



TESIS

Esta sección pretende presentar un resumen razonablemente extenso de los resultados obtenidos en estudios relacionados con algún aspecto de la entomología defendidos recientemente en forma de Tesis académicas.

Con ello se intenta potenciar la difusión de dichos resultados (al menos de un resumen), posibilitando la consulta por otros especialistas o interesados en el tema.

e e e e e

La taxocenosis de Hymenoptera en Artikutza (Navarra)

DOCTORA:
Leticia Martínez De Murguía

DIRECTORES DE LA TESIS:

M^a Angeles Vázquez,
Dpto. Biología Animal I
(Entomología)
Facultad de Biología
Universidad Complutense de
Madrid, 28040 Madrid.

José Luis Nieves- Aldrey
Dpto. Biodiversidad y
Biología Evolutiva
(Entomología), Museo
Nacional de Ciencias
naturales (C.S.I.C.),
c/ José Gutiérrez Abascal, 2;
28006- MADRID.

& John. R. Grehan
Dept. Of Entomology,
Pennsylvania State
University, 501 Ag. Sciences
and Industries Building,
University Park,
PA 16802-3508, EE.UU.

Tesis defendida en la
Facultad de Ciencias
Biológicas de la Universidad
Complutense de Madrid,
Departamento de Biología
Animal I (Entomología),
el día 23 de Noviembre de
2001.

LA TAXOCENOSIS DE HYMENOPTERA EN ARTIKUTZA (NAVARRA)

Leticia Martínez De Murguía

c/. Almirante Alonso, nº 6, 1º Izda.; 20280 Hondarribia (Guipúzcoa).
letimm@teleline.es

Resumen:

El Orden Hymenoptera ha sido utilizado como grupo indicador de biodiversidad, en relación con las características faunísticas y el estado de conservación de las especies, de los bosques semi-naturales ácidos de Artikutza (Navarra) y Peñas de Aia (Guipúzcoa). La composición taxonómica, riqueza y dinámica estacional en los grupos de himenópteros analizados son similares a la de otros bosques europeos con características ácidas, en donde el número de especies no es muy grande y unas pocas especies son muy abundantes. Entre las conclusiones con implicaciones en la conservación destaca la importancia de la madera muerta como recurso de biodiversidad.

Introducción

La restauración y conservación de los bosques naturales son principios en los que se basa la estrategia europea de conservación de la biodiversidad, de cara a la gestión sostenible de los recursos naturales (Delbaere, 1998). Los bosques caducifolios de la zona norte de la península ibérica son de carácter centroeuropeo y constituyen uno de los límites más meridionales de su distribución. En Guipúzcoa (País Vasco), y particularmente en la costa en donde la presión urbana es mayor, la reducción y fragmentación de estos bosques, debidas en parte a la explotación de las repoblaciones de coníferas, tienen grandes implicaciones para la conservación de su diversidad biológica (Aranzadi, 1980; Saunders *et al.*, 1991; Didham, 1997). Con el fin de contribuir a conocer parte de esta diversidad, y gracias a la financiación del Departamento de Educación, Universidades e Investigación del Gobierno Vasco a través de una beca de formación (1993-1997), se ha investigado una taxocenosis de insectos de gran diversidad taxonómica y ecológica en un sistema de bosques semi-naturales en regeneración.

La finca forestal de Artikutza (Goizueta, Navarra) representa un ejemplo de la capacidad de regeneración de estos bosques naturales, después de un uso intensivo de sus recursos, y constituye actualmente un enclave natural histórico de gran valor educativo y recreativo Su declaración en breve como "monte protector" asegura una figura jurídica para su conservación. Situada a 20 km en línea recta con el mar, forma parte del conjunto geomorfológico del parque natural de Peñas de Aia (Guipúzcoa) (B.O.P.V., 1995), de origen granítico y suelos ácidos que contrasta con el origen sedimentario y suelos básicos del entorno que lo rodea. Bien documentada con respecto a su geomorfología, clima, flora, fauna e historia antropogénica (Catalán *et al.*, 1989), la composición y diversidad biológica de los insectos, a excepción del orden Lepidoptera (Gómez de Aizpúrua, 1984, 1988), no han sido aún investigadas. Sin embargo, los insectos constituyen un componente fundamental de la biodiversidad en los ecosistemas terrestres (Olembó, 1991; Kim, 1993) y un valioso instrumento para definir su estado de conservación, así como para determinar cambios en la estructura debido al impacto ambiental de la explotación de sus recursos (Rosenberg *et al.*, 1986; Collins & Thomas, 1989; Holloway & Stork, 1991; Kremen *et al.*, 1993; Samways, 1994; Finnamore, 1996). El catálogo de invertebrados se encuentra entre las actuaciones necesarias del plan gestor de la conservación de la flora y fauna del parque natural de Peñas de Aia.

El Orden Hymenoptera, con 115.000 especies descritas en 18 superfamilias (Hanson & Gauld, 1995), es uno de los cuatro ordenes más importantes de la Clase Insecta y constituye en algunas regiones templadas el grupo más diverso de insectos (Gaston, 1991). En Europa representa, con 16.000 especies descritas, el 20-25 % de la riqueza faunística en distintos niveles tróficos; los depredadores y los parasitoides constituyen el 85 % del total de especies y los fitófagos el 15 % restante (Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1999; Ulrich, 1999a). Entre los fitófagos se encuentran especies con una gran capacidad de impacto económico, bien como plagas forestales o como polinizadores de cultivos agrícolas (Gauld *et al.*, 1990). La riqueza taxonómica y diversidad biológica de los depredadores y parasitoides, junto a su capacidad de regulación de las poblaciones de fitófagos (Day, 1991; Lasalle & Gauld, 1993), han potenciado su utilización en programas de control biológico (Kidd & Jervis, 1997). Estimados como buenos indicadores de biodiversidad, ya que son particularmente susceptibles a las perturbaciones ambientales (Lasalle

& Gauld, 1992, 1993), han servido para monitorizar los efectos del fuego (Lockwood *et al.*, 1996) y los métodos de silvicultura (Lewis & Whitfield, 1999).

En los bosques caducifolios europeos, los estudios taxonómicos publicados por Hilpert (1989) y Ulrich, (1998) registran hasta 39 familias y más de 700 especies de himenópteros. Con una densidad de entre 114 y 800 individuos por metro cuadrado y año, se incluyen en más de 10 gremios ecológicos (Ulrich, 1987). Taxonómicamente la superfamilia de Ichneumonoideos representa al 50 % de las especies. Otras superfamilias importantes son los Proctotrupoideos y Chalcidoideos que pueden contar cada una con más de 100 especies. Otros trabajos tratan parcialmente el grupo de sínfitos (Marchal, 1985; Papp & Józán, 1995) o de aculeados entre los que se encuentran las abejas, las avispas o las hormigas (Banaszak, 1983; Archer, 1988; Pauly, 1989; Banaszak & Cierznia, 1994; Banaszak & Krzysztofiak, 1996; Skibińska, 1989, 1995). La mayoría de las especies de himenópteros en hayedos tiene una capacidad de vuelo normal y casi todas pasan por uno de sus estados de desarrollo en el suelo, tanto las que encuentran allí a su huésped como aquellas que pupan en el suelo y migran al dosel en cada generación o aquellas que solo hibernan en el suelo y tienen varias generaciones en el dosel (Ulrich, 1999b). Otros grupos que nidifican en el suelo, en troncos vivos o muertos y/o en tallos secos, también están representados en este estrato (avispa, abejas y hormigas) (Archer, 1988).

