

## LOS INSECTOS SAPROXÍLICOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA: QUÉ SABEMOS Y QUÉ NOS GUSTARÍA SABER

Marcos Méndez Iglesias

Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n., E-28933 Móstoles (Madrid), Tel: 91-488 8249 – marcos.mendez@urjc.es

**Resumen:** Esta revisión introduce el concepto de insecto saproxílico y presenta los principales rasgos de la ecología de este grupo funcional: diversidad, adaptaciones, reparto de nicho, sucesión y factores que determinan la riqueza de especies de insectos saproxílicos. Los insectos saproxílicos dependen, durante parte de su ciclo vital, de la madera muerta de árboles moribundos o muertos, de hongos de la madera o de la presencia de otros organismos saproxílicos. La diversidad de organismos saproxílicos es muy grande y, solamente en Europa, incluye miles de especies, muchas de ellas insectos. Se calcula que un 20-56% de los escarabajos son saproxílicos. El uso de la madera ha conducido a adaptaciones morfológicas, anatómicas y metabólicas para el aprovechamiento de un recurso recalcitrante y pobre en nutrientes. A diferencia de lo que puede parecer, la madera muerta incluye una gran variedad de nichos potenciales y los diversos insectos saproxílicos se reparten dicho recurso de acuerdo con la especie de árbol, con el tipo de tejido y con la posición en el árbol. Además de ese reparto espacial, también existe un reparto temporal relacionado con la sucesión degradativa que sufre la madera muerta. Se reconocen tres fases de degradación, cada una de ellas caracterizada por su propia fauna de saproxílicos. La riqueza de insectos saproxílicos depende de la cantidad de madera muerta en el bosque, de la calidad de dicha madera, del tamaño del bosque, su fragmentación y uso. El estudio de la ecología de los insectos saproxílicos está asentado en Europa, EE.UU. y otros países. Sin embargo, en la Península Ibérica se desconoce prácticamente todo sobre este grupo funcional. No existe ni una lista de especies, y mucho menos estudios detallados que permitan decir qué bosques son más ricos en saproxílicos. La ecología de las especies también es prácticamente desconocida.

**Palabras clave:** conservación, ecología forestal, insectos, madera muerta, saproxílicos.

### **Saproxylic insects in the Iberian Peninsula: what we know and what we would like to know**

**Abstract:** This paper reviews the concept of saproxylic insect and the main ecological traits of this functional group: diversity, adaptations, niche partitioning, succession and factors determining their species richness. Saproxylic insects are dependent, during part of their life history, on dead wood from dying or dead trees, on wood-decaying fungi or on the presence of other saproxylic organisms. The diversity of saproxylic organisms is very high and, only in Europe, includes thousands of species, many of them insects. About 20-56% of beetles are saproxylic. Wood use has led to morphological, anatomical and metabolic adaptations for the exploitation of a recalcitrant and nutrient-poor resource. Dead wood offers a broad range of potential microhabitats and the different saproxylic insects segregate spatially according to tree species, kind of tissue and position in the tree. Aside of this spatial segregation, a temporal segregation occurs in relation to the degradative succession during wood decay. Three stages can be recognized in this decay, each of them having a specific saproxylic fauna. Saproxylic insect richness depends on quantity and quality of the dead wood available in the forest, and on forest size, fragmentation and management. Ecological studies of saproxylic insects are a well established scientific topic in Europe, USA and other countries. However, this has been a neglected topic in the Iberian Peninsula. A species check-list is lacking, as well as detailed studies on which kinds of forests are richer in saproxylic species. The autecology of saproxylic beetles is also mostly unknown.

**Key words:** conservation, dead wood, forest ecology, insects, saproxylics.

### 1. ¿Qué es un insecto saproxílico?

Un insecto saproxílico es aquel que depende, durante parte de su ciclo vital, de la madera muerta o senescente de árboles moribundos o muertos (en pie o caídos), o de hongos de la madera o de la presencia de otros saproxílicos (Speight, 1989). En esta revisión utilizaré indistintamente los términos saproxílico y saproxilófago.

### 2. ¿Qué invertebrados son saproxílicos?

Los invertebrados saproxílicos están distribuidos en varios filos, clases y órdenes. Según Speight (1989), Samuelsson *et al.* (1994) y Alexander (2002) se encuentran saproxílicos al menos en cuatro filos (Tabla I). En la Tabla I sólo se incluyen los saproxílicos terrestres; existen también saproxílicos asociados a la madera muerta de los hábitats dulceacuícolas (Hoffmann & Hering, 2000) pero serán ignorados en esta revisión.

El número de invertebrados saproxílicos en Europa es muy alto; la estima de "cientos de especies" de Speight (1989) se queda corta. De las alrededor de 800 especies de Syrphidae europeas, puede considerarse que las larvas de 150 son saproxílicas (Speight & Good, 2003). Algunos de los taxa saproxílicos son muy diversos, en especial los coleópteros. Por ejemplo, sólo en Europa hay más de 500 Cerambycidae saproxílicos (Speight, 1989). En Noruega existen casi 700 escarabajos que son saproxílicos obligados y otros 200 son saproxílicos facultativos (Økland, 1995). En Suecia existen unas 6000 especies saproxílicas, de las cuales 2500 son hongos (Sandström, 2003) y 1000 son escarabajos (Samuelsson *et al.*, 1994). En Finlandia hay entre 4000 y 5000 organismos saproxílicos, de los cuales 1500 son hongos y unos 3000 son insectos (800 escarabajos) (Siitonen, 2001). En Gran Bretaña existen 700 escarabajos saproxílicos y un total de casi 1800 especies de invertebrados

**Tabla I. Principales taxa de invertebrados saproxílicos.** Se indica entre paréntesis su nombre vulgar y se da una indicación de los recursos que utilizan. Descomponedor incluye a los saproxílicos primarios y secundarios.

