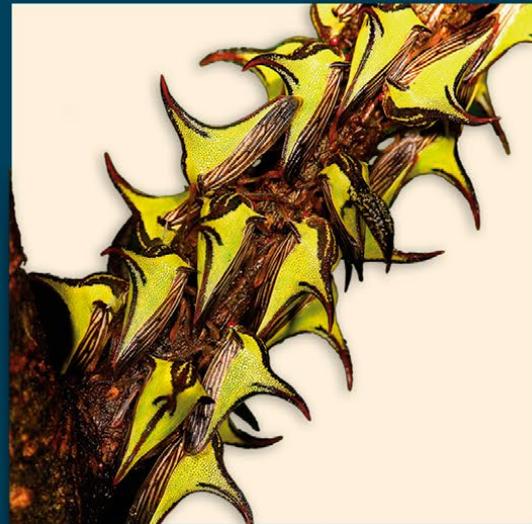


Cuadernos *de* Biodiversidad



Cuadernos de biodiversidad número 47 • 2015



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

El ecosistema de dehesa como reservorio de diversidad de insectos saproxílicos (Coleoptera y Diptera: Syrphidae) y factores que determinan sus ensamblajes

A. Ramírez-Hernández¹, E. Micó² y E. Galante²

¹ RED DE ECOETOLOGÍA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C. CARRETERA ANTIGUA A COATEPEC NO 351, COL. EL HAYA. C. P. 91070. XALAPA, VER., MÉXICO. E-MAIL: ALRAMHER@GMAIL.COM

² CENTRO IBEROAMERICANO DE LA BIODIVERSIDAD (CIBIO), UNIVERSIDAD DE ALICANTE. CARRETERA SAN VICENTE DEL RASPEIG S/N, 03080. ALICANTE, ESPAÑA.

ABSTRACT

The “dehesa” (grassland with scattered oak trees) is a typical Mediterranean ecosystem from west Iberian Peninsula that has resulted from the transformation of the forest by clearing and brushwood removing and the landscape is maintained mainly by bulls and/or Iberian pigs. This ecosystem is characterized by the presence of old scattered trees that are considered as “keystone-structures”, which favor the presence of a wide range of biodiversity, especially those species that are wood-dependent (saproxylic insects). Saproxylics are a diversified group involved in the recycling process of nutrients in forest, and thus they are considered as a bioindicator group

of the quality and conservation status of habitats, including a wide number of species under some categories of threat according to the IUCN criteria. It is widely recognized the importance of studying the main factors that determine the structure and distribution of species assemblages at both spatial and temporal scales, nevertheless, the saproxylic assemblages have been poorly studied from the temporal dimension. With this study we provide knowledge about the effect of the “dehesa” heterogeneity, species seasonality and distribution on this habitat and we highlight the importance of the maintaining of traditional practices as a tool for saproxylic insect diversity and conservation.

Key words: *Mediterranean ecosystem; habitat heterogeneity; scattered trees; pollard; tree hollow; red-list species.*

INTRODUCCIÓN

La situación geográfica, así como la alta heterogeneidad espacial y climática de la cuenca mediterránea, han sido factores determinantes que han favorecido la elevada diversidad de especies de plantas y animales, así como de endemismos que actualmente se distribuyen a lo largo de los países de esta cuenca (Blondel & Aronson, 1999; Verdú & Galante, 2002; López-López *et al.*, 2011). Esta rica diversidad de especies permiten situarla como uno de los 35 puntos calientes de diversidad (Joppa *et al.*, 2011; Zachos & Habel, 2011). No obstante, la historia de la cuenca mediterránea ha estado estrechamente ligada con la emergencia de grandes civilizaciones a lo largo del tiempo; por lo que es imposible entender los componentes y dinámicas de la actual diversidad en el Mediterráneo sin considerar la historia de cambios inducidos por la actividad humana (Blondel & Aronson, 1999; Farrell *et al.*, 2000; Blondel, 2006), influencia que tuvo un importante impacto a partir del Neolítico, periodo en el que se inició la mayor transformación de los ecosistemas y la domesticación de plantas y animales (Hernando-Gonzalo, 1994; Fairén, 2004).

La continuada intervención del hombre en el modelado de los ecosistemas mediante prácticas tradicionales para la “domesticación del medio”, ha generado un mosaico de “paisajes culturales” (Vos & Meeke, 1999). La apertura del bosque original ha buscado generar una reducción en la densidad del arbolado y el matorral para poder someter estas áreas a usos agrícolas y ganaderos, siendo éstos los principales agentes en el modelado del paisaje (Farrell *et al.*, 2000; Blondel, 2006).

Los bosques abiertos perennifolios y esclerófilos son una constante que forman parte del paisaje mediterráneo y tienen un alto valor ecológico, económico, cultural y paisajístico (Bugalho *et al.*, 2011). Estos ambientes son estructuralmente parecidos a las sabanas y se encuentran distribuidos a lo largo de la cuenca Mediterránea estando representados en Cerdeña, Sicilia, Córcega, Mallorca, Marruecos, Túnez, Argelia, España y Portugal (Bugalho *et al.*, 2009). Del conjunto de países de esta cuenca, España cuenta con el 40% de las áreas de matorral, pastizal y bosques abiertos manejados mediante prácticas tradicionales de toda Europa (Montero & Serrada, 2013). Este ecosistema tradicionalmente manejado es localmente llamado dehesa y cubre un área de 3 a 4.5 millones de hectáreas aproximadamente, extendiéndose desde la provincia de Zamora hasta el sur de Huelva (San Miguel, 1994), incluyendo el Algarve y el Alentejo en Portugal, donde este mismo ecosistema es llamado “montado” y está representado en menor cantidad, cubriendo 0.7 millones de hectáreas del territorio portugués (Pereira *et al.*, 2004).



