente, y  $C$  el número de especies comunes a ambas localidades. Esta expresión cuantifica el grado en que dos localidades son parecidas o no en cuanto a la presencia de especies comunes. Sin embargo no tiene en cuenta la abundancia de cada una de las especies, siendo, por tanto, muy sensible a la presencia de especies raras (Halffter, 1998). El segundo procedimiento para cuantificar la diversidad  $\beta$  entre los puntos de muestreo de la Sierra de Baza ha intentado paliar este efecto, y se ha basado en los índices de similitud cuantitativos entre inventarios. Por ser sencillo de calcular, se ha empleado el índice de Czekanowsky, que además de indicar el grado en que dos inventarios son semejantes en cuanto a la presencia/ausencia de taxones, lo que ofrece una estima del reemplazamiento faunístico, considera también las abundancias de esos taxones, por lo que el efecto de las especies raras se reduce. Este índice expresa similitud, y por ello hemos cuantificado el grado de reemplazamiento faunístico mediante la expresión 1-índice de Czekanowsky. La utilización conjunta de ambos índices puede ofrecer datos para una mejor interpretación de la diversidad  $\beta$  real.

### 7.2.3. MEDIDA DE LA DIVERSIDAD $\gamma$ .

La diversidad  $\gamma$  se ha estimado de varias formas. En primer lugar, y como primera estima, se ha representado la curva acumulativa de riqueza de especies considerando los distintos puntos de muestreo. Esta gráfica nos ofrece una visión de cómo se incrementa el número de especies cuando introducimos en nuestro muestreo sucesivas localidades. Sin embargo, las limitaciones impuestas por el hecho de considerar como una estima de diversidad únicamente el número de especies están presentes de nuevo. Para reducir la importancia de este problema, hemos representado gráficamente la acumulación de diversidad  $H'$  conforme se introducen nuevos puntos de muestreo, de manera que las relaciones de abundancia entre las especies nuevas añadidas por la nueva localidad están reflejadas en la gráfica. En una curva de este tipo, la parte izquierda representa las primeras variaciones de diversidad que ocurren al introducir una nueva localidad; puesto que al considerar un menor número de localidades la abundancia y la riqueza de especies totales son menores que si tenemos en cuenta un mayor número de puntos, es de esperar que el efecto de añadir individuos y especies en la parte izquierda de la gráfica signifique

un incremento de diversidad mayor que en la parte derecha de la gráfica, donde se ha acumulado un mayor número de individuos y especies y, por tanto, la adición de nuevos puntos de muestreo tendrá un menor efecto sobre la diversidad acumulada. Debido a estas circunstancias, la pendiente de la recta acumulativa puede verse afectada por el orden en el que las distintas localidades sean consideradas. Para evitar el posible efecto del orden de los puntos de muestreo en la pendiente de la gráfica se han ordenado las distintas estaciones de muestreo de varias formas diferentes, de manera que cada una de las localidades ha ocupado el primer lugar en una ocasión mientras que el resto de ellas fueron ordenadas aleatoriamente. Esto se ha hecho para los tres sustratos muestreados, pudiéndose, de este modo, trabajar con valores medios de pendientes, lo que reduce o elimina los problemas descritos.

Hay que considerar que la diversidad  $\gamma$  es el resultado tanto de la diversidad  $\alpha$  en cada localidad, como de la diversidad  $\beta$  entre localidades (Martín-Piera, 1997). Por ese motivo la recta anterior, acumulativa, tiene su fundamento tanto en las especies que están presentes en una localidad concreta ( $\alpha$ -diversidad) como en las especies aportadas por las nuevas localidades ( $\beta$ -diversidad). Para determinar la importancia relativa de cada una de esas componentes de la diversidad  $\gamma$  ( $\alpha$  y  $\beta$ ), hemos desarrollado un procedimiento que nos permite conocer la influencia de la diversidad local y la diversidad debida al relevo faunístico entre localidades, en la diversidad a escala paisajística. Para tal fin hemos calculado la diversidad  $H'$  acumulada por cada una de las muestras en cada sustrato. Por ejemplo, en el caso de la fauna epigea, se han considerado las 108 trampas de caída (1-12 en cada uno de los 9 puntos de muestreo) creando un gradiente que va desde la trampa número 1 del punto de muestreo SB1 hasta la trampa número 12 del punto de muestreo SB9. Con estos datos se ha construido una gráfica en la que cada punto representa la diversidad calculada para cada trampa teniendo en cuenta el total de abundancia y de riqueza específica de las trampas precedentes más la abundancia y las nuevas especies añadidas por la trampa en cuestión. De este modo se consigue una recta cuya mayor o menor pendiente refleja el mayor o menor incremento de la diversidad al aumentar el tamaño de muestreo. La pendiente de esa recta, es decir, el grado de incremento de la diversidad acumulada, dependerá tanto de la diversidad introducida por una nueva trampa de una misma localidad ( $\alpha$ -diversidad), como del incremento que se

produzca al introducir nuevas trampas localizadas en localidades diferentes ( $\beta$ -diversidad). Este procedimiento lo hemos seguido igualmente para la fauna del matorral, considerando la diversidad  $H'$  acumulada por las distintas matas. En el caso del excremento, el número de trampas utilizadas por punto de muestreo (véase Material y Métodos Generales) no nos permite este tipo de análisis, por tanto lo hemos omitido en este caso. Estas rectas han sido comparadas con las anteriores, construidas con la diversidad  $H'$  acumulada por punto de muestreo, en las cuales las pendientes serán dependientes casi exclusivamente de la diversidad  $\beta$ , pudiéndose cuantificar la importancia de ésta última en la diversidad a escala paisajística.

## 7.3. RESULTADOS

### 7.3.1. VARIACIÓN DE LA ABUNDANCIA

La abundancia media por trampa fue significativamente diferente en los distintos puntos de muestreo en cada sustrato (Suelo Kruskal-Wallis  $p < 0'001$ ; Matas  $p < 0'001$ ; Excremento  $p < 0'05$ ). La abundancia media de coleópteros epigeos por trampa fue máxima en los puntos de muestreo de la vertiente sur (Tab.7.1), SB8 ( $2'18 \pm 0'196$  E.S.) y SB9 ( $1'22 \pm 0'091$ ), siendo también elevada en SB6 ( $1'15 \pm 0'137$ ), mientras que la abundancia media fue mínima en tres puntos de muestreo de la cara norte: SB5 ( $0'31 \pm 0'090$ ), SB3 ( $0'55 \pm 0'074$ ) y SB4 ( $0'67 \pm 0'131$ ). En el caso del matorral el punto de muestreo SB6-7 es el que presentó una mayor abundancia media de coleópteros ( $1'09 \pm 0'096$ ) (Tab.7.1), mientras que la menor abundancia media ocurrió en SB1 ( $0'09 \pm 0'021$ ). En el excremento los máximos valores de abundancia media ocurrieron en SB6 ( $24'68 \pm 10'52$ ) (Tab.7.1), SB7 ( $23'57 \pm 10'79$ ) y SB8 ( $19'25 \pm 7'330$ ), mientras que los mínimos los presentaron los puntos de muestreo SB1 ( $1'48 \pm 0'404$ ) y SB3 ( $1'48 \pm 0'507$ ).



Estaciones de muestreo. Suelo									
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9
<b>Abundancia</b>	1'13	0'86	0'55	0'67	0'31	1'15	0'99	2'18	1'22
<b>S.E.</b>	0'242	0'096	0'074	0'131	0'090	0'137	0'038	0'196	0'091
<b>Riqueza</b>	0'36	0'37	0'19	0'22	0'16	0'44	0'35	0'95	0'68
<b>S.E.</b>	0'044	0'043	0'027	0'031	0'026	0'046	0'097	0'081	0'057
<b>H' acumulada</b>	1'56	1'31	1'30	1'46	0'85	1'83	1'87	2'47	2'31
<b>S.E.</b>	0'09	0'14	0'18	0'15	0'21	0'12	0'10	0'11	0'06
<b>H' total</b>	2'613	2'642	2'978	2'662	2'820	2'736	2'781	3'455	3'017
<b>Nº muestras</b>	328	330	335	291	293	304	299	325	233
Estaciones de muestreo. Matorral									
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6-7	—	SB8	SB9
<b>Abundancia</b>	0'09	—	0'47	0'21	0'17	1'09	—	0'45	0'26
<b>S.E.</b>	0'021	—	0'060	0'034	0'038	0'096	—	0'060	0'050
<b>Riqueza</b>	0'04	—	0'20	0'09	0'08	0'48	—	0'21	0'09
<b>S.E.</b>	0'011	—	0'028	0'017	0'021	0'046	—	0'032	0'021
<b>H' acumulada</b>	0'27	—	0'87	0'40	0'11	1'64	—	1'06	0'51
<b>S.E.</b>	0'08	—	0'11	0'10	0'10	0'07	—	0'13	0'11
<b>H' total</b>	2'627	—	2'210	2'870	1'181	1'540	—	4'189	3'667
<b>Nº muestras</b>	500	—	480	540	261	478	—	532	541
Estaciones de muestreo. Excremento									
	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9
<b>Abundancia</b>	1'48	3'63	1'48	1'86	2'89	24'68	23'57	19'25	6'94
<b>S.E.</b>	0'404	2'069	0'507	0'686	1'086	10'52	10'79	7'330	1'744
<b>Riqueza</b>	0'43	0'67	0'24	0'14	0'30	1'05	1'02	0'97	1'08
<b>S.E.</b>	0'142	0'273	0'124	0'056	0'128	0'279	0'261	0'269	0'272
<b>H' media</b>	0'08	0'15	0'05	0'02	0'10	0'30	0'35	0'34	0'31
<b>S.E.</b>	0'04	0'08	0'03	0'01	0'04	0'08	0'10	0'09	0'09
<b>H' total</b>	1'677	1'693	1'403	1'268	1'337	2'396	2'545	2'336	2'221
<b>Nº muestras</b>	37	24	37	37	30	37	37	37	37

**Tabla 7.1.** Valores medios de abundancia, riqueza de especies y diversidad H' acumulada (diversidad media en el caso de la fauna coprófila) por muestra, y error estándar (S.E.). Se muestra también la diversidad H' total por punto de muestreo y número de muestras para los tres sustratos muestreados.

La similitud, considerando las distribuciones de abundancias totales de las distintas especies en los diferentes puntos de muestreo, y en el caso de los Coleptera epigeos, es en general baja, oscilando entre mínimos menores de 0'1 (menos del 10% de

coincidencia) entre SB1 y SB7, entre SB1 y SB6 y entre SB5 y SB9, y quedando muchas asociaciones por debajo de 0'2 (Tab.7.2). El máximo valor se obtiene entre SB6 y SB7 (0'53). El resultado es que, llevados estos resultados a un dendrograma de afinidad (Fig.7.1A), se pueden distinguir dos grupos de zonas, uno formado por la mayoría de los puntos de la cara norte (SB1, SB3, SB4 y SB5), y otro formado por el resto de zonas, es decir, el punto restante de la cara norte (SB2) y los de las partes altas y vertiente sur (SB6, SB7, SB8 y SB9), pero en ambos casos las afinidades entre todos ellos no son nunca muy altas. En el primero de los bloques destaca la mayor afinidad entre sí de los puntos SB1 y SB4, correspondientes a un encinar bastante aclarado y a un matorral mediterráneo, respectivamente, mientras que las estaciones de muestreo SB3 y SB5, ambas pinares de repoblación, aunque situadas a diferentes altitudes, quedan bastante alejadas tanto entre sí como de las dos anteriores. En el segundo de los bloques, las estaciones de muestreo situados a una mayor altitud (SB6, SB7 y SB8), aparecen relativamente agrupadas, mientras que las estaciones SB9 y SB2, correspondientes a un espartal y a un encinar, respectivamente, quedan separadas de las otras y apenas relacionadas entre sí.

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9
SB1	1'00								
SB2	0'19	1'00							
SB3	0'38	0'19	1'00						
SB4	0'46	0'19	0'42	1'00					
SB5	0'28	0'15	0'35	0'28	1'00				
SB6	0'08	0'20	0'20	0'10	0'11	1'00			
SB7	0'07	0'22	0'24	0'11	0'13	0'53	1'00		
SB8	0'20	0'20	0'21	0'18	0'16	0'44	0'46	1'00	
SB9	0'17	0'26	0'09	0'11	0'06	0'17	0'28	0'26	1'00

**Tabla 7.2.** Similitud medida por el índice de Czekanowsky entre los distintos puntos de muestreo en la fauna de Coleoptera epigeos.

En cuanto a la coleopterofauna del matorral, los resultados son parecidos, obteniéndose en todos los casos asociaciones muy bajas, aunque los conjuntos de estaciones de muestreo que conforman cada uno de los grupos son diferentes. Las asociaciones oscilan entre un valor mínimo de 0'07 (entre SB1 y SB5) y un máximo de 0'54 entre SB4 y SB5 (Tab.7.3). El dendrograma de afinidad construido a partir de estos últimos resultados muestra una débil agrupación de los puntos de muestreo en dos

conjuntos (Fig.7.1B), uno que incluye a las estaciones SB3, SB6-7 y SB8, y otro en el que se agrupan los puntos restantes, esto es, SB4, SB5 y SB9. En el primero de ellos, las estaciones SB3 y SB8, correspondientes a altitudes y biotopos muy diferentes (véase más arriba) están más próximas entre sí que de SB6-7, aunque con una similitud relativamente baja, mientras que en el segundo bloque de afinidad, las estaciones SB4 y SB5 muestran la mayor afinidad que se desprende del dendrograma (0'54), y apareciendo el punto SB9 bien separado de ambos. Por último, el punto SB1 ocupa una posición peculiar en el conjunto por cuanto que se halla netamente separado de todos los demás, incluso de aquellos en los que la asociación era mayor en cuanto a la fauna epigea.

	SB1	SB3	SB4	SB5	SB6-7	SB8	SB9
SB1	1'00						
SB3	0'13	1'00					
SB4	0'17	0'29	1'00				
SB5	0'07	0'25	0'54	1'00			
SB6-7	0'10	0'40	0'19	0'12	1'00		
SB8	0'17	0'44	0'36	0'26	0'43	1'00	
SB9	0'09	0'26	0'36	0'37	0'13	0'24	1'00

**Tabla 7.3.** Similitud medida por el índice de Czekanowsky entre los distintos puntos de muestreo para los Coleoptera del matorral.

El caso de la fauna coprófila es diferente, por cuanto que las asociaciones entre puntos de muestreo son mayores que en los otros dos sustratos, de forma que la máxima similitud ocurre entre los puntos SB6 y SB7 (0'88), siendo también elevada la similitud entre SB3 y SB5 (0'81), entre SB6 y SB8 (0'87) y entre SB7 y SB8 (0'87), mientras que el resto de los pares considerados muestran niveles de similitud bastante menores (Tab.7.4. El dendrograma resultante (Fig.7.1C) muestra dos asociaciones de puntos de muestreo bastante marcadas, una de ellas incluye a los puntos SB6, SB7 y SB8, de elevada altitud y hábitat abierto, tal y como sucedía entre la fauna epigea, y otra que incluye a las dos estaciones de pinares de repoblación, esto es, SB3 y SB5. A este último grupo se le aproxima la estación SB4, relativamente similar, aunque claramente separada de los pinares, mientras que los dos encinares muestreados, SB1 y SB2, aunque más parecidos faunísticamente entre ellos que a ningún otro de los puntos, mantienen una diferencia sustancial, llegando a una similitud de tan solo 0'42. En el primero de los

grupos la asociación está marcada por la semejante abundancia en tales puntos de especies como *Euonthophagus gibbosus*, *Onthophagus vacca*, *Aphodius foetidus*, *A. affinis*, y de Staphylinidae e Histeridae. quedando también un bloque de asociación más débil que incluye a los puntos SB1, SB2, SB3, SB4 y SB5, estos tres últimos más próximos entre sí que a los demás, mientras que SB9 aparece bastante bien separado de cualquier otra estación de muestreo.

	SB1	SB2	SB3	SB4	SB5	SB6	SB7	SB8	SB9
SB1	1'00								
SB2	0'42	1'00							
SB3	0'29	0'41	1'00						
SB4	0'40	0'31	0'63	1'00					
SB5	0'20	0'36	0'81	0'59	1'00				
SB6	0'06	0'06	0'11	0'15	0'14	1'00			
SB7	0'07	0'04	0'10	0'14	0'13	0'88	1'00		
SB8	0'06	0'06	0'13	0'16	0'16	0'87	0'87	1'00	
SB9	0'25	0'17	0'17	0'29	0'17	0'18	0'24	0'23	1'00

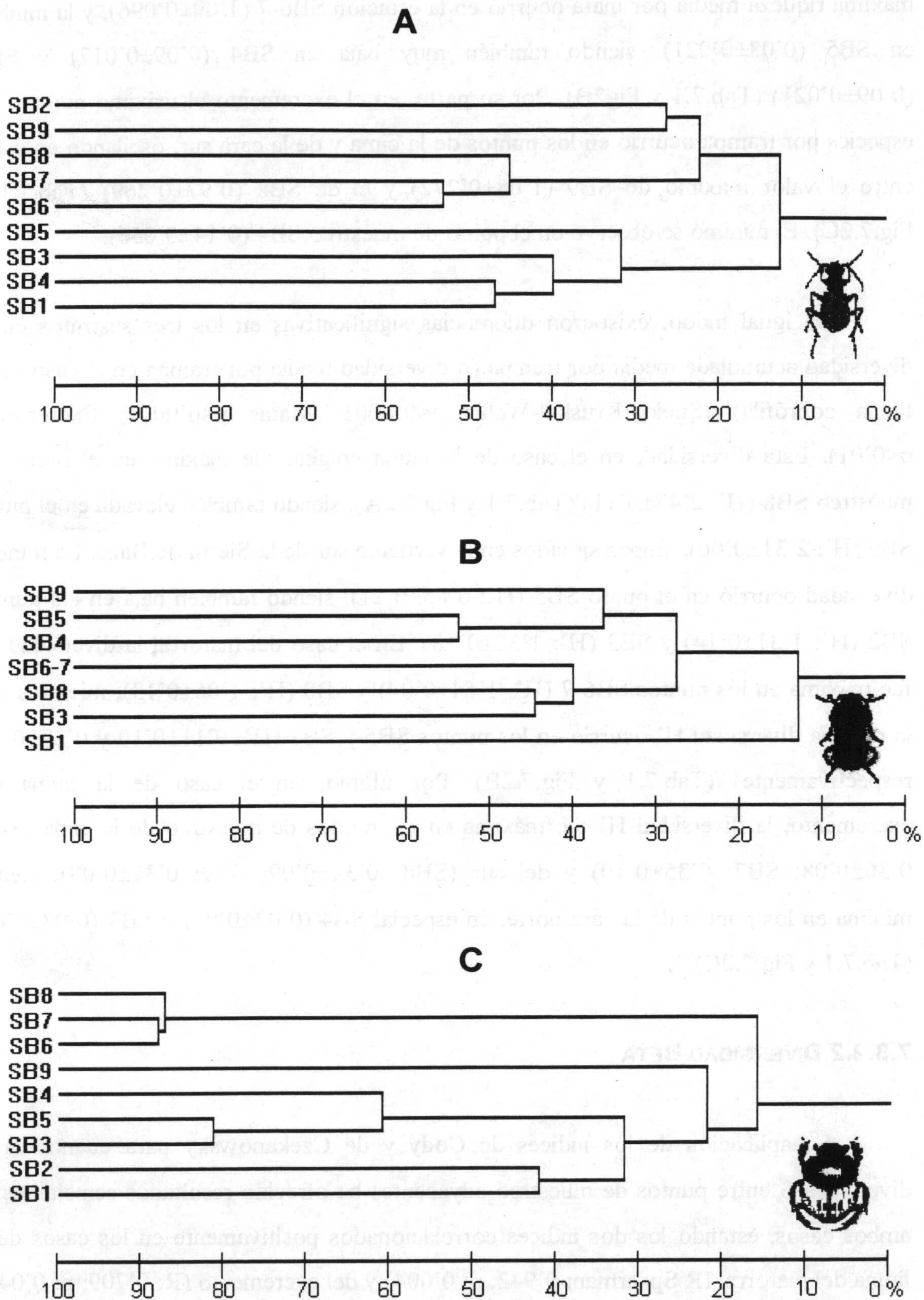
Tabla 7.4. Similitud medida por el índice de Czekanowsky entre los distintos puntos de muestreo en la fauna de Coleoptera coprófilos.

### 7.3.2. VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD

#### 7.3.2.1. DIVERSIDAD ALFA

La aplicación de dos métodos de cuantificación de la diversidad  $\alpha$  (riqueza de especies por muestra e índice  $H'$ ) ha ofrecido resultados altamente correlacionadas en los tres sustratos muestreados: suelo (R Spearman: 0'833;  $p < 0'01$ ), matorral (R: 0'954;  $p < 0'001$ ) y excremento (R Spearman: 0'850;  $p < 0'01$ ) (Fig.7.2).

La diversidad  $\alpha$  medida como riqueza media de especies por trampa fue significativamente diferente entre puntos de muestreo tanto en la fauna epigea (Kruskal-Wallis  $p < 0'001$ ) como en el matorral ( $p < 0'001$ ) y en el excremento ( $p < 0'05$ ). En la fauna epigea ésta fue máxima en los puntos SB8 ( $0'95 \pm 0'081$ , E.S.) y SB9 ( $0'68 \pm 0'057$ ) (Tab.7.1 y Fig.7.2A), para alcanzar un mínimo en SB5 ( $0'13 \pm 0'026$ ). En el matorral la



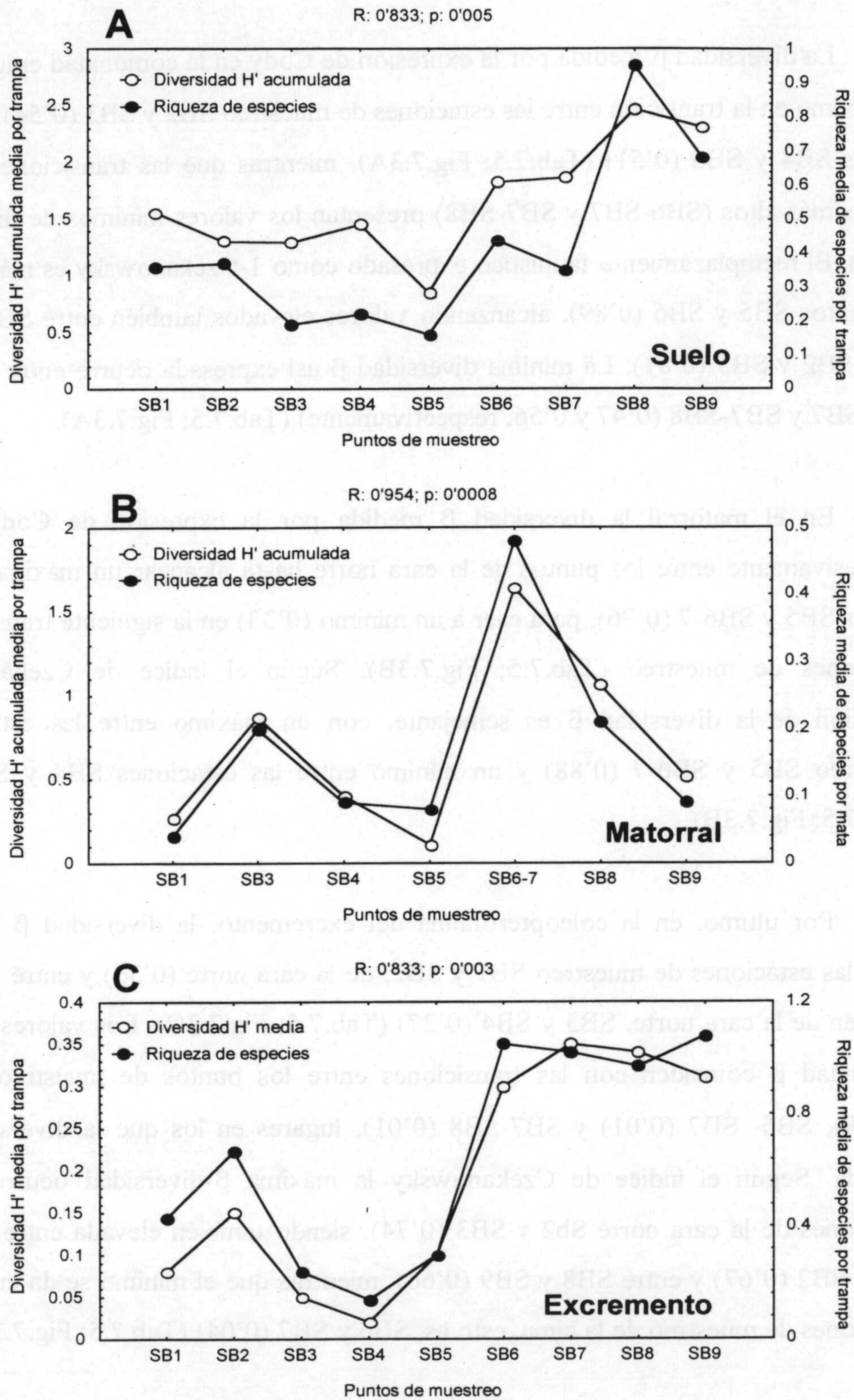
**Figura 7.1.** Dendrogramas de afinidad para los diferentes puntos de muestreo según la composición faunística de Coleoptera, elaborados a partir del índice cuantitativo de Czekanowsky para los tres sustratos. A: suelo; B: matorral; C: excremento.

máxima riqueza media por mata ocurrió en la estación SB6-7 ( $1'09 \pm 0'096$ ), y la mínima en SB5 ( $0'08 \pm 0'021$ ), siendo también muy baja en SB4 ( $0'09 \pm 0'017$ ) y SB9 ( $0'09 \pm 0'021$ ) (Tab.7.1 y Fig.2B). Por su parte, en el excremento el máximo número de especies por trampa ocurrió en los puntos de la cima y de la cara sur, oscilando en estos entre el valor máximo de SB9 ( $1'08 \pm 0'272$ ) y el de SB8 ( $0'97 \pm 0'269$ ) (Tab.7.1 y Fig.7.2C). El mínimo se observó en el punto de muestreo SB4 ( $0'14 \pm 0'056$ ).

De igual modo, existieron diferencias significativas en los tres sustratos en la diversidad acumulada media por trampa (o diversidad media por trampa en el caso de la fauna coprófila) (Suelo Kruskal-Wallis  $p < 0'0001$ ; Matas  $p < 0'0001$ ; Excremento  $p < 0'01$ ). Esta diversidad, en el caso de la fauna epigea, fue máxima en el punto de muestreo SB8 ( $H': 2'47 \pm 0'11$ ) (Tab.7.1 y Fig.7.2A), siendo también elevada en el punto SB9 ( $H': 2'31 \pm 0'06$ ), ambos situados en la vertiente sur de la Sierra de Baza. La mínima diversidad ocurrió en el punto SB5 ( $H': 0'85 \pm 0'21$ ), siendo también baja en los puntos SB2 ( $H': 1'31 \pm 0'14$ ) y SB3 ( $H': 1'30 \pm 0'18$ ). En el caso del matorral la diversidad  $H'$  fue máxima en los puntos SB6-7 ( $H': 1'64 \pm 0'07$ ) y SB8 ( $H': 1'06 \pm 0'13$ ), mientras que la mínima diversidad  $H'$  ocurrió en los puntos SB5 y SB1 ( $H': 0'11 \pm 0'10$  y  $0'27 \pm 0'08$ , respectivamente) (Tab.7.1 y Fig.7.2B). Por último, en el caso de la fauna del excremento, la diversidad  $H'$  fue máxima en los puntos de muestreo de la cima (SB6:  $0'30 \pm 0'08$ ; SB7:  $0'35 \pm 0'10$ ) y del sur (SB8:  $0'34 \pm 0'09$ ; SB9:  $0'31 \pm 0'09$ ), siendo mínima en los puntos de la cara norte, en especial SB4 ( $0'02 \pm 0'01$ ) y SB3 ( $0'08 \pm 0'03$ ) (Tab.7.1 y Fig.7.2C).

### 7.3.2.2. DIVERSIDAD BETA

La aplicación de los índices de Cody y de Czekanowsky para cuantificar la diversidad  $\beta$  entre puntos de muestreo adyacentes ha ofrecido resultados semejantes en ambos casos, estando los dos índices correlacionados positivamente en los casos de la fauna del matorral (R Spearman:  $0'942$ ;  $p: 0'004$ ) y del excremento (R:  $0'709$ ;  $p: 0'048$ ), y de forma marginalmente significativa en la comunidad epigea (R:  $0'650$ ;  $p: 0'080$ ) (Tab.7.5; Fig.7.3).



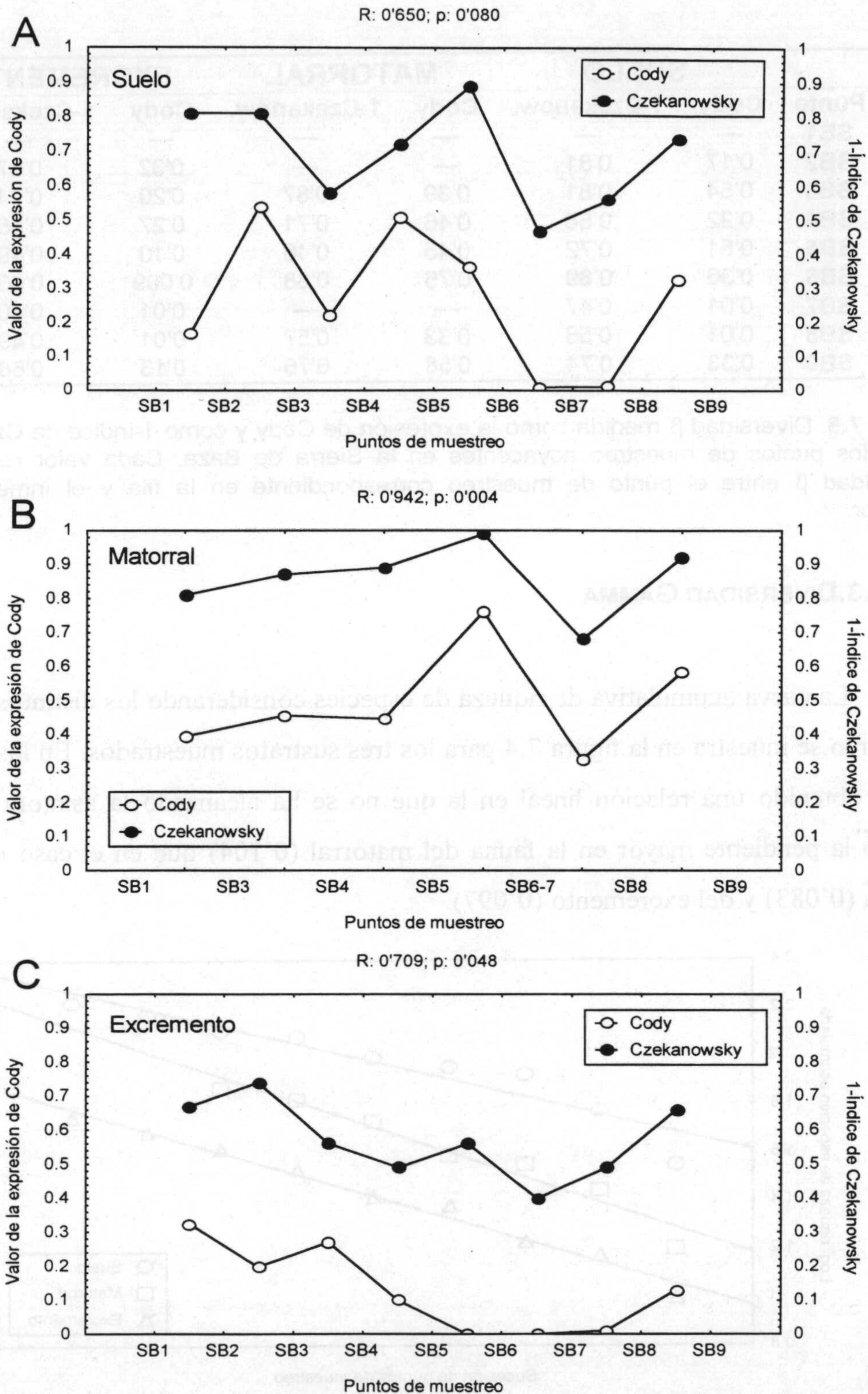
**Figura 7.2.** Variaciones de la diversidad  $\alpha$ , medida por el índice H' de Shannon y por la riqueza media de especies por trampa o mata entre las distintas estaciones de muestreo en la fauna epigea (A), del matorral (B) y del excremento (C). Se muestran los valores de la correlación no paramétrica de Spearman en cada caso.

La diversidad  $\beta$  medida por la expresión de Cody en la comunidad epigea alcanza su máximo en la transición entre las estaciones de muestreo SB2 y SB3 (0'54) y entre los puntos SB4 y SB5 (0'51) (Tab.7.5; Fig.7.3A), mientras que las transiciones entre los puntos más altos (SB6-SB7 y SB7-SB8) presentan los valores mínimos de diversidad  $\beta$  (0'01). El reemplazamiento faunístico expresado como 1-Czekanowsky es máximo entre los puntos SB5 y SB6 (0'89), alcanzando valores elevados también entre SB1 y SB2 y entre SB2 y SB3 (0'81). La mínima diversidad  $\beta$  así expresada ocurre entre los puntos SB6-SB7 y SB7-SB8 (0'47 y 0'56, respectivamente) (Tab.7.5; Fig.7.3A).

En el matorral la diversidad  $\beta$  medida por la expresión de Cody aumenta progresivamente entre los puntos de la cara norte hasta alcanzar un máximo entre los puntos SB5 y SB6-7 (0'76), para caer a un mínimo (0'33) en la siguiente transición entre estaciones de muestreo (Tab.7.5; Fig.7.3B). Según el índice de Czekanowsky la variación de la diversidad  $\beta$  es semejante, con un máximo entre las estaciones de muestreo SB5 y SB6-7 (0'88) y un mínimo entre las estaciones SB4 y SB5 (0'46) (Tab.7.5; Fig.7.3B).

Por último, en la coleopterofauna del excremento, la diversidad  $\beta$  es máxima entre las estaciones de muestreo SB1 y SB2, de la cara norte (0'33) y entre los puntos, también de la cara norte, SB3 y SB4 (0'27) (Tab.7.5; Fig.7.3C). Los valores de mínima diversidad  $\beta$  coinciden con las transiciones entre los puntos de muestreo SB5-SB6 (0'009), SB6- SB7 (0'01) y SB7-SB8 (0'01), lugares en los que la diversidad  $\alpha$  era elevada. Según el índice de Czekanowsky la máxima  $\beta$ -diversidad ocurre entre las estaciones de la cara norte SB2 y SB3 (0'74), siendo también elevada entre los puntos SB1y SB2 (0'67) y entre SB8 y SB9 (0'66), mientras que el mínimo se da entre las dos estaciones de muestreo de la cima, esto es, SB6 y SB7 (0'04) (Tab.7.5; Fig.7.3C).





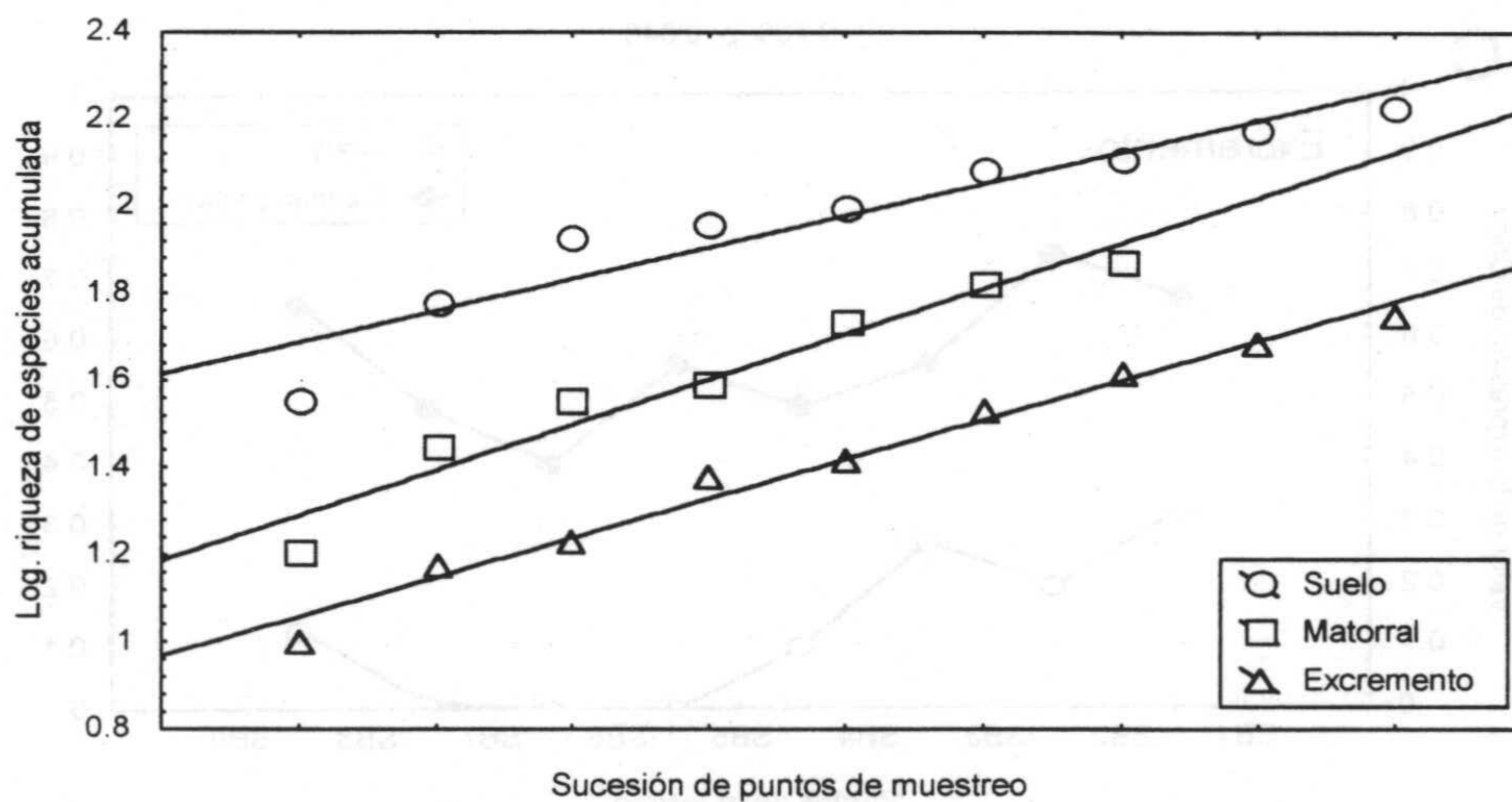
**Figura 7.3.** Variación de la diversidad  $\beta$  entre puntos de muestreo en la comunidad de coleópteros epigeos (A), del matorral (B) y del excremento (C). Se ofrecen los valores obtenidos mediante la expresión de Cody y mediante el índice de Czekanowsky, así como los resultados del análisis de correlación no paramétrica de Spearman entre los dos índices en cada sustrato.

Punto	SUELO		MATORRAL		EXCREMENTO	
	Cody	1-Czekanow.	Cody	1-Czekanow.	Cody	1-Czekanow.
SB1	—	—	—	—	—	—
SB2	0'17	0'81	—	—	0'32	0'67
SB3	0'54	0'81	0'39	0'87	0'20	0'74
SB4	0'22	0'58	0'46	0'71	0'27	0'56
SB5	0'51	0'72	0'45	0'46	0'10	0'49
SB6	0'36	0'89	0'76	0'88	0'009	0'56
SB7	0'01	0'47	—	—	0'01	0'40
SB8	0'01	0'56	0'33	0'57	0'01	0'49
SB9	0'33	0'74	0'58	0'76	0'13	0'66

**Tabla 7.5.** Diversidad  $\beta$  medida como la expresión de Cody y como 1-índice de Czekanowsky entre los puntos de muestreo adyacentes en la Sierra de Baza. Cada valor representa la diversidad  $\beta$  entre el punto de muestreo correspondiente en la fila y el inmediatamente anterior.

### 7.3.2.3. DIVERSIDAD GAMMA

La curva acumulativa de riqueza de especies considerando los distintos puntos de muestreo se muestra en la figura 7.4 para los tres sustratos muestrados. En los tres casos se ha obtenido una relación lineal en la que no se ha alcanzado la asíntota previsible, siendo la pendiente mayor en la fauna del matorral (0'104) que en el caso de la fauna epigea (0'083) y del excremento (0'097).



