Universidad de León

Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental
Área de Zoología

Respuesta de las comunidades de artrópodos a las perturbaciones y a los cambios en la estructura de la vegetación en ecosistemas de matorral de la Cordillera Cantábrica

Amonio David Cuesta Segura
León 2015

Respuesta de las comunidades de artrópodos a las perturbaciones y a los cambios en la estructura de la vegetación en ecosistemas de matorral de la Cordillera Cantábrica

Arthropod responses to environmental perturbations and changes in the structure of the vegetation in shrub ecosystems of the Cantabrian Mountains

Amonio David Cuesta Segura

Área de Zoología

Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental

Universidad de León

España

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología

Codirigida por:

Dr. José María Salgado Costas, Universidad de León, España.

Dra. Leonor Calvo Galván, Universidad de León, España.

Dra. Ángela Taboada Palomares, Universidad de León, España.

León 2015

A mis padres,
Nieves e Isidoro.

La realización de esta Tesis Doctoral ha sido posible gracias a una beca de investigación concedida por la Universidad de León y a financiación recibida de los proyectos de investigación REN2003-05432/GLO y LE039A05, subvencionados por el Ministerio de Educación y Ciencia y por la Junta de Castilla y León, respectivamente.

Todos los artrópodos han sido muestreados con los correspondientes permisos de captura concedidos por la Junta de Castilla y León.

Agradecimientos

Que todo aquel que haya contribuido de alguna manera al desarrollo de esta tesis, se sienta identificado con estas palabras:

Mil gracias, COPÓN.

Bueno, parece ser que he acabado unos días antes del límite de destrucción total de doctorandos (fijado oficialmente el 30 de noviembre de 2015) y voy a poder añadir estas líneas a los agradecimientos de emergencia. Espero que después de tantos años, mi facilidad para olvidar nombres de persona no me traicione. ¡Hasta el mío ha cambiado desde que empecé!

Desde siempre he sido un amante de la naturaleza, pero al empezar la carrera lo vi claro: los “bichos” me hacían sentir algo especial. No sabía por aquel entonces si iba a seguir con el doctorado o no, pero tenía claro que, de hacerlo, los artrópodos debían estar presentes. Por ese motivo, repetí a propósito la asignatura de “Zoología de Artrópodos”: no podía presentarme ante Salgado con la intención de hacer una tesis si tenía una nota baja.

Gracias a todos aquellos profesores que me han transmitido su pasión por los diferentes aspectos de la biología. Otros muchos, no lo han hecho.

Muchísimas gracias a mis directores Salgado, Leonor y Ángela, por aceptarme como doctorando y darme la oportunidad de aprender en lo que más me gusta. Duros han sido todos estos años de trabajo y amplias nuestras diferencias de pensamiento. Sin embargo, también ha sido mucho lo que he aprendido a lo largo de este tiempo. Me ha costado mucho ponerme con ello después de aparcarlo unos cuantos años, pero gracias a vuestro apoyo y a las rápidas y efectivas correcciones ha sido posible finalizarla con éxito. Gracias de nuevo.

Quiero destacar también la inestimable colaboración de Manuel Baena, que me ayudó en la distancia a iniciarme en la identificación de los heterópteros. Sin él, parte de esta tesis no hubiera sido posible. ¡Muchísimas gracias Manolo! Tampoco puedo olvidarme a Vicente Ortuño y su valiosísima ayuda con varios asuntos referidos a carábidos. Agradecer a Xavier Espadaler su apoyo y gran insistencia en que terminase esta tesis.

Quiero agradecer a Reyes la ayuda, que durante unos meses me permitió sobrevivir. A la Universidad de León por la oportunidad de tener una beca, sin la cual este trabajo no hubiera sido posible. Y a la Junta de Castilla y León por la concesión de los permisos de captura y otras actividades relacionadas con el proyecto.

Al Área de Zoología, que durante los años de beca fue mi primera casa. A sus habitantes, en especial Salgado y Ángela, por acogerme. A Miguel y Modesto, que tantas veces han tenido que aguantarme pidiendo botes, alcohol, fotocopias, etc. A todos los becarios (lo dejo así, que me da miedo dejarme a alguien) que compartieron conmigo despachos, alegrías, penas y encuentros a horas intempestivas, muchísimas gracias por todo. Y quiero hacer especial mención a los compañeros, que durante esta semana, están como yo en la recta final: Sergio, Nico, Octavio, Víctor y Félix. ¡Ánimo, copón!

A pesar de ser de “Zoología”, siempre me han acogido en el Área de Ecología y quiero recordar a Leo, Reyes, Tanis, Luz, Elena, Susana y a todas las personas (becarios, laborales, colaboradores, etc.) que han participado en los proyectos de “callunares”, por los días de campo compartidos y por los muchos en los que yo no he estado, pero ellos sí. Gracias a todas las personas de esta área por su apoyo.

En mi reciente regreso a León, pude conocer y compartir despacho con la nueva oleada de becarios: Javi, Paula y Víctor. Y también integrarme en un grupo de “comedores de *tupper*” que me hizo vivir la vida universitaria que no disfruté

en su momento, con las escapadas al río por la tarde, las fiestas de cumpleaños y esas cosillas. No sé si eso tuvo algo que ver con que no me concentrase mucho...

Durante mi estancia en Inglaterra, Anita Diaz me acogió con los brazos abiertos y me sentí muy a gusto trabajando con ella. Otro loco de los “bichos” y laboral de aquel departamento a quien quiero recordar es Damian Evans. También recuerdo a Antonio y a otros muchos compañeros de despacho. Y siempre que pienso en aquellos días, no puedo dejar de recordar la horrible familia con la que pasé el primer mes y medio, y lo bien que hice en cambiarme de casa y conocer a Rafael y Audun, dos Erasmus con los que hice buenas migas y que hicieron que, finalmente, me diera pena marchar.

También quiero agradecer su apoyo a Clara, Alba y Marian, por soportarme en diferentes momentos desde que empecé esta tesis.

A mis padres, gracias por la educación que me habéis ofrecido y por darme la oportunidad de elegir. Y por supuesto, por dejar que os parasite la casa de nuevo. Aunque estoy muy feliz con ellos, espero poder irme pronto. A mis hermanos: Iván, Sara y María, por su apoyo. Y por supuesto a mi súper sobrina Jimena, porque ser el tío “turreta” no tiene precio.

Y por último, a todos mis amigos. Vosotros ya sabéis quienes sois. Tengo una suerte enorme de contar con gente que me aprecia de verdad, repartida por muchas partes de España y del mundo. Sin duda, todos se alegrarán de que este proyecto infinito llegue a su fin.

Espero no haberme olvidado a nadie y si lo he hecho, espero que sepa perdonarme.

De nuevo, muchísimas gracias a todo aquel que haya contribuido de alguna manera al desarrollo de esta tesis:

¡Gracias!

NH4

Índice

Capítulo 1. Introducción general.....	15
1.1. Brezales: concepto y conservación.....	17
1.2. Origen, desarrollo y clasificación de los brezales europeos	18
1.3. Características y distribución de los brezales dominados por <i>Calluna vulgaris</i>	19
1.4. Usos tradicionales	23
1.5. Diversidad en los brezales de <i>Calluna vulgaris</i>	25
1.6. Amenazas para los brezales de <i>Calluna vulgaris</i>	26
1.7. Objetivos.....	31
1.8. BIBLIOGRAFÍA.....	32
 Capítulo 2. Caracterización de los artrópodos y de la vegetación de los brezales de <i>Calluna vulgaris</i> de la Cordillera Cantábrica	 41
2.1. RESUMEN.....	43
2.2. INTRODUCCIÓN.....	43
2.3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	45
2.3.1. Área de estudio	45
2.3.2. Métodos de muestreo	48
2.3.2.1. Trampas de caída	48
2.3.2.2. Vareo de la vegetación.....	50
2.3.2.3. Vegetación	50
2.3.3. Análisis de datos	51
2.4. RESULTADOS.....	52
2.4.1. Trampas de caída	52
2.4.2. Vareo de la vegetación.....	55
2.4.3. Vegetación	57
2.4.4. Análisis multivariantes.....	59
2.5. DISCUSIÓN.....	60
2.6. BIBLIOGRAFÍA.....	66

Capítulo 3. Estudio preliminar de la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) y la estructura de la comunidad vegetal en brezales dominados por *Calluna vulgaris* en el noroeste de España 71

3.1. RESUMEN.....	73
3.2. INTRODUCCIÓN.....	73
3.3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	75
3.3.1. Área de estudio	75
3.3.2. Métodos de muestreo	76
3.3.3. Análisis de datos	76
3.4. RESULTADOS.....	78
3.5. DISCUSIÓN.....	84
3.6. BIBLIOGRAFÍA.....	86

Capítulo 4. Comunidades de crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) y heterópteros (Hemiptera: Heteroptera) de los brezales dominados por *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica 91

4.1. RESUMEN.....	93
4.2. INTRODUCCIÓN.....	93
4.3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	95
4.3.1. Área de estudio	95
4.3.2. Métodos de muestreo	96
4.3.3. Análisis de datos	97
4.4. RESULTADOS.....	98
4.4.1. Crisomélidos	98
4.4.2. Heterópteros	100
4.4.3. Vegetación	105
4.5. DISCUSIÓN.....	106
4.5.1. Crisomélidos	106
4.5.2. Heterópteros	108
4.6. BIBLIOGRAFÍA.....	110

Capítulo 5. Efectos a corto y medio plazo de la fertilización experimental con nitrógeno en los artrópodos asociados a brezales de <i>Calluna vulgaris</i> en el noroeste de España	115
5.1. RESUMEN.....	117
5.2. INTRODUCCIÓN.....	117
5.3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	119
5.3.1. Área de estudio	119
5.3.2. Métodos de muestreo	119
5.3.3. Análisis de datos	120
5.4. RESULTADOS.....	120
5.4.1. Carábidos.....	120
5.4.2. Crisomélidos	122
5.4.3. Heterópteros	123
5.4.4. Vegetación	123
5.4.5. Análisis multivariantes.....	123
5.5. DISCUSIÓN.....	127
5.5.1. Respuestas a nivel trófico	127
5.5.2. Respuestas a nivel de especie	128
5.6. BIBLIOGRAFÍA.....	129
 Capítulo 6. Discusión general	 133
6.1. DISCUSIÓN GENERAL	135
6.2. BIBLIOGRAFÍA.....	142
 Capítulo 7. Conclusiones.....	 149

1

Capítulo 1. Introducción general

1.1. Brezales: concepto y conservación

Los brezales europeos son comunidades vegetales arbustivas, normalmente de porte bajo, donde la planta o plantas dominantes son arbustos esclerófilos perennes, generalmente ericáceas (familia Ericaceae) de los géneros *Calluna* y *Erica* (Fig. 1.1), que se desarrollan en suelos pobres en nutrientes (Gimingham 1961, Alonso 2004, Fagúndez 2013). Estos hábitats son considerados paisajes semi-naturales o antrópicos, es decir, mantenidos a lo largo del tiempo por la actividad humana (Usher 1992, Fagúndez 2013), y por ello se consideran uno de los paisajes culturales y tradicionales más antiguos de Europa, con un amplio reconocimiento de sus valores naturales y culturales (Webb 1998, Alonso *et al.* 2001, Wessel *et al.* 2004, Fagúndez 2013, Morán-Ordóñez *et al.* 2013). Pero, como veremos más adelante, la paulatina desaparición de la gestión tradicional en estos brezales, debido a presiones socio-económicas, a cambios agrícolas y ganaderos (Webb 1998), y la aparición de nuevas amenazas, como, por ejemplo, el aumento de la deposición de nitrógeno atmosférico (Aerts y Heil 1993, Pitcairn *et al.* 1995), han tenido como consecuencia una reducción de la superficie ocupada por los mismos (Webb 1998, de Blust 2007). Por todo ello, la mayoría de los brezales europeos son considerados desde el punto de vista de la conservación como hábitats prioritarios por la Directiva de la Unión Europea para la conservación de los hábitats naturales y de la flora y fauna salvajes (Directiva Hábitat 97/62/CE, adaptación de la Directiva Hábitat 92/43/CEE; European Commission 1992) y están incluidos dentro de alguna figura de protección ambiental como Reservas Naturales, Parques Nacionales o formando parte de la Red Europea Natura 2000 (Gimingham 1985, Aerts y Heil 1993, Alonso 2004, Escudero *et al.* 2008). Estos valores naturales y culturales y su consideración como hábitats prioritarios, han condicionado que en las últimas décadas los brezales europeos hayan sido el objeto principal de multitud de estudios científicos (Fagúndez 2013), incluida esta Memoria de Tesis Doctoral.

Figura 1.1. Tres tipos de brezales dominados por *Calluna vulgaris* (a), *Erica australis* (b) y *Erica tetralix* (c).

1.2. Origen, desarrollo y clasificación de los brezales europeos

Las especies de ericáceas típicas de los brezales (es decir, especies de los géneros *Calluna* y *Erica*) experimentaron a finales del Terciario y durante el Pleistoceno episodios de expansión y regresión a lo largo del norte de Europa, de forma paralela a los cambios climáticos, dominando en los periodos intermedios entre la expansión de los bosques (fase caliente y húmeda) y la de los pastizales crioxéricos (fase fría y seca) (Daniau *et al.* 2010, Fagúndez 2013). Al finalizar el último periodo glacial, hace unos 10.000 años, la extensión de los brezales se redujo debido a la expansión de los bosques caducifolios (Fagúndez 2013). Pero, hace unos 5000 años, la especie humana empezó un proceso generalizado de deforestación y posterior uso de la tierra (por ejemplo, para pastos y combustible), lo que propició de nuevo el desarrollo de los brezales (Gimingham 1972, Ghadwick 1982, Webb 1998, Fagúndez 2013). Este restablecimiento, se vio favorecido por el fuerte proceso de lixiviado tras la desaparición de los bosques, el cual generó una acidificación y un empobrecimiento del suelo, que favoreció a los brezales (Fagúndez 2013), tal y como atestiguan los registros polínicos de la época (Karg 2008, Carrión *et al.* 2010). Si bien, hasta ese momento, no se consideraba a los humanos responsables de los grandes cambios en la extensión de los brezales (Daniau *et al.* 2010), a partir de entonces son las actividades humanas las que ejercen un papel fundamental en el mantenimiento y la conservación de este tipo de hábitats en Europa, a través de una variedad de usos tradicionales que se mantuvieron durante varios miles de años (Gimingham 1972, Aerts y Heil 1993, Webb 1998, Fagúndez 2013, García *et al.* 2013). Sin embargo, a partir del S. XVIII y, especialmente desde mediados del siglo pasado, la gestión tradicional de estos ecosistemas disminuyó drásticamente (Webb 1998, Fagúndez 2013, García *et al.* 2013), teniendo como resultado una considerable reducción y fragmentación de la superficie ocupada por los brezales en Europa (Webb y Haskins 1980, Webb 1990, 1998, Marrs 1993, Fagúndez 2013), que en algunas regiones llega a ser hasta del 90% (Symes y Day 2003, Sundseth 2005, de Blust 2007).

La diversidad y clasificación de las comunidades de brezal en Europa se ha llevado a cabo teniendo en cuenta una gran variedad de factores como son: la fitosociología (*Ericetalia tetralicis*, *Calluno-Ulicetalia*, etc.), las especies de plantas dominantes y la composición florística (*Calluna*, *Erica*, *Rhododendron*, *Vaccinium*, etc.), la altitud (brezales de tierras bajas, de tierras altas y alpinos), la latitud (brezales del norte y del sur), la topografía y el nivel freático (brezales secos y húmedos), las condiciones edáficas (suelos ácidos y básicos), las condiciones climáticas (brezales mediterráneos, oceánicos y continentales), y la etapa de sucesión (brezales sucesionales y climáticos), entre otros (Gimingham 1960, 1961, 1972, Fagúndez 2013).

La Península Ibérica cuenta con una diversidad de ericáceas mayor que el resto de Europa (Izco *et al.* 2006), existiendo un mayor número de tipos de brezal y teniendo estos una mayor diversidad florística (Webb 1998, Izco *et al.* 2006).

1.3. Características y distribución de los brezales dominados por *Calluna vulgaris*

La brechina, *Calluna vulgaris*, es una especie esclerófita perenne que crece en suelos pobres en nutrientes, con pH ácido y que se considera calcífuga (Gimingham 1960). Tiene un amplio rango ecológico que hace que su distribución europea sea extensa (Fig. 1.2), aunque su óptimo ecológico se reduce a la zona central de su distribución (Fig. 1.3) (Gimingham 1960). A pesar de que *Calluna vulgaris* forma parte de muchas comunidades vegetales (Gimingham 1960, Villar 2003), los brezales dominados por *Calluna vulgaris* ('*Calluna heathlands*') tienen una distribución mucho menor (Fig. 1.3), estando restringidos a una banda atlántica que va desde Noruega hasta Portugal, incluyendo las islas Británicas (Gimingham 1972), siendo en muchas de estas zonas el tipo de brezal dominante.

Figura 1.2. Distribución mundial de *Calluna vulgaris* según los 284.513 registros de la base de datos del Global Biodiversity Information Facility (2015).

En la Península Ibérica, la especie *Calluna vulgaris* está distribuida por toda su geografía y presente en muchos de los brezales ibéricos (Villar 2003, Izco *et al.* 2006); sin embargo, aquellos en los que *Calluna vulgaris* es dominante están restringidos a los sistemas montañosos del norte y representan la distribución más meridional de este tipo de hábitat (Loidi *et al.* 2010, Fagúndez 2013) y un sistema socio-cultural diferente respecto a otros brezales europeos (Morán-Ordóñez *et al.* 2013). En la Cordillera Cantábrica las áreas de brezal dominado por *Calluna vulgaris* son escasas y dispersas (Calvo *et al.* 2002), pero albergan una elevada biodiversidad y proporcionan multitud de servicios ecosistémicos (Morán-Ordóñez *et al.* 2013).

Figura 1.3. Distribución de los brezales dominados por *Calluna vulgaris* en Europa según Kvamme *et al.* (2004). La línea muestra aproximadamente la zona de óptimo ecológico para *Calluna vulgaris* según Gimingham (1961).

Para este tipo de brezal a lo largo de toda la Europa atlántica, es bastante común que existan áreas más o menos grandes con plantas de la misma edad, como resultado de la gestión cíclica (principalmente con fuego) ejercida sobre las mismas, por lo que la edad de las plantas generalmente se ve limitada a 25 ó 30 años, aunque existen registros de plantas de hasta 58 años en zonas alpinas de Noruega (Gimingham 1960). Fue Watt (1955) quien clasificó y nombró

las cuatro fases de desarrollo de *Calluna vulgaris* como: pionera, de crecimiento, madura y degenerativa. Esta clasificación es ampliamente utilizada, ya que cada una de las fases está caracterizada por unas condiciones de microhábitat particulares que influyen en el desarrollo del resto de flora y fauna (Delany 1953, Barclay-Estrup y Gimingham 1969, Barclay-Estrup 1970, 1971, Gimingham 1985). Las características de las cuatro fases de desarrollo de *Calluna vulgaris* (Watt 1955, Gimingham 1960, 1972) son las siguientes:

a) La fase inicial o pionera (Fig. 1.4a) es el periodo de establecimiento de *Calluna vulgaris* en el caso de germinación, o de primer crecimiento en el caso de rebrote vegetativo. Comprende plantas jóvenes de entre 3-10 años, sólo existen tallos verdes y contribuyen al 10% de la cobertura. Las plantas tienen 10-30 cm de altura y pueden florecer después del primer invierno, aunque la floración es escasa. Existe una alta proporción de briófitos y otras plantas vasculares diferentes a *Calluna vulgaris*. Su biomasa es baja, pero la producción de tallos es alta en relación a esa biomasa. El microclima se caracteriza por una alta iluminación a nivel de suelo, altas temperaturas por el día debido a la insolación y bajas temperaturas por la noche y en invierno, máximo movimiento del aire y retención del agua de lluvia mínima. En esta fase, *Calluna vulgaris* tiene una influencia mínima sobre el resto de la vegetación.

Figura 1.4. Las cuatro fases de desarrollo de *Calluna vulgaris*: fase pionera (a), fase de crecimiento (b), fase madura (c) y fase degenerativa (d).

b) La fase de crecimiento (Fig. 1.4b) comprende plantas de entre 7-15 años, existe una cobertura del 90%, la parte aérea es densa y cerrada y la floración es vigorosa. La presencia del resto de especies de plantas y la cobertura de briófitos y líquenes en el sustrato es mínima. Las plantas de *Calluna vulgaris* alcanzan entre 30 y 60 cm de altura. La biomasa de *Calluna vulgaris* va aumentando progresivamente y la producción neta de tallos verdes es máxima. El microclima está caracterizado por una iluminación a nivel de suelo muy baja, no superando el 2%, la temperatura generalmente más baja durante el día que en otras fases, pero más alta durante la noche y más suave durante el invierno, movimiento del aire inexistente, y retención de la precipitación al máximo. En esta fase, *Calluna vulgaris* ejerce el mayor efecto sobre el ambiente, excluyendo a la mayoría de las especies de plantas.

c) La fase madura (Fig. 1.4c) incluye plantas de entre 12-28 años que contribuyen al 75% de la cobertura. Las ramas centrales se separan, dejando penetrar la luz hasta el sustrato y estableciéndose de nuevo otras especies de plantas, y principalmente briófitos. La biomasa de *Calluna vulgaris* es máxima, pero la producción neta de tallos jóvenes disminuye ligeramente. Los nuevos tallos están más agrupados y presentan un color más apagado. La floración es abundante, aunque menor que en la fase de crecimiento. La iluminación a nivel del suelo aumenta hasta el 20%, las temperaturas aumentan algo de día y disminuyen algo de noche, pero todavía no llegan a ser extremas, el movimiento del aire está restringido y la captación de lluvia sigue siendo alta. La influencia de la planta dominante empieza a decaer un poco y las condiciones son más favorables para otras especies de plantas que vuelven a establecerse.

d) La fase degenerativa (Fig. 1.4d) se caracteriza por presentar plantas de edad superior al rango comprendido entre 16-29 años, que contribuyen únicamente al 40% de la cobertura. Algunas de las otras especies de plantas son más abundantes y los briófitos están en su máximo. La biomasa de *Calluna vulgaris* todavía es alta, las ramas centrales mueren dejando huecos cada vez más grandes y las ramas periféricas se encuentran más o menos horizontales pudiendo enraizar de forma adventicia. La producción de tallos jóvenes está al mínimo aunque el crecimiento puede continuar activo sobre todo en un anillo periférico. El microclima vuelve a ser extremo con una iluminación a nivel de la superficie del suelo del 57%, una amplitud térmica igual de extrema que en la fase pionera, aunque con una temperatura del suelo a menudo más alta, mayor movimiento del aire y una captación del agua de lluvia reducida. *Calluna vulgaris* deja de ser dominante y las condiciones son mucho más favorables para las plantas asociadas, especialmente las herbáceas. Puede darse el establecimiento por germinación de nueva *Calluna vulgaris*, lo que puede reiniciar el ciclo.

La permanencia y la expansión de los brezales de *Calluna vulgaris* se deben a la altísima producción de semillas de tamaño muy pequeño (hasta un millón por metro cuadrado y año), con un alto porcentaje de germinación y que pueden llegar a dispersarse varios cientos de metros mediante anemocoria (Gimingham 1960). En condiciones favorables, las semillas pueden

germinar en un par de semanas, y en condiciones desfavorables pueden resistir en sus bancos de semillas permanentes durante bastantes años (Gimingham 1960). Las labores tradicionales que implican la eliminación de la cobertura vegetal, como por ejemplo la quema, favorecen el establecimiento de nuevas plantas de *Calluna vulgaris* por germinación (Gimingham 1972, Calvo *et al.* 2002), ya que ésta se ve favorecida por el incremento en la disponibilidad de luz y por los choques térmicos durante periodos cortos de tiempo, es decir, por las condiciones de un incendio (Gimingham 1960). *Calluna vulgaris* también es capaz de rebrotar cuando las plantas son jóvenes (Mohamed y Gimingham 1970, Berdowski y Siepel 1988) y de reproducirse vegetativamente al generar raíces adventicias, aunque no es lo habitual (Gimingham 1972).

Las ericáceas, *Calluna vulgaris* entre ellas, son capaces de asentarse sobre suelos pobres en nutrientes, siendo competidores superiores a otras plantas gracias a la relación mutualista con micorrizas “ericoides” que les proporcionan los elementos limitantes en el ecosistema (Read 1996, Strandberg y Johansson 1999, Honrubia 2009). Sin embargo, el mantenimiento de los brezales de *Calluna vulgaris* requiere de la aplicación periódica de prácticas de gestión que preserven los niveles bajos de nutrientes del suelo en el ecosistema (Härdtle *et al.* 2006), e impidan el envejecimiento de las plantas de *Calluna vulgaris* y la posterior invasión de especies herbáceas y arbóreas que acaben sustituyendo al ecosistema de brezal (Webb 1998, Fagúndez 2013)

1.4. Usos tradicionales

Las prácticas tradicionales llevadas a cabo en los brezales europeos varían según las áreas y países (Webb 1998, Izco *et al.* 2006, García *et al.* 2013): en general, estos brezales eran pastados por ganado (ovejas, vacas, cabras o caballos) de forma extensiva, con o sin la vigilancia de un pastor. El fuego se utilizaba periódicamente (Fig. 1.5) con el fin de rejuvenecer el brezal y aumentar su calidad como alimento. El tamaño de las zonas quemadas es muy variable según los países, quemando pequeños parches de entre 0,2-0,4 ha o zonas mayores de forma cíclica. En algunas zonas en Europa, en estos brezales, la vegetación se cortaba cada pocos años para conseguir forraje para las cuadras del ganado en invierno. Así mismo, en áreas más húmedas, se extraía turba en pequeños tacos para posteriormente utilizarla bien como combustible (Fig. 1.6), o bien como secante mezclándola con los excrementos del ganado, para posteriormente usar, tanto la ceniza como esta mezcla, como abono en las tierras de cultivo. Los cultivos podían realizarse de forma permanente en suelos más ricos, o directamente en el brezal quemando una pequeña área que se cultivaba sólo unos pocos años. Además, las ramas finas de *Calluna vulgaris* eran utilizadas para la cama del ganado, techar edificios o fabricar utensilios, como por ejemplo escobas, y las ramas más gruesas se usaban como leña o para fabricar utensilios.

En muchas zonas, *Calluna vulgaris* era considerada como un cultivo más, que, mediante una rotación de unos 15 años, era quemado regularmente para mantener una alta producción de

Figura 1.5. Gestión tradicional en los brezales europeos mediante el uso del fuego (Kvamme *et al.* 2004).

tallos jóvenes, que resultaban más nutritivos y palatables para el ganado (Watt 1955).

En los brezales de la Cordillera Cantábrica los usos tradicionales incluyeron la quema, la corta y el pastoreo, pero con la particularidad de que los puertos de montaña donde se localizan estas formaciones vegetales, eran usados como pastos de verano para rebaños de ovejas merinas trashumantes (Marcos *et al.* 2003, Morán-Ordóñez *et al.* 2013), utilizando la corta y la quema de forma regular para proveer pasto para estos rebaños (Calvo *et al.* 2002). Las políticas agro-ganaderas de las últimas décadas, han favorecido la reducción del número de cabezas de ganado (desde casi medio millón en 1832 a tan sólo 10.000 en el año 2000), y su sustitución por vacas y caballos basada en subsidios (Calvo *et al.* 2005). La gestión tradicional fue disminuyendo de forma paralela y hoy en día estos brezales de *Calluna vulgaris* se encuentran en una fase madura-degenerativa con más de 50 años sin registro de quema.

Todas estas prácticas tradicionales favorecieron la eliminación de nutrientes en los suelos de los brezales de *Calluna vulgaris* y frenaron la sucesión hacia otros tipos de ecosistemas como pastizales, matorrales o bosques (Webb 1998, Moen *et al.* 2006). Además, el uso extensivo y de baja intensidad de estos brezales, produjo una vegetación diversa, tanto en estructura como en composición, que a su vez generó un amplio rango de hábitats y mantuvo la característica biodiversidad de los brezales de *Calluna vulgaris* (Webb 1998).

Figura 1.6. Proceso de extracción de turba como uso tradicional llevado a cabo en los brezales europeos (fotografías tomadas en el centro de interpretación del Parque Nacional “De Groote Peel”, Países Bajos).

1.5. Diversidad en los brezales de *Calluna vulgaris*

Los brezales dominados por *Calluna vulgaris* tienen una flora y fauna característica y variada, con muchas especies propias, destacando especialmente por su alta riqueza en plantas, aves e invertebrados (Friedlander 1960, Ghadwick 1982, Webb 1986, Kirby 1992, Usher 1992, Usher y Thompson 1993, Thompson *et al.* 1995, Symes y Day 2003, de Bello *et al.* 2010). La especie dominante, *Calluna vulgaris*, crea una capa de vegetación que protege del viento y de las condiciones extremas de temperatura y humedad al resto de las plantas y animales que componen el ecosistema. Friedlander (1960) sugiere que la especie dominante en estos sistemas cumple un papel similar al de los árboles de un bosque.

La inusual diversidad de insectos de los brezales de *Calluna vulgaris* (Kirby 1992, Usher 1992) depende, además, de las prácticas de gestión tradicional que contribuyen a la creación de un mosaico de comunidades formadas por plantas en diferente fase de crecimiento, que llevan asociadas comunidades específicas de insectos (Miller 1975, Gimingham 1985, Gardner 1991). Estas parcelas de *Calluna vulgaris* de diferente edad y estructura, maximizan la diversidad de

varios grupos de artrópodos, entre ellos la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) (Usher 1992, Usher y Thompson 1993, Gardner *et al.* 1997) y de heterópteros (Hemiptera: Heteroptera) (Webb *et al.* 1984, Usher y Jefferson 1991, Usher 1992, Webb 1994).

Además, alrededor de unas cuarenta especies de insectos fitófagos dependen de las plantas de *Calluna vulgaris* como alimento, incluyendo especies de los órdenes Coleoptera, Hemiptera (tanto homópteros como heterópteros), Lepidoptera y Thysanoptera (Gimingham 1960, Webb 1986, 1989a). De todas ellas, destaca, por su importancia en la dinámica de estos brezales el escarabajo de la brecina, *Lochmaea suturalis* (Thomson, 1866) (Coleoptera: Chrysomelidae) ('*heather beetle*') (Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015). Las explosiones demográficas de esta especie de crisomélido son frecuentes y, de forma periódica, sus larvas pueden llegar a causar episodios de defoliación severa que conducen a la sustitución de las comunidades de brezal por las de pastizal (Diemont y Heil 1984, Berdowski y Zeilinga 1987).

No obstante, son necesarias investigaciones base para conocer no sólo las especies de insectos abundantes, sino también las raras, que habitan los brezales de *Calluna vulgaris*, para lo que se necesitan especialistas en los diferentes grupos taxonómicos (Symes y Day 2003). La mayoría de los brezales europeos cuentan con una comunidad de especies de carábidos (Webb 1986, Gardner 1991, Usher 1992, Van Essen 1994, Gardner *et al.* 1997), crisomélidos (Webb 1989a, Berdowski 1993) y heterópteros (Webb 1989a, 1990, 1994, Usher y Jefferson 1991) características. Pero, tanto el estudio del estado de conservación, como el seguimiento de la respuesta a las perturbaciones de los brezales de *Calluna vulgaris* requieren determinar qué especies de insectos son importantes a nivel local, ya que pueden variar geográficamente o entre tipos de brezal (Symes y Day 2003).

En la Cordillera Cantábrica (noroeste de España), no existen trabajos de investigación previos a esta Tesis Doctoral sobre la fauna de artrópodos característica de los brezales dominados por *Calluna vulgaris*, por lo que se desconoce la situación actual de sus poblaciones, y, en particular, de las poblaciones de la especie defoliadora de *Calluna vulgaris* más importante, *Lochmaea suturalis*. Desconocemos, además, la capacidad de respuesta de la fauna de artrópodos de estos brezales de *Calluna vulgaris* frente a las perturbaciones ambientales y a los cambios en el uso del suelo que se están produciendo en las últimas décadas (Morán-Ordóñez *et al.* 2013), y especialmente frente al incremento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico debidas a la contaminación (Calvo *et al.* 2007).

1.6. Amenazas para los brezales de *Calluna vulgaris*

Como se vio anteriormente, las prácticas tradicionales retrasan la sucesión de los brezales de *Calluna vulgaris*, al favorecer la eliminación de nutrientes en el suelo (Webb 1998, Moen *et al.* 2006). Pero estas prácticas se han reducido enormemente debido a presiones socio-económicas

y a cambios agrícolas y ganaderos (Webb 1998). Así, por ejemplo, el uso de fertilizantes artificiales ha condicionado que muchas zonas de brezal se conviertan en tierras de cultivo (Aerts y Heil 1993, Diemont *et al.* 2013). Esta disminución en la superficie ocupada por los brezales de *Calluna vulgaris*, puede llegar a ser muy considerable (Symes y Day 2003, Sundseth 2005, de Blust 2007) y, además este problema se une al incremento de la fragmentación, que provoca efectos muy significativos en la estructura y en la biodiversidad que alberga (Webb 1989b, Littlewood *et al.* 2009, Jones *et al.* 2011).

En los últimos años, las actividades humanas están propiciando un nuevo escenario de cambio global y, con él, la aparición de nuevas amenazas que afectan a los brezales europeos de *Calluna vulgaris* (Fagúndez 2013, García *et al.* 2013), como por ejemplo el incremento de la deposición de nitrógeno atmosférico (Aerts y Heil 1993, Alonso y Hartley 1998, Power *et al.* 1998a, Caporn *et al.* 2000, Bobbink *et al.* 2002, Barker *et al.* 2004).

La eutrofización de los ecosistemas puede ser el resultado del exceso de las deposiciones de nitrógeno atmosférico procedente de emisiones atmosféricas (NO_x y NH_x) debido a la contaminación (por ejemplo, quema de combustibles fósiles y producción de alimentos), y conlleva una pérdida de diversidad importante en las comunidades vegetales en un amplio rango de hábitats (Jones *et al.* 2004, Stevens *et al.* 2004, Emmett 2007). El concepto de carga crítica se define como la cantidad de nitrógeno por encima de la cual se producen cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Lorenz y Granke 2009, Jones *et al.* 2011). En las últimas décadas, los niveles críticos de nitrógeno de los ecosistemas se han superado en buena parte de Europa (Fig. 1.7), debido principalmente a las emisiones de compuestos de nitrógeno procedentes de los desechos animales y de los fertilizantes utilizados en la agricultura (Jones *et al.* 2011).

Las zonas alpinas y regiones con altitud elevada reciben mayores cargas de nitrógeno atmosférico debido a la mayor frecuencia de lluvias y a la presencia de nubes de contaminación (Fowler *et al.* 1988).

Los cambios producidos por las deposiciones de nitrógeno atmosférico son más acusados en sistemas pobres en nitrógeno (Sala *et al.* 2010), como es el caso de los brezales dominados por *Calluna vulgaris*, ya que sus especies dejarán de ser competitivas frente a aquellas adaptadas a una mayor disponibilidad de nitrógeno (Aerts 1990, Tilman y Wedin 1991), sustituyéndose el brezal por especies menos palatables como *Deschampsia flexuosa*, *Molinia caerulea*, *Nardus stricta* y *Pteridium aquilinum* (Heil y Bobbink 1993, Bardgett *et al.* 1995, Friedrich *et al.* 2011).

La entrada de nitrógeno en el sistema como consecuencia de las deposiciones de nitrógeno atmosférico, genera un proceso complejo de retroalimentación (Fig. 1.8) (Aerts y Heil 1993, Bobbink *et al.* 1998). Un aumento de la disponibilidad de nitrógeno en los brezales de *Calluna vulgaris* provoca: a) cambios en el ciclo de nutrientes (Heil y Aerts 1993, Bobbink *et al.* 1998),

Figura 1.7. Áreas en Europa donde los ecosistemas están expuestos a entradas de nitrógeno atmosférico ($\text{NO}_3\text{-N} + \text{NH}_4\text{-N}$) que son mayores que la carga crítica para los ecosistemas más sensibles en cada cuadrícula de 50 x 50 km (European Environment Agency 2007).

b) aumento de la productividad y la biomasa (Krupa 2003), c) mayor crecimiento de brotes y producción de flores (Bobbink *et al.* 1998, Carroll *et al.* 1999, Adams 2003, Britton *et al.* 2003, Power *et al.* 2004, Calvo *et al.*, 2005, 2007), d) incremento en el número de semillas (Lee y Caporn 1998, Adams 2003), e) aumento en la relación parte aérea/subterránea (Carroll *et al.* 1999, Krupa 2003, Barker *et al.* 2004), f) incremento de los niveles de nitrógeno en los tejidos (Berendse 1990, Bobbink *et al.* 1998, 2002, Carroll *et al.* 1999, Strandberg y Johansson 1999, Krupa 2003, Marcos *et al.* 2003, Power *et al.* 2004, Barker *et al.* 2004), g) alteración de las uniones simbióticas o asociaciones micorrícicas de las raíces (Fangmeier *et al.* 1994, Krupa 2003), h) menor resistencia a las heladas y temperaturas elevadas (Bobbink y Heil 1993, Bobbink *et al.* 1998, Krupa 2003), i) acidificación del suelo (Bobbink *et al.* 1998), j) alteración de la biodiversidad y pérdida de competencia con otras especies (Adams 2003, Hartley *et al.* 2003, Krupa 2003), k) el elemento limitante del sistema pasa de ser el nitrógeno a ser el fósforo (Verhoeven *et al.* 1996, Härdtle *et al.* 2009), l) aumento en la cantidad de materia orgánica que pasa al suelo y, por tanto,

incremento en las tasas de mineralización del nitrógeno, dejándolo disponible para su uso por las plantas (Bobbink y Heil 1993, Power *et al.* 1998a, Bobbink y Lamers 2002), y m) incremento en la frecuencia de los ataques de fitófagos (Adams 2003), como por ejemplo *Lochmaea suturalis* (Berdowski 1993, Krupa 2003), *Strophingia ericae* (Whittaker 1988) y *Operophtera brumata* (Kerslake *et al.* 1998).

Sin embargo, las respuestas de la vegetación al incremento en la disponibilidad de nitrógeno son sólo el primer paso en la cadena de cambios funcionales que tienen lugar en el ecosistema. Los cambios funcionales a nivel de los productores primarios afectan al resto de las relaciones

ecológicas dentro del ecosistema (Hartley y Jones 1997). La concentración de nitrógeno en los tejidos de la planta hospedadora predice de manera fiable la calidad de la planta para los insectos herbívoros (Throop y Lerdau 2004). Muchos de ellos pueden distinguir aquellas plantas hospedadoras con una alta calidad nutricional (Chen *et al.* 2010), basándose en la capacidad sensorial selectiva para detectar aquellas plantas óptimas para su crecimiento y reproducción (Petitpierre 2000).

La calidad nutricional de las plantas ingeridas por los insectos fitófagos, determina ciertos parámetros (Chen *et al.* 2010) como el crecimiento, la supervivencia, la tasa reproductiva, los niveles poblacionales y la frecuencia de su explosión demográfica (Mattson 1980, Scriber y Slansky 1981, Mattson y Scriber 1987, White 1993). La abundancia de los herbívoros se relaciona positivamente con el contenido en nitrógeno de los tejidos de la planta (Berdowski 1993, Whittaker 1988, Haddad *et al.* 2000), ya que el nitrógeno constituye un factor limitante para este grupo trófico (Hartley y Jones 1997). Sin embargo, parece haber una concentración de nitrógeno foliar óptima, por encima de la cual la respuesta biológica de los insectos herbívoros disminuye, debido a que pueden mostrarse susceptibles a la toxicidad del nitrato (Mattson 1980, White 1984, Brunsting y Heil 1985). Los cambios en la deposición de nitrógeno también son conocidos por tener una influencia indirecta en la abundancia de depredadores (ver Bilde y Toft 1999, Hartley *et al.* 2003, Sjörsen *et al.* 2005).

En los brezales de *Calluna vulgaris*, tanto los resultados de experimentos manipulativos de adición de nitrógeno (por ejemplo, Power *et al.* 2004, Härdtle *et al.* 2009, Meyer-Grünefeldt *et al.* 2015) como de estudios empíricos observacionales en campo (por ejemplo, Calvo *et al.* 2005, 2007, Jones y Power 2012, Southon *et al.* 2013) evidencian cambios en la composición vegetal, la diversidad de plantas y el funcionamiento de estos brezales causados por la deposición de nitrógeno atmosférico, que se confirma como uno de los principales factores responsables de su disminución a nivel europeo. Sin embargo, muy pocos estudios vinculan explícitamente estos cambios y la calidad nutricional enriquecida de las plantas de *Calluna vulgaris* tras la adición de nitrógeno con su mayor sensibilidad al estrés biótico, sobre todo al ataque de insectos fitófagos (Power *et al.* 1998b, Hartley *et al.* 2003). Además, se desconocen los efectos que la deposición de nitrógeno atmosférico tiene en la diversidad y la composición de la comunidad de artrópodos que caracteriza estos brezales, y, en particular, en los insectos depredadores.

Los carábidos (Coleoptera: Carabidae) son insectos que viven en el suelo e incluyen principalmente depredadores, pero también especies herbívoras y granívoras (Lövei y Sunderland 1996, Campos y Novoa 2006). Los estudios anteriores de este grupo en brezales de *Calluna vulgaris* se han centrado principalmente en sus respuestas a diferentes usos tradicionales y al grado de desarrollo de la vegetación (diferentes fases de crecimiento de las plantas de *Calluna vulgaris*) (Gimingham 1985, Usher y Thompson 1993, McFerran *et al.* 1995, Gardner *et al.* 1997).

Los crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) están localizados principalmente en la

vegetación aérea y son generalmente herbívoros masticadores de hojas (Petitpierre 2000). En los brezales dominados por *Calluna vulgaris*, se ha demostrado que las explosiones demográficas de *Lochmaea suturalis*, la principal especie monófaga de *Calluna vulgaris*, resultan beneficiadas tanto en frecuencia como en intensidad por la deposición de nitrógeno atmosférico (Brunsting y Heil 1985, Van der Eerden *et al.* 1991, Bobbink y Heil 1993, Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015), y pueden propiciar que los brezales sean reemplazados por pastizales (Diemont y Heil 1984, Berdowski y Zeilinga 1987, Scandrett y Gimingham 1991, Kristensen y McCarty 1999, Throop y Lerdau 2004, Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015).

Los heterópteros (Hemiptera: Heteroptera) ocupan tanto nichos de suelo como de vegetación y son tanto herbívoros (es decir, especies succionadoras y granívoras) como depredadores (Schuh y Slater 1995). La comunidad de hemípteros responde positivamente a cambios en la composición de especies vegetales y particularmente a la cobertura de *Calluna vulgaris* en brezales restaurados (Littlewood *et al.* 2006). La adición experimental de nitrógeno aumenta significativamente la riqueza y la abundancia de este grupo (Hartley *et al.* 2003).

La respuesta de estos tres grupos de insectos al incremento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico es desconocida en la Cordillera Cantábrica, aunque se espera que la abundancia de herbívoros se incremente (ver Brunsting y Heil 1985, Whittaker 1988, Hartley *et al.* 2003).

1.7. Objetivos

El objetivo general de esta Tesis Doctoral es caracterizar la diversidad de artrópodos de los brezales dominados por *Calluna vulgaris* en la Cordillera Cantábrica, a varios niveles taxonómicos, y evaluar su respuesta a las perturbaciones derivadas de la deposición de nitrógeno atmosférico, con el fin de identificar potenciales indicadores de esta perturbación. El hábitat de estudio seleccionado en esta Tesis es uno de los hábitats prioritarios a conservar definidos por la Unión Europea. Estos brezales de la Cordillera Cantábrica se consideran zonas de especial relevancia por estar situados en la zona más meridional del límite de distribución en Europa, lo que determina una alta sensibilidad frente a las perturbaciones. Así mismo, están en zona de ecotono entre las zonas Atlántica y Mediterránea, lo que conlleva una elevada biodiversidad, y en un territorio, la Península Ibérica, con un alto número de especies endémicas. Todos estos factores permiten definir a los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica como un marco idóneo para identificar el efecto de las perturbaciones, como la deposición de nitrógeno atmosférico en los ecosistemas y definir las estrategias de gestión más adecuadas para su conservación.