---

1. Plelmintos turbelarios (gusanos planos)
2. Nemátodos (gusanos cilíndricos)
3. Moluscos gasterópodos (caracoles) - descomponedores, fungívoros y herbívoros de algas y líquenes
4. Artrópodos
4.1. Arácnidos
- Arañas - depredadores
- Pseudoescorpiones - depredadores
- Ácaros - descomponedores (heces), fungívoros, depredadores...
4.2. Crustáceos
- Isópodos (bichos bola) - descomponedores
4.3. Miriápodos (ciempiés y milpiés) - hábitat, depredadores, desconocido
4.4. Insectos
- Neurópteros (moscas escorpión) - depredadores
- Hemípteros - hábitat
- Lepidópteros (mariposas y polillas) - hábitat, larvas perforadoras
- Dípteros (moscas) - depredadores, fungívoros
- Himenópteros (avispa, hormigas) - hábitat, fungívoros
- Coleópteros (escarabajos) - descomponedores, herbívoros, fungívoros, depredadores
- Isópteros (termitas) - descomponedores

---

asociadas a la madera muerta (Alexander, 2002). En el bosque de la Massane, en los Pirineos franceses, existen 465 especies de escarabajos saproxilófagos (un 37% de todos los escarabajos de esa zona) (Travé *et al.*, 1999). En términos relativos, los saproxílicos constituyen entre el 20 y el 56% de los escarabajos forestales (Grove, 2002). En el resto de esta revisión haré más énfasis en los insectos saproxílicos.

Tradicionalmente, se ha prestado atención casi exclusivamente a los insectos saproxílicos que constituyen plagas forestales. Además de su taxonomía, desde comienzos del siglo XX ya comenzó a estudiarse su biología, sus parásitos y depredadores. No obstante existen libros sobre insectos forestales norteamericanos ya en los años 30 del siglo XX (Balduf, 1935; Doane *et al.*, 1936; Balduf, 1939).

### 3. ¿Cómo usan los insectos saproxílicos la madera muerta?

El uso de la madera muerta por los invertebrados saproxílicos puede clasificarse del siguiente modo (modificado de Samuelsson *et al.*, 1994):

- (1) Como fuente de alimento y lugar de puesta:
  - 1.A- consumidores primarios de madera,
    - floema de la corteza interna,
    - xilema,
  - 1.B- fungívoros,
    - cuerpos fructíferos,
    - esporas,
    - micetófagos,
    - madera que contiene micelio,
    - tipo de pudrición de la madera,
  - 1.C- depredadores y parasitoides,
  - 1.D- consumidores de heces y restos (*frass*),
- (2) Como hábitat:
  - 2.A.- lugar de nidificación (termitas, avispas aculeadas),
  - 2.B- material de construcción (avispa),
  - 2.C- protección frente a depredadores,
  - 2.D- protección frente a factores ambientales (e.g., desecación),
  - 2.E- lugar de hibernación.

La Tabla I indica el uso de la madera realizado por los principales grupos de saproxílicos. El grado de especifici-

dad y de dependencia de los saproxílicos depende del uso que hacen de este recurso. Aquellos que lo utilizan como alimento son más dependientes y especializados que aquellos que lo utilizan como hábitat (especialmente aquellos que lo usan de modo estacional).

Howden & Vogt (1951) proporcionan una cadena trófica que relaciona muchos de estos usos del recurso y su variación a lo largo del proceso de descomposición de la madera.

### 4. Adaptaciones de los insectos saproxílicos

El uso de la madera muerta como alimento requiere una serie de adaptaciones (Haack & Slansky, 1985):

- (1) Morfología.- Según el tejido utilizado, las larvas pueden adoptar formas aplanadas dorsoventralmente (floema) o cilíndricas (xilema). Las patas suelen reducirse y se dan en larvas que horadan madera más blanda, mientras que desaparecen en larvas que horadan madera dura. Las mandíbulas están muy desarrolladas. Normalmente se adoptan formas cilíndricas en los adultos que excavan galerías. El tamaño corporal adulto depende del tejido utilizado y suele ser mayor en las especies que se alimentan de xilema que en las que se alimentan de floema.
- (2) Anatomía.- El tracto digestivo varía en función del tejido consumido. Algunas especies que se alimentan de madera muy dura desarrollan un buche. La longitud del tubo digestivo suele ser larga para favorecer la asimilación.
- (3) Enzimas digestivos.- Se poseen enzimas para degradar azúcares estructurales como la celulosa y la hemicelulosa. También aparecen simbiosis con hongos o bacterias que son capaces de degradar moléculas recalcitrantes.
- (4) Tiempo de desarrollo.- Suele ser mayor cuanto mayor es el tamaño (Figura 1) y cuanto menor es la calidad (contenido en N) del alimento.

### 5. Especificidad del hábitat

Muchos escarabajos son específicos de algunas especies de árboles (Warren & Key, 1991; Samuelsson *et al.*, 1994; Berkov, 2002; Langor *et al.*, 2006). Esto ocurre con los escarabajos minadores de corteza como los Scolytidae pero

también con descomponedores de las primeras fases de la descomposición. En otros casos la especialización es de menor grado, simplemente entre especies caducifolias y coníferas, debido a la diferente naturaleza química de las hemicelulosas en ambos grupos (Speight, 1989). Durante la sucesión de la madera muerta se produce un cambio desde la especificidad de especie a la especificidad de hábitat; al final de la sucesión el estado de descomposición de la madera es más importante que la especie de la que procede esa madera (Warren & Key, 1991; Samuelsson *et al.*, 1994).

El tipo de descomposición, que viene determinado por el tipo de hongos que han colonizado la madera muerta (Kirk & Cowling, 1984), también afecta a las especies de saproxílicos; los árboles con pudrición parda y con pudrición blanca tienen pocas especies en común (Yee *et al.*, 2006), probablemente debido a que en la pudrición parda la lignina permanece mientras que en la pudrición blanca se descompone (Warren & Key, 1991). Véase Yee *et al.* (2001) para diversas clasificaciones de los tipos de descomposición de la madera.

Algunas especies de saproxílicos son pirófilas, es decir, dependen de la ocurrencia de fuegos para su subsistencia, pues atacan preferentemente madera quemada o prefieren las condiciones de microhábitat que se generan tras un fuego (Ahnlund & Lindhe, 1992; Wikars, 1992, 2002).