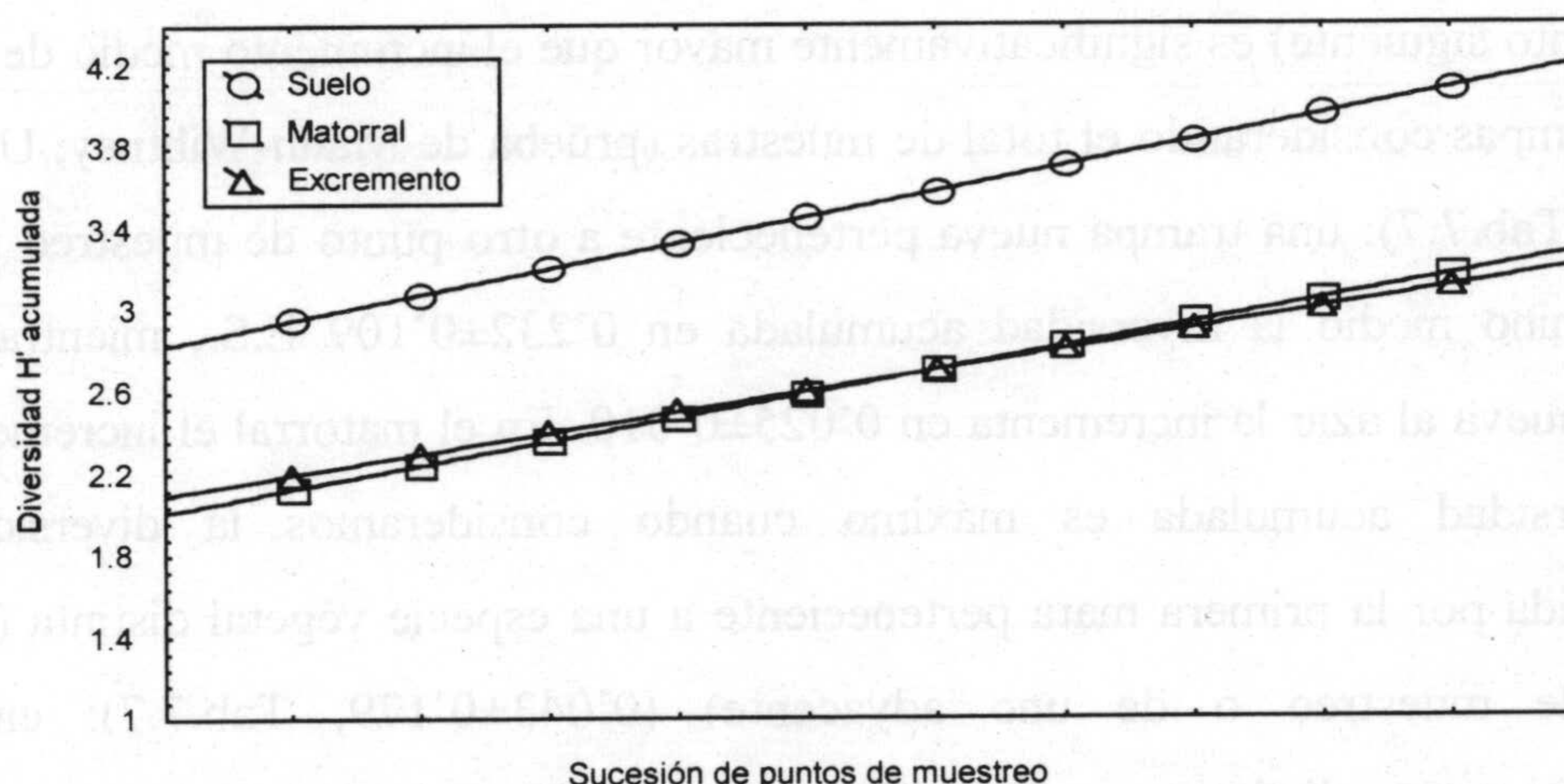
**Figura 7.4.** Logaritmo de la riqueza de especies acumulada en sucesivos puntos de muestreo para la comunidad de coleópteros epigeos, del matorral y del excremento.

La tabla 7.6 muestra los valores medios y la desviación de los parámetros a (pendiente) y b de las diferentes rectas de diversidad acumulada por punto de muestreo construidas según los distintos órdenes de las estaciones de muestreo. En la fauna epigea

la pendiente media es de 0'126 (E.S.: 0'011), mientras que en la fauna del matorral la pendiente es de 0'116 (E.S.: 0'025) y en la del excremento es 0'102 (E.S.: 0'015) (Fig.7.5).

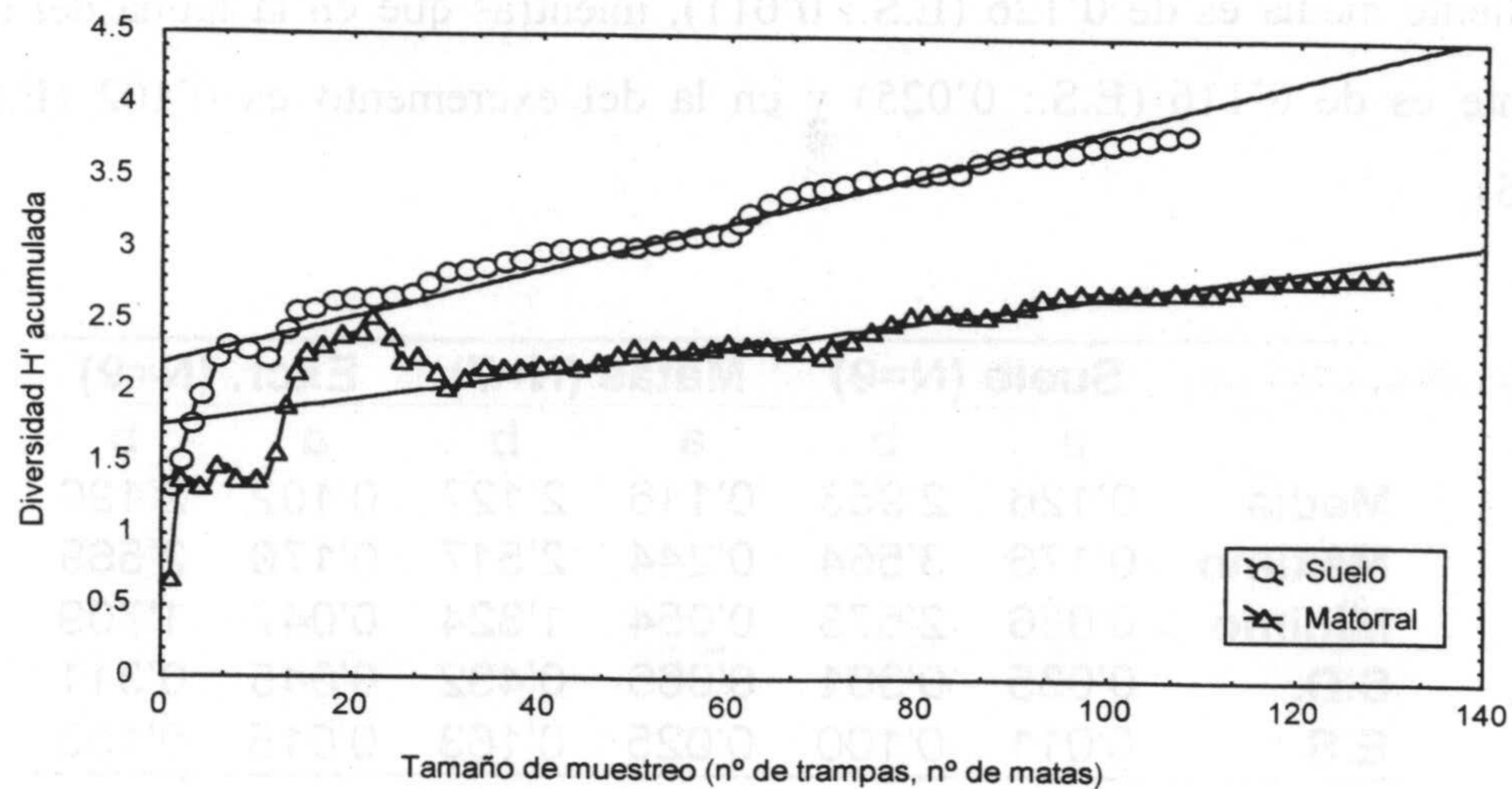
	Suelo (N=9)		Matas (N=7)		Excr. (N=9)	
	a	b	a	b	a	b
<b>Media</b>	0'126	2'953	0'116	2'127	0'102	2'196
<b>Máximo</b>	0'176	3'554	0'244	2'517	0'170	2'569
<b>Mínimo</b>	0'056	2'573	0'054	1'324	0'047	1'709
<b>S.D.</b>	0'035	0'301	0'066	0'432	0'045	0'311
<b>E.S.</b>	0'011	0'100	0'025	0'163	0'015	0'103

**Tabla 7.6.** Parámetros a (pendiente) y b medios, máximos y mínimos valores, desviación estándar (D.S.) y error estándar (E.S.) de las rectas de diversidad acumulada por punto de muestreo construidas según distintos órdenes de los puntos de muestreo (ver el texto para más detalles) en cada uno de los sustratos muestreados.



**Figura 7.5.** Diversidad H' acumulada por punto de muestreo en la comunidad de coleópteros en los tres sustratos muestreados. Las rectas están construidas según la ecuación  $y=ax+b$  utilizando los parámetros (a y b) medios de las diferentes rectas según el orden de puntos de muestreo descrito en el texto.

La diversidad H' acumulada por las trampas, considerando todas las muestras de todos los puntos de muestreo se representa en la figura 7.6 para los coleópteros epigeos y del matorral. Las rectas de diversidad acumulada muestran pendientes diferentes en la comunidad epigea y en la del matorral, de tal forma que es mayor en el primer caso (0'017) que en el segundo (0'009), y en cualquier caso menores que las referidas a las de las rectas de acumulación de diversidad H' por punto de muestreo.



**Figura 7.6.** Diversidad  $H'$  acumulada por trampa o mata en el sustrato epigeo y en el matorral.

En la fauna epigea, el incremento medio de diversidad entre trampas consecutivas correspondientes a distintos puntos de muestreo (trampas nº 12 de un punto y trampa nº 1 del punto siguiente) es significativamente mayor que el incremento medio de diversidad entre trampas considerando el total de muestras (prueba de Mann-Wihtney;  $U: 203'5$ ;  $p: 0'013$ ) (Tab.7.7): una trampa nueva perteneciente a otro punto de muestreo incrementa por término medio la diversidad acumulada en  $0'232 \pm 0'109$  E.S., mientras que una trampa nueva al azar la incrementa en  $0'025 \pm 0'010$ . En el matorral el incremento medio de diversidad acumulada es máximo cuando consideramos la diversidad media introducida por la primera mata perteneciente a una especie vegetal distinta (del mismo punto de muestreo o de uno adyacente) ( $0'043 \pm 0'179$ , Tab.7.7); entre matas pertenecientes a distintos puntos de muestreo adyacentes el incremento medio es ligeramente menor ( $0'039 \pm 0'017$ ), mientras que el incremento medio de diversidad acumulada entre dos matas consecutivas consideradas todas ellas es menor aún ( $0'021 \pm 0'009$ ). Las diferencias en conjunto son significativas (prueba de Kruskal-Wallis;  $H: 6'22$ ;  $p: 0'04$ , sin embargo el análisis apareado muestra sólo diferencias no significativas o marginalmente significativas (Tab.7.7).

**Tabla 7.7 (Página siguiente).** Incremento de diversidad acumulada por muestra en el suelo y en el matorral. (a): incremento añadido por una trampa considerando el total; (b) incremento añadido por la primera trampa de un punto de muestreo adyacente; (c): incremento añadido por una mata considerando el total; (d): incremento añadido por la primera mata de un punto de muestreo adyacente; (e): incremento añadido por la primera mata de una especie distinta. Entre a y b las diferencias son significativas (Mann-Wihtney;  $U: 203'5$ ;  $p: 0'013$ ). Entre c, d y e las diferencias son significativas (Kruskal-Wallis;  $H: 6'22$ ;  $p: 0'040$ ). Entre c y d las diferencias

son marginalmente significativas (Mann-Wihtney; U: 209'5; p: 0'057). Entre d y e las diferencias no son significativas (Mann-Wihtney; U: 32'0; p: 0'707).

	<b>N</b>	<b>Δ Medio</b>	<b>Δ Máximo</b>	<b>Δ Mínimo</b>	<b>E.S.</b>
<b>SUELO</b>					
Δ Trampas (a)	107	0.025	0.820	-0.64	0.01
Δ Puntos (b)	8	0.232	0.820	-0.17	0.109
<b>MATORRAL</b>					
Δ Matas (c)	130	0.021	0.78	-0.223	0.009
Δ Puntos (d)	6	0.039	0.099	-0.007	0.017
Δ Especies (e)	12	0.043	0.195	-0.017	0.179

## 7.4. DISCUSIÓN

### MEDIDA DE LA DIVERSIDAD LOCAL

Una de las primeras ideas intuitivas de la diversidad local es la riqueza de especies, de modo que una comunidad biológica con un alto número de especies parece más compleja, y por ello más diversa que otra con menos especies. Por lo tanto no es rara la utilización de la riqueza de especies (habitualmente riqueza media por muestra) como una medida de la diversidad local. De la medida de la diversidad de especies se argumenta en ocasiones que es un parámetro fácil de medir, intuitivamente sencillo de interpretar y que incluso es capaz de captar algunas otras facetas de la biodiversidad además de la del simple número de especies (Gaston, 1996b). No obstante, como se vio más arriba (véase la introducción de este capítulo), en una medida de la diversidad se debe introducir la complejidad que aportan al sistema las diferentes abundancias relativas de cada especie. Es necesario entonces el uso de índices que, aunque variados y a veces con problemas intuitivos, ofrecen una estima más real (con limitaciones) sobre la complejidad de los sistemas biológicos (un ejemplo de las limitaciones que presenta el uso de índices de diversidad es que el índice  $H'$  introduce el problema intuitivo de que la diversidad de una muestra en la que el número de especies fuera 0 sería asimismo 0, exactamente igual que la diversidad que se obtendría en el caso, cualitativamente distinto, de una muestra en la que apareciera una única especie:  $H' = \sum(1)\ln(1) = 0$ ). El hecho de que nosotros hayamos medido la diversidad  $\alpha$  mediante dos procedimientos distintos (riqueza de especies y diversidad  $H'$ ) nos permite estimar si realmente la medida

del número de especies es una buena estima o no de la diversidad de las comunidades de coleópteros implicadas en nuestro estudio.

A pesar de estas consideraciones, en nuestro caso ambos parámetros fluctúan de manera semejante entre diferentes puntos de muestreo, por lo que a efectos prácticos podríamos considerar ambas medidas, riqueza de especies y diversidad  $H'$  como buenas estimas de la diversidad local ( $\alpha$ ) en diferentes puntos de la Sierra de Baza. Por tanto, la utilización de las dos medidas probablemente sea reiterativa y aporte poca información adicional a los resultados obtenidos a partir de una sola de ellas. Las sugerencias de más arriba sobre las limitaciones, al menos teóricas, de la medida de la riqueza de especies como estima de la diversidad, unidas a la semejanza de ambos resultados, nos conducen a considerar la diversidad  $H'$  como la medida que utilizaremos en este y en posteriores capítulos.

#### **DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES LOCALES**

La distribución de las poblaciones de Coleoptera por las distintas localidades de la Sierra de Baza es claramente no homogénea ni uniforme, de tal modo que existen diferencias tanto en la composición faunística y en las relaciones de abundancia relativa de las especies entre distintas localidades. Asociadas a estas diferencias, las variaciones en las medidas de diversidad son un resultado predecible, por cuanto que es de esperar que la diferente composición faunística de las localidades traiga como consecuencia interacciones cualitativa y cuantitativamente distintas entre las poblaciones, por lo que las diferencias locales en diversidad son un resultado esperable. La cuestión a resolver es ¿cuáles son las razones por las que las comunidades de coleópteros son diferentes entre sitios localizados relativamente cerca entre sí? La respuesta hay que comenzar buscándola en el hecho de que las poblaciones de seres vivos no se distribuyen de una manera anárquica dentro de su entorno, sino que ocupan aquellos lugares cuyas condiciones están dentro de unos rangos ventajosos que permiten a los organismos completar sus ciclos vitales y reproducirse con éxito (Smith, 1992). La distribución espacial de los organismos viene entonces determinada por una acumulación de factores que operan sobre los individuos y por tanto sobre las poblaciones, a pequeña escala, y que se reflejan a escalas mayores, incluso a escala geográfica. Estos factores pueden ser

de diversa naturaleza, desde gradientes abióticos (altitud, tipo de suelo, exposición u orientación), hasta factores claramente bióticos (depredación, competencia, heterogeneidad espacial ocasionada por la cubierta vegetal, o estadio de la sucesión en las comunidades), y todos en conjunto determinan un contexto de alta variabilidad que ocasiona la existencia de hábitats y ecosistemas diversos y contiguos, a través de los cuales los organismos son capaces de pasar y diferenciarse en multitud de formas e interacciones, que en un proceso continuo de radiación pueden dar lugar a la diversidad que somos capaces de estimar en un lugar y momento concretos (Erwin, 1991). El resultado es que la distribución diferencial de las poblaciones de distintas especies según determinados gradientes puede generar diferencias notables en la composición de las comunidades a escalas espaciales progresivamente mayores.

En nuestro caso concreto, la abundancia media por muestra en los tres sustratos oscila notablemente entre los diferentes puntos de muestreo, lo que hay que atribuir con seguridad a las diferentes características físicas del hábitat: por ejemplo, en puntos de muestreo situados en la cima o en la cara sur, de más alta insolación, se favorece que la abundancia media de coleópteros sea en general mayor. Una primera consecuencia de las diferencias en el hábitat la encontramos en las asociaciones obtenidas según los dendrogramas de similitud, que son muy bajas en la mayoría de los casos, lo que indica una muy baja similitud general entre localidades. No obstante, en los tres sustratos se observan débiles agrupaciones de estaciones de muestreo que coinciden a grandes rasgos con diferentes tipos de hábitat. En la fauna epigea el agrupamiento genera dos grandes bloques que coinciden casi exactamente, uno con las estaciones de muestreo situadas en la cara norte (SB1, SB3, SB4 y SB5), y otro con las de la cima y cara sur (SB6, SB7, SB8 y SB9), quedando sólo el punto SB2 (cara norte) agrupado junto a estos últimos, aunque con una similitud muy baja. Entre los puntos de la cara norte, aquellos en los que predomina la vegetación arbustiva (SB1 y SB4) muestran una mayor similitud entre ellos que con otros puntos, mientras que también se encuentran relativamente más próximos en cuanto a las comunidades de coleópteros que se desarrollan sobre ellas las estaciones situadas en las partes más altas de la Sierra de Baza. Las diferencias entre las comunidades de coleópteros asociados al matorral en diferentes localidades son aún más patentes. Sólo dos puntos de muestreo adyacentes en la cara norte, SB4 y SB5, presentan una débil asociación (algo más del 50%), mientras que el resto de los puntos de muestreo

aparecen de un modo casi independiente de los demás. Tal disimilitud entre las comunidades de coleópteros situadas en localidades próximas está sin duda relacionada con un alto grado de heterogeneidad que favorece, tal como se comentó en la introducción del capítulo, una elevada variabilidad en las condiciones ambientales y la posibilidad de que muy diferentes especies y comunidades se establezcan de acuerdo con la localización de las condiciones óptimas para cada una de ellas, ocurriendo esto además tanto para la comunidad de escarabajos epigeos como para los asociados al matorral.

La fauna coprófila es aquella que demuestra una menor variación en su composición faunística entre distintas localidades, si bien en general se manifiesta una heterogeneidad relativamente alta. De hecho, sólo los puntos situados a una mayor altitud (SB6, SB7 y SB8) están estrechamente asociados, a pesar de corresponder con biotopos claramente diferenciados (hábitat abierto, bosque, matorral), por lo que la altitud parece en este caso un factor a tener en cuenta para comprender la distribución de los escarabajos coprófagos en la Sierra de Baza. Sin embargo, el tipo de hábitat debe representar también un importante papel, porque dos hábitats cerrados, como son un pinar (SB3) y un denso matorral (SB5) muestran una similitud superior al 80%, mientras que un biotopo abierto (SB9) situado a una altitud semejante a la de SB5 presenta una composición faunística marcadamente distinta al anterior.

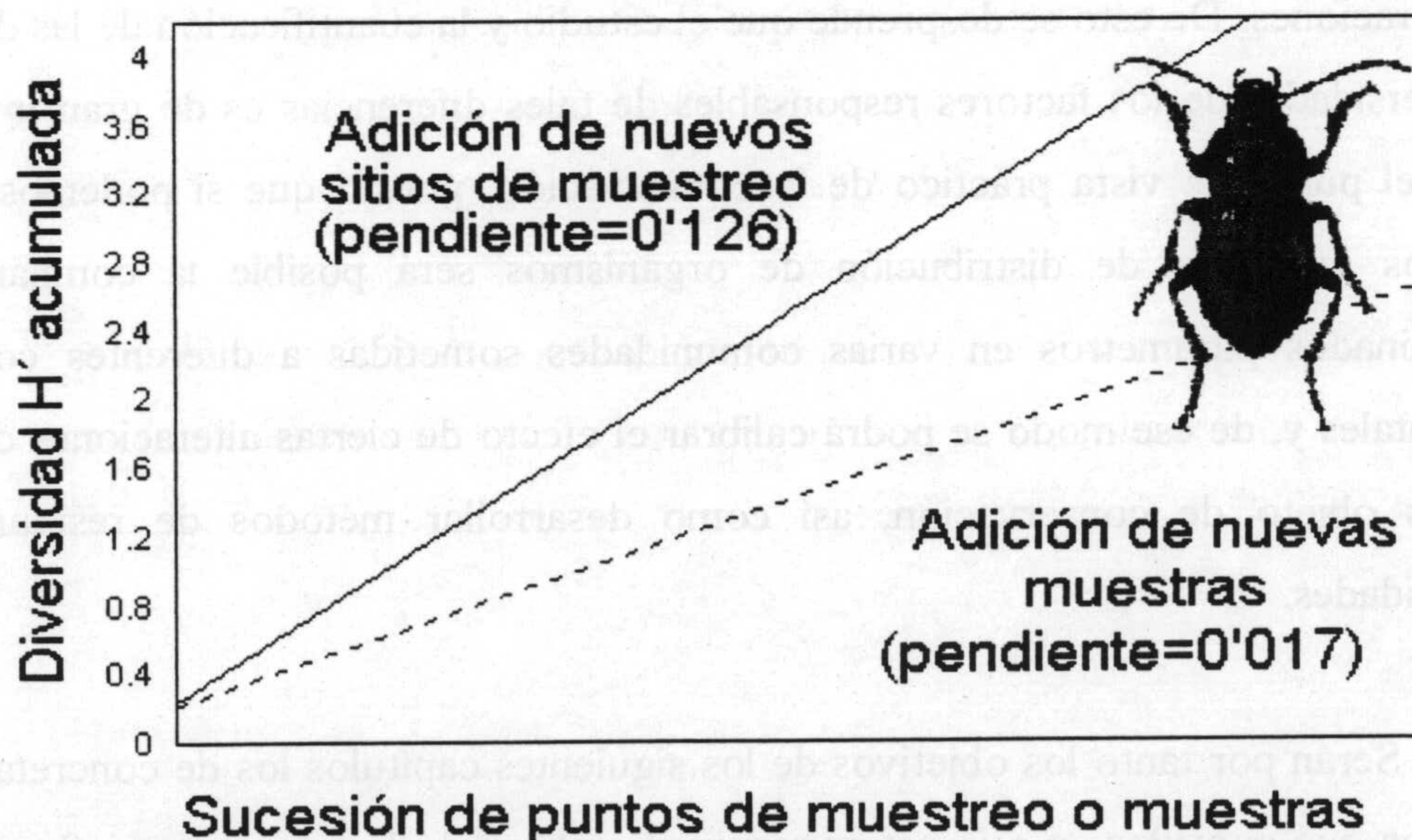
La conclusión más clara que podemos extraer a partir de nuestros resultados es que las estaciones de muestreo de la Sierra de Baza están caracterizadas por una gran variabilidad y heterogeneidad ambientales, de manera que cada una de ellas es lo suficientemente diferente de las demás como para que las comunidades de coleópteros en cada una de ellas sean diferentes, tanto en cuanto a su composición faunística, como a las relaciones de abundancia entre especies distintas (diferencias en  $\alpha$ -diversidad).

#### **HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y DIVERSIDAD.**

Los resultados obtenidos a partir de nuestro estudio nos permiten asegurar que la heterogeneidad ambiental, además de ser responsable de las notables diferencias en las diversidades locales, representa un papel crucial en la diversidad global de coleópteros en la Sierra de Baza. El reemplazamiento faunístico es alto entre localidades, estando en



relación a las diferentes características ambientales de las estaciones de muestreo, como se ha discutido previamente, y es lo suficientemente importante en nuestro caso como para elevar sustancialmente la diversidad paisajística de coleópteros en un grado mayor del que sería esperable por el simple hecho de aumentar progresivamente el área de muestreo. El incremento de diversidad acumulada debido a un simple aumento del área y, por tanto, del esfuerzo de muestreo (sumando la diversidad acumulada por la adición de sucesivas muestras) en todo el rango de la zona de estudio, fue significativamente menor que el incremento de diversidad acumulada cuando consideramos la diversidad acumulada por la adición de nuevos sitios de muestreo (véase Fig.7.7 para el caso de la fauna epigea). Esto nos hace descartar la posibilidad de que el aumento progresivo del área de estudio con la simple adición de puntos de muestreo sea la causa directa del aumento de diversidad acumulada, sino al contrario, es la inclusión de estaciones de muestreo diferentes la que produce tal incremento en diversidad. Cada estación de muestreo nueva introduce una cantidad importante de nueva diversidad, por medio de un elevado relevo faunístico entre localidades, actuando de este modo la diversidad  $\beta$  como una fuente notable de diversidad global, de forma que el efecto de aumentar el área de muestreo con nuevas localidades no incrementa por sí mismo la diversidad, sino que esa área progresivamente mayor ocasiona un incremento de la diversidad porque cada fracción del área total añadida es netamente distinta de las demás.



**Figura 7.7.** Incremento de la diversidad H' acumulada en la comunidad de coleópteros epigeos de la Sierra de Baza por la adición de nuevas muestras (línea discontinua) y de nuevos puntos de muestreo (línea continua).

La diversidad de coleópteros a escala paisajística en la Sierra de Baza, entonces, es una consecuencia directa de la heterogeneidad ambiental, estando ésta a su vez directamente relacionada con el área, obviamente, y siendo generada por la existencia conjunta de ambientes diferentes, como los preestepáricos, el matorral mediterráneo o la alta montaña mediterránea. A esta heterogeneidad ambiental contribuyen principalmente dos circunstancias. En primer lugar, la situación geográfica de la Sierra de Baza, como vimos antes (véase Zona de Estudio) es muy peculiar, estando situada en contacto con zonas áridas en tres cuartas partes de su perímetro y al mismo tiempo formando parte del sistema de sierras de elevada altitud en el que se incluye Sierra Nevada. En segundo lugar, dicha heterogeneidad ambiental está condicionada por el gradiente altitudinal, por lo abrupto del paisaje y por la diferente orientación de la vertiente, favoreciéndose la existencia de comunidades muy bien caracterizadas en cada una de las zonas.


A pesar de ser una expresión en exceso simplista, es una idea intuitiva aceptable que un ecosistema es "más saludable" cuanto más diversificado está y cuanto mayor es la riqueza de interacciones entre sus organismos. Un sistema complejo será capaz de responder con mayor rapidez ante perturbaciones que incidan sobre algún componente de la comunidad, porque será más probable que alguno de sus elementos ocupe el hueco que quedó libre tras la perturbación, diluyendo de este modo el efecto global de las alteraciones. De esto se desprende que el estudio y la cuantificación de las diferencias de diversidad y de los factores responsables de tales diferencias es de gran importancia desde el punto de vista práctico de la conservación, puesto que si podemos observar modelos generales de distribución de organismos será posible la comparación de determinados parámetros en varias comunidades sometidas a diferentes condiciones ambientales y, de ese modo se podrá calibrar el efecto de ciertas alteraciones del hábitat que es objeto de conservación, así como desarrollar métodos de restauración de comunidades.

Serán por tanto los objetivos de los siguientes capítulos los de concretar algunos aspectos que contribuyen a la heterogeneidad ambiental, de importante influencia sobre la diversidad global de coleópteros en la Sierra de Baza, así como cuantificar cómo cada uno de esos aspectos incide sobre diferentes grupos de escarabajos, en aras de una mejor comprensión de los mecanismos que permiten el mantenimiento de una diversidad

elevada en un espacio natural protegido, objetivo primero y último de toda política de conservación natural.

elevada en el espacio natural protegido, objetivo primero y último de toda política de

conservación natural.



**CAPÍTULO 8**  
**HETEROGENEIDAD DEL SUSTRATO**

CAPÍTULO 8  
HETEROGENEIDAD DEL SUBSTRATO

## 8.1. INTRODUCCIÓN

Las diferencias a pequeña escala espacial en las comunidades entomológicas son una de las fuentes más importantes de diversidad local, afectando por tanto a la diversidad regional e incluso global. La diversificación en los recursos, como fuente de heterogeneidad ambiental, es un fenómeno íntimamente relacionado, por cuanto que propicia la diversificación cualitativa y cuantitativa de taxones que los consumen. Tal diversificación de recursos está generada por la existencia de sustratos cualitativamente diferentes en los hábitats y por los diferentes estados en los que esos sustratos aparecen. En este sentido cabe hablar, por ejemplo, de materia vegetal, incluyendo diferentes especies de plantas, diferentes individuos de cada especie, diferentes partes estructurales de cada individuo, diferentes estados de desarrollo de cada parte, distinto estado de descomposición de la materia vegetal muerta, así como otros muchos estados de degradación de otros tipos de materia orgánica. Todos estos niveles de heterogeneidad a pequeña escala espacial constituyen un mosaico que es fundamental para la conservación, puesto que parece razonable suponer que la diversidad de insectos en general y de coleópteros en particular se vean aumentadas vía diversidad del hábitat, no sólo porque tal diversidad de hábitat produzca una mayor diversidad de recursos tróficos (Sánchez-Rodríguez & Baz, 1995) sino también porque favorezca la existencia de una mayor cantidad de microambientes, contribuyendo notablemente a una variada gama de formas de explotación por parte de una mayor diversidad entomológica (Perfecto & Snelling, 1995; Perfecto & Vandermeer, 1994, 1996; Winchester & Ring, 1996; Perfecto *et al.*, 1997).

El diseño de nuestro trabajo en la Sierra de Baza nos permite verificar o no las siguientes hipótesis: Puesto que la naturaleza de cada una de los sustratos muestreados (suelo, matorral y excremento) es esencialmente diferente de la de los otros, suponemos que se han de producir diferencias en la abundancia y diversidad de los Coleoptera entre ellos, es decir, parte de la diversidad total debe estar influida por la existencia de medios que favorezcan la existencia de comunidades muy distintas. Por otra parte, dentro de cada uno de los sustratos la heterogeneidad de cada uno de ellos debe contribuir también a generar valores diferentes de abundancia y diversidad en las comunidades de

Coleoptera. Es decir, diferentes especies vegetales y diferentes tipos de excremento deberían ocasionar variaciones en la abundancia y diversidad de la coleopterofauna del matorral y coprófila.

Nuestros objetivos, por tanto, son los siguientes:

1. Cuantificar las diferencias en abundancia y diversidad de coleópteros entre las comunidades de suelo, matorral y excremento.
2. Cuantificar el grado en el que diferentes especies vegetales influyen en la comunidad de coleópteros, midiendo tanto el reemplazamiento de taxones entre ellas como las diferencias en abundancia y diversidad de coleópteros.
3. De una manera semejante, se pretende cuantificar las diferencias en las comunidades coprófilas que explotan diferentes tipos de excremento (de vacuno y de equino) en la zona de estudio.

## **8.2. MATERIAL Y MÉTODOS**

Se ha cuantificado la proporción de taxones comunes entre los tres sustratos muestreados para medir la disimilitud entre las tres comunidades de coleópteros asociadas a los mismos en términos de reemplazamiento faunístico. Para determinar si los patrones de variación de la abundancia entre localidades de la sierra eran semejantes en los tres sustratos, se han calculado las correlaciones de las abundancias medias por muestra en los diferentes puntos de muestreo entre cada dos sustratos (correlación por rangos de Spearman). De igual modo se ha hecho con la diversidad, empleando los valores de diversidad  $H'$  total en cada punto de muestreo.

En los casos de las comunidades de coleópteros asociados al matorral y al excremento, se han cuantificado las diferencias atribuibles a la distinta naturaleza de cada especie vegetal y a los distintos tipos de excremento utilizados. En el caso del matorral se ha medido, en primer lugar, la abundancia media de coleópteros por mata para cada una de las especies vegetales muestreadas, así como la diversidad acumulada media por mata. Las diferencias en estos parámetros entre especies vegetales se han cuantificado



mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Posteriormente, entre cada dos especies vegetales correspondientes al mismo punto de muestreo se ha calculado el porcentaje de taxones comunes y se han cuantificado las diferencias en abundancia y diversidad acumulada mediante la prueba de la U de Mann-Whitney, tal como recomiendan Potvin & Roff (1993). Se ha estudiado la posible relación entre el volumen de las matas y la abundancia y diversidad acumulada de coleópteros mediante la correlación de los datos transformados logarítmicamente, tanto para el conjunto de las especies vegetales muestreadas como para cada especie por separado.

En el caso del excremento se ha calculado el porcentaje de taxones comunes encontrados en el excremento de vacuno y de equino como una medida de la disimilitud de ambas comunidades coprófilas. Posteriormente se ha medido la abundancia media y diversidad  $H'$  media por trampa para cada tipo de boñiga de acuerdo con su procedencia, cuantificándose las diferencias mediante la prueba no paramétrica de la U de Mann-Whitney.

## **8.3.RESULTADOS**

### **8.3.1. DIFERENCIAS ENTRE SUSTRATOS**

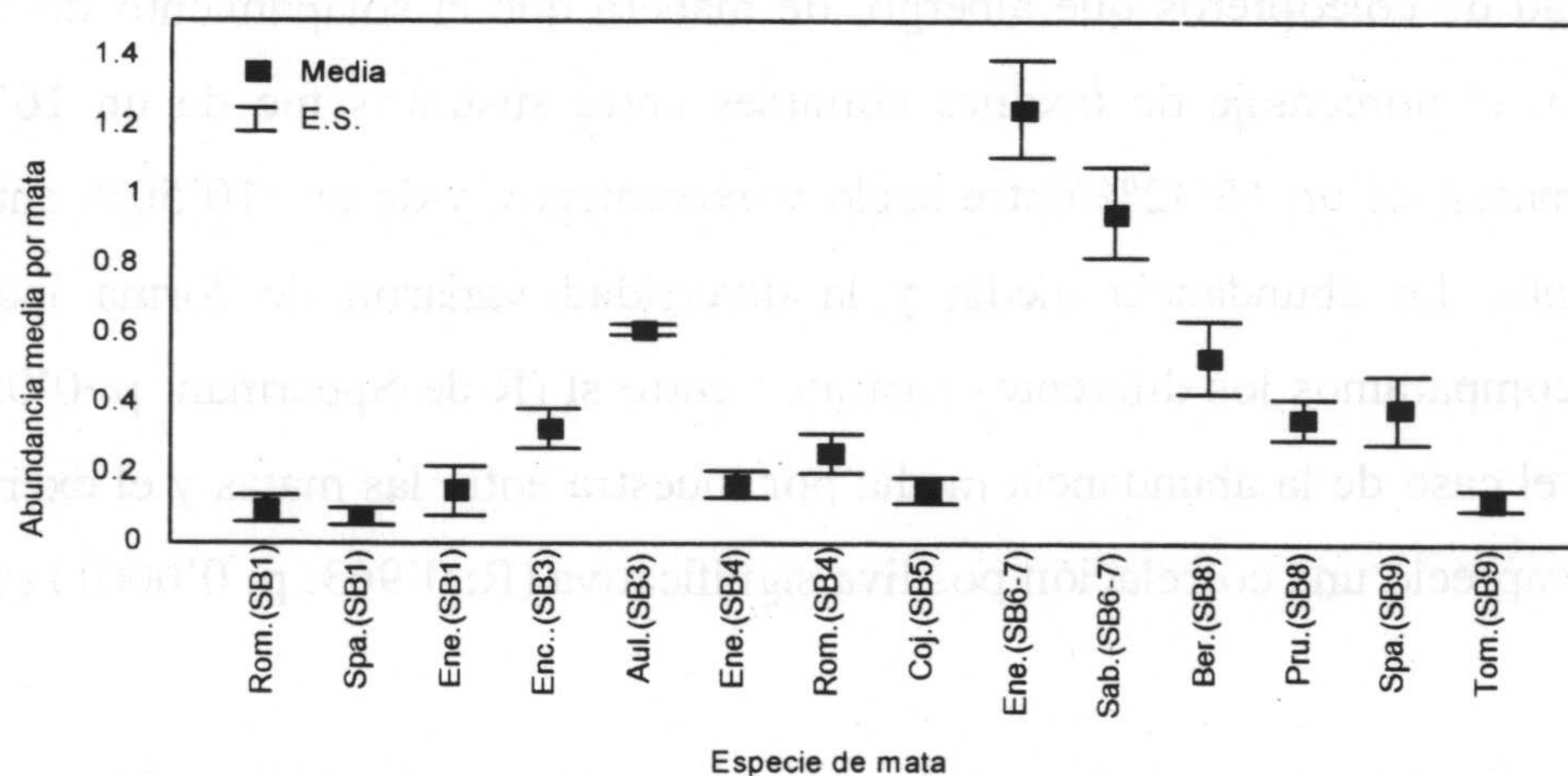
Cada uno de los tres sustratos muestreados se caracterizó bien en cuanto a la comunidad de coleópteros que albergó, de manera que el solapamiento de taxones fue muy bajo: el porcentaje de taxones comunes entre sustratos fue de un 16'42% entre suelo y matas, de un 16'42% entre suelo y excremento, y de un 10'50% entre matas y excremento. La abundancia media y la diversidad variaron de forma independiente cuando comparamos los diferentes sustratos entre sí (R de Spearman,  $p > 0'05$ , Tab.8.1) salvo en el caso de la abundancia media por muestra entre las matas y el excremento, en el que se apreció una correlación positiva significativa (R: 0'963; p: 0'0001) (Tab.8.1).

	R	t (N-2)	p
Ab.suelo-Ab.matas	0'550	1'616	0'157
Ab.suelo-Ab.excre.	0'569	1'830	0'109
Ab.matas-Ab.excre.	0'963	8'861	0'000
H'suelo-H'matas	0'347	0'907	0'399
H'suelo-H'excre.	0'216	0'587	0'575
H'matas-H'excre.	-0'035	-0'088	0'932

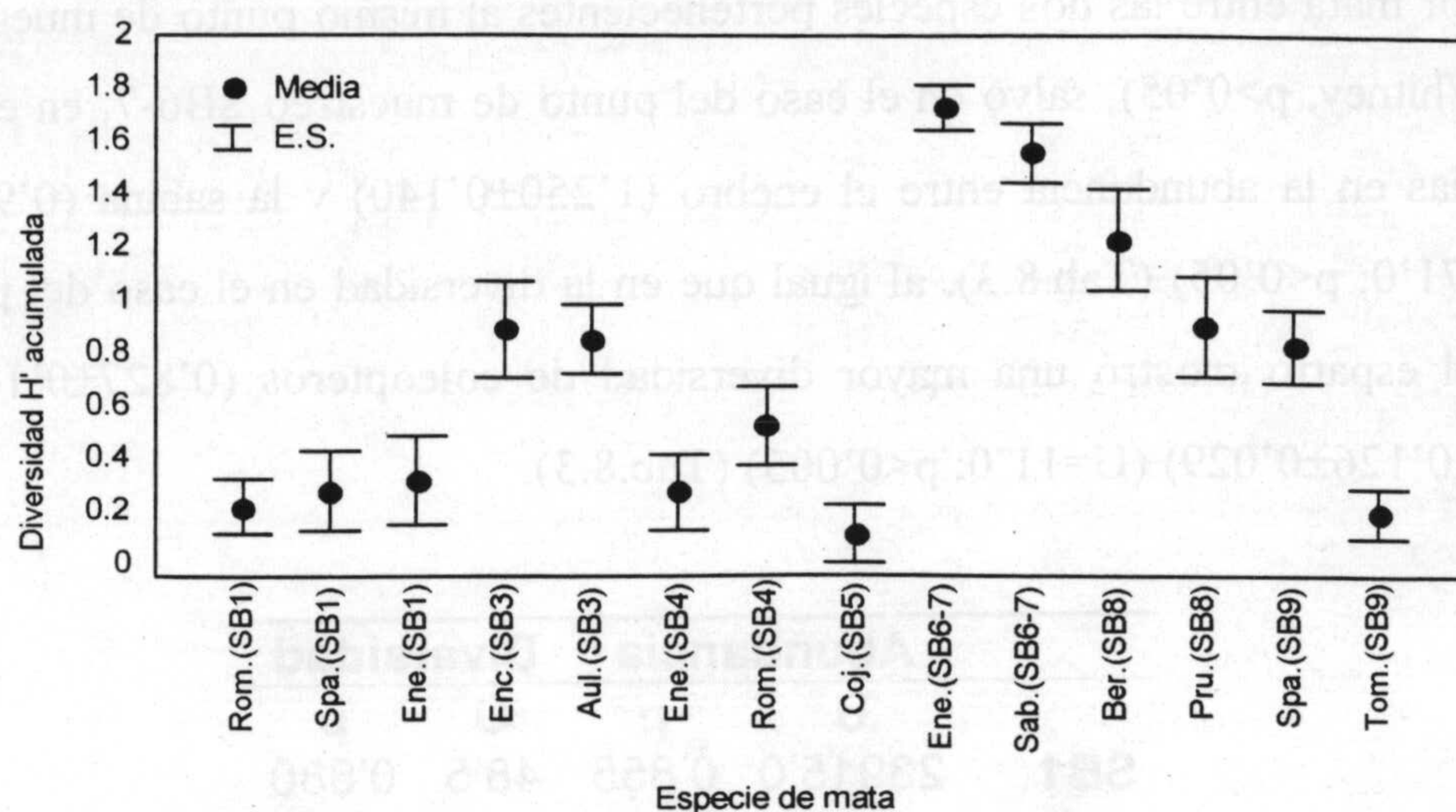
**Tabla 8.1.** Valores de la correlación de Spearman para las variaciones de la abundancia media por trampa en cada punto de muestreo (Ab.) y diversidad de Shannon (H') en cada punto de muestreo entre los distintos sustratos. La probabilidad p es significativa para  $<0'05$ .