Este objetivo general se conseguirá a través de los siguientes objetivos específicos:

1. Caracterizar la diversidad de artrópodos edáficos y los asociados a la vegetación en los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos. **Capítulo 2**

2. Determinar si existe una comunidad de carábidos característica de este tipo de brezales.

Capítulo 3

3. Analizar la variabilidad en la composición de la comunidad de carábidos en función de la estructura de la vegetación en diferentes situaciones de brezal maduro, perteneciente a la misma fase de crecimiento. **Capítulo 3**

4. Determinar la comunidad de crisomélidos y heterópteros característica de este tipo de brezales. **Capítulo 4**

5. Evaluar la variabilidad en la composición de la comunidad de crisomélidos y heterópteros entre ecosistemas de brezal maduro, *a priori* similares, y la relación de esta variabilidad con las características de la vegetación de cada zona. **Capítulo 4**

6. Evaluar los métodos de captura utilizados con el fin de determinar la mejor estrategia de muestreo para futuras investigaciones. **Capítulos 2, 3 y 4**

7. Analizar los efectos a corto (3 meses) y medio plazo (15 meses) de la fertilización experimental con nitrógeno sobre la fauna de artrópodos en brezales de *Calluna vulgaris*, mediante el estudio de tres grupos taxonómicos de insectos (carábidos, crisomélidos y heterópteros) con diferentes formas de vida (es decir, asociados a diferentes partes de la planta o al suelo) y necesidades alimenticias (es decir, herbívoros y depredadores). **Capítulo 5**

8. Determinar el posible valor de estos grupos de insectos como indicadores de los efectos de la deposición de nitrógeno atmosférico en los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica. **Capítulo 5**

1.8. BIBLIOGRAFÍA

- Adams, M. B. 2003. Ecological issues related to N deposition to natural ecosystems: research needs. *Environment International*, 29: 189-199.
- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathland. *Oecologia*, 84: 391-397.
- Aerts, R. y Heil, G. W. 1993. *Heathlands. Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 223 pp.
- Alonso, I. 2004. La conservación de los brezales en Inglaterra. *Ecosistemas*, 13 (1): 111-118.
- Alonso, I. y Hartley, S. E. 1998. Effects of nutrient supply, light availability and herbivory on the growth of heather and three competing grass species. *Plant Ecology*, 137: 203-212.
- Alonso, I., Hartley, S. E. y Thurlow, M. 2001. Competition between heather and grasses on Scottish moorlands: interacting effects of nutrient enrichment and grazing regime. *Journal of Vegetation Science*, 12: 249-260.
- Barclay-Estrup, P. 1970. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II. Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 58: 243-249.

- Barclay-Estrup, P. 1971. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. III. Microclimate in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 59: 143-166.
- Barclay-Estrup, P. y Gimingham, C. H. 1969. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 57: 737-758.
- Bardgett, R. D., Marsden, J. H. y Howard, D. C. 1995. The extent and condition of heather on moorland in the uplands of England and Wales. *Biological Conservation*, 71: 155-161.
- Barker, C. G., Power, S. A., Bell, J. N. B. y Orme, C. D. L. 2004. Effects of habitat management on heathland response to atmospheric nitrogen deposition. *Biological Conservation*, 120: 41-52.
- Berdowski, J. J. M. 1993. The effects of external stress and disturbance factors on *Calluna*-dominated heathland vegetation. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 85-124.
- Berdowski, J. J. M. y Zeilinga, R. 1987. Transition from Heathland to Grassland: Damaging Effects of the Heather Beetle. *Journal of Ecology*, 75: 159-175.
- Berdowski, J. J. M. y Siepel, H. 1988. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* at different ages and fertilizer levels. *Biological Conservation*, 46: 85-93.
- Berendse, F. 1990. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland Ecosystems. *Journal of Ecology*, 78 (2): 413- 427.
- Bilde, T. y Toft, S. 1999. Prey consumption and fecundity of the carabid beetle *Calathus melanocephalus* on diets of three cereal aphids: high consumption rates of low-quality prey. *Pedobiologia*, 43: 422-429.
- Bobbink, R. y Heil, G. W. 1993. Atmospheric deposition of sulphur and nitrogen in heathland ecosystems. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 25-50.
- Bobbink, R. y Lamers, L. P. M. 2002. Effects of increased nitrogen deposition. En: Bell, J. N. B. y Treshow, M. (eds.), *Air Pollution and Plant Life* (2nd Edition). John Wiley and Sons. Chinchester, UK, pp. 201-236.
- Bobbink, R., Hornung, M. y Roelofs, J. G. M. 1998. The effects of fair-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86 (5): 717-738.
- Bobbink, R., Ashmore, M., Braun S., Flückiger W. y Van der Wyngaert I. J. J. 2002. Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. En: Bobbink, B. A. A. R. (ed.), *Empirical critical loads for nitrogen*. Swiss Agency for Environment, Forest and Landscape. SAEFL, Berne, pp. 43-170.
- Britton, A. J., Marrs, R. H., Pakeman, R. J. y Carey, P. D. 2003. The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*: implications for heathland regeneration. *Plant Ecology*, 166: 93-105.
- Brunsting, A. M. H. y Heil, G. W. 1985. The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands. *Oikos*, 44: 23-26.
- Calvo, L., Tárrega, R. y Luis, E. 2002. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica*, 23: 81-90.
- Calvo, L., Alonso, I., Fernández, A. J. y de Luis, E. 2005. Short-term study of effects of fertilisation and cutting treatments on the vegetation dynamics of mountain heathlands in Spain. *Plant Ecology*, 179: 181-191.

- Calvo, L., Alonso, I., Marcos, E. y de Luis, E. 2007. Effects of cutting and nitrogen deposition on biodiversity in Cantabrian heathlands. *Applied Vegetation Science*, 10: 43-52.
- Campos, A. M. y Novoa, F. 2006. Los Carabidae (Orden Coleoptera) de Galicia (N.O. de España). Catálogo, distribución y ecología. Monografías de NACC - Biología, 2. Universidad de Santiago de Compostela, España. 358 pp.
- Caporn, S. J. M., Ashenden, T. W. y Lee, J. A. 2000. The effect of exposure to NO₂ and SO₂ on frost hardiness in *Calluna vulgaris*. *Environmental and Experimental Botany*, 43: 111-119.
- Carrión, J. S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J. A., Fierro, E. y Burjachs, F. 2010. Expected trends and surprises in the Late Glacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 458-475.
- Carroll, J. A., Caporn, S. J. M., Cawley, L., Read, D. J. y Lee, J. A. 1999. The effect of increased deposition of atmospheric nitrogen on *Calluna vulgaris* in upland Britain. *New Phytologist*, 141: 423-431.
- Chen, Y., Dawn, M. y John, R. 2010. Effects of fertilization on tritrophic interactions. *Arthropod-Plant Interactions*, 4: 81-94.
- Daniau, A.-L., d'Errico, F. y Sánchez Goñi, M. F. 2010. Testing the hypothesis of fire use for ecosystem management by Neanderthal and Upper Palaeolithic modern human populations. *PLoS ONE*, 5(2): e9157. doi:10.1371/journal.pone.0009157
- de Bello, F., Lavorel, S., Gerhold, P., Reier, Ü. y Pärtel, M. 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biological Conservation*, 143: 9-17.
- de Blust, G. 2007. Heathland, an ever changing landscape. En: Pedrolí, B., Van Doorn, A., de Blust, G., Paracchini, M. L., Wascher, D. y Bunce, F. (eds.), *Europe's living landscapes. Essays on exploring our identity in the countryside. LANDSCAPE EUROPE*, Wageningen /KNNV Publishing, Zeist, The Netherlands, pp 179-192.
- Delany, M. J. 1953. Studies on the microclimate of *Calluna* heathland. *The Journal of Animal Ecology*, 22 (2): 227-239.
- Diemont, W. H. y Heil, G. W. 1984. Some long-term observations on cyclical and seral processes in Dutch heathlands. *Biological Conservation*, 30: 283-290.
- Diemont, H., Kramer, K., Hommel, P. y Härdtle, W. 2013. Impact of atmospheric N on growth in heathlands. En: Diemont, H., Heijman, W., Siepel, H. y Webb, N. (eds.), *Economy and Ecology of Heathlands*. KNNV Publishing, Zeist, The Netherlands, pp. 259-272.
- Emmett, B. A. 2007. Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems: some recent findings and their implications for our conceptual framework. *Water Air Soil Pollution Focus*, 7 (1): 99-109.
- Escudero Alcántara, A., Olano Mendoza, J. M., García Camacho, R., Bariego Hernández, P., Molina Martín, C., Arranz Sanz, J. A., Molina García, J. I. y Ezquerro Boticario, F. J. 2008. Guía básica para la interpretación de los hábitats de interés comunitario en Castilla y León. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente, Valladolid. 432 pp.
- European Commission 1992. Council Directive of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora (92/43/EEC).
- European Environment Agency 2007. Air pollution in Europe 1990-2004. EEA Report, nº2. 79 pp.
- Fagúndez, J. 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future

- scenarios. *Annals of Botany*, 111: 151-172.
- Fangmeier, A., Hadwiger-Fangmeier, A., Van der Eerden, L. y Jäger, H. 1994. Effects of atmospheric ammonia on vegetation – A review. *Environmental Pollution*, 86: 43-82.
- Fowler, D., Cape, J. N., Leith, I. D., Choularton, T. W., Gay, M. J. y Jones, A. 1988. The influence of altitude on rainfall composition at Great Dunn Fell. *Atmospheric Environment*, 22: 1355-1362.
- Friedlander, C. P. 1960. *Heathland Ecology*. Heinemann Educational Books, London. 94 pp.
- Friedrich, U., von Oheimb, G., Dziedek, C., Kriebitzsch, W-U., Selbmann, K. y Härdtle, W. 2011. Mechanisms of purple moor-grass (*Molinia caerulea*) encroachment in dry heathland ecosystems with chronic nitrogen inputs. *Environmental Pollution*, 159: 3553-3559.
- García, R. R., Fraser, M. D., Celaya, R., Mendes Ferreira, L. M., García, U. y Osoro, K. 2013. Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: a review. *Agroforestry Systems*, 87: 19-43.
- Gardner, S. M. 1991. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography*, 18: 281-289.
- Gardner, S. M., Hartley, S. E., Davies, A., Palmer, S. C. F. 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation*, 81: 275-286.
- Ghadwick, L. 1982. *In Search of Heathlands*. Dobson books, Durham. 217 pp.
- Gimingham, C. H. 1960. Biological flora of the British Isles. *Calluna* Salisb. A monotypic genus. *Journal of Ecology*, 48 (2): 455-483.
- Gimingham, C. H. 1961. North European Heath Communities: A "Network of Variation". *The Journal of Ecology*, 49 (3): 655-694.
- Gimingham, C. H. 1972. *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall, London. 266 pp.
- Gimingham, C. H. 1985. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 44: 12-16.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF) 2015. *Calluna Vulgaris*. GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy, 2013-07-01. Consultado en <http://www.gbif.org/species/2882482> el día 22-10-2015.
- Haddad, N. M., Haarstad, J. y Tilman, D. 2000. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia*, 124: 73-84.
- Härdtle, W., Niemeyer, M., Niemeyer, T., Assmann, T. y Fottner, S. 2006. Can management compensate for atmospheric nutrient deposition in heathland ecosystems? *Journal of Applied Ecology*, 43: 759-769.
- Härdtle, W., von Oheimb, G., Gerke, A-K., Niemeyer, M., Niemeyer, T., Assmann, T., Drees, C., Matern, A. y Meyer, H. 2009. Shifts in N and P budgets of heathland ecosystems: Effects of management and atmospheric inputs. *Ecosystems*, 12: 298-310.
- Hartley, S. E. y Jones, C. G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. En: Crawley, M. J. (ed.), *Plant Ecology*, 2nd edition. Blackwell Science, Oxford, pp. 284-324.
- Hartley, S. E., Gardner, S. M. y Mitchell, R. J. 2003. Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology*, 40: 793-803.
- Heil, G. W. y Aerts, R. 1993. Synthesis: perspectives for heathlands. En: Aerts, R. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 201-217.
- Heil, G. W. y Bobbink, R. 1993. "Calluna", a simulation model for evaluation of impacts of atmospheric

- nitrogen deposition on dry heathlands. *Ecology Modelling*, 68: 161-182.
- Honrubia, M. 2009. Las micorrizas: una relación planta-hongo que dura más de 400 millones de años. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 66S1: 133-144.
- Izco, J., Amigo, J., Ramil-Rego, P., Díaz, R. y Sánchez, J. M. 2006. Brezales: biodiversidad, usos y conservación. *Recursos Rurais*, 2: 5-24.
- Jones, A. G. y Power, S. A. 2012. Field-scale evaluation of effects of nitrogen deposition on the functioning of heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 100: 331-342.
- Jones, M. L. M., Wallace, H. L., Norris, D., Brittain, S. A., Haria, S., Jones, R. E., Rhind, P. M., Reynolds, B. R. y Emmett, B. A. 2004. Changes in vegetation and soil characteristics in coastal sand dunes along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Plant Biology*, 6 (5): 598-605.
- Jones, M. L. M., Norris, D., Hall, J. y Petit, S. 2011. Developing an indicator-modelling approach to forecast changes in nitrogen critical load exceedance across Europe arising from agricultural reform. *Ecological Indicators*, 11: 16-26.
- Karg, S. 2008. Direct evidence of heathland management in the early Bronze Age (14th century B.C.) from the grave-mound Skelhøj in western Denmark. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17: 41-49.
- Kerslake, J. E., Woodin, S. J. y Hartley, S. E. 1998. Effects of carbon dioxide and nitrogen enrichment on a plant-insect interaction: the quality of *Calluna vulgaris* as a host for *Operophtera brumata*. *New Phytologist*, 140: 43-53.
- Kirby, P. 1992. Habitat management for invertebrates: a practical handbook. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 149 pp.
- Kristensen, H. L. y McCarty, G. W. 1999. Mineralization and immobilization of nitrogen in heath soil under intact *Calluna*, after heather beetle infestation and nitrogen fertilization. *Applied Soil Ecology*, 13: 187-198.
- Krupa, S. V. 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution*, 124: 179-221.
- Kvamme, M., Kaland, P. E. y Brekke, N. G. 2004. Conservation and management of North European coastal Heathlands. Case study: The Heathland Centre, Western Norway. *HEATHGUARD*, The Heathland Centre, Norway, 68 pp.
- Lee, J. A. y Caporn, J. M. 1998. Ecological effects of atmospheric reactive nitrogen deposition on semi-natural terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 139: 127-134.
- Littlewood, N. A., Dennis, P., Pakeman, R. J. y Woodin, S. J. 2006. Moorland restoration aids the reassembly of associated phytophagous insects. *Biological Conservation*, 132: 395-404.
- Littlewood, N. A., Pakeman, R. J. y Woodin, S. J. 2009. Isolation of habitat patches limits colonization by moorland Hemiptera. *Journal of Insect Conservation*, 13: 29-36.
- Loidi, J., Biurrun, I., Campos, J. A., García-Mijangos, I. y Herrera, M. 2010. A biogeo-graphical analysis of the European Atlantic lowland heathlands. *Journal of Vegetation Science*, 21: 832-842.
- Lorenz, M. y Granke, O. 2009. Deposition measurements and critical loads calculations: monitoring data, results and perspective. *iForest*, 2: 11-14.
- Lövei, G. y Sunderland, K. D. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41: 231-256.
- Marcos, E., Calvo, L. y Luis-Calabuig, E. 2003. Effects of fertilization and cutting on the chemical composition of vegetation and soils of mountain heathlands in Spain. *Journal of Vegetation Science*, 14: 417-424.

- Marrs, R. H. 1993. An assessment of change in *Calluna* heathlands in Breckland, Eastern England, between 1983 and 1991. *Biological Conservation*, 65: 133-139.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 11: 119-61.
- Mattson, W. J. y Scriber, J. M. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber, and mineral considerations. En: Slansky F. Jr. y Rodríguez J. G. (eds.), *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. Wiley, New York, pp. 105-146.
- McFerran, D. M., McAdam, J. H. y Montgomery, W. I. 1995. The impact of burning and grazing on heathland plants and invertebrates in County Antrim. *Biology and Environment*, 95B (1): 1-17.
- Meyer-Grünefeldt, M., Calvo, L., Marcos, E., von Oheimb, G. y Härdtle, W. 2015. Impacts of drought and nitrogen addition on *Calluna*-heathlands differ with plant life-history stage. *Journal of Ecology*, 103: 1141-1152.
- Miller, B. J. F. 1975. Studies of changes in the populations of invertebrates associated with cyclical processes in heathland. Tesis Doctoral. University of Aberdeen, United Kingdom. 417 pp.
- Moen, A., Nilsen, L. S., Aasmundsen, A. y Oterholm, A. I. 2006. Woodland regeneration in a coastal heathland area in central Norway. *Norwegian Journal of Geography*, 60: 277-294.
- Mohamed, B. F. y Gimingham, C. H. 1970. The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 69: 743-750.
- Morán-Ordóñez, A., Bugter, R., Suárez-Seoane, S., de Luis, C. y Calvo, L. 2013. Temporal changes in socio-ecological systems and their impact on ecosystem services at different governance scales: A case study of heathlands. *Ecosystems*, 16: 765-782.
- Petitpierre, E. 2000. Coleoptera, Chrysomelidae I. Fauna Ibérica, vol. 13, Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 521 pp.
- Pinder, A. C., Gillingham, P., Diaz, A. y Stillman, R. 2015. A desk review of the ecology of heather beetle. *Natural England Evidence Review*, nº 008. 21pp.
- Pitcairn, C. E. R., Fowler, D. y Grace, J. 1995. Deposition of fixed atmospheric nitrogen and foliar nitrogen content of bryophytes and *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Environmental Pollution*, 88: 193-205.
- Power, S. A., Ashmore, M. R. y Cousins, D. A. 1998a. Impacts and fate of experimentally enhanced nitrogen deposition on a British lowland heath. *Environmental Pollution*, 102: 27-34.
- Power, S. A., Ashmore, M. R., Cousins, D. A. y Sheppard, L. J. 1998b. Effects of nitrogen addition on the stress sensitivity of *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 138: 663-673.
- Power, S. A., Ashmore, M. R., Terry, A. C., Caporn, S. J. M., Pilkington, M. G., Wilson, D. B., Barker, C. G., Carroll, J. A., Cresswell, N. y Heil, G. W. 2004. Linking field experiments to long-term simulation of impacts of nitrogen deposition on heathlands and moorlands. *Water, Air and Soil Pollution*, 4: 259-267.
- Read, D. J. 1996. The structure and function of the ericoid mycorrhizal root. *Annals of Botany*, 77: 365-374.
- Rosenburgh, A. y Marrs, R. 2010. The Heather Beetle: a review. Report to the Heather Trust. 22 pp.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. y Wall, D. H. 2010. Global biodiversity scenarios for the year 2010. *Science*, 287: 1770-1774.
- Scandrett, E. y Gimingham, C. H. 1991. The effect of Heather beetle *Lochmaea suturalis* on vegetation in a wet heath in NE Scotland. *Holarctic Ecology*, 14: 24-30.

- Schuh, R. T. y Slater, J. A. 1995. True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history. Cornell University Press, Ithaca. 416 pp.
- Scriber, J. M. y Slansky, F. J. 1981. The nutritional ecology of immature insects. Annual Review of Entomology, 26: 183-211.
- Sjursen, H., Michelsen, A. y Jonasson, S. 2005. Effects of long-term soil warming and fertilisation on microarthropod abundances in three sub-arctic ecosystems. Applied Soil Ecology, 30: 148-161.
- Southon, G. E., Field, C., Caporn, S. J. M., Britton, A. J. y Power, S. A. 2013. Nitrogen deposition reduces plant diversity and alters ecosystem functioning: Field-scale evidence from a nationwide survey of UK heathlands. PLoS ONE, 8(4): e59031. doi:10.1371/journal.pone.0059031.
- Stevens, C. J., Dise, N. B., Mountford, J. O. y Gowing, D. J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. Science, 303 (5665): 1876-1879.
- Strandberg, M. y Johansson, M. 1999. Uptake of nutrients in *Calluna vulgaris* seed plants grown with and without mycorrhiza. Forest Ecology and Management, 114: 129-135.
- Sundseth, K. 2005. Natura 2000 in the Atlantic Region. Office for official publications of the European Communities, Luxemburgo. 12 pp. Accesible en http://ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/brochures/nat2000_atlantic.pdf.
- Symes, N. C. y Day, J. 2003. A practical guide to the restoration and management of lowland heathland. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 307 pp.
- Thompson, D. B. A., MacDonald, A. J., Marsden, J. H. y Galbraith, C. A. 1995. Upland heather moorland in Great Britain: a review of international importance, vegetation change and some objectives for nature conservation. Biological Conservation, 71: 163-178.
- Throop, H. L. y Lerdau, M. T. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. Ecosystems, 7: 109-133.
- Tilman, D. y Wedin, D. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. Ecology, 72: 1038-1049.
- Usher, M. B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. Biodiversity and Conservation, 1: 63-79.
- Usher, M. B. y Jefferson, R. G. 1991. Creating new and successional habitats for arthropods. En: Collins, N. M. y Thomas, J. A. (eds.), The Conservation of Insects and their Habitats. Academic Press, London, pp. 263-291.
- Usher, M. B. y Thompson, D. B. A. 1993. Variation in the upland heathlands of Great Britain: Conservation importance. Biological Conservation, 66: 69-81.
- Van der Eerden, L. J. M., Dueck, T. A., Berdowski, J. J. M., Greven, H. y Van Dobben, H. F. 1991. Influence of NH_3 and $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ on heathland vegetation. Acta Botanica Neerlandica, 40: 281-297.
- Van Essen, S. J. 1994. A method to evaluate the condition of heathlands by using catches of carabid beetles. En: Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M. L. y Maelfait, J-P. (eds.), Carabid beetles: Ecology and Evolution, Kluwer Academic Publishers, pp. 383-386.
- Verhoeven, J. T. A., Koerselman, W. y Meuleman, A. F. M. 1996. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. Trends in Ecology and Evolution, 11: 494-497.
- Villar, L. 2003. *Calluna* Salisb. En: Castroviejo, S., Aedo, C., Laínz, M., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., Paiva, J. y Benedí, C. (eds.), Flora ibérica, 4. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, pp. 506-507.

- Watt, A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, 43: 490-506.
- Webb, N. R. 1986. *Heathlands*. Collins, London. 223pp.
- Webb, N. R. 1989a. The invertebrates of heather and heathland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 101: 307-312.
- Webb, N. R. 1989b. Studies on the invertebrate fauna of fragmented heathland in Dorset, UK, and the implications for conservation. *Biological Conservation*, 47: 153-165.
- Webb, N. R. 1990. Changes on the heathlands of Dorset, England, between 1978 and 1987. *Biological Conservation*, 51: 273-286.
- Webb, N. R. 1994. Habitat fragmentation and heathland species: Supplementary report. English Nature Research Reports, 95. English Nature, Dorset. 26 pp.
- Webb, N. R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology* 35, 987-990.
- Webb, N. R. y Haskins, L. E. 1980. An ecological survey of heathlands in the Poole Basin, Dorset, England, in 1978. *Biological Conservation*, 17: 281-296.
- Webb, N. R., Clarke, R. T. y Nicholas, J. T. 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna*-heathland: Effects of surrounding vegetation. *Journal of Biogeography*, 11: 41-46.
- Wessel, W., Tietema, A., Beier, C., Emmett, B. A., Peñuelas, J. y Riis-Nielsen, T. 2004. A qualitative ecosystem assessment for different shrublands in Western Europe under impact of climate change. *Ecosystems*, 7: 662-671.
- White, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63: 90-105.
- White, T. C. 1993. *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals*. Springer-Verlag, New York. 425 pp.
- Whittaker, J. B. 1988. Response of the heather psyllid, *Strophingia ericae* to addition of fertiliser to *Calluna* on heath and moorland. *Bulletin of the British Ecological Society* XIX, 102-104.

2

Capítulo 2. Caracterización de los artrópodos y de la vegetación de los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica

2.1. RESUMEN

Los brezales de *Calluna vulgaris* son uno de los paisajes culturales y tradicionales más antiguos de Europa y son reconocidos como una prioridad de conservación por la Unión Europea por la biodiversidad que albergan, con gran cantidad de especies características, tanto vegetales como animales. El objetivo de este trabajo es caracterizar la diversidad de artrópodos de los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica y su relación con la estructura de la vegetación, mediante el muestreo de dos microhábitats diferentes: el suelo y la vegetación. Se seleccionaron cuatro zonas de brezal maduro y en cada zona se aplicaron dos métodos de muestreo complementarios: “trampas de caída” que se recogieron cada 15 días durante julio y la primera quincena de agosto de 2004, y “vareo de la vegetación” coincidiendo con la colocación y recogida de las trampas, con el fin de muestrear la comunidad de artrópodos. El muestreo de la vegetación se llevó a cabo en julio de 2004. Para el conjunto de las cuatro zonas de brezal y ambos métodos de muestreo, se encontró un total de 24 grupos taxonómicos (orden o superior), 14 de ellos en común con otros brezales europeos de *Calluna vulgaris*. Mediante el trampeo se capturaron un total de 23 grupos taxonómicos y 53.864 individuos; y mediante el vareo, 18 grupos taxonómicos y 31.340 individuos. Cinco órdenes se capturaron de forma exclusiva mediante trampeo (Isopoda, Julida, Lithobiomorpha, Mecoptera y Siphonaptera), mientras que sólo uno (Neuroptera) mediante vareo. De forma general, el vareo presentó una menor riqueza que el trampeo, pero una mayor diversidad y uniformidad debido, principalmente, a que las abundancias de los grupos dominantes fueron menores. En ambos tipos de muestreos de artrópodos se obtienen los mismos grupos con mayor representación en estos brezales: Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Thysanoptera. Sin embargo, se han observado diferencias en las abundancias de cada grupo en función del método de muestreo. Por lo tanto, en la realización de este tipo de estudios de caracterización de los artrópodos en estas comunidades de brezal es conveniente utilizar ambos métodos de muestreo con el fin de dar una información más precisa y completa de los grupos que componen la fauna de artrópodos.

2.2. INTRODUCCIÓN

Desde hace más de 4000 años, los brezales dominados por *Calluna vulgaris* han estado presentes en los paisajes del oeste de Europa (Gimingham 1972, Ghadwick 1982, Webb 1998, Fagúndez 2013), ligados íntimamente a la gestión tradicional, motivo por el que se definen como paisajes semi-naturales o

antrópicos (Usher 1992, Fagúndez 2013). Así mismo, son considerados como uno de los paisajes culturales y tradicionales más antiguos de Europa (Webb 1998, Alonso *et al.* 2001, Wessel *et al.* 2004, Fagúndez 2013, Morán-Ordóñez *et al.* 2013). Sin embargo, debido a la importante reducción y fragmentación de la superficie que ocupan (Webb y Haskins 1980, Webb 1990a, 1998, Marrs 1993, Fagúndez

2013) y a otros factores de perturbación a los que están sometidos, como las deposiciones de nitrógeno atmosférico (Fagúndez 2013), los brezales de *Calluna vulgaris* son considerados a nivel europeo como hábitat prioritario desde el punto de vista de la conservación (European Commission 1992). Por lo tanto, es fundamental tener un conocimiento preciso de la biodiversidad asociada a estos brezales, con el fin de establecer las bases ecológicas que permitan definir estrategias de gestión encaminadas a su conservación.

A través de diferentes estudios llevados a cabo en otras áreas de distribución de los brezales de *Calluna vulgaris* en Europa, como Gran Bretaña, Alemania y Dinamarca, se pone de manifiesto que todas las prácticas de gestión que simulan el uso tradicional de los mismos, como las quemas controladas y el pastoreo, permiten crear mosaicos con parches de brezal de diferente edad y fase de crecimiento, lo que lleva asociado un aumento en la biodiversidad de las comunidades específicas de insectos (Miller 1975, Gimingham 1985, Gardner 1991). Kirby (1992) y Usher (1992) señalan que estos brezales dominados por *Calluna vulgaris* en la parte central de su área de distribución en Europa, tienen una alta biodiversidad, excepcionalmente importante en lo que respecta a la fauna de artrópodos.

Así, en diferentes estudios se han descrito unas cuarenta especies de insectos fitófagos que dependen de *Calluna vulgaris* como alimento, incluyendo especies de los órdenes Coleoptera, Hemiptera (tanto homópteros como heterópteros), Lepidoptera y Thysanoptera (Gimingham 1960, Webb 1986, 1989). Pero existen muchas más que se alimentan del

resto de especies de plantas de los brezales o que lo hacen sobre *Calluna vulgaris* de forma ocasional (Webb 1990b). También existe una gran diversidad de familias con hábitos detritívoros y parásitos, pero el grupo más abundante en los brezales de *Calluna vulgaris* son los depredadores (Miller 1975).

El número de trabajos que investigan la comunidad de artrópodos de los brezales dominados por *Calluna vulgaris* de forma completa a nivel de grandes grupos taxonómicos es muy reducido (Delany 1956, Miller 1975). La inmensa mayoría de publicaciones se centra en uno o varios grupos de artrópodos, como pueden ser arañas, carábidos, heterópteros o mariposas (Gardner 1991, Usher 1992, Webb 1994, Gardner *et al.* 1997, Hayson y Coulson 1998), focalizando en el estudio de especies concretas que se alimentan de *Calluna vulgaris*, como por ejemplo *Lochmaea suturalis*, *Orthotylus ericetorum* o *Strophingia ericae* (Schmidt y Melber 2004). Sin embargo, se necesitan investigaciones básicas como la que se presenta en este trabajo, con el fin de identificar no sólo las especies de insectos abundantes, sino también las raras, que habitan los brezales de *Calluna vulgaris* (Symes y Day 2003), ya que, hasta la fecha, la mayoría de las investigaciones y criterios de conservación están centrados y basados en plantas (Usher 1992).

En los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica, no existen trabajos de investigación previos sobre la fauna de artrópodos, aunque se espera que esta fauna sea diversa, ya que la Península Ibérica es considerada a nivel europeo una de las áreas más ricas, tanto en número total de especies

como en endemismos para la fauna en general y los artrópodos en particular (Ortuño y Martínez-Pérez 2011, de Jong *et al.* 2014, Lobo 2015). El objetivo de este trabajo es caracterizar la diversidad de artrópodos de los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos mediante el muestreo de dos microhábitats diferentes: el suelo y la vegetación, e identificar cómo la estructura de la vegetación condiciona

la composición de estas comunidades de artrópodos.

2.3. MATERIAL Y MÉTODOS

2.3.1. Área de estudio

La provincia de León se encuentra en el noroeste de la Península Ibérica (Fig. 2.1a), limita por el norte con Asturias, cuya frontera

Figura 2.1. (a) Mapa de la Península Ibérica con la situación geográfica de la provincia de León (gris), dentro de la comunidad de Castilla y León. (b) Localización de las áreas de brezal dominado por *Calluna vulgaris* (color rojo) en la Cordillera Cantábrica, señalando la situación de nuestra área de estudio (Cartografía de la Directiva Hábitat 92/43/CEE (1:50000), Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente). (c) Imagen del sensor Landsat TM que muestra las cuatro zonas de estudio (amarillo), la estación termopluviométrica “Isoba, Parque de San Isidro” (rojo) y el límite entre Asturias y León (azul).

viene delimitada por la Cordillera Cantábrica. El área de estudio está situada en la vertiente sur de la Cordillera, en la provincia de León, donde los brezales de *Calluna vulgaris* son escasos y con distribución irregular (Fig. 2.1b).

Desde el punto de vista biogeográfico, la Cordillera Cantábrica pertenece a la Región Eurosiberiana, caracterizada por presentar inviernos templados-fríos y por la ausencia de un periodo seco en la estación cálida, el verano, o por presentar este periodo seco durante menos de dos meses (Penas *et al.* 1995). La zona de influencia de la Cordillera demarca la Provincia Orocantábrica, que limita al norte con la Provincia Cantabro-Atlántica y por el sur con la Región Mediterránea y sus Provincias Carpetano-Ibérico-Leonesa y Aragonesa (Rivas-Martínez *et al.* 1987).

Según la clasificación climática de Köppen-Geiger para la Península Ibérica (AEMET e IM

2011), el área de estudio se incluye dentro del clima Dfb, es decir, un clima frío sin estación seca y verano templado.

Las características climáticas del área de estudio, a partir de los datos de la estación meteorológica "Isoba, Parque de San Isidro" (clave 2630A), representan una situación de inviernos con condiciones de muy baja temperatura, heladas y nieve (Tabla 2.1). El periodo de actividad vegetativa de la comunidad vegetal se reduce a 5-6 meses al año y se reduce aún más (desde junio a septiembre) para los artrópodos.

En la zona de estudio hay ausencia de meses con periodo seco y con periodo cálido. En el invierno cae nieve tardía, estando un número medio de 21 días al año cubierto de nieve. La media anual de precipitación es 1319,5 mm y la media anual de temperatura es 5,5 °C.

Tabla 2.1. Parámetros climáticos promedio de la estación meteorológica "Isoba, Parque de San Isidro" (clave 2630A, 1540 m s.n.m., latitud 43° 03', longitud 05° 22', orientación Oeste). Datos de precipitación para el periodo 1972-1995 y de temperatura para el periodo 1970-1995. Abreviaturas: T^aMM= Temperatura media mensual (°C), PMM= Pluviometría media mensual (mm), T^aMMMín.= T^a media mensual de las mín. absolutas (°C) y T^aMMMáx.= T^a media mensual de las máx. absolutas (°C). Fuente: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.

	T ^a MM	PMM	T ^a MMMín.	T ^a MMMáx.
Enero	0	128	-8,5	9,6
Febrero	0,3	121	-9,4	10,7
Marzo	1,2	77,1	-9,4	12
Abril	2,7	114,1	-6,9	15,1
Mayo	5,8	131,2	-3,4	18
Junio	10,2	65,1	0,1	22,9
Julio	13,4	59,1	2,1	26,7
Agosto	12	48,4	2,2	25,1
Septiembre	11,3	78,4	0	23,9
Octubre	7,2	162,8	-3,4	18,6
Noviembre	3,7	146	-6,6	14,8
Diciembre	1	160,6	-8,2	10,3

Desde el punto de vista geológico presenta una gran complejidad. Desde el punto de vista edáfico estas zonas de estudio se asientan sobre umbrisoles (IUSS 2006). En general, predominan los suelos ácidos de baja fertilidad y a menudo arenosos, que sufren un proceso de podsolización (Marcos *et al.* 2009).

Para llevar a cabo el objetivo, en la vertiente sur de la Cordillera Cantábrica se seleccionaron cuatro zonas de brezal dominado por *Calluna vulgaris* de entre 2-4 ha y separadas al menos 2,5 km, es decir, cuatro réplicas independientes de brezal (Fig. 2.1c). Estas zonas se consideraron como brezales maduros (*sensu* Watt 1955) ya que no existe registro de prácticas de quema o corta durante los últimos 50 años. Las características de cada zona fueron las siguientes (Fig. 2.2):

(a) La zona de San Isidro (zona SI), está situada en un área de brezal continuo de *Calluna vulgaris*, incluido en el Parque Regional de Picos de Europa. Presenta exposición norte, sin pendiente apreciable y con exposición a todos los vientos. Se sitúa a una altitud de 1620 m y sus coordenadas son 30TUN 3082 47694.

(b) La zona de Riopinos I (zona RP I), se encuentra en el término municipal de Valdelugeros y se caracteriza por un brezal de *Calluna vulgaris* con elevado porcentaje de suelo descubierto. Presenta exposición norte y una pendiente acusada. Tiene una altitud de 1660 m y sus coordenadas son 30TUN 3035 47687.

Figura 2.2. Imágenes de las zonas de estudio con brezal dominado por *Calluna vulgaris*. Zona San Isidro (SI) (a), zona Riopinos I (RP I) (b), zona Riopinos II (RP II) (c) y zona Vegarada (VG) (d).

(c) La zona de Riopinos II (Zona RP II) se encuentra en el municipio de Valdelugueros, y se corresponde con un brezal de *Calluna vulgaris* que se encuentra rodeado por un área arbustiva de *Cytisus oromediterraneus*. Tiene exposición norte y ligera pendiente. Su altitud es de 1560 m y sus coordenadas son 30TUN 3007 47685.

(d) La zona de Vegarada (zona VG), se encuentra en el Puerto de Vegarada, en el término municipal de Valdelugueros. Está representada por un mosaico de *Calluna vulgaris* y *Vaccinium myrtillus* y pequeñas zonas de prado. Tiene exposición sur y con ligera pendiente. Tiene una altitud de 1560 m y sus coordenadas son 30TUN 2982 47682.

2.3.2. Métodos de muestreo

Para la captura de los artrópodos se utilizaron dos métodos de muestreo complementarios: “trampas de caída” (“*pitfall traps*”) para las especies que viven en el suelo y “vareo de la vegetación” (“*beating*”) para las especies que viven en la parte aérea de los arbustos (Southwood y Henderson 2000, Ausden y Drake 2006).

Los artrópodos capturados con ambos métodos de muestreo y tanto adultos como fases inmaduras (larvas, ninfas y orugas), se separaron e identificaron a nivel taxonómico de Orden, excepto los ácaros, que se identificaron como Infraclase Acari, utilizando las siguientes claves generales: Chinery (2001) y Barrientos (2004).

2.3.2.1. Trampas de caída

Una trampa de caída consiste en un recipiente de pared más o menos vertical,

que puede ser de muy diversas medidas y que se introduce en el suelo por medio de una pequeña excavación, dejando su borde a nivel de la superficie del suelo con el fin de que la fauna que se desplaza por él caiga en su interior (Fig. 2.3). Este tipo de trampas pueden dejarse vacías para realizar capturas en vivo o llenarse de forma parcial con algún tipo de líquido que ayuda a matar y conservar las capturas y que puede ser un cebo atrayente o no, según el objetivo del estudio. Generalmente suelen cubrirse, dejando unos centímetros libres para la circulación de los artrópodos, con piedras planas o tejadillos que los protegen del sol (disminuyendo la evaporación), la lluvia (impidiendo que el líquido rebose las trampas), los micro- y macro-vertebrados (dificulta que puedan comerse parte de las capturas) y la caída de ramas y hojas (evita que estos elementos ayuden a escapar a los artrópodos) (Southwood y Henderson 2000, Ausden y Drake 2006).

Figura 2.3. Esquema de una trampa de caída colocada con líquido conservante y un tejadillo protector.

Las trampas de caída empleadas (Fig. 2.4) fueron pequeños recipientes de plástico (polipropileno) de 200 ml de capacidad (88 mm de profundidad y 65 mm de diámetro), que se llenaron parcialmente con alcohol al 35% y unas gotas de detergente y que se cubrieron con tejadillos de tablero MD (o MDF "*Medium Density Fibreboard*") de 11 x 11 cm sujetos al suelo con alambre de acero. Se considera que el alcohol al 35% no tiene efectos relevantes como repelente/atrayente, ya que sólo altas concentraciones (es decir, 70% o más) pueden tener un efecto atrayente general sobre los insectos (Woodcock 2005). El objetivo de añadir unas pocas gotas de detergente en las trampas de caída es reducir la tensión superficial y facilitar el hundimiento de los artrópodos, incrementando así la eficiencia de la trampa (Southwood y Henderson 2000, Woodcock 2005). Sin embargo, el detergente, tal y como se utiliza en este trabajo, puede resultar inocuo o tener efectos repelentes/atrayentes sobre la fauna de artrópodos según los diferentes grupos (Pekár 2002).

En cada zona de estudio se colocaron aleatoriamente 48 trampas, lo que representa un total de 192 trampas. La distancia media entre trampas fue de siete metros debido al pequeño tamaño y a la distribución irregular de las zonas de estudio. Algunos autores recomiendan separar las trampas al menos dos metros para considerarlas independientes (Ausden 1996), aunque esta distancia parece ser diferente para cada taxón, ya que para algunos grupos (por ejemplo, carábidos) se

Figura 2.4. Trampas de caída en las zonas de estudio y detalle de la captura.

considera que distancias entre puntos de trampeo menores de 25 metros implican que cada trampa no puede ser considerada una unidad de muestreo independiente (Digweed *et al.* 1995). Las capturas se recogieron cada 15 días durante julio y la primera quincena de agosto de 2004.

2.3.2.2. Vareo de la vegetación

Este método de muestreo de artrópodos consiste en colocar debajo de la vegetación una bandeja, red entomológica, tela o paraguas de forma invertida y golpear la vegetación varias veces con la mano o con ayuda de una vara, de manera que los artrópodos que hay sobre ella caigan a nuestro recipiente (Southwood y Henderson 2000, Ausden y Drake 2006).

En este estudio, para realizar el vareo de la vegetación se emplearon mangas entomológicas de 25 x 40 cm, situándolas bajo los arbustos y batiendo las ramas con fuerza tres o cuatro veces sobre ellas (Fig. 2.5a). Este proceso se realizó en todas las zonas de muestreo de forma quincenal, coincidiendo con la colocación y retirada de

las trampas de caída, y siempre utilizando la misma unidad de esfuerzo en cada muestreo (tres personas durante aproximadamente 15 minutos). Al finalizar, en el interior de la manga entomológica se encontraban las capturas y los restos desprendidos de la vegetación (Fig. 2.5b), que eran preservados en un bote con alcohol al 70% para su posterior separación en el laboratorio.

2.3.2.3. Vegetación

El muestreo de la vegetación se llevó a cabo en julio de 2004. En cada zona de estudio se fijaron cuatro parcelas experimentales (10 x 20 m). Dentro de cada parcela se establecieron de forma aleatoria diez unidades de muestreo de 1 m² (Fig. 2.6a). Por lo tanto, en cada zona se disponen en total 40 unidades de muestreo. En cada unidad de muestreo se estimó el porcentaje de cobertura vegetal de cada una de las especies presentes, así como del suelo descubierto (Fig. 2.6b). Los valores de cobertura de cada especie fueron utilizados para determinar la cobertura total y la de las formas de vida: leñosas, herbáceas perennes

Figura 2.5. Vareo de la vegetación (a) y detalle de la red entomológica con las capturas (b).

Figura 2.6. Esquema de la distribución de las unidades de muestreo de vegetación dentro de cada parcela (a) y muestreo de vegetación (b).

y herbáceas anuales. La nomenclatura de las plantas se estableció de acuerdo a Tutin *et al.* (1964-1980).

2.3.3. Análisis de datos

Las capturas de las trampas de caída reflejan la actividad-densidad de los artrópodos, es decir, tanto el comportamiento de desplazamiento como la abundancia de cada grupo y varían además con las condiciones climáticas. Por lo tanto, sólo es posible comparar capturas entre áreas con una estructura de vegetación parecida y entre trampas activas el mismo periodo de tiempo (Southwood y Henderson 2000, Ausden y Drake 2006), tal y como ocurre en este estudio. De manera que en este trabajo se hace referencia a la actividad-densidad como abundancia o número de individuos.

Los individuos de cada grupo taxonómico

capturados a lo largo de todo el periodo de muestreo en cada trampa de caída se sumaron para calcular la abundancia total por trampa de caída en cada zona de estudio. En el caso del vareo de vegetación, se agruparon los individuos capturados de cada grupo taxonómico para todo el periodo de muestreo en cada zona de estudio.

Para ambos métodos de muestreo (trampeo y vareo) y a partir de los datos de abundancia de los grupos taxonómicos se calculó la diversidad ($H' =$ Índice de Shannon, Shannon y Weaver 1949) y sus dos componentes: riqueza ($S =$ número de grupos) y uniformidad ($J' = H'/H'_{\max}$). Además se calculó la abundancia total de cada grupo taxonómico en las cuatro zonas de muestreo y el número de grupos exclusivos, es decir, grupos que sólo fueron capturados en una de las cuatro zonas. Con los datos de abundancia, se calculó para cada zona y para

el conjunto de las cuatro zonas el porcentaje de abundancia que representa cada grupo taxonómico.

Con los datos de abundancia de los grupos taxonómicos capturados mediante trampeo, se calculó la captura media para cada grupo taxonómico en todo el periodo de muestreo de cada trampa. Se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs) de una vía para detectar diferencias significativas en los valores de abundancia de cada grupo taxonómico entre las cuatro zonas de brezal, utilizando las 48 trampas de caída por zona como pseudo-réplicas. Los datos que no se ajustaron a una distribución normal fueron transformados mediante $\ln(x+1)$ antes de su inclusión en los análisis. Se realizó la prueba *post hoc* de Tukey para determinar la significación estadística de las diferencias. Los análisis fueron llevados a cabo usando el software estadístico 'Statistical Program for the Social Sciences' versión 11.5 (SPSS Inc. 1989-2002).

