

FAUNA DEL MEDIO SUBTERRÁNEO SUPERFICIAL (MSS) EN EL PARQUE NACIONAL DE LA SIERRA DE GUADARRAMA (ESPAÑA)

VICENTE M. ORTUÑO¹, ALBERTO JIMÉNEZ-VALVERDE¹, ENRIQUE BAQUERO^{1,2},
RAFAEL JORDANA², ENRIQUE LEDESMA¹, GONZALO PÉREZ-SUÁREZ¹,
ALBERTO SENDRA³, PABLO BARRANCO⁴, ALBERTO TINAUT⁵,
JUAN J. HERRERO-BORGOÑÓN⁶

RESUMEN

Este trabajo es una síntesis de los resultados científicos derivados del proyecto “Estudio de la diversidad y distribución de las especies animales residentes en el Medio Subterráneo Superficial de enclaves de alta montaña (P. N. de la Sierra de Guadarrama)” (ref. 1143/2014), financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales. El Medio Subterráneo Superficial es un tipo de hábitat hipogeo consistente en una compleja red de intersticios que se genera en el subsuelo a partir de la fragmentación de roca madre, y a la que tienen acceso multitud de organismos. El muestreo se realizó instalando en el subsuelo del área de estudio dispositivos de trampeo, “estaciones de muestreo subterráneo” y trampas “pitfall de talud”. La recolección de ejemplares arroja cifras abrumadoras, 159 353 ejemplares (casi en su totalidad son Arthropoda) en tan sólo los primeros ocho meses de los 12 de muestreo, de los que la mayoría son Hexapoda (> 121 000 ejemplares; más del 77 %). El estudio dio lugar a 11 artículos científicos que, en su conjunto, aportan información que amplía el conocimiento sobre la biodiversidad de la Sierra de Guadarrama: 1) confirmación de la existencia de una rica, y abundante, biocenosis en este hábitat; 2) descubrimiento de nuevas especies; 3) primeras citas de especies para el

¹ Grupo de Investigación de Biología del Suelo y de los Ecosistemas Subterráneos, Departamento de Ciencias de la Vida, Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá, E-28871–Alcalá de Henares, Madrid, España.

vicente.ortuno@uah.es

alberto.jimenezv@uah.es

kike.ledesma3553@gmail.com

gonzalo.perez@uah.es

² University of Navarra, Faculty of Sciences, Department of Environmental Biology, University Campus, 31080–Pamplona, España.

ebaquero@unav.es

rjordana@unav.es

³ Colecciones Entomológicas Torres-Sala, Servei de Patrimoni Històric, Ajuntament de València, València, España.

alberto.sendra@uv.es

⁴ Departamento de Biología y Geología, CITE-IIB, CECOUAL, Universidad de Almería, Ctra. Sacramento, s/n, 04120–La Cañada, Almería, España.

pablobarranco@ual.es

⁵ Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Campus Fuentenueva, Universidad de Granada, 18071–Granada, España.

hormiga@ugr.es

⁶ Parques y Jardines Singulares y Escuela Municipal de Jardinería y Paisaje (Ayuntamiento de Valencia). C/ Antonio Suárez, 7. 46021–Valencia, España.

Juan.J.Herrero@uv.es

ámbito ibérico o para España; 4) ampliación del rango de distribución ibérica de numerosas especies; 5) nuevos datos sobre la autoecología de ciertas especies; 6) detección del efecto que ejercen diversos factores ambientales sobre la abundancia y riqueza específica de Araneae y Collembola. Con estos resultados, y considerando este hábitat hipogeo como “medio tampón” ante el cambio climático, el P. N. de la Sierra de Guadarrama se revela como un laboratorio, a cielo abierto, que facilita el estudio de los efectos del cambio global sobre las comunidades de Arthropoda.

Palabras clave: Medio Subterráneo Superficial, Arthropoda, biodiversidad, corología, ecología, Sierra de Guadarrama, península ibérica.

MESOVOID SHALLOW SUBSTRATUM (MSS) FAUNA IN THE SIERRA DE GUADARRAMA NATIONAL PARK (SPAIN)

ABSTRACT

This work synthesizes the results derived from the research project “Study of the diversity and distribution of animal species in the Mesovoid Shallow Substratum of high mountain areas (Sierra de Guadarrama National Park)” (ref. 1143/2014), funded by the Autonomous Organism of National Parks of Spain. The Mesovoid Shallow Substratum is the hypogean habitat formed by the network of interstices in the fragmented bedrock, and which is colonized by numerous organisms. A survey was conducted in the MSS by means of the installation of subterranean sampling devices and talus pitfall traps. 159 353 individuals (almost entirely Arthropoda) – most of them (>77%) Hexapoda – were collected during the first eight months. Until now, the eleven scientific articles that have been published: 1) corroborate the existence of a rich and diverse biocenosis in the MSS; 2) unveil new species to Science; 3) unveil new records of species for the Iberian Peninsula or Spain; 4) expand the geographic range of many species; 5) provide new insights into the autoecology of certain species; 6) assess the effect of different environmental factors of the abundance and richness of Araneae and Collembola. Taken together, our results present the Sierra de Guadarrama as an ideal laboratory to study the buffer role of the MSS against the negative effects of climate change on Arthropoda biodiversity.

Keywords: Mesovoid Shallow Substratum, Arthropoda, biodiversity, chorology, ecology, Sierra de Guadarrama, Iberian Peninsula.

INTRODUCCIÓN

El Medio Subterráneo Superficial, más conocido en el ámbito de la biología subterránea con el acrónimo MSS, fue tipificado como un hábitat hipogeo en la década de 1980 (JUBERTHIE *et al.* 1980, 1981; UÉNO 1980, 1981). El MSS consiste en la red de intersticios que se generan en el subsuelo a partir de la fragmentación de roca madre de diferente naturaleza litológica, como resultado

de la intervención de diversos procesos (termoclastia, gelifracción, etc.) y que, con frecuencia, conlleva la ulterior deposición de fragmentos rocosos (Figura 1) (JUBERTHIE *et al.* 1980, 1981; OROMÍ *et al.* 1986; JUBERTHIE 2000; ORTUÑO *et al.* 2013). Muy probablemente, el MSS es uno de los hábitats subterráneos más extensos del planeta y, paradójicamente, menos investigados.

Las condiciones ambientales del MSS se asemejan, en algunos aspectos, a las de las cuevas (me-

dio afótico, elevada humedad y menor rango de fluctuación de la temperatura); dada estas características, el MSS facilita el desarrollo de vida hipogea (troglobia y troglófila), de acuerdo con la naturaleza geófila, higrófila y estenoica que exhiben las especies de ciertos linajes, generalmente del filo Arthropoda (ver GERS 1992, 1998; CULVER & PIPAN 2008; NITZU *et al.* 2010, 2014; PIPAN *et al.* 2011; RENDOS *et al.* 2012; ORTUÑO *et al.* 2013; GILGADO *et al.* 2015c; entre otros). La presencia de troglóbios y troglófilos en el MSS también se ve facilitada por la conexión que establecen sus niveles inferiores con el medio subterráneo profundo (MSP, red de fisuras que se proyectan desde las cuevas a través de la roca madre) (Figura 1), especialmente en zonas kársticas que propician el

desarrollo del MSP. Sin embargo, el MSS muestra una diferencia ecológica sustancial con respecto al medio subterráneo profundo, y es que por regla general cuenta con una mayor disponibilidad de nutrientes, dada la facilidad con la que la materia orgánica ingresa al subsuelo (GERS 1998). Esto sucede así porque la parte más superficial del MSS se halla próxima al medio epiedáfico y está generalmente en contacto con los horizontes del suelo (GIACHINO & VAILATI 2010; NITZU *et al.* 2014; JIMÉNEZ-VALVERDE *et al.* 2015). Esta característica favorece el asentamiento o el tránsito de organismos originalmente epigeos que llegan a alcanzar elevadas densidades en el MSS, encontrando en este medio condiciones de vida temporalmente apropiadas y conformando

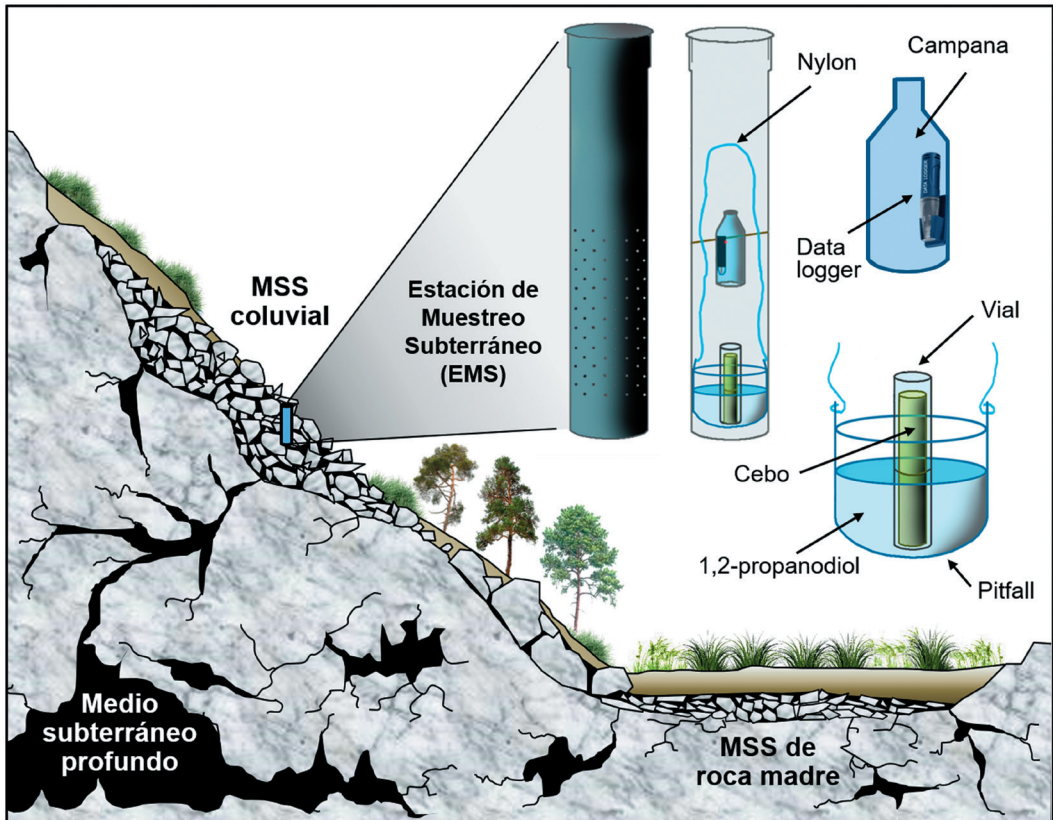


Figura 1: Representación gráfica de Medio Subterráneo Superficial (MSS) generado en ladera y en fondo de valle, y sus conexiones con el Medio Subterráneo Profundo. Representación de una Estación de Muestreo Subterráneo (EMS).

Figure 1: Mesovoid shallow substratum (MSS), and the connection network with the deep subterranean habitat. An example of a Subterranean Sampling Device (SSD) is shown in detail.

un elenco de especies que podemos tipificar con el papel ecológico de troglófilos y troglóxenos. El ingreso de organismos en el MSS se ve amplificado por el fenómeno de hidrocoria (JUBERTHIE & DECU 2006; RENDOŠ *et al.* 2014) que no sólo arrastra fauna epigea, sino también endogea. A veces, este mismo fenómeno trasciende al MSS y alcanza los niveles más profundos del medio subterráneo. A la luz de lo expuesto, no es extraño que el MSS pueda funcionar como refugio climático en respuesta a importantes eventos acaecidos en el pasado, lo que explicaría que ciertas especies que viven en estos espacios subterráneos, más o menos adaptadas a la vida hipogea, hayan sido calificadas como especies relictas (CHRISTIAN 1987; HERNANDO *et al.* 1999; RŮŽIČKA 1999; ORTUÑO *et al.* 2014a, 2014b, 2020).