### 8.3.2. DIFERENCIAS SEGÚN LA NATURALEZA DE LA PLANTA

En los dos parámetros medidos, abundancia media y diversidad acumulada media, ocurrieron diferencias significativas (prueba de Kruskal-Wallis,  $p < 0'001$ ) entre las distintas especies vegetales muestreadas, siendo el enebro (*Juniperus communis*) del punto de muestreo SB6-7 y la sabina (*Juniperus sabina*) del mismo punto de muestreo, aquellas plantas en las que la abundancia ( $1'250 \pm 0'140$  y  $0'952 \pm 0'131$ , respectivamente), y la diversidad acumulada media ( $1'728 \pm 0'085$  y  $1'556 \pm 0'111$ ) fueron mayores (Figs.8.1, 8.2; Tab.8.2), mientras que el esparto (*Stipa sp.*) de la estación SB1 presentó el mínimo valor de abundancia media ( $0'075 \pm 0'025$ ) (Fig.8.1; Tab.8.2) y el cojín (*Erinacea anthyllis*) de SB5 el mínimo en diversidad acumulada ( $0'109 \pm 0'109$ ) (Fig.8.2; Tab.8.2).



**Figura 8.1.** Abundancia media de coleópteros por mata  $\pm$  error estándar en cada una de las especies vegetales vareadas. (Rom: romero; Spa: esparto; Ene: enebro; Enc: encina; Aul: aulaga; Coj: cojín; Sab: sabina; Ber: *Berberis*; Pru: *Prunus*; Tom: tomillo).



**Figura 8.2.** Diversidad H' acumulada media de coleópteros por mata  $\pm$  error estándar en cada una de las especies vegetales vareadas. (Rom: romero; Spa: esparto; Ene: enebro; Enc: encina; Aul: aulaga; Coj: cojín; Sab: sabina; Ber: *Berberis*; Pru: *Prunus*; Tom: tomillo).

Especie	Abundancia	N	Diversidad H'	N
<i>R.officinalis</i> (SB1)	0'100 $\pm$ 0'038	200	0'217 $\pm$ 0'105	10
<i>Stipa spp.</i> (SB1)	0'075 $\pm$ 0'025	240	0'277 $\pm$ 0'153	10
<i>J.oxycedrus</i> (SB1)	0'150 $\pm$ 0'070	60	0'317 $\pm$ 0'169	10
<i>Q.rotundifolia</i> (SB3)	0'329 $\pm$ 0'057	240	0'889 $\pm$ 0'183	10
<i>U.parviflorus</i> (SB3)	0'613 $\pm$ 0'106	240	0'852 $\pm$ 0'132	10
<i>J.oxycedrus</i> (SB4)	0'170 $\pm$ 0'039	270	0'270 $\pm$ 0'144	10
<i>R.officinalis</i> (SB4)	0'259 $\pm$ 0'056	270	0'522 $\pm$ 0'149	10
<i>E.anthyllis</i> (SB5)	0'153 $\pm$ 0'036	260	0'109 $\pm$ 0'109	10
<i>J.communis</i> (SB6)	1'250 $\pm$ 0'140	239	1'728 $\pm$ 0'085	10
<i>J.sabina</i> (SB6)	0'952 $\pm$ 0'131	240	1'556 $\pm$ 0'111	10
<i>B.hispanica</i> (SB8)	0'537 $\pm$ 0'104	265	1'228 $\pm$ 0'192	10
<i>Prunus spp.</i> (SB8)	0'359 $\pm$ 0'059	267	0'899 $\pm$ 0'190	10
<i>Stipa spp.</i> (SB9)	0'387 $\pm$ 0'098	271	0'827 $\pm$ 0'140	10
<i>Thymus spp.</i> (SB9)	0'126 $\pm$ 0'029	270	0'189 $\pm$ 0'096	10

**Tabla 8.2.** Valores de abundancia media por mata  $\pm$  error estándar y diversidad H' acumulada media por mata  $\pm$  error estándar en las diferentes especies vegetales muestreadas.

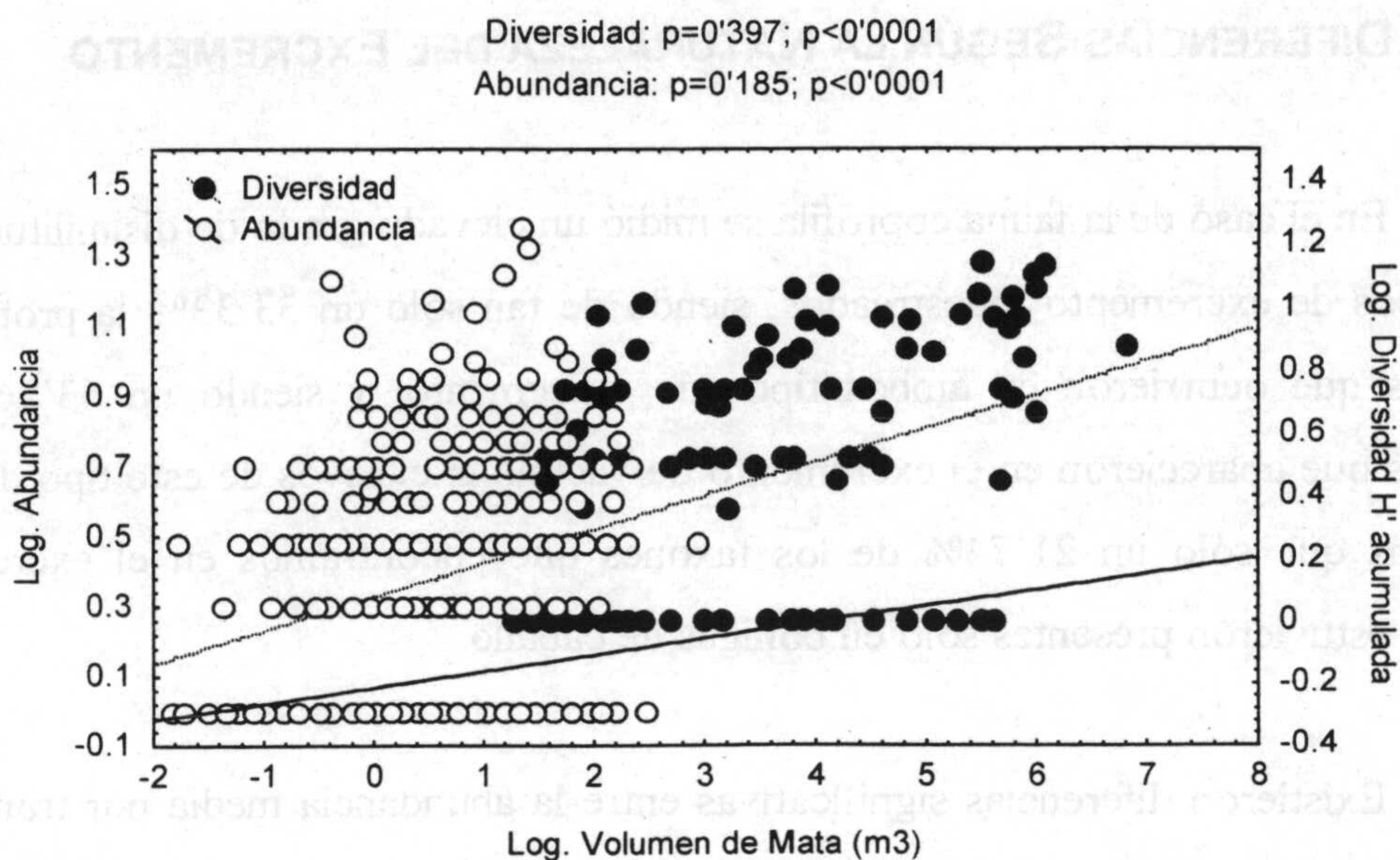
En cada uno de los puntos de muestreo en los que se varearon dos especies vegetales, el grado de reemplazamiento de taxones de coleópteros entre las especies vegetales fue elevado, oscilando la similitud entre un 15% entre las dos especies de matas en SB1 y un 39% entre las matas de SB6-7, obteniéndose ese mismo valor para las dos especies vegetales de SB8, lo que indica marcadas diferencias en las comunidades de coleópteros que soporta cada especie vegetal. Sin embargo, no se obtuvieron, en general, diferencias significativas entre la abundancia media por mata y la diversidad acumulada

media por mata entre las dos especies pertenecientes al mismo punto de muestreo (U de Mann-Whitney,  $p > 0.05$ ), salvo en el caso del punto de muestreo SB6-7, en el que hubo diferencias en la abundancia entre el enebro ( $1.250 \pm 0.140$ ) y la sabina ( $0.952 \pm 0.131$ ) ( $U=26071.0$ ;  $p < 0.05$ ) (Tab.8.3), al igual que en la diversidad en el caso del punto SB9, donde el esparto mostró una mayor diversidad de coleópteros ( $0.827 \pm 0.140$ ) que el tomillo ( $0.126 \pm 0.029$ ) ( $U=11.0$ ;  $p < 0.005$ ) (Tab.8.3).

	Abundancia		Diversidad	
	U	p	U	p
SB1	23915.0	0.855	48.5	0.880
SB3	27076.0	0.086	41.0	0.490
SB4	35705.0	0.433	36.0	0.245
SB6-7	26071.0	<u>0.044</u>	35.0	0.256
SB8	33572.0	0.126	32.5	0.184
SB9	34741.5	0.053	11.0	<u>0.002</u>

**Tab.8.3.** Resultados de la prueba de la U de Mann-Whitney utilizada para cuantificar las diferencias en abundancia media por mata y en diversidad acumulada media por mata entre las dos especies vegetales vareadas en cada punto de muestreo. En el caso de SB1, donde fueron vareadas tres especies, no hubo diferencias entre ellas (Abundancia Kruskal-Wallis  $p=0.393$ ; Diversidad  $p=0.986$ ), mostrándose en esta tabla el resultado de la comparación entre las especies con mayor número de muestras (*R. officinalis* y *Stipa* spp.). Las diferencias son significativas para  $p < 0.05$ .

Se encontró una correlación positiva entre la abundancia media de coleópteros por mata y el volumen de la planta ( $r: 0.185$ ;  $p < 0.0001$ ), así como entre la diversidad acumulada por mata y el volumen medio de la mata ( $r: 0.397$ ;  $p < 0.0001$ ) (datos transformados logarítmicamente) cuando consideramos el conjunto de todas las especies vegetales vareadas (Fig.8.3). Sin embargo, consideradas cada una de las especies vegetales vareadas de forma independiente de las demás, ni la abundancia ni la diversidad estuvieron correlacionadas con el volumen de la planta en la mayoría de los casos (Tab.8.4). Sólo la diversidad acumulada se correlacionó positivamente con el volumen de la planta en el caso de *Juniperus oxycedrus* de SB4 ( $r: 0.785$ ;  $p: 0.007$ ). Una correlación negativa significativa ocurrió entre el volumen de la mata y la abundancia media de coleópteros en el caso de *Juniperus oxycedrus* de SB1 ( $r: -0.288$ ;  $p: 0.026$ ), mientras que hubo correlaciones positivas estadísticamente significativas entre ambos parámetros en los casos de *Juniperus communis* de SB6-7 ( $r: 0.133$ ;  $p: 0.040$ ), y de *Berberis hispanica* de SB8 (Tab.8.4).



**Figura 8.3** Correlación entre el volumen medio de la mata (todas las especies vareadas) y la abundancia y diversidad  $H'$  medias por mata (datos transformados logarítmicamente). Las correlaciones son significativas para  $p<0'05$ .

Especie vegetal	Abundancia		Diversidad	
	r	p	r	p
<i>R.officinalis</i> (SB1)	0'048	0'498	-0'131	0'718
<i>Stipa spp.</i> (SB1)	0'001	0'990	-0'083	0'819
<i>J.oxycedrus</i> (SB1)	-0'288	<u>0'026</u>	-0'112	0'758
<i>Q.rotundifolia</i> (SB3)	0'055	0'393	0'257	0'473
<i>U.parviflorus</i> (SB3)	0'088	0'171	-0'339	0'337
<i>J.oxycedrus</i> (SB4)	0'054	0'376	0'785	<u>0'007</u>
<i>R.officinalis</i> (SB4)	0'096	0'115	0'186	0'606
<i>E.anthyllis</i> (SB5)	0'049	0'430	-0'103	0'776
<i>J.communis</i> (SB6)	0'133	<u>0'040</u>	0'329	0'353
<i>J.sabina</i> (SB6)	0'013	<u>0'836</u>	-0'194	0'591
<i>B.hispanica</i> (SB8)	0'131	<u>0'033</u>	-0'207	0'574
<i>Prunus spp.</i> (SB8)	0'089	0'147	-0'281	0'431
<i>Stipa spp.</i> (SB9)	0'113	0'061	0'054	0'882
<i>Thymus spp.</i> (SB9)	0'035	0'560	0'063	0'861

**Tabla 8.4.** Valores de la correlación entre abundancia por mata y volumen de mata, y de la correlación entre la diversidad acumulada por mata y volumen de mata. Datos transformados logarítmicamente. La correlación es significativa para  $p<0'05$  (subrayado).

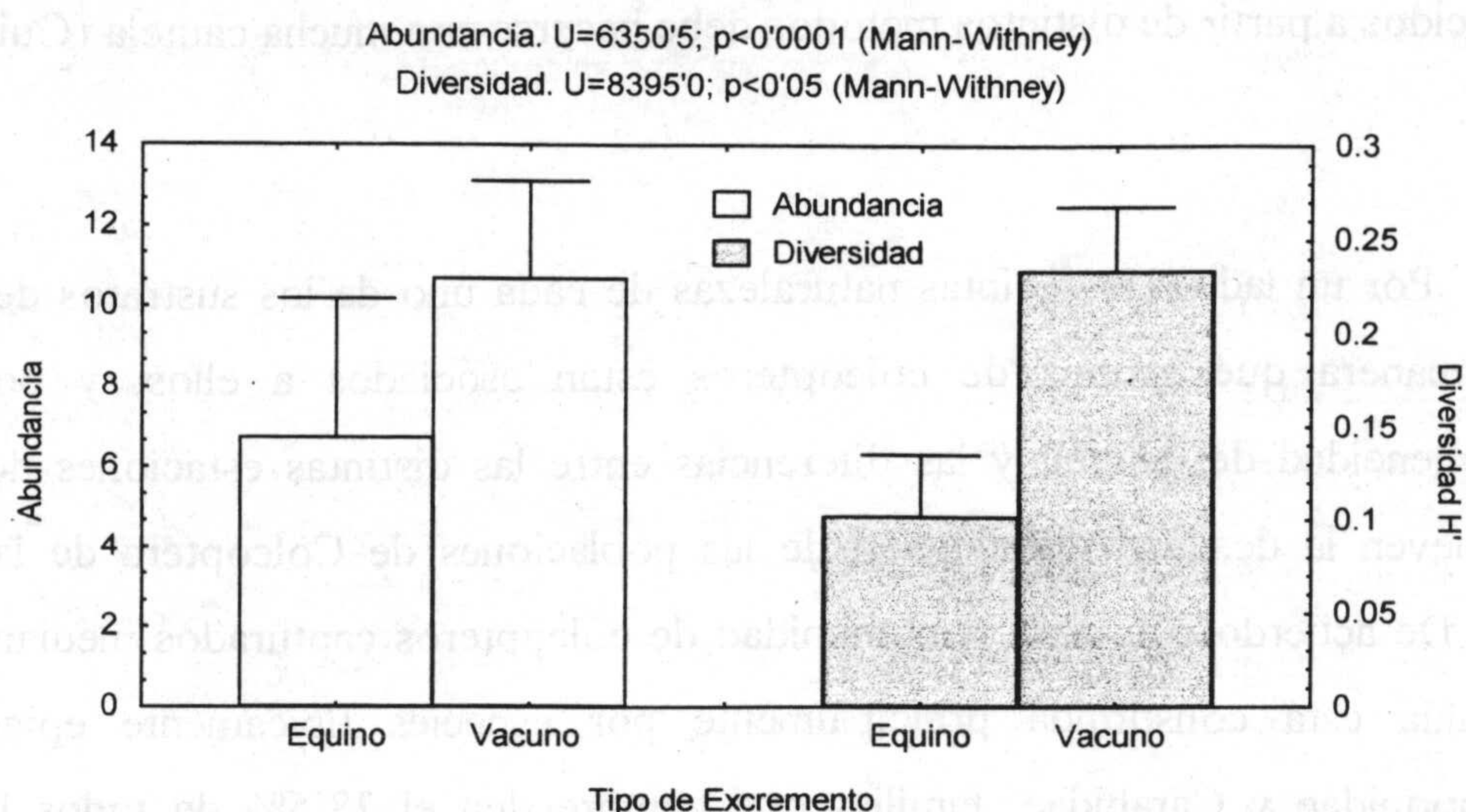
### 8.3.3. DIFERENCIAS SEGÚN LA NATURALEZA DEL EXCREMENTO

En el caso de la fauna coprófila se midió un elevado grado de disimilitud entre los dos tipos de excremento muestreados, siendo de tan solo un 33'33% la proporción de taxones que ocurrieron en ambos tipos de excremento, y siendo un 63'26% de los taxones que aparecieron en el excremento de vacuno exclusivos de este tipo de boñigas, mientras que sólo un 21'74% de los taxones que encontramos en el excremento de equino estuvieron presentes sólo en boñigas de caballo.

Existieron diferencias significativas entre la abundancia media por trampa en los dos tipos de excremento, siendo el de vacuno el que presentó mayor abundancia media ( $10'74 \pm 2'37$ ) frente al excremento de equino ( $6'71 \pm 3'50$ ) (prueba de la U de Mann-Whitney:  $U=6350'5$ ;  $p < 0'0001$ ). De igual modo la diversidad media por trampa fue mayor en el excremento de vacuno ( $0'23 \pm 0'03$ ) que en el de equino ( $0'10 \pm 0'03$ ) (Tab.8.5; Fig.8.4). Sin embargo, la tendencia no fue la misma en todas las familias de Coleoptera, y de este modo, mientras que Scarabaeidae, Staphylinidae e Histeridae fueron claramente más abundantes en las trampas cebadas con deposiciones de vacuno, otras como Aphodiidae, Silphidae o Hydrophilidae no mostraron selección clara por ninguno de los dos tipos de boñiga (Tab.8.5).

	Vacuno (N=199)	Equino (N=97)	U	p
<b>Scarabaeidae</b>	$2'08 \pm 0'43$	$0'55 \pm 0'33$	7611	$< 0'0001$
<b>Aphodiidae</b>	$1'06 \pm 0'26$	$0'13 \pm 0'05$	8809'5	n.s.
<b>Staphylinidae</b>	$6'43 \pm 1'82$	$5'21 \pm 3'14$	7832	$< 0'0005$
<b>Histeridae</b>	$1'04 \pm 0'19$	$0'24 \pm 0'15$	7287	$< 0'00001$
<b>Hydrophilidae</b>	$0'48 \pm 0'27$	$0'13 \pm 0'76$	9559	n.s.
<b>Silphidae</b>	$0'16 \pm 0'05$	$0'03 \pm 0'03$	9171'5	n.s.
<b>Abundancia total</b>	$10'74 \pm 2'37$	$6'71 \pm 3'50$	6350'5	$< 0'0001$
<b>Diversidad H'</b>	$0'23 \pm 0'03$	$0'10 \pm 0'03$	8395'0	$< 0'05$

**Tabla 8.5.** Valores de abundancia media por trampa  $\pm$  error estándar en los dos tipos de excremento (vacuno y equino) muestreados, para el total de coleópteros coprófilos y para algunas familias abundantes, y diversidad H' media por trampa. Se muestran los resultados de la prueba de la U de Mann-Whitney. Las diferencias son significativas para  $p < 0'05$ .



**Figura 8.4.** Abundancia y diversidad medias por trampa y error estándar de coleópteros coprófilos en diferentes tipos de excremento según su procedencia, y resultados de la prueba de la U de Mann-Whitney entre ambos tipos. Las diferencias son significativas para  $p<0.05$ .

## 8.4. DISCUSIÓN

### En cuanto a la composición de las comunidades en cada sustrato

El tipo de sustrato que se ha muestreado es uno de los más inmediatos factores que introduce variabilidad espacial en las poblaciones de coleópteros de la Sierra de Baza. El suelo, el matorral y el excremento fueron ocupados por taxones diferentes (para detalles véase el capítulo 5) especializados en la explotación de medios sumamente distintos, y sobre los cuales los efectos de distintos factores externos o internos a la comunidad afectan de diferente modo a las poblaciones. Esto se refleja en patrones de variabilidad espacial de la abundancia y la diversidad diferentes e independientes en cada sustrato. Cada uno de ellos, consiguientemente, alberga una comunidad de coleópteros bien caracterizada y diferenciada respecto a los otros, siendo en todos los casos la proporción de taxones comunes bastante baja, al mismo tiempo que el reemplazamiento de taxones es también en general elevado entre las distintas estaciones de muestreo considerando la fauna del matorral y la coprófila independientemente. Las diferencias encontradas están en relación, obviamente, con la distinta naturaleza de cada sustrato, pero probablemente sean también el reflejo de los diferentes métodos de muestreo utilizados en cada uno; por lo tanto cualquier comparación entre los resultados

producidos a partir de distintos métodos debe hacerse con mucha cautela (Guilbert *et al.*, 1995).

Por un lado, las distintas naturalezas de cada uno de los sustratos determina en gran manera qué grupos de coleópteros están asociados a ellos, y por otro, la heterogeneidad del hábitat y las diferencias entre las distintas estaciones de muestreo promueven la desigual distribución de las poblaciones de Coleoptera de la Sierra de Baza. De acuerdo con esto, la comunidad de coleópteros capturados mediante trampas de caída está constituida principalmente por especies típicamente epigeas, como Tenebrionidae y Carabidae, familias que comprenden el 28'5% de todos los taxones capturados, así como el 27'6% de la abundancia, mientras que en el matorral, las familias típicamente asociadas a la vegetación, como Curculionidae, Meliridae, Coccinellidae y Chrysomelidae, abarcan el 48'0% de los taxones y el 60'4% de la abundancia total, estando los taxones epigeos mucho peor representados. Del mismo modo, los taxones típicamente coprófilos, como Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphylinidae, Histeridae o Hydrophilidae (Sphaeridiinae) constituyen el 63'6% de los capturados en el excremento, llegando al 92'6% de la abundancia.

### **En cuanto a la naturaleza de la planta**

La comunidad de coleópteros asociados al matorral en la Sierra de Baza parece estar muy determinada por la especie vegetal que consideremos en cada caso, siendo las diferencias tanto en composición faunística como en abundancia y diversidad en general elevadas. La elevada especialización que presentan habitualmente las especies de coleópteros fitófagos hacia la explotación de ciertas especies vegetales (Jolivet, 1992) está sin duda relacionada con este hecho. Diferencias en el grado de toxicidad de las plantas frente a sus depredadores o en la calidad de los tejidos vegetales (Futuyma, 1983; Schowalter, 1996) seguramente sean de las más importantes al determinar la comunidad entomológica que existe sobre una especie vegetal concreta, pero incluso las diferencias individuales entre pies de planta de la misma especie pueden afectarla, ya sean diferencias estructurales (Freese, 1995; Lukianchuk & Smith, 1997; Clark & Messina, 1998), como genéticas (Fritz, 1995) o de salud de la planta (Hatcher *et al.*, 1994). Otros factores como la presencia o ausencia en determinadas plantas de potenciales presas o



depredadores (Reynolds & Crossley, 1997), la posible interferencia en ciertas plantas de competidores o incluso la posibilidad o no de utilizar determinada planta como simple refugio (Cabral Eterovick & Côrtes, 1997), promoverían un uso desigual de cada especie o individuo vegetal por parte de los insectos, y consecuentemente una diferenciación en las comunidades. La diversidad vegetal, por tanto, es susceptible de generar una mayor heterogeneidad en el ambiente, actuando ésta como un soporte para una mayor diversidad de organismos animales asociados a las plantas, sugiriéndose en alguna ocasión que es posible prever la diversidad entomológica a partir de la diversidad vegetal, al menos en zonas templadas (Panzer & Schwartz, 1998). De este modo, las diferencias existentes entre plantas pertenecientes a distintas especies influirían notablemente en la presencia o ausencia de ciertas especies de insectos herbívoros, lo que consecuentemente originaría diferencias en la distribución de las poblaciones de depredadores. A partir de nuestros datos resulta evidente que la variedad de vida vegetal actúa positivamente sobre la mayor diversidad total de la comunidad de coleópteros asociados al matorral. A efectos de conservación se desprende que la preservación de comunidades vegetales ricas y diversas localmente debe ser una medida prioritaria en los planes de conservación de la biodiversidad en nuestra zona de estudio, y probablemente en otras próximas.

Como vimos en los resultados, estas diferencias operan en la Sierra de Baza sobre las especies vegetales consideradas a escala regional (esto es, toda la sierra muestreada), sin embargo no se encontraron diferencias en cuanto a la diversidad ni a la abundancia de coleópteros entre especies vegetales localizadas en la misma estación de muestreo. Pero entre esas especies vegetales, sin embargo, el reemplazamiento faunístico de coleópteros fue en todos los casos muy elevado. Posiblemente en esta escala espacial, las diferencias existentes entre especies vegetales (al menos entre las muestreadas) sean importantes y marcadas únicamente como determinantes de qué especies de insectos pueden existir en ellas y cuáles no, según las razones expuestas anteriormente. Sin embargo, las diferencias que se deben principalmente al sitio concreto de muestreo, esto es, las que están debidas a factores que actúan a mayor escala (insolación, altitud, hábitat, productividad...), parecen determinar en cada localidad una estructuración semejante de las comunidades de coleópteros sobre distintas plantas, a pesar de que las especies implicadas sean otras. Es éste un aspecto interesantísimo desde la perspectiva

conservacionista, por las implicaciones que conlleva sobre la coexistencia de macroambientes diversos, y será tratado con más detalle en el capítulo 10 de la memoria.

### **En cuanto a la naturaleza del excremento**

Los dos tipos de excremento utilizados en nuestro trabajo para estudiar las comunidades coprófilas, albergan a comunidades de coleópteros netamente diferentes, viniendo este hecho propiciado por la elevada disimilitud y la presencia de una buena parte de las especies en sólo uno u otro tipo de boñigas. La especialización de los coleópteros coprófilos en el consumo de determinado tipo de excremento, según su origen, está sin duda en el origen de este hecho. El excremento de herbívoro, como los demás hábitats efímeros, se caracteriza por constituir sistemas de distribución parcheada en el espacio y en el tiempo, y en muchos casos por tener una aparición altamente imprevisible (Mohr, 1943; Koskela & Hanski, 1977; Otronen & Hanski, 1983; Hanski, 1987). Estos factores condicionan la existencia en el excremento de una comunidad biológica muy característica, además de unos modelos de sucesión ecológica típicos, en los que las fuentes de energía disponibles en las fases iniciales son abundantes y decrecen con el tiempo, de modo que tanto la biomasa como la diversidad biológica son mayores en los primeros momentos de la sucesión (Finné & Desiére, 1971; Koskela & Hanski, 1977; Hanski, 1987). La explotación de este recurso por parte de la entomofauna está muy condicionada, además de por otros muchos factores, por la naturaleza del excremento, habida cuenta de las distintas preferencias de las especies de insectos por uno u otro tipo (Rainio, 1966; Anduaga & Halffter 1991; Ávila & Pascual, 1981, 1986; Sánchez-Piñero & Ávila 1991a). Es frecuente, por lo tanto, que distintos tipos de excremento procedentes de diversas especies de mamífero presenten comunidades entomológicas netamente diferenciadas. En la Sierra de Baza el excremento de vacuno se ha mostrado como el que mayores abundancia y diversidad de Coleoptera alberga. Tales diferencias están probablemente debidas a las distintas características físicas de ambos tipos de excrementos: las boñigas de vacuno presentan una dinámica de deshidratación más favorable para la fauna que la que se lleva a cabo en las deposiciones de origen equino. En los primeros, la progresiva desecación de la materia fecal ocasiona la formación de una capa superficial en forma de costra (Landin, 1961; Lumaret, 1975), que frena considerablemente la velocidad de las pérdidas de agua y mantiene unas

condiciones más estables en el interior. Como consecuencia el microclima en el interior de la boñiga es más constante, al mismo tiempo que las condiciones que hacen aprovechable el excremento, bien sea para su consumo directo, o bien para la nidificación, persisten durante más tiempo. Secundariamente, estas condiciones permiten una mayor proporción de coleópteros depredadores alimentándose de los coprófagos y, en definitiva, una comunidad más abundante y diversificada. Estos fenómenos ocurren en mucha menor medida en los excrementos de equino, en los que la dinámica de desecación, ausente la costra superficial, es más rápida, con lo que la explotación de tal recurso, sobre todo en ambientes que, como en la Sierra de Baza, están caracterizados por una elevada sequedad general, está más restringida a determinadas especies. En nuestro caso, sin embargo, sólo dos especies de coprófagos han estado presentes únicamente en el excremento de equino, *Aphodius tersus* y *A.sphacelatus*. De la primera de ellas, ya se había puesto de manifiesto la preferencia por el excremento de equino frente al de vacuno (Ávila & Sánchez-Piñero, 1990), en el que quizás se desarrolle mejor que otras especies dado su carácter termófilo y escasas necesidades de humedad (Lumaret, 1978). Sin embargo, *A.sphacelatus* es una especie con mayores requerimientos de humedad edáfica y que es más abundante en otras zonas del sur ibérico más húmedas (Ávila, 1984; Ávila & Sánchez-Piñero, 1990), y que no presenta en general preferencias por el excremento de equino (Ávila & Sánchez-Piñero, 1990). Su presencia en este tipo de boñigas en la Sierra de Baza puede considerarse accidental, habida cuenta de que fue una especie muy escasa en el área. Sin embargo destaca el hecho de que otros taxones que en este estudio han sido exclusivos del excremento de equino sean especies no coprófagas, sino depredadoras (*Orthomus barbarus*, larvas de Carabidae) o detritívoras (Anthicidae sp1, Anthicidae sp2), no estando presentes, por tanto, las limitaciones que señalábamos antes para una fauna que dependiera directamente del recurso excremento. En cualquier caso, a pesar de que las deposiciones de equino sostienen a una comunidad de coleópteros menos abundante y diversa, es importante resaltar el hecho de que al menos ciertos taxones lo utilizan más eficientemente que el de vacuno (además de los comentados, existe cierta tendencia a ser más abundantes en el excremento de equino para *Aphodius elevatus*, *Euonthophagus gibbosus* y *Cercyon haemorrhoidalis*), por lo que su papel en cuanto a favorecer un cierto grado de diversidad local es también relativamente importante.

### Consideraciones finales

Como conclusiones principales de los resultados de este capítulo, podemos destacar que las distintas especies vegetales muestreadas en la Sierra de Baza soportan a especies de coleópteros distintas (elevado grado de disimilitud faunística), siendo además importantes las diferencias en abundancia y diversidad entre especies vegetales situadas en diferentes estaciones de muestreo, pero no así entre las especies vegetales de la misma localidad: la naturaleza de la planta, determina la composición faunística de escarabajos, y la estación de muestreo condiciona los patrones de abundancia y diversidad de escarabajos. Por otra parte, la comunidad de coleópteros coprófilos es diferente en cada uno de los tipos de excremento, existiendo una elevada disimilitud entre ambos, y siendo el de vacuno el que sostiene a una comunidad más abundante y diversa. Sin embargo, la existencia de especies exclusivas del excremento de equino, y la tendencia a la mayor abundancia de otras especies en él, otorgan a este segundo tipo de excremento un cierto papel como fuente de diversidad.



**CAPÍTULO 9**  
**ALTITUD**

CONTINUED  
ON REVERSE

## 9.1. INTRODUCCIÓN

Una de las características del hábitat de la que se espera que pueda introducir más variabilidad en un sistema montañoso es la altitud, por cuanto que puede ser responsable directa de cambios en las condiciones climáticas o en la vegetación. Relacionado con esto, los cambios abióticos que se producen a lo largo del gradiente altitudinal pueden ser suficientes para modificar la composición faunística entre localidades situadas a distinta altitud. La mayoría de los estudios que tratan este asunto demuestran una relación inversa entre la riqueza de especies y la altitud (McArthur, 1972; Begon *et al.*, 1986; McCoy, 1990; Stevens, 1992; Rahbek, 1995), sin embargo las causas reales que determinan la distribución altitudinal de los organismos permanecen aún oscuras, sugiriéndose en algún caso que quizás esto pueda ser debido a la dificultad de extraer conclusiones generales y válidas a partir de estudios que son enormemente variados cualitativamente, tanto en lo que respecta a las especies cuya distribución altitudinal se estudia (muchos estudios no son comparables entre sí por los distintos comportamientos ecológicos de las especies implicadas), como a los tipos de hábitat que se consideran (es casi imposible encontrar un gradiente altitudinal amplio en el que el tipo de hábitat se mantenga constante), y al área geográfica implicada (la extensión de la zona estudiada puede influir en los cambios de diversidad) (Rahbek, 1995).

No obstante, algo que se acepta de forma general es que el carácter más restrictivo de las zonas elevadas debido a la reducción del hábitat, a la menor diversidad de recursos, a la menor producción primaria y a las condiciones ambientales menos favorables, es un argumento a tener en cuenta cuando se trata de explicar el descenso general de la diversidad y riqueza de especies con la altitud (Lawton *et al.*, 1987). En un intento de generalizar, Stevens (1992) concretó la tradicional idea de que el gradiente altitudinal reproduce el gradiente latitudinal, de forma que, al igual que el rango latitudinal que ocupan las especies se más estrecho al disminuir la latitud, el rango altitudinal sobre el que se desarrollan las poblaciones desciende de igual modo con la altitud. La causa de que exista un mayor rango latitudinal para las especies de latitudes altas, según este autor, se podría explicar por la necesidad de los individuos, sobre todo de los no migradores, de soportar las grandes variaciones que ocurren estacionalmente conforme aumenta la distancia al ecuador, por tanto cada uno de esos individuos presentaría un grado de tolerancia bastante amplio, que se reflejaría en el mayor

rango latitudinal de las poblaciones y de las especies en conjunto. Puesto que las condiciones se hacen mucho más constantes hacia los trópicos, es esos ambientes estaría permitida la existencia de individuos con menores rangos de tolerancia frente a las variables ambientales, lo que permitiría una mayor especialización y por tanto una mayor diversidad. De manera equivalente, las zonas de elevada altitud muestran un mayor grado de variación en sus condiciones abióticas, lo que favorece a los individuos con más amplia tolerancia y, por tanto, mayor rango altitudinal, mientras que en las zonas bajas, menos cambiantes, se permite la especialización, apareciendo especies más localizadas que se distribuyen en áreas proporcionalmente más reducidas que en las partes altas, incrementándose así la riqueza y diversidad locales. Este efecto podría ser más marcado sobre todo en zonas tropicales, donde las condiciones ambientales en cada intervalo de altitud son más constantes que en las zonas templadas (Olson, 1994). En un gradiente altitudinal de este tipo el contexto geográfico, además del meramente topográfico, desempeñaría un importante papel puesto que cada uno de los distintos intervalos de altitud podrían actuar a modo de islas, de manera que las poblaciones podrían verse sometidas a dinámicas de extinción y recolonización. Stevens (1992) propone que la mayor parte de las especies situadas en la parte baja del gradiente formarían, de hecho, poblaciones marginales, en los límites de sus rangos de tolerancia, pobremente adaptadas a las condiciones locales, pero la diversidad podría mantenerse alta por el constante flujo de individuos desde las zonas más favorables, muy cercanas.

Estas explicaciones para los cambios de diversidad a lo largo del gradiente de altitud (y latitud) han sido criticadas (Colwell & Hurtt, 1994) mediante la elaboración de modelos estocásticos que parecen demostrar que puede haber importantes sesgos producidos por el muestreo, de modo que el rango altitudinal de las especies puede estar subestimado en muchos casos, lo que invalidaría las conclusiones generales.

Más recientemente se ha llegado a asumir la imposibilidad de explicar mediante un modelo único la relación entre altitud y diversidad, habida cuenta de la existencia de varios patrones de variación, incluso dentro de los mismos taxones y en áreas geográficas próximas (Rahbek, 1995), lo que sugiere que son necesarios numerosos estudios en distintos grupos biológicos y considerando distintos factores.



En un estudio como el nuestro, en el que la conservación es el tema principal, conocer cómo varía o no la diversidad de Coleoptera con la altitud es un asunto de capital importancia, por cuanto que, como se dijo más arriba, este es uno de los principales agentes de heterogeneidad en los sistemas montañosos, quizás con una importancia enorme en regiones tan heterogéneas como las mediterráneas. Por lo tanto, los objetivos de este capítulo son:

- 1) Cuantificar el grado de variación de abundancia y diversidad de coleópteros en la Sierra de Baza de acuerdo con la altitud.
- 2) Cuantificar el grado de reemplazamiento en las comunidades de coleópteros a distintos intervalos altitudinales.

## 9.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha medido abundancia y diversidad  $H'$  de coleópteros en la Sierra de Baza a lo largo del gradiente altitudinal. Para los cálculos se ha considerado al total de coleópteros en las trampas de caída, en el matorral y en el excremento, así como a diferentes familias en cada uno de ellos.

Para evitar el posible efecto que otros condicionantes, como la orientación de la vertiente, pudieran tener sobre los resultados, se han considerado únicamente para el estudio de las variaciones altitudinales en abundancia y diversidad a las estaciones de muestreo situadas en la cara norte (SB1 a SB5) y las dos de la cima (SB6 y SB7), de tal manera que todo lo que se expone a continuación se desarrolla sobre los datos de 7 estaciones de muestreo situadas en un gradiente de más de 1000 metros, desde los 1120 a los 2200 msnm. En el caso de la fauna del matorral, y para reducir más aún los posibles efectos de otros factores diferentes a la altitud, se ha comparado la abundancia y la diversidad en los dos casos en los que una misma especie vegetal ha sido vareada en diferentes altitudes (*Juniperus oxycedrus* y *Rosmarinus officinalis* a 1120 y 1520 metros).

El efecto de la altitud sobre la abundancia de los Coleoptera en cada sustrato se ha cuantificado mediante la correlación no paramétrica de Spearman, considerando la abundancia media por muestra (una trampa o una mata) a cada altitud, en tanto que la diversidad en cada estación de muestreo del gradiente se ha cuantificado como la diversidad  $H'$  acumulada media por cada trampa de muestreo de cada estación durante todo el período de muestreo para la fauna epigea y del matorral. En el caso de la fauna coprófila la diversidad acumulada por cada trampa coincidiría prácticamente con la diversidad en cada punto de muestreo debido al número de trampas utilizadas, valores que ya fueron expuestos en el capítulo anterior; para obtener un número suficiente de datos que nos permita hacer comparaciones, se ha considerado la diversidad  $H'$  media por muestra (una trampa) en el caso de la fauna coprófila.