Contra lo que pueda parecer a simple vista, un árbol muerto o un trozo de madera en descomposición ofrecen una variedad grande de problemas, lo cual implica el reconocimiento, desde el punto de vista de un saproxílico, de muchos hábitats diferentes en ese recurso (Speight, 1989; Head, 2000). A grandes rasgos, los hábitats que pueden distinguirse en un árbol veterano son, según Speight (1989):

- (1) corteza suelta y la interfase entre corteza y leño,
- (2) madera muerta,
- (3) madera parcialmente descompuesta por la acción de otros saproxílicos (incluidos hongos),
- (4) agujeros,
- (5) hongos saproxílicos,
- (6) cavidades y galerías de otros saproxílicos,
- (7) humus.

Cada uno de estos elementos tiene su comunidad característica de saproxílicos.

Incluso dentro de estas categorías puede haber segregación adicional de especies, dependiendo de su ubicación espacial dentro del árbol (Speight, 1989; Warren & Key, 1991; Samuelsson *et al.*, 1994): parte superior frente a parte inferior del tronco en pie, parte superior frente a parte inferior del tronco caído, troncos frente a ramas, diámetro de las ramas, diámetro del tronco, raíces frente a parte aérea, suelo alrededor de las raíces...

En algunos casos, las preferencias de sustrato y posición vienen dictadas por la composición química del recurso (Speight, 1989). Por ejemplo, la composición química de la corteza difiere de la del leño (Speight, 1989). En otros casos, estas preferencias están dictadas por las condiciones ambientales que proporcionan, principalmente la temperatura y la humedad. Muchas larvas de insectos saproxílicos no soportan temperaturas superiores a los 40-60 °C (Warren & Key, 1991). La insolación, el grosor del tronco y la profundidad a la que se encuentra la larva condicionan la temperatura experimentada. Muchas especies de saproxílicos necesitan una humedad elevada (hasta del 240% del peso seco)

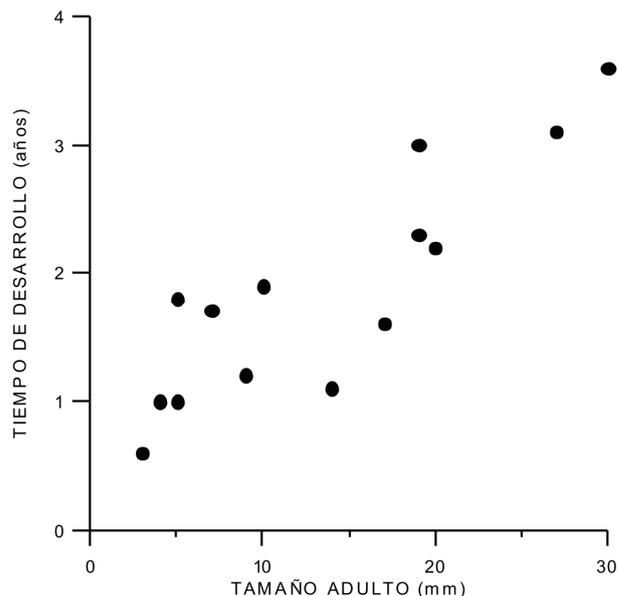


Fig. 1. Relación entre el tiempo de desarrollo y el tamaño adulto en coleópteros saproxílicos (datos de Haack & Slansky, 1985).

mientras que otras dependen de condiciones muy secas (por ejemplo, las especies pirófilas) (Warren & Key, 1991). La humedad del tronco viene determinada por varios factores, principalmente el grado de contacto con el suelo, la insolación, la presencia o ausencia de corteza y el tamaño del trozo de madera (Warren & Key, 1991).

Las preferencias de hábitat en insectos saproxílicos se han tratado en distintas ocasiones, tanto de modo general (Palm, 1959; Ehnström & Axelsson, 2002) como para los incluidos en listas rojas (Jonsson *et al.*, 1998), familias (Araya, 1993a; Barbalat, 1996), géneros (Berkov & Tavakilian, 1999) o especies concretas (Araya, 1993b; Meggs & Munks, 2003; Wikars, 2004). El conocimiento de las exigencias de especies particulares en cuanto a cantidad y calidad de la madera muerta ha permitido elaborar listas de especies indicadoras de la calidad y continuidad de los bosques (Speight, 1989; Schiegg, 2000b; Alexander, 2004; Müller *et al.*, 2005).

## 6. Sucesión en la degradación de la madera muerta

Además de la división espacial del recurso, también existe una división temporal, que está relacionada con el proceso de descomposición de la madera y que permite hablar de una sucesión asociada a dicha descomposición (Speight, 1989). Las especies potencialmente dañinas sólo aparecen durante los dos primeros años de la sucesión; las especies amenazadas ocurren sobre todo durante estados tardíos de la sucesión. A lo largo de esta sucesión se pasa de especies más especializadas a especies más generalistas, con lo cual pierde importancia la especie concreta de árbol y aumenta en importancia los hábitats disponibles y el estado de descomposición (Harmon *et al.*, 1986).

La existencia de comunidades animales asociadas a troncos muertos ya se reconoció en los inicios de la investigación ecológica (Shelford, 1913, citado en Howden & Vogt, 1951) y lo mismo puede decirse de su sucesión (Blackman & Stage, 1924, citado en Howden & Vogt, 1951).

Se distinguen tres fases en el proceso de descomposición (Speight, 1989):

- (1) La fase de colonización.- En esta fase la madera es colonizada por saproxílicos primarios, que utilizan la madera intacta. Entre ellos se encuentran los escarabajos capaces de digerir celulosa y con mandíbulas potentes para horadar en la madera dura. Entre estos escarabajos predominan los Scolytidae, Curculionidae y Cerambycidae (Siitonen, 2001). Algunos de estos escarabajos se han convertido en plagas forestales (Col. Scolytidae de los géneros *Ips*, *Dendroctonus*, *Trypodendron*, *Gnathotrichus*, *Pityogenes*, *Scolytus*, Curculionidae del género *Pissodes*, Cerambycidae del género *Monochamus*). Otros saproxílicos primarios son ácaros, nemátodos y hongos, a veces transportados por esos escarabajos. Asociada a los saproxílicos primarios está toda una hueste de depredadores y parásitos especializados en los mismos.