Desde una perspectiva ecológica, evolutiva y de conservación, el MSS es un hábitat muy notable (PIPAN *et al.* 2011; ORTUÑO *et al.* 2013; JIMÉNEZ-VALVERDE *et al.* 2015) y su estudio conlleva un enorme esfuerzo de muestreo, nada sencillo, para poder llegar a conocer algo de su biocenosis (MAMMOLA *et al.* 2016). A pesar de ello, desde que se describió formalmente, este hábitat ha despertado un creciente interés en la investigación sobre la Biología subterránea y especialmente en la Entomología. Los estudios del MSS se han planteado bajo diversos enfoques que en su conjunto están contribuyendo a un mejor conocimiento de este hábitat críptico (ver MAMMOLA *et al.* 2016). Para los investigadores lo más inmediato ha sido abordar el estudio a “nivel de especie”, priorizando la descripción de nuevos taxones. Pues bien, las publicaciones derivadas de este enfoque de estudio han sido y son muy numerosas, por lo que no es posible citarlas en su conjunto. Sin embargo, para el ámbito ibérico sí que se recogen a modo de ejemplo algunas de ellas [al margen de las novedades obtenidas con el desarrollo del proyecto ref. 1143/2014 - “Estudio de la diversidad y distribución de las especies animales residentes en el Medio Subterráneo Superficial de enclaves de alta montaña (P. N. de la Sierra de Guadarrama)”, enumerándose de forma ordenada por grupos de Arthropoda: Diplopoda (GILGADO *et al.* 2015b, 2015c), Diplura (SENDRA *et al.* 2017), Orthoptera (BARRANCO *et al.* 2013) y Coleoptera (FRESNEDA & HERNANDO 1994;

TORIBIO & RODRÍGUEZ 1997; CARABAJAL *et al.* 1999; FAILLE *et al.* 2012; ORTUÑO *et al.* 2014a), entre otros. Algunos estudios han permitido comprender mejor la distribución de ciertas especies (GILGADO *et al.* 2015a; ORTUÑO *et al.* 2017), así como aspectos relacionados con la autoecología de otras, incluso de especies consideradas “raras” que generalmente se encuentran en muy bajas densidades (RŮŽIČKA 1990; ORTUÑO *et al.* 2014b; GILGADO *et al.* 2015c, 2015d). Menos frecuentes han sido los estudios que aportan información sobre el ciclo de vida de las especies presentes en el MSS (BARRANCO *et al.* 2013; ORTUÑO *et al.* 2017). El MSS también cuenta con estudios que abordan el conocimiento a “nivel de comunidad”, en los que se manejan datos de corte faunístico que suponen una aproximación para la caracterización de sus comunidades de invertebrados (RŮŽIČKA 1990; RŮŽIČKA *et al.* 1995; NITZU *et al.* 2010; DELTSHEV *et al.* 2011; RENDOŠ *et al.* 2012; LANGOUROV *et al.* 2014; JIMÉNEZ-VALVERDE *et al.* 2015; MAMMOLA *et al.* 2017; NAE & BĀNCILĀ 2017; entre otros). También se han desarrollado estudios a “nivel de hábitat”, centrados en la caracterización abiótica del MSS, los cuales han puesto de relieve características especiales de este entorno subterráneo (JUBERTHIE *et al.* 1980, 1981; GERS 1992, 1998; RŮŽIČKA 1999, PIPAN *et al.* 2011; RŮŽIČKA *et al.* 2012; ORTUÑO *et al.* 2013; NITZU *et al.* 2014).

Desde finales del siglo XIX hasta nuestros días, la Sierra de Guadarrama ha sido objeto de concienzuda investigación bajo muy diversos enfoques (geológicos, botánicos, faunísticos, ecológicos y paisajísticos), convirtiendo estos relieves de extraordinario valor natural en uno de los mejores estudiados de España. Sin embargo, en los aspectos relativos a la biodiversidad se reconoce una parcela inexplorada: los hábitats subterráneos. Esa falta de datos responde a la naturaleza mayoritariamente silíceo de los principales relieves montañosos que constituyen la Sierra de Guadarrama; ello supone la ausencia de cuevas kársticas, hábitats que desde antaño eran el medio más conocido, y principal, para poder recolectar (y estudiar) la fauna colonizadora del medio hipogeo. Sin embargo, con el reconocimiento del MSS, se abre la posibilidad de estudiar el medio hipogeo en esta sierra.

Este trabajo es una síntesis del estudio científico realizado al amparo del proyecto “Estudio de la diversidad y distribución de las especies animales residentes en el Medio Subterráneo Superficial de enclaves de alta montaña (P. N. de la Sierra de Guadarrama)” (ref. 1143/2014), financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Se desarrolló un protocolo de prospección e investigación taxonómica que ha culminado con la confirmación de la existencia de una rica y abundante biocenosis en el MSS de la Sierra de Guadarrama, además del descubrimiento de nuevas especies permitiendo al mismo tiempo conocer algunos aspectos de carácter ecológico que atañen a la fauna que ocupa estos espacios subterráneos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama se ubica al este del Sistema Central. Este sistema divide la península ibérica en norte y sur, constituyendo una abrupta discontinuidad entre las dos submesetas. La superficie del parque tiene un área de 33 960 hectáreas y su “Área de Protección Periférica” (APP) suma 62 687,26 hectáreas (BOE 2013; MITECO <https://www.miteco.gob.es/es/red-parques-nacionales/nuestros-parques/guadarrama/ficha-tecnica/default.aspx>). El perímetro del parque nacional y, en menor medida, de la APP, constituyen el límite del área de muestreo que se proyecta sobre tres cordales montañosos: “Montes Carpetanos”, “Cuerda Larga y complejo montañoso asociado” y “Siete Picos-La Mujer Muerta” (Figura 2A). Estos tres cordales confluyen en una zona que reúne dos pasos naturales, los puertos de montaña de “Navacerrada” y “Cotos”. Casi paralelamente, recostados sobre la “Cuerda Larga” se encuentran otros dos macizos montañosos, “La Pedriza” y “Sierra de los Porrones” (Figura 2A). El límite altitudinal inferior se sitúa en torno a los 1200 m s.n.m. en las laderas cercanas al “puerto de la Morcuera” y el límite superior a 2428 m s.n.m. en la cumbre de “Peñalara” (JCL & CAM 2010). A pesar de la compleja litología de la Sierra de Guadarrama, el ortogneis es la roca más antigua y predominante y está presente en los tres rama-

les montañosos (VIALETTE *et al.* 1987; PNSGa sin año). Esta roca metamórfica se fractura fácilmente, dando como resultado extensos depósitos coluviales que constituyen la mayor parte de los canchales (Figura 3) del parque nacional y, con menor protagonismo, depósitos de material morrénico, unos originados por procesos periglaciares (SANZ 1986), los otros por eventos glaciares (PEDRAZA & CARRASCO 2005). En contraste, dos de los macizos del parque nacional (“Siete Picos” y “La Pedriza”, Figura 2A) están compuestos principalmente por granito, roca plutónica que en su proceso erosivo las grandes moles de roca se disgregan fácilmente en arena y no suele formar canchales, por lo que no resulta adecuada para la formación de MSS.

El clima es mediterráneo continental, y se manifiesta en veranos secos y frescos e inviernos fríos. Sin embargo, esto no es incompatible con la presencia de una notable variedad de microclimas. Estas diferencias microclimáticas se derivan de la diversa geotopografía de las tres cordilleras que, debido al gran gradiente de altitud, condiciona y singulariza la circulación de las masas de aire (PNSGb sin año), correlacionándose significativamente con parámetros meteorológicos tales como la temperatura, la insolación, y la precipitación, así como con la acumulación y persistencia de la nieve (SALAZAR RINCÓN & VÍA GARCÍA 2003; PALOMO SEGOVIA 2012). Así, se genera un gradiente térmico o pluvial en función de la altitud y la orientación, así como gradientes bioclimáticos y de vegetación, que dependen de los otros gradientes ya expuestos (JCL & CAM 2010).

Desde el punto de vista bioclimático, en el área de muestreo pueden reconocerse tres pisos bioclimáticos: supramediterráneo, oromediterráneo y criomediterráneo (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 1987). El piso supramediterráneo (de 1300 a 1700 m s.n.m., aproximadamente) se caracteriza principalmente por la presencia del roble (*Quercus pyrenaica* Willd.), si bien esta especie ha perdido protagonismo frente al pino albar (*Pinus sylvestris* L.). Estos pinares, favorecidos por la acción del hombre (ROJO Y ALBORECA & MONTERO 1996), constituyen la segunda unidad de vegetación más grande de este parque nacional (JCL & CAM 2010). En el piso oromediterráneo (de 1700

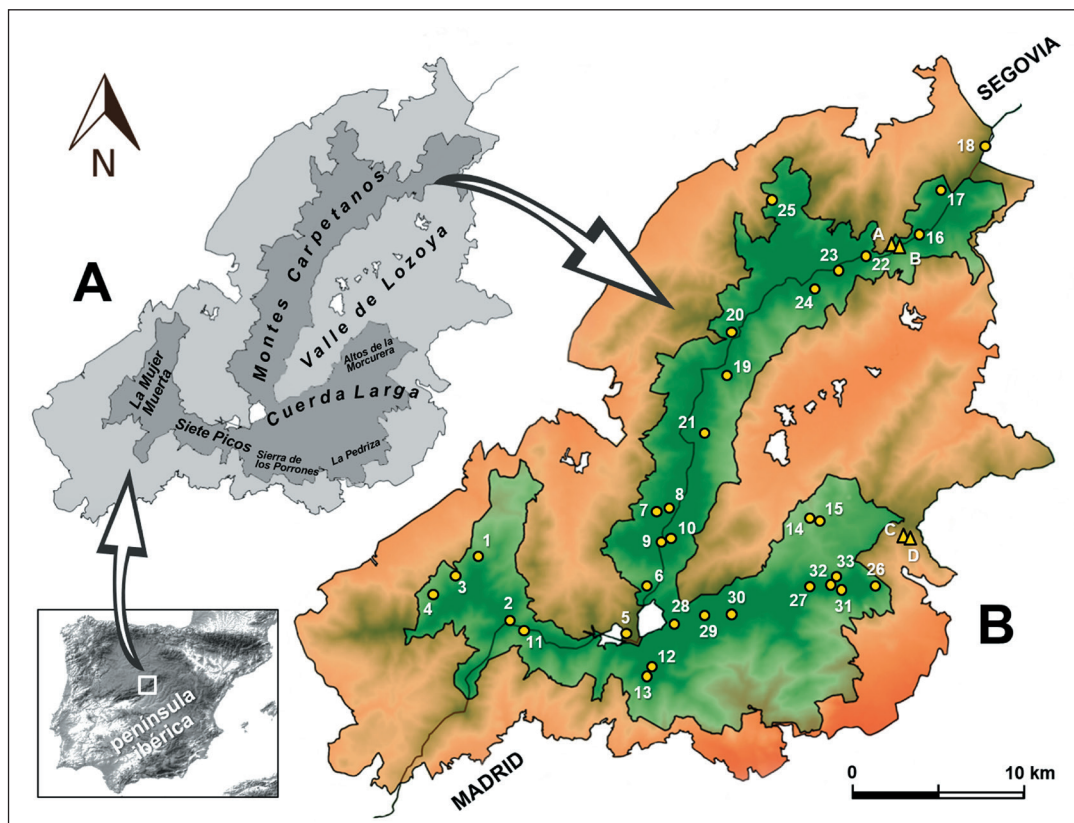


Figura 2: A) Orografía básica del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. B) Ubicación de los dispositivos de muestreo: con un círculo, y con número, las Estaciones de Muestreo Subterráneo (EMS); con un triángulo y con letra, la Trampas Pitfall de Talud (TPT).

Figure 2: A) Orography of the Sierra de Guadarrama National Park and B) location of the sampling points. Circles and numbers: Subterranean Sampling Device (SSD); triangles and letters: Talus Pitfall Traps (TPT).

a 2100 m s.n.m., aproximadamente) se localizan las formaciones vegetales más extensas (JCL & CAM 2010). En su nivel inferior domina el pinar de *P. sylvestris* (oromediterráneo forestal que llega hasta los 1950 m s.n.m. aproximadamente) y en la franja superior los matorrales de montaña (oromediterráneo supraforestal). Las especies más representativas en estos matorrales son *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* (Suter) Celak. (enebro rastreo) y *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. et al. (piorno serrano), si bien *Adenocarpus hispanicus* (Lam.) DC. y *Erica arborea* L. también son parte importante de estas comunidades vegetales supraforestales (NOVOA 1977). Los ma-

torrales supraforestales ocupan amplias superficies que se alternan con pastizales, afloramientos rocosos y canchales, formando así los paisajes más característicos de las cumbres de esta cordillera. Finalmente, en el piso criomediterráneo (entre 2200 y 2400 m s.n.m.) se hallan los pastizales psicroxerófilos en donde destaca *Festuca curvifolia* Lag. ex Lange, que proporciona cobertura protectora al suelo (RIVAS-MARTÍNEZ et al. 1990). También juegan un importante papel los cervunales, pastizales higrófilos dominados por la gramínea *Nardus stricta* L. típica de suelos montanos oligótrofos (RIVAS MARTÍNEZ 1963), y las turberas que reúnen numerosas especies



Figura 3: Trabajo de campo. A, C) Transportando material para la instalación de Estaciones de Muestreo Subterráneo (EMS) en Cuerda Larga; B) Canchal La Pedriza cerca del puerto de Cotos, enclave de la EMS-6; D, E) Instalación de la EMS-2 en Corrales Majada Minguete; F) Instalación de la EMS-14 en el canchal El Purgatorio, en los Altos de la Morcuera; G) Extracción de la trampa pitfall del interior de una EMS; H) Localizando la EMS-22 debajo de la nieve, en el canchal del Alto del Puerto de Navafría.

Figure 3: Field work. A, C) Carrying the material for the installation of the Subterranean Sampling Device (SSD) in "Cuerda Larga"; B) "La Pedriza" scree slope, near "Cotos" pass (SSD6); D, E) Installation of SSD2 in "Corrales Majada Minguete"; F) installation of SSD14 in "El Purgatorio" scree slope, "Altos de la Morcuera"; G) pitfall trap recovery from inside of the SSD; H) searching for SSD22 under the snow in the "Alto del Puerto de Navafria" scree slope.

higrófilas entre las que destacan las especies del género *Carex* L. Además, los canchales presentan comunidades glerícolas y un importante elenco de especies rupícolas características de estos sustratos rocosos (JCL & CAM 2010).