Fig. 1. Paisaje típico del ecosistema de dehesa, los árboles presentan una distribución aislada y se encuentran en baja densidad (Foto: E. Micó)

¿QUÉ ES UNA DEHESA?

El término dehesa proviene del latín *defesa* que significa “defender” o “acotar” y aparece por primera vez en el siglo X (Klein, 1920). Se trata de un ecosistema de origen antrópico derivado del proceso de aclareo del bosque original, manteniendo algunos árboles dispersos (Fig. 1) con la finalidad de introducir ganado, principalmente (García-González, 1979). Mediante la apertura del bosque se permite el paso de la luz solar fomentando así, una mejora en la producción de gramíneas (Hernández, 1995; López-Sáez *et al.*, 2007).

Se pueden apreciar tres componentes principales que estructuran la dehesa y es 1) la presencia de árboles maduros con distribución aislada, 2) pastizal y 3) ganado (San Miguel, 1994; Muñoz-Igualada *et al.*, 2006). Las especies arbóreas dominantes en la dehesa pertenecen al género *Quercus* y la composición de éstas varía según la región, pudiendo encontrar encinas (*Quercus rotundifolia* Lam.), melojos (*Quercus pyrenaica* Willd), quejigos (*Quercus faginea* Lam) y alcornoques (*Quercus suber* L.) (Cabo, 1976; Gómez-Gutiérrez, 1992).

El arbolado es sometido a prácticas tradicionales de limpieza que consisten en una poda agresiva llamada trasmochó, y una poda más ligera conocida como olivado (Fig. 2). Este manejo fomenta que la extensión de la copa sea horizontal principalmente (Fig. 3) ofreciendo un microclima (Cabo, 1976),



Fig. 2. El trasmochó busca eliminar las principales ramas de los árboles dejando entre 3-6 ramas principales. Estas prácticas fomentan una mejor producción de bellotas (Foto: A. Ramírez-Hernández & E. Galante)



Fig. 3. Las prácticas de trasmochó del arbolado favorecen que la copa del arbolado se extienda de manera horizontal generando a su vez un microclima debajo de las copas (Foto: A. Ramírez-Hernández & E. Galante)

permitiendo que el pasto que se encuentra bajo la copa se mantenga verde y provechoso por más tiempo (Gómez-Gutiérrez, 1992; Gea *et al.*, 2005). Otra finalidad adicional de este manejo tradicional del arbolado, es lograr una mejor producción de bellota y la obtención de carbón, aunque el carboneo es una práctica que ha desaparecido casi por completo (Cabo, 1976). Se estima que una dehesa con buena producción de bellota, además, tiene una densidad arbórea entre 20–50 árboles/ha para una producción media que oscila entre 300–700 kg/ha anual (ver Vázquez *et al.*, 1999; Rodríguez-Estévez *et al.*, 2007). Este manejo ha fomentado que la apariencia del paisaje de la dehesa sea dominado por árboles aislados en baja densidad (20–50 árboles/ha), favoreciéndose con esta apertura del medio, la

formación de árboles con gran diámetro (Plieninger *et al.*, 2003). No obstante, a pesar de que el origen y mantenimiento de la dehesa es de uso ganadero y agrícola, también se han desarrollado actividades de caza, creando zonas reservadas para esta práctica en donde se permite crecer el matorral entre los árboles (Cabo, 1976).

LA DEHESA COMO RESERVORIO DE BIODIVERSIDAD

Este ecosistema cuenta con una alta diversidad de especies, de las cuáles muchas se encuentran bajo alguna figura de protección o amenaza (Gómez-Gutiérrez, 1992; Sánchez-Martínez *et al.*, 2012; Campos *et al.*, 2013). Esta diversidad está estrechamente ligada con las características estructurales del ecosistema de dehesa, especialmente los árboles aislados, ya que cumplen una función clave en el mantenimiento de la diversidad (Manning *et al.*, 2006), ya que para muchas especies los árboles aislados y de gran porte les proveen de todos los requerimientos necesarios para completar sus ciclos de vida, mientras que otras los pueden usar ocasionalmente como refugio (Tews *et al.*, 2004; Manning *et al.*, 2006).

La presencia de oquedades es una característica más que configura la estructura del arbolado de la dehesa (Fig. 4), siendo resultado del manejo tradicional al que son sometidos los árboles (Sebek *et al.*, 2013). El manejo por trasmoches ocasiona cicatrices en las ramas gruesas que solo llegarán a cerrarse si están situadas en vertical; las horizontales, o menos verticales, al descomponerse el leño, producen oquedades que retienen el agua de lluvia y terminan por dejar el tronco o la rama hueca (ver Gómez-Gutiérrez, 1992), apta y lista para ser utilizada como refugio o lugar de nidificación por todo tipo de organismos de vida de la fauna silvestre (Díaz *et al.*, 1997; 2003; Bugalho *et al.*, 2011).

La importancia de la dehesa radica, por lo tanto, en la heterogeneidad estructural del paisaje que ofrece una amplia disponibilidad de hábitats, además de que es un ecosistema poco común en el resto de los países Europeos y cubre una gran extensión en la



Fig. 4. Las oquedades se originan en diferentes partes de los árboles como consecuencia de las prácticas de trasmoches, estas oquedades suelen almacenar acumulaciones de agua y materia orgánica (Foto: E. Galante)

península Ibérica (Montero & Serrada, 2013), por lo que también es un ecosistema de interés comunitario como “paisaje cultural” (Silva-Pérez, 2010) y reservorio de diversidad (Díaz *et al.*, 1997; 2003), estando incluida en la Directiva de Hábitats (Anexo I 6310 Dehesas perennifolias de *Quercus* spp.) y red Natura 2000.