Dado lo recalcitrante del recurso en esta fase inicial, algunos saproxílicos han desarrollado medios para facilitar su acceso al alimento. Algunos escarabajos poseen hongos simbióticos que son capaces de digerir componentes de la madera como la celulosa o la lignina. Los saproxílicos primarios son también eficientes en la extracción de los nutrientes, especialmente N, presentes en la madera (Speight, 1989).

Esta fase dura unos dos años en muchas partes de Europa.

- (2) La fase de descomposición.- En esta fase se unen los saproxílicos secundarios, que utilizan como alimento el producto de las actividades de los saproxílicos primarios, o se alimentan de otros saproxílicos.

Los saproxílicos secundarios necesitan de los primarios bien para acceder físicamente a la madera, pues tienen capacidades de horadar menores, o bien para acceder químicamente a la madera, pues tienen dotaciones enzimáticas que no les permiten descomponer algunas sustancias de la madera (Speight, 1989). La baja disponibilidad de N en la madera en esta fase limita el crecimiento de los saproxílicos secundarios (Speight, 1989; Warren & Key, 1991). Algunos saproxílicos secundarios poseen bacterias simbióticas fijadoras de N (Speight, 1989). Los hongos descomponedores fijan N atmosférico (Warren & Key, 1991) y se ha demostrado que las heces de algunas larvas de insectos saproxílicos contienen más N que el material original (Warren & Key, 1991; Jönsson *et al.*, 2004). Estas heces son la base del mantillo del cual se alimentan otros saproxílicos.

En la madera en descomposición, hasta el 35% del peso seco puede corresponder a hongos, de los cuales dependen muchos insectos directa o indirectamente (Warren & Key, 1991). Algunos hongos se han propuesto como indicadores de la comunidad de saproxílicos (Wikars, 2001).

Esta fase de descomposición dura unos 8-10 años o hasta 25 en zonas frías.

- (3) La fase de humificación.- En esta fase los saproxílicos son reemplazados progresivamente por organismos del suelo: colémbolos, lombrices, isópodos, nemátodos y ácaros. El valor nutritivo de la madera disminuye aún más y aumenta la proporción de recurso compuesta por heces de saproxilófagos.

## 7. ¿Qué papel juegan los insectos saproxílicos?

Según Samuelsson *et al.* (1994), los insectos saproxílicos desempeñan varios papeles ecológicos:

1. Herbívoros - plagas que afectan a árboles vivos (minadores del floema),
2. Descomponedores - saproxílicos,
3. Alimento para otros organismos (e.g., aves).

El papel más destacado es el jugado en la descomposición dentro del sistema forestal. Por contra con lo que ocurre en sistemas práticos, en un bosque hasta un 30% de la biomasa producida anualmente queda secuestrada en forma de tejidos leñosos perennes (Speight, 1989). De hecho la madera es la forma más abundante de materia orgánica sobre la Tierra (Kirk & Cowling, 1984). La descomposición de la madera es una parte importante del ciclo del carbono en los ecosistemas; la vida tal y como la conocemos se estancaría por falta de CO<sub>2</sub> atmosférico en unos 20 años si la destrucción de madera cesase mientras continuase sin cambios la fotosíntesis (Kirk & Cowling, 1984). El reciclado de esa biomasa plantea problemas bastante específicos y es llevado a cabo por los organismos saproxílicos. En muchos bosques europeos se extraen volúmenes importantes de madera y eso retira biomasa del sistema. Se desconocen los efectos a largo plazo para el bosque de la pérdida de esa biomasa extraída por el ser humano pero se sospechan efectos negativos (Harmon *et al.*, 1986; Speight, 1989). Modelos de simulación han demostrado un ligero efecto negativo de la retirada de madera muerta sobre la productividad forestal (Harmon *et al.*, 1986). En bosques naturales dicha madera sería procesada por los saproxílicos y reintegrada al sistema (Speight, 1989); se calcula que los saproxílicos reciclan al año el equivalente a un 50% de la hojarasca que se descompone en el suelo. No obstante, los nutrientes reciclados por los saproxílicos siguen un camino diferente; no se reintegran rápidamente al suelo, como ocurre con los contenidos en la hojarasca, sino que quedan retenidos en los propios saproxílicos y, por consumo de estos, pasan a eslabones más altos de la cadena trófica (Speight, 1989).

## 8. ¿Qué factores afectan a la diversidad de los insectos saproxílicos?

El estudio de los factores que afectan a la diversidad de los insectos saproxílicos ha sido una empresa principalmente europea (Hammond, 1997).

La riqueza de especies de los insectos saproxílicos aumenta con la cantidad de madera muerta (Samuelsson *et al.*, 1994; Siitonen, 1994, 2001; Økland, 1995; Schiegg, 2000a, b para Coleoptera; Grove, 2002; Martikainen, 2003; Similä *et al.*, 2003). El efecto de la madera muerta depende de la escala (Økland, 1996; Schiegg, 2000a, b). No necesariamente la densidad de madera muerta en el entorno próximo de las trampas es más importante sino que puede ocurrir lo contrario y la relación entre la diversidad de saproxílicos y madera se acentúa al aumentar la escala a la que se estima la cantidad de madera muerta (Økland, 1996).

A veces no sólo la cantidad total de madera muerta es importante sino también el tipo y calidad (especie, diámetro, parte del árbol, grado de descomposición, etc.) (Økland, 1995; Siitonen, 2001; Grove, 2002; Similä *et al.*, 2003; Langor *et al.*, 2006). En el SE de Noruega la riqueza de escarabajos saproxílicos es mayor en bosques caducifolios

que en bosques de coníferas (Økland, 1995). Otro tanto ocurre en Canadá (Langor *et al.*, 2006). El tipo de árbol (hueco, muerto en pie, caído) también afecta a la diversidad de saproxílicos (Nilsson & Baranowski, 1997).

El régimen de perturbaciones también influye en la diversidad forestal. En bosques de chopo de Canadá, la diversidad de saproxílicos fue máxima unos 15 años tras los incendios (Langor *et al.*, 2006). Tras un fuego se produce un cambio en la diversidad de saproxílicos primarios como Scolytidae, Cerambycidae y Buprestidae (McCullough *et al.*, 1998). Ås (1998) encontró que la alteración del régimen de fuegos disminuía la diversidad  $\beta$  y por tanto la diversidad a escala regional. Las zonas quemadas tienen su fauna especializada (Wikars, 1992). En Escandinavia, no obstante, se considera a unas 30 especies como pirófilas (Wikars, 1992), lo cual supone un porcentaje muy bajo con respecto al número total de saproxílicos. Moretti & Barbalat (2004) no encontraron diferencias en riqueza de especies entre bosques de castaño con distinto historial de fuegos.