Muestreo

La recolección de la fauna se realizó, mayoritariamente, instalando en el subsuelo Estaciones de Muestreo Subterráneo (EMS), similares a las utilizadas para otros estudios del MSS en el ámbito ibérico (BARRANCO *et al.* 2013; ORTUÑO *et al.* 2013, 2014a; JIMÉNEZ-VALVERDE *et al.* 2015; entre otros) y en otras zonas del mundo (MAMMOLA *et al.* 2016), y si bien se siguió el diseño básico de LÓPEZ & OROMÍ (2010), se incorporaron algunas mejoras para adaptarlas a los requerimientos del muestreo.

Cada EMS (Figura 1, 3E,F) estaba formada por un tubo de PVC, de 1 m de largo y 11 cm de diámetro, con numerosas perforaciones (8 mm de diámetro) en los 50 cm de una de sus mitades, de tal modo que al instalarlo (enterrarlo) verticalmente, la parte multiperforada queda orientada hacia la parte inferior. Como los organismos que se espera coleccionar han de pasar al interior del tubo accediendo por los múltiples orificios que se han practicado en su pared, el rango de accesibilidad de la fauna se produce en un intervalo de profundidad de -0,5 m a -0,9 m). La parte superior del tubo ha de quedar a ras de suelo, y por la luz de éste se descuelga hasta el fondo, mediante la ayuda de un hilo de nylon, una trampa de caída (pitfall) que debe quedar bien ajustada a las paredes internas del tubo (Figura 3G). La trampa de caída consiste en un recipiente cilíndrico que contiene conservante líquido (1,2-propanodiol), en cuyo centro se suelda un pequeño vial relleno de queso muy oloroso como cebo sólido (Figura 1). Finalmente, la parte superior del tubo queda cerrada con una tapadera, y todo el entorno es cuidadosamente tapado y cubierto con el cascajo extraído en el proceso de excavación. En el interior de algunas EMS, se instala un termómetro digital protegido por una campana de plástico (Figura 1). Cada termómetro se programa para registrar la temperatura a intervalos de una hora. Con el fin de coleccionar fauna que se mueve

por zonas más superficiales del MSS, también se instalaron cuatro EMS de semejantes características, pero con una longitud de 0,5 m (rango de accesibilidad de -0,2 m a -0,4 m), y se hizo junto a las cuatro primeras EMS de 1 m (rotuladas como EMS-1, EMS-2, EMS-3 y EMS-4). Las EMS de 1 m de longitud se instalaron en 33 localidades, 31 de las cuáles se hallan dentro del parque nacional, y tan sólo dos en el APP (Tabla 1; Figura 2B). También se muestreó el MSS accediendo desde taludes forestales, y para ello se instalaron cuatro trampas pitfall de talud (TPT) (Tabla 1; Figura 2B), que consistían en frascos de vidrio (11 cm de alto y 7 cm de ancho) conteniendo el mismo tipo de conservante y cebo que las EMS.

El período de muestreo, desde la activación de la primera EMS hasta la colecta de la última de ellas, fue del 20/05/2015 al 14/10/2016. Durante este intervalo de tiempo se realizaron tres campañas de recogida de muestras (Tabla 1), la primera desde final del verano hasta principios del otoño de 2015, la segunda desde mediados de la primavera hasta principios del verano de 2016, y la tercera y última a principios del otoño de 2016.

RESULTADOS

El estudio de las muestras obtenidas durante los dos primeros períodos de recolección (ocho primeros meses de muestreo) arrojó la cifra de 159.353 ejemplares, de los que, en términos de abundancia, la mayoría son Hexapoda (> 121 000 ejemplares; más del 77 %), seguidos de Quelicerata (Arachnida) (30 953 ejemplares; casi el 20%), Myriapoda (1 521 ejemplares, casi un 1%), y otros grupos pobremente representados como Crustacea, Mollusca, Annelida y Vertebrata (Tabla 2). Estas cifras pueden dar idea del ingente “volumen” de animales que se desenvuelven en el subsuelo. Se observa que los organismos más abundantes fueron los Collembola, seguido de los Acari (Tabla 2). Ambos grupos están constituidos, en su mayoría, por especies plenamente ligadas a hábitats edáficos y medios subterráneos. Les siguen en orden de abundancia tres órdenes de Hexapoda (Diptera, Coleoptera e Hymenoptera) y uno de Arachnida (Aranea) (Tabla 2).

Fauna del Medio Subterráneo Superficial (MSS) en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama (España)

TRAMPA	TOPÓNIMO	COORDENADAS	ALTITUD m s.n.m.	PROVINCIA	INSTALACIÓN	1ª COLECTA	2ª COLECTA	3ª COLECTA	MEDIO EPIGEO (bosque: 1; sin bosque: 0)
EMS-1	Cancho del Río Pece	30TVL0820	1.606	Segovia	20/05/2015	17/09/2015	24/05/2016	21/09/2016	1
EMS-2	Corrales de la Majada Minguete	30TVL1016	1.818	Segovia	20/05/2015	17/09/2015	24/05/2016	21/09/2016	1
EMS-3	Canchal Umbria de la Mujer Muerta	30TVL0619	1.622	Segovia	21/05/2015	17/09/2015	26/05/2016	21/09/2016	1
EMS-4	Canchal contiguo al de la Majada Consejo (Canchal de las Viboras)	30TVL0518	1.685	Segovia	21/05/2015	17/09/2015	26/05/2016	21/09/2016	1
EMS-5	Canchal del Arroyo Seco	30TVL1615	1.923	Segovia	27/05/2015	22/09/2015	24/05/2016	22/09/2016	1
EMS-6	Canchal La Pedriza	30TVL1718	1.787	Segovia	27/05/2015	22/09/2015	24/05/2016	22/09/2016	1
EMS-7	Canchal de la Majada Hambrienta	30TVL1822	1.994	Segovia	02/06/2015	17/09/2015	28/06/2016	21/09/2016	0
EMS-8	Canchal de la Majada Aranguez	30TVL1923	2.071	Segovia	02/06/2015	17/09/2015	28/06/2016	22/09/2016	0
EMS-9	Canchal Dos Hermanas	30TVL1821	2.208	Madrid	03/06/2015	05/10/2015	28/06/2016	22/09/2016	0
EMS-10	Canchal Hoya de la Laguna Grande	30TVL1921	2.049	Madrid	03/06/2015	05/10/2015	28/06/2016	22/09/2016	0
EMS-11	Canchal Cerro Ventoso	30TVL1016	1.876	Madrid	09/06/2015	17/09/2015	24/05/2016	21/09/2016	1
EMS-12	Canchal Collado del Pinal	30TVL1813	2.102	Madrid	09/06/2015	22/09/2015	26/05/2016	14/10/2016	0
EMS-13	Canchal entre Cuerda de la Buitrera y Cuerda de los Almorchones	30TVL1713	2.113	Madrid	10/06/2015	22/09/2015	26/05/2016	14/10/2016	0
EMS-14	Canchal El Purgatorio	30TVL2722	1.406	Madrid	18/06/2015	05/10/2015	02/06/2016	28/09/2016	1
EMS-15	Canchal Huevo de los Ángeles	30TVL2722	1.375	Madrid	18/06/2015	05/10/2015	02/06/2016	28/09/2016	1
EMS-16	Canchal Las Revueltas - Los Horcos	30TVL3338	1.956	Segovia	23/06/2015	07/10/2015	02/06/2016	29/09/2016	1
EMS-17	Canchal de la Peña del Buitre	30TVL3441	1.976	Segovia	23/06/2015	07/10/2015	02/06/2016	29/09/2016	1
EMS-18	Canchal de Los Loberos	30TVL3743	1.885	Segovia	23/06/2015	07/10/2015	02/06/2016	29/09/2016	1
EMS-19	Canchal de La Gelecha - La Flecha	30TVL2230	1.866	Madrid	24/06/2015	06/10/2015	09/06/2016	29/09/2016	1
EMS-20	Canchal del Cerro de Navahonda	30TVL2233	1.937	Segovia	24/06/2015	06/10/2015	09/06/2016	29/09/2016	0
EMS-21	Canchal próximo a El Paredón	30TVL2127	1.891	Madrid	24/06/2015	06/10/2015	09/06/2016	29/09/2016	1
EMS-22	Canchal del Alto del Puerto	30TVL3037	1.995	Segovia	24/06/2015	22/09/2015	13/06/2016	22/09/2016	0
EMS-23	Canchal del Circo del Pico Nevero	30TVL2836	2.144	Madrid	25/06/2015	06/10/2015	13/06/2016	22/09/2016	0
EMS-24	Canchal de Peñacabra	30TVL2735	2.042	Madrid	25/06/2015	22/10/2015	09/06/2016	06/10/2016	0

TRAMPA	TOPÓNIMO	COORDENADAS	ALTITUD m s.n.m.	PROVINCIA	INSTALACIÓN	1ª COLECTA	2ª COLECTA	3ª COLECTA	MEDIO EPIGEO (bosque: 1; sin bosque: 0)
EMS-25	Canchal del Arroyo del Charco (La Cepa)	30TVL2440	1.731	Segovia	02/07/2015	22/10/2015	09/06/2016	06/10/2016	1
EMS-26	Canchal entre La Najarra y Cuatro Calles	30TVL3018	1.890	Madrid	02/07/2015	30/10/2015	08/07/2016	28/09/2016	0
EMS-27	Canchal de Bailaderos	30TVL2718	2.101	Madrid	02/07/2015	30/10/2015	08/07/2016	28/09/2016	0
EMS-28	Canchal del Collado de Valdemarín	30TVL1916	2.156	Madrid	03/07/2015	06/11/2015	13/07/2016	14/10/2016	0
EMS-29	Canchal del cordal entre Cabeza de Hierro Mayor y Menor	30TVL2116	2.301	Madrid	03/07/2015	06/11/2015	13/07/2016	14/10/2016	0
EMS-30	Cordal cerca del Collado de Peña Vaqueros (Loma de Pandasco)	30TVL2217	2.233	Madrid	03/07/2015	06/11/2015	13/07/2016	14/10/2016	0
EMS-31	Canchal del Collado de la Najarra	30TVL2818	1.946	Madrid	09/07/2015	22/10/2015	08/07/2016	06/10/2016	0
EMS-32	Pasizal higrófilo en la cabecera del Arroyo de La Najarra	30TVL2818	1.948	Madrid	09/07/2015	22/10/2015	08/07/2016	28/09/2016	0
EMS-33	Canchal en la cabecera del Arroyo de La Najarra	30TVL2818	1.819	Madrid	09/07/2015	22/10/2015	08/07/2016	28/09/2016	0
TPT-1	Talud en pinar junto a Refugio Puerto de Navafria (Aldeanueva de Pedraza)	30TVL3137	1.780	Segovia	24/06/2015	22/09/2015	13/06/2016	22/09/2016	1
TPT-2	Talud en pinar junto a Refugio Puerto de Navafria (Aldeanueva de Pedraza)	30TVL3137	1.780	Segovia	24/06/2015	22/09/2015	13/06/2016	--	1
TPT-3	Talud del arroyo de Reajo Cazado (Miraflores de la Sierra)	30TVL3221	1.538	Madrid	30/10/2015	13/06/2016	06/10/2016	05/04/2017	1
TPT-4	Talud del arroyo de Reajo Cazado (Miraflores de la Sierra)	30TVL3221	1.520	Madrid	30/10/2015	13/06/2016	06/10/2016	05/04/2017	1

Table 1: Datos de la localización de las trampas instaladas en el Medio Subterráneo Superficial (MSS) en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama.

Table 1: Location of the sampling points in the Sierra de Guadarrama National Park.

TAXÓN		Nº ejemplares
Chelicerata	Araneae	1550
	Acari	28 265
	Opiliones	698
	Pseudoscorpiones	440
Myriapoda	Diplopoda	1506
	Chilopoda	15
Hexapoda	Collembola	88 480
	Coleoptera	6923
	Hymenoptera	1991
	Diptera	23 813
Crustacea		83
Otros (miscelánea – incluye otros Hexapoda)		5589
TOTAL		159 353

Tabla 2: Número total de especímenes muestreados durante los dos primeros periodos de colecta (SSD de 1 m, SSD de 0,5 m y Trampas Pitfall de Talud -TPT-).

Table 2: Number of individuals collected during the first two sampling periods (1 m SSD, 0.5 m SSD and Talus Pitfall Traps -TPT-).

Se han estudiado la totalidad de los ejemplares de Diplura, Coleoptera Carabidae, Coleoptera Leiodidae, Araneae y Crustacea Syncarida, y se está completando el estudio de los Collembola, Hymenoptera Formicidae, Diptera, Orthoptera, Myriapoda Diplopoda, Acari Oribatida y Opiliones. Antes de continuar con la exposición de los resultados de orden taxonómico y faunístico del proyecto, es pertinente indicar que muchos de esos datos aún están en proceso de análisis, por lo que no se van a hacer constar en este trabajo. Se mencionarán, fundamentalmente, los resultados que ya han sido publicados en formato de artículo científico y, por lo tanto, evaluados tras un proceso de “revisión por pares”. Son 11 los artículos que recogen estos resultados (BAQUERO *et al.* 2017, 2021; GILGADO *et al.* 2017; SENDRA *et al.* 2017; CARLES-TOLRÁ *et al.* 2018, 2019; ORTUÑO *et al.* 2019; CAMACHO & ORTUÑO 2019; LEDESMA *et al.* 2019, 2020; JORDANA *et al.* 2020), de los que se expondrá la información más notable, si bien se hará de forma muy breve (por razones de espacio) y organizada, cuando ello sea posible, por grupos taxonómicos. Excepcionalmente, se aportará algún dato inédito en forma de listado faunístico y sucinto comentario en el texto.