Los datos de cobertura de la vegetación se utilizaron para determinar la diversidad (H' = Índice de Shannon, Shannon y Weaver 1949) y la riqueza (S = número de especies) de cada unidad de muestreo y total para cada zona de estudio. Con el fin de determinar si hay diferencias significativas entre las zonas de estudio para los parámetros cobertura total de la vegetación, las coberturas de las formas de vida (especies leñosas, herbáceas anuales y perennes), *Calluna vulgaris* y *Erica tetralix* se aplicaron ANOVAs de una vía. Los datos de cobertura de la vegetación fueron transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de $(x/1000)$ antes de su inclusión en los análisis. Así mismo, los parámetros

estructurales (diversidad y riqueza) fueron analizados mediante un ANOVA de una vía para detectar las diferencias entre zonas. Los datos de los parámetros estructurales fueron transformados mediante $\ln(x+1)$ antes de su inclusión en los análisis. Se realizó la prueba *post hoc* de Tukey para determinar la significación estadística de las diferencias. Los análisis fueron llevados a cabo usando el software estadístico 'Statistical Program for the Social Sciences' versión 11.5 (SPSS Inc. 1989-2002).

Se realizaron dos análisis de correspondencias corregidas o sin tendencias ['*Detrended Correspondence Analysis*' (DCA)] como técnica multivariante para correlacionar, por un lado, los grupos taxonómicos de artrópodos y las zonas de brezal y, por el otro, las características de la vegetación y las zonas de brezal (Jongman *et al.* 1995) usando el programa estadístico CANOCO versión 4.56 (Ter Braak y Smilauer 1998).

Los datos de abundancia de los grupos taxonómicos fueron transformados mediante $\ln(x+1)$ para su inclusión en el análisis multivariante con el fin de dar menos peso a los grupos dominantes (Jongman *et al.* 1995). Todos los grupos taxonómicos fueron incluidos en el DCA. Así mismo, los datos de cobertura de vegetación fueron transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de $(x/100)$ para su inclusión en el DCA.

2.4. RESULTADOS

2.4.1. Trampas de caída

Se capturaron 53864 individuos pertenecientes a 23 grupos taxonómicos, que se

repartieron entre los cuatro subfilos de artrópodos de la siguiente manera: 17 grupos de hexápodos, 3 de arácnidos, 2 de miriápodos y 1 de crustáceos (Tabla 2.2). Los grupos taxonómicos más abundantes, es decir, con más del 5% del total de capturas fueron: Collembola (19830 individuos, 36,8%), Hymenoptera (10398 individuos, 19,3%), Diptera (7716 individuos, 14,3%)

[representando todos ellos más del 70% del total de capturas], Coleoptera (4078 individuos, 7,6%), Araneae (3824 individuos, 7,1%) y Acari (3805 individuos, 7,1%) [que representan entre los seis más del 92% del total de capturas] (Tabla 2.2 y Fig. 2.7). Los grupos con abundancia media y un porcentaje superior al 1% del total de capturas fueron: Hemiptera (1801 individuos, 3,3%), Thysanoptera (790

Tabla 2.2. Artrópodos capturados mediante trampas de caída para cada una de las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris* y para su conjunto. Se indica la abundancia (N.º ind. = número de individuos) y el porcentaje (%) de los grupos taxonómicos para cada zona. Se incluyen además la abundancia total y los parámetros estructurales.

GRUPOS TAXONÓMICOS	ZONAS								TOTAL N.º ind.
	SI		RP I		RP II		VG		
	N.º ind.	%	N.º ind.	%	N.º ind.	%	N.º ind.	%	
Acari	597	5,14	1241	7,60	927	9,30	1040	6,51	3805
Araneae	912	7,86	536	3,28	679	6,81	1697	10,63	3824
Coleoptera	963	8,30	1545	9,46	430	4,32	1140	7,14	4078
Collembola	3186	27,45	6578	40,29	5307	53,26	4759	29,81	19830
Dermaptera	-		-		-		138	< 1%	138
Dictyoptera	19	< 1%	10	< 1%	13	< 1%	30	< 1%	72
Diptera	1911	16,46	2353	14,41	868	8,71	2584	16,18	7716
Hemiptera	281	2,42	326	2,00	230	2,31	964	6,04	1801
Hymenoptera	2927	25,22	3303	20,23	1124	11,28	3044	19,06	10398
Isopoda	-		-		-		2	< 1%	2
Julida	19	< 1%	55	< 1%	8	< 1%	12	< 1%	94
Lepidoptera	65	< 1%	52	< 1%	42	< 1%	96	< 1%	255
Lithobiomorpha	68	< 1%	52	< 1%	10	< 1%	86	< 1%	216
Mecoptera	-		-		-		1	< 1%	1
Opiliones	277	2,39	117	< 1%	158	1,59	147	< 1%	699
Orthoptera	8	< 1%	4	< 1%	-		85	< 1%	97
Phthiraptera	-		-		-		8	< 1%	8
Plecoptera	-		3	< 1%	1	< 1%	-		4
Psocoptera	6	< 1%	1	< 1%	2	< 1%	1	< 1%	10
Siphonaptera	9	< 1%	-		2	< 1%	8	< 1%	19
Strepsiptera	-		-		-		3	< 1%	3
Thysanoptera	359	3,09	146	< 1%	163	1,64	122	< 1%	790
Trichoptera	1	< 1%	3	< 1%	-		-		4
TOTAL	11608	100,00	16325	100,00	9964	100,00	15967	100,00	53864
Grupos exclusivos	-		-		-		5		
Parámetros estructurales									
Riqueza grupos	17		17		16		21		23
Uniformidad	0,68		0,61		0,58		0,65		0,60
Indice S-W	2,80		2,48		2,31		2,86		2,70

Figura 2.7. Representación gráfica del porcentaje de abundancia total de los grupos taxonómicos capturados mediante trampeo para el conjunto de las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris*.

individuos, 1,5%) y Opiliones (699 individuos, 1,3%) (Tabla 2.2 y Fig. 2.7). Seis grupos taxonómicos se capturaron exclusivamente mediante trampas de caída (Isopoda, Julida, Lithobiomorpha, Mecoptera, Phthiraptera y Siphonaptera), todos ellos con bajo número de individuos (Fig. 2.7).

A nivel de los grupos taxonómicos, para el conjunto de las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris*, 14 grupos fueron registrados en todas las zonas (Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Dictyoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Julida, Lepidoptera, Lithobiomorpha, Opiliones, Psocoptera y Thysanoptera), mientras que 5 (Dermaptera, Isopoda, Mecoptera, Phthiraptera y Strepsiptera) fueron exclusivos de la zona VG (Tabla 2.2). Los cuatro grupos restantes mostraron cada uno un patrón diferente (Orthoptera, en las zonas SI, RP I y VG; Plecoptera, RP I y RP II; Siphonaptera, SI, RP II y VG; y Trichoptera, SI y RP I) (Tabla 2.2).

Se han encontrado diferencias significativas entre zonas para 14 de los 23 grupos taxonómicos (Tabla 2.3).

A nivel de la comunidad de artrópodos, la zona RP I registró el valor más elevado de abundancia total (16325 individuos) (Tabla 2.2). Respecto a los parámetros estructurales, la zona VG tuvo la mayor riqueza de grupos taxonómicos (21 grupos) y la mayor diversidad (2,86). Los valores más bajos registrados para la abundancia total y los tres parámetros estructurales corresponden a la zona RP II, lo que pone de manifiesto la dominancia de los Collembola respecto al resto de grupos (representando más de un 53% de la abundancia total para esta zona) (Tabla 2.2).

2.4.2. Vareo de la vegetación

Se capturaron 31340 individuos pertenecientes a 18 grupos taxonómicos, que se repartieron entre dos de los cuatro subfilos de artrópodos de la siguiente manera: 15 grupos de hexápodos y 3 de arácnidos (Tabla 2.4). Los grupos más abundantes, es decir, con más del 5% del total de capturas fueron: Hemiptera (9384 individuos, 29,9%), Thysanoptera (7330 individuos, 23,4%), Acari (5070 individuos, 16,2%) [que representan entre los tres el 69,5% del total de capturas], Araneae (2377 individuos, 7,6%), Coleoptera (2351 individuos, 7,5%) y Collembola (1842 individuos, 5,9%) [que representan entre los seis más del 90% del total de capturas] (Tabla 2.4 y Fig. 2.8). Otros cuatro grupos se capturaron con una abundancia media y un porcentaje de al menos el 1% del total de capturas: Hymenoptera (914 individuos, 2,9%), Diptera (763 individuos, 2,4%), Lepidoptera (677 individuos, 2,2%) y Psocoptera (433 individuos, 1,4%) (Tabla 2.4 y Fig. 2.8). Un sólo grupo taxonómico (Neuroptera) se capturó exclusivamente mediante vareo de vegetación y presentó una abundancia muy baja (Tabla 2.4).

A nivel de los grupos taxonómicos, para el conjunto de las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris*, 12 grupos fueron registrados en todas las zonas (Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Opiliones, Orthoptera, Psocoptera y Thysanoptera), mientras que 3 fueron grupos exclusivos (Trichoptera de la zona RP I y Dermaptera y Strepsiptera de la zona VG) (Tabla 2.4). De los tres grupos restantes los Dictyoptera se capturaron en SI, RP II y

Tabla 2.3. Artrópodos capturados mediante trampas de caída para las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris* y para su conjunto. Se indica la media por trampa de la abundancia y la desviación típica por zona (N=48) y para el total (N=192) de cada grupo taxonómico. Nivel de significación del ANOVA: ≤ 0.05 y $> 0.01 = *$; ≤ 0.01 y $> 0.001 = **$; y $\leq 0.001 = ***$.

GRUPOS TAXONÓMICOS	ZONAS												TOTAL				
	SI			RP I			RP II			VG							
	Media		Desv.	Media		Desv.	Media		Desv.	Media		Desv.	Media		Desv.	F _(3,188)	Sig.
Acari	12,4	a	7,6	25,9	b	22,5	19,3	ab	11,5	21,7	b	14,0	19,8	15,6	6,78	***	
Araneae	19,0	a	12,7	11,2	b	7,3	14,1	ab	10,1	35,4	c	15,0	19,9	14,8	41,44	***	
Coleoptera	20,1	a	8,2	32,2	b	23,7	9,0	c	4,4	23,8	a	10,1	21,2	16,0	23,72	***	
Collembola	66,4	a	38,2	137,0	b	90,2	110,6	b	94,3	99,1	ab	61,8	103,3	78,3	7,38	***	
Dermaptera	-	a		-	a		-	a		2,9	b	2,7	0,7	1,8	54,64	***	
Dictyoptera	0,4	ab	0,7	0,2	a	0,5	0,3	ab	0,6	0,6	b	1,0	0,4	0,7	2,98	*	
Diptera	39,8	a	15,3	49,0	ab	28,0	18,1	c	8,3	53,8	bc	34,9	40,2	27,5	20,93	***	
Hemiptera	5,9	a	6,4	6,8	a	5,9	4,8	a	4,0	20,1	b	11,1	9,4	9,6	46,30	***	
Hymenoptera	61,0	a	53,6	68,8	a	36,9	23,4	b	11,4	63,4	a	27,5	54,2	39,8	16,16	***	
Isopoda	-			-			-			0,0		0,2	0,0	0,1	2,04	0,11	
Julida	0,4	a	0,7	1,1	b	2,4	0,2	a	0,4	0,3	a	0,5	0,5	1,4	5,60	***	
Lepidoptera	1,4	ab	1,2	1,1	a	1,1	0,9	a	1,0	2,0	b	1,7	1,3	1,3	7,26	***	
Lithobiomorpha	1,4	ab	1,4	1,1	a	1,3	0,2	c	0,4	1,8	b	1,5	1,1	1,4	14,03	***	
Mecoptera	-			-			-			0,0		0,1	0,0	0,1	1,00	0,39	
Opiliones	5,8	a	3,0	2,4	b	1,5	3,3	b	2,7	3,1	b	2,2	3,6	2,7	17,49	***	
Orthoptera	0,2	a	0,5	0,1	a	0,3	-	a		1,8	b	2,3	0,5	1,4	24,73	***	
Phthiraptera	-			-			-			0,2		0,8	0,0	0,4	1,92	0,13	
Plecoptera	-			0,1		0,2	0,0		0,1	-			0,0	0,1	2,07	0,11	
Psocoptera	0,1		0,3	0,0		0,1	0,0		0,2	0,0		0,1	0,1	0,2	2,43	0,07	
Siphonaptera	0,2		0,7	-			0,0		0,3	0,2		0,5	0,1	0,4	2,14	0,10	
Strepsiptera	-			-			-			0,1		0,3	0,0	0,2	1,83	0,14	
Thysanoptera	7,5		21,9	3,0		7,6	3,4		4,7	2,5		4,5	4,1	12,1	1,71	0,17	
Trichoptera	0,0		0,1	0,1		0,2	-			-			0,0	0,1	2,07	0,11

VG, mientras que Neuroptera y Plecoptera se encontraron en RP I, RP II y VG (Tabla 2.4).

A nivel de la comunidad de artrópodos, el valor más alto para la abundancia total (9876 individuos) se registró en la zona RP I (Tabla 2.4). Respecto a los parámetros estructurales, la zona VG tuvo la mayor riqueza de grupos taxonómicos (17 grupos), mientras que la mayor diversidad (3,05) y uniformidad (0,82) se encontró en la zona SI (Tabla 2.4). Los valores más bajos para la diversidad y la uniformidad se encontraron en la zona RP II (Tabla 2.4).

2.4.3. Vegetación

No hay diferencias significativas entre las zonas de estudio en los valores de cobertura de la especie dominante *Calluna vulgaris* (Tabla 2.5). Sin embargo, algunas de las especies leñosas acompañantes como *Erica tetralix* presentó diferencias entre las cuatro zonas (Tabla 2.5), siendo SI la que tiene los mayores valores.

Con respecto a las formas de vida de la vegetación se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las zonas (Tabla 2.5) para: (a) la cobertura de

Tabla 2.4. Artrópodos capturados mediante vareo de vegetación para cada una de las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris* y para su conjunto. Se indica la abundancia (N.º ind. = número de individuos) y el porcentaje (%) de los grupos taxonómicos para cada zona. Se incluyen además la abundancia total y los parámetros estructurales.

GRUPOS TAXONÓMICOS	ZONAS								TOTAL N.º ind.
	SI		RP I		RP II		VG		
	N.º ind.	%	N.º ind.	%	N.º ind.	%	N.º ind.	%	
Acari	717	14,33	1268	12,84	1649	18,92	1436	18,55	5070
Araneae	471	9,41	518	5,25	489	5,61	899	11,61	2377
Coleoptera	249	4,98	1478	14,97	271	3,11	353	4,56	2351
Collembola	710	14,19	296	3,00	376	4,31	460	5,94	1842
Dermaptera	-		-		-		7	< 1%	7
Dictyoptera	3	< 1%	-		1	< 1%	28	< 1%	32
Diptera	345	6,89	214	2,17	86	< 1%	118	1,52	763
Hemiptera	1007	20,12	3899	39,48	2634	30,22	1844	23,82	9384
Hymenoptera	142	2,84	235	2,38	115	1,32	422	5,45	914
Lepidoptera	121	2,42	232	2,35	139	1,59	185	2,39	677
Neuroptera	-		2	< 1%	1	< 1%	3	< 1%	6
Opiliones	18	< 1%	17	< 1%	15	< 1%	51	< 1%	101
Orthoptera	4	< 1%	1	< 1%	5	< 1%	34	< 1%	44
Plecoptera	-		3	< 1%	2	< 1%	2	< 1%	7
Psocoptera	211	4,22	71	< 1%	88	1,01	63	< 1%	433
Strepsiptera	-		-		-		1	< 1%	1
Thysanoptera	1006	20,10	1641	16,62	2846	32,65	1837	23,72	7330
Trichoptera	-		1	< 1%	-		-		1
TOTAL	5004	100,00	9876	100,00	8717	100,00	7743	100,00	31340
Grupos exclusivos	-		1		-		2		
Parámetros estructurales									
Riqueza grupos	13		15		15		17		18
Uniformidad	0,82		0,66		0,62		0,70		0,67
Indice S-W	3,05		2,58		2,43		2,88		2,78

Figura 2.8. Representación gráfica del porcentaje de abundancia total de los grupos taxonómicos capturados mediante vareo para el conjunto de las cuatro zonas de brezal de *Calluna vulgaris*.

especies leñosas, presentando la zona RP I una cobertura significativamente menor que el resto; (b) la cobertura de herbáceas anuales, con una cobertura significativamente mayor en la zona SI; (c) la cobertura de herbáceas perennes, con diferencias significativas entre todas las zonas de brezal; y (d) la cobertura total de la vegetación que fue significativamente mayor en VG y significativamente menor en RP I. En cuanto al número total de especies vegetales hubo marcadas diferencias entre zonas, registrándose los valores más altos en las zonas VG y SI (26 y 23 especies respectivamente) y los más bajos en RP I con únicamente 7 especies (Tabla 2.5).

Para los parámetros estructurales de vegetación, las zonas VG y SI presentan valores significativamente más elevados de riqueza y diversidad. En la zona VG se encontraron los valores más elevados para las tres formas de vida (leñosas, herbáceas perennes y herbáceas anuales), la cobertura total, el número total de especies y los parámetros estructurales (riqueza y diversidad), mientras que en la zona RP I se obtuvieron los valores más bajos (Tabla 2.5).

2.4.4. Análisis multivariantes

Utilizando los grupos taxonómicos de artrópodos como condición ambiental discriminadora en el DCA (Fig. 2.9), se diferencia VG claramente por la presencia de cinco grupos exclusivos (Dermaptera, Isopoda, Mecoptera, Phthiraptera y Strepsiptera) y la gran abundancia de Orthoptera. En cambio, RP II se separa por la baja abundancia de los grupos, situándose en la parte negativa del eje I. En la parte más positiva del eje II se agrupan

Tabla 2.5. Características de la vegetación de las cuatro zonas de brezal. Media ($\pm$ Desviación Estándar) del porcentaje de cobertura de *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, formas de vida (leñosas, herbáceas anuales y herbáceas perennes), cobertura total y parámetros estructurales (riqueza y diversidad). Nivel de significación: ≤ 0.05 y $> 0.01 = *$; ≤ 0.01 y $> 0.001 = **$; y $\leq 0.001 = ***$. Se indica también la riqueza total de especies para cada zona.

Especies dominantes	ZONAS											
	SI			RP I			RP II			VG		
	Media	Desv.		Media	Desv.		Media	Desv.		Media	Desv.	
<i>Calluna vulgaris</i> (Ca)	65,8	10,6		67,9	11,5		67,0	14,9		72,8	16,1	
<i>Erica tetralix</i> (Er)	17,2	a 10,9		1,3	b 3,5		10,6	c 9,6		7,4	d 11,0	
Leñosas (LE)	109,5	a 25,9		75,0	b 15,3		106,9	a 17,0		113,3	a 16,4	
Herbáceas anuales (HA)	0,5	a 1,8		-	a		-	a		4,5	b 5,3	
Herbáceas perennes (HP)	17,2	a 10,9		1,3	b 3,5		10,6	c 9,6		33,9	d 23,4	
Cobertura total	126,4	a 30,2		76,3	b 15,8		117,4	a 22,4		151,6	c 33,4	
Riqueza total	23			7			15			26		
Parámetros estructurales												
Riqueza (Ri)	6,18	a 2,41		1,55	b 0,93		4,10	c 1,26		9,13	d 3,58	
Diversidad (Di)	1,73	a 0,49		0,28	b 0,46		1,30	c 0,39		2,04	a 0,67	
										5,24	3,60	
										1,34	0,84	
										141,82	113,73	
										***	***	
										***	***	
										***	***	
										***	***

Figura 2.9. Análisis de correspondencias corregidas o sin tendencias [*'Detrended Correspondence Analysis'* (DCA)] (valores de los ejes y longitud: 0,064 y 2,04 para el eje I; 0,022 y 2,26 para el eje II; 0,008 y 1,71 para el eje III; y 0,002 y 1,04 para el eje IV, respectivamente) para los grupos taxonómicos y zonas de brezal (SI, RP I, RP II, VG). Los nombres de los grupos taxonómicos están abreviados con las cuatro primeras letras. Por ejemplo, Trichoptera = Tric.

las zonas de RP I con las mayores abundancias para Trichoptera, Plecoptera y Julida y por los pocos Araneae y Dictyoptera. Por último, la zona SI que se encuentra en una situación intermedia con muchos grupos relacionados, destacando únicamente los bajos valores de los grupos que caracterizan el resto de zonas.

Mediante el uso de las variables de vegetación como condición ambiental discriminadora en el DCA (Fig. 2.10) se diferenciò la zona RP I por la gran dominancia de *Calluna vulgaris* y leñosas, la ausencia de herbáceas anuales y los bajos valores de *Erica tetralix*, herbáceas perennes, riqueza y diversidad. Al contrario

que VG, que se caracterizó por las herbáceas anuales y los valores más altos para el resto de variables excepto *Erica tetralix*. Las zonas SI y RP II aparecieron mezcladas y caracterizadas por una mayor presencia de *Erica tetralix*.

2.5. DISCUSIÓN

El estudio de la composición de las comunidades de artrópodos asociados a los brezales de *Calluna vulgaris* implica un alto grado de especialización por parte de los investigadores para poder llegar hasta el nivel taxonómico de especie. En las últimas

Figura 2.10. Análisis de correspondencias corregidas o sin tendencias [*Detrended Correspondence Analysis*] (DCA) (valores de los ejes y longitud: 0,063 y 1,93 para el eje I; 0,021 y 1,19 para el eje II; 0,000 y 0,57 para el eje III; y 0,000 y 0,30 para el eje IV, respectivamente) para los diferentes datos de vegetación y las zonas de brezal (SI, RP I, RP II, VG). Para las abreviaturas de las variables de vegetación ver la Tabla 2.5.

décadas, varios estudios encuentran en los niveles taxonómicos de género y familia unos buenos sustitutos de la riqueza de especies para algunos grupos (Williams y Gaston 1994, Báldi 2003, Rosser y Eggleton 2012), y muy pocos lo hacen a nivel de orden (Biaggini *et al.* 2007), si bien los resultados obtenidos no son generalizables (Lewandowski *et al.* 2010, Rosser y Eggleton 2012). Por tanto, este estudio no ha pretendido identificar el grado de generalización de los modelos obtenidos,

sino ver la composición entomológica base de estos brezales, comparándola con la de otros brezales europeos y explorando la variabilidad entre zonas y la eficacia de los métodos de muestreo.

Para el conjunto de los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, se encontró un total de 23 grupos taxonómicos a nivel de orden (excepto Infraclassa Acari) mediante trampas de caída, es decir, artrópodos con actividad en el suelo. Las trampas de caída reflejan la actividad-

densidad de los artrópodos, es decir, cuanto más se desplacen y más abundantes sean, más se capturarán (Southwood y Henderson 2000, Ausden y Drake 2006). Estos 23 grupos representan una alta diversidad si se compara con los 11 grupos encontrados por Miller (1975) mediante trampas de caída en brezales ingleses de *Calluna vulgaris*; o con los 14 grupos que identificó Delany (1956) mediante captura directa y extracción de hojarasca en brezales ingleses en fase pionera de desarrollo (*sensu* Watt 1955).

A través de la utilización del método de muestreo de vareo de la vegetación, se identificó un total de 18 grupos taxonómicos principalmente activos en la parte aérea del brezal. Al igual que ocurría en el trampeo, estos 18 grupos suponen una diversidad considerable si se compara con los 9 grupos obtenidos por Miller (1975) en la parte aérea de la vegetación mediante un aparato de succión, en brezales de *Calluna vulgaris* ingleses. Este patrón se repite si se compara la diversidad en brezales de *Calluna vulgaris* con la diversidad que albergan otros tipos de brezales, por ejemplo los dominados por *Erica arborea* o por *Erica scoparia* en Francia, donde se encontraron 6 grupos en la vegetación de cada tipo de brezal (Anglade y Bigot 2001).

Los grupos taxonómicos de los brezales cantábricos que son comunes a otros brezales europeos de *Calluna vulgaris* son 14: Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isopoda, Julida, Lepidoptera, Lithobiomorpha, Opiliones, Orthoptera y Thysanoptera (Delany 1956, Miller 1975).

Si se comparan los dos métodos de

muestreo utilizados, el vareo de vegetación presenta de forma general una menor riqueza que el trampeo, pero su mayor diversidad y uniformidad se debe a que las abundancias de los grupos dominantes y el número de grupos capturados con bajo número de individuos fueron menores. Aunque el manguero sólo aporte a los Neuroptera como grupo taxonómico nuevo, sí cambian las abundancias de los grupos entre los dos métodos, y por lo tanto ambas formas de muestreo se complementan para conseguir una mejor caracterización de la comunidad de artrópodos de los brezales dominados por *Calluna vulgaris*.

En los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, los ocho grupos más abundantes en ambos tipos de muestreo son: Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Thysanoptera. En este tipo de estudios para caracterizar la composición de las comunidades de artrópodos, la adecuación del tipo de muestreo tiene una dependencia muy fuerte con el grupo concreto con el que se esté trabajando.

Los Collembola son un grupo muy abundante en este ecosistema, llegando a unas densidades de más de 20.000 individuos/m² en brezales alemanes (Schmidt y Melber 2004). Tal densidad hace suponer que este grupo sea una importante fuente de alimento para artrópodos depredadores de estos brezales, existiendo, incluso, especies más o menos especializadas en su captura, como por ejemplo los carábidos de los géneros *Leistus* y *Notiophilus* (Lövei y Sunderland 1996), presentes en estos brezales (ver **capítulo 3**). Los Collembola encontrados en brezales ingleses incluyeron grupos detritívoros y fitófagos, siendo muy

abundantes en la superficie del suelo y abundantes en la vegetación (Miller 1975), resultados coincidentes con los obtenidos en el presente trabajo. Otro grupo bien representado en los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, al igual que en otros brezales europeos (Webb 1986), es Hymenoptera. Miller (1975) encontró una gran diversidad de himenópteros en brezales británicos, con una mayoría de familias depredadoras y parásitas de animales, aunque ninguna con una gran abundancia. Dentro de los Hymenoptera, las hormigas son un grupo de insectos sociales que cuenta con especies que tienen diferentes requerimientos ecológicos, cambiando la composición de especies a lo largo del ciclo de *Calluna vulgaris* (Webb 1986), llegando a ser dominante la especie *Tetramorium caespitum* cuando la planta alcanza un porte alto, ya que esta hormiga almacena las semillas de *Calluna vulgaris* como alimento (Webb 1986). En los brezales de la Cordillera Cantábrica, destaca la presencia de la especie *Tetramorium impurum*, con un comportamiento de almacenamiento de semillas de *Calluna vulgaris* similar (Cuesta-Segura, datos no publicados). Así mismo, esta especie es la hospedadora, en la zona de estudio, de una hormiga parásita muy escasa, *Teleutomyrmex schneideri* (Espadaler y Cuesta 2006, Cuesta-Segura 2012).

Los Diptera son un grupo que se captura de forma muy abundante mediante trampeo, y con menor abundancia con el vareo de la vegetación, si bien la diversidad de especies detectada es muy alta. Esto coincide con los resultados encontrados por Miller (1975) en los brezales de *Calluna vulgaris* ingleses.

La diversidad de Coleoptera en los brezales

europeos se centra en el estudio de la familia Carabidae y de unas pocas especies que se alimentan de *Calluna vulgaris*, pertenecientes a las familias Chrysomelidae y Curculionidae (Gimingham 1960, Webb 1986, 1989, 1990b, Schmidt y Melber 2004). En la Cordillera Cantábrica, la abundancia de los Coleoptera fue similar con ambos métodos de muestreo; sin embargo, un estudio posterior de algunas familias de este orden revela que los dos métodos de muestreo capturan grupos muy diferentes, al igual que Miller (1975) encontró en brezales ingleses. Así, por ejemplo, los Carabidae (ver **capítulo 3**) y los Staphylinidae (Tejero *et al.* 2007) se capturaron exclusivamente mediante trampeo. La especie más característica de los brezales europeos, el crisomélido *Lochmaea suturalis* (Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015), fue muy abundante y se capturó con ambos métodos, suponiendo casi el 70% de todos los coleópteros capturados mediante vareo (ver **capítulo 4**).

Los Araneae son un grupo muy bien representado en los brezales cantábricos, capturado con un porcentaje de abundancia similar en trampeo y en vareo, a diferencia de otros trabajos, en los que fueron más abundantes en trampas de caída (Schmidt y Melber 2004). Como ocurría con los coleópteros, este grupo tiene una marcada preferencia de hábitat para algunas familias y especies, así por ejemplo, los Lycosidae y Gnaphosidae, que viven en el suelo, se capturan exclusiva o casi exclusivamente mediante trampas de caída, mientras que grupos que tejen sus telas en la vegetación, como los Araneidae, se capturan mediante el

muestreo de vegetación (Schmidt y Melber 2004). Por este motivo, a pesar de que es un grupo de depredadores, la distribución de las especies de Araneae depende mucho de la estructura de la vegetación y de la gestión del brezal (Webb 1986, Usher 1992, Schmidt y Melber 2004, Cristofoli *et al.* 2010). En brezales ingleses, Usher (1992) cita 127 especies, mientras que en brezales alemanes Schmidt y Melber (2004) citan un total de 191 especies, lo que indica la gran diversidad que aporta este grupo en estos ecosistemas. La familia Linyphiidae es la que cuenta con el mayor número de especies en los brezales europeos (Miller 1975, Schmidt y Melber 2004).

Los Acari son un grupo muy diverso, que cuenta con un elevado número de familias, y muy frecuente en los brezales de *Calluna vulgaris* (Miller 1975), debido a que su densidad en el suelo es muy elevada, unos 115.000 individuos/m² según Schmidt y Melber (2004) para brezales alemanes. En la Cordillera Cantábrica, este grupo representó el 7,1% del total de capturas con trampas de caída, una cifra que parece baja comparada con su densidad, pero que podría explicarse debido a la baja movilidad de los individuos o a que su pequeño tamaño puede hacer más difícil el acceso a la trampa (Ausden 1996). Mediante el vareo de la vegetación, el porcentaje de captura fue el doble. Desde el punto de vista trófico, este grupo suele estar dominado por detritívoros o depredadores, y en menor proporción por fitófagos (Miller 1975, Webb 1986).

Se ha encontrado una gran diferencia entre los porcentajes de abundancia de los Hemiptera capturados mediante trampeo y

vareo, siendo en este último tipo de muestreo el grupo más abundante. Este grupo cuenta con un gran número de especies que se alimentan de *Calluna vulgaris* (Gimingham 1960, Webb 1986, 1989, 1990b). En los brezales británicos situados en las tierras altas el psílido *Strophingia ericae* es considerado el herbívoro más importante de *Calluna vulgaris* (Webb 1986), mientras que el mírido *Orthotylus ericetorum* lo es en Alemania (Schmidt y Melber 2004). En el caso de la Cordillera Cantábrica esta última especie representa casi el 80% de todos los heterópteros capturados en la vegetación (ver **capítulo 4**).

Los Thysanoptera son un grupo de pequeños insectos que generalmente se encuentran en las flores, donde se alimentan de polen (Webb 1986, 1990b). Tres especies de este grupo son abundantes en los brezales y se alimentan de *Calluna vulgaris*, planta en la que tienen una importante función polinizadora cuando existen condiciones de mucha humedad y la polinización por el viento no es efectiva (Webb 1986, 1990b). Como es lógico por su localización en la planta, los Thysanoptera fueron mucho más abundantes mediante vareo que mediante trampeo con patrones similares a los encontrados en otros brezales europeos (Miller 1975).

Los Opiliones son un grupo frecuente en los brezales de *Calluna vulgaris*, aunque no demasiado abundante, con mayores capturas en trampas de caída que sobre la vegetación, en concordancia con los resultados obtenidos por Miller (1975) en brezales británicos.

Uno de los grupos más estudiados en los brezales de *Calluna vulgaris* son los Lepidoptera, que incluyen un gran número de

especies que se alimentan de *Calluna vulgaris* (Gimingham 1960, Webb 1986, 1989, 1990b). Aproximadamente 30 especies de mariposas y 40 de microlepidópteros se alimentan ocasionalmente de *Calluna vulgaris*, aunque como monófagos sólo lo hacen 8 y 20 especies respectivamente (Webb 1986). Debido a su forma de vida, las orugas se encuentran sobre la vegetación de la que se alimentan, siendo los Lepidoptera un grupo muy influenciado por la estructura de la vegetación (Hayson y Coulson 1998). En el presente trabajo se encontró una abundancia baja de este grupo en trampeo y media en vareo.

La actividad de los Myriapoda está ligada al suelo, motivo por el que se capturaron exclusivamente mediante trampeo, tal y como ocurre en otros brezales europeos (Schmidt y Melber 2004). En los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica, los miriápodos son poco abundantes y están representados por dos grupos: Lithobiomorpha, depredadores, y Julida, detritívoros.

Los Dermaptera son un grupo que no aparece en otros brezales europeos (Delany 1956, Miller 1975) y en las zonas de estudio analizadas aparece de forma exclusiva en la zona de Vegarada.

Los Orthoptera tienen la mayor representación en la zona de Vegarada, posiblemente asociados a un mayor porcentaje de herbáceas en esa zona, ya que son su fuente de alimento principal en estos brezales (Webb 1986). En Europa este grupo tiene muchas especies con una alta preferencia por brezales, aunque no se alimentan específicamente de *Calluna vulgaris* (Delany 1956, Webb 1986, 1990b, Schirmel et al. 2010).

En las zonas estudiadas el grupo de los Dictyoptera es muy escaso al igual que en el resto de los brezales europeos (Delany 1956, Webb 1986), y se encontró de forma más abundante en Vegarada.

Dos grupos de ectoparásitos (pulgas y piojos) se capturaron exclusivamente mediante trampeo, ambos asociados a la caída accidental de los micromamíferos hospedadores en las trampas, aunque su abundancia fue muy baja. Cabe destacar que el grupo de los Siphonaptera se encontró en tres de las cuatro zonas analizadas, mientras que el grupo de los Phthiraptera fue exclusivo de Vegarada.

Los Psocoptera son un grupo de pequeños insectos que se alimenta de polen, esporas de hongos y algas que viven en la corteza de la vegetación sobre la que viven, principalmente arbustos (Chinery 2001). No se menciona este grupo en los trabajos generales sobre la fauna artrópoda en brezales de *Calluna vulgaris* (Delany 1956, Miller 1975, Webb 1986, 1990b). Sin embargo, en las zonas de estudio de la Cordillera Cantábrica se capturaron de forma relativamente abundante mediante vareo y muy baja mediante trampeo.

Los órdenes Plecoptera y Trichoptera se capturaron con ambos métodos de muestreo y aparecieron de forma esporádica, es decir, con una abundancia realmente baja, ya que se asocian a la presencia de arroyos o masas de agua (Chinery 2001), que no son frecuentes en los brezales cantábricos.

Los Strepsiptera son un grupo muy cercano a los coleópteros, pero de vida parásita y anatomía particular, con un reducido número de especies (Chinery 2001). Este grupo se

capturó con ambos métodos de muestreo, pero con una abundancia muy baja y de forma exclusiva en la zona de Vegarada.

Los Isopoda son crustáceos terrestres que necesitan vivir en ambientes húmedos, donde se alimentan de material vegetal en descomposición (Chinery 2001). Se capturaron exclusivamente mediante trampeo y sólo en la zona de Vegarada, ya que es la zona más húmeda.

Los Neuroptera fueron el único grupo capturado exclusivamente mediante el vareo de vegetación, con una abundancia muy baja en los brezales estudiados, si bien no se ha citado para los brezales europeos (Delany 1956, Miller 1975).

Los resultados encontrados en el estudio de los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica con relación a la composición de la fauna de artrópodos, indican que existe una gran variabilidad en la diversidad de grupos en función de las zonas concretas de estudio, que se diferencian principalmente a nivel de microhábitat en el seno del brezal. Así, Vegarada, que es la zona con mayor humedad, más riqueza de especies vegetales, y mayor diversidad a pequeña escala en la distribución de las manchas de *Calluna vulgaris*, alberga la mayor riqueza de grupos taxonómicos, tanto para el trampeo como para el vareo. Así mismo, esta zona se caracteriza por la presencia de grupos exclusivos o muy abundantes de artrópodos, como Araneae, Dermaptera, Isopoda y Orthoptera. Esto indica que en los planes de gestión con la finalidad de conservar la mayor diversidad de los grupos de artrópodos en los brezales de *Calluna vulgaris* es fundamental intentar preservar

la mayor variabilidad posible de manchas de estas comunidades de brezal.

2.6. BIBLIOGRAFÍA

- AEMET e IM 2011. Atlas Climático Ibérico. Temperatura del aire y precipitación (1971-2000). Mestre, A., Nunes, L. F., Sánchez, G., Direithinho, G. y García, M. A. (coords.). Agencia Estatal de Meteorología, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino del Gobierno de España e Instituto de Meteorología de Portugal, 79 pp.
- Alonso, I., Hartley, S. E. y Thurlow, M. 2001. Competition between heather and grasses on Scottish moorlands: interacting effects of nutrient enrichment and grazing regime. *Journal of Vegetation Science*, 12: 249-260.
- Anglade, J-Y. y Bigot, L. 2001. First determination of arthropod assemblages associated with *Erica arborea* L. and *Erica scoparia* L. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 324 (3): 235-243.
- Ausden, M. 1996. Invertebrates. En : Sutherland, W. J. (ed.), *Ecological Census Techniques, a handbook*. Primera edición. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 139-177.
- Ausden, M. y Drake, M. 2006. Invertebrates. En: Sutherland, W. J. (ed.), *Ecological Census Techniques, a handbook*. Segunda edición. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 214-249.
- Báldi, A. 2003. Using higher taxa as surrogates of species richness: a study based on 3700 Coleoptera, Diptera, and Acari species in Central-Hungarian reserves. *Basic and Applied Ecology*, 4: 589-593.
- Barrientos, J. A. (ed.) 2004. Curso práctico de entomología. *Manuales de la Universitat Autònoma de Barcelona*, 41. Entomología. Universitat Autònoma Barcelona, Servicio de publicaciones, Bellaterra. 947 pp.
- Biaggini, M., Consorti, R., Dapporto, L., Dellacasa, M., Paggetti, E. y Corti, C. 2007. The taxonomic level order as a possible tool for rapid assessment

- of Arthropod diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 122: 183-191.
- Chinery, M. 2001. Guía de los insectos de Europa. Tercera edición española. Ediciones Omega, Barcelona. 320 pp.
- Cristofoli, S., Mahy, G. Kekenbosch, R. y Lambeets, K. 2010. Spider communities as evaluation tools for wet heathland restoration. *Ecological Indicators*, 10: 773-780.
- Cuesta-Segura, A. D. 2012. Descubrimiento de *Pseudochelidura minor* (Steinmann, 1979) (Dermaptera: Forficulidae) en la Cordillera Cantábrica (noroeste de la Península Ibérica). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 50: 512.
- de Jong, Y., Verbeek, M., Michelsen, V., Bjørn, P., Los, W., Steeman, F., Bailly, N., Basire, C., Chylarecki, P., Stloukal, E., Hagedorn, G., Wetzel, F., Glöckler, F., Kroupa, A., Korb, G., Hoffmann, A., Häuser, C., Kohlbecker, A., Müller, A., Güntsch, A., Stoev, P. y Penev, L. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2: e4034. doi: 10.3897/BDJ.2.e4034
- Delany, M. J. 1956. The Animal Communities of Three Areas of Pioneer Heath in South-West England. *The Journal of Animal Ecology*, 25 (1): 112-126.
- Digweed, S. C., Currie, C. R., Cárcamo, H. A. y Spence J. R. 1995. Digging out the “digging-in effect” of pitfall traps: Influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles. *Pedobiologia*, 39: 561-576.
- Espadaler, X. y Cuesta, D. 2006. *Teleulomyrmex schneideri* Kutter, 1950 en España (Hymenoptera, Formicidae). *Graellsia*, 62 (2): 261-262.
- European Commission 1992. Council Directive of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora (92/43/EEC).
- Fagúndez, J. 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Annals of Botany*, 111: 151-172.
- Gardner, S. M. 1991. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography*, 18: 281-289.
- Gardner, S. M., Hartley, S. E., Davies, A., Palmer, S. C. F. 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation*, 81: 275-286.
- Ghadwick, L. 1982. In Search of Heathlands. Dobson books, Durham. 217 pp.
- Gimingham, C. H. 1960. Biological flora of the British Isles. *Calluna* Salisb. A monotypic genus. *Journal of Ecology*, 48 (2): 455-483.
- Gimingham, C. H. 1972. Ecology of Heathlands. Chapman and Hall, London. 266 pp.
- Gimingham, C. H. 1985. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 44: 12-16.
- Hayson, K. A. y Coulson, J. C. 1998. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology*, 23: 377-385.
- IUSS Working Group WRB 2006. World reference base for soil resources 2006. Word Soil Resource reports N° 103. FAO, Rome.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. F. y Van Tongeren, O. F. R. 1995. Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 299 pp.
- Kirby, P. 1992. Habitat management for invertebrates: a practical handbook. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 149 pp.
- Lewandowski, A., Noss, R. F. y Parsons, D. R. 2010. The effectiveness of surrogate taxa for the representation of biodiversity. *Conservation Biology*, 24: 1367-1377.
- Lobo, J. M. 2015. Biodiversidad entomológica Ibérica. *Revista IDE@-SEA*, 3: 1-8.
- Lövei, G. y Sunderland, K. D. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41: 231-256.
- Marcos, E., Villalón, C., Calvo, L. y Luis-Calabuig, E. 2009. Short-term effects of experimental burning on soil nutrients in the Cantabrian heathlands.

- Ecological Engineering, 35: 820-828.
- Marrs, R. H. 1993. An assessment of change in *Calluna* heathlands in Breckland, Eastern England, between 1983 and 1991. Biological Conservation, 65: 133-139.
- Miller, B. J. F. 1975. Studies of changes in the populations of invertebrates associated with cyclical processes in heathland. Tesis Doctoral. University of Aberdeen, United Kingdom. 417 pp.
- Morán-Ordóñez, A., Bugter, R., Suárez-Seoane, S., de Luis, C. y Calvo, L. 2013. Temporal changes in socio-ecological systems and their impact on ecosystem services at different governance scales: A case study of heathlands. Ecosystems, 16: 765-782.
- Ortuño, V.M. y Martínez-Pérez, F.D. 2011. Diversidad de Artrópodos en España. En: Viejo Montesinos, J. L. (ed.), Biodiversidad. Aproximación a la diversidad botánica y zoológica de España. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 2ª época, 9, pp. 235-284.
- Pekár, S. 2002. Differential effects of formaldehyde concentration and detergent on the catching efficiency of surface active arthropods by pitfall traps. Pedobiologia, 46: 539-547.
- Penas, A., García, M. E. y Herrero, L. 1995. Series de vegetación. Atlas del medio natural de la provincia de León. Instituto Tecnológico Geominero de España y Diputación de León, España. 104 pp.
- Pinder, A. C., Gillingham, P., Diaz, A. y Stillman, R. 2015. A desk review of the ecology of heather beetle. Natural England Evidence Review, nº 008. 21pp.
- Rivas-Martínez, S., Gandullo, J. M., Allue, J. L., Montero, J. L. y González, J. L. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA, Madrid.
- Rosenburgh, A. y Marrs, R. 2010. The Heather Beetle: a review. Report to the Heather Trust. 22 pp.
- Rosser, N. y Eggleton, P. 2012. Can higher taxa be used as a surrogate for species-level data in biodiversity surveys of litter/soil insects? Journal of Insect Conservation, 16: 87-92.
- Schirmel, J., Blindow, I. y Fartmann, T. 2010. The importance of habitat mosaics for Orthoptera (Caelifera and Ensifera) in dry heathlands. European Journal of Entomology, 107 (1): 129-132.
- Schmidt, L. y Melber, A. 2004. Einfluss des Heidemanagements auf die Wirbellosenfauna in Sand- und Moorheiden Nordwestdeutschlands. NNA-Berichte, 17(2): 145-164.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. 117 pp.
- Southwood, T. R. E. y Henderson, P. A. 2000. Ecological Methods, 3rd edition. Blackwell Science, Oxford.
- Symes, N. C. y Day, J. 2003. A practical guide to the restoration and management of lowland heathland. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 307 pp.
- Tejero, S., Taboada, A., Calvo, L., Cuesta, D. y Salgado, J. M. 2007. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) in *Calluna vulgaris* heathlands in NW Spain: a first survey. En: Maren, I. E. y Nilsen, L. S. (eds.), Workshop, Excursion and Symposium Guides. 10th European Heathland Workshop, Bergen, Noruega, pp 160.
- Ter Braak, C. J. F. y Smilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, New York, USA.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H., Moore, D. M., Walters, S. M. y Webb, D. A. 1964-1980. Flora Europea. Cambridge University Press, Cambridge.
- Usher, M. B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. Biodiversity Conservation, 1: 63-79.
- Watt, A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. Journal of Ecology, 43: 490-506.
- Webb, N. R. 1986. Heathlands. Collins, London. 223pp.
- Webb, N. R. 1989. The invertebrates of heather and heathland. Botanical Journal of the Linnean Society, 101: 307-312.