La riqueza de especies saproxílicas también suele aumentar con el tamaño del bosque. En Inglaterra, los bosques más ricos en saproxílicos tienen más de 700 ha y de los 20 sitios más ricos, todos superan las 100 ha (Warren & Key, 1991). En Suecia, no hubo diferencias en riqueza de especies de escarabajos saproxílicos entre rodales grandes y pequeños de bosque caducifolio, pero hubo diferencias en la composición (Ås, 1993). En otro estudio sueco, en hayedos, la diversidad fue mayor en bosques grandes, pero sólo para especies de huecos de árbol (Nilsson & Baranowski, 1997).

La riqueza de saproxílicos también aumenta con la continuidad del hábitat (Siitonen, 2001; Grove, 2002). Por ejemplo, en una escala pequeña, Schiegg (2000a) encontró mayor número de especies de Diptera saproxílicos cuanto menor era la separación entre piezas de madera muerta.

Dentro de un bosque hay diferencias entre las zonas de claros y las zonas de bosque cerrado (Barbalat, 1995, 1996; Komonen & Kouki, 2005; véase no obstante, Wermelinger *et al.*, 2003). Barbalat (1995) encontró muchas más especies en las zonas de claros que en bosque cerrado mientras que Wikars (2002) encontró lo opuesto (cuando analizó escarabajos en cortezas; las trampas ventana mostraron un patrón similar al de Barbalat, 1995). No obstante, las especies difieren entre estos dos hábitats (Barbalat, 1995, 1996; Wermelinger *et al.*, 2003); las especies cuyos adultos son florícolas son más frecuentes en zonas de claros (Barbalat, 1995, 1996; Wermelinger *et al.*, 2003).

La gestión de las masas forestales influye en la riqueza de especies; normalmente la diversidad disminuye en los bosques gestionados con respecto a los bosques prístinos (Samuelsson *et al.*, 1994; Økland, 1995; Siitonen, 1994, 2001; Grove, 2002; Similä *et al.*, 2003). En algunos casos, la mayoría de las especies son comunes pero la proporción de especies raras es mayor en los bosques prístinos (Økland, 1995; Nilsson & Baranowski, 1997). En hayedos alemanes, los bosques manejados tuvieron un número de especies similar al de los bosques no manejados, pero la identidad de las especies fue diferente en unos y otros, y hubo mayor cantidad de especies amenazadas en los bosques no manejados, mientras que dichas especies faltaron en los bosques manejados (Rauh *et al.*, 1998). En choperas de Canadá, la diversidad de saproxílicos fue menor 1-2 años tras la tala (Langor *et al.*, 2006).

**Tabla II. Información necesaria para una gestión adecuada de la diversidad de insectos saproxílicos en la Península Ibérica.**

1. Lista de especies saproxílicas ibéricas
2. Ecología de especies concretas
  - Especificidad de hábitat
  - Cantidad y calidad de madera muerta que necesitan
  - Efecto de la fragmentación del hábitat
  - Fuentes de amenaza
3. Sucesión degradativa de la madera en ambientes mediterráneos
4. Papel de los saproxilófagos en los ecosistemas mediterráneos
5. Factores que afectan a la diversidad de saproxilófagos
  - Cantidad de madera muerta
  - Tipos de bosque
  - Fragmentación del hábitat
  - Gestión de los bosques
  - Régimen de fuegos

La gestión forestal ha actuado negativamente sobre muchos de estos factores que condicionan la diversidad y abundancia de especies saproxílicas. Esto ha conducido al estado de amenaza de un número considerable de estas especies. En Suecia, 508 escarabajos saproxílicos están en la Lista Roja (Ehnström *et al.*, 1993, citado en Jonsell & Nordlander, 1995). En Finlandia, 165 especies de escarabajos (el 29% de todas las especies forestales amenazadas) son escarabajos saproxílicos y 17 ya se han extinguido (Martikainen, 2003).

## 9. ¿Qué se sabe en la Península Ibérica?

La exposición previa proporciona una lista de temas que es necesario documentar para hacer una gestión adecuada de los bosques con vistas a la conservación de los insectos saproxilófagos (Tabla II). Desgraciadamente, aunque existe una actividad entomológica notable ninguna de las cuestiones incluidas en esa lista ha sido tratada en profundidad para la Península Ibérica. Se puede afirmar que, con honrosas excepciones (e.g. Molino-Olmedo, 2000; Molino Olmedo & Viejo Montesinos, 1999; Micó *et al.*, 2005), no existe una ecología de los insectos saproxílicos en la Península Ibérica.

Existen trabajos faunísticos sobre taxa saproxílicos concretos, con cierto énfasis en aquellos que figuran en listas de protección internacionales (*Limonicus violaceus*: Recalde & Sánchez-Ruiz, 2002). En unos pocos casos se ha documentado la fauna saproxílica de algunas zonas (Molino-Olmedo, 2000; Martínez de Murguía *et al.*, 2004, 2007) o especies arbóreas (Español, 1965, 1968; Compte Sart & Caminero Bago, 1982; Recalde Izurzun & San Martín Moreno, 2003; Yus Ramos & Coello García, 2008). En general ese trabajo ha tenido un enfoque claramente taxonómico y no ha proporcionado datos cuantitativos, con unas pocas excepciones. Por ejemplo, Molino-Olmedo (2000) ha encontrado 125 especies de coleópteros saproxílicos en un estudio realizado en 18 bosques andaluces y Murguía *et al.* (2007) encontraron 97 especies en los parques naturales de Aralar y Aizkorri. No se dispone de una lista de especies saproxílicas como la elaborada por Alexander (2002) para el Reino Unido. Esta lista es esencial para comprender la magnitud de la biodiversidad que debe gestionarse, así como para tener una idea preliminar sobre el grado de amenaza de los distintos taxa. La redacción de dicha lista no entraña ninguna dificultad y debería ser un objetivo prioritario del colectivo interesado por los insectos saproxílicos ibéricos.