Hexapoda: Collembola

Se estudiaron los Collembola recolectados durante el primer período de muestreo, lo que supuso un total de 42 237 ejemplares, que se reparten en 72 especies asignables a 14 familias (Hypogastruridae, Onychiuridae, Neanuridae, Isotomidae, Entomobryidae, Lepidocyrtidae, Orchesellidae, Neelidae, Sminthuridae, Katiannidae, Arrhopalitidae, Sminthuridae, Bourletiellidae, y Dicyrtomidae) y a cuatro subórdenes (Poduromorpha, Entomobryomorpha, Symphypleona y Neelipleona). De estas especies, hasta el momento se han descrito 12 nuevas para la ciencia (y otras 2 que aún están en prensa) y, a priori, sorprendió la extraordinaria abundancia de estos nuevos taxones (Tabla 3; Figura 4), así como su amplia distribución en el área de estudio (Figura 6A-C). Otras especies ya conocidas aparecen de forma muy abundante en el MSS cuando, hasta la fecha, eran conocidas como especies “raras” de medios epigeos.

En el MSS del P. N. de la Sierra de Guadarrama se identificaron 17 especies de Poduromorpha (JORDANA *et al.* 2020) (Tabla 3; Figura 4) de las que *Hypogastrura meridionalis* Steiner 1955 se

SUBORDEN	FAMILIA	ESPECIE
Poduromorpha	Hypogastruridae	<i>Hypogastrura affinis</i> (Lucas 1846)
		<i>Hypogastrura conflictiva</i> Jordana & Arbea 1990
		<i>Hypogastrura meridionalis</i> Steiner 1955
		<i>Mesogastrura ojcoviensis</i> (Stach 1919)
		<i>Schaefferia sendrai</i> Jordana & Baquero 2020 - (*)
		<i>Xenylla lotharingiae</i> Thibaud 1963
		<i>Xenylla maritima</i> Tullberg 1869
		<i>Xenylla mediterránea</i> Gama 1964
		<i>Xenylla nitida</i> Tullberg 1871 <i>sensu</i> Skarzynski et al. 2018
	<i>Xenylla schillei</i> Börner 1903	
	Neanuridae	<i>Bilobella aurantiaca</i> (Caroli 1912)
		<i>Friesea ortunoi</i> Jordana & Baquero 2020 - (*)
	Onychiuridae	<i>Pseudachorutes palmiensis</i> Börner 1903
<i>Protaphorura florae</i> Simón & Luciénéz 1994		
<i>Protaphorura spinoidea</i> (Steiner 1955)		
<i>Protaphorura subparallata</i> (Selga 1962)		
Entomobryomorpha	Entomobryidae	<i>Entomobrya albocincta</i> (Templeton 1835)
		<i>Entomobrya guadarramensis</i> Jordana & Baquero 2021 - (*)
		<i>Entomobrya ledesmai</i> Jordana & Baquero 2021 - (*)
		<i>Entomobrya nicoleti</i> (Lubbock 1868)
		<i>Heteromurus major</i> (Moniez 1889)
		<i>Lepidocyrtus labyrinthi</i> Baquero & Jordana 2021 - (*)
		<i>Lepidocyrtus lusitanicus nigrus</i> Simón-Benito 2007
		<i>Lepidocyrtus paralignorum</i> Baquero & Jordana 2021 - (*)
		<i>Lepidocyrtus purgatori</i> Baquero & Jordana 2021 - (*)
		<i>Lepidocyrtus tellecheae</i> Arbea & Jordana 1990
		<i>Orchesella colluvialis</i> Jordana & Baquero 2017 - (*)
		<i>Orchesella mesovooides</i> Baquero & Jordana 2017 - (*)
		<i>Pseudosinella gonzaloi</i> Baquero & Jordana 2021 - (*)
		<i>Pseudosinella simoni</i> Jordana & Baquero 2007
	<i>Pseudosinella valverdei</i> Baquero & Jordana 2021 - (*)	
	Isotomidae	<i>Folsomia trisetata</i> Jordana & Ardanaz 1981
		<i>Folsomides portucalensis</i> da Gama 1961 <i>sensu</i> Fjellberg 1993
		<i>Isotomurus</i> sp.
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer 1896)		
<i>Pseudisotoma monochaeta</i> (Kos 1942)		
<i>Uzelia kuhneli</i> Cassagnau 1954		
<i>Tetracanthella orbaizatensis</i> Cassagnau 1959		
<i>Tetracanthella proxima</i> Steiner 1955		
<i>Pachytoma penalarensis</i> Baquero & Jordana 2021 - (*)		

Table 3: Especies de Collembola de los subórdenes Poduromorpha y Entomobryomorpha halladas en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. En negrita se muestran las especies con más de 1000 especímenes colectados. (*) Especies que fueron recientemente descritas como resultado de esta investigación.

Table 3: Collembola species (Poduromorpha and Entomobryomorpha) collected in the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park. Those species with more than 1000 individuals are shown in bold. (*) Recently described species as a result of this research project.

mostró como la especie más abundante con más de 7000 ejemplares colectados (Figura. 4). De estas especies dos han sido descritas como nuevas especies (Figura. 4): *Friesea ortunoi* Jordana & Baquero 2020 y *Schaefferia sendrai* Jordana & Baquero 2020.

Respecto al suborden Entomobryomorpha, se identificaron 14 especies ya conocidas y una a nivel genérico, y se describieron 10 especies nuevas (BAQUERO *et al.* 2017, 2021) (Tabla 3; Figura 4). Se observa que hay siete especies (seis fueron especies nuevas) muy abundantes, superando sobradamente el millar de ejemplares colectados, y mostrando amplia distribución en el área de estudio (Tabla 3; Figuras 4, 6A-C): *Lepidocyrtus paralignorum* Baquero & Jordana 2021, *Orchesella colluvialis* Jordana & Baquero 2017 (Figura 5B),

Entomobrya guadarramensis Jordana & Baquero 2021, *Entomobrya ledesmai* Jordana & Baquero 2021, *Pseudosinella valverdei* Baquero & Jordana 2021 (Figura 5D), *Orchesella mesovoides* Baquero & Jordana 2017 (Figura 5A) y *Heteromurus major* (Moniez 1889). Con colectas por debajo del millar de ejemplares se sitúan otras 17 de las que entre las más abundantes se hallan otras cuatro que fueron descritas como especies nuevas (Tabla 3; Figuras 4, 6B-C): *Pseudosinella gonzaloi* Baquero & Jordana 2021, *Pachyotoma penalarensis* Baquero & Jordana 2021, *Lepidocyrtus labyrinthi* Baquero & Jordana 2021 (Figura 5C) y *Lepidocyrtus purgatori* Baquero & Jordana 2021. Según lo observado con estos Entomobryomorpha, el conjunto de especies podría ajustarse al modelo de diversidad-abundancia de Motomura (1932), en la que unas cuantas especies son dominantes y el resto raras.

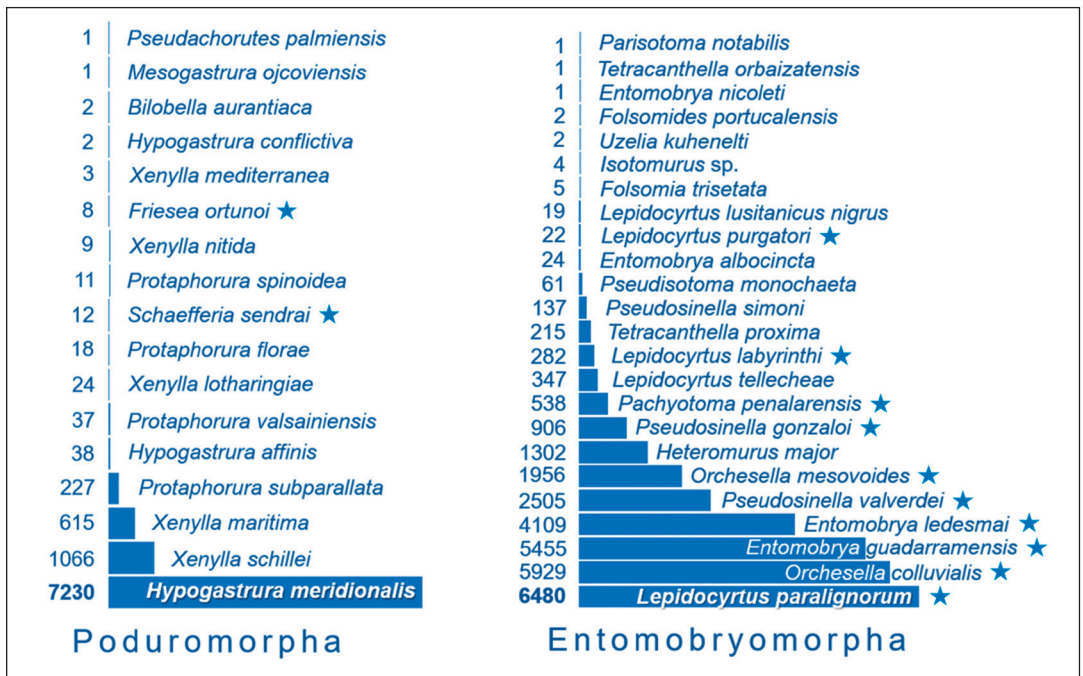


Figura 4: Abundancia relativa de especies de Poduromorpha y Entomobryomorpha (Collembola) halladas en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. Con estrella las nuevas especies descubiertas durante el desarrollo del proyecto.

Figure 4: Relative abundance of Poduromorpha and Entomobryomorpha (Collembola) species collected in the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park. The stars indicate the new species that were found during the research project.

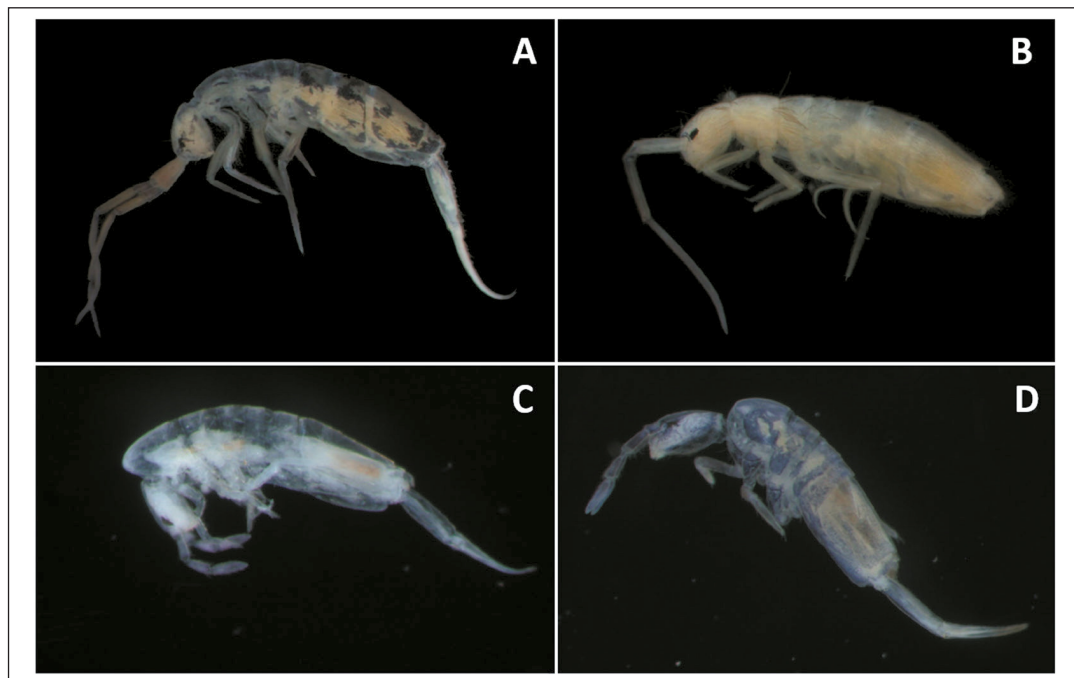


Figura 5: Cuatro nuevas especies de Entomobryomorpha (Hexapoda: Collembola) descubiertas durante el desarrollo del proyecto: A) *Orchesella mesovoides*; B) *Orchesella colluvialis*; C) *Lepidocyrtus labyrinthi*; D) *Pseudosinella valverdei*.

Figure 5: Four new Entomobryomorpha (Hexapoda: Collembola) species that were found during the research project: A) *Orchesella mesovoides*; B) *Orchesella colluvialis*; C) *Lepidocyrtus labyrinthi*; D) *Pseudosinella valverdei*.

Hexapoda: Diplura

La presencia de este grupo con representantes edáficos, endogeos e hipogeos, es baja en el MSS del P. N. de la Sierra de Guadarrama. No obstante, y dada la escasa diversidad específica que ostentan en comparación con otros grupos de Hexapoda, no se puede obviar que la presencia de cinco especies de *Campodea* Westwood 1842 es un interesante resultado faunístico (SENDRA *et al.* 2017) (Figura 6D). *Campodea* (*Campodea*) *zuluetai* Silvestri 1932 fue localizada en el MSS de dos enclaves de los Montes Carpetanos. *Campodea* (*Campodea*) *portacoeliensis* Sendra & Jiménez 1986, fue colectada con TPT en un enclave próximo al puerto de la Morcuera. *Campodea* (*Dicampa*) *catalana* Denis 1930, especie endémica de climas mediterráneos en la península ibérica, ha sido hallada en el MSS de un enclave del cordal de la Mujer Muerta-Siete Picos. *Campodea* (*Dicampa*)

propinqua Silvestri 1932, es una especie de la que se conocen muy pocas citas (sur de España e Italia), por lo que los ejemplares hallados en el MSS de la Sierra de los Almorchones (relieve asociado a Cuerda Larga) son una aportación muy interesante para ampliar el conocimiento corológico de esta especie. Por último, cabe destacar *Campodea* (*Dicampa*) *neusae* Sendra & Moreno 2006, especie endémica del Parque Natural del Hayedo de Tejera Negra, y de la que se colectaron ejemplares en el MSS de dos enclaves de los Montes Carpetanos. La mayoría de las especies que se encuentran en el MSS son endógenas o epiedáficas.