- Webb, N. R. 1990a. Changes on the heathlands of Dorset, England, between 1978 and 1987. *Biological Conservation*, 51: 273-286.
- Webb, N. R. 1990b. Insects associated with heather. En: Jones, A. W. (ed.), *Year Book of the Heather Society* 1990. The Heather Society, UK, pp. 14-24.
- Webb, N. R. 1994. Habitat fragmentation and heathland species: Supplementary report. *English Nature Research Reports*, 95. English Nature, Dorset. 26 pp.
- Webb, N. R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 35: 987-990.
- Webb, N. R. y Haskins, L. E. 1980. An ecological survey of heathlands in the Poole Basin, Dorset, England, in 1978. *Biological Conservation*, 17: 281-296.
- Wessel, W., Tietema, A., Beier, C., Emmett, B. A., Peñuelas, J. y Riis-Nielsen, T. 2004. A qualitative ecosystem assessment for different shrublands in Western Europe under impact of climate change. *Ecosystems*, 7: 662-671.
- Williams, P. H. y Gaston, K. J. 1994. Measuring more of biodiversity: Can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation*, 67: 211-217.
- Woodcock, B. A. 2005. Pitfall trapping in ecological studies. En: Leather, S. (ed.), *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Blackwell Science Ltd, pp. 37-57.

3

Capítulo 3. Estudio preliminar de la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) y la estructura de la comunidad vegetal en brezales dominados por *Calluna vulgaris* en el noroeste de España

Este capítulo es la traducción al castellano del artículo*:

Cuesta, D., Taboada, A., Calvo, L. y Salgado, J. M. 2006. A preliminary investigation of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages and vegetation community structure in *Calluna vulgaris* heathlands in NW Spain. *Entomologica Fennica*, 17: 241-252.

* Se han actualizado tres citas que aparecían como "Taboada *et al.* datos no publicados" a "Taboada *et al.* 2008"

3.1. RESUMEN

Se presentan los resultados de la primera investigación sobre carábidos en brezales dominados por *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica, noroeste de España. Se seleccionaron cuatro zonas de brezal y se capturaron los carábidos durante julio y agosto de 2004 colocando al azar 48 trampas de caída por zona (192 trampas en total). La comunidad de carábidos de estos brezales maduros se caracterizó mayoritariamente por especies generalistas, de hábitats abiertos, braquípteras y de tamaño medio. Se capturaron, además, varias especies endémicas. Las especies dominantes fueron las mismas para las cuatro zonas de brezal, siendo las diferencias en el número total de especies debidas a las especies capturadas con menor número de individuos. Las diferencias en la composición de la comunidad de carábidos entre zonas de brezal indican que hay que tener cuidado cuando se seleccionen *a priori* réplicas de brezal para futuras investigaciones. Los resultados de este estudio son principalmente exploratorios, y evidencian la existencia de una comunidad de carábidos característica para estos brezales maduros, diferente de la de otros ecosistemas de matorral de la misma área. La conservación de los brezales en estado maduro posiblemente requiere la aplicación de prácticas de gestión para evitar su evolución natural a la fase degenerativa y la posible desaparición de las especies de carábidos adaptadas.

3.2. INTRODUCCIÓN

Los brezales dominados por *Calluna vulgaris* son reconocidos como una prioridad de conservación por la Directiva de la Unión Europea sobre Hábitats y Especies (European Commission 1992). Este hecho ha contribuido a un aumento en el número de estudios de investigación centrados en la conservación de este tipo de hábitats. En la Cordillera Cantábrica, noroeste de España, los brezales de *Calluna vulgaris* son una comunidad vegetal escasa pero característica, que representa la localización más al sur de este tipo de brezales en Europa. Históricamente, los brezales de esta zona han sido sometidos a prácticas tradicionales de gestión como el aprovechamiento para ganado (ovejas, cabras, vacas y caballos) en sistemas pastorales

trashumantes. De forma similar a los brezales del oeste de Europa, en la Cordillera Cantábrica la quema y la corta se utilizaron regularmente para la obtención de pastos, contribuyendo a mantener e incrementar la extensión de las comunidades de brezal (Aerts y Heil 1993, Webb 1998). Sin embargo, durante las últimas décadas la gestión tradicional de los brezales ha ido desapareciendo debido a cambios en las prácticas agrícolas y a presiones socio-económicas, causando la desaparición progresiva de estas comunidades (Bobbink 1991, Marrs 1993, Pitcairn *et al.* 1995). En consecuencia, actualmente los brezales dominados por *Calluna vulgaris* y otras especies de ericáceas de bajo porte como *Erica tetralix* son escasas en la Cordillera Cantábrica (Calvo *et al.* 2002). Es más, como resultado de la falta de gestión, las áreas

de brezal presentes en la zona evolucionan desde un estado maduro a uno degenerativo, probablemente afectando a su capacidad de regeneración al ser sometidas a nuevas perturbaciones (Mohamed y Gimingham 1970, Berdowski y Siepel 1988).

En general, los brezales de *Calluna vulgaris* representan un paisaje seminatural o antrópico (Usher 1992) constituido por un mosaico de plantas en diferente fase de crecimiento, cada una de ellas asociada a comunidades específicas de insectos (Gimingham 1985, Gardner 1991). La diversidad de insectos de los brezales es inusualmente elevada (Kirby 1992, Usher 1992) y depende de las prácticas de gestión tradicional que contribuyen a la creación a pequeña escala de mosaicos de parcelas de *Calluna vulgaris* de diferente edad y estructura, que maximizan la diversidad de insectos, especialmente en el caso de la fauna de carábidos (Usher 1992, Usher y Thompson 1993, Gardner *et al.* 1997).

De hecho, la mayoría de los brezales europeos, tanto secos como húmedos, se caracterizan por presentar una diversidad de carábidos elevada y característica (por ejemplo, Webb 1986, Gardner 1991, Usher 1992, Van Essen 1994, Gardner *et al.* 1997).

Los carábidos son considerados como buenos indicadores de la alteración del hábitat causada por la gestión y los cambios en el uso del suelo (Rainio y Niemelä 2003, Purtauf *et al.* 2004, Vanbergen *et al.* 2005). Sin embargo, mientras que contamos con información detallada sobre la respuesta de los carábidos a la gestión de bosques y prados (por ejemplo, Koivula 2002, du Bus de Warnaffe y Lebrun 2004, Haysom *et al.* 2004,

Grandchamp *et al.* 2005, Latty *et al.* 2006, Pihlaja *et al.* 2006, Taboada *et al.* 2006), se conoce muy poco sobre sus respuestas a la gestión de los brezales (Usher 1992, McFerran *et al.* 1995, Telfer y Eversham 1996, Gardner *et al.* 1997). En este sentido, la falta de información es especialmente marcada en el caso de los efectos sobre los carábidos de los cambios recientes en las prácticas de gestión tradicional de los brezales y de la aparición de nuevas perturbaciones, como el aumento en las deposiciones de nitrógeno atmosférico. Este es el caso de los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos.

En este trabajo se investiga la composición de la fauna de carábidos de finales de verano de los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica, noroeste de España, donde este tipo de paisaje está amenazado por la falta de gestión. Existen varios estudios faunísticos y ecológicos de carábidos desarrollados en diferentes comunidades arbustivas (es decir, especies de *Erica*, *Daboecia* y *Ulex*) de la misma área (Vázquez 1990, Gutiérrez y Menéndez 1997, Gutiérrez *et al.* 2004, Peláez 2004). Pero este estudio exploratorio es el primer trabajo específico sobre carábidos en brezales dominados por *Calluna vulgaris* de la Península Ibérica, considerada una de las áreas más ricas tanto en número total de especies como en endemismos de carábidos de Europa (Serrano 2003). Las dos principales limitaciones de este estudio preliminar fueron la configuración espacial específica de los brezales en el área de estudio (es decir, con fragmentos de pequeño tamaño y distribución irregular) y el corto periodo de actividad de los carábidos (principalmente limitado a junio-

septiembre, el periodo libre de nieve) en estas zonas de alta montaña.

El objetivo de este trabajo es determinar si existe una comunidad de carábidos característica de este tipo de brezales. También se pretende evaluar si existe variabilidad en la composición de la comunidad de carábidos entre ecosistemas de brezal maduro *a priori* similares (es decir, que pertenecen a la misma fase de crecimiento) y si esta variabilidad está relacionada con las características de la vegetación de cada ecosistema. Las características de la vegetación (diversidad, cobertura y estructura), referidas tanto al estrato arbóreo como al sotobosque, influyen en la composición de la comunidad de carábidos de otros ecosistemas estudiados (por ejemplo, Gardner 1991, Gardner *et al.* 1997, Ings y Hartley 1999, Jukes *et al.* 2001, Latty *et al.* 2006, Taboada *et al.* 2008). Sin embargo, todavía no existe un consenso general sobre la escala y la extensión de los efectos de la vegetación en la fauna de carábidos (ver por ejemplo, Koricheva *et al.* 2000, Brose 2003, Koivula *et al.* 2003, Thomas *et al.* 2006). Además, estos efectos pueden ser indirectos y mediados por cambios en las condiciones ambientales (por ejemplo, humedad, luz, temperatura), y pueden afectar de forma diferente a cada especie de carábido (Thomas *et al.* 2006).

3.3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.3.1. Área de estudio

El área de estudio está situada en la Cordillera Cantábrica, León, noroeste de España, donde los brezales de *Calluna vulgaris*

son escasos y de distribución irregular. Desde el punto de vista climático, esta área pertenece a la Región Eurosiberiana (Rivas-Martínez *et al.* 1987) caracterizada por la ausencia de un periodo seco en la estación cálida, el verano, o por presentar un periodo seco de menos de dos meses. Esta área normalmente presenta nieve tardía que permanece hasta finales de mayo. La media anual de precipitación es 1319,5 mm y la media anual de temperatura es 5,5 °C. Los suelos son de tipo podsol, aunque la geología subyacente es diferente.

En esta área, se seleccionaron cuatro zonas de brezal dominado por *Calluna vulgaris* (2-4 ha) (es decir, cuatro réplicas independientes de brezal). Estos brezales pertenecen a la comunidad *Luzulo henriquesii-Betuleto celtibericae* (Penas *et al.* 1995), y están separados al menos 2,5 km: San Isidro (zona SI, 30TUN 3082 47694, 1620 m s.n.m.), Riopinos I (zona RP I, 30TUN 3035 47687, 1660 m), Riopinos II (zona RP II, 30TUN 3007 47685, 1560 m) y Vegarada (zona VG, 30TUN 2982 47682, 1560 m). Se consideraron estas zonas como brezales maduros (*sensu* Watt 1955) ya que no existe registro de prácticas de quema o corta durante los últimos 40 años. La zona SI es un área llana de matorral continuo, con exposición norte, expuesta al viento y cercana a un prado pastado por ganado. La zona RP I está caracterizada por un brezal discontinuo con alto porcentaje de suelo descubierto y exposición norte, con pendiente acusada. La zona RP II está rodeada por un área arbustiva de *Genista* en el límite superior y por un prado pastado por ganado con un arroyo temporal en el límite inferior. La zona RP II tiene exposición norte y está expuesta al viento, pero con

una pendiente menos marcada. La zona VG es el brezal más pequeño, representado por un mosaico de *Calluna vulgaris* y *Vaccinium myrtillus* y pequeñas zonas de pasto, localizado cerca de un área arbustiva de *Genista* y entre dos arroyos permanentes. La zona VG tiene exposición sur y está expuesta al viento, con ligera pendiente.

3.3.2. Métodos de muestreo

Para la captura de los carábidos se utilizaron trampas de caída (*"pitfall traps"*) de plástico (88 mm profundidad, 65 mm diámetro), parcialmente llenas con alcohol al 35% y detergente, y cubiertas por tejadillos de 11 x 11 cm. Se considera que el alcohol al 35% no tiene efectos relevantes como repelente/atrayente de carábidos, ya que sólo altas concentraciones (es decir, 70%) pueden tener un efecto atrayente general sobre los insectos (Woodcock 2005). El objetivo de añadir unas pocas gotas de detergente en las trampas de caída es reducir la tensión superficial, e incrementar la eficiencia de la trampa (Woodcock 2005). De acuerdo con Pekár (2002), el detergente, tal y como se utiliza en este trabajo, no tiene efectos repelentes/atrayentes sobre la fauna de carábidos (ver también Woodcock 2005). De hecho, varios estudios previos sobre carábidos añaden detergente al líquido conservante en las trampas de caída (por ejemplo, Koivula *et al.* 2002, Taboada *et al.* 2004).

Se colocaron aleatoriamente 48 trampas por zona y 192 trampas en total. La distancia media entre trampas fue de siete metros debido al pequeño tamaño y a la distribución irregular de las zonas de estudio. Sin embargo,

se considera que distancias entre puntos de trampeo menores de 25 m implican que cada trampa no puede ser considerada una unidad de muestreo independiente (Digweed *et al.* 1995). Las capturas de carábidos se recogieron cada 15 días durante julio y agosto de 2004, se identificaron usando las claves habituales (Jeannel 1941-1942, Lindroth 1974, Trautner y Geigenmüller 1987, Ortuño y Marcos 2003) y se siguió la nomenclatura de Serrano (2003).

El muestreo de vegetación se llevó a cabo en julio de 2004. Se establecieron cuatro parcelas experimentales (10 x 20 m) en las zonas SI, RP I y RP II. Se dispusieron dos parcelas experimentales (10 x 20 m) en la zona VG, debido a la pequeña extensión del brezal de *Calluna vulgaris* en esta zona. En cada parcela, se establecieron diez unidades de muestreo de vegetación de 1 m² de forma aleatoria. En total, contamos con 40 unidades de muestreo en las zonas SI, RP I y RP II, mientras que con 20 unidades de muestreo en la zona VG. En cada unidad de muestreo se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie de planta vascular y de suelo descubierto. Los valores de cobertura de cada especie de planta vascular se utilizaron para determinar la cobertura de las formas de vida: especies leñosas, herbáceas perennes y herbáceas anuales. La nomenclatura de las plantas se estableció de acuerdo a Tutin *et al.* (1964-1980).

3.3.3. Análisis de datos

Las capturas de las trampas de caída reflejan la actividad-densidad de los carábidos, es decir, tanto el comportamiento de desplazamiento como la abundancia de cada

especie (por ejemplo, Thomas *et al.* 1998, 2006). En este trabajo, nos referiremos a dicha actividad-densidad como abundancia o número de individuos. Inicialmente, se agruparon los datos de abundancia de los carábidos de cada zona y para el periodo de trampeo completo, y las especies fueron clasificadas de acuerdo a la literatura como especies especialistas forestales, generalistas o de hábitats abiertos (Tabla 3.1). Las especies de carábidos también se agruparon de acuerdo a sus características morfológicas: tamaño corporal (rangos: 0-4,9; 5-9,9; 10-14,9; 15-19,9 y >20 mm) y alas (b = braquípteras, micrópteras o sin alas (es decir, incapaces de volar); m = macrópteras; D = dimórficas) (Tabla 3.1). Se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs) de una vía para detectar diferencias significativas en cuanto a la asociación de hábitat de los carábidos (especies especialistas forestales, generalistas y de hábitats abiertos) y la morfología alar (sin alas, macrópteros y dimórficos) entre las cuatro zonas de brezal. Se realizó la prueba *post hoc* de Scheffe para determinar la significación estadística de las diferencias. Los análisis se llevaron a cabo usando el software estadístico 'Statistical Program for the Social Sciences' versión 11.5 (SPSS Inc. 1989-2002).

Se realizó un análisis de correspondencias corregidas o sin tendencias ['*Detrended Correspondence Analysis*' (DCA)] como técnica multivariante para correlacionar las especies de carábidos y las zonas de brezal (Jongman *et al.* 1995) usando el programa estadístico R (R Development Core Team 2005). Así mismo, se llevó a cabo un análisis de correspondencias canónicas ['*Canonical Correspondence Analysis*' (CCA)] para detectar

las principales relaciones entre los carábidos y las características ambientales (CANOCO, Ter Braak 1987, Ter Braak y Smilauer 1998). Las variables ambientales usadas en el CCA fueron: cobertura de *Calluna vulgaris* (Cavu), *Erica tetralix* (Erte), *Vaccinium myrtillus* (Vamy), herbáceas anuales (HeAn), herbáceas perennes (HePe), suelo descubierto (SuDe), y riqueza total de especies vegetales (Riqu). Se aplicó la prueba de Monte Carlo para estimar la significación estadística del CCA.

Ambos análisis multivariantes asumen una respuesta unimodal de las abundancias de carábidos a su entorno (Ter Braak y Smilauer 1998). Los datos de abundancia de carábidos fueron transformados mediante $\ln(x+1)$ para los análisis de ordenación y ordenación canónica para dar menos peso a las especies dominantes (Jongman *et al.* 1995). Todas las especies de carábidos se incluyeron en estos análisis. Así mismo, los datos de cobertura de vegetación fueron transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de $(x/100)$ para los análisis de ordenación canónica.

Los datos de carábidos y vegetación se utilizaron para determinar la diversidad (H' = Índice de Shannon; Shannon y Weaver 1949) y sus dos componentes: riqueza (S = número de especies) y uniformidad ($J' = H'/H'_{\max}$). Las coberturas de las formas de vida (especies leñosas, herbáceas anuales y perennes), *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* y suelo descubierto se analizaron mediante un ANOVA de una vía para determinar las diferencias entre zonas. Los datos de cobertura de vegetación y suelo se transformaron con el arcoseno de la raíz cuadrada de $(x/100)$ antes de su inclusión en los análisis. Así mismo, los

parámetros estructurales (diversidad, riqueza y uniformidad) se analizaron usando un ANOVA de una vía para detectar las diferencias entre zonas de brezal. Se realizó la prueba *post hoc* de Scheffe para determinar la significación estadística de las diferencias. Los análisis se llevaron a cabo usando el software estadístico 'Statistical Program for the Social Sciences' versión 11.5 (SPSS Inc. 1989-2002).

3.4. RESULTADOS

Se capturó un total de 788 ejemplares de carábidos pertenecientes a 34 especies (Tabla 3.1). En la zona RP I se obtuvo la abundancia más alta (329 individuos), principalmente debido a *Calathus asturiensis* (233 individuos), mientras que la zona SI presentó la más baja (98 individuos). La riqueza de especies fue similar en las zonas SI, RP I y VG (15, 17 y 18 especies, respectivamente), y más alta que en la zona RP II (9 especies). La zona VG se caracterizó por el valor de diversidad más alto (índice de diversidad = 3,26) debido a los valores más altos tanto para la riqueza de especies como para la uniformidad (18 y 0,78 respectivamente). Por otro lado, la zona RP I se caracterizó por el valor de diversidad más bajo (índice de diversidad = 1,75) principalmente debido a un bajo valor de uniformidad (0,43), indicando la alta dominancia de *Calathus asturiensis*.

De acuerdo con la preferencia de hábitat de las especies capturadas, la comunidad de carábidos de las zonas de brezal principalmente consistió en especies generalistas (44,1% de las especies) y especies especialistas de hábitats abiertos (41,2%), aunque no de forma

estadísticamente significativa ($F_{(2, 9)}=3,48$; $p=0,08$). Las especies generalistas incluyeron especies pertenecientes a todos los rangos de tamaño (Fig. 3.1a) y principalmente especies braquípteras (es decir, dominantes tanto en número de especies como de individuos, Fig. 3.1b). Las especies especialistas de hábitats abiertos estuvieron principalmente representadas por especies de tamaño medio (es decir, mayoritarias tanto en número de especies como de individuos, Fig. 3.1a) y por un alto número de individuos dimórficos debido a *Calathus asturiensis* (Fig. 3.1b). Las especies especialistas forestales estuvieron principalmente representadas por especies de tamaño medio y sin alas (Fig. 3.1a-b). La comunidad de carábidos de los brezales de *Calluna vulgaris* se caracterizó (con diferencias estadísticamente significativas) por un mayor número de especies braquípteras ($F_{(2, 9)}=6,20$; $p=0,02$) que de especies pertenecientes a las otras dos morfologías alares consideradas (Fig. 3.1c-d). En la zona RP I se capturó un alto número de individuos dimórficos debido a *Calathus asturiensis* (Fig. 3.1d).

Las especies más abundantes capturadas en las cuatro zonas de brezal fueron: *Calathus asturiensis* (301 individuos, 38,2% del total de capturas), *Cryobius cantabricus* (227 individuos, 28,8%), *Carabus macrocephalus* (43 individuos, 5,5%) y *Synuchus vivalis* (42 individuos, 5,3%). Las especies endémicas *Calathus asturiensis*, *Cryobius cantabricus*, *Nebria asturiensis* y *Pterostichus cantaber*, que tienen una distribución geográfica restringida a esta Cordillera representaron el 70% (554 individuos) del total de capturas (Tabla 3.1).

Las principales diferencias entre zonas de

Tabla 3.1. Carábidos capturados en las cuatro zonas de brezal mediante trampeo. Tamaño = rango de tamaño corporal de los carábidos en mm. Alas (AL) = morfología alar (b = braquíptero, micróptero o sin alas, es decir, incapaz de volar; m = macróptero; D = dimórfico). Hábitat (H) = hábitat asociado a las especies (F= especies especialistas forestales, G = especies generalistas, y A = especies de hábitats abiertos). Literatura usada: Jeannel (1941-1942), Lindroth (1974), Vázquez (1990), Campos (2003), Ortuño y Marcos (2003) y Peláez (2004). Se indican también los parámetros estructurales de los carábidos.

Familia CARABIDAE	Tamaño	AL	H	Zonas de brezal				TOTAL
				SI	RP I	RP II	VG	
<i>Amara (Amara) famelica</i> Zimmermann, 1832	6,6-9,0	m	A				3	3
<i>Bembidion (Bembidion) crassicornis</i> Putzeys, 1878	2,5-3,0	b	A				5	5
<i>Bembidion (Nepha) ibericum</i> La Brûlerie, 1868	3,0-4,0	m	A		1			1
<i>Bembidion (Metallina) lampros</i> (Herbst, 1784)	2,5-4,0	D	G	1		2	14	17
<i>Bradycellus (Bradycellus) verbasci</i> (Duftschmid, 1812)	3,5-4,0	m	G	5	6	2		13
<i>Calathus (Neocalathus) asturiensis</i> Vuillefroy, 1866	8,0-12,0	D	A	21	233	44	3	301
<i>Calathus (Calathus) fuscipes graecus</i> Dejean, 1831	10,0-15,0	b	G				1	1
<i>Calathus (Neocalathus) melanocephalus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	6,0-8,0	D	A	2				2
<i>Calathus (Calathus) uniseriatus</i> Vuillefroy, 1866	9,5-13,0	b	A	1	17			18
<i>Carabus (Oreocarabus) amplipennis getschmanni</i> Lapouge, 1924	18,0-22,0	b	G		1		12	13
<i>Carabus (Eucarabus) deyrollei</i> Gory, 1839	14,0-18,0	b	G		2		1	3
<i>Carabus (Chrysocarabus) lineatus lineatus</i> Dejean, 1826	24,0-32,0	b	G			3	3	6
<i>Carabus (Mesocarabus) macrocephalus macrocephalus</i> Dejean, 1826	25,0-30,0	b	G	1	2	9	31	43
<i>Cicindela (Cicindela) campestris campestris</i> Linnaeus, 1758	12,0-15,0	m	A		1			1
<i>Cicindela (Cicindela) sylvatica reiseri</i> Mandl, 1970	15,0-19,0	m	G		1			1
<i>Cryobius cantabricus cantabricus</i> (Schaufuss, 1862)	7,5-8,0	b	F	53	26	91	57	227
<i>Cymindis (Cymindis) coadunata kricheldorffi</i> Puel, 1935	8,0-10,0	b	A				1	1
<i>Cymindis (Cymindis) humeralis</i> (Geoffroy, 1785)	8,0-11,0	b	A		2			2
<i>Harpalus (Tysiharpalus) bonvouloiri</i> Vuillefroy, 1866	11,0-11,5	m	G				1	1
<i>Harpalus (Harpalus) latus</i> (Linnaeus, 1758)	8,0-11,0	m	G				1	1
<i>Harpalus (Harpalus) rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	8,0-10,0	m	A	1				1
<i>Harpalus (Harpalus) rufipalpis rufipalpis</i> Sturm, 1818	7,0-9,0	m	A		2			2
<i>Laemostenus (Pristonychus) terricola terricola</i> (Herbst, 1783)	10,0-18,0	b	G		2			2
<i>Leistus (Leistus) nitidus</i> (Duftschmid, 1812)	7,5-9,0	b	F	1				1
<i>Licinus (Licinus) aequatus angustus</i> Chevrolat, 1840	11,0-14,0	b	G				2	2
<i>Nebria (Nebria) asturiensis</i> Bruneau de Miré, 1964	10,5-13,5	b	F	1	3			4
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	5,0-5,5	D	F	5		16	13	34
<i>Olisthopus fuscatus</i> Dejean, 1828	5,0-7,0	b	A	2				2
<i>Poecilus (Poecilus) versicolor</i> (Sturm, 1824)	11,0-13,0	m	A				10	10
<i>Pterostichus (Oreophilus) cantaber</i> (Chaudoir, 1868)	13,0-16,0	b	F	1	3		18	22
<i>Synuchus vivalis vivalis</i> (Illiger, 1798)	7,0-9,0	m	G	1	24	2	15	42
<i>Trechus (Trechus) fulvus fulvus</i> Dejean, 1831	4,8-5,8	b	G			1		1
<i>Trechus (Trechus) quadristriatus</i> (Schränk, 1781)	3,2-4,0	m	G	2				2
<i>Zabrus (Iberoabrus) consanguineus</i> Chevrolat, 1865	13,5-15,5	b	A		3			3
Número de individuos				98	329	170	191	788
Número de especies				15	17	9	18	34
Especies exclusivas				5	7	1	8	21
Uniformidad				0,58	0,43	0,60	0,78	
Índice de diversidad				2,28	1,75	1,91	3,26

Figura 3.1. Relación entre las características morfológicas de los carábidos - tamaño corporal (rangos: 0-4,9; 5-9,9; 10-14,9; 15-19,9 y >20 mm) y morfología alar (b = braquíptero, micróptero o sin alas, es decir, incapaz de volar; m = macróptero; D = dimórfico) - con el hábitat asociado a las especies (F = especies especialistas forestales, G = especies generalistas y A = especies de hábitats abiertos) y las cuatro zonas de brezal (SI, RP I, RP II, VG). El número de individuos se indica sobre cada columna.

brezal se debieron a la captura de especies raras: 21 especies (62% del total de capturas) se capturaron exclusivamente en una zona de brezal (Tabla 3.1). La zona VG mostró el número más alto de especies exclusivas (8 especies) y la zona RP II el más bajo (sólo una especie, *Trechus fulvus*). Los resultados obtenidos con el DCA indicaron que la composición de la comunidad de carábidos de las zonas RP I y VG se diferenció claramente de las otras dos zonas de brezal (Fig. 3.2) debido a la captura de varias especies escasas y exclusivas. La zona VG se caracterizó por especies abundantes como *Carabus lineatus*, *Carabus macrocephalus*,

Carabus amplipennis, *Bembidion lampros*, *Poecilus versicolor* y *Pterostichus cantaber* y por varias especies raras como se refleja en la parte positiva del Eje I (Fig. 3.2). La zona RP I presentó especies abundantes como *Bradycellus verbasci*, *Calathus uniseriatus*, y varias especies raras como se refleja en la parte negativa del Eje I (Fig. 3.2).

Con respecto a las características de la vegetación, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las zonas de estudio en cuanto a la cobertura total de especies leñosas ($F_{(3, 72)} = 43,88$; $p < 0,05$) (Tabla 3.2). Sin embargo, en términos de las especies

Figura 3.2. Análisis de correspondencias corregidas o sin tendencias [*Detrended Correspondence Analysis*] (DCA) (valores de los ejes y longitud: 0,44 y 2,09 SD (Desviación Estándar) para el eje I; 0,07 y 0,73 SD para el eje II; 0,09 y 0,79 SD para el eje III; y 0,10 y 0,82 SD para el eje IV, respectivamente) para las especies de carábidos y zonas de brezal (SI, RP I, RP II, VG). Los nombres de las especies de carábidos son combinación de 4 (nombre genérico) más 4 (nombre específico) letras. Por ejemplo, Cala astu = *Calathus asturiensis*.

arbustivas individuales, no hubo diferencias significativas entre zonas en la cobertura de la especie dominante y característica de estos brezales, *Calluna vulgaris* (Tabla 3.2). *Vaccinium myrtillus* fue otra especie leñosa que apareció en el conjunto de las cuatro zonas y presentó el mayor valor de cobertura en la zona VG (Tabla 3.2).

Por otro lado, hubo diferencias significativas entre las zonas tanto en herbáceas perennes ($F_{(3, 72)}=104,36$; $p<0,05$) como en anuales ($F_{(3, 72)}=3,22$; $p=0,044$). Varias especies herbáceas graminoides perennes presentaron altos valores de cobertura como *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* y *Juncus squarrosus*

(Tabla 3.2). En general, en la zona VG se obtuvieron los valores más altos para las tres formas de vida (leñosas, herbáceas perennes y herbáceas anuales), mientras que en la zona RP I se obtuvieron los más bajos (Tabla 3.2).

Los parámetros estructurales de vegetación mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las zonas de brezal tanto en diversidad ($F_{(3, 72)}=68,57$, $p<0,05$) como en riqueza de especies ($F_{(3, 72)}=57,28$, $p<0,05$), con la zona VG presentando los valores más altos para ambos parámetros y la zona RP I los más bajos (Tabla 3.2). En términos de uniformidad, la zona RP I obtuvo los valores más bajos debido a la dominancia de *Calluna*

Tabla 3.2. Características de la vegetación de las cuatro zonas de brezal. Media ($\pm$ Desviación Estándar) del porcentaje de cobertura de las especies arbustivas y herbáceas más abundantes, suelo descubierto, y leñosas, herbáceas anuales y perennes. Se indican también los parámetros estructurales de vegetación.

	Zonas de brezal			
	SI	RP I	RP II	VG
Especies arbustivas:				
<i>Calluna vulgaris</i>	65,7 $\pm$ 4,1	67,9 $\pm$ 5,0	67,0 $\pm$ 5,5	70,5 $\pm$ 1,4
<i>Chamaespartium tridentatum</i>	0,2 $\pm$ 0,31	-	-	-
<i>Cytisus oromediterraneus</i>	0,3 $\pm$ 0,4	-	-	2,0 $\pm$ 2,8
<i>Erica australis</i>	-	5,5 $\pm$ 8,3	0,1 $\pm$ 0,3	-
<i>Erica tetralix</i>	24,1 $\pm$ 16,2	0,2 $\pm$ 0,5	36,0 $\pm$ 18,2	-
<i>Juniperus communis</i>	-	-	-	0,3 $\pm$ 0,3
<i>Ulex minor</i>	-	-	1,5 $\pm$ 3,0	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14,6 $\pm$ 5,3	2,7 $\pm$ 3,2	2,2 $\pm$ 1,1	47,0 $\pm$ 0,0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4,4 $\pm$ 6,1	-	-	-
<i>Polygala microphylla</i>	0,2 $\pm$ 0,4	-	0,02 $\pm$ 0,05	0,3 $\pm$ 0,3
Especies herbáceas:				
<i>Carex muricata</i>	1,1 $\pm$ 1,3	-	0,2 $\pm$ 0,3	-
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2,6 $\pm$ 0,8	0,6 $\pm$ 1,2	0,9 $\pm$ 0,9	2,9 $\pm$ 0,9
<i>Festuca rubra</i>	0,7 $\pm$ 1,1	0,5 $\pm$ 0,6	-	2,4 $\pm$ 2,0
<i>Hieracium pilosella</i>	0,1 $\pm$ 0,2	-	-	5,0 $\pm$ 2,1
<i>Jasione montana</i>	0,5 $\pm$ 0,9	-	-	1,4 $\pm$ 1,3
<i>Juncus squarrosus</i>	2,9 $\pm$ 3,2	0,3 $\pm$ 0,5	2,2 $\pm$ 2,9	-
<i>Nardus stricta</i>	5,1 $\pm$ 0,9	-	5,9 $\pm$ 4,4	2,0 $\pm$ 1,6
<i>Potentilla erecta</i>	1,3 $\pm$ 1,2	-	1,3 $\pm$ 2,0	7,3 $\pm$ 0,4
Leñosas	109,5 $\pm$ 13,9	75,1 $\pm$ 1,9	106,8 $\pm$ 12,3	116,5 $\pm$ 16,3
Herbáceas anuales	0,5 $\pm$ 0,9	-	-	6,5 $\pm$ 0,9
Herbáceas perennes	17,1 $\pm$ 4,7	1,3 $\pm$ 2,3	10,6 $\pm$ 8,5	41,2 $\pm$ 26,3
Suelo descubierto	51,2 $\pm$ 5,4	60,2 $\pm$ 3,4	38,9 $\pm$ 5,6	21,2 $\pm$ 8,8
Parámetros estructurales:				
Diversidad gamma	2,3	0,8	1,7	2,8
Riqueza de especies	23	7	15	26
Uniformidad	0,5	0,3	0,5	0,6

vulgaris (Tabla 3.2).

La ordenación de las especies de carábidos, características ambientales y zonas de brezal fue definida por los dos primeros ejes del CCA (Fig. 3.3). Los valores de los ejes I y II fueron 0,44 y 0,31, respectivamente. Ter Braak (1987) consideró que valores de los ejes cercanos a 0,3 son valores normales para estudios ecológicos. Las cuatro zonas de brezal se diferenciaron por las variables ambientales

incluidas en el CCA (Fig. 3.3). Por ejemplo, la zona VG se asoció con las mismas especies de carábidos que en el DCA (Fig. 3.2) y se correlacionó con la mayor riqueza de especies de plantas y con los valores de cobertura más altos para herbáceas perennes, herbáceas anuales, *Vaccinium myrtillus* y *Calluna vulgaris*. Por otro lado, la zona RP I, localizada en la parte negativa del eje I, se asoció con una alta cobertura de suelo descubierto y con

Figura 3.3. Análisis de correspondencias canónicas [*Canonical Correspondence Analysis*] (CCA) (valores para el eje I: 0,44 y para el eje II: 0,31; prueba de Monte Carlo: $F < 0,01$, $p > 0,05$) para las especies de carábidos, variables ambientales (flechas) y zonas de brezal (SI, RP I, RP II, VG). Variables ambientales: cobertura de *Calluna vulgaris* (Cavu), *Erica tetralix* (Erte), *Vaccinium myrtillus* (Vamy), herbáceas anuales (HeAn), herbáceas perennes (HePe) y suelo descubierto (SuDe), y riqueza de vegetación (Riqu). Los nombres de las especies de carábidos son combinación de 4 más 4 letras.

valores bajos de riqueza de plantas. Las zonas SI y RP II se asociaron principalmente con una alta cobertura de *Erica tetralix*. En cuanto a la asociación entre la fauna de carábidos y

las variables ambientales, varias especies de carábidos se relacionaron con una o muy pocas variables ambientales incluidas en el CCA. Por ejemplo, *Calathus asturiensis* y *Nebria*

asturiensis se asociaron a una alta cobertura de suelo descubierto (Fig. 3.3).

3.5. DISCUSIÓN

Los brezales maduros de *Calluna vulgaris* estudiados presentaron una fauna de carábidos de finales de verano característica, en comparación con otras comunidades arbustivas de la Cordillera Cantábrica (Vázquez 1990, Gutiérrez y Menéndez 1997, Gutiérrez *et al.* 2004, Peláez 2004). La comunidad de carábidos de estos brezales se caracterizó principalmente por especies especialistas de hábitats abiertos y generalistas, varias especies endémicas abundantes, y especies dominantes braquípteras y de tamaño medio. En cuanto a la fauna de carábidos, las especies representativas capturadas en todas las zonas de brezal estudiadas incluyeron las siguientes: *Calathus asturiensis*, *Carabus macrocephalus*, *Cryobius cantabricus* y *Synuchus vivalis*. Respecto a la vegetación, *Calluna vulgaris* fue la especie arbustiva dominante y característica de estas comunidades de brezal.

Sin embargo, los resultados obtenidos también indican que los brezales de *Calluna vulgaris* son heterogéneos en un cierto grado, al igual que otras comunidades arbustivas de la misma Cordillera (Luis-Calabuig *et al.* 2000, Calvo *et al.* 2005). La heterogeneidad entre zonas de brezal se encontró en relación a varias especies de carábidos exclusivas, en cuanto a diferencias en el porcentaje de cobertura de las formas de vida vegetales, y tanto en los parámetros estructurales de carábidos como en los de la vegetación.

Las especies de carábidos capturadas

más abundantes fueron comunes al conjunto de las cuatro zonas de brezal, con pequeñas diferencias entre las zonas debidas a las especies más raras, lo cual coincide con los resultados obtenidos por Van Essen (1994). Por lo tanto, la estructura de la comunidad de carábidos de los brezales de *Calluna vulgaris* se caracterizó por unas pocas especies muy abundantes y muchas especies escasas, sin apenas especies intermedias, como ocurre en bosques boreales (Niemelä 1993). Resultados opuestos a estos se obtuvieron en brezales de *Calluna vulgaris* en Gran Bretaña, donde el número de especies abundantes y raras fue similar (Gardner 1991, pero ver Van Essen 1994).

Varias especies endémicas (*Calathus asturiensis*, *Cryobius cantabricus*, *Nebria asturiensis* y *Pterostichus cantaber*) que tienen una distribución geográfica restringida a la Cordillera Cantábrica, se capturaron en todas las zonas de brezal estudiadas. *Calathus asturiensis* también se capturó en áreas arbustivas secas y húmedas (caracterizadas por las especies *Erica australis* y *Erica arborea* en áreas secas, y *Daboecia cantabrica* en áreas húmedas) de zonas abiertas de montaña similares (Vázquez 1990, Peláez 2004, Taboada *et al.* 2008). Así mismo, *Cryobius cantabricus*, *Nebria asturiensis* y *Pterostichus cantaber*, todas especies especialistas forestales, se han encontrado abundantemente en hayedos (Vázquez 1990, Peláez 2004, Taboada *et al.* 2004) y pinares naturales (Taboada *et al.* 2008) de la misma región montañosa. En el caso de *Cryobius cantabricus*, el elevado número de individuos obtenidos en estos brezales de *Calluna vulgaris* indican su amplia distribución

en esta Cordillera.

A nivel de la comunidad de carábidos, los resultados obtenidos confirman que una alta complejidad estructural de la vegetación se relaciona directamente con una comunidad de carábidos más diversa, de forma similar a los brezales del noroeste de Inglaterra y Escocia (Gardner 1991, Usher 1992, Gardner *et al.* 1997). Efectivamente, la zona VG presentó los valores más altos para los parámetros estructurales de carábidos y de vegetación; mientras que la zona RP I presentó los valores más bajos. El mayor número de especies de carábidos muestreado en la zona VG se debió probablemente al menor tamaño de esta área de brezal. Un menor tamaño de hábitat interior, junto con un mayor efecto de borde en la zona VG, pueden causar una mayor invasión de especies de carábidos desde las zonas adyacentes (ver Webb y Hopkins 1984, Webb *et al.* 1984).

A nivel de las especies de carábidos, las características y estructura de la vegetación de la zona VG, con altos valores de cobertura de herbáceas y de *Vaccinium myrtillus* (es decir, probablemente indicando mayor humedad) pueden influenciar positivamente la presencia de un mayor número de especies de carábidos, como *Bembidion lampros*, *Carabus macrocephalus*, *Cryobius cantabricus*, *Pterostichus cantaber* y *Synuchus vivalis*, entre otros. La zona VG se caracterizó por la presencia de varias especies de carábidos de gran tamaño, probablemente debido a la protección ofrecida por la densa y más compleja comunidad vegetal de esta zona (Brose 2003). En el caso de la zona RP I, el alto porcentaje de suelo descubierto y cobertura de *Calluna*

vulgaris, y la baja cobertura de herbáceas (contribuyendo a crear condiciones más homogéneas) puede influenciar positivamente el alto número de individuos de *Calathus asturiensis*. Una vegetación menos densa (es decir, facilitando el movimiento de los carábidos) y una alta cobertura de suelo descubierto (es decir, alta temperatura a nivel del suelo) pueden afectar a la eficiencia de las trampas de caída favoreciendo la captura de un alto número de *Calathus asturiensis* (ver Raworth y Choi 2001, Thomas *et al.* 2006). Como las capturas de las trampas de caída reflejan tanto el comportamiento de desplazamiento como la abundancia de carábidos (es decir, la actividad-densidad), las capturas obtenidas pueden haber estado influenciadas por las diferentes coberturas de la vegetación de las cuatro zonas de brezal. Por consiguiente, deberían tenerse en cuenta las posibles diferencias en la eficiencia del método de trampeo entre las cuatro zonas de brezal, a la hora de interpretar los resultados de carábidos obtenidos en este estudio (ver por ejemplo, Koivula *et al.* 2003).

Para concluir, los resultados obtenidos indican que los brezales maduros de *Calluna vulgaris* albergan una comunidad de carábidos característica en la Cordillera Cantábrica. La conservación de esta comunidad de carábidos específica depende probablemente del mantenimiento de la fase madura de estos brezales y su estructura de vegetación. Preservar la fase madura de estos brezales a largo plazo (es decir, evitando su entrada en la fase degenerativa) requiere la aplicación de prácticas de gestión tradicional como la quema y la corta (McFerran *et al.* 1995, Bartolomé *et al.* 2005), que están desapareciendo

progresivamente en el área de estudio. La reducción en la gestión tradicional de estos brezales probablemente ocasionará la pérdida de la estructura en mosaico de la vegetación y posiblemente afectará a las especies de carábidos adaptadas a estas condiciones ambientales (Gardner *et al.* 1997).

Igualmente, los cambios en la estructura de la vegetación al entrar en una fase degenerativa, bien debido a la progresión natural de los brezales o bien debido a la aparición de nuevas perturbaciones (como el incremento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico), pueden afectar a la composición de la comunidad de carábidos. La transición de brezales maduros a degenerados puede conllevar cambios posteriores en la dominancia de las especies vegetales, con la sustitución de *Calluna vulgaris* por especies herbáceas graminoides y zonas de suelo descubierto (Aerts y Heil 1993). Estos cambios en la estructura de la vegetación pueden favorecer a especies de carábidos fitófagas y macrópteras (tales como especies de los géneros *Amara*, *Bradycellus* y *Harpalus*), más adaptadas a zonas de prado con elevada producción de semillas.

Finalmente, incluso pequeñas diferencias en las características de la vegetación (es decir, reflejando distintas condiciones de microhábitat) entre zonas de brezal pueden afectar a la fauna de carábidos y a la idoneidad de las réplicas de brezal elegidas *a priori*. De esta manera, los resultados de este estudio inicial se utilizarán para seleccionar nuevas zonas de brezal dominado por *Calluna vulgaris* para futuras investigaciones sobre los efectos de perturbaciones experimentales (por

ejemplo, quema y fertilización) sobre la fauna de carábidos. El último objetivo perseguido será determinar los efectos de la gestión y el cambio en el uso del suelo sobre la fauna de carábidos (Gardner *et al.* 1997), y evaluar su valor de conservación. Actualmente, existe la necesidad de desarrollar medidas de conservación específicas para insectos, ya que las medidas destinadas a la conservación de la vegetación no parecen beneficiar a la fauna de carábidos de los brezales (Telfer y Eversham 1996).