Sin embargo, aunque resulte paradójico, su dependencia de la actividad humana convierte a la dehesa un ecosistema frágil. Y es que en las últimas décadas los usos tradicionales han sido abandonados en su mayoría debido a los cambios socioeconómicos acontecidos en la sociedad española, generando una ruptura entre el mantenimiento de las prácticas agrosilvopastorales que han hecho posible el mantenimiento y persistencia de la dehesa durante siglos habiendo llegado a nuestros días, y poniendo en riesgo la diversidad que alberga este ecosistema (Gómez-Gutiérrez, 1992; Olea & San Miguel-Ayán, 2006; Muñoz-Igualada *et al.*, 2006; Moreno & Pulido, 2009).

ORGANISMOS SAPROXÍLICOS: CONCEPTO E IMPORTANCIA ECOLÓGICA

Se conocen como saproxílicos (del griego *sapros* deteriorar; *xylon* madera) a aquellos organismos que,

en algún estadio de su ciclo de vida, dependen de varios atributos de la madera muerta o en proceso de descomposición, asociada tanto a árboles moribundos o muertos (en pie o caídos) como a árboles vivos, o de hongos que colonizan dicha madera o bien están asociadas a la presencia de otras especies estrictamente saproxílicas (Speight, 1989; Alexander, 2008) relacionándose con cualquiera de los microhábitats ofrecidos por la madera de los árboles (Winter & Möller, 2008; Stokland *et al.*, 2012) y cumpliendo un papel clave en el proceso de reincorporación de nutrientes en el ecosistema (Jönsson *et al.*, 2004; Micó *et al.*, 2011b; Crowther *et al.*, 2012; Sánchez-Galván *et al.*, 2014).

Los organismos saproxílicos constituyen un importante componente de los bosques, tanto en términos de diversidad como funcionalidad, siendo principalmente hongos e invertebrados los grupos mejor representados (Stokland *et al.*, 2012). Dentro de éstos, destacan los insectos siendo en definitiva escarabajos (Coleoptera) y sírfidos (Diptera: Syrphidae) los grupos mejor representados por una elevada diversidad de especies y diversidad funcional, además de que explotan un amplio rango de microhábitats ofrecidos por la madera de los árboles (Dajoz, 1998). Por ejemplo, se estima que tan sólo los coleópteros comprenden un 22-56% de todos los organismos saproxílicos encontrados en los bosques (Grove, 2002) e incluyen un gran número de especies amenazadas o casi amenazadas (Nieto & Alexander, 2010).

Según las estimaciones hechas en Nieto & Alexander (2010), España alberga 224 especies de coleópteros saproxílicos, situándose dentro de los cinco principales países con más riqueza de especies a nivel europeo (Italia: 255, Francia: 238, Eslovaquia: 227, España: 224 y Austria: 215). Por otra parte, los sírfidos con 6000 especies descritas y con una amplia distribución geográfica, cuentan en la región Paleártica con 1800 especies (Thomson & Rotheray, 1998), y de ellas 800 son conocidas en Europa de las cuáles se conocen 150 con hábito larvario saproxílico (Speight & Good, 2003) y de éstas, en España (incluida Andorra y Gibraltar excluyendo Portugal) 63 especies están presentes (Marcos-García & Ricarte, datos inéditos). Las larvas de sírfidos saproxílicos son acuáticas, por lo que están asociadas a microhábitats capaces de retener

agua durante mucho tiempo como es el caso de las oquedades de los árboles (Rotheray & MacGowan, 2000; Fayt *et al.*, 2006; Speight, 2010).

Las comunidades de estos insectos saproxílicos están restringidas a los hábitats ofrecidos por la madera, éstos presentan condiciones particulares determinadas por las características microclimáticas de los mismos proporcionando las condiciones propicias para el desarrollo de las larvas de coleópteros y sírfidos saproxílicos (Winter & Möller, 2008; Stokland *et al.*, 2012). Es en esta amplia gama de microhábitats donde se producen una serie de interacciones que están condicionadas por la relación entre las características concretas del árbol y la calidad del microhábitat, y la presencia de especies concretas que determinan la presencia de otras. No obstante, se sabe muy poco sobre la importancia de las interacciones entre los distintos gremios tróficos que conviven en los microhábitats que ofrece la madera muerta (Quinto *et al.*, 2012), a pesar de que algunas especies son capaces de favorecer la disponibilidad de recursos para otras especies, al causar cambios físicos o químicos en las características del medio (Jones *et al.*, 1994; Micó *et al.*, 2011b; Sánchez-Galván *et al.*, 2014, Micó *et al.* 2015).

Por su dependencia con la madera de los árboles, los insectos saproxílicos se han visto altamente afectados por malas prácticas de explotación forestal desarrolladas en las últimas décadas, que han alterado considerablemente estos hábitats (Grove, 2002). Como consecuencia, un amplio número de especies han sido incluidas en los libros rojos estando catalogadas bajo alguna de las categorías establecidas por la UICN, lo que ha convertido a este grupo como de especial interés para su conservación a nivel europeo (Nieto & Alexander, 2010; Speight, 2010; Radenković *et al.*, 2013) y nacional (Recalde, 2010; Verdú *et al.*, 2011). A pesar de que los estudios sobre la estructura de los ensambles de las especies de coleópteros y sírfidos saproxílicos es relativamente reciente, habiéndose incrementado durante los últimos años el esfuerzo por conocer la diversidad y estructura de las comunidades de insectos saproxílicos en España, el conocimiento de la diversidad saproxílica es aún muy limitado en un elevado porcentaje de las formaciones boscosas del mediterráneo en general y del territorio ibérico en

particular (i.e. Ricarte *et al.*, 2009; Marcos-García *et al.*, 2010; Ricarte *et al.*, 2011; Micó *et al.*, 2013a; b; Ramírez-Hernández, 2014).