En ausencia de estrato herbáceo, el estrato aéreo más próximo al suelo es el espacio en donde se congrega una gran riqueza del orden Hymenoptera. La mayor eficiencia de captura en este estrato se obtiene con el uso de métodos pasivos basados en la intercepción del vuelo, entre los que se encuentra la trampa Malaise (Noyes, 1989a). Descrita para la captura pasiva de insectos (Malaise, 1937), el modelo diseñado por Townes (1962, 1972) consta de una malla central delimitada por otras laterales que, dispuesta verticalmente sobre el suelo, intercepta la actividad y dirige al individuo a una zona de mayor luminosidad, en donde se encuentra el bote colector (Fig. 1). Entre sus ventajas destacan su práctico montaje, mantenimiento y su operatividad ininterrumpida. Entre sus desventajas figuran su selectividad de especie, sexo o casta (Southwood, 1978; Masner & Goulet, 1981; Kuhlmann, 1994). El diseño, grosor de malla y color de la trampa influyen en la eficacia de captura de los distintos grupos (Darling & Packer, 1988; Nieves-Aldrey, 1995). La naturaleza de los datos obtenidos con este método es relativa con respecto a las medidas de población; la fase, la actividad, el sexo, o la eficiencia de la trampa en el estrato son factores que afectan al tamaño de la muestra (Southwood, 1978). Según este último autor, los datos brutos de captura por unidad de tiempo o esfuerzo proporcionan una medida de actividad útil para determinar, tanto la fenología de las especies como las variaciones en la diversidad de la fauna. Además, actúan como trampas de tronco, ya que registran especies ápteras de distribución vertical (Moeed & Meads, 1984). La procedencia local de las especies (Evans & Owen, 1965), y la variabilidad cuantitativa según ubicación de trampa, son potencialmente útiles en la identificación de agregaciones que reflejan las distintas estrategias de actividad (Steyskal, 1981; Muirhead & Thomson, 1991; Papp, 1994; Hagvar *et al.*, 1998) y que determinan los requerimientos de conservación de las especies.

La trampa Malaise es el método más utilizado en los estudios de Biodiversidad de Hymenoptera, realizados al nivel de familia, tanto en el trópico (Noyes, 1989b; Tan, 1990; Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1997) como en las regiones templadas (Mathews & Mathews, 1970; Tereshkin & Shlyakhtyonok, 1989; Nieves-Aldrey & Rey del Castillo, 1991; Finnamore, 1994; Segade *et al.*, 1997). Otros trabajos abordan la diversidad en grupos concretos (Garrido & Nieves-Aldrey, 1992; Ellis & Simon-Thomas, 1994; Nieves-Aldrey, 1995) o como indicativa de cambios en la composición y estructura de las comunidades según un impacto ambiental (Lockwood *et al.*, 1996; Lewis & Whitfield, 1999).

Objetivos

La conservación de los bosques naturales de Artikutza y Peñas de Aia constituye, en un área densamente poblada, un reto de gran interés social. El conocimiento de la diversidad faunística y los requerimientos de conservación de las especies son de gran importancia para determinar su gestión. En este contexto se ha investigado una taxocenosis de gran diversidad taxonómica y ecológica, los himenópteros, en un sistema de bosques seminaturales en la finca de Artikutza.

El principal objetivo de este estudio es documentar la composición, estructura y dinámica estacional de la taxocenosis de Hymenoptera en dos niveles taxonómicos, al nivel de familias y al nivel de especies en dos de los tres grandes grupos tradicionales, los sínfitos y los aculeados. El primero constituye un grupo ecológicamente uniforme ya que contiene a especies cuyas larvas son exclusivamente fitófagas. El segundo incluye especies tanto fitófagas como depredadoras y parásitas, entre las que se encuentran las abejas, las avispas y las hormigas. La identificación al nivel de especies en el resto de los grupos es tarea del futuro. Con el fin de maximizar las capturas y analizar la actividad entre distintas formaciones paisajísticas, se han investigado dos series de vegetación sucesivas y adyacentes, un bosque mixto y un hayedo.

Los objetivos de este estudio son:

1. Registrar la composición taxonómica, estructura y dinámica estacional de las distintas familias del orden Hymenoptera.
2. Registrar la composición taxonómica, estructura y dinámica estacional de las distintas especies del grupo de 'Symphyta'.
3. Registrar la composición taxonómica, estructura y dinámica estacional de las distintas especies de la sección Aculeata del suborden Apocrita.
4. Registrar el mayor número posible de géneros y especies de la sección Parasítica del suborden Apocrita.
5. Analizar la actividad de las familias y especies según series de vegetación y ubicaciones de trampas.

Área de estudio

La finca forestal de Artikutza (Navarra) (43°09'28'' - 43°14'52'' de latitud norte y 01°45'35'' - 01°49'30'' de longitud oeste) está situada en el municipio de Goizueta (Navarra) si bien es propiedad del Ayuntamiento de San Sebastián (Guipúzcoa). Con una extensión de 3.700 ha, está delimitada por un circo de montañas de 30 km de perímetro con una altura sobre el nivel del mar máxima de 1.054 m y 250 m de mínima. La red de ríos y regatos, que surcan las fuertes pendientes y vierten sus aguas al embalse artificial localizado en el poblado, forma parte de la cabecera del río Añarbe, afluente del Urumea, que desemboca por San Sebastián en el Golfo de Vizcaya. Constituida por materiales alterados de calizas y esquistos, que dan lugar a suelos ranker, ácidos y pobres en nutrientes, la cuenca de Artikutza-Añarbe forma parte del conjunto geomorfológico de las peñas de Bianditz y parque natural de Peñas de Aia (B.O.P.V., 1995) (ambas en Oyarzun, Guipúzcoa). Su clima es oceánico templado sin estación seca y se caracteriza por registrar una elevada precipitación, llueve uno de cada dos días, con 2.527 mm de media, repartida según las medias de 25 años en 185 días de lluvia y 8 días de nieve, que presenta una importante desviación en las medias mensuales (Catalán *et al.*, 1989). Las temperaturas son moderadas con una media de mínima de 3 °C en enero y febrero y 23 °C de máxima en julio y agosto y seis meses, de mayo a octubre, con medias superiores a los 13,5 °C.

La vegetación climática de la zona corresponde, predominantemente, a los robledales de *Quercus robur* L. (*Tamo Quercetum-roborei*) en el piso colino (250-600 m.s.n.m.) y los hayedos de *Fagus sylvatica* L. (*Saxifrago hirsutae-Fagetum*) en el montano (600-900 m.s.n.m.) (Catalán, 1987). Estos últimos bajan, en las laderas más sombrías, hasta los 220 m constituyendo el segundo registro más bajo en altitud para esta especie en el área



Figura 1. Modelo de trampa Malaise utilizado.



Figura 2. Sotobosque del hayedo acidófilo estudiado (Artikutza, Navarra).



Figura 3. Madera muerta acumulada en el cauce del río (Artikutza, Navarra).

peninsular (Blanco *et al.*, 1997). A partir de 1925 y después de una extensa deforestación, se llevaron a cabo diversas repoblaciones con frondosas (*F. sylvatica* L., *Quercus* spp., *Castanea sativa* Mill.) y coníferas (*Pinus sylvestris* L., *Larix x eurolepis* A. Henry, *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murray) Parl.). La actual fisonomía vegetal está representada por un mosaico de bosques originales remanentes, repoblaciones y bosques mixtos secundarios derivados de estas repoblaciones.

El estudio se ha llevado a cabo en un área de unas 5 ha localizada en el noroeste de la finca (30TWN972868 U.T.M.), entre los 575-652 m de altitud, y comprende dos series de vegetación sucesivas adyacentes: bosque mixto y hayedo. El bosque mixto representa un bosque secundario, con pino silvestre, roble albar y haya, derivado de una antigua repoblación, y el hayedo se encuentra parcialmente repoblado y rodeado de otras repoblaciones de coníferas. Otras especies arbóreas que se mezclan con individuos aislados son *C. sativa*, *Taxus baccata* L., *Salix atrocinerea* Brot., *Fraxinus excelsior* L., *Betula celtiberica* Rothm. & Vasc., *Ulmus glabra* Hud., *Sorbus aucuparia* (L.) Crantz. La condición oligotrofa de los suelos determina un pobre estrato arbustivo y herbáceo (Fig. 2) en el que destacan *Ilex aquifolium* L., *Blechnum spicant* (L.) Roth., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Vaccinium myrtillus* L., *Euphorbia amygdaloides* L., *Daphne laureola* L., *Oxalis acetosella* L. y, en las zonas de mayor luminosidad y linde de claros, *Crataegus monogyna* Jacq., *Corylus avellana* L., *Pyrus cordata* Desv., *Malus sylvestris* Miller, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Erica vagans* L. y *Asphodelus albus* Miller, entre otras. La presencia de un antiguo vivero de hayas y un riachuelo que corre perpendicular al bosque mixto y paralelo al hayedo delimita estas dos series. Las acículas de los pinos son un componente importante de la hojarasca del bosque mixto que se encuentra ausente en el hayedo. Un potente estrato muscinal en suelo, tocones y en la cara norte del tronco de los árboles, además de la presencia de numerosos troncos caídos, completan la fisonomía de este estrato. La abundancia de madera muerta, particularmente en el cauce del río (Fig. 3), se explica por la caída de pinos viejos, en el bosque mixto, y de hayas jóvenes en competición por el espacio en el hayedo.