El reemplazamiento faunístico entre localidades situadas en puntos adyacentes del gradiente altitudinal se ha medido mediante el índice de similitud faunística de Czekanowsky. Asimismo se han cuantificado las diferencias en la frecuencia de abundancias de las diferentes familias de coleópteros a distintas altitudes mediante una prueba de  $\chi^2$ .

## 9.3.RESULTADOS

### 9.3.1. VARIACIÓN ALTITUDINAL DE LA ABUNDANCIA

La abundancia media de coleópteros epigeos por trampa en cada punto no se correlacionó con la altitud ( $R= 0'071$ ;  $p= 0'879$ ; correlación de Spearman). La abundancia media de coleópteros epigeos considerados en conjunto fue elevada en las partes más bajas del gradiente (SB1 a 1120 m:  $1'13\pm 0'24$  E.S.), disminuyendo progresivamente con la altitud hasta alcanzar un mínimo en la estación SB5 (1750 m:  $0'31\pm 0'09$ ) y un máximo en la siguiente estación (SB6 a 2150 m:  $1'15\pm 0'13$ ) (Tab.9.1; Fig.9.1). En el caso de los Tenebrionidae, capturados en trampas de caída, la abundancia media fue mayor en las partes más bajas (SB2 a 1200 m:  $0'33\pm 0'05$ ) y más altas del gradiente altitudinal (SB6 a 2150 m:  $0'26\pm 0'05$ ), mientras que a altitudes intermedias la abundancia media por trampa fue mínima ( $0'006\pm 0'004$  en SB3 a 1400 m). En Carabidae la abundancia media por trampa fue mayor de igual manera en los puntos más elevados del gradiente, localizándose el máximo en la

estación SB6 ( $0'18 \pm 0'03$ ), mientras que el resto de las estaciones de muestreo situados a menor altitud presentaron abundancias menores, para situarse en un mínimo en la estación SB4 (a 1520 m,  $0'002 \pm 0'002$ ). Por su parte los Buprestidae fueron más abundantes en la parte inferior del gradiente, localizándose la mayor abundancia media en la estación de menor altitud (SB1:  $0'41 \pm 0'09$ ) y la mínima en la estación SB6, próxima a la máxima altitud ( $0'003 \pm 0'003$ ).

ALTITUD (m)	1120	1200	1400	1520	1750	2150	2200
<b>Coleoptera epigeos</b>	$1'13 \pm 0'24$	$0'09 \pm 0'01$	$0'54 \pm 0'07$	$0'67 \pm 0'13$	$0'31 \pm 0'09$	$1'15 \pm 0'13$	$0'98 \pm 0'09$
<b>Tenebrionidae</b>	$0'09 \pm 0'01$	$0'33 \pm 0'05$	$0'01 \pm 0'00$	$0'01 \pm 0'00$	$0'02 \pm 0'01$	$0'26 \pm 0'09$	$0'15 \pm 0'03$
<b>Carabidae</b>	$0'02 \pm 0'00$	$0'02 \pm 0'00$	$0'04 \pm 0'01$	$0'002 \pm 0'00$	$0'02 \pm 0'00$	$0'18 \pm 0'03$	$0'08 \pm 0'02$
<b>Buprestidae</b>	$0'41 \pm 0'09$	$0'06 \pm 0'02$	$0'09 \pm 0'02$	$0'20 \pm 0'05$	$0'13 \pm 0'08$	$0'003 \pm 0'003$	$0'01 \pm 0'006$
<b>Coleoptera mator.</b>	$0'09 \pm 0'02$	—	$0'47 \pm 0'06$	$0'21 \pm 0'03$	$0'17 \pm 0'03$	—	$1'09 \pm 0'09$
<b>Chrysomelid.</b>	$0'01 \pm 0'00$	—	$0'004 \pm 0'00$	$0'01 \pm 0'00$	0'00	—	$0'08 \pm 0'01$
<b>Curculionidae</b>	0'00	—	$0'11 \pm 0'02$	$0'08 \pm 0'01$	$0'07 \pm 0'01$	—	$0'07 \pm 0'01$
<b>Meliridae</b>	$0'01 \pm 0'00$	—	$0'06 \pm 0'01$	$0'002 \pm 0'00$	0'00	—	$0'13 \pm 0'01$
<b>Nitidulidae</b>	0'00	—	0'00	$0'01 \pm 0'00$	0'00	—	$0'04 \pm 0'01$
<b>Coleoptera excr.</b>	$1'48 \pm 0'40$	$3'64 \pm 2'06$	$1'48 \pm 0'50$	$1'86 \pm 0'68$	$2'89 \pm 1'08$	$24'68 \pm 10'52$	$23'57 \pm 10'78$
<b>Staphylinidae</b>	$0'17 \pm 0'06$	$0'68 \pm 0'38$	$0'83 \pm 0'33$	$0'66 \pm 0'26$	$1'31 \pm 0'63$	$16'31 \pm 7'95$	$16'03 \pm 8'47$
<b>Histeridae</b>	$0'43 \pm 0'14$	$0'23 \pm 0'16$	$0'17 \pm 0'07$	$0'57 \pm 0'31$	$0'41 \pm 0'63$	$1'08 \pm 0'44$	$1'00 \pm 0'57$
<b>Scarabaeidae</b>	$0'51 \pm 0'24$	$1'23 \pm 0'63$	$0'37 \pm 0'17$	$0'17 \pm 0'11$	$0'52 \pm 0'23$	$2'51 \pm 1'57$	$1'66 \pm 0'62$
<b>Aphodiidae</b>	$0'26 \pm 0'14$	$0'09 \pm 0'06$	$0'03 \pm 0'02$	$0'03 \pm 0'02$	$0'03 \pm 0'03$	$0'86 \pm 0'26$	$1'74 \pm 0'78$

Tabla 9.1. Abundancia media por muestra (trampa o mata) de distintos grupos de coleópteros a lo largo del gradiente altitudinal.

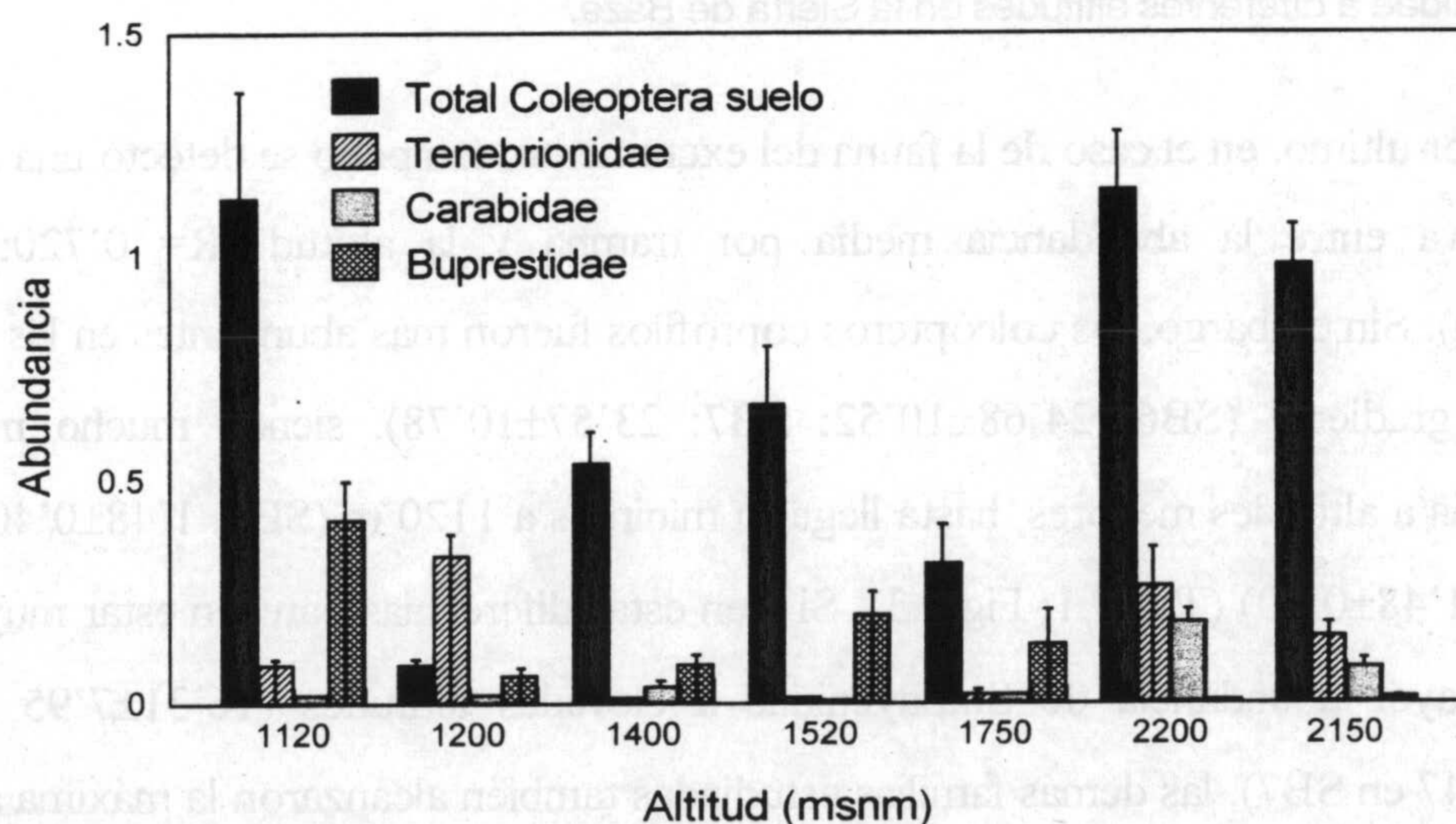
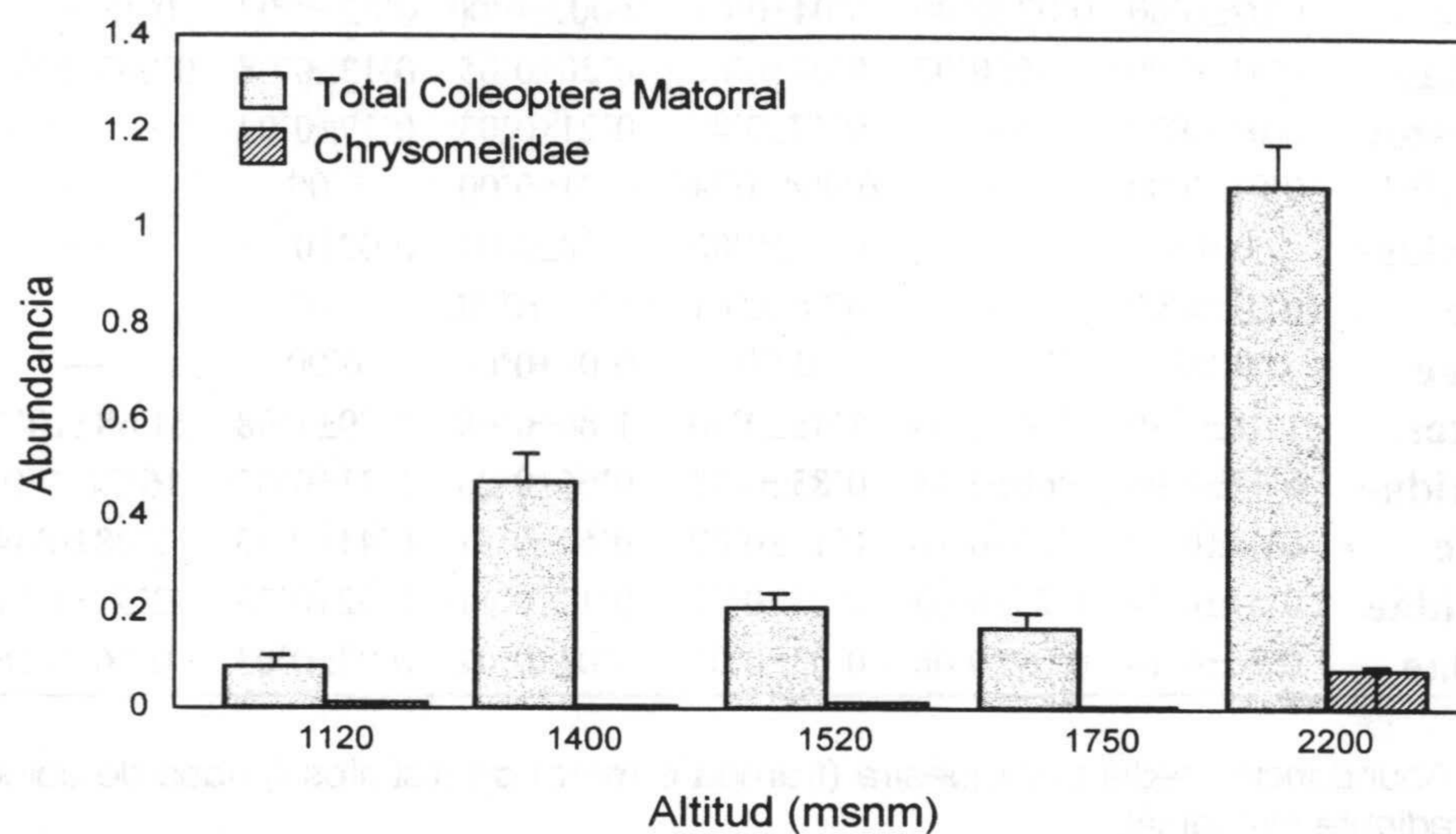


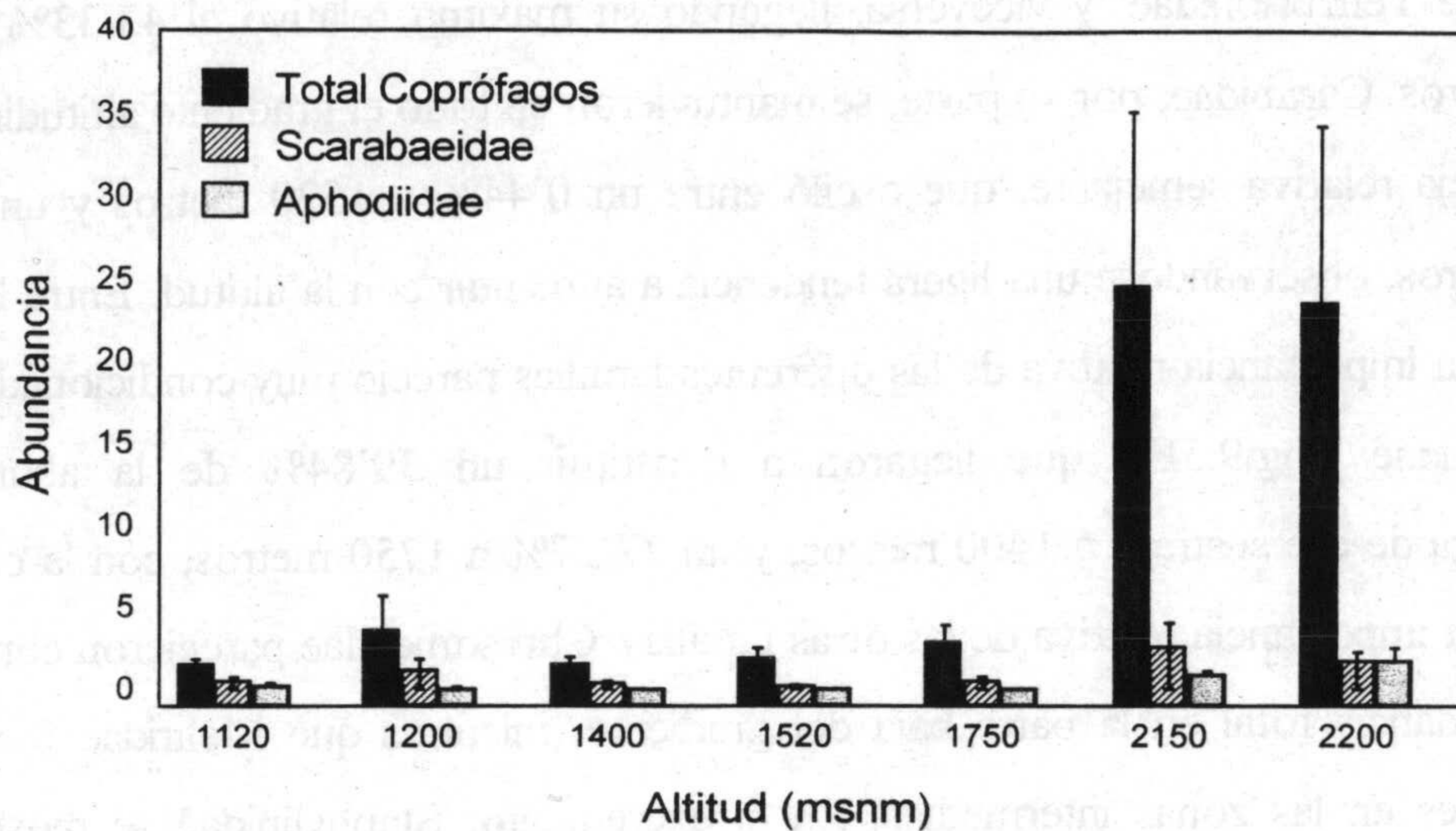
Figura 9.1. Abundancia media  $\pm$  error estándar de coleópteros epigeos (total) y de Tenebrionidae, Carabidae y Buprestidae a diferentes altitudes en la Sierra de Baza.

En la comunidad de coleópteros del matorral no existió correlación entre la abundancia media por mata en cada punto y la altitud ( $R= 0.753$ ;  $p= 0.083$ ; Spearman). La abundancia media por mata fue máxima en la mayor altitud (SB6-7:  $1.09 \pm 0.09$ ) y mínima en la parte más baja del gradiente (SB1:  $0.09 \pm 0.02$ ) (Tab.9.1; Fig.9.2.). Una tendencia similar se observó en la mayoría de las familias estudiadas en este sustrato, de manera que en la estación SB6-7 se alcanzó la máxima abundancia media en los casos de Meliridae ( $0.13 \pm 0.02$ ), Chrysomelidae ( $0.08 \pm 0.01$ ) y Nitidulidae ( $0.04 \pm 0.01$ ), mientras que los Curculionidae, sin embargo, fueron más abundantes por término medio a altitudes intermedias (SB3, a 1400 m:  $0.11 \pm 0.02$  y SB4 a 1520 m:  $0.08 \pm 0.01$ ).



**Figura 9.2.** Abundancia media  $\pm$  error estándar de coleópteros asociados al matorral (total) y de Chrysomelidae a diferentes altitudes en la Sierra de Baza.

Por último, en el caso de la fauna del excremento, tampoco se detectó una correlación significativa entre la abundancia media por trampa y la altitud ( $R= 0.720$ ;  $p= 0.07$ ; Spearman). Sin embargo, los coleópteros coprófilos fueron más abundantes en las partes más altas del gradiente (SB6:  $24.68 \pm 10.52$ ; SB7:  $23.57 \pm 10.78$ ), siendo mucho más baja la abundancia a altitudes menores, hasta llegar a mínimos a 1120 m (SB1:  $1.48 \pm 0.40$ ) y a 1400 m (SB3:  $1.48 \pm 0.50$ ) (Tab.9.1; Fig.9.3). Si bien estas diferencias parecen estar muy marcadas por la mayor abundancia de Staphylinidae a elevadas altitudes ( $16.31 \pm 7.95$  en SB6 y  $16.03 \pm 8.47$  en SB7), las demás familias estudiadas también alcanzaron la máxima abundancia media en esos puntos, variando entre  $1.08 \pm 0.44$  en Histeridae en SB6,  $2.51 \pm 1.57$  en Scarabaeidae en SB6 y  $1.74 \pm 0.78$  en Aphodiidae en SB7, presentando todos ellos los mínimos en abundancia media en altitudes inferiores.



**Figura 9.3.** Abundancia media  $\pm$  error estándar de coleópteros coprófagos (total) y de Scarabaeidae y Aphodiidae a diferentes altitudes en la Sierra de Baza.

### 9.3.2. REEMPLAZAMIENTO

La cuantificación del reemplazamiento de taxones con la altitud demuestra que este fue muy elevado, mayor del 50% entre la mayoría de las estaciones de muestreo, y siendo este grado de reemplazamiento menor entre las localidades adyacentes situadas a mayor altitud, llegando, e incluso sobrepasando, al 90% entre los extremos del gradiente altitudinal. En los tres sustratos muestreados, el reemplazamiento fue mínimo entre los puntos de muestreo situados a altitudes intermedias, (Fig. 9.4) y en los casos de la fauna epigea y de la fauna coprófila, el reemplazamiento fue muy bajo entre los dos puntos de muestreo situados a mayor altitud (en el caso del matorral ambos fueron muestreados conjuntamente, véase capítulo 3).

Al considerar la importancia relativa de las distintas familias a diferentes altitudes, se observa como éstas contribuyeron de forma significativamente diferente en cada caso ( $\chi^2$ ,  $p < 0'0001$ ) (Fig.9.5). En este aspecto, entre los Coleoptera capturados mediante trampas de caída, los Tenebrionidae fueron especialmente importantes a ambos extremos del gradiente altitudinal, principalmente a altitudes moderadamente bajas, llegando a constituir el 39'08% de las capturas totales de coleópteros epigeos a 1200 metros (Fig.9.5A), y alcanzando una importancia relativa mínima a altitudes intermedias. Por el contrario, Buprestidae ofrecieron

justamente el patrón contrario, de modo que su mayor importancia relativa coincidió con la mínima de Tenebrionidae, y viceversa, llegando su máximo relativo al 43'33% del total a 1750 metros. Carabidae, por su parte, se mantuvieron en todo el gradiente altitudinal con una importancia relativa semejante, que osciló entre un 0'44% a 1520 metros y un 15'47% a 2150 metros, observándose una ligera tendencia a aumentar con la altitud. Entre la fauna del matorral la importancia relativa de las diferentes familias pareció muy condicionada por la de Curculionidae (Fig.9.5B), que llegaron a constituir un 39'84% de la abundancia de Coleoptera de ese sustrato a 1400 metros, y un 77'27% a 1750 metros, con la consiguiente pérdida de importancia relativa de las otras familias. Chrysomelidae parecieron contribuir más a la abundancia total en la parte baja del gradiente, mientras que Meliridae fueron menos importantes en las zonas intermedias. En el excremento, Staphylinidae se mostraron muy abundantes relativamente tanto a altitudes intermedias-bajas (55'76% a 1400 metros) como a las mayores elevaciones (66'08% a 2150 metros y 68'00% a 2200 metros) (Fig. 9.5.C), de forma que en estas últimas fueron el grupo claramente dominante. A altitudes intermedias las contribuciones de las familias fueron más homogéneas, pero en cualquier caso estas fluctuaron de un modo más o menos irregular, siendo para Scarabaeidae y Aphodiidae mayores en la parte baja del gradiente.

### 9.3.3. VARIACIÓN ALTITUDINAL DE LA DIVERSIDAD

En el caso de las trampas de caída, la diversidad acumulada media por trampa en cada punto de muestreo no estuvo correlacionada en ningún sentido con la altitud en cada punto ( $R= 0'392$ ;  $p= 0'383$ ). No obstante, los Coleoptera capturados mediante trampas de caída presentaron una diversidad acumulada media por trampa que fue máxima en los puntos de muestreo situados en la parte alta del gradiente altitudinal, y de este modo en los puntos SB6 (2150 m) y SB7 (2200 m) alcanzaron diversidades de  $1'83\pm 0'12$  y  $1'87\pm 0'10$ , respectivamente, aunque en la parte más baja (SB1 a 1120 m) la diversidad es también relativamente alta ( $1'56\pm 0'09$ ) (Tab.9.2; Fig.9.6). En los Tenebrionidae la diversidad fue claramente mayor en ambos extremos del gradiente, alcanzándose los máximos por encima de los 2000 m (SB6:  $0'66\pm 0'13$  y SB7:  $0'62\pm 0'11$ ), pero siendo la diversidad a 1120 m muy parecida (SB1:  $0'57\pm 0'15$ ) y cayendo progresivamente hasta los mínimos que ocurrieron a altitudes intermedias (SB3 y SB4). Entre los Carabidae la diversidad fue máxima también por

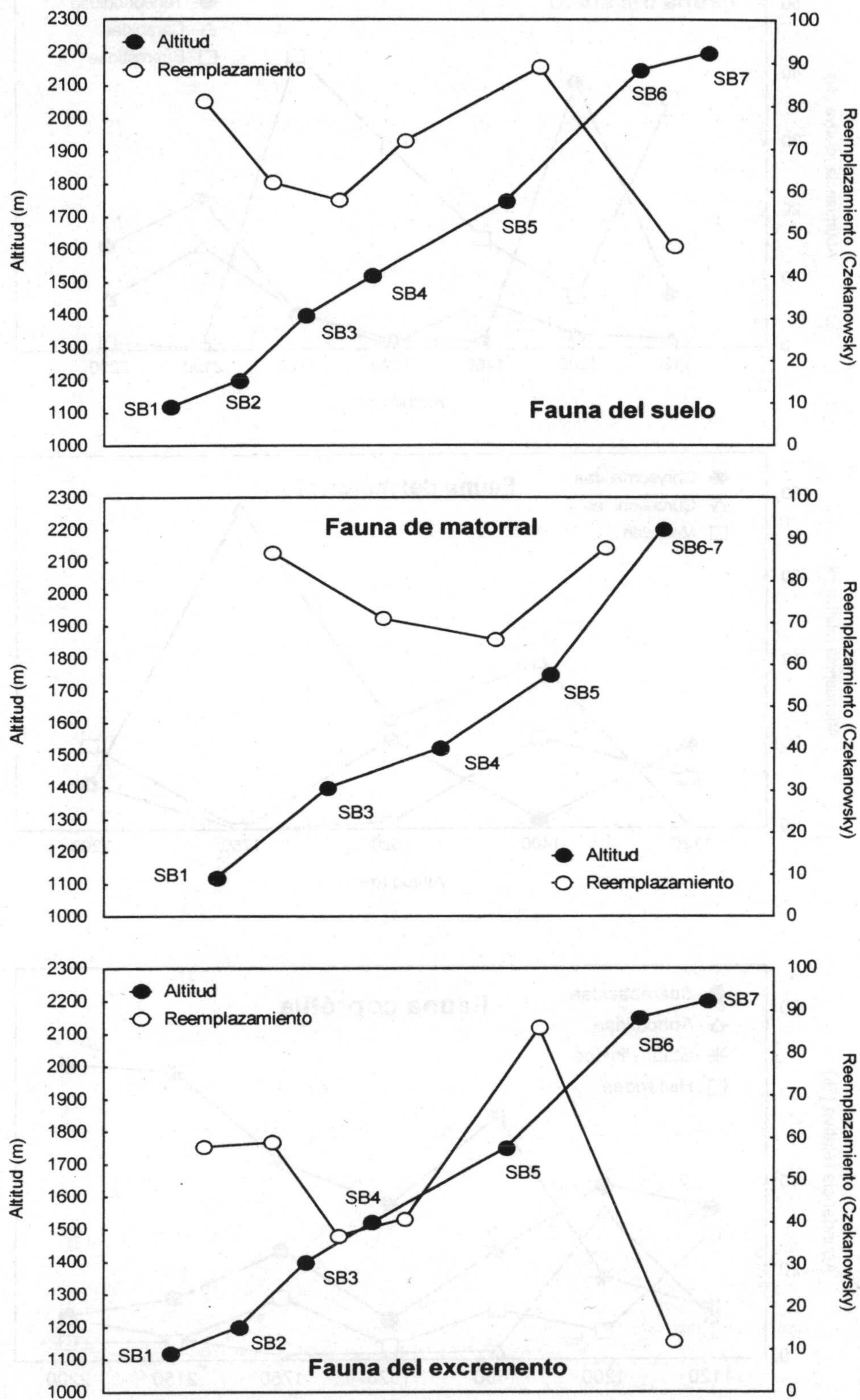
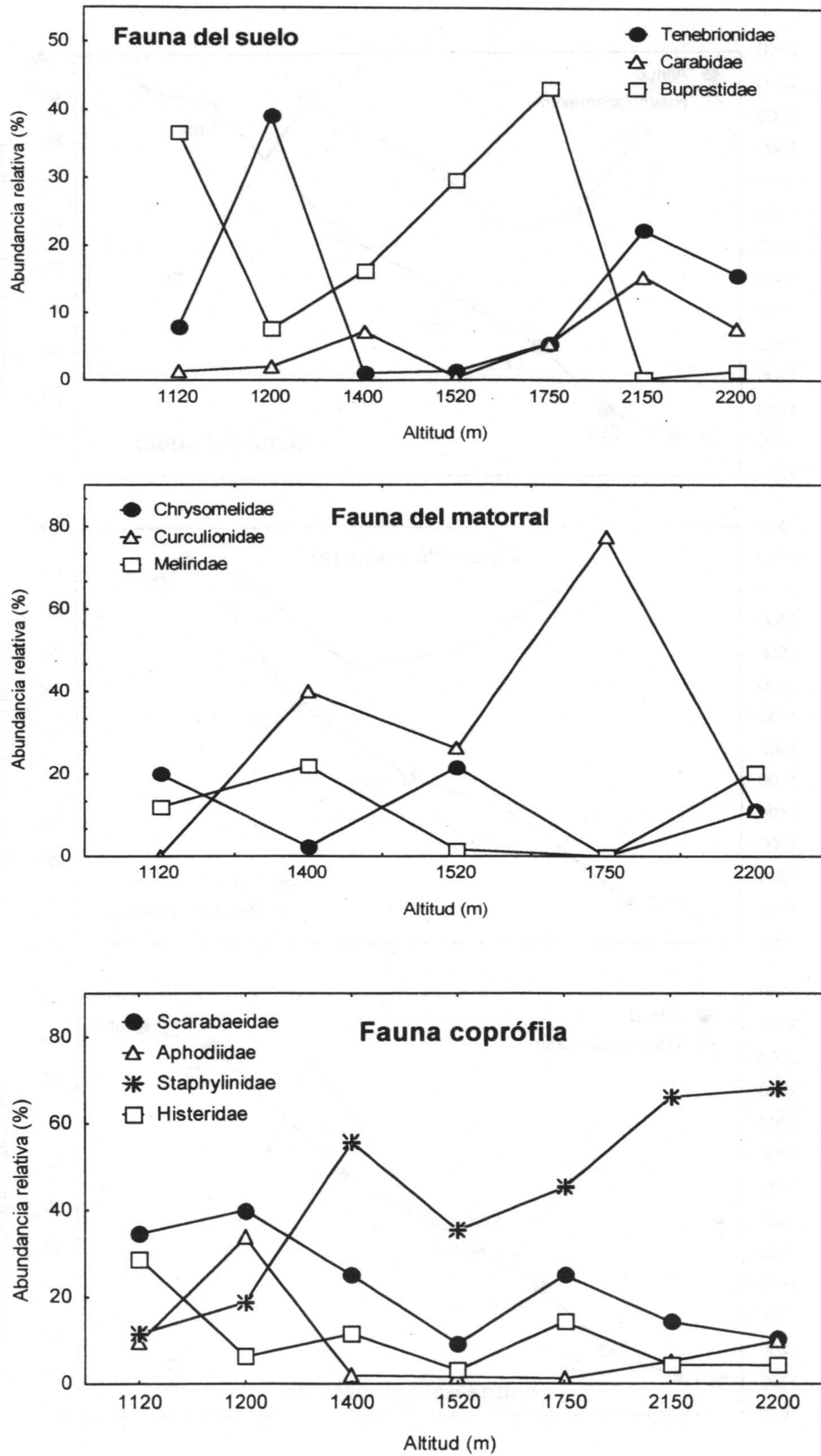


Figura 9.4. Reemplazamiento de especies entre las localidades de muestreo. Entre cada dos puntos del gradiente altitudinal se representa el reemplazamiento medido a partir del índice de similitud de Czekanowsky. Las estaciones de muestreo se exponen ordenadas altitudinalmente de izquierda a derecha.



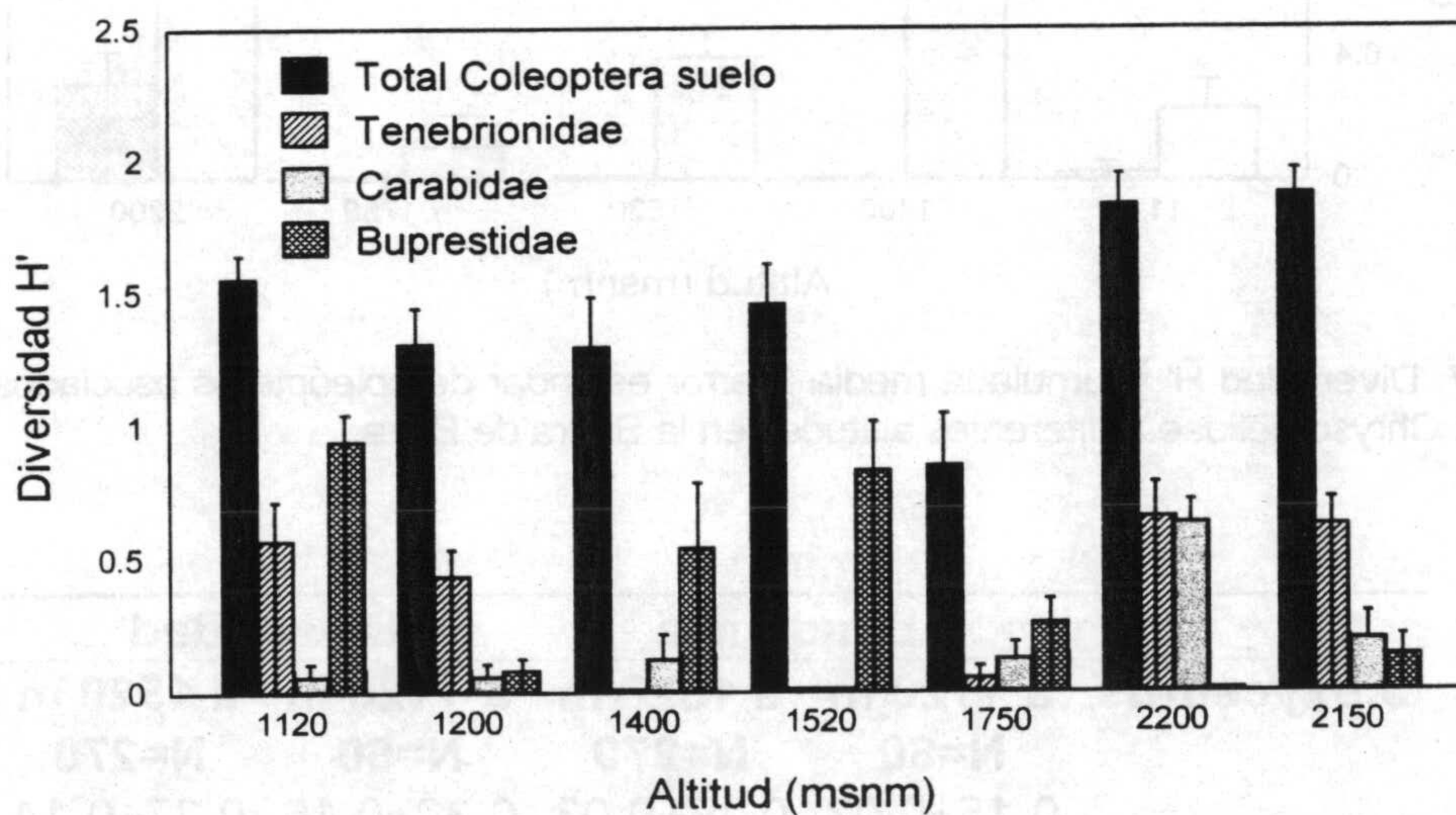
**Figura 9.5.** Contribución relativa a la abundancia total de Coleoptera por parte de cada una de las familias más abundantes en cada sustrato



encima de los 2000 m (SB6:  $0'64 \pm 0'12$ ), pero en este caso los puntos situados a altitudes menores compartieron valores de diversidad bajos, hasta un mínimo en SB4. Los Buprestidae presentaron oscilaciones muy marcadas de la diversidad acumulada media por trampa a lo largo del gradiente altitudinal, pero en todo caso no fueron las partes más elevadas las de mayor diversidad, sino las medias y bajas, llegándose a un máximo de  $0'95 \pm 0'10$  en SB1 a 1120 m, y un valor ligeramente menor ( $0'83 \pm 0'19$ ) en SB4 a 1520 m.

ALTITUD (m)	1120	1200	1400	1520	1750	2150	2200
<b>Coleoptera epigeos</b>	$1'56 \pm 0'09$	$1'31 \pm 0'14$	$1'30 \pm 0'19$	$1'46 \pm 0'15$	$0'85 \pm 0'20$	$1'83 \pm 0'12$	$1'87 \pm 0'10$
<b>Tenebrionidae</b>	$0'57 \pm 0'15$	$0'44 \pm 0'10$	0'00	0'00	$0'05 \pm 0'05$	$0'66 \pm 0'13$	$0'62 \pm 0'11$
<b>Carabidae</b>	$0'06 \pm 0'05$	$0'06 \pm 0'05$	$0'13 \pm 0'09$	0'00	$0'12 \pm 0'07$	$0'64 \pm 0'12$	$0'20 \pm 0'10$
<b>Buprestidae</b>	$0'95 \pm 0'10$	$0'08 \pm 0'05$	$0'54 \pm 0'15$	$0'83 \pm 0'19$	$0'26 \pm 0'09$	0'00	$0'14 \pm 0'07$
<b>Coleoptera mator.</b>	$0'24 \pm 0'09$	—	$0'87 \pm 0'11$	$0'40 \pm 0'10$	$0'11 \pm 0'10$	—	$1'64 \pm 0'07$
<b>Chrysomelid.</b>	$0'03 \pm 0'03$	—	0'00	0'00	0'00	—	$0'32 \pm 0'10$
<b>Coleoptera excr.</b>	$0'08 \pm 0'04$	$0'15 \pm 0'08$	$0'05 \pm 0'03$	$0'02 \pm 0'01$	$0'10 \pm 0'04$	$0'30 \pm 0'08$	$0'35 \pm 0'10$
<b>Scarabaeidae</b>	$0'05 \pm 0'02$	$0'08 \pm 0'03$	$0'04 \pm 0'01$	$0'02 \pm 0'01$	$0'05 \pm 0'02$	$0'11 \pm 0'04$	$0'11 \pm 0'04$
<b>Aphodiidae</b>	0'00	0'00	0'00	0'00	0'00	$0'04 \pm 0'03$	$0'06 \pm 0'03$

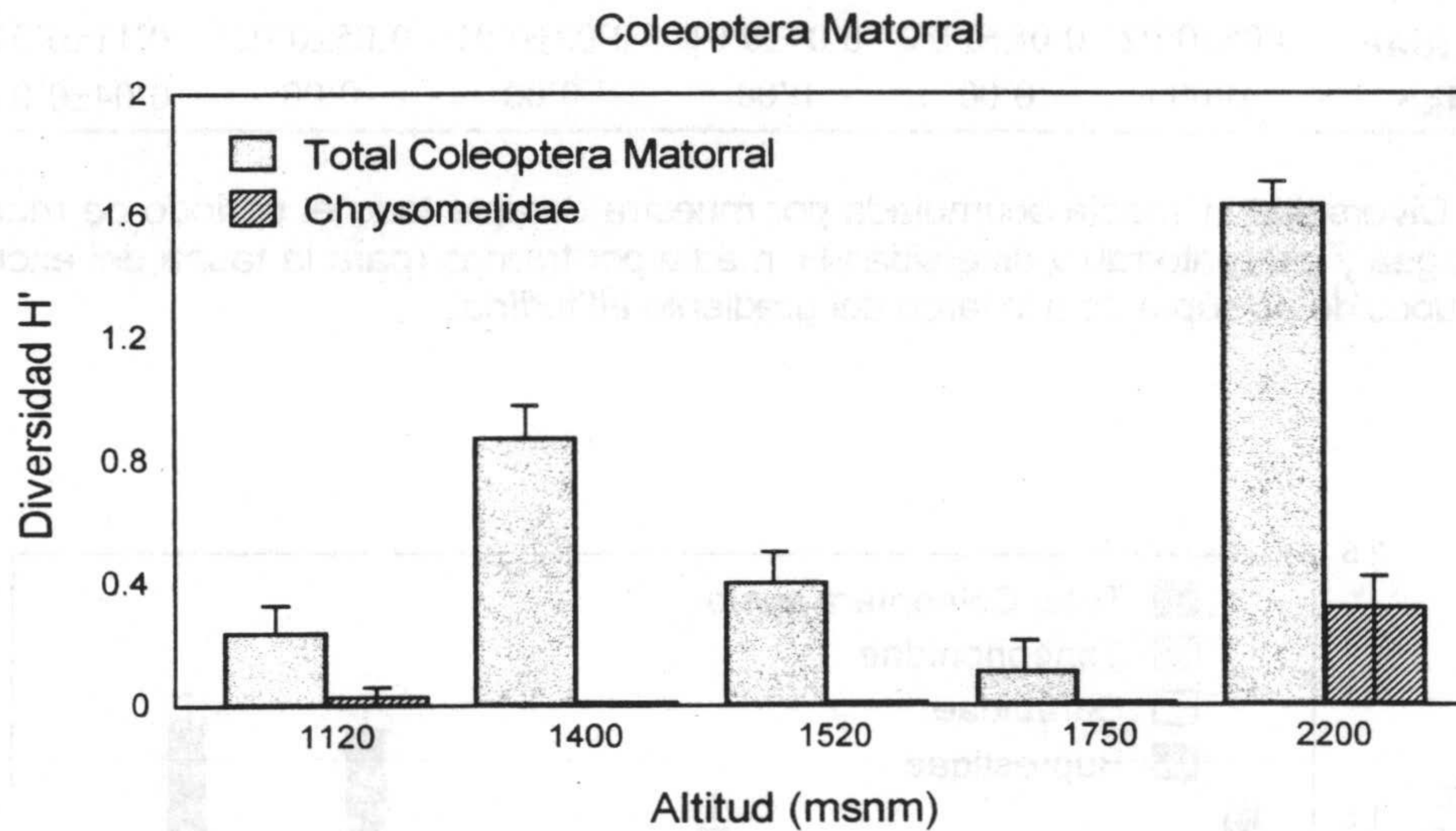
**Tabla 9.2.** Diversidad H' media acumulada por muestra durante todo el período de muestreo (para la fauna epigea y del matorral) y diversidad H' media por trampa (para la fauna del excremento) de distintos grupos de coleópteros a lo largo del gradiente altitudinal.