Hexapoda: Coleoptera

En el MSS del P. N. de la Sierra de Guadarrama se han colectado 12 especies de Carabidae (Coleoptera) (Tabla 4) de las que tan sólo cuatro

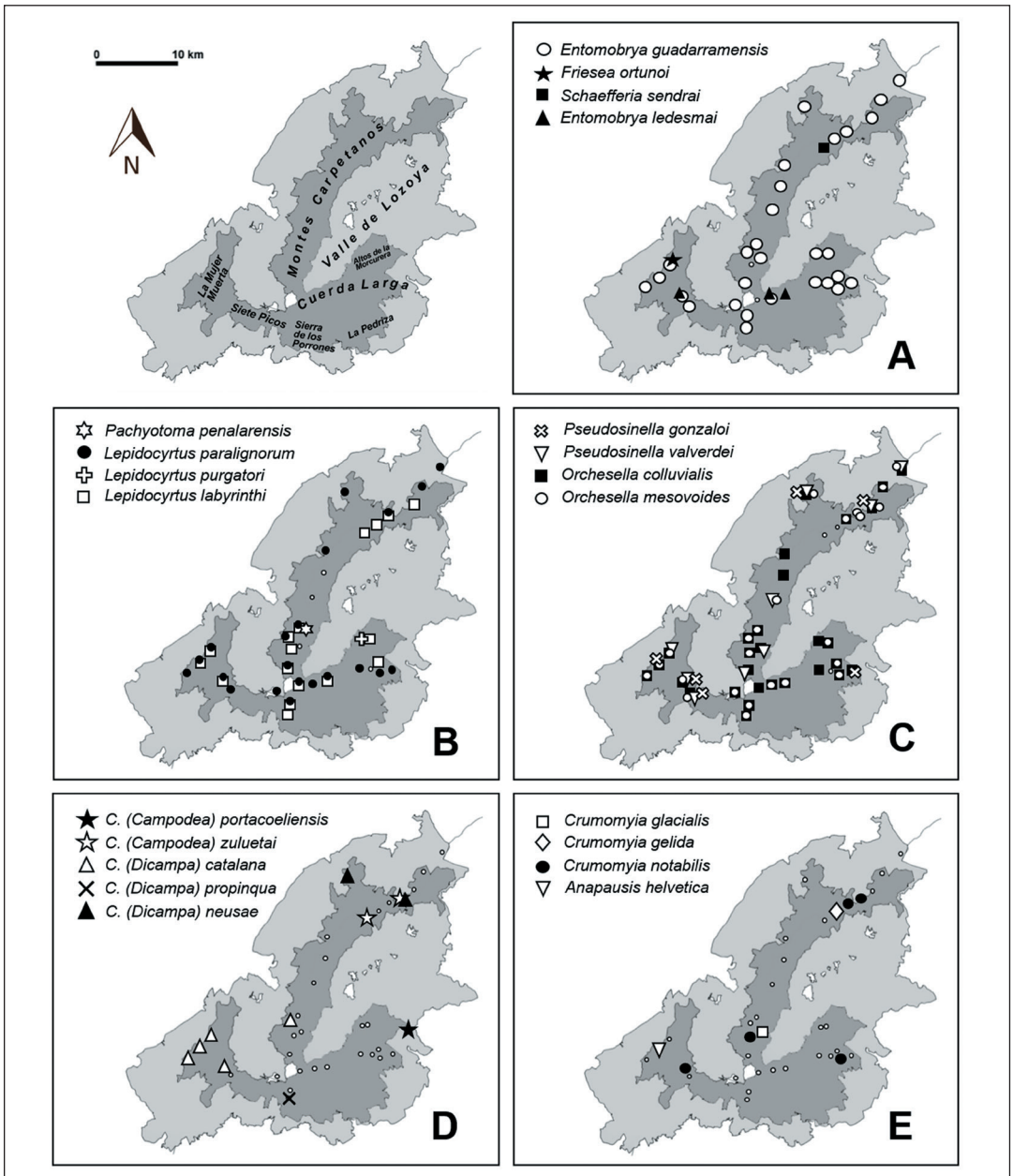


Figura 6: Distribución de algunas especies de Arthropoda en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama: A, B, C) nuevas especies de Collembola descubiertas durante el desarrollo del proyecto; D) especies de Diptera; E) novedades taxonómicas de Diptera para el ámbito ibérico, o para España.

Figure 6: Spatial distribution of 21 selected Arthropoda species in the MSS of the Sierra de Guadarrama national park: A, B, C) new Collembola species to Science, D) Diptera species, E) new Diptera species for either the Iberian Peninsula or Spain.

SUBFAMILIA	ESPECIE
Carabinae	<i>Carabus (Oreocarabus) guadarramus</i> Laferté 1847
Nebriinae	<i>Leistus (Leistus) constrictus</i> Schaufuss 1862
	<i>Nebria (Nebria) vuillefroyi</i> Chaudoir 1866
	<i>Nebria (Nebria) salina</i> Fairmaire & Laboulbène 1854
Trechinae	<i>Trechus (Trechus) quadristriatus</i> (Schrank 1781)
	<i>Trechus (Trechus) schaufussi pandellei</i> Putzeys 1870
Pterostichinae	<i>Cryobius nemoralis nemoralis</i> (Graells 1851)
	<i>Steropus (Iberocorax) ghiliani</i> (Putzeys 1846)
Platyninae	<i>Platyderus (Platyderus) varians</i> Schaufuss 1862
	<i>Laemostenus (Eucryptotrichus) pinicola</i> (Graells 1851)
	<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger 1798)
Lebiinae	<i>Cymindis (Cymindis) coadunata monticola</i> Chevrolat 1866

Tabla 4: Especies de la familia Carabidae (Coleoptera) colectadas en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. En negrita las especies más conspicuas del MSS (abundancia y distribución).

Table 4: Ground beetle species (Coleoptera, Carabidae) collected in the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park. The most important species, both in terms of abundance and distribution, are marked in bold.

(Figura 8), *Leistus (Leistus) constrictus* Schaufuss 1862, *Nebria (Nebria) vuillefroyi* Chaudoir 1866, *Trechus (Trechus) schaufussi pandellei* Putzeys 1870 y *Laemostenus (Eucryptotrichus) pinicola* (Graells 1851), podemos afirmar que, por su abundancia y amplia distribución en el subsuelo (Figura 7A-B), son moradoras regulares de estos espacios subterráneos (ORTUÑO et al. 2019).

Se observó un gradiente altitudinal respecto a la presencia y abundancia de estas especies en el MSS. Las especies que pertenecen a linajes con tendencia a la vida forestales (termófilos), como *T. (T.) schaufussi pandellei* (Figura 8C) y *L. (E.) pinicola* (Figura 8D), se hallaron de forma más abundantemente en el subsuelo de zonas de menor altitud. Al contrario, *L. (L.) constrictus* (Figura 8A) y *N. (N.) vuillefroyi* (Figura 8B), atribuibles a linajes con tendencia a la vida orobionte (psicrófilos), se mostraron dominantes en el subsuelo de enclaves más elevados.

Este estudio reveló desigual representación en el MSS de las fases de desarrollo de estas cuatro especies y, por lo tanto, dentro de su troglolofilia, distinto grado de adaptación a la vida hipogea (ORTUÑO et al. 2019). *Nebria (N.) vuillefroyi* es

abundante tanto en forma larvaria (en los tres estadios preimaginales) como en fase de imago, lo que muestra la clara tendencia hacia la adopción de un estilo de vida hipogeo. En las otras tres especies sólo una de las dos fases tiene una elevada presencia en el medio hipogeo: en *L. (L.) constrictus* domina la fase larvaria (en sus tres estadios), mientras que en *L. (E.) pinicola* y *T. (T.) schaufussi pandellei* es el imago el que se muestra especialmente conspicuo en el MSS.

Hexapoda: Diptera

Por el momento se ha estudiado los ejemplares de seis familias de Diptera, Heleomyzidae, Sphaeroceridae, Scatopsidae, Bibionidae, Dixidae y Limoniidae, de las que se han identificado 32 especies, además de ejemplares de un morfotipo asignable al género *Heleomyza* Fallen 1810, pendiente de asignación específica (Tabla 5).

Es de destacar la presencia de siete especies del género *Crumomyia* Macquart 1835 y 4 de *Spelobia* Spuler 1924. Dos especies son primera cita ibérica (Tabla 5) como *Crumomyia glacialis* (Meigen, 1830) (CARLES-TOLRÁ et al. 2018), *Crumomyia gelida* (Hackman 1965) (CARLES-TOLRÁ et al.

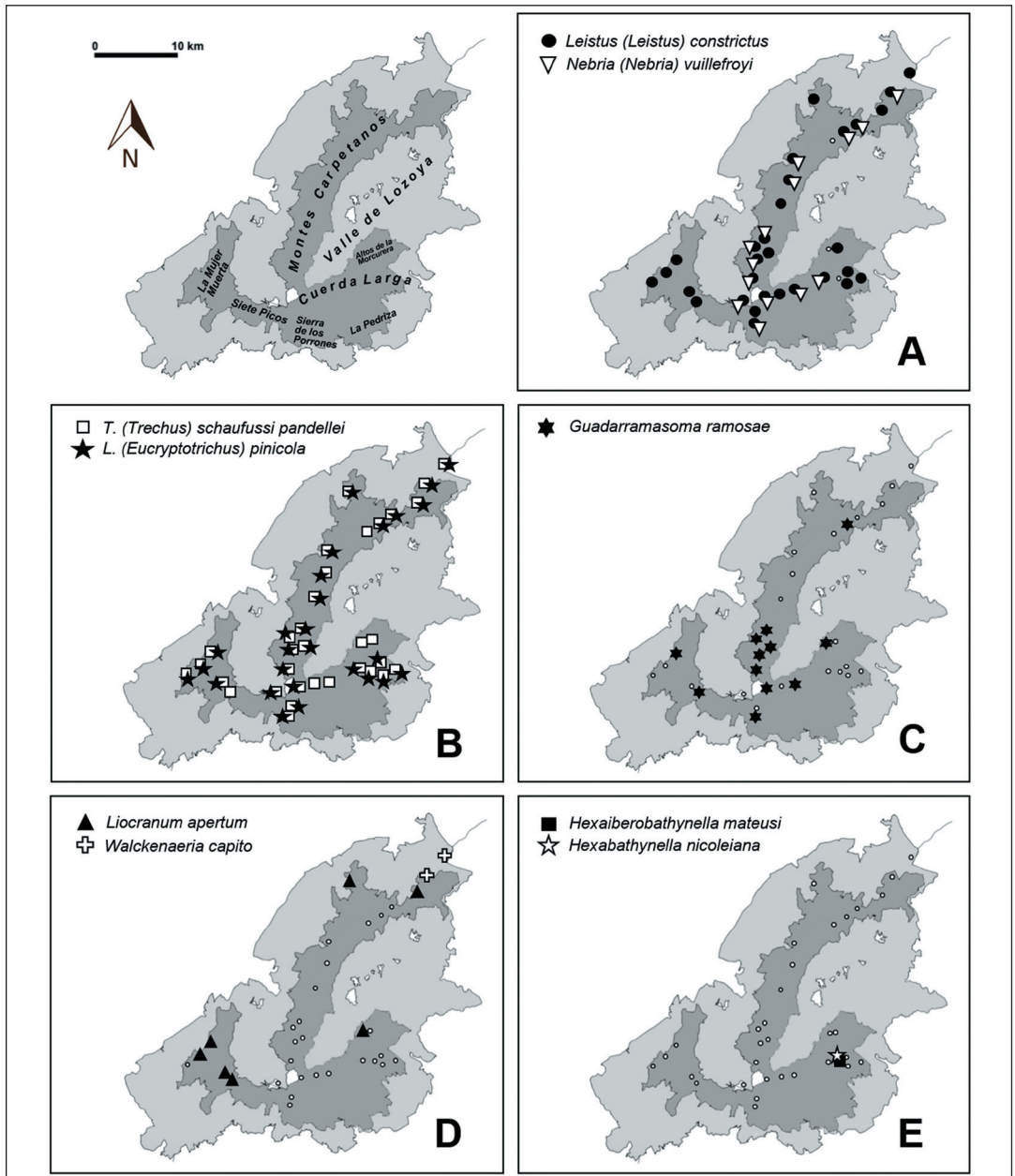


Figura 7: Distribución de algunas especies de Arthropoda en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama: A, B) especies de Carabidae más abundantes; C) nueva especie y nuevo género de Diplopoda descubierto durante el desarrollo del proyecto; D) novedades taxonómicas de Araneae para el ámbito ibérico; E) especies estigobias de Crustacea.