Material y métodos

Las trampas Malaise utilizadas están comercializadas por la casa Marris House Nets (Reino Unido) según el diseño de Townes (Townes, 1972); son bidireccionales (203 cm de mayor altura y 112 cm la menor y 122 cm de ancho por 183 cm de largo), de color negro con el techo blanco y malla fina (0,3 mm) (Fig. 1). El agente conservante en el bote colector es etanol al 75 % con 5 % de ácido acético. Las trampas de bandeja o Moericke, que se consideran complementarias a las trampas Malaise con respecto al registro de la diversidad (Darling & Packer, 1988; Marshall *et al.*, 1994), no fueron utilizadas por cuestiones prácticas. La elevada precipitación implica un intenso mantenimiento de elevado coste. Sin embargo el uso único de las trampas Malaise no muestra sesgo taxonómico al nivel de superfamilia y familia.

Se instalaron un total de seis trampas, tres en una parcela de bosque mixto y tres en una de hayedo (Tabla I). La heterogénea cobertura arbórea y las diferencias en la inclinación de la pendiente hacen que las ubicaciones de trampa muestren particularidades. El muestreo se llevó a cabo sin interrupción durante un periodo de dos ciclos, desde mayo de 1995 hasta abril de 1997, obteniéndose un total de 46 muestras por trampa en 733 días, 25 y 21 muestras en 362 y 371 días respectivamente en cada uno de los ciclos. Los botes se recolectaron en intervalos de catorce días, con la excepción de siete que lo fueron cada veintiocho, sumando un total de 270 muestras.

Las muestras recolectadas han sido procesadas en el laboratorio de la sección de Entomología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi en San Sebastián. Los ejemplares fueron identificados mayoritariamente al nivel de familia según el

ordenamiento sistemático de Hanson & Gauld (1995). La identificación de los géneros y especies ha sido posible gracias a la colaboración de los taxónomos especialistas que han contribuido en los distintos grupos taxonómicos, G. Llorente Vigíl (Symphyta), S. F. Gayubo (Sphecidae), J. J. Pedrero (Pompilidae), C. Ormosa Gallego (Bombinae), M. D. Martínez (Formicidae), F. S. Díez (Eumeninae), J. L. Nieves Aldrey (Cynipoidea), L. Masner (Proctotrupeoidea), J. Huber (Chalcidoidea, Mymaridae). El material se encuentra depositado en la sección de Entomología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi en San Sebastián, en la Cátedra de Entomología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid y en el Departamento de Biodiversidad del Museo de Ciencias Naturales de Madrid.

Análisis de los datos

Los datos cuantitativos que se registran en las trampas Malaise se refieren a frecuencias basadas en la abundancia de adultos, movilidad o nivel de actividad, y selectividad por respuesta fototrópica de especie, sexo o casta (Southwood, 1978). La estructura de la taxocenosis es analizada según las abundancias relativas de los distintos taxones en cada una de las trampas y en el total. Los cálculos estadísticos se han llevado a cabo con el paquete de programas en BASIC incluido en Ludwig & Reynolds (1988) y los programas BiodiversityPro (Lambhead *et al.*, 1997) y EstimateS versión 5.0.1 (Colwell, 1997).

El número de trampas necesarias para registrar todas las especies se obtiene de la curva acumulativa de especies por trampa en cada uno de los años (Colwell & Coddington, 1994). El porcentaje de la riqueza observada, con respecto a la máxima estimada, se obtiene del cálculo de los estimadores de riqueza no paramétricos, Chao1, Chao2, Jackknife1, Jackknife2 y Bootstrap, discutidos en Colwell & Coddington (1994), además de ACE e ICE, incluidos en Colwell (1997). Estos estimadores basan su cálculo bien en la distribución de los individuos entre las especies o de las especies entre muestras.

La comparación cuantitativa entre trampas se ha realizado a través de su eficiencia que se mide por el cociente entre el número de individuos capturado por día de muestreo (Nieves-Aldrey & Rey del Castillo, 1991). Las diferencias de los distintos taxones, entre series de vegetación, son valoradas según las medias y desviaciones típicas del número de individuos. La variabilidad cuantitativa entre ubicaciones de trampa es analizada gráficamente mediante diagramas de barra. La similitud entre trampas se ha realizado a través de un análisis cluster o análisis multivariante de clasificación jerárquica llevado a cabo con el coeficiente de similitud de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957). La importancia de la ubicación de la trampa se valora a través de la comparación de distintos parámetros de la comunidad entre trampas para el total de las especies estudiadas como son la abundancia, la riqueza, la diversidad o índice de Shannon-Weaver, la diversidad o índice de Hill, la diversidad o índice de Simpson, la equitabilidad (E5) y la dominancia o índice de Berger-Parker (Ludwig & Reynolds, 1988).

Resultados y Discusión

1. Composición taxonómica

- 1.1. La composición taxonómica de himenópteros incluye 12 superfamilias y 35 familias en los 78.229 ejemplares contabilizados (Tabla II). Para otros niveles taxonómicos inferiores, y en un total de 2.594 individuos, se determinaron 126 géneros en 27 familias. El número de especies identificadas, en 64 de estos géneros de 19 familias, es de 118 (Tabla III, IV).
- 1.2. Con respecto a los sínfitos se han registrado 440 individuos que representan a 4 superfamilias, otras tantas familias, 27 géneros y 43 especies; 1 en Xyelidae, 1 en Pamphilidae, 1

Tabla I. Características de la ubicación de las trampas en dos series de vegetación sucesivas adyacentes, bosque mixto y hayedo (Artikutza, Navarra)

Trampa	Orientación colina	Orientación polo colector	Orientación capturas	Altitud	Pendiente	Distancia trampas
Bosque Mixto						
M-3	NE-SO	N216E	N-S	652 m	20°	82 m
M-2	NE-SO	N210E	N-S	631 m	15°	121 m
M-1	NE-SO	N230E	N-S	611 m	12°	206 m
Hayedo						
H-3	NO-SO	N242E	N-S	620 m	9°	92 m
H-2	NO-SO	N210E	N-S	595 m	18°	206 m
H-1	NO-SO	N235E	N-S	576 m	19°	75 m

Tabla II. Abundancias totales y porcentaje relativo de las distintas familias de Hymenoptera registradas en seis trampas Malaise durante dos ciclos estacionales (V.1995-IV.1997).

Taxón	N	%	Taxón	N	%
TENTHREDINOIDEA			PROCTOTRUPOIDEA		
Tenthredinidae	413	0,53	Diapriidae	17994	23
XYELOIDEA			Platygastridae	3983	5,09
Xyelidae	25	0,03	Proctotrupidae	1943	2,48
MEGALODONTOIDEA			Scelionidae	1304	1,67
Pamphilidae	1	0	Heloridae	53	0,07
CEPHOIDEA			CHALCIDOIDEA		
Cephidae	1	0	Mymaridae	3876	4,95
APOIDEA			Pteromalidae	3304	4,22
Sphecidae	126	0,16	Encyrtidae	3146	4,02
Apidae	91	0,12	Eulophidae	2308	2,95
VESPOIDEA			Trichogrammatidae	292	0,37
Vespidae	276	0,35	Torymidae	96	0,12
Formicidae	230	0,29	Eurytomidae	28	0,03
Pompilidae	88	0,11	Eupelmidae	22	0,02
CHRYSIDOIDEA			Aphelinidae	20	0,02
Dryinidae	431	0,55	Ormyridae	2	0
Bethylidae	28	0,03	Perilampidae	2	0
CERAPHRONOIDEA	5395	6,9	Signiphoridae	1	0
CYNIPOIDEA	1640	2,1			
ICHNEUMONOIDEA			TOTAL	78229	99,95
Ichneumonidae	25909	33,12	Nº DE DIAS	733	
Braconidae	5201	6,65			

en Cephidae y 40 en Tenthredinidae. Las especies de esta última se reparten en 4 subfamilias; 16 especies se incluyen en Nematinae, 10 en Selandriinae, 9 en Blennocampinae y 5 en Tenthredininae.

- 1.3. La composición específica de los aculeados incluye taxonómicamente a 3 superfamilias, 6 familias (exceptuando a Dryinidae), al menos 26 géneros y 62 especies identificados en 808 individuos; 23 especies son de Apidae, 17 de Sphecidae, 11 de Formicidae, 6 de Vespidae, 4 de Pompilidae y 1 de Bethyidae.
- 1.4. La composición taxonómica en otras 5 superfamilias y 16 familias cuenta, en un total de 1.346 individuos analizados, con 73 géneros y 13 especies (Tabla IV).