**Figura 9.6.** Diversidad H' acumulada media  $\pm$  error estándar de coleópteros epigeos (total) y de Tenebrionidae, Carabidae y Buprestidae a diferentes altitudes en la Sierra de Baza.

La diversidad media acumulada por mata no estuvo correlacionada con la altitud en cada punto ( $R = 0'579$ ;  $p = 0'227$ ; Spearman), llegando a un máximo en el punto de muestreo

de mayor altitud ( $1'64 \pm 0'07$  en SB6-7) (Tab.9.2; Fig.9.7), al igual que ocurrió cuando consideramos únicamente a los Chrysomelidae, cuya máxima diversidad fue de  $0'32 \pm 0'10$  también en SB6-7. La abundancia y la diversidad no fueron significativamente diferentes a distintas altitudes (1.120 y 1.520 metros) en el caso de la fauna asociada al enebro (*Juniperus oxycedrus*) (Abundancia:  $p=0'830$ ; Diversidad:  $p=0'815$ ; Mann-Whitney) (Tab.9.3). En el caso de la coleopterofauna asociada al romero (*Rosmarinus officinalis*), la abundancia fue significativamente mayor en las matas situadas a mayor altitud (1.520 metros) frente a la de una localidad más baja (1.120 metros) ( $p=0'010$ ; Mann-Whitney) (Tab.9.3). En esta misma especie de mata, sin embargo, no hubo diferencias en cuanto a diversidad a ambas altitudes ( $p=0'101$ ; Mann-Whitney) (Tab.9.3). Hay que hacer constar, sin embargo, que en ambas especies vegetales hubo diferencias en el volumen medio por pie de planta en diferentes altitudes, siendo éste en general significativamente mayor en la localidad más alta (Tab.9.4).



**Figura 9.7.** Diversidad  $H'$  acumulada media  $\pm$  error estándar de coleópteros asociados al matorral (total) y de Chrysomelidae a diferentes altitudes en la Sierra de Baza.

	Abundancia		Diversidad	
<b><i>J. oxycedrus</i></b>	a 1120 m	a 1520 m	a 1120 m	a 1520 m
	N=60	N=270	N=60	N=270
	$0.15 \pm 0.07$	$0.17 \pm 0.03$	$0.32 \pm 0.16$	$0.27 \pm 0.14$
<b><i>R. officinalis</i></b>	a 1120 m	a 1520 m	a 1120 m	a 1520 m
	N=200	N=270	N=200	N=270
	$0.10 \pm 0.03$	$0.26 \pm 0.05$	$0.21 \pm 0.10$	$0.52 \pm 0.10$

**Tabla 9.3.** Abundancia de media por mata  $\pm$  error estándar en dos especies vegetales (*Juniperus oxycedrus* y *Rosmarinus officinalis*) muestreadas a dos altitudes diferentes (1120 y 1520 m), y diversidad  $H'$  acumulada media por mata en las mismas especies vegetales.

Especie	Volumen (m <sup>3</sup> )		Anova		
	a 1120 m	a 1520 m	g.l.	F	p
<i>J.oxycedrus</i>	0'121 ± 0'001 N=60	0'259 ± 0'001 N=270	328	16.41	<0'0001
<i>R.officinalis</i>	0'009 ± 0'000 N=200	0'020 ± 0'001 N=270	468	48.12	<0'0001

Tabla 9.4. Volumen medio (m<sup>3</sup>) ± error estándar de los pies de planta de las especies vegetales *Juniperus oxycedrus* y *Rosmarinus officinalis* en dos altitudes diferentes (1120 y 1520 m) y resultados de la ANOVA. Las diferencias son significativas para p<0'05.

Los puntos de muestreo situados por encima de los 2000 metros de altitud fueron también los que presentaron las mayores diversidades medias por trampa en la fauna del excremento, tanto si consideramos al total de coleópteros (0'30±0'08 y 0'35±0'10 en SB6 y SB7, respectivamente) como si contamos sólo a los Scarabaeidae (0'11±0'04 en ambos puntos) o a los Aphodiidae (0'04±0'03 y 0'06±0'03 en SB6 y SB7, respectivamente), presentando valores mínimos de diversidad media por trampa en altitudes intermedias o bajas (Tab.9.2; Fig.9.8). Sin embargo, tampoco en este caso la diversidad se correlacionó en ningún sentido con la altitud (R= 0'571; p= 0'180).

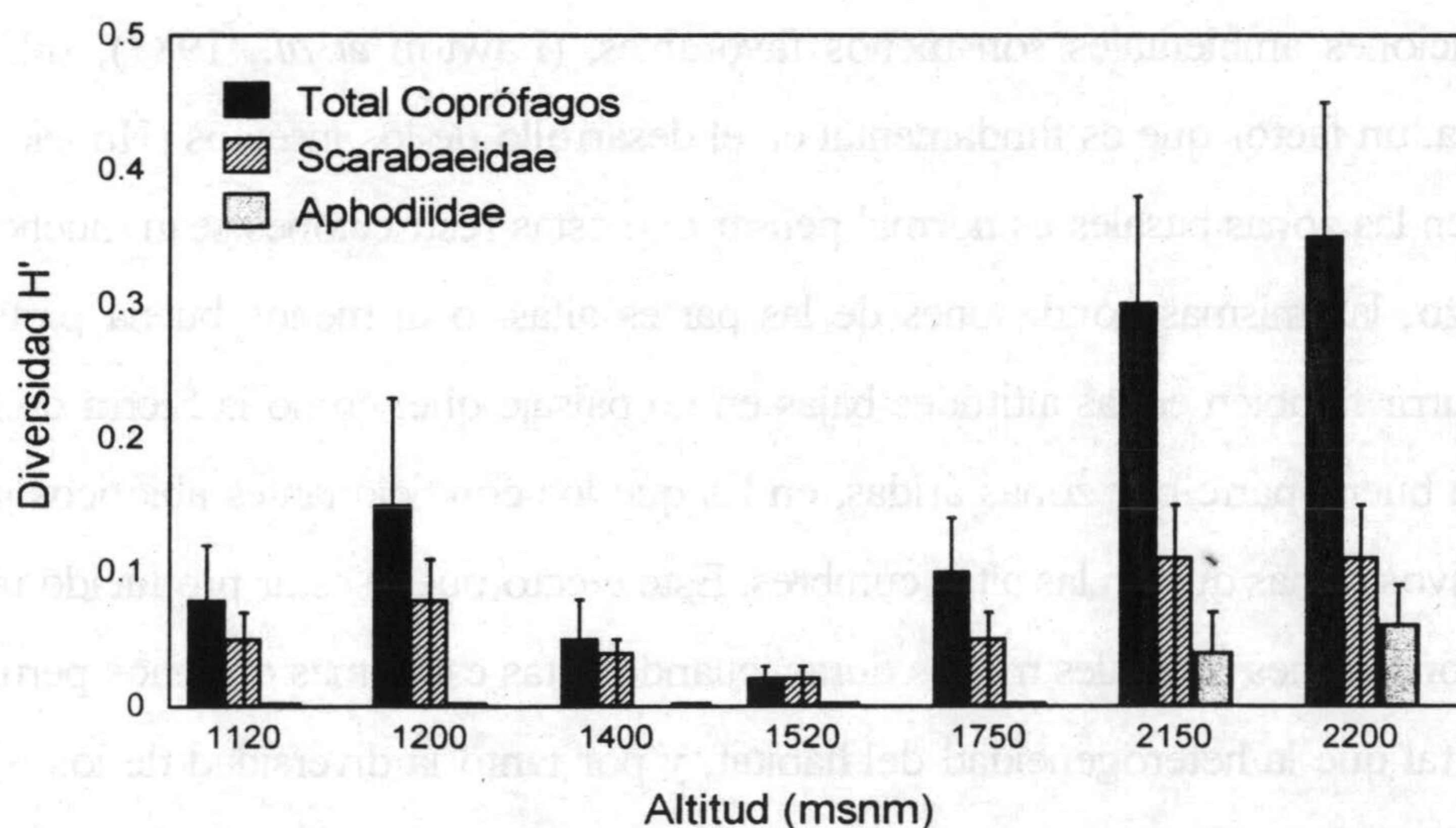


Figura 9.8. Diversidad H' acumulada media ± error estándar de coleópteros coprófilos (total) y de Scarabaeidae y Aphodiidae a diferentes altitudes en la Sierra de Baza.

## 9.4. DISCUSIÓN

La altitud de un sistema montañoso es uno de los principales factores que pueden condicionar la estructura de las poblaciones de insectos u otros artrópodos, por cuanto que la vegetación y las condiciones abióticas están muy determinadas por ella. El gradiente altitudinal en la Sierra de Baza está lo suficientemente marcado como para esperar diferencias en las poblaciones de coleópteros a distintos niveles. A pesar de ello, los resultados obtenidos en nuestro estudio son bastante irregulares, al igual que ocurre habitualmente (véase por ejemplo la revisión de McCoy, 1990) puesto que no ofrecen, en general, ninguna relación clara entre los parámetros estudiados (abundancia y diversidad) y la altitud. Habitualmente en otros estudios existe una tendencia a que en las mayores altitudes la riqueza y la diversidad sean mínimas, aunque los valores máximos normalmente ocurren en las altitudes intermedias. Distintos aspectos biogeográficos, históricos y de competencia interespecífica podrían entrar en juego en la determinación de estos patrones de distribución de las poblaciones a lo largo del gradiente (Jay-Robert *et al.*, 1997), sin embargo la razón principal del descenso de abundancia y diversidad con la altitud debe buscarse en los aspectos abióticos de las zonas altas, bastante más restrictivos por lo general, de tal manera que en las áreas de alta montaña el hábitat es más reducido, los recursos son menos diversos, la producción primaria es menor y las condiciones ambientales son menos favorables, (Lawton *et al.*, 1987), sobre todo la temperatura, un factor que es fundamental en el desarrollo de los insectos (Honek, 1996). Al contrario, en las zonas basales es normal pensar que estas restricciones sean mucho menores. Sin embargo, las mismas condiciones de las partes altas, o al menos buena parte de ellas, pueden ocurrir también en las altitudes bajas en un paisaje que, como la Sierra de Baza, está rodeado en buena parte por zonas áridas, en las que los condicionantes abióticos pueden ser tan restrictivos o más que en las altas cumbres. Este efecto puede estar producido también, en zonas de condiciones naturales menos duras, cuando éstas están más o menos perturbadas en una forma tal que la heterogeneidad del hábitat, y por tanto la diversidad de los recursos, se vean reducidas. Por ello en estos casos es frecuente que los valores máximos de abundancia y diversidad ocurran habitualmente en altitudes medias (McCoy, 1990; Reynolds & Crossley, 1997), también en zonas montañosas ibéricas (Sánchez-Rodríguez & Baz, 1995). Relacionado con esto, las condiciones abióticas más restrictivas de las localidades más bajas y más altas en la Sierra de Baza nos hacen predecir una cierta exclusividad de las comunidades

de coleópteros en ambos extremos del gradiente, debiendo estar compuestas por especies bien adaptadas a la dureza ambiental (como de hecho ocurre con la dominancia que los Tenebrionidae presentan respecto a los demás coleópteros en esas zonas altitudinales). En relación a esto, sería predecible un elevado grado de reemplazamiento faunístico conforme las condiciones se suavizan y permiten el asentamiento de una comunidad menos adaptada a las altas y bajas temperaturas extremas. En toda la banda de altitudes intermedias sería posible un menor grado de reemplazamiento entre localidades por ser las condiciones ambientales más benignas y constantes, con lo que la sustitución de especies entre localidades incluidas en esa banda estaría seguramente condicionada más por las diferencias locales en el hábitat (entendidas como diferencias en vegetación, insolación, etc.) que por la altitud en sí misma. Los patrones de reemplazamiento faunístico entre localidades adyacentes a lo largo del gradiente altitudinal en la Sierra de Baza se ajustan perfectamente a esta hipótesis, siendo en general más elevado tanto en la parte más baja del gradiente como en la más alta (gráficas en forma de U) en los tres sustratos muestreados. En los casos del suelo y del excremento las gráficas descienden de nuevo entre los puntos más elevados, lo que sin duda es sólo un reflejo de la similitud entre las comunidades de dos sitios que podríamos considerar semejantes en cuanto a la dureza de sus condiciones abióticas.

A pesar de no existir una correlación significativa, en la Sierra de Baza la abundancia y diversidad de Coleoptera tienden a ser en general mayores en las localidades de mayor altitud, lo que está en desacuerdo con la mayoría de los estudios. En este caso, sin embargo, debemos tener cuidado al interpretar los resultados como efectos de la altitud por sí misma, por cuanto que nuestro gradiente incluye a localidades que, además de la diferencia altitudinal, presentan diferencias notables en cuanto al tipo de hábitat, que posiblemente contribuyan a modificar sensiblemente la composición de las comunidades y, por tanto, la abundancia y diversidad de coleópteros.

La fauna del suelo muestra diferentes respuestas de distribución altitudinal según los grupos. Aunque la tendencia global es un aumento de abundancia y diversidad en las partes altas, las tres familias más abundantes presentan patrones diferentes. Los Tenebrionidae son insectos que responden a la tendencia general de la fauna epigea, no obstante se caracterizan por ser también relativamente abundantes y diversos en las partes más bajas. Además de las adaptaciones que presentan estos insectos a las condiciones extremas de la alta montaña

mediterránea y a las condiciones restrictivas de los ambientes secos que ocurren en las partes bajas, otros factores podrían estar implicados en la distribución altitudinal de los tenebriónidos, como podrían ser los derivados de la fisionomía del hábitat. Debe destacarse que los tenebriónidos han sido menos abundantes en las localidades situadas a altitudes intermedias en la Sierra de Baza, las cuales coinciden, a grandes rasgos, con áreas de bosques o de matorral denso, hábitats en los que los tenebriónidos pierden en general buena parte de su importancia relativa dentro de las comunidades en beneficio de otras especies más propias de hábitats forestales. Por el contrario, Carabidae, cuyas limitaciones generadas por las condiciones de humedad han sido comentadas en anteriores capítulos, se han mostrado más abundantes y diversos en las zonas altas, que coinciden con las áreas de la Sierra de Baza en las que la humedad del medio es en general mayor, debido en parte a que la precipitación en forma de nieve que se produce habitualmente en el invierno, y que persiste durante varias semanas, permite que el suelo guarde y conserve un relativamente elevado grado de humedad durante buena parte del año, y que en otoño, época en la que estos insectos son más activos en general, el suelo sea más apto para completar los ciclos de vida de los Carabidae que otros sitios en la sierra. El caso de los Buprestidae, claramente localizados en las partes intermedias del gradiente altitudinal, posiblemente responda al carácter generalista y ubiquista de estos insectos en la zona de estudio (Cobos, 1986), no estando en general adaptados a las condiciones extremas antes mencionadas.

En el caso de la fauna asociada al matorral, ya vimos en el capítulo anterior cómo el tipo de planta o sus características físicas podrían determinar diferencias en la composición de las comunidades entomológicas de coleópteros. La naturaleza de la planta puede determinar que ésta actúe no sólo como un sustrato trófico para una comunidad faunística más o menos especializada, sino también como un refugio más o menos eficaz para los coleópteros. La estrategia evolutiva de muchas plantas arbustivas de montaña es la de adaptar su forma de modo que se disminuya la relación superficie-volumen para que las partes más interiores de la mata estén mejor aisladas del medio externo, y por tanto dispongan de unas condiciones más estables de temperatura y humedad. Este fenómeno podría ser aprovechado por los artrópodos asociados a las matas, ocupándolas eficientemente como refugio. La existencia en nuestro trabajo de una correlación positiva entre la altitud y el volumen de la planta ( $r=0.456$ ;  $p<0.01$ ), con la consiguiente reducción de la relación superficie-volumen, parece apoyar este supuesto, y más aún el hecho de que el volumen medio de la misma especie de planta sea

mayor en altitudes superiores en las dos especies vegetales estudiadas en este sentido (*Juniperus oxycedrus* y *Rosmarinus officinalis*), aunque solamente la abundancia de coleópteros en el romero parezca estar relacionada con este hecho. Es por lo tanto esperable un cierto "efecto refugio" de las plantas para los Coleoptera, el cual podría ser más marcado conforme aumenta la altitud. En este sentido, además de permitirse la presencia de taxones más o menos adaptados a la altitud, se podría favorecer también la aparición de otros taxones más generalistas o ubiquistas en los puntos altos de la sierra, donde podrían alcanzar densidades altas sobre las plantas. Esto parece ocurrir en la Sierra de Baza, dadas las abundancias en las cumbres de taxones generalistas, no fitófagos, y con amplios rangos de tolerancia, como algunos Coccinellidae (*Coccinella septempunctata* es un buen ejemplo) u otros fitófagos generalistas como Meliridae, considerados en conjunto.

Los mayores valores de abundancia y diversidad que ofrece la fauna coprófila en las mayores altitudes, están sin duda muy condicionados, más que por la altitud en sí misma, por el tipo de hábitat, pues son las características físicas del biotopo las que principalmente condicionan la comunidad de coleópteros coprófilos y la distribución de las especies (Koskela & Hanski, 1977; Lumaret, 1983; Menéndez & Gutiérrez, 1996), observándose como la altitud por sí misma no parece determinar la riqueza específica de la comunidad coprófila, al menos en Aphodiidae (Menéndez & Gutiérrez, 1996). Por tanto tales aumentos de abundancia y diversidad relacionados con la altitud deben ser explicados, al menos en parte, como consecuencias directas de cambios en el tipo de hábitat, a lo que volveremos más adelante. No hay que olvidar, de todos modos, que en una comunidad de coleópteros como la del excremento, la distribución temporal y espacial del ganado posiblemente sea un factor clave en la distribución de los insectos. De esta manera, las partes altas de la Sierra de Baza se encuentran habitualmente explotadas por la ganadería en el momento en el que la nieve comienza a retirarse, en primavera y durante el verano, mientras que en esa época, las partes más bajas de la sierra sufren una mucho menor presión ganadera. Teniendo en cuenta que el mayor período de actividad de los coleópteros coprófilos en la Sierra de Baza ocurre en primavera y verano (véase capítulo 6), parece razonable pensar que la distribución altitudinal de los mismos se ajuste en la medida de lo posible a la distribución del ganado y, por tanto, del excremento, que coincide en esa época con las zonas altas de la Sierra de Baza.

### Consideraciones finales

Como hemos visto, la abundancia y diversidad de Coleoptera no se correlacionan de forma clara con la altitud, aunque existe una tendencia al aumento de ambos parámetros con el incremento de altitud. Al mismo tiempo, en la Sierra de Baza el grado de reemplazamiento de taxones entre los distintos puntos de muestreo, situados en un gradiente altitudinal, es muy alto, superior al 90% entre los extremos del gradiente, estando condicionado por el hecho de que una proporción que oscila entre el 47'1% de las especies de Aphodiidae coprófagos y el 100% de las especies de Chrysomelidae asociados al matorral, están presentes en sólo una o dos de las localidades de estudio, lo que se traduce también en importantes diferencias en las abundancias relativas de las diferentes familias a diferentes altitudes. Sin embargo, la altitud por sí misma difícilmente explica estas dinámicas de distribución espacial, siendo necesario el concurso de otros factores distintos, como la naturaleza del sustrato o el tipo de hábitat. Aún teniendo en cuenta que la altitud es sin duda un factor primordial en la distribución de artrópodos en los sistemas montañosos, en general su efecto puede quedar oscurecido por la existencia de otros condicionantes, como la estructura y heterogeneidad del hábitat, obviamente en muchos casos determinados por la altitud, pero no siempre de forma directa.

En la Sierra de Baza la heterogeneidad del hábitat es muy elevada a lo largo del gradiente altitudinal: las partes basales presentan diferentes unidades estructurales en cuanto a la vegetación, que incluyen a zonas de matorral, reflejo de distintos estados de degradación de la vegetación climática (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988), así como bosques con diferentes grados de perturbación, desde encinares más o menos aclarados hasta pinares de repoblación. Por otra parte, conforme la altitud aumenta, se vuelven a encontrar diferentes fisionomías paisajísticas entre las que se vuelven a incluir algunas semejantes a las de menor altitud, y de igual manera las encontramos en la cara norte y en la cara sur de la sierra. El efecto de esto no debe ser pasado por alto, y es por esto por lo que discutiremos ahora el posible efecto de esas componentes de la heterogeneidad.



**CAPÍTULO 10**  
**TIPO DE HÁBITAT Y ORIENTACIÓN DE**  
**LA VERTIENTE**

OF COURTESY  
THE DEPARTMENT OF ORIENTAL  
LITERATURE

## 10.1. INTRODUCCIÓN

La heterogeneidad ambiental es en gran parte una consecuencia de la existencia de diferentes comunidades vegetales; cada una de ellas desarrollada óptimamente de acuerdo a distintos requerimientos abióticos. De esta manera, distintas características físicas del medio condicionan distintas formaciones vegetales que son las determinantes de la complejidad estructural del hábitat y de la diversidad de artrópodos. La Sierra de Baza es bastante heterogénea desde el punto de vista paisajístico, pudiéndose encontrar en ella distintas formaciones vegetales que van desde el matorral substepárico a los bosques autóctonos de pinos y encinas, así como formaciones de matorral mediterráneo y prados de alta montaña, sin olvidar la gran superficie de la sierra que actualmente está ocupada por pinares de repoblación. Por estas razones nos planteamos como un primer objetivo de este capítulo cuantificar las variaciones en abundancia y diversidad de las poblaciones de coleópteros de la Sierra de Baza de acuerdo con las diferencias en las formaciones vegetales en distintas localidades.

Por otra parte, en un sistema montañoso un factor que introduce heterogeneidad en el hábitat es la orientación de la vertiente. Esta es una característica física del hábitat que puede ejercer cierta influencia sobre las poblaciones de insectos, por cuanto que las distintas laderas por lo general están sujetas a diferentes grados de insolación y, por tanto, a diferentes oscilaciones térmicas, y en ciertas ocasiones la precipitación y la intensidad del viento pueden ser también distintas entre laderas. Por tanto la vegetación que se desarrolla sobre laderas de distinta orientación en muchas ocasiones no es igual, lo que condiciona patrones de distribución de los insectos también diferentes.

En la Sierra de Baza la orientación de la vertiente es importante desde el punto de vista de la precipitación que recibe cada una de las laderas, como vimos en Zona de Estudio, presentándose las mayores precipitaciones en la cara norte (Medina & Chiroso, 1992), al mismo tiempo que la exposición al sol de la vertiente también es determinante, por cuanto que la cara sur, la más expuesta, es aquella en la que el gradiente altitudinal en el que se define el piso bioclimático mesomediterráneo está desplazado hacia arriba, lo que afecta a la vegetación, que se dispone en formaciones distintas a aquellas de igual altitud en la cara norte (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988). El siguiente objetivo

de este capítulo es, por tanto, el de determinar cómo la abundancia, riqueza de especies y diversidad se ven o no afectadas por la distinta orientación de la vertiente.

## 10.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha analizado la variabilidad de la abundancia y la diversidad  $H'$  de coleópteros en cada sustrato muestreado en relación a distintas características estructurales del hábitat. Para esto se han establecido las correlaciones de esos parámetros con el porcentaje de suelo desnudo en cada estación de muestreo, el porcentaje de superficie ocupada por piedras, porcentaje de hojarasca, cobertura de vegetación herbácea, cobertura de matorral, cobertura de vegetación arbórea, cobertura vegetal total y complejidad vertical del hábitat, medida esta última mediante el índice de Shannon-Wiener.

De acuerdo con esas mismas características del hábitat definidas para cada estación de muestreo (véase Zona de Estudio), se han definido tres tipos de hábitat entre los puntos muestreados, que corresponden además con tres formaciones paisajísticas fácilmente identificables en el campo. El primero de esos tipos es el de bosque, ya sean pinares o encinares. En esta categoría se encuentran los puntos de muestreo SB2, SB3, SB5 y SB7, caracterizados todos ellos por poseer una cobertura arbórea superior al 15% de la superficie, llegando ésta al 35'0% en SB3; se trata por tanto de biotopos relativamente cerrados. Posteriormente se ha diferenciado en estos bosques aquellos que corresponden con formaciones boscosas naturales (SB2, un encinar, y SB7, un pinar) y los que corresponden a pinares de repoblación (SB3 y SB5). El resto de estaciones de muestreo, en las que domina el matorral o la vegetación herbácea frente a los árboles, se han clasificado en dos conjuntos de zonas según fueran más o menos cerradas de acuerdo con la medida de la complejidad vertical (véase Zona de Estudio). De este modo hemos agrupado a los puntos SB1, SB4 y SB8 dentro de la categoría "matorral", por presentar un cierto desarrollo vertical de la vegetación, oscilando el índice de complejidad calculado para ellas entre 2'28 y 2'52; por otro lado, los puntos de muestreo SB6 y SB9 presentan un desarrollo vertical de la vegetación menor (1'46 y 1'93, respectivamente), tratándose de hábitats por tanto más abiertos, habiendo sido clasificados en la categoría "hábitats abiertos".

Para determinar el posible efecto de la orientación de la vertiente sobre la abundancia y diversidad de los Coleoptera, hemos agrupado a las distintas estaciones de muestreo en tres conjuntos de zonas según la orientación que determinamos *in situ*, complementada y confirmada por los mapas del Servicio Geográfico del Ejército (Mapa Militar de España, hojas 11-20 y 11-21). El primero de los conjuntos ("NORTE"), incluye a los puntos con una clara orientación norte de su vertiente, es decir, SB1, SB2, SB3, SB4 y SB5. Los puntos incluidos en el grupo "SUR", de modo análogo, muestran una clara orientación al sur de su vertiente, y son SB8 y SB9. Los puntos de muestreo SB6 y SB7 se encuentran en las zonas más altas y no se ajustan claramente a ninguna de las dos categorías, aunque están ligeramente asomados a la vertiente sur de la sierra; a estos puntos los hemos incluido en la categoría "CIMA". Para evitar en lo posible el efecto de otros factores como la altitud sobre los resultados, se ha comparado la abundancia y diversidad de coleópteros en aquellos intervalos equivalentes de altitud en ambas vertientes. En la vertiente norte hemos seleccionado las estaciones de muestreo SB4 y SB5, situadas a 1520 y 1750 metros de altitud, respectivamente, mientras que en la cara sur las estaciones consideradas han sido SB8 y SB9, a 1840 y 1640 metros de altitud, respectivamente, por lo que la comparación la hemos hecho en bandas altitudinales equivalentes en cada vertiente.

Se han medido las posibles diferencias entre la abundancia y la diversidad  $H'$  de coleópteros entre los tres tipos de hábitat y entre las dos orientaciones de la vertiente. La abundancia se ha comparado utilizando el valor medio por trampa o mata, mientras que para la diversidad  $H'$  se ha considerado la diversidad acumulada por cada trampa o mata durante todo el período de muestreo. En el caso de la fauna coprófila se ha utilizado el valor medio de diversidad  $H'$  por trampa a fin de obtener un número suficiente de datos para poder llevar a cabo las comparaciones.

El número de trampas totales a comparar no fue igual en los tres tipos de hábitat, y en ninguno de los casos (comparación entre tipo de hábitat y entre laderas de diferente orientación) las distribuciones no se ajustaban a la normal, por lo que la cuantificación de las diferencias se ha llevado a cabo mediante pruebas estadísticas no paramétricas. Las diferencias entre los tres tipos de hábitat se cuantificaron mediante la prueba de Kruskal-

Wallis para el conjunto de coleópteros en cada sustrato y para las familias más abundantes en cada uno de ellos, utilizando la variable “tipo de hábitat” como agrupadora. Posteriormente, y para aquellos taxones en los que esta prueba arrojó resultados significativos, se empleó la prueba de la U de Mann-Wihtney para determinar los pares entre los que se verificaban tales diferencias. En cuanto a la comparación entre orientaciones de la vertiente se utilizó la prueba de la U de Mann-Wihtney para el total de coleópteros en cada sustrato y para algunas familias representativas, usando la variable “orientación de la vertiente” como agrupadora. La caracterización de las diferentes zonas de muestreo según los criterios de tipo de hábitat y de orientación de la vertiente se muestran en la tabla 10.1.

ESTACIÓN MUESTREO	TIPO HÁBITAT	ORIENTACIÓN VERTIENTE
SB1	MAT	NORTE
SB2	BOS	NORTE
SB3	BOS	NORTE
SB4	MAT	NORTE
SB5	BOS	NORTE
SB6	HAB	CIMA
SB7	BOS	CIMA
SB8	MAT	SUR
SB9	HAB	SUR

**Tabla 10.1.** Categorías definidas para la variable “tipo de hábitat” y “orientación de la vertiente” (véase texto), y clasificación de las diferentes estaciones de muestreo de acuerdo con ella. (MAT: matorral; BOS: bosque; HAB: hábitats abiertos)

## 10.3.RESULTADOS

### 10.3.1.EFECTO DE LA COBERTURA Y COMPLEJIDAD VEGETAL

La abundancia, riqueza de especies y diversidad  $H'$  de los coleópteros epigeos no demostraron correlación significativa con la cobertura vegetal total ni con otras variables de la estructura del hábitat (Tab.10.2), salvo en el caso de la cobertura de hojarasca, que estuvo correlacionada negativamente con la diversidad de coleópteros epigeos ( $r: -0'734$ ;  $p: 0'024$ ), y de forma marginalmente significativa con la riqueza específica ( $r: -0'617$ ;  $p: 0'077$ ).

	SD	PD	HJ	HB	MT	AB	CT	CV
<b>Ab.Suel.</b>	-0'046 ns	0'009 ns	-0'557 ns	0'292 ns	0'707 ns	-0'393 ns	0'222 ns	-0'471 ns
<b>S.Suel.</b>	0'067 ns	0'072 ns	-0'617 M	0'309 ns	-0'003 ns	-0'431 ns	0'161 ns	-0'479 ns
<b>H' Suel.</b>	0'132 ns	0'022 ns	<b>-0'734</b> *	0'497 ns	0'023 ns	-0'510 ns	0'361 ns	-0'579 ns
<b>Ab.Mat.</b>	-0'509 ns	<b>-0'730</b> *	-0'017 ns	0'647 M	0'019 ns	0'091 ns	<b>0'752</b> *	-0'546 ns
<b>S.Mat.</b>	-0'546 ns	<b>-0'772</b> *	0'068 ns	0'641 M	0'054 ns	0'150 ns	<b>0'783</b> *	-0'509 ns
<b>H' Mat.</b>	0'357 ns	-0'497 ns	-0'236 ns	0'540 ns	-0'056 ns	-0'066 ns	0'599 ns	-0'552 ns
<b>Ab.Excr.</b>	-0'528 ns	-0'651 ns	-0'303 ns	0'631 M	0'309 ns	-0'167 ns	<b>0'688</b> *	<b>-0'703</b> *
<b>S.Excr.</b>	-0'426 ns	-0'345 ns	-0'660 M	0'653 M	0'276 ns	-0'438 ns	0'600 M	<b>-0'740</b> *
<b>H' Excr.</b>	-0'256 ns	-0'457 ns	-0'303 ns	0'322 ns	0'098 ns	-0'026 ns	0'332 ns	-0'506 ns

**Tabla 10.2.** Correlación entre abundancia media por muestra (Ab.), riqueza media de especies por muestra (S) y diversidad acumulada media por muestra (diversidad media para el excremento) (H') de coleópteros en el suelo (Suel.), matorral (Mat.) y excremento (Excr.) y distintas características del hábitat en cada punto de muestreo (datos transformados logarítmicamente) SD: proporción de suelo desnudo; PD: proporción de suelo ocupado por piedras; HJ: proporción de suelo ocupado por hojarasca; HB: cobertura (%) de vegetación herbácea; MT: cobertura (%) de matorral; AB: cobertura (%) de vegetación arbórea; CT: cobertura vegetal (%) total; CV: complejidad vertical (H'). Se muestra el coeficiente de correlación. \*: significativo para  $p < 0'05$ ; M: marginalmente significativo ( $0'05 < p < 0'09$ ); ns: no significativo.

En cuanto a la fauna de coleópteros del matorral, existieron fuertes correlaciones negativas entre la cobertura de piedras y la abundancia ( $r: -0'730$ ;  $p: 0'040$ ) y riqueza de especies de coleópteros ( $r: -0'772$ ;  $p: 0'025$ ), así como una fuerte correlación positiva entre la cobertura vegetal total y la abundancia ( $r: 0'752$ ;  $p: 0'031$ ) y riqueza de especies ( $r: 0'783$ ;  $p: 0'021$ ), siendo marginalmente significativas las correlaciones entre la cobertura de vegetación herbácea y abundancia ( $r: 0'647$ ;  $p: 0'083$ ) y entre cobertura de vegetación herbácea y riqueza de especies ( $r: 0'641$ ;  $p: 0'087$ ), pero la diversidad no estuvo correlacionada con ninguna de las variables del hábitat (Tab.10.2).

La fauna del excremento fue más abundante en aquellos puntos con mayor cobertura vegetal total ( $r: 0'688$ ;  $p: 0'041$ ), pero tanto la abundancia como la riqueza de especies fue menor en los lugares en los que la complejidad vertical de la vegetación era más alta (abundancia,  $r: -0'703$ ;  $p: 0'035$ ; riqueza,  $r: -0'740$ ;  $p: 0'022$ ) (Tab.10.2). La

cobertura de vegetación herbácea se correlacionó de manera marginalmente significativa con la abundancia ( $r: 0'631$ ;  $p: 0'068$ ) y la riqueza de especies de coleópteros ( $r: 0'653$ ;  $p: 0'053$ ), no existiendo, sin embargo, ningún otro tipo de relación entre los parámetros de la estructura del hábitat y los parámetros de la comunidad.

### 10.3.2. EFECTO DEL TIPO DE HÁBITAT

#### 10.3.2.1. ABUNDANCIA

La abundancia media de coleópteros epigeos fue mayor en los puntos de muestreo definidos como de matorral ( $1'30 \pm 0'11$  E.S.) que en los hábitats abiertos ( $1'19 \pm 0'08$ ) o los bosques ( $0'67 \pm 0'04$ ) (Tab.10.3; Fig.10.1). Tales diferencias fueron significativas considerando los tres tipos de hábitat (prueba de Kruskal-Wallis:  $H: 48'270$ ;  $p < 0'001$ ) y entre cada dos tipos de hábitat (prueba de la U de Mann-Wihtney;  $p < 0'001$ ) (Tab.10.3). Consideradas las principales familias capturadas en trampas de caída, Buprestidae ofrecieron resultados equivalentes, siendo significativamente más abundantes en el matorral ( $0'27 \pm 0'03$ ) que en los hábitats abiertos ( $0'11 \pm 0'02$ ) o los bosques ( $0'08 \pm 0'02$ ) (Tab.10.3). Sin embargo, los Tenebrionidae presentaron una abundancia media por trampa significativamente mayor en los hábitats abiertos ( $0'37 \pm 0'03$ ) que en el matorral ( $0'20 \pm 0'02$ ) y en los bosques ( $0'11 \pm 0'01$ ) (Tab.10.3), al igual que los Carabidae, cuya mayor abundancia media ocurrió en los hábitats abiertos ( $0'12 \pm 0'02$ ), siendo ésta menor en el matorral ( $0'08 \pm 0'01$ ) y en los bosques ( $0'04 \pm 0'01$ ) (Tab.10.3).

	<b>MAT (a)</b> <b>N=962</b>	<b>BOS (b)</b> <b>N=1158</b>	<b>HAB (c)</b> <b>N=618</b>	<b>H</b>	<b>p</b>
<b>Coleoptera</b>	$1'30 \pm 0'11$ b,c	$0'67 \pm 0'04$ a,c	$1'19 \pm 0'08$ a,b	48'27	<0'001
<b>Tenebrionidae</b>	$0'20 \pm 0'02$ b,c	$0'11 \pm 0'01$ a,c	$0'37 \pm 0'03$ a,b	74'18	<0'001
<b>Carabidae</b>	$0'08 \pm 0'01$ b,c	$0'04 \pm 0'01$ a,c	$0'12 \pm 0'02$ a,b	22'50	<0'001
<b>Buprestidae</b>	$0'27 \pm 0'03$ b,c	$0'08 \pm 0'02$ a,c	$0'11 \pm 0'02$ a,b	45'15	<0'001



**Tabla 10.3.** (Página anterior). Abundancia media por trampa  $\pm$  error estándar para las familias más abundantes de Coleoptera epigeos y para el total de Coleoptera en cada una de las zonas definidas según el tipo de hábitat, y valores de H y p de la prueba de Kruskal-Wallis. Las letras indican las zonas con las que hay diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney ( $p < 0.05$ ). (MAT= matorral; BOS= bosques; HAB= hábitats abiertos).

En cuanto a los Coleoptera del matorral, considerados éstos en conjunto alcanzaron la mayor abundancia en los puntos de muestreo correspondientes a los bosques ( $0.65 \pm 0.04$ ) (Tab.10.4; Fig.10.1), siendo esta abundancia significativamente mayor que en el matorral ( $0.26 \pm 0.02$ ) y que en los hábitats abiertos ( $0.26 \pm 0.05$ ). Las cuatro familias capturadas más abundantemente en las matas presentaron también las mayores abundancias medias en los bosques (Meliridae:  $0.07 \pm 0.01$ ; Curculionidae:  $0.08 \pm 0.01$ ; Chrysomelidae:  $0.08 \pm 0.01$ ; Nitidulidae:  $0.02 \pm 0.003$ ), quedando en todos los casos los hábitats abiertos como los que presentaron la menor abundancia media de coleópteros de estas cuatro familias (Tab.10.4).

	<b>MAT (a)</b> <b>N=1572</b>	<b>BOS (b)</b> <b>N=1220</b>	<b>HAB (c)</b> <b>N=541</b>	<b>H</b>	<b>p</b>
<b>Coleoptera</b>	$0.26 \pm 0.02$ b	$0.65 \pm 0.04$ a,c	$0.26 \pm 0.05$ b	88.57	<0.001
<b>Meliridae</b>	$0.01 \pm 0.002$ b,c	$0.07 \pm 0.01$ a,c	0 a,b	68.87	<0.001
<b>Curculionidae</b>	$0.03 \pm 0.005$ b	$0.08 \pm 0.01$ a,c	$0.03 \pm 0.01$ b	29.25	<0.001
<b>Chrysomelidae</b>	$0.03 \pm 0.01$ b	$0.08 \pm 0.01$ a,c	$0.03 \pm 0.01$ b	13.64	<0.005
<b>Nitidulidae</b>	$0.01 \pm 0.003$ b	$0.02 \pm 0.003$ a,c	0 b	14.65	<0.001

**Tabla 10.4.** Abundancia media por mata  $\pm$  error estándar para las familias más abundantes de Coleoptera en las matas y para el total de Coleoptera en cada una de las zonas definidas según el tipo de hábitat, y valores de H y p de la prueba de Kruskal-Wallis. Las letras indican las zonas con las que hay diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney ( $p < 0.05$ ). (MAT= matorral; BOS= bosques; HAB= hábitats abiertos).