3.6. BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. y Heil, G. W. 1993. Heathlands. Patterns and Processes in a Changing Environment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 223 pp.
- Bartolomé, J., Plaixats, J., Fanlo, R. y Boada, M. 2005. Conservation of isolated Atlantic heathlands in the Mediterranean region: effects of land-use changes in the Montseny biosphere reserve (Spain). *Biological Conservation*, 122: 81-88.
- Berdowski, J. J. M. y Siepel, H. 1988. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* at different ages and fertilizer levels. *Biological Conservation*, 46: 85-93.
- Bobbink, R. 1991. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology*, 28: 28-41.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, 135: 407-413.
- Calvo, L., Tárrega, R. y Luis, E. 2002. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica*, 23: 81-90.
- Calvo, L., Alonso, I., Fernández, A. J. y de Luis, E. 2005. Short-term study of effects of fertilisation and cutting treatments on the vegetation

- dynamics of mountain heathlands in Spain. *Plant Ecology*, 179: 181-191.
- Campos, A. M. 2003. Estudio de los Carabidae (Coleoptera) de Galicia. Tesis Doctoral, Universidad de Santiago de Compostela, España. 660 pp.
- Digweed, S. C., Currie, C. R., Cárcamo, H. A. y Spence J. R. 1995. Digging out the "digging-in effect" of pitfall traps: Influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles. *Pedobiologia*, 39: 561-576.
- du Bus de Warnaffe, G. y Lebrun, P. 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 118: 219-234.
- European Commission 1992. Council Directive of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora (92/43/EEC).
- Gardner, S. M. 1991. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography*, 18: 281-289.
- Gardner, S. M., Hartley, S. E., Davies, A., Palmer, S. C. F. 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation*, 81: 275-286.
- Gimingham, C. H. 1985. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 44: 12-16.
- Grandchamp, A. C., Bergamini, A., Stofer, S., Niemelä, J., Duelli, P. y Scheidegger, C. 2005. The influence of grassland management on ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in Swiss montane meadows. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 110: 307-317.
- Gutiérrez, D. y Menéndez, R. 1997. Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography*, 24: 903-914.
- Gutiérrez, D., Menéndez, R. y Méndez, M. 2004. Habitat-based conservation priorities for carabid beetles within the Picos de Europa National Park, northern Spain. *Biological Conservation*, 115: 379-393.
- Haysom, K. A., McCracken, D. I., Foster, G. N. y Sotherton, N. W. 2004. Developing grassland conservation headlands: response of carabid assemblage to different cutting regimes in a silage field edge. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 113: 51-61.
- Ings, T. C. y Hartley, S. E. 1999. The effect of habitat structure on carabid communities during the regeneration of a native Scottish forest. *Forest Ecology and Management*, 1999: 123-136.
- Jeannel, R. 1941-1942. Coléoptères Carabiques. Faune de France, vol. 39 y 40. Lechevalier, Paris. 1173 pp.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. F. y Van Tongeren, O. F. R. 1995. Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 299 pp.
- Jukes, M. R., Peace, A. J. y Ferris, R. 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management*, 148: 271-286.
- Kirby, P. 1992. Habitat management for invertebrates: a practical handbook. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 149 pp.
- Koivula, M. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce stands. *Annales Zoologici Fennici*, 39: 131-149.
- Koivula, M., Kukkonen, J. y Niemelä, J. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1269-1288.
- Koivula, M., Kotze, D. J., Hiisivouri, L. y Rita, H. 2003. Pitfall trap efficiency: do trap size, collecting fluid and vegetation structure matter?. *Entomologica Fennica*, 14: 1-14.
- Koricheva, J., Mulder, C. P. H., Schmid, B., Joshi, J. y Huss-Danell, K. 2000. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands.

- Oecologia, 125: 271-282.
- Latty, E. F., Werner, S. M., Mladenoff, D. J., Raffa, K. F. y Sickley, T. A. 2006. Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwoodhemlock forests. *Forest Ecology and Management*, 222: 335-347.
- Lindroth, C. H. 1974. Coleoptera Carabidae. *Handbooks for the Identification of British Insects*. Vol. 4(2). Royal Entomological Society, London. 148 pp.
- Luis-Calabuig, E., Tárrega, R., Calvo, L., Marcos, E. y Valbuena, L. 2000. History of landscape changes in northwest Spain according to land use and management. En: Trabaud, L. (ed.), *Life and Environment in Mediterranean Ecosystem*, Wit Press, Southampton, United Kingdom, pp. 43-86.
- Marrs, R. H. 1993. An assessment of change in *Calluna* heathlands in Breckland, Eastern England, between 1983 and 1991. *Biological Conservation*, 65: 133-139.
- McFerran, D. M., McAdam, J. H. y Montgomery, W. I. 1995. The impact of burning and grazing on heathland plants and invertebrates in County Antrim. *Biology and Environment*, 95B (1): 1-17.
- Mohamed, B. F. y Gimingham, C. H. 1970. The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 69: 743-750.
- Niemelä, J. 1993. Mystery of the missing species: species-abundance distribution of boreal ground-beetles. *Annales Zoologici Fennici*, 30: 169-172.
- Ortuño, V. M. y Marcos, J. M. 2003. Los Caraboidea (Insecta: Coleoptera) de la comunidad autónoma del País Vasco. Tomo I. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, España. 573 pp.
- Pekár, S. 2002. Differential effects of formaldehyde concentration and detergent on the catching efficiency of surface active arthropods by pitfall traps. *Pedobiologia*, 46: 539-547.
- Peláez, M. C. 2004. Estudio faunístico, ecológico y biogeográfico de los Carabidae (Coleoptera) del macizo del Suevo (Asturias, España). Tesis Doctoral, Universidad de León, España. 893 pp.
- Penas, A., García, M. E. y Herrero, L. 1995. Series de vegetación. Atlas del medio natural de la provincia de León. Instituto Tecnológico Geominero de España y Diputación de León, España. 104 pp.
- Pihlaja, M., Koivula, M. y Niemelä, J. 2006. Responses of boreal carabid beetles assemblages (Coleoptera, Carabidae) to clear-cutting and top-soil preparation. *Forest Ecology and Management*, 222: 182-190.
- Pitcairn, C. E. R., Fowler, D. y Grace, J. 1995. Deposition of fixed atmospheric nitrogen and foliar nitrogen content of bryophytes and *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Environmental Pollution*, 88: 193-205.
- Purtauf, T., Dauber, J. y Wolters, V. 2004. Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. *Landscape and Urban Planning*, 67: 185-193.
- R Development Core Team 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rainio, J. y Niemelä, J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12: 487-506.
- Raworth, D. A. y Choi, M. Y. 2001. Determining numbers of active carabid beetles per unit area from pitfall-trap data. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98: 95-108.
- Rivas-Martínez, S., Gandullo, J. M., Allue, J. L., Montero, J. L. y González, J. L. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA, Madrid.
- Serrano, J. 2003. Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa Vol. 9, Zaragoza, España. 130 pp.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. 117 pp.
- Taboada, A., Kotze, D. J. y Salgado, J. M. 2004. Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain. *European*

- Journal of Entomology, 101: 555-563.
- Taboada, A., Kotze, D. J., Salgado, J. M. y Tárrega, R. 2006. The influence of habitat type on the distribution of carabid beetles in traditionally managed dehesa ecosystems in NW Spain. *Entomologica Fennica*, 17: 284-295.
- Taboada, A., Kotze, D. J., Tárrega, R. y Salgado, J. M. 2008. Carabids of differently aged reforested pinewoods and a natural pine forest in a historically modified landscape. *Basic and Applied Ecology*, 9: 161-171.
- Telfer, M. G. y Eversham, B. C. 1996. Ecology and conservation of heathland Carabidae in eastern England. *Annales Zoologici Fennici*, 33: 133-138.
- Ter Braak, C. J. F. 1987. CANOCO- a fortran Program for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
- Ter Braak, C. J. F. y Smilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, New York, USA.
- Thomas, C. F. G., Parkinson, L. y Marshall, E. J. P. 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia*, 116: 103-112.
- Thomas, C. F. G., Brown, N. J. y Kendall, D. A. 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 113: 51-61.
- Trautner, J. y Geigenmüller, K. 1987. Tiger Beetles, Ground Beetles: Illustrated Key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe. Margraf, Germany. 488 pp.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H., Moore, D. M., Walters, S. M. y Webb, D. A. 1964-1980. *Flora Europea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Usher, M. B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. *Biodiversity and Conservation*, 1: 63-79.
- Usher, M. B. y Thompson, D. B. A. 1993. Variation in the upland heathlands of Great Britain: Conservation importance. *Biological Conservation*, 66: 69-81.
- Van Essen, S. J. 1994. A method to evaluate the condition of heathlands by using catches of carabid beetles. En: Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M. L. y Maelfait, J-P. (eds.), *Carabid beetles: Ecology and Evolution*, Kluwer Academic Publishers, pp. 383-386.
- Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Watt, A. D. y Niemelä, J. 2005. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography*, 28: 3-16.
- Vázquez, M. G. 1990. Estudio faunístico, biogeográfico y ecológico de los Caraboidea (Coleoptera) entre las cuencas de los ríos Bernesga, Torío y Porma (León, España). Tesis Doctoral, Universidad de León, España. 455 pp.
- Watt, A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, 43: 490-506.
- Webb, N. R. 1986. *Heathlands*. Collins, London. 223 pp.
- Webb, N. R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 35: 987-990.
- Webb, N. R. y Hopkins, P. J. 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna* heathland. *Journal of Applied Ecology*, 21: 921-933.
- Webb, N. R., Clarke, R. T. y Nicholas, J. T. 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna*-heathland: Effects of surrounding vegetation. *Journal of Biogeography*, 11: 41-46.
- Woodcock, B. A. 2005. Pitfall trapping in ecological studies. En: Leather, S. (ed.), *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Blackwell Science Ltd, pp. 37-57.

Capítulo 4. Comunidades de crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) y heterópteros (Hemiptera: Heteroptera) de los brezales dominados por *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica

4.1. RESUMEN

Los brezales dominados por *Calluna vulgaris* son reconocidos como un hábitat prioritario desde el punto de vista de la conservación por la Unión Europea. La pérdida progresiva de estas comunidades es consecuencia de una disminución de las prácticas tradicionales de gestión (por cambios en las prácticas agrícolas y por presiones socio-económicas) y de la aparición de nuevas perturbaciones (como la deposición de nitrógeno atmosférico). En este trabajo se investiga la composición de la fauna de crisomélidos y heterópteros durante el verano en brezales dominados por *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica. El objetivo es determinar la comunidad de crisomélidos y heterópteros característica de este tipo de brezales. También se pretende evaluar la variabilidad en la composición de la comunidad de estos insectos entre ecosistemas de brezal maduro, *a priori* similares, y la relación de ésta con las características de la vegetación de cada zona. Se seleccionaron cuatro zonas de brezal maduro dominado por *Calluna vulgaris*. Los insectos se capturaron mediante dos métodos complementarios: “trampas de caída” que se recogieron cada 15 días durante julio y la primera quincena de agosto de 2004, y “vareo de la vegetación” coincidiendo con la colocación y recogida de las trampas. El muestreo de vegetación se llevó a cabo en julio de 2004. Se capturaron un total de 75 especies (21 crisomélidos y 54 heterópteros) de las cuales 12 (tres y nueve, respectivamente) se consideran características de los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, es decir, están presentes al menos en tres de las cuatro zonas y con un número mínimo de diez individuos. Se encontró heterogeneidad entre las zonas de brezal en relación a: (1) especies de insectos exclusivas, (2) a la abundancia de los adultos y de las fases inmaduras de algunas especies de crisomélidos y heterópteros, (3) a diferencias en el porcentaje de cobertura de las formas de vida vegetales, y (4) en los parámetros estructurales, tanto de las comunidades de insectos como de la vegetación. Los resultados de este trabajo de investigación indican que sería necesario considerar los requerimientos de los grupos de insectos en el diseño de las estrategias de gestión para la conservación del ecosistema en su conjunto.

4.2. INTRODUCCIÓN

Los brezales con alto porcentaje de *Calluna vulgaris* están localizados en Europa formando una banda a lo largo de la costa atlántica desde el norte de Noruega hasta la Península Ibérica, incluyendo las Islas Británicas (Gimingham 1972), y se incluyen en la Directiva Hábitats (códigos 4020, 4030 y 4060; European Commission 1992) como ecosistemas de

interés especial (Escudero *et al.* 2008). Este hecho, ha contribuido al aumento en las últimas décadas de los estudios científicos centrados en el conocimiento y la conservación de este tipo de hábitats (Fagúndez 2013). En España encuentran su localización más meridional, siendo más escasos y ocupando generalmente áreas más pequeñas, hallándose en la Cordillera Cantábrica las manchas más importantes.

Al igual que en el resto de los brezales europeos, la quema y la corta para la obtención de pastos se utilizaron con regularidad en los brezales cantábricos, contribuyendo a mantener e incrementar la extensión de las comunidades de brezal (Aerts y Heil 1993, Webb 1998), con la particularidad de que en la Cordillera Cantábrica, estas prácticas tradicionales de gestión incluyeron históricamente los sistemas de pastoreo trashumantes, que implican el movimiento estacional del ganado a larga distancia (Webb 1998, García *et al.* 2013). Sin embargo, la extensión de los brezales ha ido disminuyendo en Europa de forma más pronunciada durante las últimas décadas, debido fundamentalmente a cambios en el uso del suelo como consecuencia de la revolución industrial, el desarrollo urbanístico, la intensificación agroforestal, presiones socio-económicas y la casi total desaparición de la gestión tradicional (Bobbink 1991, Marrs 1993, Pitcairn *et al.* 1995, Webb 1998, Fagúndez 2013). En consecuencia, actualmente los brezales dominados por *Calluna vulgaris* y otras especies de ericáceas de bajo porte son escasas en la Cordillera Cantábrica (Calvo *et al.* 2002). Las áreas de brezal presentes en la zona evolucionan desde un estado maduro a uno degenerativo, como resultado de la falta de gestión, lo que probablemente afecte a su capacidad de regeneración frente a las perturbaciones (Mohamed y Gimingham 1970, Berdowski y Siepel 1988).

En general, los brezales de *Calluna vulgaris* son considerados paisajes semi-naturales o antrópicos, es decir, mantenidos a lo largo del tiempo por la actividad humana (Usher

1992, Fagúndez 2013), cuyas actividades han permitido determinar mosaicos de comunidades formadas por plantas en diferente fase de crecimiento (Watt 1955), y con comunidades específicas de insectos asociadas a cada una de ellas (Gimingham 1985, Gardner 1991). Así, estos brezales destacan por tener una inusual elevada diversidad de insectos (Kirby 1992, Usher 1992), destacando entre ellos los heterópteros (Webb *et al.* 1984, Usher y Jefferson 1991, Usher 1992, Webb 1994). De hecho, los brezales europeos cuentan con una comunidad de especies de crisomélidos y heterópteros característica (Webb 1989, 1990, 1994, Usher y Jefferson 1991, Berdowski 1993).

La importancia de los crisomélidos en los brezales dominados por *Calluna vulgaris* radica fundamentalmente en el comportamiento poblacional de la especie *Lochmaea suturalis*. Esta especie es monófaga de las partes verdes de *Calluna vulgaris* (Bobbink y Heil 1993), y sus explosiones demográficas son frecuentes y normalmente causan la sustitución de las comunidades de brezal por las de pastizal (Diemont y Heil 1984, Berdowski y Zeilinga 1987). En los brezales de la Cordillera Cantábrica se desconoce la situación actual de las poblaciones de este escarabajo, pero, de acuerdo con los resultados de estudios anteriores (Berdowski 1993), se estiman densidades de hasta 2000 individuos por m² durante las explosiones demográficas, por lo que se espera encontrar en esta área poblaciones con un número elevado de individuos.

El uso de los heterópteros como grupo indicador de la alteración del hábitat y la

diversidad de insectos en los ecosistemas es reciente y se debe a la gran diversidad ecológica del grupo (es decir, gran rango de hábitat y de tipos de alimentación) y a su sensibilidad frente a cambios ambientales (Brändle *et al.* 2001, Andrew y Hughes 2005, Zurbügg y Frank 2006). Varias investigaciones se centran en los efectos sobre los heterópteros de las prácticas de gestión tradicional y las nuevas perturbaciones que aparecen en los brezales (Richardson *et al.* 2002, Hartley *et al.* 2003, Schmidt y Melber 2004, Littlewood *et al.* 2006). Sin embargo, no existen trabajos previos sobre la comunidad de heterópteros presentes en los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, ni en ningún otro hábitat de la Cordillera. Aunque el desconocimiento de la biología de algunas especies puede hacer que ciertos resultados sean difíciles de interpretar, este tipo de trabajos se hace necesario, ya que pueden arrojar luz sobre algunas de estas cuestiones.

En este trabajo se investiga la composición de la fauna de crisomélidos y heterópteros durante el verano en los brezales de *Calluna vulgaris* de la Cordillera Cantábrica, donde este tipo de comunidades está amenazado por la falta de gestión. Existen varios estudios, faunísticos y ecológicos, de crisomélidos, desarrollados en diferentes comunidades arbustivas (es decir, comunidades dominadas por *Daboecia cantabrica*, *Erica* y *Ulex* sp.) de la misma área (Petitpierre y Gómez-Zurita 1998, Baselga 2002, Petitpierre 2005). Sin embargo, el conocimiento de los heterópteros del noroeste peninsular es más escaso y de principios del siglo pasado (Champion y Chapman 1905, Chapman y Champion 1907). Por tanto, este estudio exploratorio es el primer

trabajo específico sobre estos insectos en brezales dominados por *Calluna vulgaris* de la Península Ibérica, considerada a nivel europeo una de las áreas más ricas tanto en número total de especies como en endemismos para la fauna en general y los artrópodos en particular (Ortuño y Martínez-Pérez 2011, de Jong *et al.* 2014, Lobo 2015).

El objetivo de este trabajo es determinar la comunidad de crisomélidos y heterópteros característica de este tipo de brezales. También se pretende evaluar la variabilidad en la composición de la comunidad de estos insectos entre ecosistemas de brezal maduro *a priori* similares (es decir, perteneciendo a la misma fase de crecimiento) y la relación de esta variabilidad con las características de la vegetación. Las características de la vegetación (diversidad, cobertura y estructura) en otros ecosistemas, influyen en la composición de la comunidad de estos grupos de insectos (por ejemplo, Bröring y Wiegand 2005, Crist *et al.* 2006, Zurbügg y Frank 2006). Sin embargo, todavía no existe un consenso general sobre la escala y la extensión de los efectos de la vegetación sobre estos grupos de insectos (ver por ejemplo, Di Giulio y Edwards 2003).

4.3. MATERIAL Y MÉTODOS

4.3.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la vertiente leonesa de la Cordillera Cantábrica, donde los brezales de *Calluna vulgaris* son escasos y con distribución irregular, eligiendo los puertos de San Isidro, Riopinos y Vegarada. El área de estudio presenta una gran complejidad geológica y en ella predominan los suelos

ácidos de baja fertilidad y a menudo arenosos, que sufren un proceso de podsolización (Marcos *et al.* 2009). Esta área se encuentra en el piso bioclimático subalpino, perteneciente a la Región Eurosiberiana (Rivas-Martínez *et al.* 1987) que se caracteriza por la ausencia de un periodo seco en la estación cálida, el verano, o por durar éste menos de dos meses. Esta área normalmente presenta nieve tardía que permanece hasta finales de mayo. La temperatura media anual es de 5,5 °C y la precipitación media anual es de 1319,5 mm.

En esta área, se seleccionaron cuatro zonas de brezal dominado por *Calluna vulgaris* (es decir, cuatro réplicas independientes de brezal), situadas entre 1560-1660 m s.n.m. y separadas al menos por 2,5 km de distancia: San Isidro (zona SI, 30TUN 3082 47694), Riopinos I (zona RP I, 30TUN 3035 47687), Riopinos II (zona RP II, 30TUN 3007 47685) y Vegarada (zona VG, 30TUN 2982 47682). Estas zonas se consideraron brezales maduros (*sensu* Watt 1955) ya que no hay registros durante los últimos 50 años de quema o corta. Desde el punto de vista edáfico estas zonas de estudio se asientan sobre umbrisoles (IUSS 2006).

4.3.2. Métodos de muestreo

Para la captura de los insectos se utilizaron dos métodos de muestreo complementarios: “trampas de caída” para las especies que viven en el suelo; y “vareo de la vegetación” para las especies que viven en la parte aérea de las plantas (Southwood y Henderson 2000).

Las trampas de caída (“pitfall traps”) empleadas fueron de plástico (88 mm profundidad, 65 mm diámetro), y se llenaron

parcialmente con alcohol al 35 % y unas gotas de detergente, cubriéndose con tejadillos de 11 x 11 cm. Se considera que el alcohol al 35% no tiene efectos relevantes como repelente/atrayente de crisomélidos y heterópteros, ya que sólo altas concentraciones (es decir, 70%) pueden tener un efecto atrayente general sobre los insectos (Woodcock 2005). El objetivo de añadir unas pocas gotas de detergente en las trampas de caída es reducir la tensión superficial, e incrementar la eficiencia de la trampa (Woodcock 2005). No se ha encontrado información sobre el posible efecto repelente/atrayente del detergente, del modo empleado en este trabajo, para crisomélidos y heterópteros. Aunque se espera que no tenga efectos, tal y como ocurre para otros grupos de insectos, como por ejemplo los carábidos (Pekár 2002).

En cada zona de estudio se colocaron aleatoriamente 48 trampas, lo que representa un total de 192 trampas. La distancia media entre trampas fue de siete metros debido al pequeño tamaño y a la distribución irregular de las zonas de estudio. Las capturas se recogieron cada 15 días durante julio y la primera quincena de agosto de 2004.

Para realizar el vareo de la vegetación (“beating”) se emplearon mangas entomológicas de 25 x 40 cm, situándolas bajo los arbustos y batiendo las ramas tres o cuatro veces sobre ellas. Este proceso se realizó en todas las zonas de muestreo de forma quincenal, coincidiendo con la colocación y retirada de las trampas de caída, y siempre utilizando la misma unidad de esfuerzo en cada muestreo (tres personas durante aproximadamente 15 minutos).

Los ejemplares de crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) y heterópteros (Hemiptera: Heteroptera) capturados se separaron e identificaron utilizando las claves habituales para cada grupo: Doguet (1994), Petitpierre (2000) y Warchalowski (2003) para crisomélidos, y Vidal (1949), Stichel (1955-1962), Wagner y Weber (1964), de la Fuente (1971), Péricart (1972, 1983, 1984, 1987, 1999), Vázquez (1985) y Moulet (1995) para heterópteros. Se ha seguido la nomenclatura de Biondi (2013) para crisomélidos y Aukema (2013) para heterópteros.

El muestreo de vegetación se llevó a cabo en julio de 2004. En las zonas SI, RP I y RP II se localizaron cuatro parcelas experimentales (10 x 20 m). En la zona VG se dispusieron dos parcelas experimentales (10 x 20 m), debido a la pequeña extensión del brezal de *Calluna vulgaris* en esta zona. En cada parcela, se establecieron de forma aleatoria diez unidades de muestreo de 1 m². Por tanto, en las zonas SI, RP I y RP II se disponen en total 40 unidades de muestreo, mientras que en la zona VG se establecen 20 unidades de muestreo. En cada unidad de muestreo se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie vegetal y de suelo descubierto. Los valores de cobertura de cada especie de planta se utilizaron para determinar la cobertura de las formas de vida: leñosas, herbáceas perennes y herbáceas anuales. La nomenclatura de las plantas se estableció de acuerdo a Tutin *et al.* (1964-1980).

4.3.3. Análisis de datos

En este trabajo cuando hablamos de abundancia o número de individuos estamos

haciendo referencia a la actividad-densidad de los artrópodos, ya que las capturas de las trampas de caída reflejan tanto el comportamiento de desplazamiento como la abundancia de cada especie (por ejemplo, para carábidos, Thomas *et al.* 1998, 2006). Inicialmente, se agruparon los datos de abundancia de los crisomélidos y heterópteros de cada zona y para el mismo periodo de muestreo, tanto para el trampeo como para el vareo.

A partir de los datos del número de adultos de crisomélidos y heterópteros se calculó la diversidad ($H' = \text{Índice de Shannon}$, Shannon y Weaver 1949) y sus dos componentes: riqueza ($S = \text{número de especies}$) y uniformidad ($J' = H'/H'_{\text{max}}$). Además, se calculó la abundancia total y el número de especies exclusivas, es decir, especies que solo se capturaron en una de las cuatro zonas y de forma independiente para cada tipo de muestreo (trampeo y vareo). En el caso de las larvas de crisomélidos y las ninfas de heterópteros se calculó la abundancia total.

Para las variables número de especies, abundancia total, riqueza de adultos, abundancia total y parcial de fases inmaduras de crisomélidos y heterópteros, se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs) de una vía para detectar diferencias significativas en cuanto al vareo entre las cuatro zonas de brezal, utilizando los tres últimos muestreos como réplicas en el tiempo. Los datos que no se ajustaron a una distribución normal se transformaron mediante $\ln(x+1)$ antes de su inclusión en los análisis. Se realizó la prueba *post hoc* de Tukey para determinar la significación estadística de las diferencias. Los

análisis se llevaron a cabo usando el programa estadístico STATISTICA edición 1998.

Se realizaron gráficas de evolución temporal con el fin de observar la abundancia a lo largo del tiempo de dos especies de crisomélidos y cuatro de heterópteros. Las especies seleccionadas fueron las más abundantes y sus fases inmaduras se identificaron a nivel específico en la mayoría de los casos.

La estructura de la vegetación se analizó a través de los parámetros de diversidad ($H' = \text{Índice de Shannon}$, Shannon y Weaver 1949) y sus dos componentes: riqueza ($S = \text{número de especies}$) y uniformidad ($J' = H'/H'_{\text{max}}$). Estos índices se complementaron con el cálculo de las coberturas de las formas de vida (especies leñosas, herbáceas anuales y herbáceas perennes), y de las especies leñosas dominantes (*Calluna vulgaris* y *Erica tetralix*), así como el porcentaje de suelo descubierto. Todas estas variables se analizaron mediante un ANOVA de una vía con el fin de detectar las diferencias significativas entre las zonas de estudio. Los datos de cobertura de vegetación y suelo se transformaron con el arcoseno de la raíz cuadrada de ($x/100$) antes de su inclusión en los análisis. Así mismo, los parámetros estructurales (diversidad, riqueza y uniformidad) se analizaron usando un ANOVA de una vía para observar las diferencias entre zonas. Se realizó la prueba *post hoc* de Scheffe para determinar la significación estadística de las diferencias. Los análisis se realizaron usando el software estadístico 'Statistical Program for the Social Sciences' versión 11.5 (SPSS Inc. 1989-2002).

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Crisomélidos

Se capturó un total de 287 ejemplares adultos pertenecientes a 21 especies y 2860 larvas clasificadas en cinco grupos (Tabla 4.1). En la zona SI se obtuvo la abundancia de adultos más alta, principalmente debido a la especie *Altica longicollis*. La zona VG presentó valores relativamente elevados de abundancia y los valores más altos para el resto de parámetros estructurales (diversidad, riqueza, uniformidad) y número de especies exclusivas. Por el contrario, la zona RP II se caracterizó por presentar los valores más bajos para los cinco parámetros anteriores (Tabla 4.1).

En el muestreo con trampas de caída, los adultos más abundantes pertenecieron a la especie *Chaetocnema hortensis* y las fases inmaduras estuvieron claramente dominadas por las larvas de *Lochmaea suturalis*. Ocho especies (*Chaetocnema hortensis*, *Cryptocephalus aureolus*, *Dibolia cryptocephala*, *Galeruca tanacetii*, *Labidostomis lusitanica*, *Longitarsus luridus*, *Timarcha asturiensis* y *Timarcha geniculata*) y dos grupos de larvas (larvas tipo a y b) se capturaron exclusivamente mediante trampeo (Tabla 4.1).

Mediante vareo, la especie *Altica longicollis* presentó la mayor abundancia con diferencias significativas entre zonas (menor abundancia en VG) ($F_{(3, 8)} = 12,44$; $p < 0,01$). Las larvas de *Lochmaea suturalis* dominaron las fases inmaduras. La zona RP I presentó la mayor abundancia de larvas de *Lochmaea suturalis*, aunque sólo se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre

Tabla 4.1. Crisomélidos (adultos y larvas) capturados en las cuatro zonas de brezal mediante trampeo (T) y vareo (V). Se indican también los parámetros estructurales y el número de especies exclusivas para los crisomélidos adultos.

Familia CHRYSOMELIDAE	Zonas de brezal					Zonas de brezal				
	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL
	T / V	T / V	T / V	T / V	T / V	T+V	T+V	T+V	T+V	T+V
<i>Altica ericeti</i> (Allard, 1859)	- / -	- / 2	- / -	- / -	- / 2	-	2	-	-	2
<i>Altica longicollis</i> (Allard, 1860)	- / 76	3 / 38	2 / 50	2 / 1	7 / 165	76	41	52	3	172
<i>Calomicrus circumfusus</i> (Marsham, 1802)	- / -	- / 2	- / 2	- / 1	- / 5	-	2	2	1	5
<i>Chaetocnema hortensis</i> (Geoffroy, 1785)	- / -	- / -	- / -	9 / -	9 / -	-	-	-	9	9
<i>Cryptocephalus (Cryptocephalus) aureolus</i> Suffrian, 1847	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Cryptocephalus (Cryptocephalus) biguttatus</i> (Scopoli, 1763)	- / -	- / -	- / -	- / 1	- / 1	-	-	-	1	1
<i>Cryptocephalus (Burlinius) labiatus</i> (Linnaeus, 1761)	- / -	- / -	- / -	- / 3	- / 3	-	-	-	3	3
<i>Cryptocephalus (Heterichnus) pseudolusitanicus</i> Arnold, 1938	- / -	- / -	- / 1	- / 1	- / 2	-	-	1	1	2
<i>Dibolia (Dibolia) cryptocephala</i> (Koch, 1803)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Galeruca (Galeruca) tanacetii</i> (Linnaeus, 1758)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Labidostomis (Labidostomis) lusitanica</i> (Germar, 1824)	1 / -	- / -	- / -	- / -	1 / -	1	-	-	-	1
<i>Lochmaea suturalis</i> (Thomson, 1866)	- / 6	3 / 9	- / -	- / 1	3 / 16	6	12	-	1	19
<i>Longitarsus aeneicollis</i> (Faldermann, 1837)	- / -	- / -	- / -	- / 3	- / 3	-	-	-	3	3
<i>Longitarsus helvolus</i> Kutschera 1863	1 / 9	1 / 3	- / -	- / 34	2 / 46	10	4	-	34	48
<i>Longitarsus luridus</i> (Scopoli 1763)	- / -	- / -	- / -	8 / -	8 / -	-	-	-	8	8
<i>Longitarsus substriatus</i> Kutschera 1863	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Neocrepidodera melanopus</i> (Kutschera, 1860)	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Psylliodes heydeni</i> Weise, 1888	- / -	- / 1	- / -	4 / 1	4 / 2	-	1	-	5	6
<i>Psylliodes cuprea</i> (Koch, 1803)	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Timarcha (Timarchostoma) asturiensis</i> Kraatz, 1879	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Timarcha (Timarchostoma) geniculata</i> (Germar, 1824)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
Número de individuos	2 / 91	7 / 58	2 / 53	28 / 46	39 / 248	93	65	55	74	287
Número de especies	2 / 3	3 / 9	1 / 3	9 / 9	12 / 13	4	9	3	16	21
Especies exclusivas	1 / 0	1 / 4	0 / 0	8 / 3	8 / 9	1	4	0	10	15
Uniformidad	1,00 / 0,51	0,91 / 0,56	- / 0,23	0,81 / 0,49		0,45	0,57	0,22	0,70	0,50
Índice de diversidad	1,00 / 0,81	1,45 / 1,78	0,00 / 0,37	2,57 / 1,56		0,91	1,80	0,36	2,81	2,17
Larvas de <i>Altica</i> sp.	0 / 1	9 / 30	1 / 20	0 / 11	10 / 62	1	39	21	11	72
Larvas de <i>Lochmaea suturalis</i>	286 / 143	641 / 1236	29 / 149	163 / 132	1119 / 1660	429	1877	178	295	2779
Larvas tipo a	- / -	- / -	- / -	7 / -	7 / 0	-	-	-	7	7
Larvas tipo b	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / 0	-	-	-	1	1
Larvas tipo c	- / -	- / -	- / -	- / 1	0 / 1	-	-	-	1	1
Total larvas	286 / 144	650 / 1266	30 / 169	171 / 144	1137 / 1723	430	1916	199	315	2860

RP I y SI ($F_{(3, 8)}=0,68$; $p=0,037$), al igual que para el total de larvas ($F_{(3, 8)}=4,34$; $p=0,043$). Nueve especies (*Altica ericeti*, *Calomicrus circumfusus*, *Cryptocephalus biguttatus*, *Cryptocephalus labiatus*, *Cryptocephalus pseudolusitanicus*, *Longitarsus aeneicollis*, *Longitarsus substriatus*, *Neocrepidocera melanopus* y *Psylloides cuprea*) y un tipo de larva (larva tipo c) fueron exclusivas de este método de muestreo (Tabla 4.1).

Para el grupo de crisomélidos, las especies más abundantes y que pueden considerarse características de este tipo de brezal (es decir, estando presentes al menos en tres de las cuatro zonas y con un número mínimo de diez individuos) son: *Altica longicollis*, *Longitarsus helvolus* y *Lochmaea suturalis*. Los endemismos del área cantábrica *Cryptocephalus pseudolusitanicus*, *Timarcha asturiensis* y *Timarcha geniculata*, fueron especies raras (Tabla 4.1).

En las gráficas de evolución temporal (Fig. 4.1) se observa para el género *Altica* una disminución en el número de adultos y larvas a mediados de agosto. Para la especie

Lochmaea suturalis el número de adultos se mantuvo bajo durante el periodo de muestreo, mientras que el número de larvas presentó un pico de máxima abundancia en el mes de julio (Fig. 4.1).

Desde el punto de vista faunístico, cabe destacar dos nuevas citas para España, la de *Longitarsus helvolus* y *Longitarsus substriatus*.

4.4.2. Heterópteros

Se capturó un total de 2043 ejemplares adultos pertenecientes a 54 especies de 11 familias y 3388 ninfas de 11 familias (la familia Stenocephalidae no representada en los adultos) (Tabla 4.2). Las familias con mayor número de especies fueron Miridae (20 especies) y Lygaeidae (13 especies). La zona RP I presentó la abundancia más alta, pero la diversidad y uniformidad más bajas, principalmente debido a la alta dominancia de la especie *Orthotylus ericetorum*. La zona VG presentó los valores más altos para el resto de parámetros estructurales (diversidad, riqueza, uniformidad) y el número de especies exclusivas. La zona RP II obtuvo el menor

Figura 4.1. Gráficas de evolución temporal para los crisomélidos del género *Altica* y *Lochmaea suturalis* capturados mediante vareo a mediados de julio (V2), principios de agosto (V3) y mediados de agosto (V4). Adultos (ad), larvas (lar).

Tabla 4.2. Heterópteros (adultos y ninfas) capturados en las cuatro zonas de brezal mediante trampeo (T) y vareo (V). Se indican también los parámetros estructurales y el número de especies exclusivas para los heterópteros adultos. Continúa, 1 de 3.

HEMIPTERA: HETEROPTERA	Zonas de brezal					Zonas de brezal				
	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL
	T / V	T / V	T / V	T / V	T / V	T+V	T+V	T+V	T+V	T+V
<u>Familia ANTHOCORIDAE</u>										
<i>Anthocoris minki</i> Dohrn, 1860	- / 1	- / -	- / -	- / -	- / 1	1	-	-	-	1
<i>Orius (Heterorius) laticollis</i> (Reuter, 1884)	- / -	- / -	- / 1	- / 1	- / 2	-	-	1	1	2
<u>Familia BERYTIDAE</u>										
<i>Berytinus (Lizinus) signoreti</i> (Fieber, 1859)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<u>Familia CYDNIDAE</u>										
<i>Canthophorus dubius</i> (Scopoli, 1763)	- / -	- / -	- / -	3 / -	3 / -	-	-	-	3	3
<u>Familia LYGAEIDAE</u>										
<i>Horvathiolus guttatus</i> (Rambur, 1839)	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Kleidocerys ericae</i> (Horváth, 1908)	- / 29	- / 16	- / 41	2 / 18	2 / 104	29	16	41	20	106
<i>Macrodera microptera</i> (Curtis, 1836)	3 / -	23 / 1	12 / 6	13 / -	51 / 7	3	24	18	13	58
<i>Macroplax fasciata</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	- / 1	- / -	- / 1	- / -	- / 2	1	-	1	-	2
<i>Metopoplax fuscinervis</i> Stål, 1872	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Microplax interrupta</i> (Fieber, 1837)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Nithecus jacobaeae</i> (Schilling, 1829)	- / -	- / -	- / -	1 / 11	1 / 11	-	-	-	12	12
<i>Nysius cymoides</i> (Spinola, 1837)	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Nysius thymi</i> (Wolff, 1804)	- / 1	- / 3	- / 1	- / 2	- / 7	1	3	1	2	7
<i>Rhyparochromus pini</i> (Linnaeus, 1758)	- / -	1 / -	- / -	5 / -	6 / -	-	1	-	5	6
<i>Scolopostethus patruelis</i> Horváth, 1892	- / -	2 / -	- / -	- / -	2 / -	-	2	-	-	2
<i>Trapezonotus (Trapezonotus) dispar</i> Stål, 1872	- / -	- / -	- / -	16 / -	16 / -	-	-	-	16	16
<i>Trapezonotus (Trapezonotus) montanus</i> Wagner, 1957	1 / -	7 / -	1 / -	- / -	9 / -	1	7	1	-	9
<u>Familia MICROPHYSIDAE</u>										
<i>Loricula (Myrmedobia) coleoptrata</i> (Fallén, 1807)	- / -	31 / 3	27 / 3	69 / 16	127 / 22	-	34	30	85	149
<i>Loricula (Myrmedobia) exilis</i> (Fallén, 1807)	9 / -	- / -	9 / -	1 / -	19 / -	9	-	9	1	19
<i>Loricula (Myrmedobia) hispanica</i> Péricart, 1972	- / -	23 / -	- / -	- / -	23 / -	-	23	-	-	23

HEMIPTERA: HETEROPTERA	Zonas de brezal					Zonas de brezal				
	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL
	T / V	T / V	T / V	T / V	T / V	T+V	T+V	T+V	T+V	T+V
<u>Familia MIRIDAE</u>										
<i>Atractotomus parvulus</i> Reuter, 1878	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Deraeocoris (Deraeocoris) ribauti</i> Wagner, 1943	1 / 13	1 / 2	- / 5	- / 1	2 / 21	14	3	5	1	23
<i>Deraeocoris (Camptobrochis) serenus</i> (Douglas & Scott, 1868)	- / -	- / -	1 / -	- / -	1 / -	-	-	1	-	1
<i>Dicyphus (Brachyceroea) geniculatus</i> (Fieber, 1858)	- / 1	- / -	- / -	- / -	- / 1	1	-	-	-	1
<i>Dicyphus</i> sp. (1)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Euryopcoris nitidus</i> (Meyer-Dür, 1843)	- / -	- / -	- / -	6 / 1	6 / 1	-	-	-	7	7
<i>Globiceps (Globiceps) sphaegiformis</i> (Rossi, 1790)	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Heterocordylus (Heterocordylus) tibialis</i> (Hahn, 1833)	- / 2	- / -	- / -	- / -	- / 2	2	-	-	-	2
<i>Lygus wagneri</i> Remane, 1955	- / -	- / 1	- / -	- / 1	- / 2	-	1	-	1	2
<i>Orthotylus (Pachylops) adenocarpus</i> (Perris, 1857)	- / -	- / -	- / -	- / 1	- / 1	-	-	-	1	1
<i>Orthotylus (Pachylops) empetri</i> Wagner, 1977	- / -	- / -	- / -	1 / 2	1 / 2	-	-	-	3	3
<i>Orthotylus (Litocoris) ericetorum</i> (Fallén, 1807)	1 / 177	3 / 568	4 / 410	- / 321	8 / 1476	178	571	414	321	1484
<i>Pachytomella doriae</i> (Reuter, 1884)	- / -	- / -	- / -	5 / -	5 / -	-	-	-	5	5
<i>Pachytomella parallela</i> (Meyer-Dür, 1843)	- / 1	- / -	- / -	1 / -	1 / 1	1	-	-	1	2
<i>Polymerus (Poeciloscytus) unifasciatus</i> (Fabricius, 1794)	- / -	- / -	- / -	- / 2	- / 2	-	-	-	2	2
<i>Strongylocoris cicadifrons</i> A. Costa, 1853	- / -	- / -	- / -	- / 1	- / 1	-	-	-	1	1
<i>Strongylocoris franzi</i> Wagner, 1955	- / -	- / -	- / -	2 / -	2 / -	-	-	-	2	2
<i>Systellonotus championi</i> Reuter, 1903	- / 2	- / -	1 / -	5 / -	6 / 2	2	-	1	5	8
Miridae especie A	- / -	- / -	- / -	- / 1	- / 1	-	-	-	1	1
Miridae especie B	- / 3	1 / 2	1 / 1	- / -	2 / 6	3	3	2	-	8
<u>Familia NABIDAE</u>										
<i>Nabis (Nabis) ericetorum</i> Scholtz, 1847	1 / 1	1 / -	2 / 3	1 / 3	5 / 7	2	1	5	4	12
<i>Nabis (Nabicula) flavomarginatus</i> Scholtz, 1847	- / -	- / 3	- / -	- / 4	- / 7	-	3	-	4	7
<u>Familia PENTATOMIDAE</u>										
<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758)	- / -	- / 1	- / -	- / -	- / 1	-	1	-	-	1
<i>Picromerus bidens</i> (Linnaeus, 1758)	- / 1	- / -	- / -	- / 1	- / 2	1	-	-	1	2
<i>Rhacognathus punctatus</i> (Linnaeus, 1758)	3 / 1	2 / 2	2 / -	- / 1	7 / 4	4	4	2	1	11
<i>Zicrona caerulea</i> (Linnaeus, 1758)	- / -	- / 1	- / 2	- / -	- / 3	-	1	2	-	3

Continuación, 3 de 3.

HEMIPTERA: HETEROPTERA	Zonas de brezal					Zonas de brezal				
	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL	SI	RP I	RP II	VG	TOTAL
	T / V	T / V	T / V	T / V	T / V	T+V	T+V	T+V	T+V	
<u>Familia REDUVIIDAE</u>										
<i>Coranus (Coranus) subapterus</i> (De Geer, 1773)	2 / 1	- / -	- / -	- / -	2 / 1	3	-	-	-	3
<u>Familia RHOPALIDAE</u>										
<i>Rhopalus (Rhopalus) parumpunctatus</i> Schilling, 1829	- / 1	- / -	- / -	- / -	- / 1	1	-	-	-	1
<i>Rhopalus (Rhopalus) rufus</i> Schilling, 1829	- / 1	- / -	- / -	- / -	- / 1	1	-	-	-	1
<i>Stictopleurus crassicornis</i> (Linnaeus, 1758)	- / -	1 / 3	- / -	1 / -	2 / 3	-	4	-	1	5
<u>Familia TINGIDAE</u>										
<i>Acalypta nigrina</i> (Fallén, 1807)	4 / -	- / -	5 / -	5 / -	14 / -	4	-	5	5	14
<i>Corythucha ciliata</i> (Say, 1832)	- / -	- / -	- / -	1 / -	1 / -	-	-	-	1	1
<i>Kalama tricornis</i> (Schrank, 1801)	- / -	- / -	- / -	3 / -	3 / -	-	-	-	3	3
<i>Kalama</i> sp. (1)	- / -	- / -	- / -	3 / -	3 / -	-	-	-	3	3
Número de individuos	25 / 237	96 / 611	65 / 474	147 / 388	333 / 1710	262	707	539	535	2043
Número de especies	9 / 17	12 / 18	11 / 11	23 / 18	32 / 37	21	23	17	35	54
Especies exclusivas	1 / 8	2 / 7	1 / 0	15 / 7	17 / 22	6	8	1	17	32
Uniformidad	0,86 / 0,36	0,70 / 0,14	0,75 / 0,24	0,67 / 0,29		0,45	0,30	0,35	0,47	0,34
Índice de diversidad	2,72 / 1,48	2,52 / 0,60	2,58 / 0,84	3,02 / 1,21		1,97	1,35	1,45	2,40	1,93
<u>NINFAS</u>										
Familia ANTHOCORIDAE	- / -	- / -	- / 1	- / -	- / 1	-	-	1	-	1
Familia CYDNIDAE	- / -	- / -	- / -	11 / -	11 / -	-	-	-	11	11
Familia LYGAEIDAE	69 / -	92 / 33	59 / 3	91 / 6	311 / 42	69	125	62	97	353
Familia MICROPHYSIDAE	12 / -	14 / -	10 / -	25 / 1	61 / 1	12	14	10	26	62
Familia MIRIDAE	2 / 111	8 / 1119	3 / 1141	7 / 190	20 / 2561	113	1127	1144	197	2581
Familia NABIDAE	2 / 42	- / 50	- / 42	4 / 48	6 / 182	44	50	42	52	188
Familia PENTATOMIDAE	1 / 37	- / 35	- / 15	7 / 24	8 / 111	38	35	15	31	119
Familia REDUVIIDAE	9 / -	1 / 2	1 / -	5 / -	16 / 2	9	3	1	5	18
Familia RHOPALIDAE	- / 2	- / 41	- / 3	- / 2	- / 48	2	41	3	2	48
Familia STENOCEPHALIDAE	1 / -	- / -	- / -	- / -	1 / -	1	-	-	-	1
Familia TINGIDAE	3 / -	- / -	1 / -	2 / -	6 / -	3	-	1	2	6
Total ninfas	99 / 192	115 / 1280	74 / 1205	152 / 271	440 / 2948	291	1395	1279	423	3388

número de especies y especies exclusivas (Tabla 4.2).