La ecología de las especies saproxílicas de interés (e.g., aquellas incluidas en listas de protección) es, en general, prácticamente desconocida. Existe información muy general sobre el efecto de la orientación de los troncos caídos sobre la composición de especies (Molino-Olmedo & Viejo Montesinos, 1999). La información es básicamente anecdótica y se carece de datos cuantitativos sobre la especificidad de hábitat, sobre la cantidad y calidad de la madera necesaria para mantener poblaciones viables, sobre el efecto de la fragmentación del hábitat o sobre las fuentes de amenaza (Proyecto Ciervo Volante, 1996). Se necesita dar un salto desde la historia natural a la autoecología en el estudio de las especies de este grupo funcional.

El papel de los saproxílicos en los ecosistemas terrestres mediterráneos, y los detalles de la sucesión degradativa de la madera en dichos ecosistemas, son igualmente desconocidos. Sólo existe información sobre la sucesión degradativa en pinos (Iglesias *et al.*, 1989). Ello impide valorar las consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas de la pérdida de diversidad de saproxílicos. Este hueco debería cubrirse para dar una base más sólida a todos los esfuerzos de conservación de saproxílicos.

Finalmente, los datos sobre los factores que influyen en la diversidad de insectos saproxílicos en los bosques mediterráneos son muy escasos o inexistentes. Molino-Olmedo (2000) proporciona la única información existente sobre similitud faunística entre tipos de bosques; existe cierta diferenciación entre los bosques de coníferas y los de quercíneas, pero no hay patrones claros de diferenciación entre estos últimos. Los pinares andaluces albergan especies con amplia distribución europea o mundial, ligadas a bosques de coníferas, pero en pinsapares y pinares de *P. nigra* existen elementos de carácter endémico (Molino-Olmedo,

2000). Dentro de los bosques de quercíneas, existen escarabajos poco extendidos en los encinares, formaciones de encinar-alcornocal, encinar-quejigar y en bosques de *Quercus canariensis* (Molino-Olmedo, 2000). La información sobre la cantidad de madera muerta, fragmentación, gestión y -muy importante- los regímenes de fuegos es nula. Mientras que en Escandinavia se ha prestado bastante atención a las especies de saproxílicos pirófilas (Wikars, 2001, 2002) en la Península Ibérica no existen datos sobre la relación entre el fuego y la diversidad de saproxílicos.

Un cambio significativo en este panorama pasa por el desarrollo de la ecología forestal en la Península Ibérica. Del mismo modo que los planteamientos de gestión de bosques están cambiando, también deberían hacerlo los de investigación. Las plagas seguirán siendo objeto prioritario de estudio por parte de los departamentos de entomología de muchas Facultades de Ingeniería Forestal. No obstante, el espectro de temas abordados debería ampliarse para incluir a los saproxílicos. Del mismo modo, en la entomología "no aplicada" es hora de añadir al tradicional enfoque taxonómico y faunístico otros métodos más cuantitativos y ecológicos. El futuro de la diversidad de los saproxílicos ibéricos depende, en buena medida, de ello.

#### Agradecimiento

Esta revisión se presentó originalmente en las 1ª Jornadas Técnicas sobre Árboles Viejos, Bosques Maduros y su Biodiversidad, Bertiz (Navarra) del 14 al 15 de octubre de 2005. Agradezco a Óscar Schwendtner y la Asociación Amigos de los Árboles Viejos su invitación a participar en dichas jornadas.

#### Referencias

- AHNLUND, H. & A. LINDHE 1992. Hotade vedinsekter i barrskogslandskapet - några synpunkter utifrån studier av sömländska brandfält, hållmarker och hyggen. *Entomologisk Tidskrift*, **113**: 13-23.
- ALEXANDER, K.N.A. 2002. *The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland: a provisional annotated checklist*. English Nature Research Reports 467. English Nature. Peterborough.
- ALEXANDER, K.N.A. 2004. *Revision of the index of ecological continuity as used for saproxylic beetles*. English Nature Research Reports 574. English Nature. Peterborough.
- ARAYA, K. 1993a. Relationship between the decay types of dead wood and occurrence of lucanid beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Applied Entomology and Zoology*, **28**: 27-33.
- ARAYA, K. 1993b. Chemical analyses of the dead wood eaten by the larvae of *Ceruchus lignarius* and *Prismognathus angularis* (Coleoptera: Lucanidae). *Applied Entomology and Zoology*, **28**: 353-358.
- ÅS, S. 1998. The importance of altered disturbance regimes for local and regional diversity of saproxylic beetles in the forest, pp. 26. *En L.* Gustafsson, J.-O. Weslien, C.H. Palmér & L. Sennerby-Forsse (eds.): *Biodiversity in managed forests: concepts and solutions, Sweden 1997*. Skog Forsk report n° 1. Falköping.
- BALDUF, W.V. 1935. *The bionomics of entomophagous Coleoptera*. John S. Swift Co. Nueva York.
- BALDUF, W.V. 1939. *The bionomics of entomophagous Coleoptera*, part II. John S. Swift Co. Nueva York.
- BARBALAT, S. 1995. Efficacité comparée de quelques méthodes de piégeage sur certains coléoptères et influence de l'anthophilie sur le résultat des captures. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles*, **118**: 39-52.
- BARBALAT, S. 1996. Influence de l'exploitation forestière sur trois familles de coléoptères liés au bois dans les Gorges de l'Areuse. *Revue Suisse de Zoologie*, **103**: 553-564.
- BERKOV, A. 2002. The impact of redefined species limits in *Palame* (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae: Acanthocinini) on assessments of host, seasonal, and stratum specificity. *Biological Journal of the Linnean Society*, **76**: 195-209.
- BERKOV, A. & G. TAVAKILIAN 1999. Host utilization of the Brazil nut family (Lecythidaceae) by sympatric wood-boring species of *Palame* (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae, Acanthocinini). *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**: 181-198.