En este sentido, las dehesas del oeste ibérico, son ecosistemas que albergan un gran número de árboles maduros con oquedades, características estructurales que son capaces de mantener una rica comunidad de insectos saproxílicos (Micó *et al.*, 2011a), aunque previo a los trabajos de Ramírez-Hernández (2014) no existían datos suficientes sobre los ensamblajes de estos insectos saproxílicos en este ecosistema (Micó *et al.*, 2010; 2011a; Viñolas, 2012).

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE INSECTOS SAPROXÍLICOS EN LAS DEHESAS

Micó *et al.* (2011a) han puesto de relieve la relevancia de los árboles veteranos de las dehesas del oeste ibérico, ya que resultan ser un importante reservorio de especies de este grupo de insectos, incluyendo un porcentaje elevado de aquellas especies catalogadas con alguna categoría de amenaza de acuerdo con los criterios de la UICN. A pesar de estos datos preliminares que indicaban la importancia que este ecosistema puede tener para el mantenimiento de una rica comunidad de insectos saproxílicos, hasta ahora, no se había desarrollado una investigación que se centrara en el estudio de la diversidad y estructura de los ensamblajes de este grupo taxonómico ni de las variables estructurales que condicionan su diversidad y distribución en estos ecosistemas de dehesa.

Es por ello que recientemente se han desarrollado investigaciones (ver Ramírez-Hernández, 2014) en el marco del proyecto LIFE-Nature “Conservación de la Biodiversidad en el Oeste Ibérico” (LIFE/E/NAT/000762) y del proyecto “Estructura de la comunidad y factores ambientales que condicionan la presencia de insectos saproxílicos: efecto de la calidad del hábitat en los ensamblajes de Coleoptera y Diptera de bosques mediterráneos” (Ministerio de Ciencia e Innovación CGL2009-09656 /BOS) ante la necesidad de contar con un modelo de gestión de los ecosistemas de dehesa del oeste ibérico que permitiese mantener la biodiversidad de estos hábitats incluidos en la Red Natura 2000 con el fin

de contribuir a su conservación.

Dicha investigación ha tenido como objetivo general el dar a conocer mediante un estudio sistemático la diversidad y estructura de las comunidades de las especies de coleópteros y sírfidos saproxílicos de las dehesas, tanto a escala espacial como temporal, y poner de manifiesto la importancia de este ecosistema mediterráneo en el mantenimiento de la diversidad de este grupo de insectos. Para llevar a cabo esta investigación se seleccionó la Reserva Biológica de Campanarios de Azaba (<http://reservabiologicacampanarios.es/>) localizada al suroeste de la provincia de Salamanca (Fig. 5) y que es propiedad de la Fundación Naturaleza y Hombre (FNyH) desde 2009. Debido a la elevada diversidad de artrópodos y número de especies de insectos amenazadas que alberga la dehesa de Campanarios de Azaba, en 2013 ha sido declarada como Reserva Entomológica por la Asociación española de Entomología (AeE; <http://www.entomologica.es/>), siendo la primera bajo esta denominación en España.

En términos generales, la heterogeneidad del hábitat favorece una elevada diversidad de insectos saproxílicos (Tews *et al.*, 2004; Sobek *et al.*, 2009; Bouget *et al.*, 2013) y en la dehesa, esta heterogeneidad ha permitido que, durante los 19 meses de muestreo se capturaron 9.603 individuos pertenecientes a 157 especies (40 familias) de coleópteros saproxílicos y 477 individuos de 18 especies de sírfidos saproxílicos explotando la amplia gama de microhábitats ofrecidos por la estructura de este ambiente (Ramírez-Hernández, 2014b) que ha sido resultado de la acción del hombre en el modelado de la estructura y dinámicas en la dehesa (Gómez-Gutiérrez, 1992; Sánchez-Martínez *et al.*, 2012). Las características estructurales de este ecosistema, definidas como especie arbórea dominante y diferentes porcentajes de cobertura de matorral, han sido los principales factores que han afectado la diversidad y estructura de los ensamblajes de este grupo de insectos, aunque la respuesta de los ensamblajes ha sido distinta según el grupo evaluado (Ramírez-Hernández *et al.*, 2014b).

Estos datos hacen evidente la importancia que desempeña la dehesa como un ecosistema clave para el mantenimiento de esta elevada diversidad de insectos saproxílicos (Ramírez-Hernández *et al.*,