Las especies de heterópteros adultos más abundantes mediante trampeo fueron *Loricula coleoptrata* y *Macrodera microptera* y en el caso de las ninfas destacar la familia Lygaeidae. Las especies *Trapezonotus dispar*, *Loricula coleoptrata* y *Loricula hispanica* presentaron claras diferencias entre zonas en el trampeo (Tabla 4.2). Un total de 17 especies [*Berytinus signoreti*, *Canthophorus dubius*, *Microplax interrupta*, *Rhyparochromus pini*, *Scolopostethus patruelis*, *Trapezonotus dispar*, *Trapezonotus montanus*, *Loricula exilis*, *Loricula hispanica*, *Deraeocoris serenus*, *Dicyphus* sp. (1), *Pachytomella doriae*, *Strongylocoris franzi*, *Acalypta nigrina*, *Corythucha ciliata*, *Kalama tricornis* y *Kalama* sp. (1)] y tres familias de ninfas (Cydnidae, Stenocephalidae y Tingidae) se capturaron exclusivamente mediante trampeo (Tabla 4.2).

Para el vareo de la vegetación, los heterópteros adultos más abundantes fueron *Orthotylus ericetorum* y *Kleidocerys ericae*. La especie *Nithecus jacobaeae* (exclusiva de la zona VG) presentó significativamente mayor número de individuos en esta zona que en el resto ($F_{(3, 8)}=126,72$; $p<0,01$). Las ninfas de la familia Miridae (principalmente de la especie *Orthotylus ericetorum*) fueron las más abundantes en todas las zonas. Las familias Lygaeidae y Rhopalidae presentaron un número significativamente mayor de ninfas en la zona RP I que en el resto de las zonas ($F_{(3, 8)}=9,57$; $p<0,01$ y $F_{(3, 8)}=84,87$; $p<0,01$; respectivamente). Un total de 22 especies (*Anthocoris minki*, *Orius laticollis*, *Horvathiolus guttatus*, *Macroplax fasciata*, *Metopoplax*

fuscinervis, *Nysius cymoides*, *Nysius thymi*, *Atractotomus parvulus*, *Dicyphus geniculatus*, *Globiceps sphaegiformis*, *Heterocordylus tibialis*, *Lygus wagneri*, *Orthotylus adenocarpis*, *Polymerus unifasciatus*, *Strongylocoris cicadifrons*, Miridae especie A, *Nabis flavomarginatus*, *Dolycoris baccarum*, *Picromerus bidens*, *Zicrona caerulea*, *Rhopalus parumpunctatus* y *Rhopalus rufus*) y dos familias de ninfas (Anthocoridae y Rhopalidae) se capturaron de forma exclusiva en el vareo (Tabla 4.2).

Para el grupo de los heterópteros las especies más abundantes fueron: *Orthotylus ericetorum*, *Loricula coleoptrata*, *Kleidocerys ericae* y *Macrodera microptera*; que junto a *Deraeocoris ribauti*, *Loricula exilis*, *Acalypta nigrina*, *Nabis ericetorum* y *Rhacognathus punctatus* forman un grupo de nueve especies que pueden considerarse características de este tipo de brezal.

Desde el punto de vista de cambios de la abundancia en el tiempo, destacar que los adultos de la especie *Kleidocerys ericae* y las ninfas de *Nabis ericetorum* (Fig. 4.2) tienen el pico máximo en agosto. El patrón de comportamiento de las especies *Orthotylus ericetorum* y *Rhacognathus punctatus* es similar, con máximos valores de los adultos entre julio y agosto.

Desde el punto de vista faunístico, cabe destacar una cita nueva para España (Cuesta y Baena 2008), la del tígido *Acalypta nigrina* que se ha considerado como especie característica de estos brezales de *Calluna vulgaris*. Mientras que otro tígido, al que nos referimos en este trabajo como *Kalama* sp. (1) se ha confirmado como una nueva especie para

Figura 4.2. Gráficas de evolución temporal para los heterópteros *Kleidocerys ericae*, *Nabis ericetorum*, *Orthotylus ericetorum* y *Rhacognathus punctatus* capturados mediante vareo a mediados de julio (V2), principios de agosto (V3) y mediados de agosto (V4). Adultos (ad), ninfas (nf).

la ciencia, estando actualmente en proceso de descripción.

4.4.3. Vegetación

La cobertura de la especie dominante del sistema, *Calluna vulgaris* no presentó diferencias significativas entre zonas (Tabla 4.3). Destacar que la especie *Vaccinium myrtillus*, aparece en las cuatro zonas estudiadas, si bien los valores de cobertura son mucho más elevados en la zona VG. Varias especies herbáceas perennes presentaron elevados valores de cobertura, tales como *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* y *Juncus squarrosus* (Tabla 4.3).

Por lo que se refiera a las formas de vida de la vegetación tanto las especies leñosas

($F_{(3, 72)}=43,88$; $p<0,05$), como las herbáceas perennes ($F_{(3, 72)}=104,36$; $p<0,05$) y anuales ($F_{(3, 72)}=3,22$; $p=0,044$) presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las zonas. En general, en la zona VG se encontraron los valores más elevados para las tres formas de vida (leñosas, herbáceas perennes y herbáceas anuales), mientras que en la zona RP I se obtuvieron los más bajos (Tabla 4.3).

En cuanto a los parámetros estructurales de vegetación, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las zonas de brezal tanto en diversidad ($F_{(3, 72)}=68,57$, $p<0,05$) como en riqueza de especies ($F_{(3, 72)}=57,28$, $p<0,05$). Para ambos parámetros, la zona VG presentó los valores más altos

Tabla 4.3. Características de la vegetación de las cuatro zonas de brezal. Media ($\pm$ Desviación Estándar) del porcentaje de cobertura de las especies arbustivas y herbáceas, suelo descubierto, leñosas, herbáceas anuales y perennes. Se indican también los parámetros estructurales de vegetación.

	Zonas de brezal			
	SI	RP I	RP II	VG
Especies arbustivas:				
<i>Calluna vulgaris</i>	65,7 $\pm$ 4,1	67,9 $\pm$ 5,0	67,0 $\pm$ 5,5	70,5 $\pm$ 1,4
<i>Chamaespartium tridentatum</i>	0,2 $\pm$ 0,3	-	-	-
<i>Cytisus oromediterraneus</i>	0,3 $\pm$ 0,4	-	-	2,0 $\pm$ 2,8
<i>Erica australis</i>	-	5,5 $\pm$ 8,3	0,1 $\pm$ 0,3	-
<i>Erica tetralix</i>	24,1 $\pm$ 16,2	0,2 $\pm$ 0,5	36,0 $\pm$ 18,2	-
<i>Juniperus communis</i>	-	-	-	0,3 $\pm$ 0,3
<i>Ulex minor</i>	-	-	1,5 $\pm$ 3,0	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14,6 $\pm$ 5,3	2,7 $\pm$ 3,2	2,2 $\pm$ 1,1	47,0 $\pm$ 0,0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4,4 $\pm$ 6,1	-	-	-
<i>Polygala microphylla</i>	0,2 $\pm$ 0,4	-	0,02 $\pm$ 0,05	0,3 $\pm$ 0,3
Especies herbáceas:				
<i>Carex muricata</i>	1,1 $\pm$ 1,3	-	0,2 $\pm$ 0,3	-
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2,6 $\pm$ 0,8	0,6 $\pm$ 1,2	0,9 $\pm$ 0,9	2,9 $\pm$ 0,9
<i>Festuca rubra</i>	0,7 $\pm$ 1,1	0,5 $\pm$ 0,6	-	2,4 $\pm$ 2,0
<i>Hieracium pilosella</i>	0,1 $\pm$ 0,2	-	-	5,0 $\pm$ 2,1
<i>Jasione montana</i>	0,5 $\pm$ 0,9	-	-	1,4 $\pm$ 1,3
<i>Juncus squarrosus</i>	2,9 $\pm$ 3,2	0,3 $\pm$ 0,5	2,2 $\pm$ 2,9	-
<i>Nardus stricta</i>	5,1 $\pm$ 0,9	-	5,9 $\pm$ 4,4	2,0 $\pm$ 1,6
<i>Potentilla erecta</i>	1,3 $\pm$ 1,2	-	1,3 $\pm$ 2,0	7,3 $\pm$ 0,4
Leñosas	109,5 $\pm$ 13,9	75,1 $\pm$ 1,9	106,8 $\pm$ 12,3	116,5 $\pm$ 16,3
Herbáceas anuales	0,5 $\pm$ 0,9	-	-	6,5 $\pm$ 0,9
Herbáceas perennes	17,1 $\pm$ 4,7	1,3 $\pm$ 2,3	10,6 $\pm$ 8,5	41,2 $\pm$ 26,3
Suelo descubierto	51,2 $\pm$ 5,4	60,2 $\pm$ 3,4	38,9 $\pm$ 5,6	21,2 $\pm$ 8,8
Parámetros estructurales:				
Diversidad gamma	2,3	0,8	1,7	2,8
Riqueza de especies	23	7	15	26
Uniformidad	0,5	0,3	0,5	0,6

y la zona RP I los más bajos (Tabla 4.3). En términos de uniformidad, la zona RP I obtuvo los valores más bajos debido al bajo número de especies y a la gran dominancia de *Calluna vulgaris* (Tabla 4.3).

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1. Crisomélidos

Para la fauna de crisomélidos de los brezales dominados por *Calluna vulgaris* estudiados durante el verano, el 14,3% de las 21 especies capturadas pueden considerarse características. La heterogeneidad entre

zonas de brezal se debió a varias especies exclusivas, a la abundancia de *Altica longicollis*, a los parámetros estructurales de los adultos y a la abundancia de las fases inmaduras. La estructura de la comunidad de crisomélidos se caracterizó por presentar unas pocas especies muy abundantes y muchas especies escasas.

A nivel de la comunidad de crisomélidos, nuestros resultados ponen de manifiesto que una mayor diversidad de la vegetación se asocia a una mayor diversidad de crisomélidos en la zona VG, como cabe esperar para un grupo fitófago (Petitpierre 2000). Sin embargo, no se encontró el caso inverso. Estos resultados se oponen a la correlación encontrada entre la diversidad de coleópteros fitófagos, incluidos los crisomélidos, y la diversidad de plantas por Asteraki *et al.* (2004) en márgenes de campos de cultivo. El elevado número de especies capturadas en la zona VG posiblemente esté también asociado a la existencia de pequeñas zonas de pasto y al menor tamaño de esta zona de estudio, ya que la riqueza de coleópteros fitófagos (incluidos crisomélidos) se correlaciona negativamente con la extensión y el aislamiento del brezal (Webb y Hopkins 1984).

A nivel específico y desde el punto de vista de la alimentación, algunas especies defoliadoras de *Calluna vulgaris* (*Altica longicollis* y *Lochmaea suturalis*) se capturaron de forma abundante en este estudio, siendo también citadas sobre esta planta en Galicia (Baselga 2002). Otra especie abundante, *Longitarsus helvolus*, podría por su distribución y abundancia en las zonas de brezal alimentarse de *Vaccinium myrtillus* (ver Tablas 4.1 y 4.3), aunque hasta ahora esta especie se asocia

a *Teucrium chamaedrys* y *Teucrium montanum* (Doguet 1994, Perner 1996, Warchalowski 2003). Dados los requerimientos de hábitat y la distribución de *Teucrium chamaedrys* (Navarro 2010), es factible que esta especie pudiera estar presente en las inmediaciones de las unidades de muestreo de vegetación a pesar de no encontrarse en el inventario de vegetación (Tabla 4.3), y, por tanto, esto explicaría la captura de *Longitarsus helvorus* principalmente mediante el vareo (ya que esta técnica abarcó una mayor superficie de muestreo) (ver Tabla 4.1). La especie *Calomicrus circumfusus* se asocia a especies de *Cytisus*, *Genista* y *Ulex* sp. en Galicia y Cantabria (Baselga 2002, Petitpierre 2005). Debido a su escasa captura y a la falta de coincidencia con las posibles plantas hospedadoras en las zonas de brezal, podría pensarse en esta especie como errante en el brezal de *Calluna vulgaris*, proveniente de ecosistemas adyacentes. Todas las especies anteriores se capturaron de forma más abundante o de forma exclusiva mediante el vareo, debido a que sus hábitos alimenticios hacen que se encuentren en la parte aérea de plantas más altas y susceptibles de ser muestreadas mediante este método. Por el contrario, la especie *Chaetocnema hortensis* que es oligófaga sobre Poaceae y Cyperaceae (Baselga 2002), sólo se capturó mediante trampeo.

La comparación de los dos métodos de muestreo empleados (trampeo y vareo) pone de manifiesto que, aunque el número de especies que se obtiene es similar con ambos métodos, el vareo es mucho más efectivo para capturar un alto número de individuos de crisomélidos, en concordancia con Petitpierre

(2000). Las especies más abundantes (tanto adultos como larvas) se capturaron con los dos métodos de muestreo, aunque de forma mucho más abundante mediante vareo. Sin embargo, el 38% de las especies se capturaron exclusivamente mediante trampeo. Por lo tanto, el empleo de los dos métodos de muestreo es necesario para realizar una caracterización más acorde con la diversidad real de crisomélidos en los brezales de *Calluna vulgaris*.

El escarabajo de la brecina *Lochmaea suturalis*, es una especie característica de los brezales europeos de *Calluna vulgaris* (Berdowski 1993). El número de ejemplares adultos capturados en estos brezales es bajo en relación a lo esperado inicialmente, y responde a la fenología de su ciclo de vida. Según Berdowski (1993), los adultos pasan el invierno entre la hojarasca, reproduciéndose en primavera y viviendo hasta finales de junio. Las larvas se encuentran desde junio hasta finales de agosto, y los adultos de la nueva generación empiezan a aparecer a mediados de agosto. Por lo tanto, la gran abundancia de larvas y la escasez de adultos durante el periodo de muestreo de este estudio (julio-mediados de agosto) (Tabla 4.1, Fig. 4.1) coinciden con la biología de la especie.

Respecto al método de muestreo más idóneo para realizar futuros seguimientos de la dinámica poblacional de *Lochmaea suturalis*, ambos métodos fueron efectivos y capturaron tanto adultos como larvas, aunque las fases inmaduras fueron mucho más abundantes. A pesar de que ambos métodos son complementarios para el estudio de la composición de la comunidad (Southwood y

Henderson 2000), y tal y como se refleja en este trabajo, las trampas de caída parecen un método más objetivo que el vareo para comparar las respuestas de este grupo frente a posibles alteraciones de su hábitat (Ausden y Drake 2006). Por lo tanto, el seguimiento de las fases inmaduras de *Lochmaea suturalis* mediante trampas de caída parece ser suficiente.

4.5.2. Heterópteros

En los brezales dominados por *Calluna vulgaris* estudiados durante el verano, se capturaron un total de 54 especies de heterópteros, de las cuales el 16,6% pueden considerarse características de este tipo de hábitat. La heterogeneidad entre las zonas de brezal se debió a varias especies exclusivas, a los parámetros estructurales de los adultos y a la abundancia de varias especies de adultos y varias familias de ninfas. La estructura de la comunidad de heterópteros se caracterizó por presentar una especie muy abundante (*Orthotylus ericetorum*) y muchas especies escasas.

A nivel de la comunidad de heterópteros, y al igual que ocurre para los crisomélidos, una mayor diversidad y complejidad estructural de la vegetación se asoció a una mayor diversidad de heterópteros en la zona VG, pero no se encontró el caso inverso. La mayor diversidad de heterópteros ha sido asociada con la diversidad de plantas en brezales de *Calluna vulgaris* en Escocia (Hartley *et al.* 2003) y con la estructura de la vegetación en diversos tipos de hábitat (por ejemplo, Bröring y Wiegand 2005, Zurbrugg y Frank 2006). El elevado número de especies y especies exclusivas de la zona

VG podría estar relacionado con la riqueza y cobertura de herbáceas, principalmente de leguminosas y gramíneas. Esto mismo ha sido descrito en otros estudios (Crist *et al.* 2006), pudiendo además verse afectado el desarrollo de las fases inmaduras de algunas especies de míridos (ver Di Giulio y Edwards 2003).

A nivel específico y en cuanto a los heterópteros fitófagos, las especies que se alimentan de *Calluna vulgaris* y *Erica* sp. (*Kleidocerys ericae*, *Macrodema microptera* y *Orthotylus ericetorum*) (Wagner y Weber 1964, Webb 1989, 1994, Péricart 1999) tuvieron un alto número de individuos como ocurre en otros brezales europeos (Webb 1989, 1994, Schmidt y Melber 2004, Littlewood *et al.* 2006), pero su abundancia no parece guardar relación con el porcentaje de cobertura de estas plantas (que son las dominantes en estos brezales). Las tres especies del género *Loricula* fueron abundantes, destacando *Loricula coleoptrata* en la zona VG, ya que esta especie se asocia a praderas y zonas con mayor cobertura de musgos (Péricart 1972, Schmidt y Melber 2004). Las especies *Euryopcoris nitidus* y *Nithecus jacobaeae* se capturaron de forma exclusiva en la zona VG, lo que concuerda con lo encontrado previamente por Wagner y Weber (1964) y Péricart (1999), ya que asocian estas especies a prados de montaña. Sin embargo, otras especies que han aparecido en este estudio no parecen corresponder con zonas típicas de brezal de *Calluna vulgaris*, como por ejemplo el mírido *Atractotomus parvulus* que se alimenta de *Pinus* sp. (Wagner y Weber 1964) o el tígido *Corythucha ciliata* que lo hace sobre *Platanus* sp. (Péricart 1983). Sin embargo, sería necesario realizar más estudios

que permitan ampliar el conocimiento de su comportamiento alimenticio, ya que cerca de las zonas estudiadas no existe ninguna de las plantas hospedadoras citadas (*Pinus* y *Platanus* sp.). Aunque en el caso concreto del ejemplar encontrado de *Corythucha ciliata*, lo más probable es que se deba a una contaminación posterior de las muestras, ya que ese verano la especie fue muy abundante en los plataneros de sombra de zonas ajardinadas urbanas. Los heterópteros depredadores como *Coranus subapterus*, *Nabis ericetorum* y *Rhacognathus punctatus* utilizan la vegetación como soporte de su actividad y se asocian con formaciones de brezal en el resto de Europa (Stichel 1955-1962, Péricart 1987, Webb 1994). Estas tres especies, junto con *Zicrona caerulea*, han sido registradas como depredadoras (principalmente de la fase larvaria) del escarabajo de la brecina, *Lochmaea suturalis* (Webb 1989, Cox 1996), siendo dos de ellas (*Nabis ericetorum* y *Rhacognathus punctatus*) consideradas en este estudio como heterópteros característicos de los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos.

Las especies *Loricula coleoptrata* y *Macrodema microptera*, así como determinadas familias tanto de adultos (por ejemplo, Tingidae) como de ninfas (por ejemplo, Lygaeidae) se capturaron de forma abundante mediante trampeo, debido a que desarrollan su actividad en el suelo. Por otro lado, especies como *Orthotylus ericetorum* y *Kleidocerys ericae*, y las ninfas de la familia Miridae (principalmente de *Orthotylus ericetorum*) se capturaron de forma mucho más abundantes mediante vareo, como consecuencia de su actividad en la parte aérea de la vegetación.

Comparando los dos métodos de muestreo utilizados en este estudio (trampeo y vareo) se observa que el vareo proporciona un número de individuos mayor y un número de especies ligeramente superior. Las especies más abundantes se capturaron mediante los dos métodos de muestreo, pero con mayor representación en el método más acorde con la actividad de cada especie (es decir, a nivel de suelo o sobre la vegetación arbustiva), en concordancia con Schmidt y Melber (2004). Sin embargo, el 31,5% de las especies se capturaron de forma exclusiva mediante trampeo, por lo que el empleo de los dos métodos de muestreo se considera necesario para la correcta caracterización de este ecosistema, en concordancia con Southwood y Henderson (2000). El empleo conjunto y complementario de estos dos métodos de muestreo es ampliamente utilizado en otros estudios ecológicos (por ejemplo, Schmidt y Melber 2004, Bröring y Wiegand 2005).

El mío *Orthotylus ericetorum* es una especie fitófaga típica de los brezales europeos de *Calluna vulgaris* (Webb 1989, 1994, Schmidt y Melber 2004, Littlewood *et al.* 2006). En la gráfica de evolución temporal de esta especie (Fig. 4.2) se observa una relación entre la disminución de las ninfas y el aumento de los adultos, debido a que el paso de ninfa a adulto es inmediato con la última muda (desarrollo heterometábolo). Esta especie pasa el invierno en forma de huevo ubicado junto a los brotes de *Calluna vulgaris* (Schmidt y Melber 2004), por lo que su diferente abundancia en las zonas de estudio podría estar relacionada con la diferente presión de pastoreo en dichas zonas (es decir, el ramoneo destruiría los huevos)

(ver Schmidt y Melber 2004).

Con el objetivo de preseleccionar especies de heterópteros que puedan servir como indicadoras de las posibles alteraciones de este ecosistema (por ejemplo, la deposición de nitrógeno atmosférico), se han considerado aquellas que fueron más abundantes. Por un lado, *Orthotylus ericetorum* y *Kleidocerys ericae* que se alimentan de la savia de *Calluna vulgaris* y se capturaron principalmente mediante vareo de vegetación y, por otro, *Macrodera microptera* que se alimenta de las semillas de *Calluna vulgaris* y *Loricula coleoptrata* que se alimenta de musgos, siendo ambas capturadas fundamentalmente con trampas de caída.

4.6. BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. y Heil, G. W. 1993. Heathlands. Patterns and Processes in a Changing Environment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 223 pp.
- Andrew, N. R. y Hughes, L. 2005. Diversity and assemblage structure of phytophagous Hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 249-262.
- Asteraki, E. J., Hart, B. J., Ings, T. C. y Manley, W. J. 2004. Factors influencing the plant and invertebrate diversity of arable field margins. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 102: 219-231.
- Aukema, B. 2013. Fauna Europaea: Hemiptera: Heteroptera. Fauna Europaea versión 2.6.2, <http://www.faunaeur.org>
- Ausden, M. y Drake, M. 2006. Invertebrates. En : Sutherland, W. J. (ed.), *Ecological Census Techniques, a handbook*. Segunda edición. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 214-249.
- Baselga, A. 2002. Estudio de los Chrysomelidae (Coleoptera) de Galicia. Tesis doctoral,

- Universidad de Santiago de Compostela, España.
- Berdowski, J. J. M. 1993. The effects of external stress and disturbance factors on *Calluna*-dominated heathland vegetation. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 85-124.
- Berdowski, J. J. M. y Zeilinga, R. 1987. Transition from Heathland to Grassland: Damaging Effects of the Heather Beetle. *Journal of Ecology*, 75: 159-175.
- Berdowski, J. J. M. y Siepel, H. 1988. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* at different ages and fertilizer levels. *Biological Conservation*, 46: 85-93.
- Biondi, M. 2013. Fauna Europaea: Chrysomelidae. En: Audisio, P. 2005. Fauna Europaea: Coleoptera 2. Fauna Europaea versión 2.6.2, <http://www.faunaeur.org>
- Bobbink, R. 1991. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology*, 28: 28-41.
- Bobbink, R. y Heil, G. W. 1993. Atmospheric deposition of sulphur and nitrogen in heathland ecosystems. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 25-50.
- Brändle, M., Amarell, U., Auge, H., Klotz, S. y Brandl, R. 2001. Plant and insect diversity along a pollution gradient: understanding species richness across trophic levels. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1497-1511.
- Bröring, U. y Wiegand, G. 2005. Soil zoology II: Colonization, distribution, and abundance of terrestrial Heteroptera in open landscapes of former brown coal mining areas. *Ecological Engineering*, 24: 135-147.
- Calvo, L., Tárrega, R. y Luis, E. 2002. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica*, 23: 81-90.
- Champion, G. C. y Chapman, T. A. 1905. Another entomological excursion to Spain. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1905: 37-54.
- Chapman, T. A. y Champion, G. C. 1907. Entomology in N.W. Spain (Galicia and Leon). *Transactions of the Entomological Society of London*, 1907: 147-171.
- Cox, M. L. 1996. Insect predators of Chrysomelidae. En: Jolivet, P. H. A. y Cox, M. L. (eds.), *Chrysomelidae Biology*, volumen 2: Ecological Studies. Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands, pp. 23-91.
- Crist, T. O., Pradhan-Devare, S. V. y Summerville, K. S. 2006. Spatial variation in insect community and species responses to habitat loss and plant community composition. *Oecologia*, 147: 510-521.
- Cuesta, D. y Baena, M. 2008. Tres tígidos nuevos para la fauna española (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae). Programa e Resumos do XIII Congresso Ibérico de Entomologia, Seia, Portugal: 118.
- de Jong, Y., Verbeek, M., Michelsen, V., Bjørn, P., Los, W., Steeman, F., Bailly, N., Basire, C., Chylarecki, P., Stloukal, E., Hagedorn, G., Wetzel, F., Glöckler, F., Kroupa, A., Korb, G., Hoffmann, A., Häuser, C., Kohlbecker, A., Müller, A., Güntsch, A., Stoev, P. y Penev, L. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2: e4034. doi: 10.3897/BDJ.2.e4034
- de la Fuente, J. A. 1971. Claves para la identificación de los géneros de Hemípteros Heterópteros de la región paleártica occidental. *Pentatomoidea*. Trabajo n.º 2, Cátedra de Artrópodos. Madrid: Facultad de Ciencias, Universidad Complutense.
- Di Giulio, M. y Edwards, P. J. 2003. The influence of host plant diversity and food quality on larval survival of plant feeding heteropteran bugs. *Ecological Entomology*, 28: 51-57.
- Diemont, W. H. y Heil, G. W. 1984. Some long-term observations on cyclical and seral processes in Dutch heathlands. *Biological Conservation*, 30: 283-290.
- Doguet, S. 1994. Coléoptères Chrysomelidae. Vol.

- 2, Alticinae. Faune de France 80. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Escudero Alcántara, A., Olano Mendoza, J. M., García Camacho, R., Bariego Hernández, P., Molina Martín, C., Arranz Sanz, J. A., Molina García, J. I. y Ezquerro Boticario, F. J. 2008. Guía básica para la interpretación de los hábitats de interés comunitario en Castilla y León. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente, Valladolid. 432 pp.
- European Commission 1992. Council Directive of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora (92/43/EEC).
- Fagúndez, J. 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Annals of Botany*, 111: 151-172.
- García, R. R., Fraser, M. D., Celaya, R., Mendes Ferreira, L. M., García, U. y Osoro, K. 2013. Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: a review. *Agroforestry Systems*, 87: 19-43.
- Gardner, S. M. 1991. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography*, 18: 281-289.
- Gimingham, C. H. 1972. *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall, London. 266 pp.
- Gimingham, C. H. 1985. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 44: 12-16.
- Hartley, S. E., Gardner, S. M. y Mitchell, R. J. 2003. Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology*, 40: 793-803.
- IUSS Working Group WRB 2006. World reference base for soil resources 2006. Word Soil Resource reports N° 103. FAO, Rome.
- Kirby, P. 1992. *Habitat management for invertebrates: a practical handbook*. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 149 pp.
- Littlewood, N. A., Dennis, P., Pakeman, R. J. y Woodin, S.J. 2006. Moorland restoration aids the reassembly of associated phytophagous insects. *Biological Conservation*, 132: 395-404.
- Lobo, J. M. 2015. Biodiversidad entomológica Ibérica. *Revista IDE@-SEA*, 3: 1-8.
- Marcos, E., Villalón, C., Calvo, L. y Luis-Calabuig, E. 2009. Short-term effects of experimental burning on soil nutrients in the Cantabrian heathlands. *Ecological Engineering*, 35: 820-828.
- Marrs, R. H. 1993. An assessment of change in *Calluna* heathlands in Breckland, Eastern England, between 1983 and 1991. *Biological Conservation*, 65: 133-139.
- Mohamed, B. F. y Gimingham, C. H. 1970. The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 69: 743-750.
- Moulet, P. 1995. Hémiptères Coreoidea euro-méditerranéens. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 81. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Navarro, T. 2010. *Teucrium* L. En: Castroviejo, S., Aedo, C., Laínz, M., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., Paiva, J. y Benedí, C. (eds.), Flora ibérica, 12. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, pp. 30-166.
- Ortuño, V.M. y Martínez-Pérez, F.D. 2011. Diversidad de Artrópodos en España. En: Viejo Montesinos, J. L. (ed.), Biodiversidad. Aproximación a la diversidad botánica y zoológica de España. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 2ª época, 9, pp. 235-284.
- Pekár, S. 2002. Differential effects of formaldehyde concentration and detergent on the catching efficiency of surface active arthropods by pitfall traps. *Pedobiologia*, 46: 539-547.
- Péricart, J. 1972. Hémiptères Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest Paleactique. Faune de L'Europe et du Bassin Méditerranéen. Vol. 7. Masson et Cie, Paris.
- Péricart, J. 1983. Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 69. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Péricart, J. 1984. Hémiptères Berytidae euro-méditerranéens. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 70. Fédération française

- des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Péricart, J. 1987. Hémiptères Nabidae d'Europe occidentale et du Maghreb. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 71. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Péricart, J. 1999. Hémiptères Lygaeidae euro-méditerranéens. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 84A, B y C. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Perner, J. 1996. Life cycle and population dynamics of selected flea beetles (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae). En: Jolivet, P. H. A. y Cox, M. L. (eds.), Chrysomelidae Biology, volumen 3: General Studies. Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands, pp. 271-283.
- Petitpierre, E. 2000. Coleoptera, Chrysomelidae I. En: Fauna Ibérica, vol. 13. Ramos, M. A. *et al.* (eds.), Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Petitpierre, E. 2005. Listado de Chrysomelidae (Coleoptera) de Asturias y Cantabria. Boletín de la Asociación Española de Entomología, 29 (3-4): 51-72.
- Petitpierre, E. y Gómez-Zurita, J. 1998. Los Chrysomelidae de León; NO de España (Coleoptera). Nouvelle Revue d'Entomologie, 15 (1): 13-26.
- Pitcairn, C. E. R., Fowler, D. y Grace, J. 1995. Deposition of fixed atmospheric nitrogen and foliar nitrogen content of bryophytes and *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Environmental Pollution, 88: 193-205.
- Richardson, S. J., Press, M. C., Parsons, A. N. y Hartley, S. E. 2002. How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub-Arctic heath. Journal of Ecology, 90: 544-556.
- Rivas-Martínez, S., Gandullo, J. M., Allue, J. L., Montero, J. L. y González, J. L. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA, Madrid.
- Schmidt, L. y Melber, A. 2004. Einfluss des Heidemanagements auf die Wirbellosenfauna in Sand- und Moorheiden Nordwestdeutschlands. NNA-Berichte, 17(2):145-164.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. 117 pp.
- Southwood, T. R. E. y Henderson, P. A. 2000. Ecological Methods, 3rd edition. Blackwell Science, Oxford.
- Stichel, W. 1955-1962. Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen, Europa. Vol. 1, 2, 3 y 4. Berlín-Hersdorf.
- Thomas, C. F. G., Parkinson, L. y Marshall, E. J. P. 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. Oecologia, 116: 103-112.
- Thomas, C. F. G., Brown, N. J. y Kendall, D. A. 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. Agriculture, Ecosystems and Environment, 113: 51-61.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H., Moore, D. M., Walters, S. M. y Webb, D. A. 1964-1980. Flora Europea. Cambridge University Press, Cambridge.
- Usher, M. B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. Biodiversity and Conservation, 1: 63-79.
- Usher, M. B. y Jefferson, R. G. 1991. Creating new and successional habitats for arthropods. En: Collins, N. M. y Thomas, J. A. (eds.), The Conservation of Insects and their Habitats. Academic Press, London, pp. 263-291.
- Vázquez, A. 1985. Las familias, géneros y especies de los Coreidos ibéricos. Claves para la identificación de la fauna española, nº 5. Publicaciones de la Universidad Complutense. Madrid.
- Vidal, J. 1949. Hémiptères de l'Afrique de Nord et des Pays circum-méditerranéens. Mémoires de la Société des Sciences naturelles du Maroc, 48.
- Wagner, E. y Weber, H. H. 1964. Hétéroptères Miridae. Faune de France Vol. 67. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles,

- París.
- Warchalowski, A. 2003. Chrysomelidae. The leaf-beetles of Europe and the Mediterranean area. Natura optima dux Foundation, Warszawa.
- Watt, A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, 43: 490-506.
- Webb, N. R. 1989. The invertebrates of heather and heathland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 101: 307-312.
- Webb, N. R. 1990. Insects associated with heather. En: Jones, A. W. (ed.), *Year Book of the Heather Society 1990*. The Heather Society, UK, pp. 14-24.
- Webb, N. R. 1994. Habitat fragmentation and heathland species: Supplementary report. *English Nature Research Reports*, 95. English Nature, Dorset. 26 pp.
- Webb, N. R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 35: 987-990.
- Webb, N. R. y Hopkins, P. J. 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna* heathland. *Journal of Applied Ecology*, 21: 921-933.
- Webb, N. R., Clarke, R. T. y Nicholas, J. T. 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna*-heathland: Effects of surrounding vegetation. *Journal of Biogeography*, 11: 41-46.
- Woodcock, B. A. 2005. Pitfall trapping in ecological studies. En: Leather, S. (ed.), *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Blackwell Science Ltd, pp. 37-57.
- Zurbrügg, C. y Frank, T. 2006. Factors influencing bug diversity (Insecta: Heteroptera) in semi-natural habitats. *Biodiversity and Conservation*, 15: 275-294.

5

Capítulo 5. Efectos a corto y medio plazo de la fertilización experimental con nitrógeno en los artrópodos asociados a brezales de *Calluna vulgaris* en el noroeste de España

Este capítulo es la traducción al castellano del artículo:

Cuesta, D., Taboada, A., Calvo, L. y Salgado, J. M. 2008. Short- and medium-term effects of experimental nitrogen fertilization on arthropods associated with *Calluna vulgaris* heathlands in north-west Spain. *Environmental Pollution*, 152: 394-402.

5.1. RESUMEN

Se estudiaron los efectos a corto y medio plazo de la fertilización experimental con nitrógeno (3 y 15 meses después del tratamiento) en los artrópodos de brezales de *Calluna vulgaris* en el noroeste de España. Se seleccionaron tres zonas de brezal y se establecieron dos parcelas permanentes por zona: control y fertilizada. El tratamiento de fertilización se realizó añadiendo mensualmente nitrato amónico ($56 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) como fertilizante y los insectos se capturaron usando trampas de caída. Se encontraron principalmente respuestas a nivel de especie a la adición experimental de nitrógeno. Siete especies (por ejemplo, *Lochmaea suturalis*) respondieron de forma análoga (resultaron beneficiadas o perjudicadas) en los dos periodos de estudio y se proponen como posibles indicadores fiables de los efectos de la deposición de nitrógeno atmosférico en estos ecosistemas. A nivel de grupo trófico, las respuestas de los artrópodos a la fertilización fueron variables: (a) los herbívoros (crisomélidos, heterópteros) aumentaron su abundancia a corto plazo; (b) los depredadores (carábidos, heterópteros) mostraron respuestas opuestas y menos evidentes en ambos periodos. Es necesario desarrollar estudios a largo plazo para determinar los mecanismos subyacentes a las respuestas observadas de los artrópodos frente a la fertilización.

5.2. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, los brezales europeos han sufrido un proceso de regresión y degeneración, asociado principalmente a la pérdida de los usos tradicionales que frenan la sucesión de los brezales a otras comunidades de plantas (el pastoreo, la quema y la corta) (Webb 1998, Bartolomé *et al.* 2005), y a un incremento en la deposición de nitrógeno (N) atmosférico como resultado de la contaminación (NO_x y NH_x) (Aerts y Heil 1993).

Las consecuencias del incremento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico en la vegetación de los brezales han sido ampliamente estudiadas en la literatura. La deposición de nitrógeno produce diferentes efectos, incluyendo la acumulación de nutrientes en el suelo (Bobbink y Heil 1993,

Power *et al.* 1998a), una disminución de las micorrizas y un aumento en la relación entre parte aérea/subterránea de las plantas de brezo (Krupa 2003). Además, el alto contenido de nitrógeno en los tejidos vegetales incrementa su sensibilidad a las heladas (Bobbink y Heil 1993, Krupa 2003) y a los ataques de insectos fitófagos (Berdowski 1993, Adams 2003, Krupa 2003). Como resultado, la capacidad de las plantas de brezo para competir con las especies herbáceas disminuye, favoreciendo la sustitución de la comunidad vegetal en distintas áreas (Adams 2003) y la desaparición de estos brezales. Sin embargo, las respuestas de la vegetación al incremento en la disponibilidad de nitrógeno son sólo el primer paso en la cadena de cambios funcionales que tienen lugar en el ecosistema. Los cambios funcionales a nivel de los productores primarios afectan al resto de relaciones ecológicas dentro del ecosistema

(Hartley y Jones 1997).

Los efectos del incremento de las deposiciones de nitrógeno en las comunidades de insectos son poco conocidos y dependen del nivel trófico y de la forma de vida de cada grupo. Un incremento del contenido en nitrógeno de la vegetación se asocia con un aumento en la abundancia de herbívoros (por ejemplo, Whittaker 1988, Berdowski 1993), ya que el nitrógeno constituye un factor limitante para este grupo trófico (Hartley y Jones 1997). Los cambios en los niveles de deposición de nitrógeno también influyen de forma indirecta en la abundancia de los depredadores (ver Bilde y Toft 1999, Hartley *et al.* 2003, Sjørnsen *et al.* 2005). El objetivo de este estudio es analizar los efectos a corto (3 meses) y medio plazo (15 meses) de la fertilización experimental con nitrógeno sobre la fauna de artrópodos en brezales de *Calluna vulgaris*, mediante el estudio de tres grupos taxonómicos de insectos (carábidos, crisomélidos y heterópteros) con diferentes formas de vida (es decir, asociados a diferentes partes de la planta o al suelo) y necesidades alimenticias (es decir, herbívoros y depredadores).

Los carábidos (Coleoptera: Carabidae) son insectos que viven en el suelo e incluyen principalmente depredadores, pero también especies herbívoras y granívoras (Lövei y Sunderland 1996, Campos y Novoa 2006). Los estudios anteriores de este grupo en brezales de *Calluna vulgaris* se han centrado principalmente en sus respuestas a diferentes usos tradicionales y al grado de desarrollo de la vegetación (diferentes fases de crecimiento de las plantas de *Calluna vulgaris*) (Gimingham 1985, Usher y Thompson 1993, McFerran *et al.*

1995, Gardner *et al.* 1997).

Los crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) están localizados principalmente en la vegetación aérea y son generalmente herbívoros masticadores de hojas. En los brezales dominados por *Calluna vulgaris*, se ha demostrado que las explosiones demográficas de *Lochmaea suturalis*, la principal especie monófaga de *Calluna vulgaris*, resultan beneficiadas tanto en frecuencia como en intensidad por la deposición de nitrógeno atmosférico (Bobbink y Heil 1993), y pueden propiciar que los brezales sean reemplazados por pastizales (Diemont y Heil 1984, Berdowski y Zeilinga 1987).

Los heterópteros (Hemiptera: Heteroptera) ocupan tanto nichos de suelo como de vegetación y son tanto herbívoros (es decir, especies succionadoras y granívoras) como depredadores (Schuh y Slater 1995). La comunidad de hemípteros responde positivamente a cambios en la composición de especies vegetales y particularmente a la cobertura de *Calluna vulgaris* en brezales restaurados (Littlewood *et al.* 2006). La adición experimental de nitrógeno aumenta significativamente la riqueza y la abundancia de este grupo (Hartley *et al.* 2003).

La respuesta de estos tres grupos de insectos al incremento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico es desconocida en la Cordillera Cantábrica, aunque se espera que la abundancia de herbívoros se incremente (ver Brunsting y Heil 1985, Whittaker 1988, Hartley *et al.* 2003). Nuestro objetivo final es determinar el posible valor de estos grupos de insectos como indicadores fiables de los efectos de la deposición de nitrógeno en los

brezales de *Calluna vulgaris* del noroeste de España.

5.3. MATERIAL Y MÉTODOS

5.3.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Cordillera Cantábrica (León, noroeste de España). Se seleccionaron tres zonas de brezal dominado por *Calluna vulgaris*, situadas a 1560-1660 m s.n.m. y al menos a 2,5 km de distancia: San Isidro (zona SI, 30TUN 3082 47694), Riopinos I (zona RP I, 30TUN 3035 47687) y Riopinos II (zona RP II, 30TUN 3007 47685). Las zonas se consideran brezales maduros según la definición de Watt (1955). Se establecieron dos parcelas permanentes de 20 x 20 m en cada zona. La primera se utilizó como control y la segunda se fertilizó manualmente con gránulos de nitrato amónico cada mes desde julio hasta octubre de 2005 y desde junio hasta octubre de 2006. La concentración total de fertilizante ($56 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) fue equivalente al doble de los niveles máximos actuales de deposición en esta área (Rivero Fernández *et al.* 1996), y su aplicación se realizó equitativamente en estos meses.

5.3.2. Métodos de muestreo

Los artrópodos se capturaron usando trampas de caída (88 mm de profundidad, 65 mm de diámetro) parcialmente llenas con propilenglicol al 25% y cubiertas con tejadillos de 11 x 11 cm. Se colocaron seis trampas en cada parcela (12 trampas por zona y 36 en total) y la distancia mínima entre las trampas fue de 5 m. Las trampas se recogieron cada 20 días desde julio hasta octubre en 2005 y desde

junio hasta octubre en 2006. Las trampas de caída reflejan la actividad-densidad de las especies individuales (Thomas *et al.* 1998) y en este trabajo se indicará como abundancia o número de individuos. Las especies de carábidos, crisomélidos y heterópteros (Coleoptera: Carabidae, Chrysomelidae; Hemiptera: Heteroptera, respectivamente) se identificaron usando las claves habituales para cada grupo: Jeannel (1941-1942), Lindroth (1974) y Trautner y Geigenmüller (1987) para carábidos; Doguet (1994) y Warchalowski (2003) para crisomélidos; y Péricart (1972, 1983, 1987, 1999), Stichel (1955-1962) y Wagner y Weber (1964) para heterópteros. Se sigue la nomenclatura de Serrano (2003) para carábidos, Warchalowski (2003) para crisomélidos y Aukema (2005) para heterópteros.

El muestreo de vegetación se llevó a cabo a los 3 y 15 meses después de la fertilización en ambas parcelas, tanto control como fertilizada. Se establecieron 10 unidades de muestreo permanentes de 1 x 1 m en cada parcela y se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie de planta vascular. Estos porcentajes se utilizaron para determinar el porcentaje de cobertura de gramimoides perennes, herbáceas perennes y herbáceas anuales, para detectar posibles cambios en la estructura del hábitat relacionados con la fauna de artrópodos (por ejemplo, Brose 2003, Lassau *et al.* 2005) debido a la adición experimental de nitrógeno. Se contó el número de flores y se midió el crecimiento anual de los brotes de *Calluna vulgaris* en cinco brotes seleccionados al azar en cada unidad de muestreo.