Los Coleoptera coprófilos, por su parte, y considerados en conjunto, fueron significativamente más abundantes en los hábitats abiertos ( $17.13 \pm 4.80$ ) que en los puntos de matorral ( $7.76 \pm 2.59$ ) y de bosque ( $2.07 \pm 0.48$ ) (Tab.10.5; Fig.10.1) sin que entre estos dos últimos tipos de hábitat aparecieran diferencias significativas en las abundancias medias. En las cuatro familias más abundantes de coleópteros capturados en trampas de excremento se alcanzó también el máximo de abundancia en los hábitats abiertos (Scarabaeidae:  $2.26 \pm 0.66$ ; Aphodiidae:  $1.32 \pm 0.34$ ; Histeridae:  $1.21 \pm 0.30$ ; Staphylinidae:  $10.90 \pm 3.90$ ) si bien en Scarabaeidae y en Staphylinidae las diferencias no

fueron significativas, y siendo la abundancia mínima en los bosques para las cuatro familias (Scarabaeidae:  $0'64 \pm 0'19$ ; Aphodiidae:  $0'05 \pm 0'02$ ; Histeridae:  $0'27 \pm 0'09$ ) y Staphylinidae:  $0'95 \pm 0'26$ ). (Tab.10.5).

	<b>MAT (a)</b> <b>N=105</b>	<b>BOS (b)</b> <b>N=86</b>	<b>HAB (c)</b> <b>N=105</b>	<b>H</b>	<b>p</b>
<b>Coleoptera</b>	$7'76 \pm 2'59$ c	$2'07 \pm 0'47$ c	$17'13 \pm 4'80$ a,b	11'77	<0'005
<b>Scarabaeidae</b>	$0'89 \pm 0'32$	$0'64 \pm 0'19$	$2'26 \pm 0'66$	2'62	n.s.
<b>Aphodiidae</b>	$0'38 \pm 0'13$ b,c	$0'05 \pm 0'02$ a,c	$1'32 \pm 0'34$ a,b	30'09	<0'001
<b>Histeridae</b>	$0'76 \pm 0'21$	$0'27 \pm 0'09$ c	$1'21 \pm 0'30$ b	6'88	<0'05
<b>Staphylinidae</b>	$5'31 \pm 2'14$	$0'95 \pm 0'26$	$10'90 \pm 3'90$	2'65	n.s.

**Tabla 10.5.** Abundancia media por trampa (o mata)  $\pm$  error estándar para las familias más abundantes de Coleoptera en cada sustrato, y para el total de Coleoptera en cada uno de ellos en cada una de las zonas definidas según el tipo de hábitat, y valores de H y p de la prueba de Kruskal-Wallis. Las letras indican las zonas con las que hay diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney. (MAT= matorral; BOS= bosques; HAB= hábitats abiertos).

Considerando los distintos tipos de bosque, los coleópteros capturados mediante trampas de caída fueron significativamente más abundantes en los bosques naturales ( $0'93 \pm 0'06$ ) que en los repoblados ( $0'44 \pm 0'05$ ) (Tab.10.6; Fig.10.3), al igual que los coleópteros asociados al matorral, que presentaron una abundancia media significativamente mayor en los bosques naturales ( $1'09 \pm 0'09$ ) que en las repoblaciones ( $0'36 \pm 0'04$ ), mientras que en el caso de los coleópteros coprófilos no hubo diferencias significativas entre los dos tipos de bosques ( $2'27 \pm 1'03$  y  $2'00 \pm 0'53$ , respectivamente). De las familias analizadas separadamente, en las trampas de caída sólo Tenebrionidae fueron significativamente más abundantes en los bosques naturales (Tab.10.6), mientras que en Carabidae las diferencias no llegaron a ser significativas y Buprestidae fueron más abundantes en los bosques de repoblación, aunque de manera no significativa. En el matorral, Chrysomelidae, Meliridae y Nitidulidae presentaron unas abundancias significativamente mayores en los bosques naturales, mientras que no se encontraron diferencias significativas para Curculionidae. No se obtuvieron diferencias significativas en abundancia entre los dos tipos de bosque en ninguna de las familias coprófilas para las que se estudió este aspecto.

	NATURAL	N nat.	REPOBLADO	N rep	U	p
<b>Col. epigeos</b>	0'93±0'06	537	0'44±0'05	621	130135'5	<0'001
<b>Tenebrionidae</b>	0'23±0'03	537	0'01±0'004	621	145857'0	<0'001
<b>Carabidae</b>	0'05±0'01	537	0'03±0'01	621	163964'5	0'099
<b>Buprestidae</b>	0'04±0'01	537	0'11±0'04	621	165721'5	0'561
<b>Col. matorral</b>	1'09±0'09	479	0'36±0'04	741	137224'5	<0'001
<b>Chrysomelidae</b>	0'08±0'01	479	0'04±0'001	741	167569'5	<0'001
<b>Curculionidae</b>	0'07±0'01	479	0'09±0'01	741	177313'5	0'949
<b>Meliridae</b>	0'13±0'02	479	0'04±0'01	741	168375'0	<0'0001
<b>Nitidulidae</b>	0'04±0'01	479	0'00	741	170800'5	<0'0001
<b>Col. excremento</b>	2'27±1'03	22	2'00±0'53	64	651'0	0'54
<b>Staphylinidae</b>	0'68±0'38	22	1'05±0'33	64	665'0	0'599
<b>Histeridae</b>	0'23±0'16	22	0'28±0'12	64	665'0	0'521
<b>Scarabaeidae</b>	1'23±0'63	22	0'44±0'13	64	627'0	0'27
<b>Aphodiidae</b>	0'10±0'06	22	0'03±0'02	64	662'0	0'25

Tabla 10.6. Abundancia media por muestra ± E.S. en bosques naturales y repoblados. Se muestran los valores obtenidos para el total de coleópteros capturados en los tres sustratos y para varias familias, así como el resultado de la prueba de la U de Mann-Wihtney. Las diferencias son significativas para p<0'05.

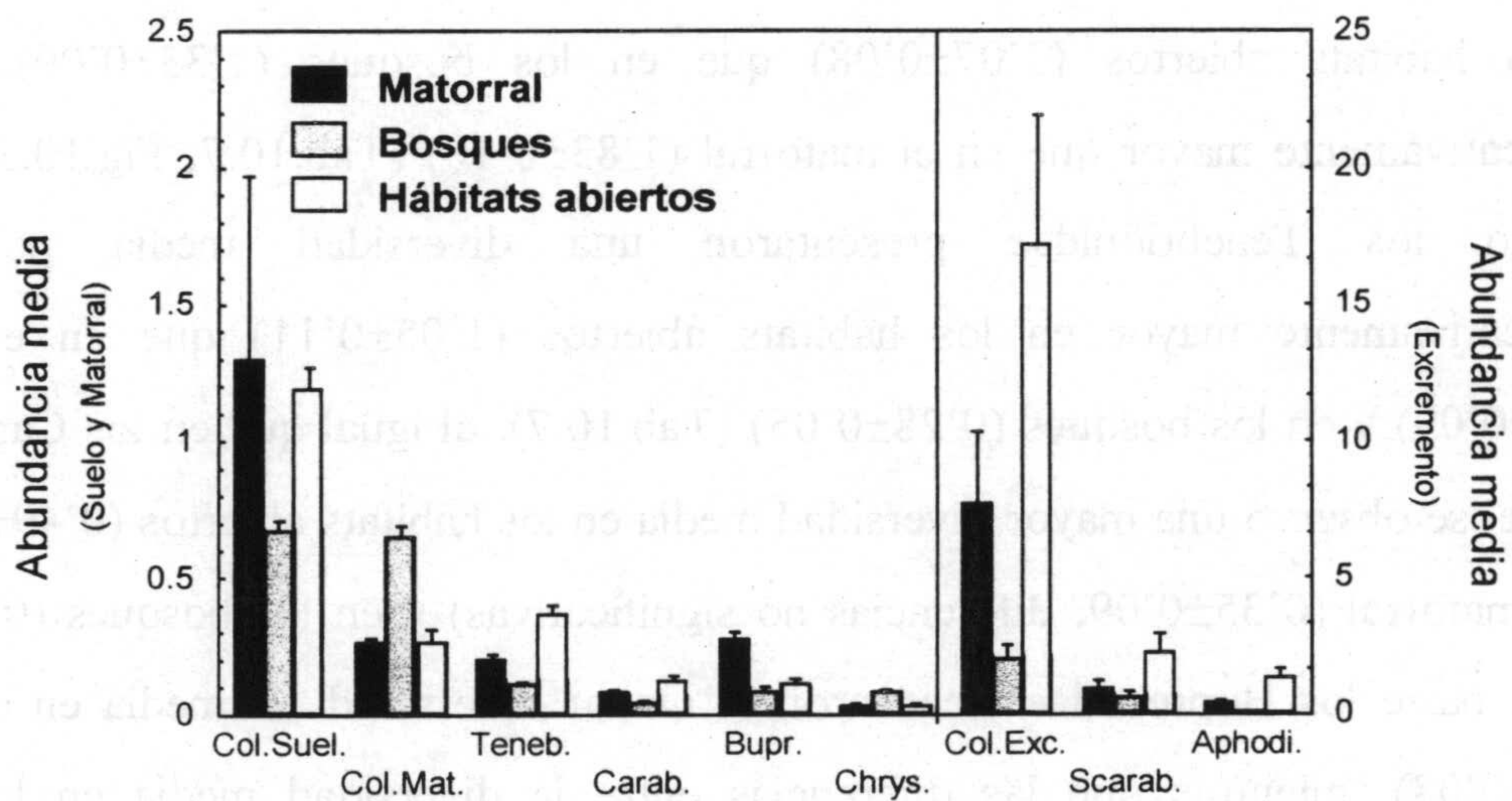
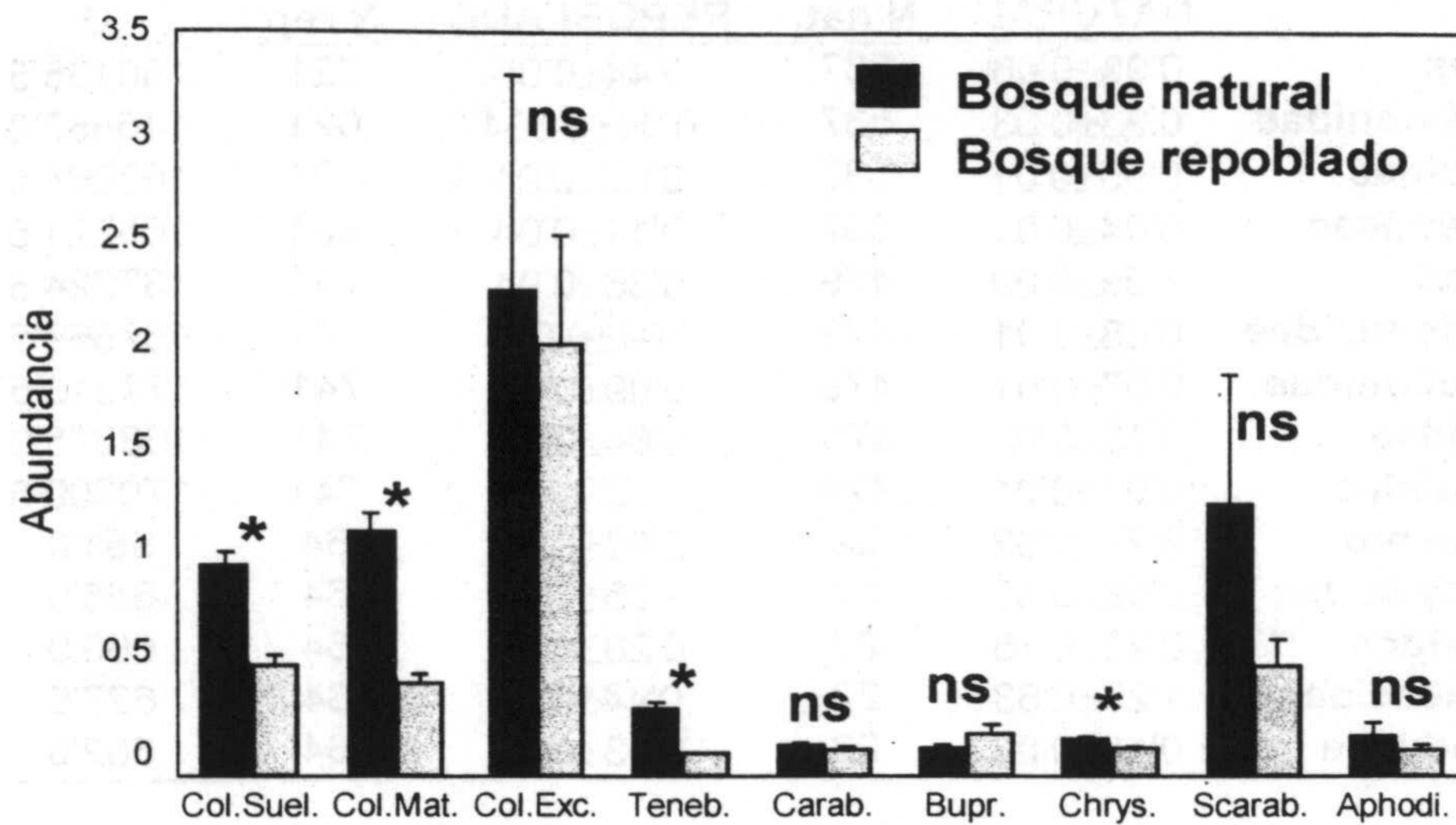


Figura 10.1. Abundancia media por muestra y E.S. para el total de coleópteros en cada sustrato y para distintas familias en cada uno de ellos en diferentes tipos de hábitat. La parte izquierda de la gráfica corresponde a la fauna del suelo y del matorral, mientras que la parte derecha corresponde a la fauna del excremento.



**Figura 10.2.** Abundancia media de los coleópteros de suelo, matorral y excremento, así como de varias familias y error estándar en bosques naturales y repoblados en la Sierra de Baza. \*:  $p < 0.05$ ; ns: diferencias no significativas (Mann-Whitney)

### 10.3.2.2. DIVERSIDAD

La diversidad media acumulada por trampa de caída fue significativamente mayor en los hábitats abiertos ( $2.07 \pm 0.08$ ) que en los bosques ( $1.33 \pm 0.09$ ), pero no significativamente mayor que en el matorral ( $1.83 \pm 0.10$ ) (Tab.10.7; Fig.10.3). En este sustrato los Tenebrionidae presentaron una diversidad media por trampa significativamente mayor en los hábitats abiertos ( $1.05 \pm 0.11$ ) que en el matorral ( $0.57 \pm 0.09$ ) y en los bosques ( $0.28 \pm 0.05$ ) (Tab.10.7), al igual que en los Carabidae, en los que se observó una mayor diversidad media en los hábitats abiertos ( $0.49 \pm 0.09$ ) que en el matorral ( $0.35 \pm 0.09$ , diferencias no significativas) y en los bosques ( $0.13 \pm 0.04$ ); por su parte los Buprestidae alcanzaron la mayor diversidad  $H'$  media en el matorral ( $0.84 \pm 0.08$ ), mientras que las diferencias entre la diversidad media en los hábitats abiertos ( $0.48 \pm 0.11$ ) y los bosques ( $0.26 \pm 0.05$ ) no fueron significativas.

La diversidad media acumulada por mata fue significativamente mayor en los puntos de muestreo de bosque ( $1.03 \pm 0.09$ ) que en los puntos de matorral ( $0.57 \pm 0.07$ ) y de hábitat abierto ( $0.51 \pm 0.11$ ), no siendo significativa la diferencia entre los dos últimos (Tab.10.8; Fig.10.3). De igual modo sucede con Chrysomelidae, cuya diversidad media

acumulada por mata fue mayor en los bosques ( $0'13 \pm 0'04$ ) que en los otros dos tipos de hábitat (matorral:  $0'03 \pm 0'021$ ; hábitats abiertos:  $0'00$ ) (Tab.10.8).

	<b>MAT (a)</b> <b>N=36</b>	<b>BOS (b)</b> <b>N=48</b>	<b>HAB (c)</b> <b>N=24</b>	<b>H</b>	<b>p</b>
<b>Coleoptera</b>	$1'83 \pm 0'10$ b	$1'33 \pm 0'09$ a,c	$2'07 \pm 0'08$ b	23'03	<0'001
<b>Tenebrionidae</b>	$0'57 \pm 0'09$ b,c	$0'28 \pm 0'05$ a,c	$1'05 \pm 0'1$ a,b	26'42	<0'001
<b>Carabidae</b>	$0'35 \pm 0'09$ b	$0'13 \pm 0'04$ a,c	$0'49 \pm 0'09$ b	13'18	<0'05
<b>Buprestidae</b>	$0'84 \pm 0'08$ b,c	$0'26 \pm 0'05$ a	$0'48 \pm 0'11$ a	22'87	<0'001

**Tabla 10.7.** Diversidad  $H'$  acumulada media por trampa  $\pm$  error estándar para diferentes familias de Coleoptera epigeos en cada una de las zonas definidas según el tipo de hábitat, y valores de H y p de la prueba de Kruskal-Wallis. Las letras indican las zonas con las que hay diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney ( $p < 0'05$ ). (MAT= matorral; BOS= bosques; HAB= hábitats abiertos).

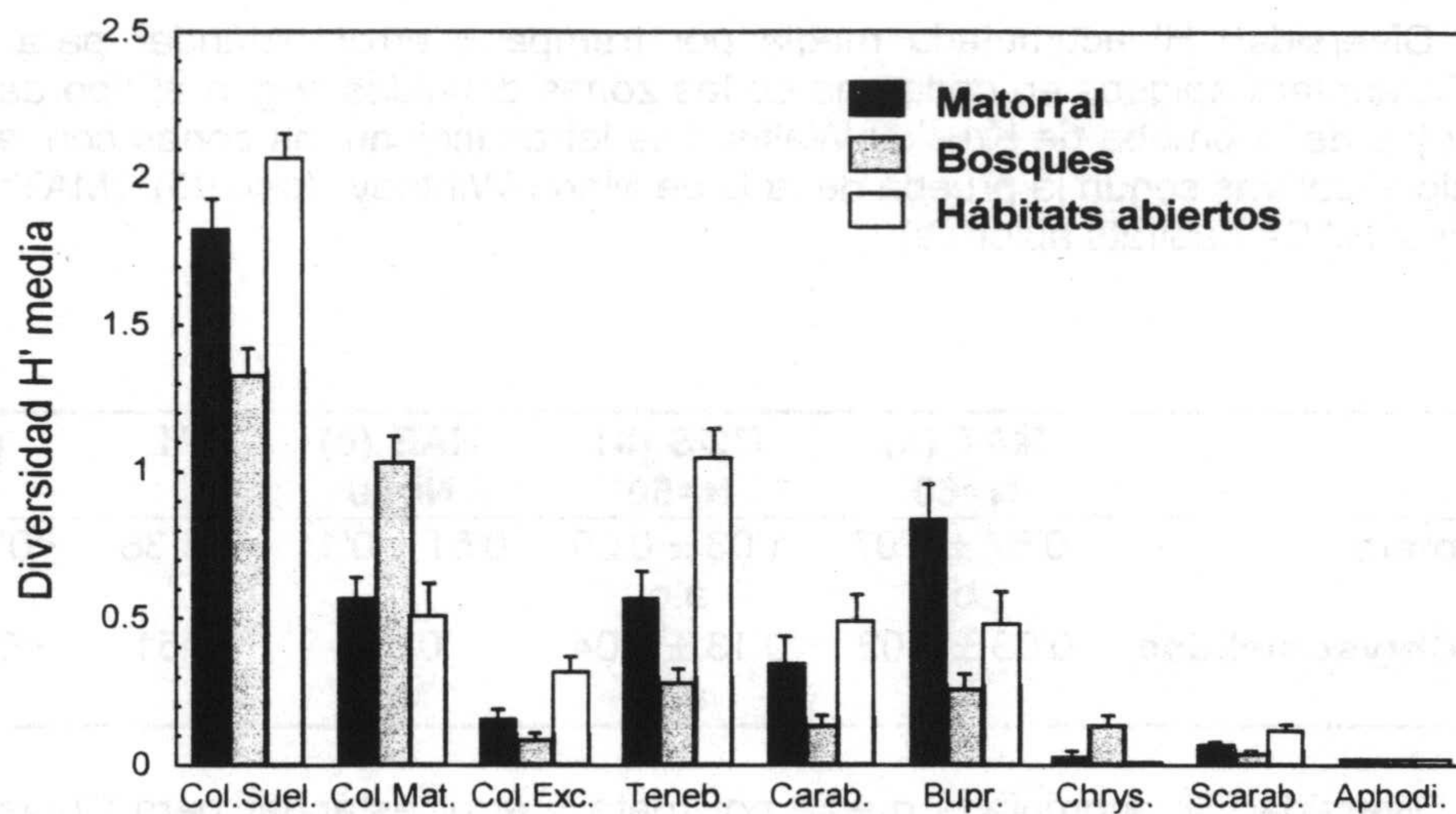
	<b>MAT (a)</b> <b>N=60</b>	<b>BOS (b)</b> <b>N=50</b>	<b>HAB (c)</b> <b>N=20</b>	<b>H</b>	<b>p</b>
<b>Coleoptera</b>	$0'57 \pm 0'07$ b	$1'03 \pm 0'09$ a,c	$0'51 \pm 0'11$ b	14'38	<0'001
<b>Chrysomelidae</b>	$0'03 \pm 0'02$ b	$0'13 \pm 0'04$ a,c	$0'00$ b	6'51	<0'05

**Tabla 10.8.** Diversidad  $H'$  acumulada media por mata  $\pm$  error estándar para Chrysomelidaey total de Coleoptera asociados al matorral en cada una de las zonas definidas según el tipo de hábitat, y valores de H y p de la prueba de Kruskal-Wallis. Las letras indican las zonas con las que hay diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney ( $p < 0'05$ ). (MAT= matorral; BOS= bosques; HAB= hábitats abiertos).

La coleopterofauna coprófila presentó la mayor diversidad media por trampa en los hábitats abiertos ( $0'32 \pm 0'05$ ) (Tab.10.9; Fig.10.3), siendo significativa la diferencia respecto a la diversidad encontrada en los puntos definidos como matorral ( $0'15 \pm 0'03$ ) y como bosques ( $0'09 \pm 0'02$ ); las diferencias entre estos dos últimos tipos de hábitat no fueron significativas (Tab.10.9). Las dos familias de las que se ha estudiado la diversidad, Scarabaeidae y Aphodiidae, presentaron la mayor diversidad media por trampa en los hábitats abiertos ( $0'12 \pm 0'02$  y  $0'02 \pm 0'01$ , respectivamente) (Tab.10.9), y la menor en los bosques ( $0'04 \pm 0'01$  y  $0'013 \pm 0'009$ , respectivamente) (Tab.10.9), pero las diferencias sólo fueron marginalmente significativas entre hábitats abiertos y bosques para Scarabaeidae.

	MAT (a) N=105	BOS (b) N=86	HAB (c) N=105	H	p
<b>Coleoptera</b>	0'15 ± 0'04 c	0'09 ± 0'02 c	0'32 ± 0'05 a,b	13'295	<0'001
<b>Scarabaeidae</b>	0'07 ± 0'01	0'04 ± 0'01	0'12 ± 0'02	3'932	0'140
<b>Aphodiidae</b>	0'014 ± 0'01	0'013 ± 0'009	0'02 ± 0'01	1'592	0'451

**Tabla 10.9.** Diversidad  $H'$  acumulada media por trampa  $\pm$  error estándar para diferentes familias de Coleoptera coprófilos en cada una de las zonas definidas según el tipo de hábitat, y valores de H y p de la prueba de Kruskal-Wallis. Las letras indican las zonas con las que hay diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney ( $p < 0'05$ ). (MAT= matorral; BOS= bosques; HAB= hábitats abiertos).



**Figura 10.3.** Diversidad  $H'$  acumulada media (diversidad media por trampa en el caso del excremento) y E.S. para el total de coleópteros en cada sustrato y para distintas familias en cada uno de ellos en diferentes tipos de hábitat.

Distinguiendo entre los tipos de bosque, las comunidades de suelo y de matorral mostraron una mayor diversidad en los bosques naturales que en los de repoblación (Tab.10.10; Fig.10.4), mientras que no hubo diferencias en el caso de la comunidad coprófila. Por familias en cada sustrato, la diversidad se ve afectada de manera diferente para las tres familias capturadas mediante trampas de caída, y así, mientras que los Tenebrionidae alcanzaron una mayor diversidad en los bosques naturales (Tab.10.10), en Carabidae no hubo diferencias, y Buprestidae fueron más diversos en los bosques de repoblación. Por su parte, Chrysomelidae fueron significativamente más diversos en los bosques naturales y no hubo diferencias en Scarabaeidae y Aphodiidae, si bien estos estuvieron muy escasamente representados en los bosques.

	NATURAL	N nat.	REPOBLADO	N rep.	U	p
Col. epigeos	1'59±0'10	24	1'07±0'14	24	167'5	<0'01
Tenebrionidae	0'53±0'07	24	0'03±0'02	24	83'0	<0'001
Carabidae	0'13±0'06	24	0'12±0'06	24	287'5	0'987
Buprestidae	0'11±0'04	24	0'40±0'09	24	184'5	<0'01
Col. matorral	1'64±0'07	20	0'62±0'10	20	34'5	<0'001
Chrysomelidae	0'32±0'10	20	0'00±0'00	20	195'0	<0'001
Col. excremento	0'15±0'08	22	0'07±0'02	64	667'0	0'490
Scarabaeidae	0'08±0'03	64	0'04±0'01	64	737'0	0'370
Aphodiidae	0'00	64	0'00	64	804'0	0'987

Tabla 10.10. Diversidad H' acumulada media ± E.S. (diversidad media en el caso de la fauna coprófila) en bosques naturales y repoblados. Se muestran los valores obtenidos para el total de coleópteros capturados en los tres sustratos y para varias familias, así como el resultado de la prueba de la U de Mann-Wihtney. Las diferencias son significativas para p<0'05.

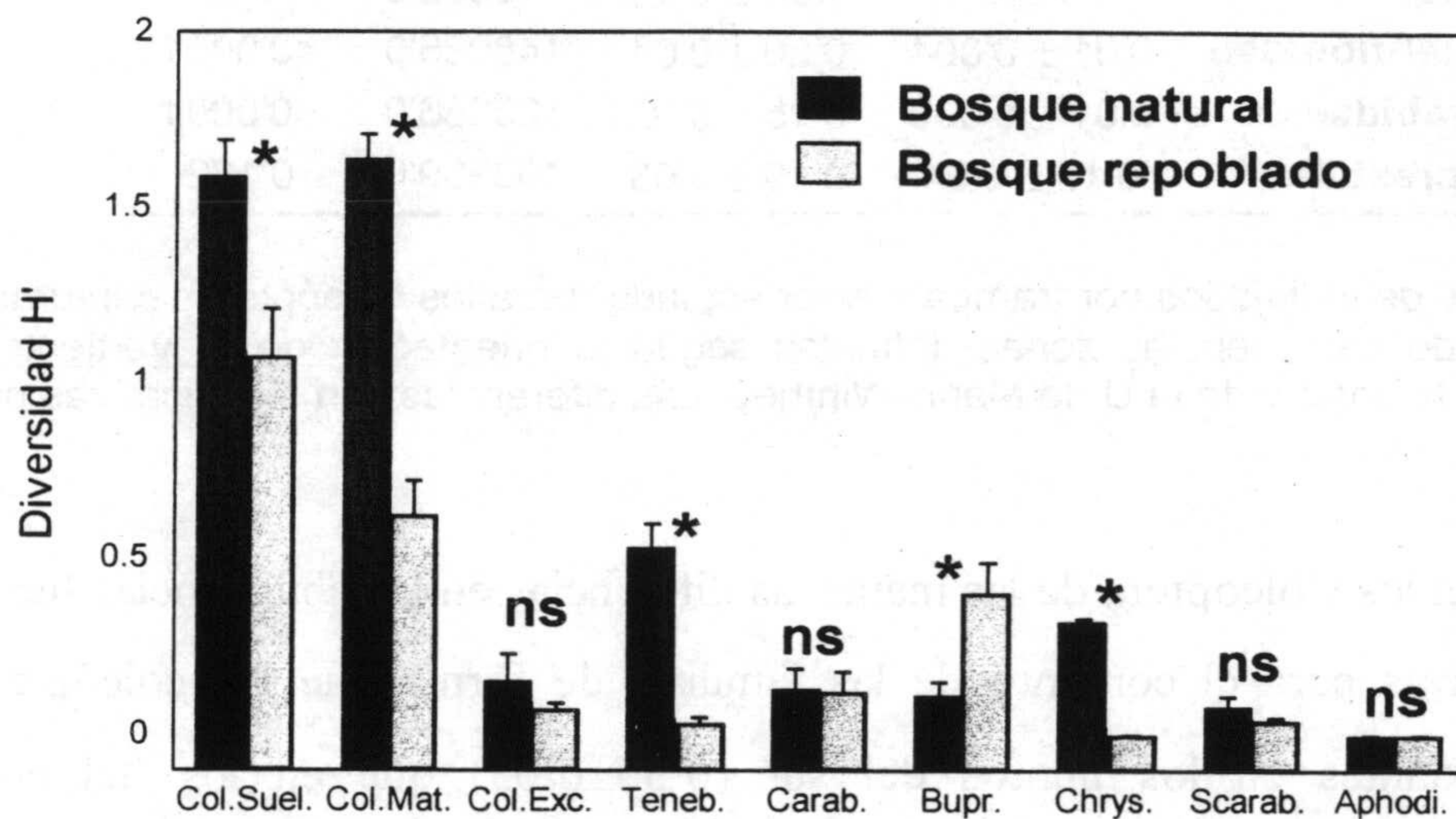


Figura 10.4. Diversidad H' acumulada media (diversidad H' media para la fauna coprófila) y error estándar en bosques naturales y repoblados para los coleópteros de cada sustrato muestreado y para varias familias. \*: p< 0'05; ns: diferencias no significativas (Mann-Whitney).

### 10.3.3. EFECTO DE LA ORIENTACIÓN DE LA VERTIENTE

#### 10.3.3.1. ABUNDANCIA

La orientación de la vertiente pareció ejercer cierta influencia sobre la abundancia de los Coleoptera, por cuanto que en los tres sustratos se detectaron diferencias significativas de tales abundancias (prueba de la U de Mann-Wihtney), tanto referidas a los Coleoptera en general, como a la mayoría de las familias más abundantes en cada sustrato. De este modo, entre los Coleoptera epigeos tomados en conjunto, la mayor abundancia media se alcanzó en los puntos orientados al sur (media 1'68±0'10 E.S.) y la

menor en los puntos de la cara norte ( $0,50 \pm 0,06$ ), siendo estas diferencias significativas según la prueba de la U de Mann-Wihtney ( $p < 0'001$ ) (Tab.10.11; Fig.10.5). Las familias Tenebrionidae y Carabidae fueron igualmente más abundantes de forma significativa en la cara sur de la sierra ( $0'50 \pm 0'04$  y  $0'15 \pm 0'02$ , respectivamente) que en la cara norte ( $0'01 \pm 0'004$  y  $0'01 \pm 0'003$ , respectivamente), mientras que las diferencias en la abundancia de Buprestidae en la vertiente sur ( $0'19 \pm 0'03$ ) y la norte ( $0'17 \pm 0'04$ ) no fueron significativas (Tab.10.11).

	Norte N=626	Sur N=624	U	p
<b>Coleoptera</b>	$0'50 \pm 0'08$	$1'68 \pm 0'10$	115852'0	<0'001
<b>Tenebrionidae</b>	$0'01 \pm 0'004$	$0'50 \pm 0'04$	148086'0	<0'0001
<b>Carabidae</b>	$0'01 \pm 0'003$	$0'15 \pm 0'02$	123086'0	<0'0001
<b>Buprestidae</b>	$0'17 \pm 0'04$	$0'19 \pm 0'03$	463989'0	0'122

**Tabla 10.11.** Medias de individuos por trampa  $\pm$  error estándar para los coleópteros capturados mediante trampas de caída en las zonas definidas según la orientación de la vertiente, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Wihtney. Las diferencias son significativas para  $p < 0'05$ .

En cuanto a los Coleoptera de las matas las diferencias en las abundancias fueron también significativas para el conjunto de las familias, de forma que los coleópteros fueron más abundantes en los puntos del sur ( $0'35 \pm 0'03$ ) que en los del norte ( $0'20 \pm 0'03$ ), también de forma significativa ( $p < 0'001$ ) (Tab.10.12; Fig.10.5). Sin embargo, de las distintas familias analizadas, y aunque en general la abundancia fue mayor en la cara sur, sólo Meliridae presentaron diferencias de abundancia entre ambas vertientes, aunque de manera marginalmente significativa, siendo la abundancia mejor en la cara sur ( $0'01 \pm 0'003$ ) que en la norte ( $0'001 \pm 0'001$ ) (Tab.10.12).

	Norte N=801	Sur N=1073	U	p
<b>Coleoptera</b>	$0'20 \pm 0'02$	$0'35 \pm 0'03$	408952'0	<0'001
<b>Meliridae</b>	$0'001 \pm 0'001$	$0'009 \pm 0'003$	427068'0	0'054
<b>Curculionidae</b>	$0'042 \pm 0'009$	$0'043 \pm 0'007$	426765'0	0'421
<b>Chrysomelidae</b>	$0'005 \pm 0'002$	$0'010 \pm 0'039$	428776'0	0'380
<b>Nitidulidae</b>	$0'004 \pm 0'002$	$0'007 \pm 0'004$	429730'5	0'996

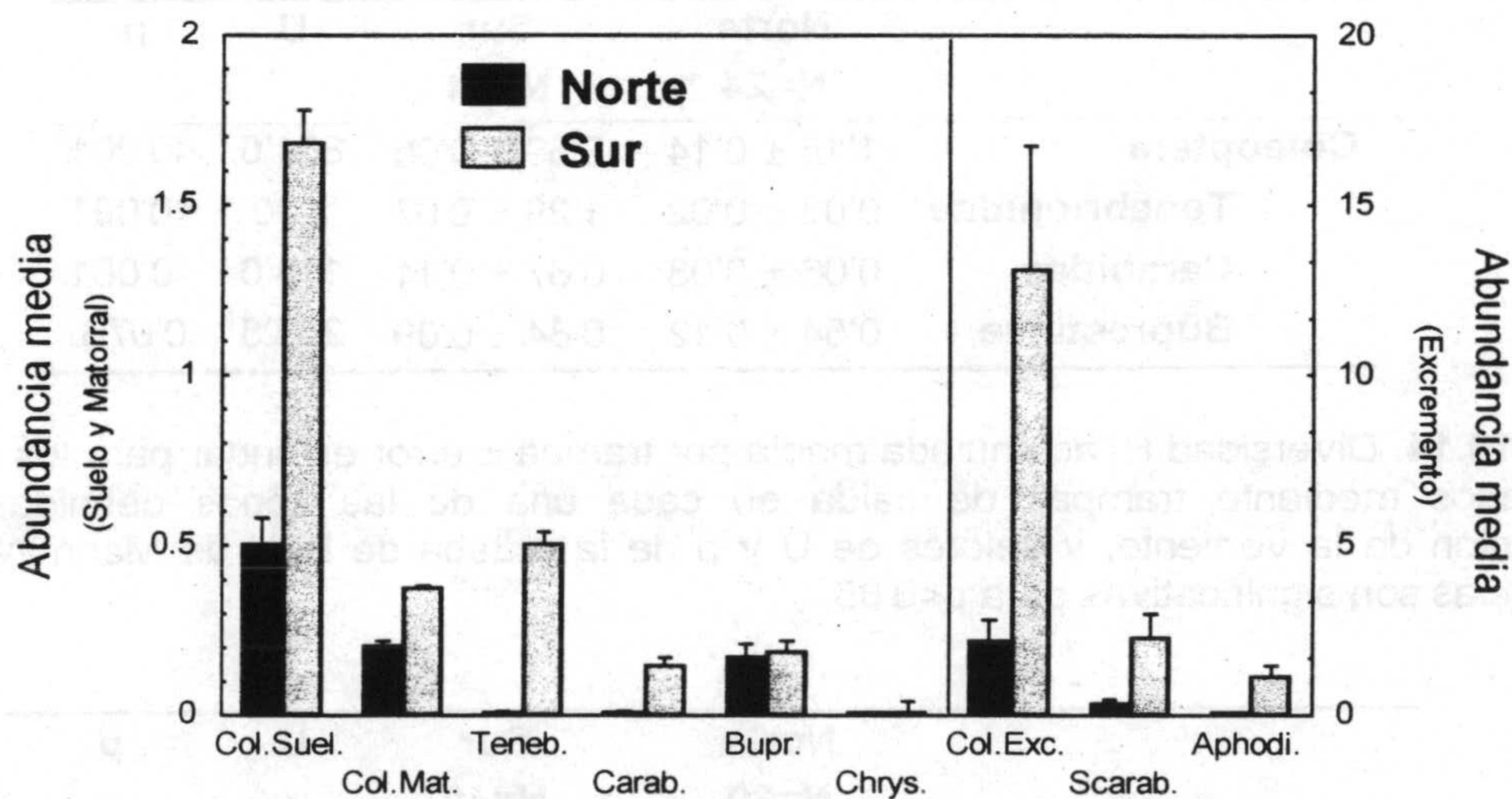
**Tabla 10.12.** Medias de individuos por mata  $\pm$  error estándar para los coleópteros asociados al matorral en las zonas definidas según la orientación de la vertiente, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Wihtney. Las diferencias son significativas para  $p < 0'05$ .



Para los Coleoptera asociados al excremento las diferencias de abundancia media por trampa entre vertientes de la sierra fueron significativas, siendo ésta mayor en los puntos de muestreo orientados al sur ( $13'07 \pm 3'83$ ) que en los orientados al norte ( $2'22 \pm 0'59$  0'341) (Tab.10.13; Fig.10.5). La abundancia fue también significativamente mayor en la vertiente sur para Scarabaeidae ( $2'29 \pm 0'69$ ), Aphodiidae ( $1'11 \pm 0'36$ ) e Histeridae ( $1'41 \pm 0'38$ ), mientras que a pesar de ser más abundantes en la cara sur ( $7'74 \pm 3'19$ ) que en la cara norte ( $0'95 \pm 0'32$ ) las diferencias no fueron significativas para Staphylinidae (Tab.10.13).

	Norte N=64	Sur N=70	U	p
<b>Coleoptera</b>	$2'22 \pm 0'59$	$13'07 \pm 3'66$	1687'0	<0'01
<b>Scarabaeidae</b>	$0'33 \pm 0'12$	$2'29 \pm 0'69$	1835'5	<0'05
<b>Aphodiidae</b>	$0'03 \pm 0'02$	$1'11 \pm 0'36$	1630'0	<0'0001
<b>Histeridae</b>	$0'50 \pm 0'20$	$1'41 \pm 0'38$	1813'0	<0'05
<b>Staphylinidae</b>	$0'95 \pm 0'32$	$7'74 \pm 3'18$	2133'0	0'548

**Tabla 10.13.** Medias de individuos por trampa  $\pm$  error estándar para los coleópteros asociados al excremento en las zonas definidas según la orientación de la vertiente, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Whitney. Las diferencias son significativas para  $p < 0'05$ .



**Figura 10.5.** Abundancia media por muestra y error estándar para el total de coleópteros en cada sustrato y para distintas familias en cada uno de ellos en cada una de las vertientes. La parte izquierda de la gráfica corresponde a la fauna del suelo y del matorral, mientras que la parte derecha corresponde a la fauna del excremento. \*:  $p < 0'05$ ; ns: diferencias no significativas (Mann-Whitney).

### 10.3.3.2.DIVERSIDAD

Los coleópteros epigeos considerados en conjunto presentaron una diversidad  $H'$  media significativamente mayor en la cara sur de la Sierra de Baza ( $2'39 \pm 0'06$  E.S.) que en la cara norte ( $1'15 \pm 0'14$ ) (Tab.10.14; Fig.10.6). Del mismo modo la abundancia es significativamente mayor en la vertiente sur en los casos de Tenebrionidae ( $1'29 \pm 0'07$  en la cara sur frente a  $0'03 \pm 0'02$  en la cara norte) y Carabidae ( $0'67 \pm 0'11$  en el sur frente a  $0'06 \pm 0'03$  en el norte), mientras que en los Buprestidae las diferencias entre la diversidad en la cara sur ( $0'84 \pm 0'09$ ) y la norte ( $0'54 \pm 0'12$ ) no fueron significativas (Tab.10.14).

Los Coleoptera del matorral, tratados en conjunto, mostraron una diversidad  $H'$  acumulada media significativamente mayor en los puntos orientados al sur ( $0'79 \pm 0'09$ ) que en los orientados al norte ( $0'30 \pm 0'08$ ) (Tab.10.15; Fig.10.6), al igual que ocurrió con los Chrysomelidae, más diversos en el sur ( $0'03 \pm 0'02$ ) que en el norte ( $0'001 \pm 0'002$ ) (Tab.10.15).