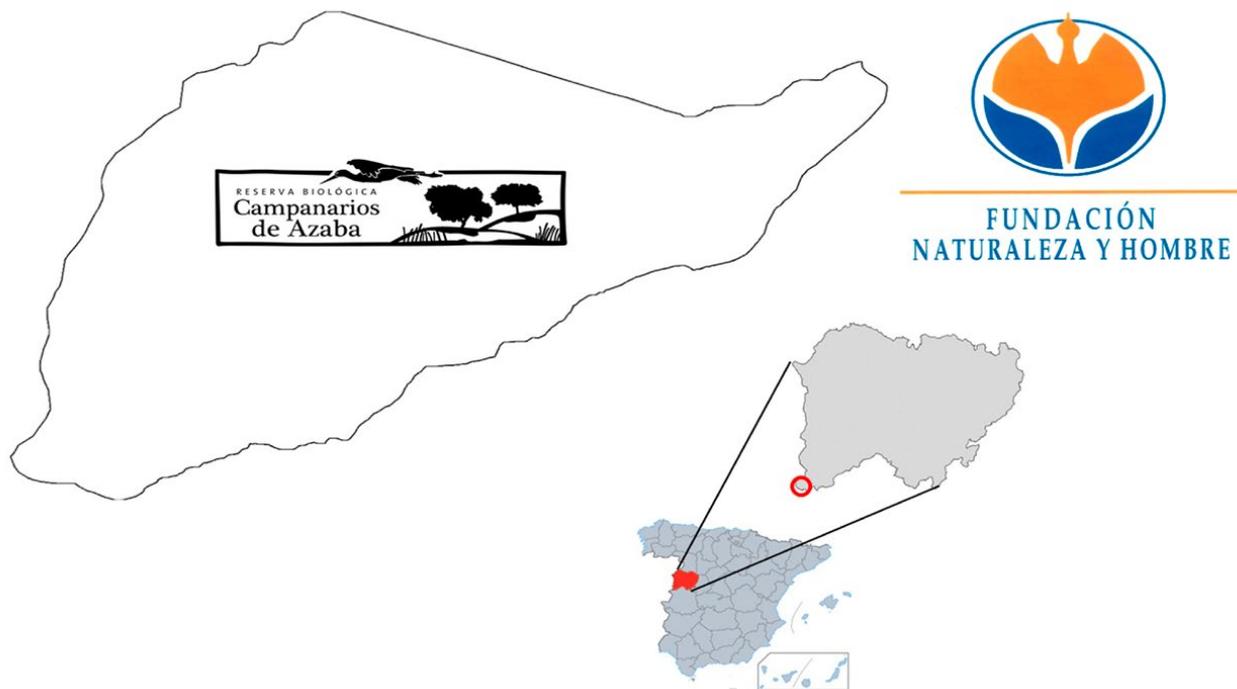


Fig. 5. Localización de la Reserva Biológica de Campanarios de Azaba en la provincia de Salamanca.

2014b). El dinamismo introducido por la actividad humana, mediante prácticas tradicionales, ha fomentado una alta heterogeneidad en el paisaje, por lo que no sólo es necesario conservar el ecosistema, sino que también resulta imprescindible tener en cuenta el mantenimiento de estas prácticas tradicionales para la aplicación de planes de gestión y conservación de la diversidad de la dehesa ya que la presencia de árboles veteranos juega un papel determinante en el mantenimiento de la diversidad de este grupo de insectos, ofreciendo un complejo mosaico de microhábitats capaz de albergar una elevada diversidad especies (Mico *et al.*, 2011a).

DIVERSIDAD DE LA DEHESA A ESCALA TEMPORAL

A pesar de que la heterogeneidad de la dehesa ha sido un factor determinante en la estructura de las comunidades de insectos saproxílicos, hay que tener en cuenta que los recursos bióticos y abióticos presentes en el ecosistema no son constantes durante todo el año, ya que dependen de las condiciones de

temperatura y humedad impuestas por las diferentes estaciones. Conocer la variación temporal de las especies de escarabajos saproxílicos también ha permitido indagar en los principales patrones que estructuran los ensamblajes en función de los recursos tróficos ofrecidos por el ecosistema a través del tiempo.

Las características del clima de la cuenca Mediterránea (Blondel & Aronson, 1999) impone una marcada estacionalidad sobre los insectos en general (Wolda, 1988). En este sentido, los ensamblajes de coleópteros saproxílicos exhiben dos picos de actividad, uno relacionado con riqueza y abundancia de especies durante la primavera y verano, mientras que el segundo es solamente de abundancia de especies y tiene lugar durante el otoño (Ramírez-Hernández *et al.*, 2014a).

Esta segregación temporal puede ser determinada por muchos factores como son el rango de distribución geográfica, el tamaño corporal de las especies y los gremios tróficos. El rango de distribución de las especies puede explicar en parte la estacionalidad de los ensamblajes de coleópteros saproxílicos en la dehesa. Las especies más abundantes registradas

durante el verano presentan un rango de distribución que parte desde el norte de África y se extiende por toda la región de la cuenca del Mediterráneo. Por el contrario, el ensamble registrado durante las estaciones más frías presenta una distribución más amplia que va desde el norte de África hasta Oriente Próximo, extendiéndose por toda la zona continental de Europa (Ramírez-Hernández, 2014).

Con relación al tamaño corporal de los imagos, se puede observar una amplia variación en las tallas de las especies, además de que exhiben un patrón muy marcado en el que las especies de mayor tamaño son menos abundantes y restringen sus periodos de actividad durante la temporada estival mientras que las de menor tamaño corporal son mucho más abundantes y la mayoría están presentes durante todo el año (Ramírez-Hernández, 2014). Las variaciones a lo largo del año en temperatura y humedad relativa determinan el inicio de la actividad de los ensambles de coleópteros saproxílicos (Franc, 2007), además de que estos factores abióticos tienen un efecto directo sobre el ecosistema, influyendo en la disponibilidad de recursos alimenticios y del hábitat (Gaylord *et al.*, 2006), lo que permite presuponer que la explotación de recursos espaciales y temporales está en gran parte determinada por el nicho térmico de las especies (May, 1985; Verdú *et al.*, 2007; Verdú & Lobo, 2008). Los efectos de los factores abióticos de temperatura y humedad relativa se pueden ver reflejados en los distintos nichos que ocupan las especies en función a sus hábitos tróficos condicionando la manera en que se estructuran a través del tiempo (Southwood *et al.*, 2004; Vodka *et al.*, 2009; Grove & Forster, 2011), y como consecuencia liderando la organización estacional de las interacciones que se producen en el ecosistema (Quinto *et al.*, 2012).

CONCLUSIONES

El ecosistema de dehesa mantiene una elevada diversidad de especies de coleópteros y sírfidos saproxílicos, incluso de aquellas que se encuentran amenazadas por la regresión de sus hábitats. El mantenimiento de esta diversidad es posible gracias a las prácticas tradicionales sobre el arbolado, por lo que resulta imprescindible fomentar el manteni-

miento de las mismas ya que favorece la generación de oquedades representando un rico complejo de microhábitats para los insectos saproxílicos en la dehesa. Asimismo, las prácticas desarrolladas en la dehesa deben incluir el mantenimiento de la heterogeneidad del medio y la apertura del mismo. Los coleópteros saproxílicos muestran una marcada estacionalidad que coincide con las características climáticas de la región Mediterránea, siendo el principal modelador de los ensambles temporales de este grupo mostrando un alto recambio de especies entre estaciones. La mayor diversidad de especies de coleópteros saproxílicos se concentra entre la primavera y verano, mostrando un segundo pico de actividad durante el otoño pero sólo de abundancia. Existen especies que se distribuyen exclusivamente durante los meses de verano y por el contrario, hay especies que restringen sus periodos de actividad durante el otoño donde alcanzan sus máximos picos de abundancia.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2011-23658), Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2012-31669) y Generalitat Valenciana (proyectos PROMETEO/2013/03412 y ACOMP/2014/140). A. R. H. agradece la beca predoctoral recibida por la Generalitat Valenciana a través del programa Santiago Grisolia (GRISOLIA/2010/080). Finalmente agradecemos al personal de la Reserva Biológica de Campanarios de Azaba, especialmente a C. Sánchez-Martínez y D. Benito-Peñil, por el apoyo brindado durante el desarrollo de esta investigación