2. Estructura

- 2.1. La eficiencia de las trampas Malaise es pobre, en todos los grupos de himenópteros, con respecto a otros bosques o ecotonos (Nieves- Aldrey & Rey del Castillo, 1991; Segade *et al.*, 1997). En nuestro hábitat su eficiencia es de 12 a 23 individuos por día. La media del número de individuos por trampa es de 6.193 y 6.845 respectivamente en cada uno de los dos ciclos. La media anual del número de individuos por trampa alcanza 37 individuos en los sínfitos y 89 en los aculeados.
- 2.2. Las abundancias relativas de los distintos taxones, al nivel de superfamilia, están dominadas por Ichneumonoidea (39,77 %) y Proctotrupeoidea (32,31 %), seguidas de

Tabla III. Lista de géneros y especies identificados en sínfitos y aculeados (Hymenoptera)

Abejas sociales (Apidae) (C. Ormosa, det.)		
<i>Bombus hortorum</i> (L.)	<i>Bombus pascuorum</i> (Scop.)	<i>Psithyrus silvestris</i> Lep.
<i>Bombus lucorum</i> (L.)	<i>Bombus pratorum</i> (L.)	
Avispas sociales (Vespidae)		
<i>Vespa germanica</i> (Fabr.)	<i>Vespa vulgaris</i> (L.)	<i>Vespa rufa</i> (L.)
Avispas solitarias (S.F. Gayubo, det. (Sphecidae); Díaz, det. (Eumeninae); Pedrero, det. (Pompilidae))		
<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis)	<i>Entomobora crassitarsis</i> (Costa)	<i>Psenulus pallipes</i> (Panzer)
<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müll.)	<i>Gorytes planifrons</i> (Wesm.)	<i>Priocnemis</i> sp.
<i>Bethylus fuscicornis</i> Jur.	<i>Nysson spinosus</i> (Fors.)	<i>Rhopalum clavipes</i> (L.)
<i>Crossocerus annulipes</i> (Lep. & Brull.)	<i>Passaloecus corniger</i> Shuck	<i>Spilonema curruca</i> (Dahl.)
<i>Crossocerus binotatus</i> Lep. & Brull.	<i>Passaloecus</i> sp. aff. <i>eremita</i> Kohl	<i>Symmorphus bifasciatus</i> (L.)
<i>Crossocerus megacephalus</i> (Ross.)	<i>Passaloecus insignis</i> Van.Lin	<i>Trypoxylon clavicerum</i> Lep. & Serv.
<i>Crossocerus quadrimaculatus</i> (Fab.)	<i>Passaloecus gracilis</i> (Curt.)	<i>Trypoxylon minus</i> de Beaum.
<i>Crossocerus styrius</i> (Kohl)	<i>Pemphredon lugubris</i> (Fab.)	
Hormigas (Formicidae) (D. Martínez, det.)		
<i>Formica fusca</i> L.	<i>Lasius mixtus</i> (Nyl.)	<i>Myrmecina graminicola</i> (Latr.)
<i>Lasius brunneus</i> (Bondr.)	<i>Lasius niger</i> (L.)	<i>Stenammas westwoodii</i> Westw.
<i>Lasius meridionalis</i> (Bondr.)	<i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl.	<i>Strongylognathus testaceus</i> Schen.
Sínfitos (Xyelidae, Pamphilidae, Cephidae, Tenthredinidae) (G. Llorente, det.)		
<i>Acantholyda posticallis</i> Mat.	<i>Empria tridens</i> (Konow)	<i>Pristiphora punctifrons</i> (Thoms.)
<i>Ametastegia carpini</i> (Hart.)	<i>Euura venusta</i> (Zadd.)	<i>Pristiphora pallidiventris</i> (Fall.)
<i>Ametastegia equiseti</i> (Fall.)	<i>Euura mucronata</i> (Hart.)	<i>Pristiphora laricis</i> (Hart.)
<i>Ametastegia pallipes</i> (Spin.)	<i>Heptamelus ochroleucus</i> (Steph.)	<i>Pristiphora abbreviata</i> (Hart.)
<i>Aneugmenus padi</i> (L.)	<i>Janus femoratus</i> (Curt.)	<i>Pseudodineura fuscula</i> (Klug)
<i>Athalia circularis</i> (Klug)	<i>Macrophya teutona</i> (Panz.)	<i>Scolioneura betuleti</i> (Klug)
<i>Athalia cornubiae</i> (Benson)	<i>Monophadnus monticola</i> (Hart.)	<i>Strongylogaster lineata</i> (Chr.)
<i>Amauronematus viduatus</i> (Zetterst.)	<i>Nematus fuscomaculatus</i> Först.	<i>Strombocerina delicatula</i> (Fall.)
<i>Cladius pectinicornis</i> Geoffr.	<i>Nematus hypoxanthus</i> Först.	<i>Trichiocampus ulmi</i> (L.)
<i>Dolerus aeneus</i> Hart.	<i>Pachynematus obductus</i> (Hart.)	<i>Tenthredo livida</i> (L.)
<i>Dolerus sanguinicollis</i> (Klug)	<i>Pachynematus vagus</i> (Fabr.)	<i>Tenthredopsis litterata</i> (Geoff.)
<i>Dolerus puncticollis</i> Thoms.	<i>Pachynematus moerens</i> (Först.)	<i>Tenthredopsis nassata</i> L.
<i>Dolerus niger</i> (L.)	<i>Pachyprotasis antenata</i> (Klug)	<i>Xyela julii</i> Bréb.
<i>Dolerus gonager</i> (Fabr.)	<i>Periclista albida</i> (Klug)	
<i>Dolerus madidus</i> Klug	<i>Priophorus pallipes</i> (Lep.)	

Chalcidoidea (16,74 %), Ceraphronoidea (6,90 %) y Cynipoidea (2,10 %) entre las más abundantes. Con respecto a las familias predomina Ichneumonidae seguida de Diapriidae y, con porcentajes similares entre el 4 % y 6 %, les siguen Braconidae, Platygasteridae, Mymaridae, Pteromalidae y Encyrtidae. La comparación con otros bosques y con distintas metodologías (Ulrich, 1987; Hilpert, 1989; Nieves-Aldrey & Rey del Castillo, 1991; Segade *et al.*, 1997) indica la representatividad cuantitativa en nuestro hábitat de la superfamilia Ceraphronoidea y la familia Diapriidae. La abundancia de sus huéspedes, dípteros fungívoros, es característica de los hayedos europeos de suelos ácidos (Schaefer & Schauermann, 1990).

- 2.3. La composición taxonómica de los sínfitos es representativa de los bosques europeos (Gauld & Bolton, 1988). Estas especies se alimentan potencialmente, según el registro bibliográfico, de 21 familias y 36 géneros de plantas inventariadas en las asociaciones vegetales de esta localidad (Catalán, 1987). Según los datos un 35 % de las especies están asociadas a árboles, un 23 y 21 % lo están a herbáceas dico y monocotiledóneas respectivamente, un 9 % lo está a helechos, un 5 % tiene un amplio espectro y un 7 % no tiene registro. Entre las especies asociadas a leñosas predominan en número aquéllas asociadas a la familia Salicaceae.
- 2.4. La composición taxonómica de aculeados es representativa de los bosques europeos y la riqueza es similar a la de otros bosques de características florísticas similares (Banaszak, 1983; Skibińska, 1989; Czechowski *et al.*, 1995). Del total de especies 43 (69,35 %) son solitarias y 19 sociales; 25

especies son avispas solitarias, 18 son abejas solitarias, 3 son avispas sociales, 5 son abejas sociales y 11 son hormigas.

Según la bibliografía, un mayor número de especies, 27, es de avispas depredadoras de otros artrópodos, 21 especies de abejas están asociadas a plantas, 11 especies de hormigas son omnívoras e incluyen especies con hábitos parasitarios. y 3 especies son cleptoparásitas. Las especies depredadoras presentan un variado régimen alimentario; 13 especies se asocian a Díptera y otros artrópodos, 8 a Homoptera, 6 a Araneae y 1 a Hymenoptera.