Figure 7: Spatial distribution of nine selected Arthropoda species in the MSS of the Sierra de Guadarrama national park: A, B) the most abundant Carabidae species; C) new Diplopoda species and genus for Science; D) new Araneae species for the Iberian Peninsula; E) stygobiont Crustacea species.

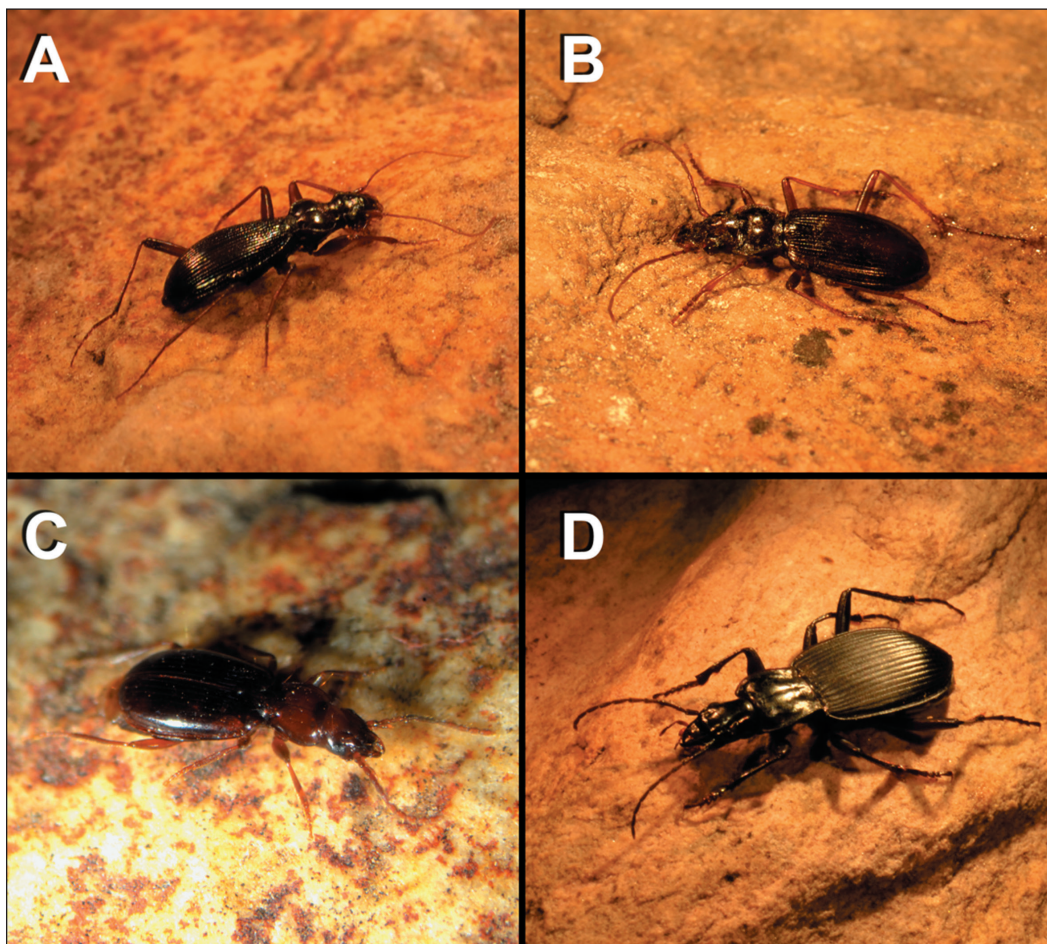


Figura 8: Especies de Carabidae más abundantes en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama: A) *Leistus* (*Leistus*) *constrictus*; B) *Nebria* (*Nebria*) *vuillefroyi*; C) *Trechus* (*Trechus*) *schaufussi pandellei*; D) *Laemostenus* (*Eucryptotrichus*) *pinicola*.

Figure 8: The most abundant Carabidae species in the MSS of the Sierra de Guadarrama national park: A) *Leistus* (*Leistus*) *constrictus*; B) *Nebria* (*Nebria*) *vuillefroyi*; C) *Trechus* (*Trechus*) *schaufussi pandellei*; D) *Laemostenus* (*Eucryptotrichus*) *pinicola*.

2019), y cada una de ellas halladas en tan sólo un enclave del área de estudio (Figura 6E). También merece reseña otras dos especies que son primeras citas para España, *Anapausis helvetica* Haenni 1984 y *Crumomyia notabilis* (Collin 1902) (CARLES-TOLRÁ *et al.* 2019) la primera hallada en una sola localidad del área estudiada, mientras que la segunda se ha observado más ampliamente distribuida en el MSS de la zona (Figura 6E). De este modo, *C. gelida*, *C. notabilis* y *A. helvetica* han

sido por primera vez registradas en ambiente hipogeo.

La especie *Chionea lutescens* Lundström 1907 (Figura 9A), hasta el momento conocida en medios epigeos de alta montaña, se ha mostrado enormemente abundante en el MSS del P. N. de la Sierra de Guadarrama (colectados cerca de un millar de imagos), circunstancia que sugiere que estos espacios subterráneos pueden ser su hábi-

FAMILIA	ESPECIE
Heleomyzidae	<i>Eccoptomera obscura</i> (Meigen 1830)
	<i>Eccoptomera pallescens</i> (Meigen 1830)
	<i>Gymnomus caesius</i> (Meigen 1830)
	<i>Heleomyza</i> sp.
	<i>Heleomyza captiosa</i> (Gorodkov 1962)
	<i>Heleomyza modesta</i> (Meigen 1838)
	<i>Oecothea fenestralis</i> (Fallen 1820)
Sphaeroceridae	<i>Crumomyia gélida</i> (Hackman 1965) - NPI
	<i>Crumomyia glabrifrons</i> (Meigen 1830)
	<i>Crumomyia glacialis</i> (Meigen 1830) - NPI
	<i>Crumomyia nitida</i> (Meigen 1830)
	<i>Crumomyia notabilis</i> (Collin 1902) - NE
	<i>Crumomyia rohaceki</i> Norrbom & Kim 1985
	<i>Crumomyia roserii</i> (Rondani 1880)
	<i>Herniosina bequaerti</i> (Villeneuve 1917)
	<i>Leptocera caenosa</i> (Rondani 1880)
	<i>Leptocera fontinalis</i> (Fallen 1826)
	<i>Limosina silvatica</i> (Meigen 1830)
	<i>Minilimosina fungicola</i> (Haliday 1836)
	<i>Opacifrons coxata</i> (Stenhammar 1855)
	<i>Pullimosina heteroneura</i> (Haliday 1836)
	<i>Puncticorpus lusitanicum</i> (Richards 1963)
	<i>Pullimosina pullula</i> (Zetterstedt 1847)
	<i>Telomerina pseudoleucoptera</i> (Duda 1924)
	<i>Terrilimosina racovitzai</i> (Bezzi 1911)
	<i>Spelobia clunipes</i> (Meigen 1830)
	<i>Spelobia czizeki</i> (Duda 1918)
<i>Spelobia pseudosetaria</i> (Duda 1918)	
<i>Spelobia talparum</i> (Richards 1927)	
Scatopsidae	<i>Anapausis helvetica</i> Haenni 1984 - NE
Bibionidae	<i>Bibio lanigerus</i> Meigen 1818
Dixidae	<i>Dixella martinii</i> (Peus 1934)
Limoniidae	<i>Chionea lutescens</i> Lundstrom 1907

Tabla 5: Especies de Diptera (familias Heleomyzidae, Sphaeroceridae, Scatopsidae, Bibionidae, Dixidae y Limoniidae) del MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. **NPI** (especie nueva para la península ibérica); **NE** (especie nueva para la España).

Table 5: Diptera species (Heleomyzidae, Sphaeroceridae, Scatopsidae, Bibionidae, Dixidae and Limoniidae) collected in the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park. **NPI** (new record for the Iberian Peninsula); **NE** (new record for Spain).

ta preferencial o, al menos, que desarrollan en ellos una parte importante de su ciclo de vida.

Crustacea: Bathynellacea

Cabe destacar la presencia de Crustacea estigobios de la clase Malacostraca que viven en aguas subterráneas. El hallazgo se realizó en una sola

EMS, instalada en un pastizal higroturboso en la cabecera del Arroyo de La Najarra (Figura 7E). El estudio taxonómico, basado en caracteres morfológicos, condujo a la identificación de dos especies, *Hexabathynella nicoleiana* Camacho 1986 y *Hexaiberobathynella mateusi* (Gallano 1967) (Figura 9B), ambas conocidas en la provincia de Madrid, pero no de la Sierra de Guadarrama

(CAMACHO & ORTUÑO, 2019). Las secuencias del gen 18S obtenidas a partir de varios ejemplares confirman su adscripción genérica a *Hexabathynella* Schminke 1972 y *Hexaiberobathynella* Camacho & Serban 1998. Es la primera vez que se hallan Bathynellacea en el MSS.

Myriapoda: Diplopoda

El estudio de los Myriapoda Diplopoda ha deparado el interesante descubrimiento de una nueva especie y nuevo género para la ciencia (GILGADO *et al.* 2017), *Guadarramasoma ramosae* Gilgado, Ledesma, Enghoff & Mauriès 2017 (Figura 9C). Se clasifica en el orden Chordeumatida y, más concretamente, entre los Haplobainosomatidae, familia que en el ámbito ibérico se conoce principalmente en el norte peninsular, siendo este descubrimiento el primer registro de la familia en el centro de España. La serie de individuos colectados es amplia, y su distribución no se circunscribe a un solo enclave (Figura 7C), lo que sugiere que se trata de una especie característica del elenco faunístico que habita el medio hipogeo de la Sierra de Guadarrama.

Arachnida: Araneae

A partir de los dos primeros intervalos de muestreo en el MSS, se colectaron 1388 arañas, pero sólo se pudieron estudiar 665 ejemplares que eran adultos. Con los resultados taxonómicos se ha podido realizar un inventario que recoge 42 especies que se reparten de forma desigual en 12 familias (LEDESMA, *et al.* 2019) (Tabla 6). Linyphiidae es la familia más importante en el MSS, tanto en términos de riqueza como de abundancia, constatación que se corresponde con el fuerte componente troglóbico y troglófilo de las especies que conforman esta familia. Un ejemplo de ello es *Improphantes improbulus* (Simon 1929) y *Walckenaeria corniculans* (O.P.-Cambridge 1875), las dos especies más conspicuas en distribución y abundancia (Tabla 6), con 246 y 120 ejemplares, respectivamente, y que entre ambas constituyen más del 50 % de la colecta total de arañas. Sin embargo, más de la mitad de las especies (en general de otras familias) están exiguamente representadas (uno o dos ejemplares), es decir son raras en el MSS. Este hecho quizá se deba a su

carácter típicamente epigeo y, por lo tanto, puedan calificarse como ocasionales; ejemplo de ello son *Xysticus cristatus* (Clerck 1757), *Zodarion gregua* (Bosmans 1994) o *Pyrenecosa rupicola* (Dufour 1821).

Casi la mitad de las especies halladas en el MSS conllevan un significativo aumento en su rango de distribución en el ámbito ibérico. Dos especies, *Liocranum apertum* Denis 1960 y *Walckenaeria capito* (Westring 1861), se registraron por primera vez en la península ibérica, si bien fueron halladas en el MSS de varias localidades del parque nacional (Tabla 6; Figura 7D), y 32 especies fueron nuevas incorporaciones al inventario de arañas del P. N. de la Sierra de Guadarrama. Además, cuatro de las especies son nuevas para la ciencia, si bien aún no se ha descrito formalmente (Tabla 6).

Sobre el MSS como refugio climático

La gran cobertura espacial y la intensidad del muestreo permitió explorar el efecto de diversos factores ambientales sobre la abundancia y riqueza específica de Araneae y Collembola en el MSS (LEDESMA *et al.* 2020). Los resultados indicaron que, en general, cuanto más baja era la temperatura en el MSS, mayor era el número de individuos y de especies recolectado. Además, aquellas localidades con presencia de arbolado en la superficie mostraron una mayor riqueza y abundancia de los dos grupos taxonómicos en el subsuelo. Los resultados mostraron, además, que el efecto de ambos factores era mayor en Araneae que en Collembola, indicando que estos grupos que habitan el MSS responden de manera diferente a las variables ambientales.