	Norte N=24	Sur N=24	U	p
<b>Coleoptera</b>	$1'15 \pm 0'14$	$2'39 \pm 0'06$	861'0	<0'001
<b>Tenebrionidae</b>	$0'03 \pm 0'02$	$1'29 \pm 0'07$	1'00	<0'001
<b>Carabidae</b>	$0'06 \pm 0'03$	$0'67 \pm 0'11$	114'0	<0'001
<b>Buprestidae</b>	$0'54 \pm 0'12$	$0'84 \pm 0'09$	203'5	0'076

**Tabla 10.14.** Diversidad  $H'$  acumulada media por trampa  $\pm$  error estándar para los coleópteros capturados mediante trampas de caída en cada una de las zonas definidas según la orientación de la vertiente, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Wihtney. Las diferencias son significativas para  $p < 0'05$ .

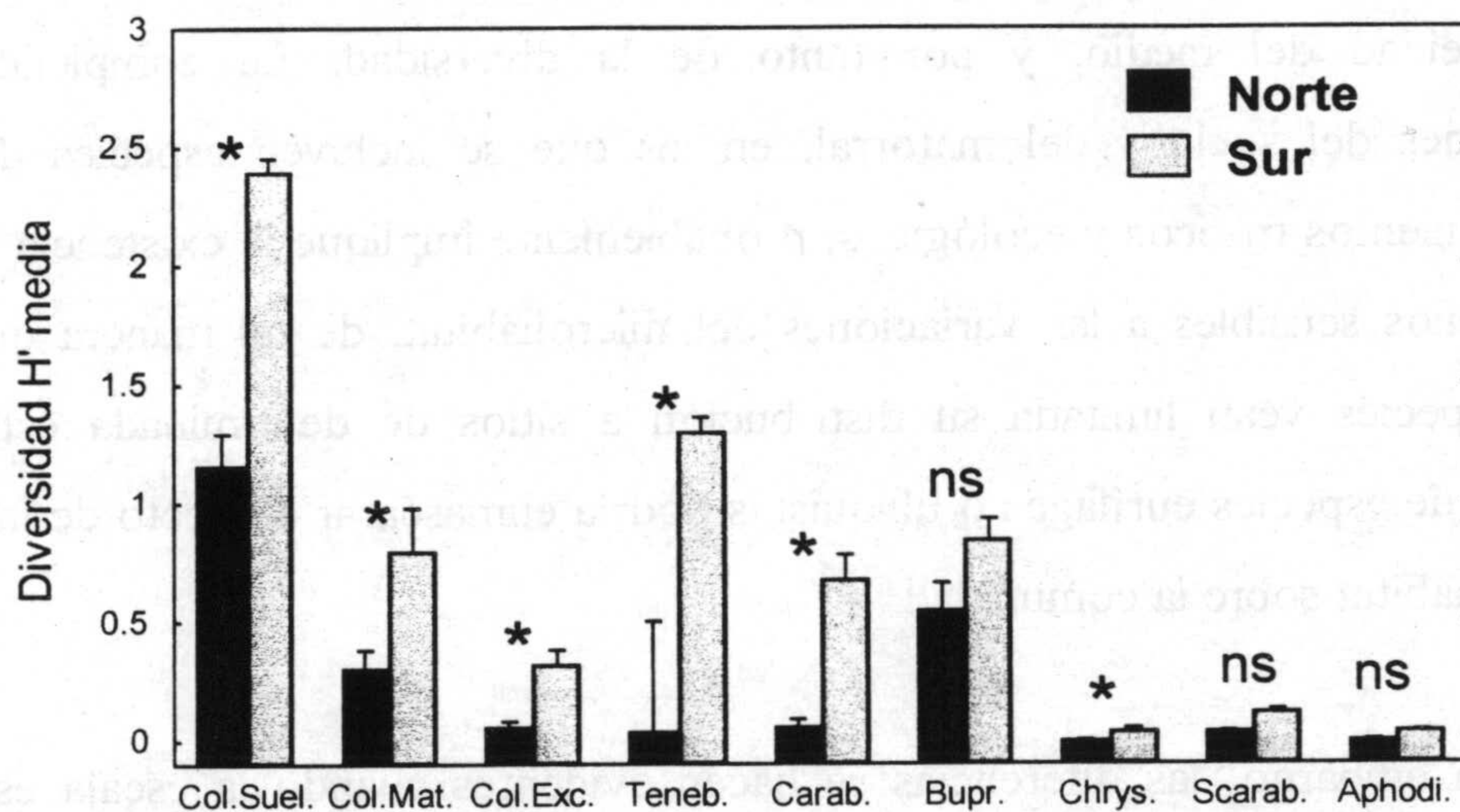
	Norte N=30	Sur N=40	U	p
<b>Coleoptera</b>	$0'30 \pm 0'08$	$0'79 \pm 0'09$	10'0	<0'001
<b>Chrysomelidae</b>	$0'001 \pm 0'002$	$0'03 \pm 0'02$	195'0	<0'001

**Tabla 10.15.** Diversidad  $H'$  acumulada media por mata  $\pm$  error estándar para los coleópteros asociados al matorral en cada una de las zonas definidas según la orientación de la vertiente, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Wihtney. Las diferencias son significativas para  $p < 0'05$ .

La diversidad media por trampa para el total de coleópteros coprófilos fue significativamente mayor en los puntos de la cara sur ( $0.32 \pm 0.06$ ) que en los de la cara norte ( $0.06 \pm 0.02$ ) (Tab.10.16; Fig.10.6), y aunque la misma tendencia se observó en las familias Scarabaeidae y Aphodiidae, las diferencias en estos casos fueron sólo marginalmente significativas (Tab.10.16).

	Norte N=64	Sur N=70	U	p
<b>Coleoptera</b>	$0.06 \pm 0.02$	$0.32 \pm 0.06$	4993.0	<0.001
<b>Scarabaeidae</b>	$0.03 \pm 0.01$	$0.12 \pm 0.02$	2183.0	0.059
<b>Aphodiidae</b>	$0.001 \pm 0.002$	$0.023 \pm 0.012$	2732.5	0.063

**Tabla 10.16.** Diversidad  $H'$  media por trampa  $\pm$  error estándar para los coleópteros asociados al excremento en cada una de las zonas definidas según la orientación de la vertiente, y valores de U y p de la prueba de la U de Mann-Whitney. Las diferencias son significativas para  $p < 0.05$ .



**Figura 10.6.** Diversidad  $H'$  acumulada media (diversidad media por trampa en el caso del excremento) y error estándar para el total de coleópteros en cada sustrato y para distintas familias en cada uno de ellos en cada una de las vertientes. \*:  $p < 0.05$ ; ns: diferencias no significativas (Mann-Whitney).

## 10.4.DISCUSIÓN

La respuesta de las poblaciones de artrópodos en general, y de insectos en particular frente a la heterogeneidad ambiental es por lo general muy compleja y

diferente para los distintos grupos implicados, pero es habitual un incremento de la diversidad de artrópodos asociado con el aumento de complejidad estructural del hábitat, como una respuesta inmediata a la diversificación de recursos que supone una mayor heterogeneidad (Greenslade, 1964; McCoy, 1986; Baguette & Gérard, 1993; Baz & García Boyero, 1995; Greenberg & Mcgrane, 1996; Abensperg-Traun *et al.*, 1996). En nuestro estudio la escala espacial parece determinante cuando estudiamos la relación entre abundancia y diversidad de coleópteros epigeos y del matorral con las características estructurales del hábitat. A escala local, nuestro estudio no ha demostrado ninguna relación clara entre la estructura del hábitat y la abundancia o diversidad totales de coleópteros epigeos, mientras que los coleópteros del matorral fueron más abundantes en las estaciones de muestreo con mayor cobertura. Sorprendentemente, la complejidad vertical de la vegetación no parece afectar a la abundancia ni a la diversidad de coleópteros de estas dos comunidades, a pesar de que, como hemos dicho, esta característica del hábitat es un factor habitualmente crucial para el aumento de la heterogeneidad del medio, y por tanto de la diversidad. La complejidad de las comunidades del suelo y del matorral, en las que se incluyen especies de variados comportamientos tróficos y ecológicos, probablemente implique la existencia de taxones más o menos sensibles a las variaciones del microhábitat, de tal manera que, aunque ciertas especies vean limitada su distribución a sitios de determinada estructura, la existencia de especies eurífagas o ubiquestas podría enmascarar el efecto de la estructura del microhábitat sobre la comunidad.

Sin embargo, las diferencias se hacen evidentes cuando la escala espacial que consideramos es el macrohábitat. El tipo de formación vegetal representa un importante papel en la distribución de los coleópteros epigeos y del matorral, afectando de una manera diferente a ambas comunidades. Los coleópteros del suelo son más abundantes en los hábitats de matorral, y más diversos tanto en éstos como en los hábitats abiertos, mientras que los coleópteros de las matas alcanzaron máximos de abundancia y diversidad en los bosques. La explicación de por qué en los coleópteros epigeos el mínimo, tanto de abundancia como de diversidad, se da en los bosques es difícil. En primer lugar, debemos considerar que buena parte de las capturas efectuadas mediante trampas de caída correspondieron a grupos que suelen estar adaptados a ambientes más extremos que los que suelen encontrar en bosques. Los Tenebrionidae, por ejemplo,

fueron particularmente abundantes en las zonas preestepáricas de la sierra, constituyendo una importante fracción del total de capturas, encontrándose asimismo bastante diversificados en esas áreas. Por otra parte, entre las capturas mediante trampas de caída cobreron una inusitada importancia grupos como Buprestidae, no epigeos sino ligados al matorral (véanse las consideraciones sobre este aspecto en el capítulo 5). El resultado es que estos insectos podrían haber contribuido a unas mayores abundancia y diversidad en aquellos biotopos en los que la cobertura de matorral se torna importante. No hay que olvidar, por otro lado, que en los hábitats de bosque la elevada proporción de suelo ocupado por hojarasca proveniente de los árboles implica que buena parte del suelo está ocupado por materia orgánica muerta, mientras que la mayor proporción de materia vegetal viva se encuentra bastante alejada del suelo. La hojarasca puede ser consumida sólo por organismos especializados, pero es un recurso no aprovechable para multitud de otras especies, de tal modo que es posible que este sea un factor limitante para el asentamiento en los bosques de una comunidad epigea abundante y diversa. Hay que considerar, por último, la posibilidad de que una gran cantidad de hojarasca constituya un obstáculo que disminuya la capacidad de movimientos de coleópteros epigeos, disminuyéndose así también la probabilidad de intercepción por parte de las trampas. En tal caso la menor abundancia y diversidad en los bosques podría tratarse, al menos en parte, de un efecto del muestreo.

Factores semejantes a los aludidos hasta aquí podrían haber favorecido el que en los bosques los coleópteros ligados al matorral lleguen a ser más abundantes y diversos que en los otros tipos de hábitat. La concentración de la mayor parte de la materia vegetal viva por encima del suelo podría llevar a ciertos grupos no ligados habitualmente a las matas a alimentarse en ellas, sumándose a la comunidad típica de este sustrato, e incrementando así la abundancia y la diversidad (en este punto hay que señalar que las matas en los bosques han proporcionado capturas esporádicas de grupos típicamente epigeos como Tenebrionidae y Carabidae).

Un aspecto a destacar en las faunas del suelo y del matorral es que en el conjunto de ambas comunidades, la abundancia y la diversidad fueron mayores en aquellos bosques que conservan más características de las formaciones boscosas autóctonas que en aquellos que provienen de repoblaciones con otras especies de pino, a pesar de ser

UNIVERSIDAD DE GRANADA

26 OCT. 1998

COMISIONE DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS

estas últimas relativamente antiguas. Habitualmente los bosques maduros albergan elementos faunísticos propios, en el seno de comunidades más o menos estables y aprovechando la multitud de nichos ecológicos que ofrece un ambiente en el que el sotobosque está desarrollado y existen numerosos elementos, como troncos muertos, que contribuyen a aumentar la complejidad del medio (Niemelä, 1990, 1996). La desaparición de tales bosques conlleva la pérdida de local de especies propias de un estado maduro del bosque, y la sustitución de esos bosques por otros repoblados artificialmente con especies por lo general no adecuadas, y en las que el sotobosque está muy reducido, en primer término disminuye la complejidad y favorece el establecimiento de poblaciones de especies ubiquistas y generalistas que se desarrollan adecuadamente en las nuevas condiciones. El resultado total es una disminución local de la diversidad, que es lo que parece reflejarse con claridad a partir de nuestros resultados, aunque para algunos grupos concretos no se observaran diferencias apreciables. Este hecho es más relevante si tenemos en cuenta la enorme área que en la Sierra de Baza ocupan los pinares de repoblación.

Un tratamiento aparte merece la fauna coprófila, puesto que en este caso nos encontramos ante un conjunto de especies entre las que existe taxones de una amplia gama de requerimientos tróficos, que van desde los organismos estrictamente coprófagos hasta los depredadores o saprófagos, pero con una diferencia esencial respecto a la fauna del suelo y del matorral, como es que dependen, en último término, del mismo recurso, el excremento, cuyo estado ha de marcar necesariamente la cantidad y calidad de los organismos que lo habitan. A su vez el estado del excremento, y por tanto su potencial ocupación, depende, además del uso que los organismos hacen de él (Anderson & Coe (1974; Lobo, 1991), de las condiciones externas, viéndose muy afectado por la temperatura, la humedad o la naturaleza del suelo entre otros factores (Landin, 1967; Koskela, 1972; Ávila & Fernández-Sigler, 1988; Sánchez-Piñero & Ávila, 1991; Sowig & Wassmer, 1994). La estructura del hábitat claramente influye sobre el microclima en el que se localiza el recurso excremento (Koskela & Hanski, 1977), por lo que es de suponer que influya de igual manera sobre la comunidad de organismos coprófilos. En este sentido, la base sobre la que se localiza el excremento es fundamental para su posterior evolución física: un suelo arenoso y seco absorberá humedad de las boñigas mucho más rápidamente que otro más húmedo, y los organismos verán limitada su

capacidad para usarlo eficazmente. En nuestro estudio se ha encontrado una correlación positiva marginalmente significativa entre la cobertura de vegetación herbácea y la abundancia y diversidad de coleópteros coprófilos, puesto que un sustrato rico en vegetación herbácea es capaz de retener más humedad y evitar una degradación rápida del excremento.

Por otra parte, la fauna coprófila en general está eficientemente adaptada para la localización olfativa del recurso, actuando las partículas de excremento diluidas en el aire como estímulo para el vuelo hacia la fuente. Tales partículas se dispersan mejor en medios abiertos, sin obstáculos que frenen la transmisión de olores, por lo tanto es de suponer que un hábitat más o menos abierto sea mejor para las especies coprófagas que un hábitat más cerrado (Lumaret, 1983). Por este motivo en la Sierra de Baza hemos encontrado una correlación negativa entre la complejidad vertical de la vegetación (que podría equipararse al número de obstáculos) y la abundancia y riqueza de especies coprófilas. Si la transmisión de olores es impedida por la vegetación, entonces será menor, por término medio, el número de individuos que sean capaces de llegar al excremento en el breve período de tiempo en el que éste está disponible para ser utilizado como alimento o como sustrato para la nidificación.

A una escala mayor, el macrohábitat refleja estas diferencias, de modo que los bosques, unos medios más cerrados estructuralmente, son los menos adecuados para la fauna coprófila, siendo los espacios abiertos aquellos en los que la abundancia y diversidad de coleópteros asociados a los excrementos de herbívoro son menores.

Todas las características del hábitat discutidas hasta aquí, desde la cobertura vegetal hasta la complejidad vertical de la vegetación o el tipo de hábitat entendido a una mayor escala, probablemente estén en gran parte determinadas por otros condicionantes estructurales a escala paisajística. La orientación de la vertiente (junto con la altitud, discutida en el capítulo anterior) parece ser un factor clave en la abundancia y diversidad de coleópteros en la Sierra de Baza. La vertiente sur alberga a unas comunidades de coleópteros más abundantes y más diversas que la vertiente norte, siendo esa tendencia común a los tres sustratos muestreados y a buena parte de las familias estudiadas. Condicionantes climáticos deben actuar para producir ese efecto, principalmente la

temperatura, lo que favorece el que a intervalos de altitud semejantes, las comunidades vegetales a una y otra vertiente sean distintas, incluso encuadradas en pisos bioclimáticos diferentes (Gómez-Mercado & Valle-Tendero, 1988). Parece razonable pensar que tales condiciones macroambientales generen posibilidades para la existencia de diferentes tipos de comunidades vegetales que serán adecuadas para comunidades entomológicas cualitativa y cuantitativamente distintas. Por lo tanto, las condiciones ambientales a gran escala (léase características orográficas, como altitud y orientación) son responsables indirectas de la composición y variaciones de diversidad de las comunidades de coleópteros, actuando, sin embargo las características locales en cuanto a vegetación, como responsables directas de las variaciones en las comunidades de coleópteros. En cualquier caso, la diferente respuesta de las especies de coleópteros a las características del hábitat sin duda actúan como un factor generador de reemplazamiento faunístico entre las grandes unidades paisajísticas, y por tanto de diversidad regional.

### **Implicaciones para la conservación**

La heterogeneidad del hábitat es uno de los factores determinantes de la diversidad biológica que está presente en un área concreta a escala paisajística, puesto que la inclusión de distintos hábitats en un área implica la existencia de grupos de especies o comunidades variadas y distintas en cada hábitat (Huston, 1994). Ya vimos en anteriores capítulos cómo la heterogeneidad ambiental del conjunto de la Sierra de Baza favorecía un elevado grado de  $\beta$ -diversidad que contribuía de un modo notable a la diversidad total de la sierra. Como hemos ido viendo a lo largo de este capítulo, las características estructurales del hábitat, así como su fisionomía a escala de macrohábitat, constituyen elementos muy importantes para la distribución de las comunidades de coleópteros en la Sierra de Baza, de un modo tal que las tres comunidades de coleópteros estudiadas (del suelo, del matorral y del excremento) responden de maneras diferentes ante la existencia de grandes y diferentes unidades estructurales del hábitat, observándose cómo distintas unidades paisajísticas son más favorables para determinadas comunidades, por lo que buena parte de la diversidad de coleópteros está probablemente generada y mantenida por la existencia de zonas de matorral, de bosques y de zonas abiertas, aunque distintas familias pueden verse afectadas de maneras diferentes en el seno de cada una de las comunidades. La diversidad de paisajes vegetales que podemos



encontrar en la Sierra de Baza es algo típico de la cuenca mediterránea, en la que el grado de heterogeneidad ambiental es muy elevado, y lo que es más importante, es enormemente variado en distintas regiones, debido a diferentes factores antropogénicos que han actuado diferentemente en la región durante milenios, lo que ha ocasionado que las comunidades vegetales climáticas estén virtualmente ausentes en extensas áreas mediterráneas, habiendo sido sustituidas por un conjunto heterogéneo de estadios sucesionales que son enormemente variados localmente (Mooney, 1988). Es este mosaico de formaciones vegetales el que favorece la enorme diversidad florística de la cuenca mediterránea (Mooney, 1988), caracterizada por un elevadísimo grado de endemismo (Mittermeier *et al.*, 1998). El mantenimiento eficaz de un elevado grado de heterogeneidad ambiental en la Sierra de Baza, que incluya a distintas series vegetales, desde prados abiertos hasta distintas comunidades de matorral y bosque autóctono, debe ser parte fundamental de una política de conservación de la diversidad de coleópteros de la Sierra de Baza.

Esta evidencia está claramente en contraste con una de las prácticas de manejo más frecuentes en los ambientes mediterráneos, y de la que la Sierra de Baza es un claro ejemplo, que es la reforestación de extensas áreas con especies arbóreas de rápido crecimiento (e.g.: pinos), técnica utilizada ampliamente hace varios decenios y que parecía en desuso. Sin embargo, en el momento de redactar esta memoria (agosto de 1998), amplias zonas de matorral están siendo aterrizadas en la vertiente sur de la Sierra de Baza y replantadas con pinos. Los principales efectos perniciosos para la diversidad entomológica asociados con estas prácticas son los de disminuir la heterogeneidad ambiental, estructural e incluso genéticamente (Franklin, 1988) (que es fundamental como fuente de diversidad beta) así como crear masas boscosas en las que la diversidad de coleópteros, y probablemente de otros artrópodos, es sensiblemente menor que en las formaciones arbóreas primitivas. El efecto combinado de estas circunstancias puede conllevar drásticas consecuencias para la diversidad a escala paisajística en la Sierra de Baza y en otras zonas similares, que es precisamente lo contrario de lo que se pretende con la designación de zonas naturales protegidas.

Aunque aún sin cuantificar, indicios razonables extraídos a partir de estudios como los de Sánchez-Piñero (1994) y González-Megías (en prep.), además de la

presente memoria, nos hacen suponer un carácter enormemente heterogéneo en las comunidades de Coleoptera en un área geográfica sumamente heterogénea como es el sureste ibérico entendido como unidad geográfica, por lo que es razonable pensar que estudios encaminados a dilucidar las causas y las variaciones de la biodiversidad en distintas zonas del sureste ibérico podrían integrarse para desarrollar técnicas eficientes y factibles para la conservación de la mayor parte de la diversidad, probablemente mediante la creación de una red coherente de espacios naturales protegidos, eventualmente comunicados mediante corredores. Todo esto sin menoscabar una actividad fundamental de en toda práctica de conservación, como es el estudio profundo de los factores ecológicos que afectan a cada una de las especies o poblaciones concretas, para lo cual los estudios taxonómicos y sistemáticos, a pesar de que últimamente son incomprensiblemente denostados, son absolutamente fundamentales.

# **CONCLUSIONES**

CONFIDENTIAL

Los resultados obtenidos en este trabajo nos han permitido extraer las siguientes conclusiones de carácter general:

### **EN CUANTO A LA COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE COLEÓPTEROS**

**PRIMERA.** Los coleópteros son uno de los grupos dominantes en las comunidades de artrópodos de la Sierra de Baza, tanto en la fauna epigea, como en la del matorral, en la comunidad coprófila y bajo piedras. Su importancia es elevada en cuanto a su abundancia, pero son especialmente preponderantes en lo que se refiere a biomasa, aspecto en el que representan la principal fracción de todo el peso seco de los artrópodos.

**SEGUNDA.** La comunidad de coleópteros de la Sierra de Baza está dominada por Tenebrionidae, Carabidae, Curculionidae, Buprestidae, Staphylinidae, Cocinellidae, Meliridae, Chrysomelidae, Scarabaeidae, Histeridae y Aphodiidae, que se mostraron relativamente abundantes en los diferentes sustratos estudiados. Otras numerosas familias aparecieron con abundancias mucho menores.

**TERCERA.** En general, el fuerte carácter mediterráneo de la Sierra de Baza determina la dominancia de los elementos faunísticos de gravitación mediterránea en sentido amplio. Sin embargo, la situación geográfica de la sierra y su heterogeneidad ambiental favorecen la mezcla de elementos tanto xerófilos como higrófilos, y tanto termófilos como criófilos, proporcionando al conjunto de la coleopterofauna de la Sierra de Baza un marcado carácter propio.

**CUARTA.** El grado de endemidad de elementos faunísticos ibéricos o del sureste ibérico es elevado, especialmente entre los Tenebrionidae, principal fracción de la coleopterofauna epigea, y cuyas especies fueron todas, a lo sumo, de distribución bético-rifeña, siendo más de la mitad de las especies endémicas del sureste ibérico.

## EN CUANTO A LA VARIABILIDAD DE LAS COMUNIDADES

**PRIMERA.** El marcado carácter mediterráneo de la Sierra de Baza, caracterizada por inviernos fríos y veranos cálidos y secos, favorece que los coleópteros sean de presencia fundamentalmente primaveral, apareciendo en las épocas más favorables tanto de temperatura, como de humedad y de producción vegetal. Las variaciones temporales de diversidad y de abundancia parecen estar determinadas por los mismos condicionantes ambientales tanto en la fauna epigea, como en la del matorral y del excremento, siendo únicamente las de los coleópteros ligados al matorral las que aparecen más relacionadas con los ciclos de desarrollo vegetal. A pesar de la tendencia general, existen numerosas particularidades, pudiendo encontrarse múltiples patrones de variación temporal entre los distintos grupos de coleópteros. La variabilidad interanual afecta de manera diferente a las distintas comunidades y grupos de coleópteros implicados, tanto en los patrones de variación temporal, como en las diferencias en abundancia y diversidad entre años.

**SEGUNDA.** La diversidad de coleópteros a escala paisajística en la Sierra de Baza es una consecuencia directa de la heterogeneidad ambiental, siendo generada por la existencia conjunta de paisajes y formaciones vegetales diferentes. Las diferentes condiciones en cada uno de esos paisajes y formaciones genera patrones de reemplazamiento faunístico, actuando como una fuente de diversidad a escala paisajística.

**TERCERA.** A escala local, un importante factor que genera diversidad es la heterogeneidad del sustrato. Las distintas especies vegetales muestreadas en la Sierra de Baza soportan a especies de coleópteros distintas, siendo además importantes las diferencias en abundancia y diversidad entre especies vegetales. Por otra parte, la comunidad de coleópteros coprófilos es diferente en cada uno de los tipos de excremento. La existencia de especies exclusivas de cada uno de los tipos de excremento otorga a este hecho un importante papel como fuente de diversidad local.

**CUARTA.** La abundancia y diversidad de Coleoptera no se correlacionan de forma clara con la altitud, aunque existe una tendencia al aumento de ambos parámetros con el incremento de

altitud. Al mismo tiempo, en la Sierra de Baza el grado de reemplazamiento de taxones entre los distintos puntos de muestreo, situados en un gradiente altitudinal, es muy alto, lo que se traduce también en importantes diferencias en las abundancias relativas de las diferentes familias a diferentes altitudes. Sin embargo, la altitud por sí misma difícilmente explica las diferentes dinámicas de distribución espacial, siendo necesario el concurso de otros factores distintos, como la naturaleza del sustrato o el tipo de hábitat.

**QUINTA.** Las diferencias en la estructura del macrohábitat, ocasionadas por las diferencias en la orientación de la vertiente y en la formación vegetal dominante, son fundamentales para las variaciones de diversidad de las comunidades de coleópteros. Las comunidades son más abundantes y diversas en la vertiente sur que en la norte en todos los casos. Sin embargo, cada una de las comunidades estudiadas son más abundantes o diversas en alguno de los tres tipos de formación vegetal definidos: la comunidad epigea en las zonas de matorral, la comunidad de coleópteros asociados al matorral en los bosques, y la comunidad coprófila en el matorral. Por lo tanto, la existencia de unidades estructurales del hábitat a escala paisajística favorece una mayor diversidad regional al ser cada una de ellas adecuada para un conjunto de especies diferente.

**SEXTA.** Los pinares de repoblación fueron los bosques que menor diversidad de coleópteros albergaron en todos los casos. La sustitución progresiva de los bosques autóctonos y de otras unidades paisajísticas por pinares de repoblación reducirían no sólo la diversidad local en las áreas repobladas, sino también, al disminuir la diversidad de paisajes en la Sierra de Baza, la diversidad de coleópteros a escala paisajística.

### **EN CUANTO A LAS IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN**

**PRIMERA.** La conservación de la biodiversidad de coleópteros es fundamental debido a su importancia entre los artrópodos, estando probablemente en la base de numerosos procesos ecológicos que permiten la existencia de otros muchos taxones, vegetales y animales, y debido al alto grado de endemismo de las poblaciones. Tal conservación debe gestionarse mediante medidas que favorezcan la heterogeneidad del hábitat a diferentes escalas: a escala paisajística, el mantenimiento de diferentes estadios de sucesión en las

comunidades vegetales, variando desde pastizales a bosques autóctonos, e incluyendo a distintas series de matorral, generará un grado de reemplazamiento faunístico entre localidades que redundará en una mayor diversidad regional de coleópteros; a escala local, la diversidad de microambientes debe ser un objetivo fundamental, favoreciendo la diversidad florística y la heterogeneidad estructural del hábitat localmente, evitando en la medida de lo posible la simplificación del ambiente por medidas de tratamiento silvícola mal entendidas.

**SEGUNDA.** La preservación eficiente de la biodiversidad de coleópteros en la Sierra de Baza, al igual que en otras zonas debe, sin embargo, apoyarse sobre la base de estudios previos profundos y rigurosos de carácter sistemático y ecológico. Los primeros aproximarán a la cuestión básica de saber cuál es la diversidad biológica que se está pretendiendo conservar, mientras que los segundos proporcionarán las herramientas conceptuales para saber cuáles son los problemas a los que se enfrenta esa diversidad biológica y cómo solucionarlos en el ámbito de la gestión de un espacio natural protegido.



# **BIBLIOGRAFÍA**

ALFALCOURIE

- ABENSPERG-TRAUN, M. & STEVEN, D.E., 1995: The effects of pitfall trap-diameter on ant species richness (Hymenoptera, Formicidae) and species composition of the catch in a semi-arid eucalypt woodland. *Australian Journal of Ecology*, 20: 282-287.
- ABENSPERG-TRAUN, M., SMITH, G.T., ARNOLD, G.W. & STEVEN, D.E., 1996: The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheatbelt. I. Arthropods. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1281-1301.
- ADIS, J., 1979: Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zool. Anz. Jena*, 202(3/4): 177-184.
- ALBA TERCEDOR, J., 1979: Larvas de plecópteros de las estribaciones de Sierra Nevada (Granada). Factores que intervienen en su distribución. *Boletín Asoc. esp. Ent.* 3: 193-198.
- , 1981: Datos ecológicos, distribución y ciclos de desarrollo de efemerópteros de Sierra Nevada. I: *Baetis maurus* Kimmins, 1938 (Ephemeroptera, Baetidae). *Actas I Congr. Esp. Limnol.*: 179-188.
- , 1984: Ecología, distribución y ciclos de desarrollo de Efemerópteros de Sierra Nevada (Granada, España). II: Baetidae Leach, 1815 (Insecta: Ephemeroptera). *Limnetica* 1(1): 234-246.
- ANDERSON, J.M. & COE, M.J., 1974: Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment. *Oecologia (Berl.)* 14: 111-125.
- ANDUAGA, S. & HALFFTER, G., 1991: Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 81: 185-197.
- ARBIGAY, M. & SALGADO, J.M., 1993: Contribución al conocimiento de los carábidos (Coleoptera: Carabidae) de la cuenca del río Omaña (NW España). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 17(2): 299-308.
- ASCASO, C., 1985: Utilización de trampas de caída en dos comunidades forestales de la región mediterránea: observaciones. *Actas II Congr. iber. Entom.*: 497-505.
- ÁVILA, J.M., 1984: *Estudio de los escarabeidos coprófagos de las heces de équido y bóvido en Sierra Nevada (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- ÁVILA, J.M. & FERNÁNDEZ SIGLER, A., 1988: Comportamiento frente a varias variables ecológicas de las comunidades de escarabeidos coprófagos en prado (Sierra de

- Alfacar, Granada) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Actas III Congreso Ibérico Entomología*: 715-724.
- ÁVILA, J.M. & PASCUAL, F., 1981: Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada: muestreo preliminar (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Trab. Monogr. Dep. Zool. Univ. Granada*, 4(4): 93-105.
- , 1986: Contribución al estudio de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. 2. Relaciones con la vertiente, naturaleza del suelo y el grado de dureza, humedad y vegetación del sustrato (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bol. Soc. Port. Entomol.* N° 77: 1-14.
- , 1987: Contribución al estudio de los escarabeidos (Col., Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. 1. Introducción e inventario de especies. *Boln. Asoc. esp. Ent.* 11: 81-86.
- , 1988a: Contribución al estudio de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. 5. Autoecología de las especies. Familia Scarabaeidae y Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Eos- Rev. Esp. Entomol.* 64: 15-38.
- , 1988b: Contribución al estudio de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Sierra Nevada: III. Distribución altitudinal y temporal. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 6 (1): 217-240.
- , 1989: Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de los prados húmedos de alta montaña en Sierra Nevada (Granada, España). *Boln. Asoc. Esp. Ent.* 13: 57-65.
- ÁVILA, J.M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1988: Contribución al conocimiento de las comunidades de escarabeidos coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz) (Coleoptera, Scarabaeoidea). Autoecología de las especies de las familias Geotrupidae e Hybosoridae. *Act. III Congr. Ib. Ent.*: 707-714.
- , 1989: Citas nuevas de escarabeidos coprófagos para la provincia de Málaga (España), (Col. Scarabaeoidea). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 13: 157-163.
- , 1990: Contribución al conocimiento de las comunidades de escarabeidos coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Familia Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Zoologica baetica*, 1: 147-164.
- ÁVILA, J.M., SANDOVAL, P., SCHMIDT, J. & SÁNCHEZ PIÑERO, F., 1988: Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Coloeoptera) coprófagos de los excrementos de conejo en la provincia de Granada (España). *Elytron*, 2: 41-50.

- ÁVILA, J.M., SÁNCHEZ-PIÑERO, F. & PASCUAL, F., 1989: Sobre los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Familia Scarabaeidae. *Anales de Biología, 15 (Biología Animal, 4)*, (1988) 1989: 59-71.
- BAENA RUIZ, M. & FERRERAS ROMERO, M., 1982: Heterópteros acuáticos (Het. Nepomorpha, Gerromorpha) de la Sierra de los Santos y Sierra de Córdoba. *Boln. Asoc. esp. Ent.* 6(1):137-145.
- BAGUETTE, M. & GÉRARD, S., 1993: Effects of spruce plantations on carabid beetles in southern Belgium. *Pedobiologia*, 37: 129-140.
- BALLETO, E. & CASALE, A., 1991: Mediterranean Insect Conservation. In Collins, N.M. & Thomas, J.A. (Eds.), *The Conservation of Insects and their Habitats*: 121-142. Academic Press. London.
- BARAUD, J., 1992: *Faune de France, 78: Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Société Linnéenne de Lyon.
- BARTHOLOMEW, G.A. & HEINRICH, B., 1978: Endothermy in African dung beetles during flight, ball making and ball rolling. *J. exp. Biol.*, 73: 65-83.
- BASSET, Y., ABERLENC, H.P. & DELVARE, G., 1992: Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology*, 17: 310-318.
- BASTAZO, G., 1997: *El género Longitarsus Berthold, 1827 (Coleoptera Chrysomelidae) en la Península Ibérica: aspectos taxonómicos, sistemáticos y biológicos*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- BASTAZO, G., VELA, J.M. & PETITPIERRE, E., 1993: Datos faunísticos sobre Alticinae ibéricos (Col., Chrysomelidae). *Boln. Asoc. esp. Entom.*, 17(1): 45-69.
- BAUR, B. & SCHMID, B., 1996: Spatial and temporal patterns of genetic diversity within species. En: Gaston, K.J. (Ed.): *Biodiversity. A Biology on Numbers and Differences*. Blackwell Science: 1-12.
- BAZ, A. & GARCÍA-BOYERO, A., 1995: The effect of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *Journal of Biogeography*, 22: 129-140.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R., 1986: *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- BEIRO, J.C., BADIH, A. & PASCUAL, F., 1998: Diversidad faunística y corológica de la ortoptero fauna del Parque Natural de la Sierra de Baza (Granada, España). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 22(3-4). En prensa.
- BERZOSA, J., 1987: Sobre algunos tisanópteros (Thys.) de la Sierra de Cazorla (Jaén). *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 11: 143-157.
- BLACKBURN, T.M. & GASTON, K.J., 1994: Body size and density: the limits to biomass and energy use. *Oikos*, 69(2): 336-339.
- BLANCA, G. & MORALES, C., 1991: *Flora del Parque Natural Sierra de Baza*. Servicio de publicaciones de la Universidad de Granada.
- BLANCO, J.M., 1985: Sobre los escarabeidos de la provincia de Cádiz (España). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 9: 341-347.
- BODENHEIMER, F.S., 1934: Studies on the ecology of Palestinian Coleoptera. II. Seasonal and diurnal appearance and activity. *Bull. Soc. R. Egypte*, 18: 211-241.
- BOLOGNA, M.A., 1991: *Fauna d'Italia. Coleoptera Meloidae*. Ed. Calderini. Bologna.
- BUJALANCE, J.L. & FERRERAS, M., 1987: Distribución y fenología de los tenebriónidos (Col.) de la Sierra Subbética (Córdoba). *Misc. Zool.*, 11: 155-163.
- BUTTERFIELD, J., 1996: Carabid life-cycle strategies and climate change: a study on an altitude transect. *Ecological Entomology*, 21: 9-16.
- CABRAL ETEROVICK, P. & CÔRTEZ FIGUEIRA, J.E., 1997: Cryptic coloration and choice of escape microhabitats by grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 485-499.
- CALEY, M.J. & SCHLUTER, D., 1997: The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78(1): 70-80.
- CALLE, J., 1978: Los Noctuidae de la Sierra de Cazorla (Jaén) (Contribución a los Noctuidae españoles, N° 21). *Revista Lepidop.* 6(24): 283-285.
- , 1980: Noctuidae recolectados en Sierra Nevada (Granada) (Contribución a los Noctuidae españoles, N° 26). *Revista Lepidop.* 8(3): 201-202.
- CÁRDENAS TALAVERÓN, A.M. & BUJALANCE DE MIGUEL, J.L., 1985: Sobre los tenebriónidos de los alrededores del embalse de Bembézar (Sierra Morena de Córdoba). *Actas Congres. ibérico Ent.* 2(3): 497-506.
- CÁRDENAS TALAVERÓN, A.M. & BACH DE ROCA, M., 1985: Nota preliminar sobre la carabofauna de Sierra Morena Central (Córdoba). *Actas Congres. ibérico Ent.* 2(3): 481-491.

- CÁRDENAS TALAVERÓN, A.M. & BACH PIELLA, C., 1986: Fenología de las especies de carábidos (Col., Carabidae) más abundantes en la cuenca del río Bembézar (NW de la provincia de Córdoba). *Mediterranea*, N° 8: 147-163.
- , 1988: Contribución al conocimiento de los carábidos (Col., Carabidae) de Sierra Morena Central. 1ª parte. *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 12: 9-25.
- , 1989a: Contribución al conocimiento de los carábidos (Col., Carabidae) de Sierra Morena Central. 2ª parte. *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 13: 9-19.
- , 1989b: The effect of some abiotic factors on the distribution and selection of habitat by the carabid beetles in the Central Sierra Morena Mountains (SW Córdoba, Spain). *Vie Milieu* 39(2): 93-103.
- , 1990: Contribución al conocimiento de la fauna de carábidos (Col., Carabidae) de las sierras subbéticas. *ORSIS (Org. Sist.)* 5: 149-154.
- CLARK, T.L. & MESSINA, F.J., 1998: Plant architecture and the foraging success of ladybird beetles attacking the Russian wheat aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 153-161.
- CLOUDSLEY THOMPSON, J.L. & CHADWICK, M.J., 1964: *Life in deserts*. Dufour De., Philadelphia.
- COBOS, A., 1954a: Coleópteros de Sierra Nevada (Familias Cerambycidae y Chrysomelidae). *Archos Inst. Aclim., Almería* 2: 139-155.
- , 1954b: Coleópteros de Sierra Nevada (Familias Buprestidae, Elateridae y Eucnemidae). *Archos Inst. Aclim., Almería* 2: 81-88.
- , 1986: *Fauna Ibérica de Coleópteros Buprestidos*. Madrid. Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- , 1987: La coleopterofauna endémica almeriense. *Graellsia*, 43: 3-17.
- CODY, M.L., 1993: Bird diversity components within and between habitats in Australia. En: R.E. Ricklefs & D. Schluter (Eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, 147-158. The University of Chicago.
- COLWELL, R.K. & HURTT, G.C., 1994: Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, 144: 570-595.
- CONVEY, P. & LEWIS SMITH, R.I., 1997: The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science*, 9(1): 12-26.

- COTGREAVE, P., 1993: The relationship between body size and population abundance in animals. *Tree*, 8(7): 244-248.
- CRAWFORD, C.S., 1986: The role of invertebrates in desert ecosystems. En: Whitford, W. (ed.): *Pattern and process in desert ecosystems*. University of New Mexico Press, Albuquerque: 73-92.
- CROWSON, R.A., 1981: *The biology of the Coleoptera*. Academic Press Inc. (London) Ltd.
- DACCORDI, M. & PETITPIERRE, E., 1977: Coleópteros Crisomélidos de la Sierra de Cazorla (Jaén) y descripción de una nueva especie de *Clytra* Laich (Coleoptera, Chrysomelidae). *Miscelanea zool. Barcelona* 4(1): 225-236.
- DEL TANAGO, M.G. & DE VIEDMA, M.G., 1983: Consideraciones acerca de los Ephemeroptera, Odonata y Plecoptera del Coto Nacional de las Sierras de Cazorla y Segura. *Miscelanea zool.* 7: 53-56.
- DELLACASA, G., 1983: Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). *Monografie I. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino*: 1-465.
- DESIÈRE, M. & THOMÉ, J.P., 1977: Variation qualitatives et quantitatives de quelques populations de coléopteres coprophiles associées aux excréments de trois types d'herbivores. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 14 (4): 583-591.
- DE LOS SANTOS, A., MONTES, C. & RAMÍREZ-DÍAZ, L., 1988: Life histories of some darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) in two mediterranean ecosystems in the lower Guadalquivir (Southwest Spain). *Environ, Entomol.*, 17(5): 799-814.
- DE VRIES, M.F.W., 1995: Large herbivores and the design of large-scale nature reserves in western Europe. *Conservation Biology*, 9(1): 25-33.
- DI CASTRI, F., 1973: Mediterranean-type shrublands of the world. In Di Castri & Mooney, eds.): *Mediterranean-type Ecosystems: Origin and structure*. Springer Verlag. Berlin.
- , 1991: An ecological overview of the five regions of the world with a mediterranean climate. En Graves, R.H. & Di Castri, F. (Eds.): *Biogeography of Mediterranean invasions*: 3-16.
- DIAL, K.P. & MARZLUFF, J.M., 1988: Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology*, 69(5): 1620-1624.