En relación con los hábitos de nidificación, se obtiene que un mayor número de especies, 40 (65 %), nidifica en el suelo (las avispas sociales, abejas y hormigas) y 22 lo hacen en el estrato aéreo. Estas últimas son, principalmente, avispas solitarias que utilizan los tallos y ramas huecos así como túneles de xilófagos en troncos vivos y caídos. La ausencia de suelos arenosos y la abundancia de troncos caídos como recurso de nidificación, determinan la presencia, en las avispas solitarias, de dos grupos taxonómicos bien diferenciados, Pemphredoninae y Crabroninae, que comparten unos mismos requerimientos ecológicos (Gayubo, com. personal).

- 2.5. El primer ciclo se registra el 67 % de las especies de sínfitos y el 81 % de las de aculeados sumando un total del 75 % de las especies inventariadas en estos grupos. La variabilidad taxonómica anual es superior en los sínfitos; se obtienen tantas especies comunes a los dos ciclos, 13 (30,23 %), como exclusivas en cada uno de estos, 16 (37,20 %) y 14 (32,55 %) respectivamente. En aculeados, 32 (51,61 %) especies son comunes en ambos ciclos siendo 19 (30,64 %)

Tabla IV. Lista de géneros y especies identificados en Parasítica (Hymenoptera)

Cerafronoideos (Ceraphronoidea) (L. Masner, det.)		
<i>Aphanogmus</i> Thomson, 1858	<i>Dendrocerus</i> Ratzeburg, 1852	<i>Lagynodes</i> Förster, 1840
<i>Ceraphron</i> Jurine, 1807		
Cinipoideos (Cynipoidea) (J. L. Nieves-Aldrey, det.)		
<i>Anacharis eucharoides</i> (Dalman, 1818)	<i>Rhoptromeris</i> Förster, 1869	<i>Isocolus</i> Förster, 1869
<i>Anacharis inmundis</i> Walker, 1846	<i>Trybliographa</i> Förster, 1869	<i>Neuroterus</i> Hartig, 1840
<i>Callaspidia</i> Dahlbom, 1842	<i>Xyalaspis</i> Hartig, 1843	<i>Synergus crassicornis</i> (Curtis, 1838)
<i>Glauraspidia</i> Thomson, 1862	<i>Andricus</i> Hartig, 1840	<i>Synergus reinhardi</i> Mayr, 1873
<i>Kleidotoma</i> Westwood, 1833	<i>Callirhytis</i> Förster, 1869	<i>Synergus</i> Hartig, 1840
<i>Melanips</i> Haliday, 1835	<i>Ceroptres</i> Hartig, 1840	
<i>Pseudosichacra sericea</i>	<i>Cynips</i> Linnaeus, 1758	
Diapriidos (Diapriidae) (L. Masner, det.)		
<i>Aclista</i> Förster, 1856	<i>Cinetus</i> Jurine, 1807	<i>Pantolyta</i> Förster, 1856
<i>Acropiesta</i> Förster, 1856	<i>Ismarus dorsiger</i> (Haliday, 1831)	<i>Psilus</i> Panzer, 1801
<i>Aneuropria</i> Kieffer, 1905	<i>Lyteba</i> Thomson, 1859	<i>Spilomicrus</i> Westwood, 1832
<i>Basalys</i> Westwood, 1833	<i>Monelata</i> Förster, 1856	<i>Trichopia</i> Ashmead, 1893
<i>Belyta</i> Jurine, 1807	<i>Pantoclis</i> Förster, 1856	
Helóridos (Heloridae) (L. Masner, det.)		
<i>Helorus ruficornis</i> Förster, 1856		
Platigástridos (Platygastridae) (L. Masner, det.)		
<i>Allotropa</i> Förster, 1856	<i>Inostemma</i> Haliday, 1833	<i>Synopeas</i> Förster, 1856
<i>Amblyaspis</i> Förster, 1856	<i>Leptacis</i> Förster, 1856	<i>Trichacis</i> Förster, 1856
<i>Euxestonotus</i> Fouts, 1925	<i>Platygaster</i> Latreille, 1809	
<i>Fidiobia</i> Ashmead, 1894	<i>Platystasius</i> (Thomson, 1862)	
Proctotrúpidos (Proctotrupidae) (L. Masner, det.)		
<i>Cryptoserphus</i> Kieffer, 1907	<i>Exallonyx</i> Kieffer, 1904	<i>Phaenoserphus</i> Kieffer, 1908
Scelióridos (Scelionidae) (L. Masner, det.)		
<i>Anteris</i> Förster, 1856	<i>Gryon</i> Haliday, 1833	<i>Xenomeres</i> Walker, 1836
<i>Baeus</i> Haliday, 1833	<i>Telenomus</i> Haliday, 1833	
Afelínidos (Aphelinidae)		
<i>Aphelinus</i> Dalman, 1820		
Eupélmidos (Eupelmidae)		
<i>Eupelmus aloysii</i> Russo, 1938		
Ormíridos (Ormyridae)		
<i>Ormyrus</i> Westwood, 1832		
Mimáridos (Mymaridae) (J. Huber, det.)		
<i>Alaptus</i> Westwood, 1839	<i>Cleruchus</i> Enock, 1909	<i>Litus cynipseus</i> Haliday, 1833
<i>Anagrus</i> Haliday, 1833	<i>Dicopus</i> Enock, 1909	<i>Mymar</i> Curtis, 1832
<i>Anaphes</i> Haliday, 1833	<i>Erythmelus</i> Enock, 1909	<i>Ooctonus</i> Haliday, 1833
<i>Arescon</i> Walker, 1846	<i>Eustochus atripennis</i> Haliday, 1833	<i>Polynema</i> Haliday, 1833
<i>Camptoptera</i> Förster, 1856	<i>Gonatocerus</i> Nees, 1834	<i>Stephanodes simile</i> Förster, 1847
Perilámpidos (Perilampidae)		
<i>Perilampus</i> Latreille, 1809		
Tricogrammátidos (Trichogrammatidae)		
<i>Trichogramma</i> Westwood, 1833		

y 12 (19,35 %), respectivamente en cada uno de los ciclos, el número de especies que se presentan exclusivamente en cada uno de ellos.

2.6. La distribución de las abundancias, en las distintas especies de sínfitos y aculeados, está condicionada por la frecuencia de actividad de los adultos en el estrato aéreo más próximo al suelo. El porcentaje de especies con un único individuo es mayor en sínfitos, casi la mitad de sus especies. La mayoría de las especies en sínfitos y abejas se presentan con de 1-5 individuos, en hormigas con más de 5 individuos y en las avispas con más de 10. Las especies más abundantes corresponden a especies propias de este estrato, como *Dolerus aeneus* y *Tenthredopis nassata* entre los sínfitos, *Vespa vulgaris*, *Bombus pascuorum* entre las sociales y *Trypoxylon clavicerum* y *Entomobora crassitarsis* entre las solitarias. Las escasas abundancias de otras especies reflejan la utilización de este estrato sólo en algún momento de su desarrollo, bien a la hora de pupar, como en algunos

sínfitos, de nidificar, como en las avispas solitarias, o de reproducirse, como en las hormigas (Gauld & Bolton, 1988).

2.7. El reparto de sexos entre las diferentes especies de sínfitos y aculeados y los distintos ciclos viene determinado por los distintos tipos reproductivos de partenogénesis y por la distinta actividad de machos y hembras en este estrato. Un mayor número de especies está representado sólo por hembras, el 53 % en los sínfitos, el 76 % en las avispas solitarias y más del 95% de abejas. Las especies representadas por ambos sexos, constituyen, tanto en sínfitos como en avispas, el 24 %. La escasa presencia de machos en las especies de avispas y abejas se explica por su breve actividad en este estrato, ya que es el dosel en donde se producen los encuentros entre sexos (Banaszak, 1983; Skibińska, 1989, 1995). En el caso de las hormigas, la mayoría de las especies se presentan sólo en su fase de reproductor alado. El registro de tres especies con alados y obreras correspon-

de a especies que se sabe que atienden áfidos en el dosel y muestra la conocida eficacia de las trampas Malaise como trampas de tronco.