5.3.3. Análisis de datos

Los datos de abundancia de insectos por trampa de caída se estandarizaron a 85 días de captura (es decir, al número mínimo de días en los que las trampas estuvieron activas). Se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs) de dos vías para evaluar los efectos a corto y medio plazo de la fertilización en (1) la abundancia total de carábidos, crisomélidos y heterópteros, (2) la riqueza de carábidos y heterópteros y (3) la abundancia de cada especie individual. Antes de su inclusión en los análisis, los datos de abundancia de insectos por trampa de caída se transformaron logarítmicamente mediante $\ln(x+1)$ para lograr una distribución normal. Debido a la configuración espacial de los brezales (es decir, pequeño tamaño y con fragmentos distribuidos de forma irregular) consideramos las trampas individuales como pseudo-réplicas para los análisis. Los insectos se clasificaron de acuerdo a sus hábitos alimenticios conforme a la literatura: Campos y Novoa (2006), Ribera *et al.* (1999) y Thiele (1977) para carábidos; Doguet (1994) y Warchalowski (2003) para crisomélidos; y Péricart (1972, 1983, 1987, 1999), Schuh y Slater (1995) y Wagner y Weber (1964) para heterópteros. Se definieron dos grupos tróficos principales: herbívoros o especies mayoritariamente consumidoras de plantas (especies granívoras, especies masticadoras de hojas y especies succionadoras) y depredadores o especies mayoritariamente consumidoras de material animal (Tablas 5.1-5.3).

Se realizaron ANOVAs similares con los datos de vegetación para evaluar las diferencias entre tratamientos en cuanto a (1) el porcentaje

de cobertura de *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris* y *Vaccinium myrtillus*, (2) los valores de cobertura para graminoides perennes, herbáceas perennes y herbáceas anuales, (3) el número de flores y (4) el crecimiento anual de los brotes de *Calluna vulgaris*. Los datos de vegetación fueron transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de $(x/100)$ para lograr normalidad. Para todos los análisis (es decir, insectos y vegetación) se utilizó el test de Tukey para detectar diferencias significativas ($\alpha = 0.05$). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa estadístico STATISTICA, edición 1998.

Se realizaron dos análisis de correspondencias canónicas (CCAs) para detectar las principales relaciones entre carábidos o heterópteros, las características de la vegetación y los tratamientos. Las características de la vegetación incluidas en los CCAs fueron las mismas que las utilizadas en los ANOVAs (Tabla 5.4). Los datos de abundancia de insectos por parcela se estandarizaron a 85 días de captura. Se utilizó el test de Montecarlo para evaluar la significación estadística de los CCAs. Los análisis fueron realizados utilizando el programa estadístico R (R Development Core Team 2005).

5.4. RESULTADOS

5.4.1. Carábidos

Se capturó un total de 1196 individuos (29 especies) (Tabla 5.1). A corto plazo, la abundancia total de carábidos fue significativamente mayor ($F_{(1, 30)}=5,8$; $p=0,02$) en las parcelas fertilizadas que en las control. Sin embargo, no se detectaron diferencias

Tabla 5.1. Media $\pm$ desviación estándar de la abundancia de carábidos capturados en cada tratamiento a los 3 y 15 meses después de la fertilización. Tratamientos: C = control, F = fertilización. Diferencias significativas entre los tratamientos a los 3 (a,b) y 15 (c,e) meses: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Hábitos alimenticios de las especies: H = herbívoro o mayoritariamente consumidor de materia vegetal, D = depredador o mayoritariamente consumidor de materia animal. Comportamiento de la abundancia después de la adición de nitrógeno: i = incremento, d = disminución, nc = no cambia.

Familia CARABIDAE	C3	C15	F3	F15	Hábito alimenticio	Comportamiento de la abundancia	
						3 meses	15 meses
<i>Bembidion (Philochtus) guttula</i> (Fabricius, 1792)		0,3 $\pm$ 0,6		0,3 $\pm$ 0,6	D		nc
<i>Bembidion (Metallina) lampros</i> (Herbst, 1784)	0,7 $\pm$ 1,2	0,7 $\pm$ 0,6	0,3 $\pm$ 0,6	0,3 $\pm$ 0,6	D	d	d
<i>Bradycellus (Bradycellus) verbasci</i> (Duftschmid, 1812)	3,0 $\pm$ 1,7	3,0 $\pm$ 2,0	5,0 $\pm$ 2,0	3,0 $\pm$ 1,7	H	i	nc
<i>Calathus (Neocalathus) asturiensis</i> Vuillefroy, 1866	18,3 $\pm$ 25,8	33,0 $\pm$ 43,3	27,0 $\pm$ 43,3	46,0 $\pm$ 53,8	H	i	i
<i>Calathus (Calathus) fuscipes graecus</i> Dejean, 1831				0,3 $\pm$ 0,6	D		i
<i>Calathus (Neocalathus) melanocephalus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)		1,7 $\pm$ 2,9		1,3 $\pm$ 2,3	D		d
<i>Calathus (Calathus) uniseriatus</i> Vuillefroy, 1866	2,7 $\pm$ 4,6	15,0 $\pm$ 26,0 c	8,3 $\pm$ 14,4	32,7 $\pm$ 54,0 e**	H	i	i
<i>Carabus (Oreocarabus) amplipennis getschmanni</i> Lapouge, 1924	0,7 $\pm$ 0,6 a	4,7 $\pm$ 3,1	4,0 $\pm$ 4,4 b*	6,0 $\pm$ 9,5	D	i	i
<i>Carabus (Eucarabus) deyrollei</i> Gory, 1839	0,3 $\pm$ 0,6				D	d	
<i>Carabus (Chrysocarabus) lineatus lineatus</i> Dejean, 1826	a		2,0 $\pm$ 3,5 b*		D	i	
<i>Carabus (Mesocarabus) macrocephalus macrocephalus</i> Dejean, 1826	0,7 $\pm$ 1,2 a	3,3 $\pm$ 5,8	3,3 $\pm$ 5,8 b*	6,3 $\pm$ 11,0	D	i	i
<i>Cicindela (Cicindela) sylvatica reiseri</i> Mandl, 1970				0,3 $\pm$ 0,6	D		i
<i>Cryobius cantabricus cantabricus</i> (Schaufuss, 1862)	18,0 $\pm$ 8,2	39,3 $\pm$ 37,2 c	22,3 $\pm$ 19,4	27,3 $\pm$ 28,6 e**	D	i	d
<i>Cymindis (Cymindis) coadunata kricheldorffi</i> Puel, 1935	0,3 $\pm$ 0,6				H	d	
<i>Cymindis (Cymindis) humeralis</i> (Geoffroy, 1785)	0,3 $\pm$ 0,6	1,3 $\pm$ 2,3			H	d	d
<i>Harpalus (Harpalus) rufipalpis rufipalpis</i> Sturm, 1818		1,0 $\pm$ 1,0		0,3 $\pm$ 0,6	H		d
<i>Laemostenus (Pristonychus) terricola terricola</i> (Herbst, 1783)				0,7 $\pm$ 1,2	D		i
<i>Leistus (Leistus) barnevillei</i> Chaudoir, 1867		0,3 $\pm$ 0,6	0,3 $\pm$ 0,6		D	i	d
<i>Nebria (Nebria) asturiensis</i> Bruneau de Miré, 1964		1,0 $\pm$ 1,0		1,0 $\pm$ 1,7	D		nc
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	2,0 $\pm$ 1,0	4,7 $\pm$ 3,2	3,3 $\pm$ 1,5	3,7 $\pm$ 1,5	D	i	d
<i>Olisthopus fuscatus</i> Dejean, 1828	0,7 $\pm$ 1,2	1,0 $\pm$ 1,7	3,0 $\pm$ 3,6	1,3 $\pm$ 2,3	H	i	i
<i>Olisthopus rotundatus</i> (Paykull, 1798)		4,0 $\pm$ 6,1		2,7 $\pm$ 4,6	D		d
<i>Poecilus (Macropoecilus) kugelanni</i> (Panzer, 1797)		1,0 $\pm$ 1,0		1,0 $\pm$ 1,0	D		nc
<i>Poecilus (Poecilus) versicolor</i> (Sturm, 1824)	0,3 $\pm$ 0,6	2,3 $\pm$ 2,5	1,0 $\pm$ 1,0	2,0 $\pm$ 1,0	D	i	d
<i>Pterostichus (Oreophilus) cantaber</i> (Chaudoir, 1868)	0,3 $\pm$ 0,6				D	d	
<i>Synuchus vivalis vivalis</i> (Illiger, 1798)	8,3 $\pm$ 12,7	0,3 $\pm$ 0,6	5,0 $\pm$ 7,0		H	d	d
<i>Trechus (Trechus) quadristriatus</i> (Schränk, 1781)	1,0 $\pm$ 1,7 a		b*		D	d	
<i>Trechus (Trechus) suturalis</i> Putzeys, 1870		0,3 $\pm$ 0,6			D		d
<i>Zabrus (Iberoabrus) consanguineus</i> Chevrolat, 1865	0,3 $\pm$ 0,6		0,3 $\pm$ 0,6	0,3 $\pm$ 0,6	H	nc	i
Número total de individuos	174 a	355	256 b*	411			
Número de especies	17	20	14	20

significativas en la riqueza de especies. Seis especies (*Carabus deyrollei*, *Cymindis coadunata*, *Cymindis humeralis*, *Pterostichus cantaber*, *Trechus quadristriatus* y *Trechus suturalis*; incluyendo especies herbívoras y depredadoras) se capturaron exclusivamente en las parcelas control, mientras que cuatro especies (*Calathus fuscipes*, *Carabus lineatus*, *Cicindela sylvatica* y *Laemostenus terricola*; todas depredadoras) se capturaron exclusivamente en las parcelas fertilizadas.

A corto plazo, la mayoría de las especies de carábidos (11 de 19) aumentaron su abundancia en las parcelas fertilizadas en comparación con las control, de forma significativa para tres especies de *Carabus* depredadoras [*Carabus amplipennis* ($F_{(1, 30)}=5,7$; $p=0,02$), *Carabus lineatus* ($F_{(1, 30)}=4,3$; $p=0,04$) y *Carabus macrocephalus* ($F_{(1, 30)}=4,9$; $p=0,04$); Tabla 5.1]. Durante este periodo, únicamente *Trechus quadristriatus* disminuyó significativamente ($F_{(1, 30)}=5,0$; $p=0,03$) debido a la fertilización. A medio plazo, una especie, *Calathus uniseriatus*, aumentó significativamente ($F_{(1, 30)}=8,2$; $p<0,01$) después del tratamiento, mientras que la mayoría de las especies (11 de 24) disminuyó su abundancia en parcelas fertilizadas, *Cryobius cantabricus* de forma significativa ($F_{(1, 30)}=9,4$; $p<0,01$).

En cuanto a la respuesta de las especies a la fertilización tanto a corto como a medio plazo (Tabla 5.1), cinco especies incrementaron su abundancia [incluyendo tres especies (*Calathus uniseriatus*, *Carabus amplipennis* y *Carabus macrocephalus*) significativamente en uno de los dos periodos, y la especie capturada más abundante, *Calathus asturiensis*, aunque de manera no significativa]; y tres especies disminuyeron, pero ninguna de forma estadísticamente significativa.

Desde el punto de vista de la clasificación trófica de las especies encontramos que igual número de especies herbívoras aumentaron o disminuyeron sus abundancias a corto y medio plazo debido a la fertilización (Tabla 5.1). La mayoría de las especies depredadoras incrementaron su abundancia a corto plazo, pero disminuyeron a medio plazo.

5.4.2. Crisomélidos

Se capturó un total de 866 individuos pertenecientes a dos géneros (*Altica* y *Lochmaea*) (Tabla 5.2). A corto plazo, la abundancia de crisomélidos fue significativamente mayor ($F_{(1, 30)}=11,5$; $p<0,01$) en las parcelas fertilizadas que en las control. Las larvas de *Lochmaea suturalis* fueron claramente dominantes (Tabla 5.2) y, como

Tabla 5.2. Media $\pm$ desviación estándar de la abundancia de crisomélidos capturados en cada tratamiento a los 3 y 15 meses después de la fertilización. Para letras y símbolos ver Tabla 5.1.

Familia CHRYSOMELIDAE	C3		C15		F3		F15		Hábito alimenticio	Comportamiento de la abundancia	
										3 meses	15 meses
<i>Altica longicollis</i> (Allard, 1860)	0,3 $\pm$ 0,6				0,3 $\pm$ 0,6				H	nc	
<i>Lochmaea suturalis</i> (Thomson, 1866)	1,0 $\pm$ 1,0		4,3 $\pm$ 4,0		0,3 $\pm$ 0,6		3,3 $\pm$ 3,2		H	d	d
Larvas de <i>Altica</i> spp.	0,7 $\pm$ 1,2		3,3 $\pm$ 4,2		1,3 $\pm$ 0,6		3,7 $\pm$ 3,8		H	i	i
Larvas de <i>Lochmaea suturalis</i>	52,0 $\pm$ 46,9 a		45,0 $\pm$ 7,8		91,3 $\pm$ 83,1 b**		81,7 $\pm$ 35,1		H	i	i
Número total de individuos (adultos + larvas)	162	a	158		280	b**	266

se esperaba, fueron significativamente más abundantes en las parcelas fertilizadas ($F_{(1, 30)} = 8,6$; $p < 0,01$) a corto plazo.

5.4.3. Heterópteros

Se capturó un total de 327 individuos (17 especies) (Tabla 5.3). Ni la abundancia total ni la riqueza de especies respondieron a la fertilización. Se capturaron dos especies (*Systellonotus championi*, herbívoro, y *Coranus subapterus*, depredador) de forma exclusiva en las parcelas control, mientras que tres especies (*Macroplox fasciata*, *Notochilus damryi* y *Deraeocoris ribauti*, todas herbívoras) se encontraron exclusivamente en las parcelas fertilizadas.

A corto plazo, un gran número de especies (8 de 15) incrementaron su abundancia en las parcelas fertilizadas, *Myrmedobia coleoptrata* ($F_{(1, 30)} = 4,5$; $p = 0,04$), *Myrmedobia hispanica* ($F_{(1, 30)} = 6,9$; $p = 0,01$) y *Orthotylus ericetorum* ($F_{(1, 30)} = 10,0$; $p < 0,01$) de forma significativa. En este periodo, sólo *Macrodera microptera* disminuyó significativamente ($F_{(1, 30)} = 5,5$; $p = 0,03$). A medio plazo, un número similar de especies resultaron beneficiadas o perjudicadas por la adición de nitrógeno, aunque no lo fueron de forma significativa.

Respecto a la respuesta de las especies a la fertilización tanto a corto como a medio plazo, tres especies aumentaron (*Myrmedobia coleoptrata* significativamente a corto plazo) y tres especies disminuyeron (*Macrodera microptera* significativamente a corto plazo) después del tratamiento (Tabla 5.3).

Desde el punto de vista de la clasificación trófica de las especies, los herbívoros resultaron beneficiados a corto plazo, mientras

que los depredadores fueron perjudicados por la adición de nitrógeno (Tabla 5.3). A medio plazo, los grupos tróficos no mostraron respuestas claras al tratamiento.

5.4.4. Vegetación

La vegetación respondió positivamente a la adición experimental de nitrógeno (Tabla 5.4). A corto plazo, la cobertura de herbáceas anuales se incrementó significativamente ($F_{(1, 54)} = 5,6$; $p = 0,02$) después del tratamiento; mientras que, tanto a corto como a medio plazo, se observó un aumento en el crecimiento anual de brotes ($F_{(1, 294)} = 13,5$; $p < 0,001$; $F_{(1, 294)} = 116,5$; $p < 0,001$; a corto y medio plazo, respectivamente), el número de flores ($F_{(1, 294)} = 24,6$; $p < 0,001$; $F_{(1, 294)} = 57,2$; $p < 0,001$) y la cobertura de *Calluna vulgaris* ($F_{(1, 54)} = 14,95$; $p < 0,01$; $F_{(1, 54)} = 11,7$; $p < 0,01$). La cobertura de *Erica tetralix* fue significativamente más baja en las parcelas fertilizadas que en las control durante ambos periodos ($F_{(1, 54)} = 8,8$; $p < 0,01$; $F_{(1, 54)} = 5,5$; $p = 0,02$). Los valores de cobertura para *Vaccinium myrtillus*, herbáceas perennes y gramíneas perennes aumentaron después del tratamiento, aunque no significativamente.

5.4.5. Análisis multivariantes

La ordenación de las especies de carábidos o heterópteros, características de la vegetación y tratamientos se definió con los dos primeros ejes de los CCAs (Figs. 5.1 y 5.2; Tabla 5.4). Los resultados de estos dos análisis mostraron, en primer lugar, una clara diferencia entre las zonas de estudio y, en segundo lugar, diferencias parciales entre tratamientos. Para carábidos (Fig. 5.1; Tabla 5.4), las parcelas fertilizadas de la zona RP II se

Tabla 5.3. Media $\pm$ desviación estándar de la abundancia de heterópteros capturados en cada tratamiento a los 3 y 15 meses después de la fertilización. Para letras y símbolos ver Tabla 5.1.

HEMIPTERA: HETEROPTERA						Hábito	Comportamiento de la abundancia	
Familia LYGAEIDAE	C3	C15	F3	F15	alimenticio	3 meses	15 meses	
<i>Kleidocerys ericae</i> (Horváth, 1908)	0,7 ±0,6	0,3 ±0,6	1,0 ±1,7	0,3 ±0,6	H	i	nc	
<i>Macrodema microptera</i> (Curtis, 1836)	13,7 ±15,0 a	29,7 ±35,0	6,0 ±7,8 b*	19,7 ±19,8	H	d	d	
<i>Macroplox fasciata</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)				0,3 ±0,6	H		i	
<i>Notochilus damryi</i> Puton, 1871			0,3 ±0,6	0,3 ±0,6	H	i	i	
<i>Scolopostethus decoratus</i> (Hahn, 1833)	0,3 ±0,6	0,7 ±1,2	0,7 ±1,2	0,3 ±0,6	H	i	d	
<i>Stygnocoris fuliginus</i> (Geoffroy, 1785)	0,7 ±1,2	1,0 ±1,0	1,3 ±2,3	1,7 ±2,1	H	i	i	
<i>Trapezonotus (Trapezonotus) montanus</i> Wagner, 1957		1,7 ±2,9		3,3 ±4,2	H		i	
Familia MICROPHYSIDAE								
<i>Myrmedobia coleoprata</i> (Fallén, 1807)	0,7 ±1,2 a	0,3 ±0,6	3,7 ±4,7 b*	2,0 ±2,0	H	i	i	
<i>Myrmedobia exilis</i> (Fallén, 1807)	0,3 ±0,6		0,3 ±0,6		H	nc		
<i>Myrmedobia hispanica</i> Péricart, 1972	a	0,3 ±0,6	2,0 ±3,5 b*	0,3 ±0,6	H	i	nc	
Familia MIRIDAE								
<i>Deraeocoris (Deraeocoris) ribauti</i> Wagner, 1943			0,3 ±0,6		H	i		
<i>Orthotylus (Litocoris) ericetorum</i> (Fallén, 1807)	a	1,0 ±1,0	1,3 ±2,3 b**	0,3 ±0,6	H	i	d	
<i>Systellonotus championi</i> Reuter, 1903	0,3 ±0,6	1,0 ±1,7			H	d	d	
Familia NABIDAE								
<i>Nabis (Nabis) ericetorum</i> Scholtz, 1847	0,3 ±0,6	1,0 ±0,0		1,3 ±2,3	D	d	i	
<i>Nabis (Nabicula) flavomarginatus</i> Scholtz, 1847	1,7 ±1,2	0,3 ±0,6	1,0 ±1,0	0,3 ±0,6	D	d	nc	
Familia REDUVIIDAE								
<i>Coranus (Coranus) subapterus</i> (De Geer, 1773)	0,3 ±0,6				D	d		
Familia TINGIDAE								
<i>Acalypta nigrina</i> (Fallén, 1807)	0,7 ±1,2	2,0 ±2,0	0,3 ±0,6	1,3 ±1,2	H	d	d	
Número total de individuos	59	118	55	95				
Número de especies	11	12	12	13

									Resultados test de Monte Carlo	
	C3		C15		F3		F15		Carabidos-CCA	Heterópteros-CCA
<i>Calluna vulgaris</i> (Ca)	62,8±2,0	a	65,3±2,0	c	73,8±6,8	b**	76,5±4,5	e**	F= 1,7	F= 1,7
Crecimiento de brotes de										
<i>Calluna vulgaris</i> (Br)	2,9±0,2	a	2,5±0,5	c	3,5±0,6	b***	4,0±0,6	e***	F= 0,8	F= 0,6
<i>Erica tetralix</i> (Er)	25,7±22,6	a	24,5±22,1	c	14,5±12,9	b**	15,9±14,3	e*	F= 6,9 ***	F= 3,2 ***
Graminoides Perennes (GP)	7,2±9,1		5,3±4,5		6,8±7,5		6,7±7,6		F= 6,2 ***	F= 2,0 *
Herbáceas Anuales (HA)	0,0±0,0	a	0,5±0,8		0,3±0,5	b*	1,0±1,7		F= 2,9 **	F= 0,5
Herbáceas Perennes (HP)	1,2±2,1		1,1±1,9		2,3±3,9		2,3±3,8		F= 3,9 *	F= 1,1
Número de flores de										
<i>Calluna vulgaris</i> (Fl)	7,6±1,9	a	7,4±1,9	c	9,4±0,6	b***	11,9±0,5	e***	F= 0,5	F= 0,7
<i>Vaccinium myrtillus</i> (Va)	6,3±7,6		4,5±3,8		7,7±9,8		6,5±7,0		F= 4,2 **	F= 1,6

125

Figura 5.2. Diagrama CCA para las especies de heterópteros, características de la vegetación (flechas) y parcelas. Varianza explicada: 36% eje I, 25% eje II; Test de Monte Carlo: $F=1,7$; $p=0,03$. Para letras y abreviaturas ver Fig. 5.1 y Tabla 5.4.

separaron de las parcelas control debido a la presencia de *Carabus lineatus* y a bajos valores de cobertura de *Erica tetralix*. Las parcelas fertilizadas de RP I se diferenciaron de las parcelas control debido a la presencia de *Calathus fuscipes*, *Calathus uniseriatus*, *Cicindela sylvatica*, *Laemostenus terricola* y *Leistus barnevillei*, y se caracterizaron por un alto valor de cobertura para *Calluna vulgaris* y por la ausencia de *Erica tetralix*. Para los heterópteros (Fig. 5.2; Tabla 5.4), las parcelas fertilizadas de la zona RP I se separaron de las parcelas control debido a la presencia de *Myrmedobia hispanica* y altos valores de cobertura de *Calluna vulgaris*. Las parcelas fertilizadas de la zona RP II se diferenciaron de las parcelas control debido a la presencia de *Deraeocoris ribauti* y *Macroplox fasciata*.

A corto plazo, las parcelas fertilizadas de la zona SI se caracterizaron por *Myrmedobia exilis* y altos valores de cobertura para *Erica tetralix* y gramíneas perennes.

Para carábidos (Fig. 5.1), la mayoría de las especies herbívoras se localizaron en la parte positiva del eje I (asociadas con altos valores para el número de flores y la cobertura de *Calluna vulgaris*), mientras que las especies depredadoras se localizaron en la parte negativa del eje I (asociadas con altos valores de cobertura para el resto de las características de la vegetación, excepto *Erica tetralix*). Para los heterópteros (Fig. 5.2), se obtuvo una distribución similar de los grupos tróficos asociados al eje II y a las características de la vegetación.

5.5. DISCUSIÓN

5.5.1. Respuestas a nivel trófico

El funcionamiento de los ecosistemas terrestres, incluyendo los brezales, está fuertemente influenciado por la disponibilidad de los nutrientes limitantes, tales como el nitrógeno (Hartley y Jones 1997). De hecho, una mayor disponibilidad de nitrógeno afecta a la productividad de los ecosistemas y a la tasa de descomposición (Adams 2003), a toda la cadena alimenticia (por ejemplo, Haddad *et al.* 2000) y a los mecanismos “bottom-up” (de abajo a arriba) para el control de la diversidad (Siemann 1998). Tasas elevadas de deposición de nitrógeno producen cambios funcionales que pueden ser detectados a nivel de los productores primarios (es decir, a través de un incremento en la riqueza de la vegetación, y cambios en la producción, el crecimiento y la composición de la vegetación) (Wilson y Tilman 1991, Olf *et al.* 1994, Berendse 1998). Este estudio confirma la existencia de efectos beneficiosos de la adición de nitrógeno sobre la vegetación de brezales, tales como que la fertilización experimental incrementó el número de flores, el crecimiento anual de brotes y la cobertura de *Calluna vulgaris*, de forma comparable a los resultados de Barker *et al.* (2004), Calvo *et al.* (2005) y Carroll *et al.* (1999). De hecho, nuestros resultados preliminares indican un leve incremento en el contenido total de nitrógeno en los tejidos de *Calluna vulgaris* a corto plazo (media $\pm$ SD: control $0,8 \pm 0,04$, fertilizada $1,9 \pm 0,25$; Marcos *et al.*, resultados no publicados), en concordancia con otros estudios (Pitcairn *et al.* 1995, Hartley *et al.* 2003, Marcos *et al.* 2003).

Los cambios en la producción primaria también afectan a los consumidores del nivel primario, es decir, los herbívoros (Hartley y Jones 1997). De hecho, el aumento del contenido en nitrógeno de las plantas lleva consigo una mejora de la calidad del alimento para los herbívoros, afectando a su dinámica poblacional, incluyendo un aumento de la abundancia (Haddad *et al.* 2000, Hartley *et al.* 2003). A corto plazo, esta relación positiva se observó para crisomélidos y heterópteros (en concordancia con Siemann 1998), pero no para carábidos. Específicamente, se observó un claro incremento en el número de larvas del escarabajo de la brecina, probablemente relacionado con el incremento del contenido de nitrógeno de *Calluna vulgaris* (Brunsting y Heil 1985, Berdowski y Zeilinga 1987, Berdowski 1993, Power *et al.* 1998b). Sin embargo, a medio plazo el efecto beneficioso de la adición de nitrógeno fue menos claro, ya que un número similar de especies de carábidos y heterópteros aumentó y disminuyó en abundancia. En el caso de los carábidos, el incremento en la disponibilidad de nitrógeno produce una mayor floración de *Calluna vulgaris* (Calvo *et al.* 2005), generando probablemente una mayor producción de semillas y favoreciendo indirectamente a las especies granívoras. No obstante, no se observó esta respuesta positiva, posiblemente porque, en general, las semillas constituyen un recurso alimenticio de baja calidad en la dieta de los carábidos (Fawki *et al.* 2005). Por lo tanto, es posible que algunas especies (por ejemplo, *Calathus* spp.) tengan una dieta más amplia y consuman tanto semillas como otras materias vegetales o animales, en función

de la disponibilidad del alimento (ver Lövei y Sunderland 1996, Fawki *et al.* 2005) y de las variaciones estacionales en la producción de las semillas (Honek *et al.* 2006). Por consiguiente, estas especies granívoras se ven afectadas en menor medida por la mayor producción de semillas después de la fertilización. En el caso de los heterópteros, la desaparición de los efectos beneficiosos del nitrógeno a medio plazo podría ser explicada por: (a) el papel del contenido en nitrógeno (es decir, calidad del alimento) en la supervivencia de la ninfa (ver Di Giulio y Edwards 2003); (b) la necesidad de aplicar métodos de muestreo complementarios para algunas especies activas en la parte aérea del arbusto (ver Schmidt y Melber 2004); u (c) otros requerimientos de la alimentación o componentes de la dieta no considerados aquí debido a la elevada y poco conocida diversidad de las formas de vida que caracteriza a las especies de este grupo (ver por ejemplo, Schuh y Slater 1995).

También se espera que la adición de nitrógeno tenga efectos indirectos en el siguiente nivel trófico (es decir, los depredadores) (ver Siemann 1998), como una consecuencia de los cambios en la abundancia (por ejemplo, colémbolos, Sjursen *et al.* 2005) y calidad de las presas (Bilde y Toft 1999) después de la fertilización (ver también Hartley *et al.* 2003). En este estudio, se encontraron respuestas opuestas a corto plazo a la adición de nitrógeno para carábidos (aumento de la abundancia) y heterópteros (disminución de la abundancia). A medio plazo, las especies de carábidos depredadoras disminuyeron en abundancia mientras que no hubo una respuesta clara para los heterópteros. En

general, estas diferencias en las repuestas de los depredadores entre estos dos grupos de insectos podrían estar influenciadas por los siguientes factores: (a) una diferencia en la eficacia del método de muestreo con trampas de caída (Southwood y Henderson 2000): más eficaz para depredadores con actividad en el suelo – por ejemplo, carábidos – que para algunas especies de heterópteros que usan el estrato de vegetación para la búsqueda de presas (Péricart 1987); (b) el efecto desconocido de la adición de nitrógeno en las fases inmaduras (es decir, larvas o ninfas) cuyos requerimientos nutricionales y de hábitat son poco conocidos (Di Giulio y Edwards 2003, Luff 2005, Saska 2005). Por ejemplo, los cambios en las propiedades del suelo posiblemente incrementan la tasa de mortalidad de las larvas de los carábidos que viven en el suelo (ver Luff 2005), causando a medio plazo una disminución en la abundancia de los adultos. Finalmente, estas diferencias también podrían estar influenciadas por (c) diferencias en la vegetación a nivel de microhábitat entre las zonas de brezal, como sugieren los resultados obtenidos en los CCAs (ver por ejemplo, Brose 2003, Lassau *et al.* 2005).

5.5.2. Respuestas a nivel de especie

Se encontraron principalmente respuestas específicas a la fertilización para las especies a nivel individual en todos los grupos de artrópodos estudiados, ya que varias especies respondieron positiva o negativamente dependiendo de sus formas de vida y requerimientos nutricionales (ver Whittaker 1988; Berdowski 1993). Además, siete especies abundantes respondieron de forma análoga

tanto a corto como a medio plazo, y bien aumentaron (es decir, resultaron beneficiadas) o bien disminuyeron (es decir, resultaron perjudicadas) significativamente en uno de los periodos estudiados (excepto *Calathus asturiensis*). Seis de estas especies resultaron beneficiadas por la adición de nitrógeno: *Calathus asturiensis* y *Calathus uniseriatus*, ambos carábidos herbívoros; *Carabus amplipennis* y *Carabus macrocephalus*, ambas especies de carábido depredadoras; larvas del escarabajo de la brecina, *Lochmaea suturalis*; y *Myrmedobia coleoptrata*, una especie de heteróptero herbívoro. Una especie de heteróptero herbívoro, *Macrodera microptera*, resultó perjudicada por la fertilización.

Por lo tanto, se propone que estas siete especies de artrópodos puedan ser consideradas como indicadores fiables de los efectos de la deposición de nitrógeno en los ecosistemas de brezal del noroeste de España. En las últimas décadas, se ha prestado una gran atención a la búsqueda de especies indicadoras adecuadas para evaluar los efectos de la alteración del hábitat en los ecosistemas terrestres (por ejemplo, McGeoch 1998). En los brezales de *Calluna vulgaris*, la búsqueda de indicadores fiables de los efectos de la adición de nitrógeno ha sido desarrollada principalmente para especies vegetales (ver Pitcairn *et al.* 2003), pero no específicamente para las especies de artrópodos, a pesar de que son considerados buenos indicadores de los cambios ambientales (por ejemplo, para carábidos, Rainio y Niemelä 2003, Taboada 2007). Finalmente, los resultados de este estudio se obtuvieron en un periodo de 15 meses después de la adición de N, y por lo

tanto se requieren estudios adicionales a largo plazo para (a) confirmar las tendencias observadas en las respuestas de las especies o grupos tróficos a la fertilización, posiblemente incluyendo metodologías de muestreo complementarias para las especies asociadas a la vegetación, (b) corroborar el posible valor como indicadores de las especies seleccionadas, y (c) evaluar los mecanismos ecológicos subyacentes a los patrones de respuesta observados.

5.6. BIBLIOGRAFÍA

- Adams, M. B. 2003. Ecological issues related to N deposition to natural ecosystems: research needs. *Environment International*, 29: 189-199.
- Aerts, R. y Heil, G. W. 1993. *Heathlands. Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 223 pp.
- Aukema, B. (ed.) 2005. *Hemiptera: Heteroptera*. Fauna Europaea version 1.2, <http://www.faunaeur.org>
- Barker, C. G., Power, S. A., Bell, J. N. B. y Orme, C. D. L. 2004. Effects of habitat management on heathland response to atmospheric nitrogen deposition. *Biological Conservation*, 120: 41-52.
- Bartolomé, J., Plaixats, J., Fanlo, R. y Boada, M. 2005. Conservation of isolated Atlantic heathlands in the Mediterranean region: effects of land-use changes in the Montseny biosphere reserve (Spain). *Biological Conservation*, 122: 81-88.
- Berdowski, J. J. M. 1993. The effects of external stress and disturbance factors on *Calluna*-dominated heathland vegetation. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 85-124.
- Berdowski, J. J. M. y Zeilinga, R. 1987. Transition from Heathland to Grassland: Damaging Effects of the Heather Beetle. *Journal of Ecology*, 75: 159-175.

- Berendse, F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry*, 42: 73-88.
- Bilde, T. y Toft, S. 1999. Prey consumption and fecundity of the carabid beetle *Calathus melanocephalus* on diets of three cereal aphids: high consumption rates of low-quality prey. *Pedobiologia*, 43: 422-429.
- Bobbink, R. y Heil, G. W. 1993. Atmospheric deposition of sulphur and nitrogen in heathland ecosystems. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 25-50.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, 135: 407-413.
- Brunsting, A. M. H. y Heil, G. W. 1985. The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands. *Oikos*, 44: 23-26.
- Calvo, L., Alonso, I., Fernández, A. J. y de Luis, E. 2005. Short-term study of effects of fertilisation and cutting treatments on the vegetation dynamics of mountain heathlands in Spain. *Plant Ecology*, 179: 181-191.
- Campos, A. M. y Novoa, F., 2006. Los Carabidae (Orden Coleoptera) de Galicia (N.O. de España). Catálogo, distribución y ecología. Monografías de NACC - Biología, 2. Universidad de Santiago de Compostela, España. 358 pp.
- Carroll, J. A., Caporn, S. J. M., Cawley, L., Read, D. J. y Lee, J. A. 1999. The effect of increased deposition of atmospheric nitrogen on *Calluna vulgaris* in upland Britain. *New Phytologist*, 141: 423-431.
- Diemont, W. H. y Heil, G. W. 1984. Some long-term observations on cyclical and seral processes in Dutch heathlands. *Biological Conservation*, 30: 283-290.
- Di Giulio, M. y Edwards, P. J. 2003. The influence of host plant diversity and food quality on larval survival of plant feeding heteropteran bugs. *Ecological Entomology* 28, 51-57.
- Doguet, S. 1994. Coléoptères Chrysomelidae. Vol. 2, Alticinae. Faune de France 80. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Fawki, S., Smerup Bak, S. y Toft, S. 2005. Food preferences and food value for the carabid beetles *Pterostichus melanarius*, *P. versicolor* and *Carabus nemoralis*. Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting, DIAS Report 114: 99-109.
- Gardner, S. M., Hartley, S. E., Davies, A. y Palmer, S. C. F. 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation*, 81: 275-286.
- Gimingham, C. H. 1985. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 44: 12-16.
- Haddad, N. M., Haarstad, J. y Tilman, D. 2000. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia*, 124: 73-84.
- Hartley, S. E. y Jones, C. G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. En: Crawley, M. J. (ed.), *Plant ecology*, 2nd edition. Blackwell Science, Oxford, pp. 284-324.
- Hartley, S. E., Gardner, S. M. y Mitchell, R. J. 2003. Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology*, 40: 793-803.
- Honek, A., Saska, P. y Martinkova, Z. 2006. Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118: 157-162.
- Jeannel, R. 1941-1942. Coléoptères Carabiques. Faune de France, vol. 39 y 40. Lechevalier, Paris. 1173 pp.
- Krupa, S. V. 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution*, 124: 179-221.
- Lassau, S. A., Hochuli, D. F., Cassis, G. y Reid, C. A. M. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond

- consistently? Diversity and Distributions, 11: 73-82.
- Lindroth, C. H. 1974. Coleoptera Carabidae. Handbooks for the Identification of British Insects. Vol. 4(2). Royal Entomological Society, London. 148 pp.
- Littlewood, N. A., Dennis, P., Pakeman, R. J. y Woodin, S. J. 2006. Moorland restoration aids the reassembly of associated phytophagous insects. Biological Conservation, 132: 395-404.
- Lövei, G. y Sunderland, K. D. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). Annual Review of Entomology, 41: 231-256.
- Luff, M. L. 2005. Biology and ecology of immature stages of ground beetles (Carabidae). Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting, DIAS Report 114: 183-208.
- Marcos, E., Calvo, L. y Luis-Calabuig, E. 2003. Effects of fertilization and cutting on the chemical composition of vegetation and soils of mountain heathlands in Spain. Journal of Vegetation Science, 14: 417-424.
- McFerran, D. M., McAdam, J. H. y Montgomery, W. I. 1995. The impact of burning and grazing on heathland plants and invertebrates in County Antrim. Biology and Environment, 95B (1): 1-17.
- McGeoch, M. A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insect as bioindicators. Biological Reviews, 73: 181-201.
- Olf, H., Berendse, F. y de Visser, W. 1994. Changes in N mineralization, tissue nutrient concentrations and biomass compartmentation after cessation of fertilizer application to mown grassland. Journal of Ecology, 82: 611-620.
- Péricart, J. 1972. Hémiptères Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest Paleactique. Faune de L'Europe et du Bassin Méditerranéen. Vol. 7. Masson et Cie, Paris.
- Péricart, J. 1983. Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 69. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Péricart, J. 1987. Hémiptères Nabidae d'Europe occidentale et du Maghreb. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 71. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Péricart, J. 1999. Hémiptères Lygaeidae euro-méditerranéens. Faune de France, France et régions limitrophes, Vol. 84A, B y C. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Pitcairn, C. E. R., Fowler, D. y Grace, J. 1995. Deposition of fixed atmospheric nitrogen and foliar nitrogen content of bryophytes and *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Environmental Pollution, 88: 193-205.
- Pitcairn, C. E. R., Fowler, D., Leith, I. D., Sheppard, L. J., Sutton, M. A., Kennedy, V. y Okello, E. 2003. Bioindicators of enhanced nitrogen deposition. Environmental Pollution, 126: 353-361.
- Power, S. A., Ashmore, M. R. y Cousins, D. A. 1998a. Impacts and fate of experimentally enhanced nitrogen deposition on a British lowland heath. Environmental Pollution, 102: 27-34.
- Power, S. A., Ashmore, M. R., Cousins, D. A. y Sheppard, L. J. 1998b. Effects of nitrogen addition on the stress sensitivity of *Calluna vulgaris*. New Phytologist, 138: 663-673.
- R Development Core Team 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rainio, J. y Niemelä, J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. Biodiversity and Conservation, 12: 487-506.
- Ribera, I., Foster, G. N., Downie, I. S., McCracken, D. I. y Abernethy, V. J. 1999. A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). Annales Zoologici Fennici, 36: 21-37.
- Rivero Fernández, C., Rabago Juan-Aracil, I., Sousa Carrera, M., Lorente Ibáñez, M. y Schmid, T. 1996. Cálculo y cartografía de cargas críticas para España. Aplicación del modelo SMB. CIEMAT, Madrid.
- Saska, P. 2005. Contrary food requirements of the larvae of two *Curtonotus* (Coleoptera: Carabidae:

- Amara*) species. *Annals of Applied Biology*, 147: 139-144.
- Schmidt, L. y Melber, A. 2004. Einfluss des Heidemanagements auf die Wirbellosenfauna in Sand- und Moorheiden Nordwestdeutschlands. *NNA-Berichte*, 17(2): 145-164.
- Schuh, R. T. y Slater, J. A. 1995. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca.
- Serrano, J. 2003. Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica. *Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa Vol. 9*, Zaragoza, España. 130 pp.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology*, 79: 2057-2070.
- Sjursen, H., Michelsen, A. y Jonasson, S. 2005. Effects of long-term soil warming and fertilisation on microarthropod abundances in three sub-arctic ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 30: 148-161.
- Southwood, T. R. E. y Henderson, P. A. 2000. *Ecological Methods*, 3rd edition. Blackwell Science, Oxford.
- Stichel, W. 1955-1962. *Illustrierte Bestimmungstabellen der wanzen, Europa*. Vol. 1, 2, 3 y 4. Berlín-Hersdorf.
- Taboada, A. 2007. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in forested landscapes: an ecological basis for their application as indicators of land use and management. Tesis Doctoral, Universidad de León, España.
- Thiele, H-U. 1977. Carabid Beetles in their Environments. Springer-Verlag, Berlin.
- Thomas, C. F. G., Parkinson, L. y Marshall, E. J. P. 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia*, 116: 103-112.
- Trautner, J. y Geigenmüller, K. 1987. *Tiger Beetles, Ground Beetles: Illustrated Key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe*. Margraf, Germany. 488 pp.
- Usher, M. B. y Thompson, D. B. A. 1993. Variation in the upland heathlands of Great Britain: Conservation importance. *Biological Conservation*, 66: 69-81.
- Wagner, E. y Weber, H. H. 1964. Hétéroptères Miridae. *Faune de France Vol. 67*. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Warchalowski, A. 2003. Chrysomelidae. The leaf-beetles of Europe and the Mediterranean area. Natura optima dux Foundation, Warszawa.
- Watt, A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, 43: 490-506.
- Webb, N. R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 35: 987-990.
- Whittaker, J. B. 1988. Response of the heather psyllid, *Strophingia ericae* to addition of fertiliser to *Calluna* on heath and moorland. *Bulletin of the British Ecological Society*, XIX: 102-104.
- Wilson, S. D. y Tilman, D. 1991. Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field plant community. *Oecologia*, 88: 61-71.

Capítulo 6. Discusión general

6

6.1. DISCUSIÓN GENERAL

Considerados uno de los paisajes culturales y tradicionales más antiguos de Europa, los brezales dominados por *Calluna vulgaris*, son un hábitat atlántico característico con alto valor ambiental (Webb 1998, Alonso *et al.* 2001, Wessel *et al.* 2004, Izco *et al.* 2006, Fagúndez 2013, Morán-Ordóñez *et al.* 2013) y prioritario desde el punto de vista de la conservación, según la Directiva de la Unión Europea para la conservación de los hábitats naturales y de la flora y fauna salvajes (Directiva Hábitat 97/62/CE, adaptación de la Directiva Hábitat 92/43/CEE; European Commission 1992). A pesar de ello, durante los últimos siglos y, especialmente durante la segunda mitad del siglo pasado, la superficie ocupada por este tipo de brezales se redujo y fragmentó enormemente (Webb y Haskins 1980, Webb 1990, 1998, Marrs 1993, Symes y Day 2003, Sundseth 2005, de Blust 2007, Fagúndez 2013), como consecuencia de una importante disminución en la gestión tradicional, debido a cambios socio-económicos, agrícolas y ganaderos acontecidos a lo largo de toda Europa (Webb 1998, Fagúndez 2013, García *et al.* 2013). En las últimas décadas, además, dado que estos brezales se desarrollan en suelos pobres en nutrientes (Gimingham 1960, Fagúndez 2013), el aumento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico, consecuencia de las actividades humanas (por ejemplo, la quema de combustibles fósiles y la producción de alimentos), constituye una nueva amenaza para la preservación de este tipo de hábitat en Europa, al aumentar la cantidad de nitrógeno disponible en el ecosistema (Aerts y Heil 1993, Pitcairn *et al.* 1995, Power *et al.* 1998a, Caporn *et al.* 2000, Barker *et al.* 2004).