- COMPTE SART, A. & M. CAMINERO BAGO 1982. Las comunidades de coleópteros xilófagos de las encinas de los alrededores de Madrid. *Graellsia*, **38**: 201-217.
- DOANE, R.W., E.C. VANDYKE, W.J. CHAMBERLIN & H.E. BURKE 1936. *Forest insects*. McGraw-Hill. Nueva York.
- EHNSTRÖM, B. & R. AXELSSON 2002. *Insektsnag i bark och ved*. ArtDatabanken, SLU. Uppsala.
- ESPAÑOL, F. 1965. Coleópteros xilófilos observados sobre *Pinus pinaster*, en la Sierra de Espadán (Castellón). *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, **8** (16): 110-114.
- ESPAÑOL, F. 1968. El algarrobo, huésped de una comunidad xilófila en los alrededores de Onda (Castellón). *Collectanea Botanica* (In memoriam Dr. P. Font Quer), **8**: 295-302.
- GROVE, S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 1-23.
- HAACK, R.A. & F. SLANSKY JR. 1985. Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera, pp. 449-486. En F. Slansky Jr. & J.E. Rodríguez (eds.): *Nutrition ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. Wiley-Interscience. Nueva York.
- HAMMOND, H.E.J. 1997. Arthropod biodiversity from *Populus* coarse woody material in North-central Alberta: a review of taxa and collection methods. *The Canadian Entomologist*, **129**: 1009-1033.
- HARMON, M.E., J.F. FRANKLIN, F.J. SWANSON, P. SOLLINS, S.V. GREGORY, J.D. LATTIN, N.H. ANDERSON, S.P. CLINE, N.G. AUMEN, J.R. SEDELL, G.W. LIENKAEMPER, K. CROMACK JR. & K.W. CUMMINS 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, **15**: 133-302.
- HOFFMANN, A. & D. HERING 2000. Wood-associated macroinvertebrate fauna in Central European streams. *International Review of Hydrobiology*, **85**: 25-48.
- HOWDEN, H.F. & G.B. VOGT 1951. Insect communities of standing dead pine (*Pinus virginiana* Mill.). *Annals of the Entomological Society of America*, **44**: 581-595.
- IGLESIAS, C., A. NOTARIO & J.R. BARAGAÑO 1989. Estudio de la secuencia temporal de coleópteros lignícolas en la colonización de tocones de pino. *Ecología*, **3**: 313-321.
- JONSELL, M. & G. NORDLANDER 1995. Field attraction of Coleoptera to odours of the wood-decaying polypores *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius*. *Annali Zoologici Fennici*, **32**: 391-402.
- JONSELL, M., J. WESLIEN & B. EHNSTRÖM 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, **7**: 749-764.
- JÖNSSON, N., M. MENDEZ & T. RANIUS 2004. Nutrient richness of wood mould in tree hollows with the Scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**: 79-82.
- KIRK, T.K. & E.B. COWLING 1984. Biological decomposition of solid wood, pp. 455-487. En R.M. Rowell (ed.): *The chemistry of solid wood*. American Chemical Society. Washington DC.
- KOMONEN, A. & J. KOUKI 2005. Occurrence and abundance of fungus-dwelling beetles (Ciidae) in boreal forests and clearcuts: habitat associations at two spatial scales. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28.2**: 137-147.
- LANGOR, D.W., J.R. SPENCE, H.E.J. HAMMOND, J. JACOBS & T.P. COBB 2006. Maintaining saproxylic insects in Canada's extensively managed boreal forests: a review, pp. 83-97. En S.J. Grove & J.L. Hanula (eds.): *Insect biodiversity and dead wood: proceedings of a symposium for the 22nd International Congress of Entomology*. Gen. Tech. Rep. SRS-93. Asheville, NC.
- MARTIKAINEN, P. 2003. Saproxylic beetles in boreal forests: temporal variability and representativeness of samples in beetle inventories, pp. 83-85. En F. Mason, G. Nardi & M. Tisato. (eds.): *Proceedings of the International Symposium "Dead wood: a key to biodiversity"*, Mantova, Mayo 29-31 2003. Sherwood 95, Suppl. 2.
- MARTÍNEZ DE MURGUÍA, L., J. LAPAZA, E. SALABERRIA, M. MÉNDEZ & F. MOLINO-OLMEDO 2004. Coleópteros saproxílicos (Insecta: Coleoptera) de un hayedo acidófilo en regeneración del norte peninsular. *Munibe*, **55**: 167-182.
- MARTÍNEZ DE MURGUÍA, L., A. CASTRO & F. MOLINO-OLMEDO 2007. Artrópodos saproxílicos forestales en los parques naturales de Aralar y Aizkorri (Guipúzcoa, España) (Araneae y Coleoptera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **41**: 237-250.
- MCCULLOUGH, D.G., R.A. WERNER & D. NEUMANN 1998. Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of North America. *Annual Review of Entomology*, **43**: 107-127.
- MEGGS, J.M. & S.A. MUNKS 2003. Distribution, habitat characteristics and conservation requirements of a forest-dependent threatened invertebrate *Lissoles latidens* (Coleoptera: Lucanidae). *Journal of Insect Conservation*, **7**: 137-152.
- MICÓ, E., M.A. MARCOS GARCÍA, M.A. ALONSO, C. PÉREZ-BAÑÓN, A. PADILLA & T. JOVER 2005. Un proyecto para la conservación de la entomofauna saproxílica en ecosistemas mediterráneos. *Cuadernos de Biodiversidad*, **17**: 10-20.
- MOLINO-OLMEDO, F. 2000. La importancia de los bosques en la conservación de los coleópteros saproxílicos en Andalucía (Sur de la Península Ibérica). *Elytron*, **14**: 69-82.
- MOLINO-OLMEDO, F. & J.L. VIEJO MONTESINOS 1999. Influencia de la orientación de la madera caída en la fauna de coleópteros saproxílicos subcorticales de Andalucía. *Suplemento ao Boletim da SPEN*, **6**: 479-485.
- MORETTI, M. & S. BARBALAT 2004. The effects of wildfires on wood-eating beetles in deciduous forests on the southern slope of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, **187**: 85-103.
- MÜLLER, J., H. BUBLER, H. BENSE, H. BRUSTEL, G. FLECHTNER, A. FOWLES, M. KAHLER, G. MÖLLER, H. MÜHLE, J. SCHMIDL & P. ZABRANSKY 2005. Urwald relict species - Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldoekologie online*, **2**: 106-113.
- NILSSON, S.G. & R. BARANOWSKI 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography*, **20**: 491-498.
- ØKLAND, B. 1995. *Diversity patterns of two insect groups within spruce forests of southern Norway*. Tesis doctoral. Agricultural University of Norway. Ås.
- ØKLAND, B. 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology*, **93**: 195-209.
- PALM, T. 1959. Die Holz- und Rinden-Käfer der süd- und mittelschwedischen Laubbäume. *Opuscula Entomologica* Suppl. 16.
- PROYECTO CIERVO VOLANTE 1996. Biología del Ciervo Volante: de lo poco conocido y lo mucho por conocer. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **15**: 19-23.
- RAUH, J., P. MARTIKAINEN & J. SIITONEN 1998. Biodiversity of managed versus unmanaged, old-growth beech forests in Southern Germany - a comparison using saproxylic beetles as indicators, pp. 62. En L. Gustafsson, J.O. Weslien, C.H. Palmér & L. Sennerby-Forsse (eds.): *Biodiversity in managed forests: concepts and solutions, Sweden 1997*. Skog Forsk report n° 1. Falköping.
- READ, H. 2000. *Veteran trees: a guide to good management*. English Nature. Peterborough.
- RECALDE, J.I. & A. SÁNCHEZ-RUIZ 2002. Elateridae (Coleoptera) forestales de Navarra (II). Recaptura de *Limoniciscus violaceus* (Müller, 1821) en la Península Ibérica, y comentarios sobre su distribución, biología y "status". *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **30**: 161-163.