DISCUSIÓN

Los resultados derivados de este proyecto muestran la enorme importancia que el estudio del MSS tiene de cara a mejorar nuestro conocimiento sobre la diversidad biológica y, en concreto, sobre la diversidad de Arthropoda, el grupo más importante en términos de riqueza específica a nivel mundial (ZHANG, 2011). El significativo número de especies nuevas para la ciencia, el in-

FAMILIA	ESPECIE
Agelenidae	<i>Eratigena atrica</i> (C.L. Koch 1843)
	<i>Eratigena bucculenta</i> (C.L. Koch 1868)
	<i>Eratigena picta</i> Simon 1870
	<i>Tegenaria ferruginea</i> (Panzer 1804)
	<i>Textrix pinicola</i> (Simon 1870)
Corinnidae	<i>Phrurolithus festivus</i> (C.L. Koch 1835)
Dysderidae	<i>Harpactea fageli</i> Bignoli 1980
	<i>Harpactocrates gurdus</i> Simon 1914
Gnaphosidae	<i>Drassodes pubescens</i> (Thorell 1856)
	<i>Drassodex granja</i> Herveé, Roberts & Murphy 2009
	<i>Poecilochroa variana</i> (C.L. Koch 1839)
Hahniidae	<i>Hahniia</i> n. sp.
Linyphiidae	<i>Centromerus dilutus</i> (O. Pickard-Cambridge 1875)
	<i>Centromerus pabulator</i> (O. Pickard-Cambridge 1875)
	<i>Centromerus prudens</i> (O. Pickard-Cambridge 1873)
	<i>Improphantes improbulus</i> (Simon 1929) - (*)
	<i>Lepthyphantes</i> (sensu lato) n.sp.
	<i>Mansuphantes fragilis</i> (Thorell 1875)
	<i>Megalepthiphantes</i> n.sp.
	<i>Micrargus herbigradus</i> (Blackwall 1834)
	<i>Palliduphantes stygius</i> (Simon 1884)
	<i>Palliduphantes</i> n.sp.
	<i>Porrhomma pygmaeum</i> (Blackwall 1834)
	<i>Saarisioa abnormis</i> (Blackwall 1841)
	<i>Tapinocyba mitis</i> (O. Pickard-Cambridge 1882)
	<i>Tenuiphantes flavipes</i> (Blackwall 1854)
	<i>Tenuiphantes tenuis</i> (Blackwall 1852)
	<i>Sintula</i> cf. <i>iberica</i>
	<i>Typhochrestus digitatus</i> (O. Pickard-Cambridge 1873)
	<i>Walckenaeria capito</i> (Westring 1861) - NPI
<i>Walckenaeria corniculans</i> (O. Pickard-Cambridge 1875) - (*)	
<i>Walckenaeria incisa</i> (O. Pickard-Cambridge 1871)	
Liocranidae	<i>Liocranum apertum</i> Denis 1960 - NPI
Lycosidae	<i>Pyrenecosa rupicola</i> (Dufour 1821)
Mimetidae	<i>Ero furcata</i> (Villers 1789)
	<i>Ero tuberculata</i> (De Geer 1778)
Theridiidae	<i>Episinus theridioides</i> Simon 1873
	<i>Pholcomma gibbum</i> (Westring 1851)
	<i>Rugathodes bellicosus</i> (Simon 1873)
	<i>Theonoe minutissima</i> (O. Pickard-Cambridge 1879)
Thomisidae	<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck 1757)
Zodariidae	<i>Zodarion gregua</i> Bosmans 1994

Tabla 6: Especies de Araneae colectadas en el MSS del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. En negrita las especies más conspicuas del MSS con más de 25 especímenes colectados. (*) Superan el centenar de especímenes. **NPI** (especie nueva para la península ibérica).

Table 6: Araneae species collected in the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park. The most abundant species (>25 individuals) are shown in bold. (*) Species with more than 100 individuals. **NPI** (new record for the Iberian Peninsula).

cremento en el conocimiento sobre la corología de la gran mayoría de las especies recolectadas (por ejemplo, incrementos sustantivos de los rangos conocidos de distribución), y el cambio en el conocimiento autoecológico que se tenía de muchas de ellas, son derivados del presente proyecto de investigación y razones de peso para seguir apoyando la realización de estudios en este hábitat tan singular y desconocido. Seguidamente se discuten algunos de los aspectos relativos a la información que aportan algunas de las especies que, en este texto, hemos destacado.

Los Collembola se han revelado como uno de los grupos de Arthropoda que más, y mejor, pueden caracterizar al MSS como hábitat de especial interés para el conocimiento de la diversidad de la fauna de hábitos geófilos. Muestra de ello es que, siendo la Sierra de Guadarrama uno de los espacios naturales del ámbito ibérico mejor conocidos desde el punto de vista entomológico, y en particular en lo que concierne a la fauna de Collembola (BONET 1929; STEINER 1955; GISIN 1960; SELGA 1971; SIMÓN 1979; ACÓN 1974; LUCIÁÑEZ & SIMÓN 1995; JORDANA *et al.* 1997; entre otros), el estudio del MSS (hasta el momento no prospectado en este espacio natural), deparó el descubrimiento de no pocas especies nuevas de Collembola. A todo ello, hay que sumar que la mayoría de estas novedades taxonómicas tienen una amplia distribución por el MSS del parque nacional (Figura 6A-C), y son las que, según el muestreo, revelan los valores más altos de abundancia (Figura 4). Esto sugiere que el MSS, más allá de funcionar como un medio ecotonal entre los medios epigeo e hipogeo profundo (MOSELEY 2010), también puede concebirse como un medio con identidad propia, el cual contiene sus propias especies que no comparte, ni con el medio epigeo (aunque eventualmente pueda registrarse algún ejemplar en ambiente epigeo), ni con el medio hipogeo profundo. Por otro lado, el descubrimiento del Diplopoda *G. ramosae*, que se muestra muy abundante y ampliamente extendido por el MSS de este parque nacional (Figura 7C), contribuye a subrayar los argumentos anteriormente expuestos sobre la importancia y singularidad del MSS, hábitat que de seguir estudiándose podría contribuir mucho a incrementar el conocimiento de la biodiversidad. Y, desde una perspectiva holística, hay que tener muy presente que esta biodiversidad y abundancia,

van a ser parte relevante del conjunto de redes tróficas del parque.

Otros hallazgos faunísticos que ha deparado el estudio del MSS no se revelan como novedades taxonómicas, si bien en numerosas ocasiones, el dato corológico que lleva implícito contribuye a ampliar el conocimiento sobre la distribución de una determinada especie, a veces de un modo muy notable. Tal es el caso de la mitad de las especies de Araneae registradas (incluidas dos que fueron novedad para la fauna ibérica -Figura 6D-), de ciertas especies de Diplura (Figura 6D) que amplían considerablemente su área de distribución en la península, o de las especies de Diptera (Figura 6E) que resultaron novedosas para el ámbito ibérico o para España.

El estudio de la biocenosis del MSS no sólo aporta datos que se ven reflejados en los listados faunísticos mediante la adición de nuevas especies, o especies que amplían su área de distribución, sino que también, en ocasiones, aportan información sobre preferencias ecológicas, comportamientos, etc., que son novedad respecto de algunas especies. Esto se ha observado con cuatro especies de Coleoptera Carabidae (Figuras 7A-B, 8) cuya autoecología cambia al descubrirse, en su ocupación del MSS, un comportamiento troglófilo. Algo parecido fue observado con el Diptera Limoniidae, *C. lutescens* (Figura 9A) sobre el que hay evidencias de un comportamiento manifiestamente troglófilo, no registrado hasta el momento, dada su notable abundancia y presencia en el MSS de distintos enclaves del parque nacional.

Es interesante recordar que, si bien el MSS aluvial es un medio subterráneo que puede sufrir inundaciones periódicas y, por lo tanto, sustituir eventualmente su fauna terrestre por fauna acuática (ORTUÑO *et al.* 2013), esta naturaleza dinámica no se expresa en el MSS coluvial. Sin embargo, el hallazgo de especies típicamente acuáticas (estigobias), como fue el caso de los Crustacea Bathynellacea (Figura 9B), en un enclave con MSS coluvial (Figura 6E), fue un interesante descubrimiento que revela la susceptibilidad de este tipo de MSS para mutar temporalmente hacia ambientes acuáticos subterráneos, si se dan determinadas condiciones favorables para ello, de acuerdo con aspectos geomorfológicos y a la con-

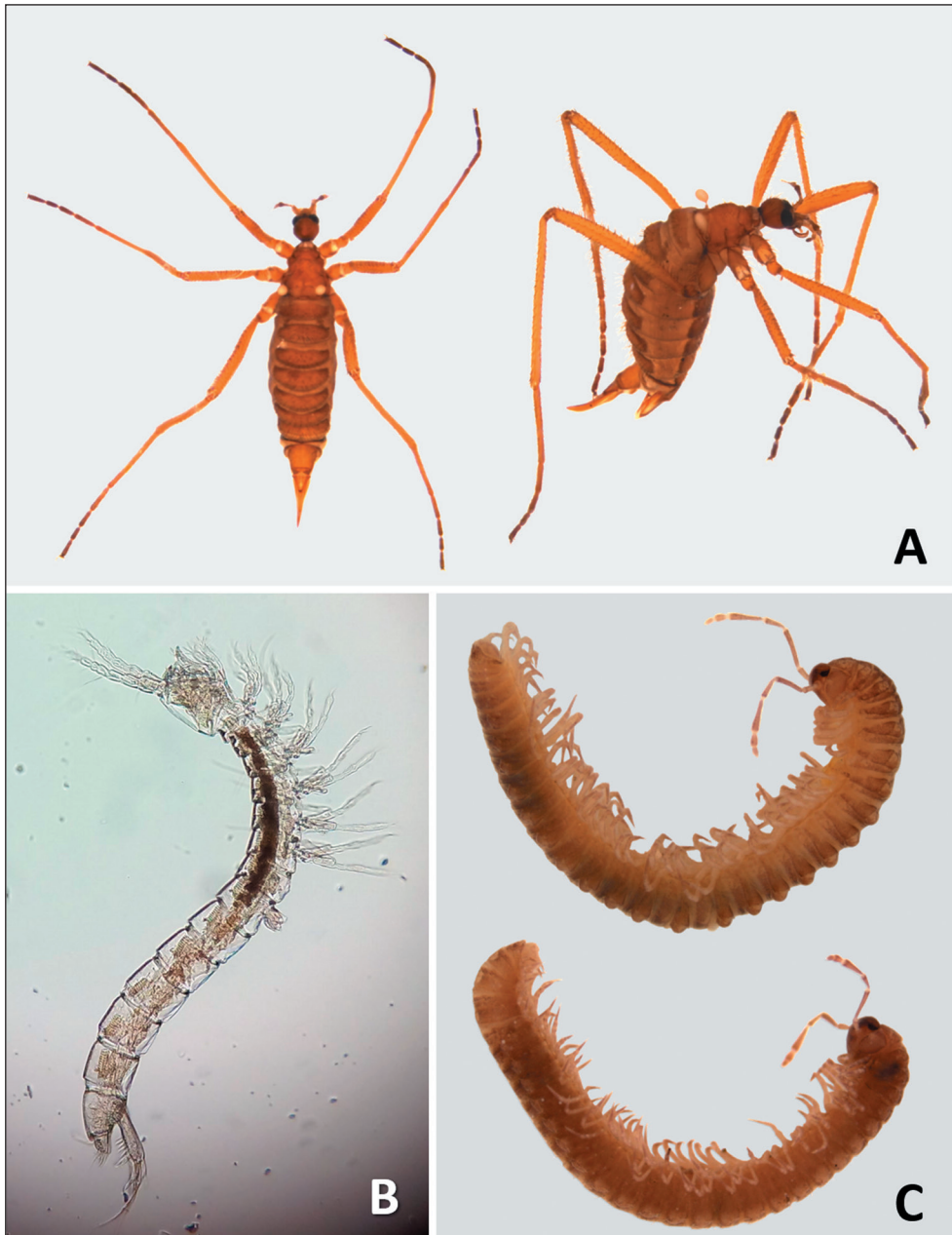


Figura 9: A) *Chionea lutescens* (Hexapoda: Diptera: Limoniidae) en visión dorsal y lateral; B) *Hexaiberobathynella mateusi* (Crustacea: Bathynellacea: Parabathynellidae); C) macho (arriba) y hembra (abajo) de *Guadarramasoma ramosae* (Myriapoda: Chordeumatida: Haplobainosomatidae).

Figure 9: *Chionea lutescens* (Hexapoda: Diptera: Limoniidae), dorsal and lateral views; B) *Hexaiberobathynella mateusi* (Crustacea: Bathynellacea: Parabathynellidae); C) *Guadarramasoma ramosae* (Myriapoda: Chordeumatida: Haplobainosomatidae), male (top) and female (bottom).

figuración de los acuíferos de la zona. Por lo tanto, del mismo modo que sucede en el epikarst, los espacios subterráneos que constituyen estos medios pueden, en diferentes momentos, funcionar como hábitat para la fauna terrestre y también acuática (ORTUÑO *et al.* 2013).

Hay que tener en cuenta que, probablemente, todos estos resultados no son más que la punta de iceberg. Cuando se cuantifica la fiabilidad y el grado de completitud de los inventarios biológicos en el MSS, los resultados muestran que incluso muestreos tan intensivos como el realizado en este proyecto de investigación se quedan cortos a la hora de reflejar la totalidad de las especies que es esperable encontrar en el MSS (por ejemplo, LEDESMA *et al.*, 2019). Por lo tanto, no es arriesgado predecir que futuros muestreos en el MSS proporcionarán, con total seguridad, nuevos descubrimientos para la fauna del P. N. de la Sierra de Guadarrama.