REFERENCIAS

- Alexander, K. N. A., (2008) Tree biology and saproxylic Coleoptera: Issues of definitions and conservation language. *Rev Écol (Terre Vie)*. 63: 1–5.
- Blondel, J., & Aronson, J. (1999) *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University. Press, Oxford.

- Blondel, J. (2006) The 'design' of Mediterranean landscapes: a millennial story of humans and ecological systems during the historic period. *Hum Ecol.* 34: 713–729.
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G. & Nusillard, B. (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv.* 22: 2111–2130.
- Bugalho, M. N., Caldeira, M. C., Pereira, J. S., Aronson, J. & Pausas, J. G. (2011) Mediterranean cork oak savannas require human use to sustain biodiversity and ecosystem services. *Front Ecol Environ.* 9: 278–86.
- Bugalho, M. N., Plieninger, T., Aronson, J., Ellatifi, M. & Crespo, D. G. (2009) Open woodlands: a diversity of uses (and overuses). En: Aronson, J., Pereira, J. S. & Pausas, J. (eds) *Cork oak woodlands on the edge: ecology, biogeography, and restoration of an ancient Mediterranean ecosystem*. Island Press, Washington, DC. 33–45 pp.
- Cabo, A. (1976) Origen de las dehesas Salmantinas. *Anu Cent Edafol Biol CSIC.* 3: 341–354.
- Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J. L., Starrs, P. F., Díaz, M., Standiford, R. B. & Montero, G. (2013) *Mediterranean oak woodland working landscapes*. Landscape Series, 16, DOI: 10.1007/978-94-007-6707-2.
- Crowther, T. W., Boddy, L. & Jones, T. H. (2012) Functional and ecological consequences of saprotrophic fungivore-grazer interactions. *The ISME Journal.* 6: 1992–2001.
- Dajoz, R. (1998) *Les insectes et la forêt: Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*. Paris (France), Technique & Documentation.
- Díaz, M., Campos, P. & Pulido, F.J. (1997) The Spanish dehesas: a diversity in land-use and wildlife. En: Pain, D.J. & Pienkowski, M.W. (Eds.), *Farming and Birds in Europe. The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego. 178–209 pp.
- Díaz, M., Pulido, F.J. & Marañón, T. (2003) Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adehesados. *Ecosistemas* 3. <<http://www.aect.org/ecosistemas/033/investigacion4.htm>>. 6 mayo 2014.
- Ewers, R. M. & Didham, K. R. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentations. *Biol Rev Camb Philos.* 81: 117–142.
- Fairén, S. (2004) Rock-art and the Transition to Farming. The Neolithic landscape of the central Mediterranean coast of Spain. *Oxford J Archaeol.* 23: 1–19.
- Farrell, E. P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, R. & Piussi, P. (2000) European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. *Forest Ecol Manag.* 132: 5–20.
- Fayt, P., Hastir, P., Pontegnie, C., Henin, J. M. & Versteirt, V. (2006) Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests. *J Insect Conserv.* 10:129–150.
- Franc, N. (2007) Conservation ecology of forest invertebrates, especially saproxylic beetles, in temperate successional oak-rich stands. Doctoral thesis from Göteborg University, Department of Zoology. ISBN: 978-91-628-7132-1.
- García-González, R. (1979) Los consumidores domésticos de la dehesa salmantina. En: CSIC (Ed). *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina. 1. Estudio fisiográfico descriptivo*. Salamanca-Jaca. 263–315pp.
- Gaylord, M. L., Kolb, T. E., Wallin, K. F. & Wagner, M. R. (2006) Seasonality and lure preference of bark beetles (Curculionidae: Scolytinae) and associates in a northern Arizona ponderosa pine forest. *Environ Entomol.* 35: 37–47.
- Gea, G., Cañellas, I., Calama, R., Sánchez, M. M. & Montero, G. (2005) Influencia De La Encina Sobre La Producción y La Composición Del Pasto: Consecuencias Sobre El Manejo Silvopastoral. IV Congreso Forestal Español (Secf). Zaragoza.
- Gómez-Gutiérrez, M. (1992) *El libro de las dehesas salmantinas*. Consejería de Medio Ambiente y Organización Territorial, Junta de Castilla y León, Salamanca.
- Grove, S. J. (2002) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu Rev Ecol Syst.* 33: 1–23.
- Grove, S. J. & Forster, L. (2011) A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 1. Description of the fauna and seasonality patterns. *Biodivers Conserv.* 20: 2149–2165.