- 2.8. La riqueza observada alcanza, en todos los grupos analizados, más del 80 % de la riqueza estimada, según los valores de la proporción de muestras que contiene a las especies del estimador Bootstrap. Esta estimación concuerda con los datos obtenidos en otros bosques europeos de características florísticas similares con respecto a la riqueza de abejas y hormigas. Otros estimadores proporcionan como valores mínimos de riqueza observada el 42 % en sínfitos, el 33 % en abejas, el 50 % en avispas y entre el 75-100 % en hormigas según el ciclo.
- 2.9. La curva del número acumulativo de especies por trampa en cada uno de los grupos es similar a ambos ciclos. A excepción de las hormigas, la utilización de seis trampas no son suficientes para registrar todas las especies en cada uno de los grupos. El número de especies por cada trampa añadida es mayor en los sínfitos que en el resto de los grupos (entre 2-5 especies nuevas por trampa añadida). Con respecto a las hormigas, cuatro trampas son suficientes para registrar todas las especies. Una única trampa registra el 33% de las especies de sínfitos, el 57 % de las de avispas, el 33 % de las abejas y el 30 % de las hormigas que se incrementa hasta el 50 % en todos los grupos con una segunda trampa. Según el ciclo este número de trampas puede registrar hasta el 75 % de las especies en hormigas y en avispas. Son necesarias 3 trampas para alcanzar este valor en sínfitos y abejas en cada uno de los ciclos.
- 2.10. La eficacia de las trampas Malaise en el registro de la riqueza de determinados grupos, comparada con otras metodologías, es alta. Con respecto a las hormigas las trampas Malaise registran el mismo número de especies que las trampas de caída en otros bosques europeos pero con un número escaso de individuos, resultando un buen método para el registro de la riqueza de este taxón. Con respecto a las abejas su eficacia es similar a la de las trampas Moericke.

3. Dinámica estacional

- 3.1. La bondad climática favorece los ciclos largos, extendiéndose el periodo de máxima actividad durante siete meses, de abril a octubre, y en menor medida a lo largo de todo el año con la presencia de individuos que hibernan en estado adulto y que corresponden a especies en su mayoría idiobiontes, bi o polivoltinas que encuentran su huésped en el suelo (Ulrich, 1999b). Entre las familias con máximos tempranos se encuentran aquéllas con especies fitófagas, Xyelidae y Apidae en abril y Tenthredinidae en mayo, cuyos periodos de vuelo coinciden con la disponibilidad de alimento (Gauld & Bolton, 1988), además de hembras hibernantes de parasitoides de huevos en Mymaridae y Platygastriidae (Ulrich, 1999b). Los dos periodos principales de emergencia señalados por este último autor, mayo/junio y agosto son detectados para la mayoría de las familias si bien en nuestra localización el mes de julio, particularmente la segunda quincena, constituye el periodo de mayor actividad en el verano. La mayoría de estas familias, además de Proctotrupidae y Scelionidae, presentan en otoño una menor actividad que corresponde bien a otra generación o a hembras en busca de un lugar de hibernación. El ciclo univoltino de Encyrtidae se corresponde con el del gremio de especies parasitoides de chupadores de savia y las tres o más generaciones que muestran Ceraphronoidea, Mymaridae y Platygastriidae son las mismas que se observan en el gremio de especies parasitoides de huevos y de depredadores (Ulrich, 1999b).

- 3.2. Los sínfitos se presentan activos desde finales de enero hasta finales de septiembre con dos periodos de máxima riqueza de especies y abundancia, la segunda quincena de mayo y la primera de julio, siendo esta última la de mayor diversidad. La curva de abundancias se corresponde con la de dos especies abundantes. Con respecto a las especies son 36 las que se presentan en un único periodo estacional concreto: 28 en la primavera, 7 en el verano y 1 en otoño. Las siete especies restantes se muestran activas desde marzo hasta septiembre mostrando más generaciones. La diferencia entre estos dos periodos es una mayor proporción de especies univoltinas en la primavera y de especies polivoltinas en el verano.

- 3.3. La actividad estacional de los aculeados es continua de marzo a diciembre sucediéndose los máximos de los distintos grupos a lo largo del ciclo estacional; las abejas solitarias predominan en la primavera temprana (abril/mayo), seguidas de las avispas solitarias en la primavera tardía (mayo/junio) y otra vez en el verano (julio), de las abejas y avispas sociales en el verano (julio) y de las hormigas en la primavera (junio) y en el otoño (octubre). El estudio conjunto de todas las especies muestra dos máximos de riqueza y abundancias, uno en la quincena entre mayo/junio y otro en la quincena entre junio/julio.

4. Comparación entre series de vegetación y ubicaciones de trampas

- 4.1. La comparación cuantitativa entre trampas de las dos series de vegetación muestra una mayor eficiencia y abundancia en las trampas del bosque mixto que registran el 63,86 % de la abundancia total con unas medias de 6.766 y 8.973 individuos por trampa frente a las de 5.621 y 4.716 individuos en el hayedo, respectivamente en cada uno de los dos ciclos. Los valores de la media del número de individuos por trampa y la distribución de los individuos entre trampas indican una mayor especificidad y/o menor movilidad en el bosque mixto de Ceraphronoidea, Cynipoidea, Ichneumonidae, Diapriidae y Proctotrupidae. Sin embargo con respecto a los aculeados, en el medio, y sínfitos, abajo, las diferencias entre ubicaciones de trampa, independientemente de la serie en la que se localice, tiene más importancia que las diferencias entre trampas de una misma serie de vegetación. Destaca en este sentido la ubicación de la trampa M-1 en donde vespoideos y crisidoideos están pobremente representados y los tenthredinoideos están mejor representados.
- 4.2. La importancia de la ubicación de la trampa en el registro del número de especies en los distintos grupos analizados es particularmente relevante en dos ubicaciones de mayor luminosidad; una es la de la trampa M-1 del bosque mixto, y otra es la trampa H-1 del hayedo. La trampa M-1 está situada al borde de un claro y presenta la mayor eficiencia y riqueza así como una mayor dominancia debido a la agregación de individuos de distintas especies. Es particularmente eficiente en los sínfitos ya que registra más del 50 % de sus especies e individuos. Para éstos la presencia de la planta nutricia cerca de las trampas es determinante para el registro de numerosas especies, particularmente de aquéllas asociadas a los árboles. Por otra parte, la trampa H-1, ubicada al pie de un gran haya en una fuerte pendiente, registra una mayor riqueza y abundancias de avispas solitarias que se explica por la influencia de abundantes troncos caídos en el cauce, próximo a la trampa. Los túneles de xilófagos en troncos muertos constituyen el principal recurso de nidificación de estas especies. Esta ubicación es además lugar de concentración de individuos de otras especies propias de este estrato.

- 4.3. La actividad de las especies en el área, según el número de individuos y según ubicación de trampa, muestra distintos patrones de distribución en este estrato. Las especies que muestran una distribución predominante en el bosque mixto se encuentran ligadas a la vegetación, y particularmente al pino, como *Xyela julii* Bréb. cuyas larvas se alimentan de polen en los conos del pino silvestre o la especie *Passaloe-cus eremita* Kohl cuyas hembras predan homópteros del género *Cinara* que están asociados al pino. La mayoría de las especies, particularmente aquéllas propias de este estrato, presentan una distribución repartida por todas las trampas. Otras especies muestran agregaciones en determinadas trampas según las distintas estrategias biológicas como son: por concentración de planta nutricia (*Pristiphora laricis* (Hart.)), por concentración de presa (*Vespula vulgaris* (L.)), por concentración de sexos (*Entomobora crassitarsis* (Costa), *Trypoxylon clavicerum* Lep. & Serv., *Dolerus aeneus* Hart., *Tenthredopsis nassata* L.), por concentración de vuelo nupcial (*Myrmecina graminicola* (Latr.)).

Conclusiones

1. Se ha obtenido una colección referencial que constituye la primera aportación al catálogo de himenópteros de Artikutza (Navarra) y el parque natural de Peñas de Aia (Guipúzcoa).
2. Una trampa registra de 12-23 individuos por día o una media anual de 6519 individuos. Este valor es de 37 en sínfitos y 89 en aculeados.
3. La taxocenosis es representativa de comunidades faunísticas de suelos ácidos, con mayor proporción relativa de grupos asociados a fungívoros, pocas especies y algunas muy abundantes.
4. La composición taxonómica es representativa de los bosques europeos, y la riqueza observada es similar a la de otros bosques registrada con distintas metodologías (trampas de caída, trampas Moericke).
5. El primer ciclo registra el 75 % de las especies inventariadas; el 67 % en sínfitos y el 81 % en aculeados.
6. El número de trampas necesarias para registrar el 50 % de las especies, de sínfitos y aculeados, obtenidas con seis es de dos.
7. El número de trampas necesarias para registrar el 75 % de las especies obtenidas con seis es de 2-3 en avispa y de 3-4 en sínfitos y abejas.