- RECALDE IRURZUN, J.I. & A.F. SAN MARTÍN MORENO 2003. Coleópteros xilófagos asociados a ramas de *Quercus* muertas por la acción del bupréstido *Coraeus florentinus* (Herbst, 1801) en la Navarra media. *Heteropterus Revista de Entomología*, **3**: 43-50.
- SAMUELSSON, J., L. GUSTAFSSON & T. INGELÖG 1994. *Dying and dead trees: a review of their importance for biodiversity*. Swedish Threatened Species Unit. Uppsala.
- SANDSTRÖM, E. 2003. Dead wood: objectives, results and Life-projects in Swedish forestry, pp. 37-39. En F. Mason, G. Nardi & M. Tisato. (eds.): *Proceedings of the International Symposium Dead wood: a key to biodiversity*, Mantova (Italy), 29-31 Mayo 2003. Sherwood 94, Suppl. 2.
- SCHIEGG, K. 2000a. Effect of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Écoscience*, **7**: 290-298.
- SCHIEGG, K. 2000b. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography*, **23**: 579-587.
- SIITONEN, J. 1994. Decaying wood and saproxylic coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annali Zoologici Fennici*, **31**: 89-95.
- SIITONEN, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, **49**: 11-41.
- SIMILÄ, M., J. KOUKI & P. MARTIKAINEN 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, **174**: 365-381.
- SPEIGHT, M.C.D. 1989. *Saproxylic invertebrates and their conservation*. Nature and Environment Series 46. Council of Europe. Estrasburgo.
- SPEIGHT, M.C.D. & J.A. GOOD 2003. Development of eco-friendly forestry practices in Europe and the maintenance of saproxylic biodiversity, pp. 73-77. En F. Mason, G. Nardi & M. Tisato. (eds.): *Proceedings of the International Symposium Dead wood: a key to biodiversity*, Mantova (Italy), 29-31 May 2003. Sherwood 94, Suppl. 2.
- TRAVE, J., F. DURAN & J. GARRIGUE 1999. *Biodiversité, richesse spécifique, naturalité: l'exemple de la Reserve naturelle de La Massane*. Reserve Naturelle de La Massane, Travaux 50. Association des Amis de La Massane. Banyuls-sur-Mer.
- WARREN, M.S. & R.S. KEY 1991. Woodlands: past, present and potential for insects, pp. 155-211. En N.M. Collins & J.A. Thomas. (eds.): *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press. Londres.
- WERMELINGER, B., P. DUELLI & M.K. OBRIST 2003. Windthrow stimulates arthropod biodiversity in forests, pp. 79-82. En F. Mason, G. Nardi & M. Tisato. (eds.): *Proceedings of the International Symposium Dead wood: a key to biodiversity*, Mantova (Italy), 29-31 May 2003. Sherwood 94, Suppl. 2.
- WIKARS, L.-O. 1992. Skogsbränder och insekter. *Entomologisk Tidskrift*, **113**: 1-11.
- WIKARS, L.-O. 2001. The wood-decaying fungus *Daldinia loculata* (Xylariaceae) as an indicator of fire-dependent insects. *Ecological Bulletins*, **49**: 263-268.
- WIKARS, L.-O. 2002. Dependence on fire in wood-living insects: an experiment with burned and unburned spruce and birch logs. *Journal of Insect Conservation*, **6**: 1-12.
- WIKARS, L.-O. 2004. Habitat requirements of the pine wood-living beetle *Tragosoma depsarium* (Coleoptera: Cerambycidae) at log, stand, and landscape level. *Ecological Bulletins*, **51**: 287-294.
- YEE, M., Z.-Q. YUAN & C. MOHAMMED 2001. Not just waste wood: decaying logs as key habitats in Tasmania's wet sclerophyll *Eucalyptus obliqua* production forests: the ecology of large and small logs compared. *Tasforests*, **13**: 119-128.
- YEE, M., S.J. GROVE, A.M.M. RICHARDSON & C.L. MOHAMMED 2006. Brown rot in inner heartwood: why large logs support characteristic saproxylic beetle assemblages of conservation concern, pp. 42-56. En S.J. Grove & J.L. Hanula. (eds.): *Insect biodiversity and dead wood: proceedings of a symposium for the 22nd International Congress of Entomology*. Gen. Tech. Rep. SRS-93. Asheville, NC.
- YUS RAMOS, R. & P. COELLO GARCÍA 2008. Aproximación al conocimiento de la biología de *Teloclerus compressicornis* (Klug, 1842) (Coleoptera, Cleridae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **42**: 143-158.