- EHRlich, P.R., 1988: The loss of diversity. Causes and consequences. En: Wilson, E.O. (Ed.): *Biodiversity*. National Academy Press. Washington. 21-27.
- EHRlich, P.R. & WILSON, E.O., 1991: Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-762.
- ERWIN, T.L., 1991: An evolutionary basis for conservation strategies. *Science*, 253: 750-752.
- ESPAÑOL, F., 1944: Datos para el conocimiento de los tenebriónidos del Mediterráneo occidental. 5. El género *Pachychilla* en España y Baleares. *Graellsia*, 2(4): 101-108.
- , 1948: Contribución al estudio de los *Crypticus* paleárticos: el subgénero *Lamprocrypticus*. (Col. Tenebrionidae). *Eos*, 24(4): 475-491.
- , 1954: Coleópteros de Sierra Nevada. "Tenebrionidae". *Archos. Inst. Aclim., Almería* 2: 111-122.
- , 1959: Los Akidini de la fauna española. *Eos*, 35: 171-188.
- , 1960a: Los *Scaurus* de España (Col. Tenebrionidae). *Eos*, 34(2): 141-155.
- , 1960b: Avance al estudio de las *Tentyria* ibéricas (Col. Tenebrionidae). *Eos*, 36(4): 403-412.
- , 1961a: Los *Blaps* de la Península Ibérica (Col. Tenebrionidae) *Eos*, 37(4): 399-414.
- , 1961b: Los *Nesotes* de España (Col. Tenebrionidae) *Eos*, 37(3): 289-308.
- , 1961c: Revisión de los *Dendarus* s.str. (Col. Tenebrionidae). *Eos*, 37(1): 41-70.
- , 1963: Los *Opatrum* ibéricos (Col. Tenebrionidae). *Eos*, 38(4): 471-483.
- ESPAÑOL, F. & VIÑOLAS, A., 1987: Revisión del género *Heliopathes* Muls. 1854 (Col. Tenebrionidae). 2. Grupos del *strigosus*, del *cribatostriatus* y del *escaleri*. *P. Dept. Zool. Barcelona*, 13: 83-88.
- FALLACI, M., COLOMBINI, I., PALESSE, L. & CHELAZZI, L., 1997: Spatial and temporal strategies in relation to environmental constraints of four tenebrionids inhabiting a Mediterranean coastal dune system. *Journal of Arid Environments*, 37: 45-64.
- FERNÁNDEZ-ESCUADERO, I., 1994: *Estudio de la biología de Proformica longiseta Collingwood, 1978 (Hymenoptera, Formicidae)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- FERNÁNDEZ HAEGER, J. & RODRÍGUEZ GONZÁLEZ, A., 1982: Les peuplements de formis dans la Sierra Morena Centrale (Espagne). Rapports avec l'exposition et la vegetation. *Insectes soc.* 29 (2<sup>bis</sup>): 358-368.

- FERNÁNDEZ RUBIO, F., 1975: Catálogo de los Ropalóceros de Sierra Nevada (Granada).  
In: *Real Sociedad Española de Historia Natural. Volumen extraordinario del primer centenario (1871-1971)*. Tomo 2. trabajos Científicos de Biología. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid: 171-176.
- FERNÁNDEZ RUBIO, F. & GÓMEZ BUSTILLOS, M.R., 1972: Les Rhopalocères et zygènes de la Sierra Nevada. *Alexandria* 7(8): 339-345.
- FERNÁNDEZ SIGLER, A., 1986: *Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados en la Sierra de Alfacar (Granada) (Col., Scarabaeoidea)*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Granada.
- FERRERAS ROMERO, M., 1982: Odonatos de Sierra Morena Central (Córdoba): aspectos faunísticos. *Boletín Asoc. esp. Ent.* 5: 13-23.
- , 1986: La fauna odonatólogica de la cuenca del río Bembézar (Sierra Morena) en un período de pluviometría irregular (1982-1983). *Stud. Oecol.* 5: 303-314.
- FERRERAS ROMERO, M. & PARDO PAVÓN, M.L., 1981: Contribución al conocimiento de los hidrocantáros (Adephaga aquatica) de la zona central de Sierra Morena (Córdoba). *Anais Fac. Cienc. Porto* 62(1-4): 239-251.
- FERRERAS ROMERO, M. & MORILLO ORTIZ, R., 1987: Coleópteros hidrocantáros (Adephaga aquatica) de la cuenca del embalse del río Bembézar (Sierra Morena, Córdoba). *Graellsia* 43: 19-28.
- FINNÉ, D. & DESIÉRE, M., 1971: Étude synécologique des bouses de Bovidés. I.- Évolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Écol. Biol. Sol. T.VIII*, 3: 409-417.
- FIORI, G., 1977: La cavità sottoelitrare dei tenebrionidi apomorfi. *Redia* 60: 1-111.
- FJELDSA, J. & LOVETT, J.C., 1997: Biodiversity and environmental stability. *Biodiversity and Conservation*, 6(3): 315-323.
- FOWLER, H.G., SILVA, C.A. & VENTICINQUE, E., 1993: Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in Central Amazonia: forest edge and understory. *Rev. Biol. Trop.*, 41(3): 755-760.
- FRANKLIN, J.F., 1988: Structural and functional diversity in temperate forests. En: Wilson, E.O. (Ed.): *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D.C., 166-175.
- FREESE, G., 1995: Structural refuges in two stem-boring weevils on *Rumex crispus*. *Ecological Entomology*, 20: 351-358.

- FRITZ, R.S., 1995: Direct and indirect effects of plant genetic variation on enemy impact. *Ecological Entomology*, 20: 18-26.
- FUTUYMA, D.J., 1983: Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En: Futuyma, D.J. & Slatkin, M. (Eds.): *Coevolution*. Sinauer, Sunderland: 210-231.
- GALANTE, E., 1978: *Los Scarabaeoidea de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca. Dpto. Zoología.
- , 1983: Primera contribución al conocimiento de los escarabeidos (Col., Scarabaeoidea) del Pirineo Altoaragonés. *Boletín Asoc. esp. Entom.*, 7: 19-29.
- , 1984: *Aphodius (Anomius) annamariae* Baraud, 1982 (Col. Scarabaeoidea) en la provincia de Salamanca. *Boletín Asoc. esp. Entom.*, 8: 203-205.
- , 1994: Los invertebrados, los grandes desconocidos en los programas de protección medioambiental. In Jiménez Peydró & Marcos García (Eds.). *Environmental Management and Arthropod Conservation*: 75-87. Asociación española de Entomología.
- GALANTE, E., RODRÍGUEZ-ROMO, J. & GARCÍA-ROMÁN, M., 1989: Distribución y actividad anual de los Onthophagini (Col. Scarabaeidae) en la provincia de Cáceres (España). *Boletín Asoc. esp. Ent.*, 12: 333-352.
- GALANTE, E. & STEBNICKA, Z., 1993: Los Aphodiidae de la provincia de Cáceres, España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta entomologica, Roma*. 25(1): 309-324.
- GALLARDO MAYENCO, A. & FERRERAS ROMERO, M., 1984: Contribución al conocimiento de los efemerópteros de las Sierras de los Santos y de Córdoba (S<sup>a</sup> Morena) *Boletín Asoc. esp. Ent.* 8: 53-58.
- GANGWERE, S.K., 1990: Food selection in the Acridoidea, or grasshoppers, of the Sierra de Cazorla (Jaén). *Bol. Sanid. Veg. Fuera Ser.* n° 20: 287-290.
- GANGWERE, S.K., GARCÍA DE VIEDMA, M. & LLORENTE, V., 1985: *Libro Rojo de los ortópteros ibéricos*. ICONA, Madrid, Monografía 41.
- GANIHAR, S.R., 1997: Biomass estimates of terrestrial arthropods based on body length. *J.Biosci.*, 22(2): 219-224.
- GARCÍA DE VIEDMA, M. & GÓMEZ BUSTILLO, R., 1976: *Libro Rojo de los lepidópteros ibéricos*. ICONA, Madrid, Monografía 24.

- GARCÍA-OCEJO, A. & GURREA, P., 1995: Los crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) de la Sierra de Guadarrama (España Central). Análisis biogeográfico. *Boln. Asoc. esp. Entom.*, 19(3-4): 51-68.
- GARCÍA ROJAS, A.M., FERRERAS ROMERO, M. & MORILLO ORTIZ, R., 1987: Nuevos datos sobre coleópteros hidrocantáros (Adephaga aquatica) y heterópteros acuáticos (Het., Nepomorpha, Gerromorpha) de Sierra Morena: Río Yeguas. *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 11: 207-213.
- GASTON, K.J., 1996a: What is biodiversity?. En: Gaston, K.J. (Ed.): *Biodiversity. A Biology on Numbers and Differences*. Blackwell Science: 1-12.
- , 1996b: Species richness: measure and measurement. En: Gaston, K.J. (Ed.): *Biodiversity. A Biology of numbers and difference*. Blackwell Science Ltd. 77-113.
- GILLER, P.S. & DOUBE, B.M., 1994: Spatial and temporal co-occurrence of competitors in Southern African dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, 63: 629-643.
- GÓMEZ, J.M., 1993: Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormatophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology* 81: 605-612.
- GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J.M., GARCÍA-CRIADO, B. & CALABUIG, L., 1979: Fases de incorporación de las heces de vacuno al suelo. *Anu. Cent. Edafol. Biol. Apl. Salamanca*. Vol. V, 145-158.
- GÓMEZ-MERCADO, F. & VALLE-TENDERO, F., 1988: *Mapa de Vegetación de la Sierra de Baza*. Servicio de Publicaciones. Universidad de Granada.
- GONZÁLEZ MOLINÉ, A.L., TINAUT RANERA, J.A. & GÓMEZ SÁNCHEZ, R., 1988: Evolución estacional de la entomofauna del suelo en un robledal (*Quercus pyrenaica* Willde) de Sierra Nevada. *Actas III Congr. iber. Entom.*: 557-576.
- GREENBERG, C.H. & MCGRANE, A., 1996: A comparison of relative abundance and biomass of ground-dwelling arthropods under different forest management practices. *Forest Ecology and Management*, 89: 31-41.
- GREENSLADE, P.J.M., 1964: Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae. *J. Animal Ecology*, 33: 301-301.
- , 1973: Sampling ants with pitfall traps: diggin-in effects. *Ins. Soc.*, 20: 343-353.

- GUILBERT, E., BAYLAC, M. & NAJT, J., 1995: Canopy arthropod diversity in a New Caledonian primary forest sampled by fogging. *Pan-Pacific Entomologist*, 71(1): 3-12.
- HADLEY, N.F., 1979: Wax secretion and color phases of the desert tenebrionid beetle *Cryptoglossa verrucosa* (LeConte). *Science*, 293: 367-369.
- HALFFTER, G., 1998: A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36: 3-17.
- HALFFTER, G. & EDMONDS, W.D., 1982: *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología. México D.F.
- HANSKI, I., 1980a: Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. *Ann. Zool. Fenn.* 14: 204-223.
- , 1980b: The community of coprophagous beetles (*Coleoptera*, *Scarabaeidae* and *Hydrophilidae*) in northern Europe. *Ann. Ent. Fenn.* 46: 57-73.
- , 1982: Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Ann. Zool. Fenn.* 19: 65-73.
- , 1987: Colonization of ephemeral habitats. *26th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications.* 155-185.
- , 1991a: The dung insect community, en Hanski & Cambefort (Eds.): *Dung beetle Ecology*. Princeton Univ. Press, New Jersey: 5-21.
- , 1991b: North temperate dung beetles, en Hanski & Cambefort (Eds.): *Dung beetle Ecology*. Princeton Univ. Press, New Jersey: 75-96.
- HANSKI, I. & KOSKELA, H., 1979: Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (*Coleoptera*). *Ann. Ent. Fenn.* 45: 1-12.
- HANSKI, I., PAKKALA, T., KUUSSAARI, M. & LEI, G. 1995: Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72: 21-28.
- HARRISON, S., ROSS, S.J. & LAWTON, J.H., 1992: Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.* 61: 151-158.
- HATCHER, P.E., PAUL, N.D., AYRES, P.G. & WHITTAKER, J.B., 1994: The effect of a foliar disease (rust) on the development of *Gastrophysa viridula* (*Coleoptera*: *Chrysomelidae*). *Ecological Entomology*, 19: 349-360.
- HERRERA, C.M., 1980: Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. *Doñana Acta Vert.*, 7(4): 1-340.

- HIDALGO, J.M. & CÁRDENAS, A.M., 1994: Escarabeidos coprófagos de las Sierras Subbéticas (Provincia de Córdoba, España) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*, 11(3): 217-231.
- HÓDAR, J.A., 1993: *Relaciones tróficas entre los Passeriformes insectívoros en dos zonas semiáridas del sureste peninsular*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- , 1996: The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica*, 17(5): 421-433.
- HOLM, E. & SCHOLTZ, C.H., 1980: Structure and pattern of the Namib Desert dune ecosystems at Gobabeb. *Madoqua* 12(1): 2-39.
- HOLMES, P.R., FOWLES, A.P., BOYCE, D.C. & REED, D.K., 1993: The ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of Welsh peatland biotopes-species assemblages in relation to peatland habitats and management. *Biological Conservation*, 65: 61-67.
- HOLTER, P., 1982: Resource partitioning and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius spp.*) *Oikos*, 39: 213-227.
- HONEK, A., 1996: The relationship between thermal constant for insect development: a verification. *Acta. Soc. Zool. Bohem.*, 60: 115-152.
- , 1997: The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *Eur. J. Entomol.*, 94: 97-104.
- HUNTER, J.S., FINCHER, G.T. BAY, D.E. & BEERWINKLE, K.R., 1991: Seasonal distribution and diel flight activity of Staphylinidae (Coleoptera) in open and wooded pasture in East-Central Texas. *J. Kansas Entomol. Soc.* 64(2): 163-173.
- HUSTON, M.A., 1994: *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press.
- JABLONSKI, D., 1991: Extinctions: a paleontological perspective. *Science*, 253: 754-757.
- JANZEN, D.H., ATAROF, M., FARINAS, M., REYES, S., RINCÓN, A., SORIANO, P. & VERA, M., 1976: Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*, 8: 193-203.
- JAY-ROBERT, P., LOBO, J.M. & LUMARET, J.P., 1997: Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, 29(2): 196-205.
- JOLIVET, P., 1992: *Insects and Plants. Parallel evolution and adaptations*. Sandhill Crane Press, Gainesville.

- JULIVERT, M., FONTBOTE, J.M., RIBEIRO, A. & CONDE, L., 1980: *Mapa tectónico de la Península Ibérica y Baleares*. IGME. Serv. Publ. Min. I. y Energía.
- KERR, J.T., 1997: Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology*, 11: 1094-1100.
- KHAN, M.L., MENOS, S. & BAWA, K., 1997: Effectiveness of the protected area network in biodiversity conservation: a case-study of Meghalaya state. *Biodiversity and Conservation*, 6: 853-868.
- KLEIN, R., 1994: Nature conservation from the european point of view. In Jiménez Peydró & Marcos García (Eds.). *Environmental Management and Arthropod Conservation*: 5-36. Asociación española de Entomología..
- KOSKELA, H., 1972: Habitat selection of dung-inhabiting Staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. *Ann. Zool. Fennici* 9: 156-171.
- KOSKELA, H. & HANSKI, I., 1977: Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fennici* 14: 204-223.
- LAMBECK, R.J., 1997: Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, 11(4): 849-856.
- LANDIN, J., 1961: Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. Entomol. Suppl.*, 19: 1-228.
- , 1967: On the relationship between the microclimate in cow droppings and some species of *Sphaeridium* (Col. Hydrophilidae). *Opusc. Ent. XXXII*, 3: 207-212.
- LAWTON, J.H., 1997: The science and non-science of conservation biology. *Oikos*, 79(1): 3-5.
- LAWTON, J.H., MACGARVIN, M. & HEADS, P.A., 1987: Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *J. Anim. Biol.*, 56: 147-160.
- LAWTON, J.H., BIGNELL, D.E., BOLTON, B., BLOEMERS, G.F., EGGLETON, P., HAMOND, P.M., HODDA, M., HOLT, R.D., LARSEN, T.B., MAWDSLEY, N.A., STORK, R.D., SRIVASTAVA, D.S. & WATT, A.D., 1998: Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391: 72-76 .
- LOBO, J.M., 1982: *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Memoria de Licenciatura. Univ. Autónoma de Madrid.
- , 1991: Coleópteros coprófilos, temperatura ambiental y pérdidas de peso en heces de vacuno (Coleoptera). *Elytron*, 5: 257-259.

- , 1992. *Biogeografía y Ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- LOBO, J.M., MARTÍN-PIERA, F. & VEIGA, C.M., 1988: Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades de *Scarabaeoidea* (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25(1): 77-100.
- LOBO, J.M., SANMARTÍN, I. & MARTÍN-PIERA, F., 1997: Diversity and spatial turnover of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron*, 11: 71-88.
- LÖVEL, G.L. & SUNDERLAND, K.D., 1996: Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.*, 41: 231-256.
- LUKIANCHUK, J.L. & SMITH, S.M., 1997: Influence of plant structural complexity on the foraging success of *Trichogramma minutum*: a comparison of search on artificial and foliage models. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 84: 221-228.
- LUMARET, J.P., 1975: Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Col. Scarab.) dans la nature et au laboratoire. *Vie Milieu*, 25(2), sér. C:267-282.
- , 1978: *Biogéographie et écologie des Scarabeides coprophages du sud de France*. Univ. Languedoc. Montpellier. Tesis Doctoral.
- , 1983: Structure des peuplements de Coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relation entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 481-495.
- LUMARET, J.P. & KIRK, A., 1987: Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (N.S.)*, 24: 1-55.
- , 1991: South temperate dung beetles, en: Hanski & Cambefort, Eds., *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, New Jersey: 97-115.
- LUZÓN, J.M., TIerno DE FIGUEROA, J.M. & SÁNCHEZ-ORTEGA, A., 1998: Composición faunística y fenología de los plecópteros (Insecta: Plecoptera) de la Sierra de Baza (Granada, España). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 22(3-4). En prensa.
- MACARTHUR, R.H., 1972: *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Rowe Publ. New York.



- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.D., 1963: An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4): 373-387.
- , 1967: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J. Princeton University Press.
- MCCLAIN, E., SEELY, M.K., HADLEY, N.F. & GRAY, V., 1985: Wax blooms in Tenebrionid beetles of the Namib desert: correlations with environment. *Ecology*, 66(1): 112-118.
- MCCOY, E.D., 1986: The ground-dwelling beetles of periodically-burned plots of sandhill. *Fla. Entomol.*, 70: 31-39.
- MCGEOCH, M.A. & CHOWN, S.L., 1997: Impact of urbanization on a gall-inhabiting Lepidoptera assemblage –the importance of reserves in urban areas. *Biodiversity and Conservation*, 6(7): 979-993.
- , 1990: The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58: 313-322.
- MADERO, A. & TINAUT, A., 1985: Distribución altitudinal de los véspidos en Sierra Nevada (Granada, España) (Hymenoptera, Vespidae). *Actas Congr. ibérico Entomol.* 2(3): 383-392.
- , 1987: Fenología de los véspidos (Hym., Vespidae) en Sierra Nevada (Granada, España). *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 11: 159-169.
- MAJER, J.D., 1978: An improved pitfall trap for sampling ants and other epigaeic invertebrates. *Journal of the Australian Entomological Society*, 17: 261-262.
- MARTÍN ALBADALEJO, C., 1994: *Bibliografía entomológica de autores españoles (1758-1990)*. Documentos Fauna Ibérica 1. Ramos, M.A. (de.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.
- MARTÍN-CANTARINO, C. & SEVA, E., 1990: Ciclos de actividad y distribuciones espaciales en una comunidad de Coleoptera Tenebrionidae de las dunas costeras alicantinas (SE de España). *Mediterranea Ser. Bil.*, 12: 91-112.
- MARTÍN-PIERA, F., 1983: Composición sistemática y origen biogeográfico de la fauna ibérica de Onthophagini (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 1(1): 165-200.
- , 1984: Los *Onthophagini* ibero-baleares (Col., Scarabaeoidea). II. Corología y autoecología. *Eos*, 60: 101-173.
- , 1997: Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones? *Bol. S.E.A.*, 20: 25-55.

- MATEU, J., 1954: Coleópteros de Sierra Nevada. Familias: Dytiscidae, Hydrophilidae, Dryopidae, Catopidae, Silphidae, Pselaphidae, Histeridae, Cleridae, Cantharidae, Dasytidae, Aderidae, Anthicidae. *Archos Inst. Aclim., Almería* 2: 89-101.
- MATTHYSEN, E., VAN DONGEN, S., VERHEYEN, G.R., WAUTERS, L.A., ADRIANSEN, F. & DHONDT, A.A., 1995: Diverse effects of forest fragmentation on a number of animal species. *Belg. J. Zool.*, 125(1): 175-183.
- MAY, R.M., 1986: How many species are there? *Nature*, 324: 514-515.
- MEDINA, J. & CHIROSA, M., 1992: Caracterización física del Parque Natural de la Sierra de Baza. En *Parque Natural Sierra de Baza. Revista - Publicación sobre los aspectos generales del Parque Natural*. Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Págs.: 18-30.
- MENÉNDEZ, R. & GUTIÉRREZ, D., 1996: Altitudinal effects on habitat selection of dung beetles (Scarabaeoidea: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography*, 19: 313-317.
- MITTERMEIER, R.A., MYERS, N., THOMSEN, J.N., DA FONSECA, G.A.B. & OLIVIERI, S., 1998: Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12(3): 516-520.
- MOHR, C.O., 1943: Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.* 13: 275-309.
- MOONEY, H.A., 1988: Lessons from Mediterranean-Climate regions. En: Wilson, E.O. (Ed.): *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D.C., 157-165.
- MORAN, V.C., HOFFMANN, J.H., IMPSON, F.A.C. & JENKINS, J.F.G., 1994: Herbivorous insect species in the tree canopy of a relict South African forest. *Ecological Entomology*, 19: 147-154.
- MOROWITZ, H.J., 1991: Balancing species preservation and economic considerations. *Science*, 253: 752-754.
- MORSE, D.R., STORK, N.E. & LAWTON, J.H., 1988: Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*, 13: 25-37.
- MUÑOZ, A., 1992: Situación y perspectivas socioeconómicas del área de influencia del Parque Natural de la Sierra de Baza. En *Parque Natural Sierra de Baza. Revista Publicación sobre los aspectos generales del Parque Natural*. Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Págs.: 84-110.

- NAVARRO, F.B., 1995: *Parque Natural "Sierra de Baza"*. Universidad de Granada. Consejería medioambiente. Junta de Andalucía.
- NIEMELÄ, J., 1990: Spatial distribution of carabid beetles in the Southern Finnish taiga: the question of scale. In *The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*, Andover, Hampshire, UK, 143-155.
- , 1996: Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology*, 11(3): 601-610.
- NIEMELÄ, J., HAILA, Y., HALME, E., PAJUNEN, T. & PUNTILLA, P., 1990: Diversity variation in carabid beetles assemblages in the southern Finnish taiga. *Pedobiologia*, 34: 1-10.
- NOVOA, F., 1979: Los Carabidae (O. Coleoptera) de la Sierra Caurel (Lugo). *Bol. R. Soc. Hist. Nat. (Biol.)*, 77: 429-449.
- OBESO, J.R., 1986: Comunidades de Passeriformes y frugívoros en altitudes medias de la Sierra de Cazorla. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- OLSON, D.M., 1994: The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of tropical Ecology*, 10: 129-150.
- OTRONEN, M. & HANSKI, I., 1983: Movements patterns in *Sphaeridium*: differences between species, sexes, and feeding and breeding individuals. *Journal of Animal Ecology*, 52: 663-680.
- PAGEL, M.D., HARVEY, P.H. & GODFRAY, H.C.J., 1991: Species-abundance, biomass, and resource-use distributions. *Am. Nat.*, 138(4): 836-850.
- PANZER, R. & SCHWARTZ, M.W., 1998: Effectiveness of a vegetation-based approach to insect conservation. *Conservation Biology*, 12(3): 693-702.
- PARDO ALCAIDE, A., 1954: Coleópteros de Sierra Nevada "Malachidae". *Archos Inst. Aclim., Almería* 2: 105-109.
- , 1968: Analectas entomológicas VIII. Los *Malachius* Fabricius de la fauna ibérica (Col. Malachiidae). *Graellsia*, 24: 101-114.
- PARDO ALCAIDE, A. & YUS, R., 1975: *Genera* de coleópteros de la Península Ibérica. Familia Silphidae. *Graellsia*, 30: 93-111.
- PASCUAL, F., 1977: Estudio preliminar de los ortópteros de Sierra Nevada. 1. Introducción general e inventario de especies. *Boletín Asoc. esp. Ent.* 1: 163-175.
- , 1978a: Estudio preliminar de los ortópteros de Sierra Nevada. 4. Distribución altitudinal. *Boletín Asoc. esp. Ent.* 2: 49-63.

- , 1978b: Estudio preliminar de los ortópteros de Sierra Nevada. 2. Claves para la determinación de especies. *Trabajos Monogr. dep. Zool. Univ. Granada (N.S.)* 1 (1): 1-63.
- , 1978c: Estudio preliminar de los ortópteros de Sierra Nevada. 3. Distribución ecológica. *Trabajos Monogr. dep. Zool. Univ. Granada (N.S.)* 1 (2): 65-121.
- PATRICK, R., 1997: Systematics: a keystone to understand biodiversity. En: Readka-Kudla, M.J., Wilson, D.E. & Wilson, O. (Eds.): *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*: 213-216.
- PAULIAN, R. & BARAUD, J., 1982 : *Faune des Coléoptères de France II, Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Encyclopédie entomologique, 43. Lechevalier ed., París.
- PÉREZ ZABALLOS, J.P., 1982: Los Carabidae (Col.) de las dehesas de encina de la provincia de Salamanca. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 6(2): 295-323.
- , 1983: Los Carabidae (Col.) de las dehesas de encinas de la provincia de Salamanca. *Boletín Asoc. esp. Entom.* 6(2): 295-323.
- , 1986a: Los Carabidae (Coleoptera) del oeste del Sistema Central (1ª parte). *Boletín Asoc. esp. Entom.* 10: 71-81.
- , 1986b: Contribución al estudio de los Carabidae (Coleoptera) del Pirineo altoaragonés. *Boletín Asoc. esp. Entom.* 10: 199-207.
- PERFECTO, I. & SNELLING, R., 1995: Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications*, 5(4): 1084-1097.
- PERFECTO, I. & VANDERMEER, J., 1994: Understanding biodiversity loss in agroecosystems: reduction of ant diversity resulting from transformation of the coffee ecosystem in Costa Rica. *Entomol. (Trends in Agrill. Sci)*, 2: 7-13.
- , 1996: Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, 108: 577-582.
- PERFECTO, I., RICE, R.A., GREENBERG, R. & VAN DER VOORT, M.E., 1996: Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience*, 46(8): 598-608.
- PERFECTO, I., VANDERMEER, J., HANSON, P. & CARTÍN, V., 1997: Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 6: 935-945.
- PETITPIERRE, E., 1980: Chrysomelidae (Col.) de la Sierra de Albarracín (Teruel). *Boln. Asoc. esp. Entom.*, 4: 7-18.

- PIERRE, F., 1958: *Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. Publications du Centre de Recherches Sahariennes (C.N.R.S.), Paris.
- PLEGUEZUELOS, J.M., 1992: *Avifauna nidificante de las Sierras Béticas Orientales y Depresiones de Guadix-Baza y Granada. Su Cartografiado*. Edita Universidad de Granada.
- POTVIN, C. & ROFF, D.A., 1993: Distribution-free and robust statistical methods: viable alternatives to parametric statistics? *Ecology* 74 (6): 1617-1628.
- PRIMACK, R.B., 1993: *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- , 1995: *A primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- RAHBEK, C., 1995: The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2): 200-205.
- RAINIO, M., 1966: Abundance and phenology of some coprophagous beetles in different kinds of dung. *Ann. Zool. Fenn.* 3: 88-98.
- RATCLIFFE, D.A., 1984: Post-medieval and recent changes in British vegetation: The culmination of human influence. *New Phytol* 98: 73-100.
- REYNOLDS, B.C. & CROSLY, D.A.JR., 1997: Spatial variation in herbivory by forest canopy arthropods along an elevational gradient. *Community and Ecosystem Ecology*, 26(6): 1232-1239.
- RILEY, C.V., 1889: The horn fly (*Haematobia serrata*). *U.S. Dept. Agr. Div. Ent., special bulletin*: 93-103.
- RIVAS MARTÍNEZ, S., 1987: Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología, en: M.Peinado & S.Rivas Martínez (Eds.): *La vegetación de España*, Serv. Publ. Univ. de Alcalá de Henares.
- ROMERO-ALCARAZ, E. & ÁVILA, J.M., 1997: Primera cita de *Aphodius (Phalacrothous) putoni* Reitter, 1894 para Andalucía (Coleoptera, Aphodiidae). *Boln. Asoc. esp. Ent.* 21(3-4): 286.
- ROMERO-SAMPER, J., 1988: Ecología de una comunidad de *Trox perlatus* (Goeze, 1777) *hispanicus* Harold, 1872, de El Pardo (Madrid) (Col. Scarabaeoidea Trogidae). *Bol. Gr. Ent. Madrid*, 4: 29-41.

- ROSAS, G., RAMOS, M.A. & GARCÍA VALDECASAS, A., 1992: *Invertebrados españoles protegidos por convenios internacionales*. ICONA, Madrid.
- ROUDIER, A., 1954: Coléoptères de Sierra Nevada. *Archos Inst. Aclim., Almería* 2: 123-138.
- RUANO MARCO, L., MARTÍN PIERA, F. & ANDÚJAR TOMÁS, M., 1988: *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete* (Coleoptera). Inst. de Estudios Albacetenses de la Excm. Diputación de Albacete. CSIC. Confederación española de estudios locales, Serie I, Ensayos Históricos y Científicos, nº 32.
- RUIZ, J.L., 1995: Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de la región de Ceuta (Norte de África). Aproximación faunística. *Transfretana Monografía nº 2. Estudios sobre el medio natural de Ceuta y su entorno*. Ceuta: 11-114.
- RUIZ, J.L., ÁVILA, J.M. & LÓPEZ-COLÓN, J.I., 1994: Descripción de la hembra de *Thorectes baraudi* López-Colón, 1981 y comentarios sobre las especies del subgénero *Thorectes* s. str. Mulsant, 1842 (Coleoptera, Geotrupidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*, 11(4): 365-373.
- SÁENZ DE GALDEANO, C., 1997: *La zona interna Bético-Rifeña*. Ed. Universidad de Granada.
- SÁINZ-CANTERO, C.E., SÁNCHEZ-ORTEGA, A. & ALBA TERCEDOR, J., 1985: Datos de distribución y autoecología de los Coleópteros Dryopoidea en Sierra Nevada (España). *Actas Congr. ibérico Entomol.* 2(4): 333-341.
- , 1987: Distribución y autoecología de Hydraenidae (Col.) en Sierra Nevada (España). *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 11: 355-365.
- SAMPLE, B.E., COOPER, R.J., GREER, R.D. & WHITMORE, R.C., 1993: Estimation of insect biomass by length and width. *Am. Midl. Nat.*, 129: 234-240.
- SÁNCHEZ ORTEGA, A. & ALBA TERCEDOR, J., 1989: Características de fenología y distribución de las especies de Plecópteros de Sierra Nevada (Insecta, Plecoptera). *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 13: 213-230.
- , 1990: Los Plecópteros de Sierra Nevada (Granada, España). *Zoologica baetica* 1: 77-146.
- SÁNCHEZ PIÑERO, F., 1994: *Ecología de las comunidades de coleópteros en zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (Sureste de la Península Ibérica)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.

- SÁNCHEZ-PIÑERO, F. & ÁVILA, J.M., 1991: Analisis comparativo de los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las deyecciones de conejo [*Oryctolagus cuniculus* (L.)] y de otros mamíferos. Estudio preliminar. *Eos*, 67: 23-24.
- SÁNCHEZ-PIÑERO, F. & GÓMEZ, J.M., 1995: Use of ant-nest debris by darkling beetles and other arthropod species in south Europe. *Journal of Arid Environment*, 31: 91-104.
- SÁNCHEZ-PIÑERO, F., ÁVILA, J.M. & RUÍZ, J.L., 1992: Los Tenebrionidae (Coleoptera) de las zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (Granada, sureste de la Península Ibérica). *Bolm. Soc. port. Ent.*, 2: 311-324.
- SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, J.F. & BAZ, A., 1995: The effects of elevation on the butterfly communities of a mediterranean mountain, Sierra de Javalambre, central Spain. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 49(3): 192-207.
- SANDERS, D.P. & DOBSON, R.C., 1966: The insect complex associated with bovine manure in Indiana. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 59: 955-959.
- SANDOVAL, P. & ÁVILA, J.M., 1991: Autoecología de las especies de escarabeidos coprófagos (Col., Scarabaeoidea) de los excrementos de conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 9(2): 375-389.
- SCHOENER, T.W., 1980: Length-weight regressions in tropical and temperate forest-understory insects. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 73: 106-109.
- SCHOENLY, K., 1983: Arthropods associated with bovine and equine dung in an ungrazed Chihuahuan desert ecosystem. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76 (4): 790-796.
- SCHOWALTER, T.D., 1996: Arthropod associates and herbivory on tarbush in southern New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 41(2): 140-144.
- SENDRA, A., BACH, C. & GAJU, M., 1986: Contribución al conocimiento de los Campodeidae de Sierra Morena Central (Hex., Diplura). *Boln. Asoc. Esp. Entomol.* 10: 35-43.
- SERRANO, J.A., ORTIZ, A.S. & GALIÁN, J., 1990: Los Carabidae de lagunas y ríos de la Submeseta Sur, España (Coleptera, Adephaga). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 14: 199-210.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W., 1949: *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, USA.

- SIVASUBRAMANIAM, W., WRATTEN, S.D. & KLIMASZEWSKI, J., 1997: Species composition, abundance and activity of predatory arthropods in carrot fields, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 24: 205-212.
- SMITH, R.L., 1992: *Elements of Ecology*. Addison-Wesley Educational Publisher, Inc. New York.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R., 1973: *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman & Company, San Francisco.
- SOULÉ, M.E., 1991: Conservation: tactics for a constant crisis. *Science*, 253: 744-750.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1978: *Ecological methods*. Chapman and Hall, London.
- SOWIG, P. & WASSMER, T., 1994: Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: Phenology and microhabitat preferences. *Zool. Jb. Syst.* 121: 171-192.
- STEVENS, G.C., 1992: The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140: 893-911.
- STORK, N.E., 1997: Measuring global biodiversity and its decline. En: Readka-Kudla, M.J., Wilson, D.E. & Wilson, O. (Eds.): *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*: 41-68.
- STORK, N.E. & BLACKBURN, T.M., 1993: Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. *Oikos*, 67: 483-489.
- SUÁREZ-CARDONA, F., SÁINZ, H., SANTOS, T. & GONZÁLEZ-BERNÁLDEZ, F., 1992: *Las estepas ibéricas*. M.O.P.T., Centro de Publicaciones.
- SUDHAUS, W., 1981: Successions of nematodes in a cow dropping. *Pedobiologia*, 21: 97-271.
- TINAUT RANERA, A., 1979: Estudio de la mirmecofauna de los Borreguiles de S. Juan (Sierra Nevada, Granada) (Hymenoptera, Formicidae). *Boletín Asoc. Esp. Ent.* 3: 173-183.
- , 1984: *Estudio de los formícidos de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral. Univ. Granada.
- TONHASCA, A.JR. & BYRNE, D.N., 1994: The effect of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology*, 19: 239-244.
- TURNER, J.S. & LOMBARD, A.T., 1990: Body color and body temperature in white and black Namib desert beetles. *J. Arid Environ.* 19: 303-315.
- VANDERMEER, J. & PERFECTO, I., 1997: The agroecosystem: a need for the conservation biologist's lens. *Conservation Biology*, 11(3): 591-592.



- VAURIE, P., 1955: A revision of the genus *Trox* in North America (Scarabaeidae). *Bull. of the American Museum of Nat. Hist.*, vol. 106, art. New York.
- , 1962: A revision of the genus *Trox* in South America (Scarabaeidae). *Bull. of the American Museum of Nat. Hist.*, vol. 124, art. 4. New York: 107-167.
- VÁZQUEZ, M.G. & SALGADO, J.M., 1991: Estudio faunístico y ecológico de los Carabidae (Col.) en la cuenca del río Torío (León, España). *Elytron*, 1: 79-94.
- VÁZQUEZ, M.G., LUIS, E. & SALGADO, J.M., 1990: Estudio faunístico y ecológico de los Carabidae (Coleoptera) en la cuenca del río Torío (León, España). *Elytron Suppl.* 5(1): 79-94.
- VEIGA, C.M., LOBO, J.M. & MARTÍN-PIERA, F., 1989: Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II: Análisis de efectividad. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 26(1): 91-109.
- VELA, J.M. & BASTAZO, G., 1985: Trofismo y fenología de las taxocenosis de Crisomélidos (Coleoptera) de la Sierra de las Nieves (Málaga, sur de España). *Actas II Congres. iberico Ent.* 2(3): 165-175.
- VÍLCHEZ QUERO, A. & CASAS JIMÉNEZ, J., 1987: Quironómidos (Diptera) de los ríos de Sierra Nevada (Granada, España). In Toja, J. (Ed.) *Actas del 4º Congreso Español de Limnología*. Sevilla, 5-8 de mayo de 1987. Servicio de Publicaciones, Universidad de Sevilla, Sevilla: 223-232.
- VÍLCHEZ QUERO, A., CASAS JIMÉNEZ, J. & LUQUE CASTILLO, M., 1987: Contribución al conocimiento de los quironómidos (Diptera, Chironomidae) del río Guadalquivir (Sierra de Cazorla). *Graellsia* 43: 61-78.
- VIÑOLAS, A., 1986: Revisión de las *Tentyria* ibéricas (Col. Tenebrionidae). *Ses. Entom. ICHN-SCL* 4: 97-106.
- , 1990: Nueva ordenación de los géneros *Phylan* Stephens, 1832, y *Micrositus*, Mulsant y Rey, 1854, de la tribu Dendarini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ses. Entom. ICHN-SCL* 6: 53-68.
- VIVES, E., 1984: Cerambícidos (Coleoptera) de la Península Ibérica y de las Islas Baleares. *Trb. Mus. Zool. Barcelona* 2:1-137.
- WASSMER, T., 1994: Seasonality of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany) including the winter months. *Acta Oecologica*, 15(5). 607-631.

- , 1995: Selection of the spatial habitat of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany). *Acta Oecologica*, 16(4): 461-478.
- WHITTAKER, R.H., 1972: Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- WIENS, J.A. & ROTENBERRY, J.T., 1981: Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Monogr.*, 51: 21-41.
- WIENS, J.A., SCHOOLEY, R.L. & WEEKS, R.D.JR., 1997: Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos*, 78: 257-264.
- WILSON, E.O., 1988: The current state of biological diversity. En: Wilson, E.O. (Ed.): *Biodiversity*. National Academy Press. Washington: 3-18
- WINCHESTER, N., 1997: The arboreal superhighway: arthropods and landscape dynamics. *The Canadian Entomologist*, 129: 595-599.
- WINCHESTER, N.N. & RING, R.A., 1996: Northern temperate coastal sitka spruce forest with special emphasis on canopies: studying arthropods in an unexplored frontier. *Northwest Science* 70, Special Issue: 94-103.
- WITH, K.A., GARDNER, R.H. & TURNER, M.G., 1997: Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous habitats. *Oikos*, 78: 151-169.
- ZABALLOS, J.P., 1987: Los Carabidae (Coleoptera) del oeste del Sistema Central (5ª parte). *Boletín Asoc. esp. Entom.*, 11:35-52.
- ZAMORA, R., 1987: *Dinámica temporal y selección de hábitat de los Passeriformes de la alta montaña de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.