8. La distribución de los individuos en las distintas especies, y el reparto de sexos, reflejan la distinta actividad de las especies en este estrato.
9. El mayor porcentaje de especies de sínfitos asociadas a herbáceas, un 44 % frente al 35 % de las asociadas a leñosas, refleja la influencia de la vegetación de los claros en esta comunidad.
10. En ausencia de estrato herbáceo y suelos arenosos, la disponibilidad de troncos muertos con galerías de xilófagos sobre el suelo es de gran importancia para mantener la riqueza de la mayoría de las especies depredadoras analizadas.
11. La actividad es continua con dos periodos de máxima riqueza y abundancia, la primavera (abril/mayo y mayo/junio) y el verano (julio).
12. La detección de una sucesión anual de especies y sus distintas generaciones, con un número pequeño de individuos, muestra la eficacia de las trampas Malaise a la hora de reflejar la dinámica estacional de la comunidad.
13. Las diferencias entre series de vegetación indican una mayor especificidad y/o menor movilidad en el bosque mixto de determinadas especies ligadas a la vegetación, y particularmente al pino.
14. La ubicación de la trampa en el borde de zonas abiertas es la de mayor eficiencia, riqueza y lugar de agregación de distintas especies.
15. La variabilidad entre ubicaciones de trampa refleja que la actividad de las especies en este estrato está determinada por la distribución de los recursos.

Agradecimiento

La realización de este trabajo ha sido posible gracias a la participación de distintas instituciones y numerosas personas que han colaborado en el proyecto. Entre las primeras se encuentran el Departamento de Educación, Universidades e Investigación del Gobierno Vasco, Departamento de Biología Animal I de la Universidad Complutense de Madrid, Ayuntamiento de San Sebastián (Guipúzcoa) y la Sociedad de Ciencias de Aranzadi. Entre las segundas lo están los especialistas taxónomos anteriormente mencionados además de Iñaki Uranga, Amalia Martínez de Murguía, Patxi Amunarriz, Javier Pascual, Anton Murua, Maite Goikoetxea, Lourdes Martínez de Murguía, Alfredo Martínez de Guereñu, Alberto De Castro, Imanol Zabalegui, Juan Angel Álvarez y Leticia Villalobos.

Referencias citadas

- ARANZADI, SOCIEDAD DE CIENCIAS 1980. *Estudio ecológico y económico de las repoblaciones de coníferas exóticas en el País Vasco*. Caja Laboral Popular (Eds.). Mondragón, Guipuzcoa, 3 tomos. ISBN 8430022856.
- ARCHER, M.E. 1988. The aculeate wasp and bee assemblage (Hymenoptera: Aculeata) of a woodland: Bernwood Forest in the English Midlands. *The Entomologist*, **107**(1): 24-33.
- BANASZAK, J. 1983. Ecology of bees (Apoidea) of agricultural landscape. *Polish Ecological Studies*, **9** (4): 421-505.
- BANASZAK, J. & CIERZNIK, T. 1994. Spatial and temporal differentiation of bees (Apoidea) in the forests of Wielkopolski national park, western Poland. *Acta Universitatis Lodzianensis, Folia Zoologica*, **2**: 3-28.
- BANASZAK, J. & KRZYSZTOFIK, A. 1996. The natural wild bee resources (Hymenoptera: Apoidea) of the Wigry National Park. *Polish Journal of Entomology*, **65**: 33-50.
- BLANCO, E., CASADO, M. A., COSTA, M., ESCRIBANO, R., GARCÍA, M., GÉNOVA, M., GÓMEZ, A., GÓMEZ, F., MORENO, J. C., MORLA, C., REGATO, P. & SAINZ, H. 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, S.A. Barcelona (España): 572 págs.
- BOLETÍN OFICIAL DEL PAÍS VASCO (B.O.P.V) 1995. Declaración de parque natural al área de Aiako-Harria. Decreto 241-1995 del 11 de abril. *Boletín nº 105 del 5 de junio*. Gobierno Vasco.
- BRAY, J. R. & CURTIS, C. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecology Monograph*, **27**: 325-349.
- CATALÁN, P. 1987. *Geobotánica de las cuencas Bidasoa-Urumea. Estudio ecológico, de los suelos y la vegetación de la cuenca de Artikutza (Navarra)*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad del País Vasco.
- CATALÁN, P., AIZPURA, I., ARETA, P., MENDIOLA, I., DEL BARRIO, L. & ZORRAKIN, I. 1989 (Sociedad de Ciencias Aranzadi). *Guía ecológica de Artikutza (Naturaleza y huella humana)*. Parques y Jardines y Patronato de Albergues y Campings de Juventud del Ayuntamiento de Donostia. 103 págs.
- COLWELL, R. K. 1997. *EstimateS 5: statistical estimation of species richness and shared species from samples*, version 5 user's guide and application (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimate>).
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **345**: 101-118.
- COLLINS, N. M. & THOMAS, J. A. (Eds.) 1989. *The conservation of insects and their habitats*. 15 th Symposium of the Royal Entomological Society of London. 14 - 15 Sept: 450 págs.
- DARLING, D. C. & PACKER, L. 1988. Effectiveness of Malaise traps in collecting Hymenoptera: The influence of trap design, mesh size and location. *Canadian Entomologist*, **120** (8-9): 787-796.
- DAY, M. C. 1991. Towards the conservation of Aculeate Hymenoptera in Europe. *Nature and Environment series* 51. Council of Europe Press, Strasbourg.
- DELBAERE, B. (Ed.) 1998. *Facts & Figures on Europe's Biodiversity: State and Trends 1998-1999*. Technical Report Series. European Centre for Nature Conservation, Tilburg.
- DIDHAM, R. K. 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. En: *Forests and Insects*. Watt, A.D., Stork, N.E. y M.D. Hunter (Eds.). Chapman & Hall, London: 303-320.
- ELLIS, W. N. & SIMON-THOMAS, R. T. S. 1994. Insect phenology and diversity in Malaise traps at the Veluwe. *Entomologische Berichten*, **54**(9): 171-175.
- EVANS, F. C. & OWEN, F. F. 1965. Measuring insect flight activity with a Malaise trap. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters*, **50**: 89-94.
- FINNAMORE, A. T. 1994. Hymenoptera of the Wagner natural area, a boreal spring fen in Central Alberta. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **169**: 181-220.
- FINNAMORE, A. T. 1996. The advantages of using arthropods in ecosystem management. A brief. *Bulletin of the Entomological Society of Canada*: 11 págs.
- GARRIDO, A. M. & NIEVES-ALDREY, J. L. 1992. Estructura y dinámica de una taxocenosis de Pteromalidae (Hym. Chalcidoidea) en el sector medio de la Sierra de Guadarrama. *Eos*, **68** (1): 29-49.
- GASTON, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, **5**: 283-296.
- GAULD, I. & BOLTON, B. (Eds.) 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, New York: 311 págs.
- GAULD, I. D., COLLINS, N. M. & FITTON, M. G. 1990. The biological significance and conservation of Hymenoptera in Europe. *Nature and Environment series*, **44**: 1 - 47. Council of Europe Press, Strasbourg.
- GÓMEZ DE AIZPÚRUA, C. 1984. *Catálogo de los lepidópteros que integran la Colección Científica de la Sociedad de Ciencias Naturales de Aranzadi*. Tomo II. Caja de ahorros provincial de Guipúzcoa. San Sebastián.
- GÓMEZ DE AIZPÚRUA, C. 1988. *Catálogo de los lepidópteros de actividad nocturna (Heterocera) de Alava, Bizkaia y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco. Vitoria.
- HANSON, P. E. & GAULD, I. D. 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 893 págs.
- HAGVAR, E. B., HOFVANG, T., TRANDEM, N. & GRENDSTAD SAETERBØ, K. 1998. Six-year Malaise trapping of the leaf miner *Chromatomyia fuscula* (Diptera: Agromyzidae) and its chalcidoid parasitoid complex in a barley field and its boundary. *European Journal of Entomology*, **95**: 529-543.
- HILPERT, H. 1989. Zur Hautflüglerfauna eines südbadischen Eichen-Hainbuchenmischwaldes. *Spixiana*, **12**: 57-90.
- HOLLOWAY, J. D. & STORK, N. E. 1991. The dimensions of biodiversity: the use of invertebrates as indicators of human impact. En: *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. Hawksworth, D.L. (Ed.), C.A.B. International. Wallingford, UK: 37-61.
- KIDD, N. & JERVIS, M. A. 1997. The impact of parasitoids and predators on forest insect populations. En: *Forests and Insects*. Watt, A.D., Stork, N.E. y M.D. Hunter (Eds.). Chapman & Hall, London: 49-68.
- KIM, K. C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation*, **2**: 191-214.
- KREMEN, C., COLWELL, R. K., ERWIN, T. L., MURPHY, D. D., NOSS, R.F. & SANJAYAN, M. A. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, **7**: 796-808.
- KUHLMANN, M. 1994. The Malaise trap as an instrument for faunistic and ecological works. Experiences- problems - pros and cons. *Bembix*, **3**: 27-34.
- LAMBSHEAD, P. J. D., GAGE, G. L. J. & GAGE, J. D. 1997. *BioDiversity Professional Beta*. The Natural History Museum & The Scottish Association for Marine Science. (<http://www.nrnc.demon.co.uk/bdpro>).
- LASALLE, J. & GAULD, I. D. 1992. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia* (1991), **74**: 315-334.
- LASALLE, J. & GAULD, I. D. 1993. *Hymenoptera and biodiversity*. C.A.B. International. Wallingford, UK: 348 págs.
- LEWIS, C. N. & WHITFIELD, J. B. 1999. Braconid wasp (Hymenoptera: Braconidae) diversity in forest plots under different silvicultural methods. *Environmental Entomology*, **28** (6): 986-997.
- LOCKWOOD, J. A., SHAW, S. R. & STRUTTMAN, J. M. 1996. Biodiversity of wasp species (Insecta: Hymenoptera) in burned and unburned habitats of Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. *Journal of Hymenoptera Research*, **5**: 1-15.
- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical ecology, a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons. New York: 337 págs.
- MALAISE, R. 1937. A new insect trap. *Entomologisk Tidskrift*, **58**: 148-160.
- MARCHAL, J. L. 1985. Résultats d'une enquête sur les hyménoptères symphytes de Hesbaye (Belgique). *Bulletin des Annales de la Société Royale Belge de Entomologie*, **121**: 365-384.
- MARSHALL, S. A., ANDERSON, R. S., ROUGHLEY, R. E., BEHAN-PELLETIER, V. & DANKS, H. V. 1994. *Terrestrial arthropod biodiversity: planning a study and recommended sampling techniques*. A brief. *Bulletin of the Entomological Society of Canada*, **26**(1): 33 págs.
- MASNER, L. & GOULET, H. 1981. A new model of flight-interception trap for some hymenopterous insects. *Entomological News*, **92**: 199-202.
- MATTHEWS, R. W. & MATTHEWS, J. R. 1970. Malaise trap studies of flying insects in a New York mesic forest. I. Ordinal composition and seasonal abundance. *Journal of New York Entomological Society*, **78**: 52-59.