En la Cordillera Cantábrica, los brezales de *Calluna vulgaris* son especialmente vulnerables a los cambios ambientales, ya que se encuentran en su límite de distribución más meridional (Loidi *et al.* 2010, Fagúndez 2013), donde se espera que el impacto de los factores de estrés (por ejemplo, sequía, heladas y ataque por insectos fitófagos) y de cambio global (cambios en el uso del suelo y aumento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico) sea más acusado (ver Hampe y Petit 2005), al encontrarse fuera de su óptimo ecológico (Gimingham 1961). La gestión tradicional llevada a cabo durante siglos en la Cordillera Cantábrica es la responsable del modelado de su paisaje (Luis-Calabuig *et al.* 2000, Loidi 2005), y, en el caso concreto de los brezales de *Calluna vulgaris*, difiere de la de otros brezales europeos (Morán-Ordóñez *et al.* 2013). La quema y la corta regular de los brezales cantábricos (Calvo *et al.* 2002) suministraba pasto durante el verano para el ganado trashumante (principalmente ovino) (Marcos *et al.* 2003), generando un paisaje abierto mixto, caracterizado por la mezcla de prados, brezales y otros matorrales (Morán-Ordóñez *et al.* 2013). De este modo, las quemas controladas asociadas al pastoreo permitían el rejuvenecimiento de las plantas de *Calluna vulgaris*, contribuyendo al mantenimiento y la expansión de los brezales cantábricos, a la vez que originaban una mayor producción de brotes tiernos, más nutritivos y palatables para el ganado (Watt 1955, Read *et al.* 2002, García *et al.* 2013). En general, el fuego ayuda además a mantener bajos niveles

de nutrientes en el suelo, favoreciendo la permanencia de los brezales de *Calluna vulgaris*, adaptados a suelos pobres, y evitando la expansión del arbolado (Webb 1998, Read *et al.* 2002, Moen *et al.* 2006). No obstante, las quemas controladas realizadas en los brezales cantábricos solían ser de baja intensidad y no eliminaban el horizonte orgánico del suelo (Villalón Robles 2014), que retiene una importante cantidad de nutrientes, especialmente nitrógeno (Calvo-Fernández *et al.* 2015). En las últimas décadas, sin embargo, en la vertiente sur de la Cordillera Cantábrica tuvo lugar una importante reducción del número de cabezas de ganado trashumante (ovejas y cabras), favoreciéndose su sustitución por ganado trasterminante, y en particular, por vacas y caballos (Rodríguez Pascual 2001, Calvo *et al.* 2005), que utilizan los paisajes abiertos mixtos de manera diferente, es decir, se alimentan sólo de las herbáceas, a diferencia de ovejas y cabras que también consumen plantas leñosas (Osoro *et al.* 2003, Celaya *et al.* 2007), incluida *Calluna vulgaris*. La disminución de la carga ganadera, unida a la sustitución del ganado ovino y a la práctica desaparición de las actividades trashumantes, ha llevado al abandono de zonas poco rentables económicamente en la Cordillera Cantábrica, entre las que se incluyen muchos brezales dominados por *Calluna vulgaris*, por lo que las quemas controladas asociadas al pastoreo también se han reducido notablemente. Como consecuencia, la distribución actual del conjunto de los brezales cantábricos se caracteriza por manchas fragmentadas de pequeño tamaño (Morán-Ordóñez *et al.* 2012), que se encuentran en fase madura-degenerativa (*sensu* Watt 1955), al llevar más de 50 años sin ser sometidas a quemas controladas, lo que afecta a su capacidad de regeneración tras perturbación (Calvo *et al.* 2002). A diferencia de otros países europeos que fomentan la gestión tradicional con quemas controladas para preservar los brezales de *Calluna vulgaris*, ofreciendo información sobre cómo, cuándo y en qué condiciones quemar (por ejemplo, MAFF 1992, DEFRA 2007), en España el fuego se asocia a la incidencia de grandes incendios forestales, y, por ello, se aplican prácticas de gestión alternativas. En la Cordillera Cantábrica, se utiliza el desbroce mecanizado para generar pasto y reducir el riesgo de incendios forestales, una práctica que perjudica la regeneración por germinación de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* (ver Calvo *et al.* 2002), ya que posiblemente sólo las plantas jóvenes conservan la capacidad de rebrotar (Mohamed y Gimingham 1970, Berdowski y Siepel 1988). Al eliminar la biomasa aérea de los brezales maduros cantábricos, debido a la baja velocidad de regeneración del ecosistema, se genera un cambio en la comunidad vegetal, pasando a ser dominada por otras especies más competitivas tras la corta, como por ejemplo *Erica tetralix*, como se ha demostrado tanto en condiciones experimentales (Calvo *et al.* 2002), como en condiciones reales de gestión (Fig. 6.1).

Es muy probable que, al igual que en otros ecosistemas semi-naturales preservados gracias a la gestión tradicional (por ejemplo, Tárrega *et al.* 2009, García-Tejero *et al.* 2013), la aplicación del desbroce mecanizado en los brezales cantábricos dé lugar a una disminución de la diversidad vegetal y entomológica que los caracteriza (Webb 1998, Alonso *et al.* 2001, Symes y Day 2003, Fagúndez 2013, Morán-Ordóñez *et al.* 2013). Se sabe que las prácticas de

Figura 6.1. Cambio de comunidad vegetal tras el desbroce mecanizado (año 2004) utilizado como herramienta de gestión para generar pastos y reducir el riesgo de incendios forestales. A la derecha el brezal original dominado por *Calluna vulgaris* y a la izquierda el brezal tras el desbroce dominado por *Erica tetralix*. Foto del valle de Riopinos, León, año 2008.

gestión tradicional crean un paisaje de brezal con parches de *Calluna vulgaris* de diferente edad (diferentes fases de crecimiento según Watt 1955), que proporcionan condiciones microclimáticas variables, y albergan comunidades de artrópodos diferentes y una composición de especies de insectos característica (Delany 1953, Watt 1955, Gimingham 1960, 1972, 1985, Barclay-Estrup y Gimingham 1969, Barclay-Estrup 1970, 1971, Miller 1975, Gardner 1991). Los brezales de *Calluna vulgaris* gestionados tradicionalmente llegan a ser espacialmente (tanto horizontal, como verticalmente) y temporalmente complejos, maximizando la diversidad (Usher 1992). Dado que el uso tradicional del fuego contempla generalmente la quema de forma controlada de pequeños parches de entre 0,2-0,4 ha (Webb 1998), en estos brezales es factible la colonización por parte de la fauna de artrópodos de las sucesivas fases de desarrollo de las plantas de *Calluna vulgaris*. Gracias a este tipo de gestión, los artrópodos propios del brezal pueden ver reducida o aumentada temporalmente su abundancia, pero la quema no llega a extinguirlos (Schmidt y Melber 2004).

De forma comparable a otros brezales europeos (Kirby 1992, Usher 1992), los brezales

maduros cantábricos se caracterizan por albergar una diversidad de artrópodos inusualmente alta. Las plantas de *Calluna vulgaris* en estos sistemas crean una capa de vegetación continua bajo la que se resguardan del viento y de las condiciones extremas de temperatura y humedad otras especies de plantas y gran diversidad de animales (Friedlander 1960). Además, en el periodo del año con condiciones climáticas severas (cubiertas por nieve) es probable que la arquitectura de las propias plantas de *Calluna vulgaris* ayude a la formación de una capa de aire entre el suelo y la nieve, generando unas condiciones ambientales mucho más benignas que en el exterior y permitiendo una mayor supervivencia de las formas invernales de los diferentes grupos de artrópodos (bien sea como adulto, fase inmadura o huevo) (Leather *et al.* 1993).

Los brezales maduros de la Cordillera son similares en cuanto a la cobertura de las plantas de *Calluna vulgaris*; sin embargo, presentan una alta heterogeneidad en relación a la cobertura de las diferentes formas de vida vegetales (leñosas, herbáceas anuales y herbáceas perennes) y a los parámetros estructurales de la comunidad (diversidad, riqueza y uniformidad). Esto determina que se encuentren pequeñas diferencias en composición de especies y a nivel de microhábitat, que a su vez influyen en las comunidades de artrópodos que albergan, tanto a nivel de grandes grupos, como a nivel específico como ocurre en otros brezales europeos (Delany 1956, Miller 1975, Gimingham 1985, Gardner 1991). En general, los brezales de la Cordillera Cantábrica albergan una elevada diversidad de grandes grupos taxonómicos (orden o superior) de artrópodos con un total de 24 grupos (23 que habitan en el suelo y 18 asociados a la vegetación). Este número es superior a los grupos de artrópodos que se encuentran en los brezales ingleses de similares características (11 grupos, de ellos 11 ligados al suelo y 9 a la vegetación) (Miller 1975), y las comunidades de brezal de *Erica arborea* y *Erica scoparia* en Francia (6 grupos de artrópodos) (Anglade y Bigot 2001).

La comunidad de carábidos de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos está formada por 39 especies, número relativamente elevado para comunidades que no tienen un gran mosaico de edades de *Calluna vulgaris*, como ocurre en otros países centroeuropeos (Usher 1992, Usher y Thompson 1993, Gardner *et al.* 1997). Por ejemplo, Gardner (1991) capturó 54 especies en 62 zonas dentro del Parque Nacional “North York Moors” en Inglaterra con diferentes fases de crecimiento del ciclo de *Calluna vulgaris* y con diferentes tratamientos como, por ejemplo, la corta; mientras que Schmidt y Melber (2004) encontraron 105 especies tras varios años de muestreo en el noroeste de Alemania en brezales secos y húmedos sometidos a quema y pastoreo experimental.

A nivel específico, la comunidad de carábidos de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos tiene un reducido número de especies en común con otros brezales similares europeos, y siempre con menor abundancia. Así se han encontrado 12 especies comunes a los brezales alemanes (Schmidt y Melber 2004) y 7 con brezales ingleses (Gardner 1991), entre las que destacan *Bembidion lampros*, *Notiophilus biguttatus* y *Synuchus vivalis*. Este bajo número de

especies en común puede deberse, por un lado, a que los carábidos no dependen directamente de la especie dominante, *Calluna vulgaris*, como alimento, sino que se ven afectados más bien por las condiciones ambientales que proporciona (Webb 1986); y, por el otro, al elevado número de especies en total y en particular de endemismos de carábidos que se encuentran en la Cordillera Cantábrica (Serrano 2003). Así, las dos especies de carábidos dominantes en los brezales cantábricos (*Calathus asturiensis* y *Cryobius cantabricus*) son especies endémicas de la Cordillera Cantábrica y representan entre ambas el 67% del total de las capturas.

A nivel europeo, existe escasa información sobre la composición de las comunidades de crisomélidos de los brezales de *Calluna vulgaris*, ya que toda la atención recae sobre el escarabajo de la brecina, *Lochmaea suturalis*, que puede considerarse la especie más característica de este tipo de brezal, capaz de dar lugar a ataques masivos de defoliación de las plantas de *Calluna vulgaris* y originar importantes pérdidas económicas (Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015). Al igual que en la mayoría de brezales europeos, esta especie de crisomélido se encuentra de forma muy abundante en los brezales cantábricos, a diferencia del resto de especies de este grupo de insectos que son escasas (21 especies en total). Entre las especies de crisomélidos consideradas típicas de los brezales cantábricos, *Lochmaea suturalis* y *Altica longicollis* son compartidas con otros brezales europeos (Berdowski 1993, Doguet 1994, Webb 1994, Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015).

La comunidad de heterópteros de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos está formada por un total de 58 especies. Como ocurría con los carábidos, esta cifra es difícil de comparar con otros brezales europeos. Los brezales ingleses de *Calluna vulgaris* cuentan con 32 especies (Webb 1994); mientras que los brezales alemanes se caracterizan por albergar 81 especies, de las cuales 17 están asociadas a hábitats acuáticos, al analizar una gran variedad de microhábitats (brezales secos y húmedos sometidos a quema y pastoreo experimental) (Schmidt y Melber 2004).

El número de especies de heterópteros de los brezales cantábricos que son comunes a otros brezales europeos no es muy elevado: 10 especies con relación a los ingleses (Webb 1994), y 11 especies en comparación con los alemanes (Schmidt y Melber 2004). Sin embargo, en este grupo ocurre lo contrario que en el de los carábidos, es decir, parte de las especies en común son las más abundantes en todos los brezales europeos y coinciden con aquellas que se alimentan de la planta dominante (Webb 1986, 1989, 1994, Péricart 1999). Destacar en los brezales cantábricos las especies *Kleidocerys ericae*, *Macrodera microptera* y *Orthotylus ericetorum* ya que representan en conjunto más del 80% de todos los heterópteros adultos.

En general, en los brezales maduros cantábricos las comunidades vegetales y las comunidades de insectos (carábidos, crisomélidos y heterópteros), están formadas por unas pocas especies muy abundantes y muchas especies raras. Y la heterogeneidad que caracteriza las distintas zonas de brezal maduro de la Cordillera Cantábrica se debe principalmente a la desigual

distribución de dichas especies raras y a diferencias en los parámetros estructurales (diversidad, riqueza y uniformidad) de estas comunidades. Desde el punto de vista entomológico, varias de las especies raras de insectos han aportado nuevos datos significativos de distribución (Cuesta-Segura 2012, 2014, García García y Cuesta-Segura 2014), nuevas citas ibéricas (Espadaler y Cuesta 2006, Cuesta y Baena 2008, Cuesta-Segura *et al.* 2012), e incluso especies nuevas para la ciencia (Cuesta-Segura, datos no publicados).

Además de los cambios en el uso del suelo (Jones y Power 2012, Southon *et al.* 2013) otro factor responsable de propiciar un cambio de la comunidad vegetal de los brezales cantábricos adaptados a suelos pobres en nutrientes, es la deposición de nitrógeno atmosférico (Calvo *et al.* 2005, 2007). El aumento en la cantidad de nitrógeno disponible favorece la expansión de especies de plantas nitrófilas, reduciendo la capacidad competitiva de las plantas típicas de los brezales de *Calluna vulgaris*, provocando la sustitución del brezal por pastizales dominados por herbáceas como *Deschampsia flexuosa*, *Molinia caerulea* o *Nardus stricta*, especies menos palatables para el ganado (Heil y Bobbink 1993, Bardgett *et al.* 1995, Friedrich *et al.* 2011). En zonas de elevada altitud, las deposiciones de nitrógeno atmosférico son generalmente altas debido a la presencia de nubes de contaminación y a una mayor frecuencia de lluvias que arrastran el nitrógeno hasta el suelo (Fowler *et al.* 1988). En la Cordillera Cantábrica, los niveles de deposición de nitrógeno atmosférico se han cuantificado entre 7,5 y 15 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (García-Gómez *et al.* 2014), superando la carga crítica estimada para este tipo de ecosistemas (Bobbink *et al.* 2010).

El aumento de la disponibilidad de nitrógeno en los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos probablemente conlleva un gran número de cambios en el funcionamiento del ecosistema (Bobbink y Lamers 2002). Así, se ha detectado un incremento en el número de flores, en el crecimiento anual de los brotes y en la cobertura de las plantas de *Calluna vulgaris* (por ejemplo, Britton *et al.* 2003, Barker *et al.* 2004, Calvo *et al.* 2005, Friedrich *et al.* 2011). Por lo tanto, los cambios observados en los productores primarios, principalmente en las plantas de *Calluna vulgaris*, se traducen en cambios en la comunidad de herbívoros (Hartley y Jones 1997, Kerslake *et al.* 1998, Power *et al.* 1998b, Hartley *et al.* 2003). Esto se ha demostrado en los brezales cantábricos con el aumento significativo del número de larvas del escarabajo de la brecina, *Lochmaea suturalis* (Berdowski y Zeilinga 1987, Berdowski 1993, Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015). La mayor cantidad de nitrógeno disponible para las plantas de *Calluna vulgaris* incrementa la calidad y la cantidad del alimento para las larvas de *Lochmaea suturalis*, que además de aumentar en número, aceleran su desarrollo, mejoran su ratio de supervivencia y alcanzan un mayor tamaño corporal (Brunsting y Heil 1985, Berdowski 1993, Power *et al.* 1998b). Las explosiones demográficas de las larvas de *Lochmaea suturalis* que ocurren periódicamente en los brezales europeos (Aerts y Heil 1993) pueden llegar a defoliar de forma severa, e incluso a matar a las plantas de *Calluna vulgaris*, facilitando que estos brezales sean reemplazados

por pastizales (Diemont y Heil 1984, Berdowski y Zeilinga 1987, Scandrett y Gimingham 1991, Rosenburgh y Marrs 2010, Pinder *et al.* 2015). En la última década, la incidencia de los ataques de defoliación causados por *Lochmaea suturalis* en los brezales maduros cantábricos ha sido baja (por ejemplo, se registró un ataque en el año 2008), y la mayoría de las plantas de *Calluna vulgaris* afectadas recuperaron la biomasa foliar tras 9-10 meses desde el ataque, es decir, en la primavera del año siguiente (Taboada, observación personal). Sin embargo, en el contexto actual de aumento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico sumado al incremento de la temperatura global, se espera que estas explosiones demográficas sean más frecuentes, afecten a superficies más extensas, y se intensifiquen en las próximas décadas (Peñuelas *et al.* 2004, Phoenix *et al.* 2012).

Además de *Lochmaea suturalis*, otras especies de crisomélidos y heterópteros herbívoros aumentan, aunque en menor medida, tras la adición experimental de nitrógeno en los brezales cantábricos, pero sólo a corto plazo (3 meses tras la fertilización). Las especies de carábidos y heterópteros depredadores de los brezales cantábricos también se ven afectadas indirectamente por la mayor disponibilidad de nitrógeno en el ecosistema, pero responden de forma variable e incluso opuesta frente a la fertilización. Hasta ahora, se conoce muy poco sobre el impacto de la adición de nitrógeno sobre las comunidades de insectos y sus posibles implicaciones para el funcionamiento de los ecosistemas (Throop y Lerdau 2004), y la mayoría de estudios publicados confirman esta variabilidad en las respuestas de los diferentes grupos funcionales de insectos (por ejemplo, Siemann 1998, Haddad *et al.* 2000). Dado que la respuesta de los dos grupos tróficos, herbívoros y depredadores, frente a la fertilización en los brezales cantábricos no es constante a corto y medio plazo (3 y 15 meses tras la adición de nitrógeno), es necesario realizar estudios a largo plazo que tengan en cuenta otros factores importantes, como la susceptibilidad de las fases inmaduras del ciclo vital (larvas o ninfas) frente a la mayor calidad y la posible toxicidad de su alimento (Brunsting y Heil 1985, Toft y Wise 1999, Throop y Lerdau 2004).

En general, se espera que el aumento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico ocasione una pérdida de diversidad en los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, de forma similar a lo que ocurre en los brezales europeos (Jones y Power 2012, Southon *et al.* 2013) y en otros tipos de ecosistemas (por ejemplo, Carroll *et al.* 2003, Clark y Tilman 2008). Sin embargo, la mayoría de estudios que analizan el impacto del aumento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico en la diversidad de los brezales de *Calluna vulgaris* europeos se centran en las comunidades vegetales (por ejemplo, Alonso *et al.* 2001, Jones y Power 2012, Southon *et al.* 2013), y son muy pocos los que investigan los cambios que se producen en la composición de las comunidades y los grupos tróficos de artrópodos (Hartley *et al.* 2003). Esto a pesar de que es muy probable que la alteración de la composición de las comunidades vegetales de los brezales europeos afecte de forma directa a las comunidades de insectos herbívoros, e indirectamente a los depredadores (Throop y Lerdau 2004, Schirmel y Buchholz 2011, Schirmel *et al.* 2011).

En los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos, la abundancia de siete especies de insectos (cuatro especies de carábidos, una especie de crisomélido, *Lochmaea suturalis*, y dos especies de heterópteros) responde de forma invariable a la adición experimental de nitrógeno, tanto a corto como a medio plazo (3 y 15 meses) tras la fertilización. Estas especies son, por tanto, buenos indicadores potenciales de los efectos de las deposiciones de nitrógeno atmosférico en los brezales cantábricos. Si bien su validez como indicadores debería ser confirmada en futuros estudios a largo plazo.

Finalmente, en la Cordillera Cantábrica, los cambios en el uso del suelo y las perturbaciones ambientales que se están produciendo en las últimas décadas (Morán-Ordóñez *et al.* 2013), especialmente el incremento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico debidas a la contaminación (Calvo *et al.* 2007), hacen que en la actualidad las áreas de brezal maduro dominado por *Calluna vulgaris* sean escasas y dispersas (Calvo *et al.* 2002, Morán-Ordóñez *et al.* 2012). La subsistencia de estos brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos depende de la recuperación de las prácticas de gestión tradicional (Webb 1998, Fagúndez 2013), que parecen ser, además, las responsables de la elevada diversidad de artrópodos que caracteriza estos brezales (ver Kirby 1992, Usher 1992). Hoy por hoy, en la Cordillera Cantábrica no existe una estrategia de gestión específica para la conservación de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* (Morán-Ordóñez *et al.* 2013), que, sin registro de quema en los últimos 50 años (Calvo *et al.* 2002), está llegando a la fase degenerativa de su ciclo de crecimiento, poniendo en peligro la continuidad de áreas suficientemente grandes que mantengan condiciones ambientales óptimas y la característica biodiversidad que albergan. El diseño de estas medidas de gestión orientadas a la conservación de los brezales maduros cantábricos debe tener en cuenta, además, las posibles repercusiones del aumento de los niveles de deposición de nitrógeno atmosférico de las próximas décadas en el funcionamiento de estos ecosistemas.

6.2. BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. y Heil, G. W. 1993. Heathlands. Patterns and Processes in a Changing Environment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 223 pp.
- Alonso, I., Hartley, S. E. y Thurlow, M. 2001. Competition between heather and grasses on Scottish moorlands: interacting effects of nutrient enrichment and grazing regime. *Journal of Vegetation Science*, 12: 249–260.
- Anglade, J-Y. y Bigot, L. 2001. First determination of arthropod assemblages associated with *Erica arborea* L. and *Erica scoparia* L. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 324 (3): 235-243.
- Barclay-Estrup, P. 1970. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II. Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 58: 243-249.
- Barclay-Estrup, P. 1971. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. III. Microclimate in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 59: 143-166.

- Barclay-Estrup, P. y Gimingham, C. H. 1969. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 57: 737-758.
- Bardgett, R. D., Marsden, J. H. y Howard, D. C. 1995. The extent and condition of heather on moorland in the uplands of England and Wales. *Biological Conservation*, 71: 155-161.
- Barker, C. G., Power, S. A., Bell, J. N. B. y Orme, C. D. L. 2004. Effects of habitat management on heathland response to atmospheric nitrogen deposition. *Biological Conservation*, 120: 41-52.
- Berdowski, J. J. M. 1993. The effects of external stress and disturbance factors on *Calluna*-dominated heathland vegetation. En: Aerts, R. H. y Heil, G. W. (eds.), *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 85-124.
- Berdowski, J. J. M. y Zeilinga, R. 1987. Transition from Heathland to Grassland: Damaging Effects of the Heather Beetle. *Journal of Ecology*, 75: 159-175.
- Berdowski, J. J. M. y Siepel, H. 1988. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* at different ages and fertilizer levels. *Biological Conservation*, 46: 85-93.
- Bobbink, R. y Lamers, L. P. M. 2002. Effects of increased nitrogen deposition. En: Bell, J. N. B. y Treshow, M. (eds.), *Air Pollution and Plant Life* (2nd Edition). John Wiley and Sons. Chinchester, UK, pp. 201-236.
- Bobbink, R., Hicks, W. K., Galloway, J. N., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J. W., Fenn, M., Gilliam, F. Nordin, A., Pardo, L. y de Vries, W. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 20: 30-59.
- Britton, A. J., Marrs, R. H., Pakeman, R. J. y Carey, P. D. 2003. The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*: implications for heathland regeneration. *Plant Ecology*, 166: 93-105.
- Brunsting, A. M. H. y Heil, G. W. 1985. The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands. *Oikos*, 44: 23-26.
- Calvo, L., Tárrega, R. y Luis, E. 2002. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica*, 23: 81-90.
- Calvo, L., Alonso, I., Fernández, A. J. y de Luis, E. 2005. Short-term study of effects of fertilisation and cutting treatments on the vegetation dynamics of mountain heathlands in Spain. *Plant Ecology*, 179: 181-191.
- Calvo, L., Alonso, I., Marcos, E. y de Luis, E. 2007. Effects of cutting and nitrogen deposition on biodiversity in Cantabrian heathlands. *Applied Vegetation Science*, 10: 43-52.
- Calvo-Fernández, J., Marcos, E., Calvo, L. y Härdtle, W. 2015. Allocation patterns of airborne nitrogen in mountainous heathlands- A ¹⁵N tracer study in the Cantabrian Mountains (NW Spain). *Ecological Engineering*, 84: 128-135.
- Caporn, S. J. M., Ashenden, T. W. y Lee, J. A. 2000. The effect of exposure to NO₂ and SO₂ on frost hardiness in *Calluna vulgaris*. *Environmental and Experimental Botany*, 43: 111-119.
- Carroll, J. A., Caporn, S. J. M., Johnson, D., Morecroft, M. D. y Lee, J. A. 2003. The interactions between plant growth, vegetation structure and soil processes in semi-natural acidic and calcareous grasslands receiving long-term inputs of simulated pollutant nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 121: 363-376.
- Celaya, R., Oliván, M., Ferreira, L. M. M., Martínez, A., García, U. y Osoro, K. 2007. Comparison of grazing

- behaviour, dietary overlap and performance in non-lactating domestic ruminants grazing on marginal heathlands areas. *Livestock Science*, 106: 271-281.
- Clark, C. M. y Tilman, D. 2008. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451: 712-715.
- Cuesta, D. y Baena, M. 2008. Tres tígidos nuevos para la fauna española (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae). Programa e Resumos do XIII Congresso Ibérico de Entomologia, Seia, Portugal: 118.
- Cuesta-Segura, A. D. 2012. Descubrimiento de *Pseudochelidura minor* (Steinmann, 1979) (Dermaptera: Forficulidae) en la Cordillera Cantábrica (noroeste de la Península Ibérica). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 50: 512.
- Cuesta-Segura, A. D. 2014. Interaccionando con hormigas. Apuntes sobre algunos huéspedes y algunos depredadores. *Iberomyrmex*, 6: 15.
- Cuesta-Segura, D., García, F. y Espadaler, X. 2012. The westernmost locations of *Lasius jensi* Seifert, 1982: first records in the Iberian Peninsula. *Myrmecological News*, 16: 35-38.
- de Blust, G. 2007. Heathland, an ever changing landscape. En: Pedrolí, B., Van Doorn, A., de Blust, G., Paracchini, M. L., Wascher, D. y Bunce, F. (eds.), *Europe's living landscapes. Essays on exploring our identity in the countryside*. LANDSCAPE EUROPE, Wageningen/KNNV Publishing, Zeist, The Netherlands, pp. 179-192.
- DEFRA 2007. The Heather and Grass Burning Code. Department for Environment, Food and Rural Affairs, Londres. 25 pp.
- Delany, M. J. 1953. Studies on the microclimate of *Calluna* heathland. *The Journal of Animal Ecology*, 22 (2): 227-239.
- Delany, M. J. 1956. The Animal Communities of Three Areas of Pioneer Heath in South-West England. *The Journal of Animal Ecology*, 25 (1): 112-126.
- Diemont, W. H. y Heil, G. W. 1984. Some long-term observations on cyclical and seral processes in Dutch heathlands. *Biological Conservation*, 30: 283-290.
- Doguet, S. 1994. Coléoptères Chrysomelidae. Vol. 2, Alticinae. Faune de France 80. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Espadaler, X. y Cuesta, D. 2006. *Teleulomyrmex schneideri* Kutter, 1950 en España (Hymenoptera, Formicidae). *Graellsia*, 62 (2): 261-262.
- European Commission 1992. Council Directive of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora (92/43/EEC).
- Fagúndez, J. 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Annals of Botany*, 111: 151-172.
- Fowler, D., Cape, J. N., Leith, I. D., Choularton, T. W., Gay, M. J. y Jones, A. 1988. The influence of altitude on rainfall composition at Great Dunn Fell. *Atmospheric Environment*, 22: 1355-1362.
- Friedlander, C. P. 1960. *Heathland Ecology*. Heinemann Educational Books, London. 94 pp.
- Friedrich, U., von Oheimb, G., Dziedek, C., Kriebitzsch, W.-U., Selbmann, K. y Härdtle, W. 2011. Mechanisms of purple moor-grass (*Molinia caerulea*) encroachment in dry heathland ecosystems with chronic nitrogen inputs. *Environmental Pollution*, 159: 3553-3559.
- García, R. R., Fraser, M. D., Celaya, R., Mendes Ferreira, L. M., García, U. y Osoro, K. 2013. Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: a review. *Agroforestry Systems*, 87: 19-43.

- García García, F. y Cuesta-Segura, A. D. 2014. Hormigas parásitas: nuevos datos para el norte de la península ibérica. *Iberomyrmex*, 6: 12.
- García-Gómez, H., Garrido, J. L., Vivanco, M. G., Lassaletta, L., Rábago, I., Ávila, A., Tsyro, S., Sánchez, G., González-Ortiz, A., González-Fernández, I. y Alonso, R. 2014. Nitrogen deposition in Spain: modelled patterns and threatened habitats within the Natura 2000 network. *Science of the Total Environment*, 485: 450-460.
- García-Tejero, S., Taboada, A., Tárrega, R. y Salgado, J. M. 2013. Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of north-west Spain. *Biological Conservation*, 161: 58-66.
- Gardner, S. M. 1991. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography*, 18: 281-289.
- Gardner, S. M., Hartley, S. E., Davies, A. y Palmer, S. C. F. 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation*, 81: 275-286.
- Gimingham, C. H. 1960. Biological flora of the British Isles. *Calluna* Salisb. A monotypic genus. *Journal of Ecology*, 48 (2): 455-483.
- Gimingham, C. H. 1961. North European Heath Communities: A "Network of Variation". *The Journal of Ecology*, 49 (3): 655-694.
- Gimingham, C. H. 1972. *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall, London. 266 pp.
- Gimingham, C. H. 1985. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects. *Oikos*, 44: 12-16.
- Haddad, N. M., Haarstad, J. y Tilman, D. 2000. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia*, 124: 73-84.
- Hampe, A. y Petit, R. J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461-467.
- Hartley, S. E. y Jones, C. G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. En: Crawley, M. J. (ed.), *Plant Ecology*, 2nd edition. Blackwell Science, Oxford, pp. 284-324.
- Hartley, S. E., Gardner, S. M. y Mitchell, R. J. 2003. Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology*, 40: 793-803.
- Heil, G. W. y Bobbink, R. 1993. "Calluna", a simulation model for evaluation of impacts of atmospheric nitrogen deposition on dry heathlands. *Ecology Modelling*, 68: 161-182.
- Izco, J., Amigo, J., Ramil-Rego, P., Díaz, R. y Sánchez, J. M. 2006. Brezales: biodiversidad, usos y conservación. *Recursos Rurais*, 2: 5-24.
- Jones, A. G. y Power, S. A. 2012. Field-scale evaluation of effects of nitrogen deposition on the functioning of heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 100: 331-342.
- Kerslake, J. E., Woodin, S. J. y Hartley, S. E. 1998. Effects of carbon dioxide and nitrogen enrichment on a plant-insect interaction: the quality of *Calluna vulgaris* as a host for *Operophtera brumata*. *New Phytologist*, 140: 43-53.
- Kirby, P. 1992. *Habitat management for invertebrates: a practical handbook*. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 149 pp.
- Leather, S. R., Walters, K. F. A. y Bale, J. S. 1993. *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge. 255 pp.

- Loidi, J. 2005. The Cantabrian-Atlantic oak and beech forests: human influence throughout history. *Botanica Chronica*, 18 (1): 161-173.
- Loidi, J., Biurrun, I., Campos, J. A., García-Mijangos, I. y Herrera, M. 2010. A biogeo-graphical analysis of the European Atlantic lowland heathlands. *Journal of Vegetation Science*, 21: 832–842.
- Luis-Calabuig, E., Tárrega, R., Calvo, L., Marcos, E. y Valbuena, L. 2000. History of landscape changes in Northwest Spain according to land use and management. En: Trabaud, L. (ed.), *Life and Environment in the Mediterranean*, Wit Press, UK, pp. 43-86.
- MAFF 1992. *The Heather and Grass Burning Code*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Londres. 18 pp.
- Marcos, E., Calvo, L. y Luis-Calabuig, E. 2003. Effects of fertilization and cutting on the chemical composition of vegetation and soils of mountain heathlands in Spain. *Journal of Vegetation Science*, 14: 417-424.
- Marrs, R. H. 1993. An assessment of change in *Calluna* heathlands in Breckland, Eastern England, between 1983 and 1991. *Biological Conservation*, 65: 133-139.
- Miller, B. J. F. 1975. *Studies of changes in the populations of invertebrates associated with cyclical processes in heathland*. Tesis Doctoral. University of Aberdeen, United Kingdom. 417 pp.
- Moen, A., Nilsen, L. S., Aasmundsen, A. y Oterholm, A. I. 2006. Woodland regeneration in a coastal heathland area in central Norway. *Norwegian Journal of Geography*, 60: 277-294.
- Mohamed, B. F. y Gimingham, C. H. 1970. The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 69: 743-750.
- Morán-Ordóñez, A., Suárez-Seoane, S., Elith, E., Calvo, L., y de Luis, E. 2012. Satellite surface reflectance improves habitat distribution mapping: a case study on heath and shrub formations in the Cantabrian Mountains (NW Spain). *Diversity and Distributions*, 18: 588-602.
- Morán-Ordóñez, A., Bugter, R., Suárez-Seoane, S., de Luis, C. y Calvo, L. 2013. Temporal changes in socio-ecological systems and their impact on ecosystem services at different governance scales: A case study of heathlands. *Ecosystems*, 16: 765-782.
- Osoro, K., Olivan, M., Martínez, A., García, U. y Celaya, R. 2003. Diet selection and live weight changes in domestic ruminants grazing on heathland vegetation with areas of improved pasture. En: Herrera-Camacho, J. y Sandovalcastro, C. A. (eds.), *Proceedings of the Sixth International Symposium on the Nutrition of Herbivores: matching herbivore nutrition to ecosystems biodiversity*. Facultad de Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, Méjico, pp. 491-494.
- Peñuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M. y Gorissen, A. 2004. Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north-south European gradient. *Ecosystems*, 7: 598-612.
- Péricart, J. 1999. Hémiptères Lygaeidae euro-méditerranéens. *Faune de France, France et régions limitrophes*, Vol. 84A, B y C. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, París.
- Phoenix, G. K., Emmett, B. A., Britton, A. J., Caporn, S. J. M., Dise, N. B., Helliwell, R., Jones, L., Leake, J. R., Leith, I. D., Sheppard, L. J., Sowerby, A., Pilkington, M. G., Rowe, E. C., Ashmore, M. R. y Power, S. A. 2012. Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. *Global Change Biology*, 18 : 1197-1215.
- Pinder, A. C., Gillingham, P., Diaz, A. y Stillman, R. 2015. A desk review of the ecology of heather beetle. *Natural England Evidence Review*, nº 008. 21pp.
- Pitcairn, C. E. R., Fowler, D. y Grace, J. 1995. Deposition of fixed atmospheric nitrogen and foliar nitrogen

- content of bryophytes and *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Environmental Pollution*, 88: 193-205.
- Power, S. A., Ashmore, M. R. y Cousins, D. A. 1998a. Impacts and fate of experimentally enhanced nitrogen deposition on a British lowland heath. *Environmental Pollution*, 102: 27-34.
- Power, S. A., Ashmore, M. R., Cousins, D. A. y Sheppard, L. J. 1998b. Effects of nitrogen addition on the stress sensitivity of *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 138: 663-673.
- Read, J. M., Birch, C. P. D. y Milne, J. A. 2002. HeathMod: a model of the impact of seasonal grazing by sheep on upland heaths dominated by *Calluna vulgaris* (heather). *Biological Conservation*, 105: 279-292.
- Rodríguez Pascual, M. 2001. La trashumancia: cultura, cañadas y viajes. Edilesa, León. 460 pp.
- Rosenburgh, A. y Marrs, R. 2010. The Heather Beetle: a review. Report to the Heather Trust. 22 pp.
- Scandrett, E. y Gimingham, C. H. 1991. The effect of Heather beetle *Lochmaea suturalis* on vegetation in a wet heath in NE Scotland. *Holarctic Ecology*, 14: 24-30.
- Schmidt, L. y Melber, A. 2004. Einfluss des Heidemanagements auf die Wirbellosenfauna in Sand- und Moorheiden Nordwestdeutschlands. *NNA-Berichte*, 17 (2): 145-164.
- Serrano, J. 2003. Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa Vol. 9, Zaragoza, España. 130 pp.
- Schirmel, J. y Buchholz, S. 2011. Response of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) to coastal heathland succession. *Biodiversity and Conservation*, 20: 1469-1482.
- Schirmel, J., Mantilla-Contreras, J., Blindow, I. y Fartmann, T. 2011. Impacts of succession and grass encroachment on heathland Orthoptera. *Journal of Insect Conservation*, 15: 633-642.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology*, 79: 2057-2070.
- Southon, G. E., Field, C., Caporn, S. J. M., Britton, A. J. y Power, S. A. 2013. Nitrogen deposition reduces plant diversity and alters ecosystem functioning: Field-scale evidence from a nationwide survey of UK heathlands. *PLoS ONE*, 8(4): e59031. doi:10.1371/journal.pone.0059031
- Sundseth, K. 2005. Natura 2000 in the Atlantic Region. Office for official publications of the European Communities, Luxemburgo. 12 pp. Accesible en http://ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/brochures/nat2000_atlantic.pdf.
- Symes, N. C. y Day, J. 2003. A practical guide to the restoration and management of lowland heathland. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy. 307 pp.
- Tárrega, R., Calvo, L., Taboada, A., García-Tejero, S. y Marcos, E. 2009. Abandonment and management in Spanish dehesa systems: Effects on soil features and plant species richness and composition. *Forest Ecology and Management*, 257: 731-738.
- Throop, H. L. y Ler dau, M. T. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems*, 7: 109-133.
- Toft, S. y Wise, D. H. 1999. Growth, development, and survival of a generalist predator fed single- and mixed-species diets of different quality. *Oecologia*, 119: 191-197.
- Usher, M. B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. *Biodiversity and Conservation*, 1: 63-79.
- Usher, M. B. y Thompson, D. B. A. 1993. Variation in the upland heathlands of Great Britain: Conservation importance. *Biological Conservation*, 66: 69-81.
- Villalón Robles, C. 2014. Efectos de las perturbaciones en la disponibilidad de nutrientes en brezales de

- Calluna vulgaris*. Tesis Doctoral, Universidad de León, España. 148 pp.
- Watt, A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, 43: 490-506.
- Webb, N. R. 1986. *Heathlands*. Collins, London. 223 pp.
- Webb, N. R. 1989. The invertebrates of heather and heathland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 101: 307-312.
- Webb, N. R. 1990. Changes on the heathlands of Dorset, England, between 1978 and 1987. *Biological Conservation*, 51: 273-286.
- Webb, N. R. 1994. Habitat fragmentation and heathland species: Supplementary report. *English Nature Research Reports*, 95. English Nature, Dorset. 26 pp.
- Webb, N. R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 35: 987-990.
- Webb, N. R. y Haskins, L. E. 1980. An ecological survey of heathlands in the Poole Basin, Dorset, England, in 1978. *Biological Conservation*, 17: 281-296.
- Wessel, W., Tietema, A., Beier, C., Emmett, B. A., Peñuelas, J. y Riis-Nielsen, T. 2004. A qualitative ecosystem assessment for different shrublands in Western Europe under impact of climate change. *Ecosystems*, 7: 662-671.

Capítulo 7. Conclusiones

1. Los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos se caracterizan por la dominancia de la especie arbustiva *Calluna vulgaris*, y por una alta heterogeneidad en cuanto a diferencias en el porcentaje de cobertura de las formas de vida vegetales (especies leñosas, herbáceas anuales y herbáceas perennes), y en los parámetros estructurales de vegetación (diversidad, riqueza y uniformidad).
2. Los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos albergan una elevada diversidad de artrópodos que incluye 24 grupos taxonómicos a nivel de orden o superior, y un total de 118 especies de carábidos, crisomélidos y heterópteros. En general, una mayor diversidad y complejidad estructural de la vegetación de estos brezales se asocia a una mayor diversidad de crisomélidos y heterópteros.
3. Las especies típicas de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos, presentes en al menos tres de las cuatro zonas de brezal estudiadas con un número mínimo de diez individuos, incluyen:
 - 8 especies de carábidos: *Bembidion lampros*, *Bradycellus verbasci*, *Calathus asturiensis*, *Carabus macrocephalus*, *Cryobius cantabricus*, *Notiophilus biguttatus*, *Pterosticus cantaber* y *Synuchus vivalis*,
 - 3 especies de crisomélidos: *Altica longicollis*, *Longitarsus helvolus* y *Lochmaea suturalis*, y
 - 9 especies de heterópteros: *Acalypta nigrina*, *Deraeocoris ribauti*, *Kleidocerys ericae*, *Loricula coleoptrata*, *Loricula exilis*, *Macrodera microptera*, *Nabis ericetorum*, *Orthotylus ericetorum* y *Rhacognathus punctatus*.
4. La fauna de carábidos característica de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos está formada principalmente por especies especialistas de hábitats abiertos y generalistas, especies endémicas abundantes, y especies braquípteras y de tamaño medio.
5. La heterogeneidad en la composición de las comunidades de carábidos de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos se debe a la presencia de especies exclusivas de cada zona, y a diferencias en los parámetros estructurales de carábidos (diversidad, riqueza y uniformidad).

6. La fauna de crisomélidos característica de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos está formada por muchas especies raras y muy pocas especies abundantes, principalmente el escarabajo de la brechina, *Lochmaea suturalis*.
7. La heterogeneidad en la composición de las comunidades de crisomélidos de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos se debe a la presencia de especies exclusivas de cada zona, a diferencias en la abundancia de *Altica longicollis*, en los parámetros estructurales de los adultos y en la abundancia de las fases inmaduras (dominadas por larvas de *Lochmaea suturalis*).
8. La fauna de heterópteros característica de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos está formada por muchas especies raras y muy pocas especies abundantes, principalmente *Orthotylus ericetorum*.
9. La heterogeneidad en la composición de las comunidades de heterópteros de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos se debe a la presencia de especies exclusivas de cada zona, y a diferencias en los parámetros estructurales de los adultos y en la abundancia de varias especies de adultos y varias familias de ninfas.
10. La utilización de los dos métodos de muestreo complementarios, captura mediante trampas de caída y vareo de la vegetación, es necesaria para la caracterización de la diversidad de los diferentes grupos de carábidos, crisomélidos y heterópteros de los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos. El trampeo permite capturar todas las especies de carábidos activas en el suelo, un número elevado de larvas del crisomélido *Lochmaea suturalis*, y varias especies características de heterópteros como *Macrodera microptera* y *Loricula coleoptrata*. El vareo permite capturar un número elevado de larvas del crisomélido *Lochmaea suturalis*, y varias especies características de heterópteros como *Orthotylus ericetorum* y *Kleidocerys ericae*, pero ningún carábido. Aunque ambos métodos capturan las especies más abundantes de crisomélidos y heterópteros, mediante el vareo se obtiene un número de individuos mayor.

11. La adición experimental de nitrógeno en los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos aumenta la cobertura, la floración y el crecimiento anual de los brotes de las plantas de *Calluna vulgaris*, tanto a corto (3 meses) como a medio plazo (15 meses) tras la fertilización.
12. A nivel de grupo trófico, los carábidos, crisomélidos y heterópteros de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos responden de forma variable a la adición experimental de nitrógeno: los crisomélidos y heterópteros herbívoros aumentan su abundancia a corto plazo (3 meses) tras la fertilización; mientras que los carábidos y heterópteros depredadores presentan respuestas opuestas y menos claras tanto a corto (3 meses) como a medio plazo (15 meses) tras la fertilización.
13. A nivel específico, siete especies abundantes de carábidos, crisomélidos y heterópteros de los brezales maduros de *Calluna vulgaris* cantábricos responden de forma constante a la adición experimental de nitrógeno, tanto a corto (3 meses) como a medio plazo (15 meses) tras la fertilización y se proponen como indicadores fiables de los efectos de la deposición de nitrógeno atmosférico en estos ecosistemas. Seis de estas especies resultan beneficiadas por la mayor disponibilidad de nitrógeno: dos carábidos herbívoros (*Calathus asturiensis* y *Calathus uniseriatus*), dos carábidos depredadores (*Carabus amplipennis* y *Carabus macrocephalus*), el crisomélido monófago de *Calluna vulgaris*, *Lochmaea suturalis*, y un heteróptero herbívoro (*Loricula coleoptrata*); mientras que una especie de heteróptero herbívoro (*Macrodera microptera*) resulta perjudicada por la fertilización.
14. En el escenario futuro de aumento de las deposiciones de nitrógeno atmosférico, sería necesaria la realización de estudios a largo plazo para determinar los mecanismos subyacentes de las respuestas de carábidos, crisomélidos y heterópteros al incremento en la disponibilidad de nitrógeno; así mismo, sería necesario el desarrollo de medidas de conservación específicas para preservar la comunidad vegetal y la elevada diversidad de los grupos de artrópodos que caracterizan los brezales de *Calluna vulgaris* cantábricos.