- Hernández, C. G. (1995) La dehesa extremeña. *Revista Agricultura*. 750: 37–41.
- Hernando-Gonzalo, A. (1994) El proceso de neolitización. Perspectivas teóricas para el estudio del Neolítico. *Zephyrus*. 46: 123–142.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. 69: 373–386.
- Jönsson, N., Méndez M, & Ranius, T. (2004) Nutrient richness of wood mould in tree hollows with the scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. *Anim Biodivers Conserv*. 27: 79–82.
- Joppa, L.N., Roberts, D.L., Myers, N. & Pimm, S.L. (2011) Biodiversity hotspots house most undiscovered plant species. *P Natl Acad Sci USA*. 108: 13171–13176.
- Klein, J. (1920) *The Mesta. A study of Spanish Economic History 1273–1836*. Cambridge.
- López-López, P., Maiorano, L., Falcucci, A., Barba, E. & Boitani, L. (2011) Hotspots of species richness, threat and endemism for terrestrial vertebrates in SW Europe. *Acta Oecol*. 37: 399–412.
- López-Sáez, J. A., López, P., López, L., Cerrillo, E., González, A. & Prada, A. (2007) Origen Prehistórico de la Dehesa en Extremadura: una Perspectiva Paleoambiental. *Rev Estud Extremeños*. 63: 493–510.
- Manning, A. D., Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. (2006) Scattered trees are keystone structures—implications for conservation. *Biol Conserv*. 132: 311–321.
- Marcos-García, M. A., Micó, E., Quinto, J., Briones, R. & Galante E (2010) Lo que las oquedades esconden. *Cuad Biodivers*. 34: 3–7.
- Martikainen, P. & Kalia, L. (2004) Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biol Conserv*. 120: 171–181.
- May, M. L. (1985) Thermoregulation. En Kerkut GA, Gilbert LI. *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon, Oxford. 507–552 pp.
- Micó, E., Briones, R., Quinto, J. & Galante, E. (2010) Presencia de *Eupotosia mirifica* (Mulsant, 1842) en la Reserva Campanarios de Azaba, Salamanca (LIFE Nature) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae, Cetoniini). *Boln Asoc esp Ent*. 34: 437–440.
- Micó, E., Marcos-García, M. A., Galante, E. (2013a). *Los insectos saproxilicos del Parque Nacional de Cabañeros*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- Micó, E., Marcos-García, M. A., Quinto, J., Ramírez, A., Ríos, S., Padilla, A. & Galante, E. (2011a) Los árboles añosos de las dehesas ibéricas, un importante reservorio de insectos saproxilicos amenazados. *Elytron*. 24: 89–97.
- Micó, E., García-López, A., Brustel, H., Padilla, A. & Galante, E. (2013b) Explaining the saproxylic beetle diversity of a protected Mediterranean area. *Biodivers Conserv*. 22: 889–904.
- Micó, E., Juárez, M., Sánchez, A. & Galante, E. (2011b) Action of the saproxylic scarab larva *Cetonia auratiformis* (Coleoptera: Scaraboides: Cetoniidae) on woody substrates. *J Nat Hist*. 45: 2527–2542.
- Micó, E., García-López, A., Sánchez, A., Margarita Juárez, M., Galante, E. 2015. What can physical, biotic and chemical features of a tree hollow tell us about their associated diversity?. *J Insect Conserv* 19:141–153
- Montero, G. & Serrada, R. (2013) *La situación de los bosques y el sector forestal en España - ISFE 2013*. Edit. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Lourizán (Pontevedra).
- Moreno, G. & Pulido, F. J. (2009) The functioning, management and persistence of dehesas. En: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J. & Mosquera-Losada, M. R. (Eds.), *Agroforestry in Europe*. Springer. 127–160 pp.
- Muñoz-Igualada, J.; Guil-Celada, F. & San Miguel, A. (2006) La dehesa y la sostenibilidad de un ecosistema frágil, 17–32pp. En: Espejo, M., Martín, M., Matos, C. & Mesías, M. J. (Eds.) *Gestión ambiental y económica del ecosistema dehesa en la Península Ibérica*. Junta de Extremadura. Mérida.
- Nieto, A. & Alexander, K. N .A. (2010) *European Red List of Saproxylic Beetles*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Olea, L. & San Miguel-Ayanz, A. (2006) The Spanish dehesa. A traditional mediterranean silvopastoral system linking production and nature conservation, Madrid, Spain. <http://www.cababstractsplus.org/abstracts/Abstract.aspx?AcNo=20063100715>