- MUIRHEAD-THOMPSON, R. C. 1991. *Trap responses of flying insects*. Academic Press Limited. London: 281 págs.
- MOEED, A. & MEADS, M. J. 1984. Vertical and seasonal distribution of airborne invertebrates in mixed lowland forest of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, **11**: 49-57.
- NOYES, J. S. 1989a. A study of five methods of sampling Hymenoptera (Insecta) in a tropical rain forest, with special reference to the parasitica. *Journal of Natural History*, **23**: 285-298.
- NOYES, J. S. 1989b. The diversity of Hymenoptera in the tropics with special reference to Parasitica in Sulawesi. *Ecological Entomology*, **14**: 197-207.
- NIEVES-ALDREY, J. L. & REY DEL CASTILLO, C. 1991. Ensayo preliminar sobre la captura de insectos por medio de una trampa "Malaise" en Sierra de Guadarrama (España) con especial referencia a los Himenópteros. *Ecología*, **5**: 383 - 403.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 1995. Abundancia, diversidad y dinámica temporal de cinípidos en dos hábitats del centro de España (Hymenoptera, Cynipidae). En: *Avances de Entomología Ibérica*. Comité organizador del VI Congreso Iberico de Entomología (Eds.). Madrid: 113-136.
- NIEVES-ALDREY, J. L. & FONTAL-CAZALLA, F. 1997. Los insectos de la isla de Coiba (Panamá). Abundancia y dinámica estacional. Análisis del caso de los himenópteros (Hexapoda Hymenoptera). En: *Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá) Inventario preliminar*. Santiago Castroviejo (Ed.) A.E.C.I. Madrid: 329-361.
- NIEVES-ALDREY, J. L. & FONTAL-CAZALLA, F. 1999. Filogenia y Evolución del Orden Hymenoptera. En: *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. Melic, A. et al. (Ed.). Volumen Monográfico *Bol.S.E.A.*, **26**: 459-474.
- OLEMBO, R. 1991. Importance of microorganisms and invertebrates as components of biodiversity. En: *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. Hawksworth, D.L. (Ed.). C.A.B. International, Wallingford, UK: 7-15.
- PAPP, J. 1994. The dispersion of braconid wasps in an oak forest in Hungary (Hymenoptera: Braconidae). *Folia Entomologica Hungarica*, **55**: 305-320.
- PAPP, J. & JÓZAN, Z. S. 1995. The dispersion and phenology of sawflies and aculeate wasps in the Sikfókút oak forest, Hungary (Hymenoptera). *Folia Entomologica Hungarica*, **56**: 133-152.
- PAULY, A. 1989. Hymenoptères aculeates recoltés dans un réseau de 15 pièges Malaise en Hesbaye (Belgique). *Bulletin des Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie*, **125**: 140-146.
- ROSENBERG, D. M., DANKS, H. V. & LEHMKUHL, D. M. 1986. The importance of insects in environmental impact assessment. *Environmental Management*, **10**: 773-783.
- SAMWAYS, M. J. 1994. *Insect conservation biology*. Chapman & Hall, London: 358 págs.
- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, **5**: 18-32.
- SCHAEFER, M. & SCHAUERMANN, J. 1990. The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia*, **34**: 299-314.
- SEGADE, C., ROS- FARRÉ, P., ALGARRA, A., VENTURA, D. & PUJADE-VILLAR, J. 1997. Estudio comparativo de las capturas realizadas con trampa Malaise en Andorra con especial atención a los Himenópteros (Hymenoptera). *Zapateri*, **7**: 71-82.
- SKIBIŃSKA, E. 1989. Aculeata (Hymenoptera) of linden-oak-hornbeam and termophilous oak forests of the mazovian Lowland. *Fragmenta Faunistica*, **32**: 197-224.
- SKIBIŃSKA, E. 1995. Sphecidae (Aculeata) of subcontinental pine forest stands (*Peucedano-Pinetum*) of various ages in Puszcza Białowieska. *Fragmenta Faunistica*, **38**: 419 - 433.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. Ecologicals methods with particular reference to the study of insect populations. Segunda edición. Chapman and Hall, London: 481 págs.
- STEYSKAL, G. C. 1981. A bibliography of the Malaise trap. *Proceedures of the Entomological Society of Washington*, **83**: 225 -229.
- TAN, C. L. 1990. The abundance and Diversity of Hymenopterans in Ulu Kinchin, Pahang, Malasya. *Malayan Nature Journal*, **43**: 278-281.
- TERESHKIN, A. M. & SHLYAKHTYONOK, A. S. 1989. An experience in using Malez's traps to study insects. *Revue de Zoologie*, **68** (2): 290 - 292.
- TOWNES, H. 1962. Design for a Malaise trap. *Proceedures of the Entomological Society of Washington*, **64**: 253-262.
- TOWNES, H. 1972. "A light - weight Malaise trap". *Entomological News*, **83**: 239-247.
- ULRICH, W. 1987. Wirtsbeziehungen der parasitoiden Hautflügler in einem Kalkbuchenwald (Hymenoptera). *Zool. Jb. Syst.*, **114**: 303-342.
- ULRICH, W. 1998. The parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone I: species composition, species- turnover, abundance and biomass. *Polish Journal of Ecology*, **46**(3): 261-289.
- ULRICH, W. 1999a. The number of species of Hymenoptera in Europe and assessment of the total number of Hymenoptera in the world. *Polish Journal of Entomology*, **68**: 151-164.
- ULRICH, W. 1999b. Phenology, stratification and life cycles of the parasitic Hymenoptera in a beech forest on limestone. *Polish Journal of Ecology*, **68**: 231-257.