- Pereira, H. M., Domingos, T. & Vicente, L. (2004) *Portugal Millennium Ecosystem Assessment: State of the Assessment Report*. Centro de Biologia Ambiental, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa. Lisboa.
- Plieninger, T., Pulido, F. J. & Konold, W. (2003) Effects of land use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration. *Environ Conserv.* 30: 61–70.
- Quinto, J., M. A. Marcos-García, C. Díaz-Castelazo, V. Rico-Gray, H. Brustel, E. Galante, & E. Micó. (2012) Breaking down complex saproxylic communities: understanding sub-networks structure and implications to network robustness. *PLoS ONE*: 7, e45062. doi:10.1371/journal.pone.0045062.
- Radenković, S., Nedeljković, Z., Ricarte, A., Vujić, A. & Šimić, S. (2013). The saproxylic hoverflies (Diptera: Syrphidae) of Serbia. *J Nat Hist.* 47: 87–127.
- Ramírez-Hernández, A. (2014) Diversidad y variación espaciotemporal de los ensambles de insectos saproxílicos (Coleoptera y Diptera: Syrphidae) en ecosistemas de dehesa del oeste Ibérico. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante.
- Ramírez-Hernández, A., Micó, E., Galante, E. (2014a) Temporal variation in saproxylic beetle assemblages in a Mediterranean ecosystem. *J Insect Conserv.* 18: 993–1007.
- Ramírez-Hernández, A., Micó, E., Marcos-García, M. A., Brustel, H., Galante, E. (2014b) The “dehesa”, a key ecosystem in maintaining the diversity of Mediterranean saproxylic insects (Coleoptera and Diptera: Syrphidae). *Biodivers Conserv.* 23: 2069–2086.
- Ranius, T. & Hedin, J. (2001) The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia*. 126: 363–370.
- Recalde, J. I. (2010) “Lista Roja europea de escarabajos saproxílicos” (Coleoptera) presentes en la Península Ibérica: actualización y perspectivas. *Heteropterus Rev. Entomol.* 10: 157–166.
- Ricarte, A., Jover, T., Marcos-García, M. A., Micó, E. & Brustel, H. (2009) Saproxylic beetles (Coleoptera) and hoverflies (Diptera: Syrphidae) from a Mediterranean forest: towards a better understanding of their biology and species conservation. *J Nat Hist.* 43: 583–607.
- Ricarte, A.; Marcos-García, M. A.; Moreno, C. E. (2011) Assessing the effects of vegetation type on hoverfly (Diptera: Syrphidae) diversity in a Mediterranean landscape: implications for conservation. *J Insect Conserv.* 15: 865–877.
- Rodríguez-Estévez, V., García, A., Perea, J., Mata, C. & Gómez, A. (2007) Producción de bellota en la dehesa: factores influyentes. *Archivos de zootecnia.* 56: 25–43.
- Rotheray, G. E. & MacGowan, I. (2000) Status and breeding sites of three presumed endangered Scottish saproxylic syrphids (Diptera, Syrphidae). *J Insect Conserv.* 4: 215–223.
- San Miguel, A. (1994) *La dehesa española. Origen, tipología, características y gestión*. Fundación Conde del Valle de Salazar. Madrid.
- Sánchez-Galván, I. R., Quinto, J., Micó, E., Galante, E. & Marcos-García, M. A. (2014) Facilitation Among Saproxylic Insects Inhabiting Tree Hollows in a Mediterranean Forest: The Case of Cetoniids (Coleoptera: Cetoniidae) and Syrphids (Diptera: Syrphidae). *Environ Entomol.* 43: 336–343.
- Sánchez-Martínez, C., Benito Peñil, D., García De Enterría, S., Barajas Castro, I., Martín Herrero, N., Pérez Ruiz, C., Sánchez Sánchez, J., Sánchez Agudo, J. A., Rodríguez De La Cruz, D., Galante, E., Marcos-García, M. A. & Micó, E. (2012) *Manual de gestión sostenible de bosques abiertos mediterráneos*. Castilla Tradicional. Salamanca. 148pp.
- Sebek, P., Altman, J., Platek, M. & Cizek, L. (2013) Is active management the key to the conservation of saproxylic biodiversity? Pollarding Promotes the formation of tree hollows. *PLoS ONE*, 8, e60456. doi:10.1371/journal.pone.0060456.
- Silva-Pérez, R. (2010) La dehesa vista como paisaje cultural. Fisonomías, funcionalidades y dinámicas históricas. *Ería.* 82: 143–157.
- Sobek, S., Steffan-Dewenter, I., Scherber, C. & Tscharrntke, T. (2009) Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient. *Divers Distrib.* 15: 660–670.
- Speight, M. C. D. (1989) *Saproxylic invertebrates and their conservation*. Strasbourg (France): Council of Europe.

- Speight, M. C. D. (2010) Species accounts of European Syrphidae (Diptera) 2010. *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*, Vol. 59 Syrph the Net publications, Dublin. 285 pp.
- Speight, M. C. D. & Good, J. A. (2003) Development of ecofriendly forestry practices in Europe and the maintenance of saproxylic biodiversity. En: Mason, F., Nardi, G. & Tisato, M. (Eds) *Proceeding of the International Symposium Dead wood: a key to biodiversity*. Mantova, Italy. Sherwood 94, Suppl. 2.
- Stokland, J. N., Siitonen, J. & Jonsson, B. G. (2012) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press.
- Southwood, T. R. E., Wint, G. R. W., Kennedy, C. E. J. & Greenwood, S. R. (2004) Seasonality, abundance, species richness and specificity of the phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *Eur J Entomol.* 101: 43–50.
- Thomson, F. C. & Rotheray, G. E. (1998) Family Syrphidae. En: Papp L, Darvas B (eds) *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera (with special reference to flies of economic importance)*, vol 3. Science Herald, Budapest. 81–139 pp.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr.* 31: 79–92.
- Vázquez, F. M., Doncel, E., Martín, D. & Ramos, S. (1999) Estimación de la producción de bellotas de los encinares de la provincia de Badajoz en 1999. *Sólo Cerdo Ibérico.* 3: 67–75.
- Verdú, J. R., Arellano, L., Numa, C. & Micó, E. (2007) Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecol Entomol.* 32: 544–551.
- Verdú, J. & Galante, E. (2002) Climatic stress, food availability and human activity as determinants of endemism patterns in the Mediterranean region: the case of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Iberian Peninsula. *Divers Distrib.* 8: 259–274.
- Verdú, J. R. & Lobo, J. M. (2008) Ecophysiology of thermoregulation in endothermic dung beetles: ecological and geographical implications. 1–28 p. En: S. Fattorini (Ed.). *Insect Ecology and Conservation*. Research Signpost, Kerala, India.
- Verdú, J. R., Numa, C. & Galante, E. (Eds) (2011) *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio rural y Marino, Madrid. 1318 pp.
- Viñolas, A. (2012) Noves dades sobre els Ptinidae de Campanarios de Azaba, Salamanca, península Ibérica (Coleoptera: Bostrichoidea). *Orsis.* 26: 145–147.
- Vodka, S., Konvicka, M. & Cizek, L. (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *J Insect Conserv.* 13: 553–562.
- Vos, H. & Meeke, H., 1999. Trends in European cultural landscape development: perspectives for a sustainable future. *Landscape Urban Plan.* 46: 3–14.
- Winter, S. & Möller, G. C. (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecol Manag.* 255: 1251–1261.
- Wolda, H. (1988) Insect seasonality: Why? *Annal Reviews.* 19: 1–18.
- Zachos, F. E. & Habel, J. C. (2011) *Biodiversity hotspots. Distribution and protection of conservation priority areas*. Springer Verlag, Berlin.