En la alta montaña, las condiciones climáticas son especialmente duras para los Arthropoda y, en condiciones de frío y sequedad extrema, estos invertebrados tienden a buscar refugio en el MSS. Los resultados observados a partir de las muestras de Araneae y Collembola (LEDESMA *et al.* 2020) recalcan el papel que juega este hábitat subterráneo como refugio para la fauna ante factores climáticos adversos, gracias a su efecto amortiguador. De igual modo que en la alta montaña son el frío y la escasez de agua factores de estrés, en zonas más bajas serían las altas temperaturas y la elevada xericidad los factores que podrían empujar a la fauna a ocupar los espacios subterráneos, convirtiendo a estos hábitats en importantes refugios para la fauna en un contexto de cambio climático (MAMMOLA *et al.* 2019). Sin embargo, al contrario que otros hábitats, los MSS de coluvión sufren, típicamente, una menor influencia antrópica (RŮŽIČKA, 1993). Este hecho, unido a que las zonas de alta montaña se verán especialmente afectadas por el calentamiento global (PEPIN *et al.* 2015), convierte a los canchales en lugares de extremo interés de cara a la conservación de los Arthropoda tanto hipogeos como epigeos/edáficos/endogeos. No solo eso, los resultados derivados de este proyecto de investigación, muestran al P. N. de la Sierra de Guadarrama como un enclave de sumo interés de cara a profundizar en el estudio y la comprensión de los efectos

del cambio global sobre las comunidades de Arthropoda, y a avanzar en la comprensión acerca del papel del MSS como posible “medio tampón” ante el cambio climático que nos depararán los próximos años.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto “Estudio de la diversidad y distribución de las especies animales residentes en el Medio Subterráneo Superficial de enclaves de alta montaña (P. N. de la Sierra de Guadarrama)” (Ref. - 1143/2014), concedido por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales de España. Uno de los autores (A.J.-V.) pudo realizar este trabajo gracias a un contrato del programa Ramón y Cajal (RYC-2013-14441) financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad. Queremos agradecer al personal del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama que amablemente nos ayudó con las solicitudes de permisos y demás trámites, y a quienes también nos ayudaron con el trabajo de campo: Patricia Riquelme, Pablo Sanjuanbenito, Juan A. Vielva, Javier Donés, Marisol Redondo, Ignacio Granados, Ángel Rubio, César Martín, José Carrillo, Miguel Ángel Palomar, Ángel Velasco, Germán Mato, Manuel Criado, Enrique Calvo, Federico Madejón, Montserrat Sanz, y agentes forestales de Buitrago de Lozoya y, en general a todo aquel que nos prestó su ayuda desinteresada, y del que no nos consta su nombre razón por la que ahora queda en el anonimato. También, gracias a los taxónomos José D. Gilgado, Henrik Enghoff, Jean-Paul Mauriès, Alberto de Castro, Miguel Carles-Tolrá y Ana Camacho, todos ajenos al proyecto pero que, con sus aportaciones, han contribuido decisivamente al estudio de las muestras, algo que queda reflejado en la coautoría de algunas de las publicaciones científicas derivadas del proyecto. Hacemos una mención especial de Luis S. Subías, quien hizo la ardua tarea de completar el estudio de los Acari Oribatida, si bien esos datos aún no se han publicado. Y, por último, un agradecimiento muy sincero para José D. Gilgado, Douglas Zeleppeli, Javier Ledesma, Joaquín Calatayud, David Cabanillas, Sara de Lope y Daniel Méndez, por colaboraron en diversas tareas de campo y laboratorio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACÓN, M. 1974. Estudio de una comunidad zooedáfica de un prado de la Sierra de Guadarrama. *Graellsia* 28: 147-175.
- BAQUERO, E., JORDANA, R. & ORTUÑO, V. M. 2021. Distinctive Collembola Communities in the Mesovoid Shallow Substratum: Entomobryomorpha of the Sierra de Guadarrama National Park (Central Spain). *Zoosystema* 43(3): 37-78. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2021v43a3>
- BAQUERO, E., LEDESMA, E., GILGADO, J. D., ORTUÑO, V. M. & JORDANA, R. 2017. Distinctive Collembola communities in the Mesovoid Shallow Substratum: First data for the Sierra de Guadarrama National Park (Central Spain) and a description of two new species of *Orchesella* (Entomobryidae). *PLoS ONE* 12(12): e0189205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189205>
- BARRANCO, P., GILGADO, J. D. & ORTUÑO, V. M. 2013. A new mute species of the genus *Nemobius* Serville (Orthoptera, Gryllidae, Nemobiinae) discovered in colluvial, stony debris in the Iberian Peninsula: A biological, phenological and biometric study. *Zootaxa* 3691(2): 201-219. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3691.2.1>
- BOE 2013. Ley 7/2013, de 25 de junio, de declaración del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. Boletín Oficial del Estado, 152 (26 de junio de 2013).
- BONET, F. 1929. Estudios sobre Colémbolos de España. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural 15: 791-798.
- CAMACHO, A. I. & ORTUÑO, V. M. 2019. Unusual habitat for Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca): first record of this groundwater crustacean in the mesovoid shallow substratum (MSS). *Graellsia* 75(2): e100. <https://doi.org/10.3989/graeellsia.2019.v75.248>
- CARABAJAL, E., GARCÍA, J. & RODRÍGUEZ, F. 1999. Descripción de un nuevo género y una nueva especie de Trechini (Coleoptera: Caraboidea: Trechidae) de la cordillera cantábrica. *Elytron* 13: 123-131.
- CARLES-TOLRÁ, M., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., LEDESMA, E. & ORTUÑO, V. M. 2019. Three new dipteran species newly recorded in the Mesovoid Shallow Substratum in the Sierra de Guadarrama National Park, Spain (Diptera: Scatopsidae and Sphaeroceridae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 64: 137-142.
- CARLES-TOLRÁ, M., TINAUT, A., GILGADO, J. D. & ORTUÑO, V. M. 2018. Presence of *Crumomyia glacialis* (Meigen, 1830) (Diptera: Sphaeroceridae) in the Sierra Nevada and Sierra de Guadarrama National Parks (Spain): first record from the Iberian Peninsula, and evidence of its presence in the Mesovoid Shallow Substratum. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 63: 182-186.
- CHRISTIAN, E. 1987. Composition and origin of underground arthropod fauna in an extrazonal permafrost soil of central Europe. *Biology and Fertility of Soils* 3: 27-30. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00260575>
- CULVER, D. C. & PIPAN, T. 2008. Superficial subterranean habitats - gateway to the subterranean realm? *Cave and Karst Science* 35: 5-12.
- DELTSHEV, C., LAZAROV, S., NAUMOVA, M. & STOEV, P. 2011. A survey of spiders (Araneae) inhabiting the euedaphic soil stratum and the superficial underground compartment in Bulgaria. *Arachnologische Mitteilungen* 40: 33-46. <http://dx.doi.org/10.5431/aramit4005>
- FAILLE, F., BOURDEAU, C. & FRESNEDA, J. 2012. Molecular phylogeny of the *Trechus brucki* group, with description of two new species from the Pyreneo-Cantabrian area (France, Spain) (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). *ZooKeys* 217: 11-51. <https://doi.org/10.3897/zookeys.217.3136>
- FRESNEDA, J. & HERNANDO, C. 1994. *Speonomus escollae* n. sp. (Coleoptera, Cholevidae) del M.S.S. del prepirineo oscense (España). *Mémoires de Biospéologie* 21: 63-66.
- GERS, C. 1992. Écologie et biologie des populations d'arthropodes terrestres du milieu souterrain superficiel: Fonctionnement et écologie évolutive. Unpublished D. Phil. Thesis. Université Paul Sabatier, Toulouse, 402 pp.
- GERS, C. 1998. Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities: from soil to cave. *Acta Oecologica* 19: 205-213. [http://dx.doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80025-8](http://dx.doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80025-8)
- GIACHINO, P. M. & VAILATI, D. 2010. The Subterranean Environment. Hypogean Life, Concepts and Collecting Techniques. WBA Handbooks. Verona.
- GILGADO, J. D., ENGHOF, H., TINAUT, A. & ORTUÑO, V. M. 2015c. Hidden biodiversity in the Iberian Mesovoid Shallow Substratum (MSS): New and poorly known species of the millipede genus *Archipolydesmus* Attems, 1898 (Diplopoda, Polydesmidae). *Zoologischer Anzeiger* 258: 13-38.
- GILGADO, J. D., ENGHOF, H. & ORTUÑO, V. M. 2015a. The hypogean Iberian genus *Typhlopsychrosoma* Mauriès 1982 (Diplopoda, Chordeumatida, Vandelematidae): distribution map, key to species, first record in a Mesovoid Shallow Substratum (MSS) and detailed iconography of *T. baeticaense* (Mauriès 2013). *Zootaxa* 3937(2): 337-346. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3937.2.5>

- GILGADO, J. D., ENGHOF, H., TINAUT, A., MAURIÈS, J.-P. & ORTUÑO, V. M. 2015b. Sierra Nevada (Granada, Spain): a high-altitude biogeographical crossroads for millipedes (Diplopoda), with first data on its MSS fauna and description of a new species of the genus *Ceratosphys* Ribaut, 1920 (Chordeumatida: Opisthocheiridae). *Zootaxa* 4044(3): 391-410. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4044.3.4>
- GILGADO, J. D., LEDESMA, E., CUESTA, E., ARRECHEA, E., ZAPATA DE LA VEGA, J. L., SÁNCHEZ-RUIZ, A. & ORTUÑO, V. M. 2015d. *Dima assoi* Pérez Arcas 1872 (Coleoptera: Elateridae): from montane to hypogean life. An example of exaptations to the subterranean environment? *Annales de la Société entomologique de France (NS)* 50(3-4, 2014): 264-271. <https://doi.org/10.1080/00379271.2014.981421>
- GILGADO, J. D., LEDESMA, E., ENGHOF, H., MAURIÈS, J.-P. & ORTUÑO, V. M. 2017. A new genus and species of Haplobainosomatidae (Diplopoda: Chordeumatida) from the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park, central Spain. *Zootaxa* 4347(3): 492-510. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4347.3.4>
- GISIN, H. 1960. Collembolenfauna Europas. Museum d'histoire Naturelle, Genève.
- HERNANDO, C., RIBERA, C. & VOGLER, A. P. 1999. Alpine and cave or endogean habitats as postglacial refugia: Examples from palearctic ground beetles, with comments on their possible origins (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists Bulletin* 53: 31-39.
- JCL & CAM 2010. Propuesta de declaración del Parque Nacional de las cumbres de la Sierra de Guadarrama. Madrid: Junta de Castilla y León – Consejería de Medio Ambiente, Vivienda y Ordenación del Territorio.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A., GILGADO, J. D., SENDRA, A., PÉREZ-SUÁREZ, G., HERRERO-BORGOÑÓN, J. J. & ORTUÑO, V. M. 2015. Exceptional invertebrate diversity in a scree slope in Eastern Spain. *Journal of Insect Conservation* 19(4): 713-728. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9794-1>
- JORDANA, R., ARBEA, J. I., SIMÓN, J. C. & LUCIÁÑEZ, M. J. 1997. *Collembola Poduromorpha*. In: Ramos, M. A. *et al.* (Eds.), *En: Fauna Ibérica*, 8. Museo Nacional de Ciencias Naturales (Csic), MADRID.
- JORDANA, R., BAQUERO, E., LEDESMA, E., SENDRA, A. & ORTUÑO, V. M. 2020. *Poduromorpha (Collembola)* from a sampling in the mesovoid shallow substratum of the Sierra de Guadarrama National Park (Madrid and Segovia, Spain): Taxonomy ad Biogeography. *Zoologischer Anzeiger* 285: 81-96. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2021v43a3>
- JUBERTHIE, C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. En: H. Wilkens, D. C. Culver & W. F. Humphreys (eds.) *Subterranean Ecosystems*. pp: 17-39. Elsevier Press. Amsterdam.
- JUBERTHIE, C., BOUILLON, M. & DELAY, B. 1981. Sur l'existence du milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mémoires de Biospéologie* 8: 77-93.
- JUBERTHIE, C., & DECU, V. 2006. Interstitial habitat (terrestrial). En: Gunn, J. (ed) *Encyclopedia of caves and karst science*. pp. 984-987. Taylor and Francis Group, New York.
- JUBERTHIE, C., DELAY, D. & BOUILLON, M. 1980. Extension du mille souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie* 7: 19-52.
- LANGOUROV, M., LAZAROV, S., STOEVE, P., GUÉORGUIEV, B., DELTSHEV, C., PETROV, B., ANDREEV, S., SIMOV, N., BEKCHIEV, R., ANTONOVA, V., LJUBOMIROV, D., DEDOV, I. & GEORGIEV, D. 2014. New and interesting records of the MSS and cave fauna of Vitosha Mt., Bulgaria. *Proceedings of Balkan Speleological Conference "Sofia 2014"*. pp: 66-76.
- LEDESMA, E., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., BAQUERO, E., JORDANA, R., DE CASTRO, A. & ORTUÑO, V. M. 2020. Arthropod biodiversity patterns point to the Mesovoid Shallow Substratum (MSS) as a climate refugium. *Zoology* 141: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125771>
- LEDESMA, E., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., DE CASTRO, A., AGUADO-ARANDA, P. & ORTUÑO, V. M. 2019. The study of hidden habitats sheds light on poorly known taxa: spiders of the Mesovoid Shallow Substratum. *ZooKeys* 841: 39-59. <https://doi.org/10.3897/zookeys.841.33271>
- LÓPEZ, H. & OROMÍ, P. 2010. A pitfall trap for sampling the mesovoid shallow substratum (MSS) fauna. *Speleobiology Notes* 2: 7-11.
- LUCIÁÑEZ, M. J. & SIMON, J. C. 1995. Dos nuevos taxones del género *Deutonura* (Collembola, Neanuridae) de la sierra de Gredos (Sistema Central). *Miscelánea Zoológica* 18: 89-97.
- MAMMOLA, S., GIACHINO, P. M., PIANO, E., JONES, A., BARBERIS, M., BADINO, G. & ISAIA, M. 2016. Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS). *The Science of Nature* 103: 88. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>
- MAMMOLA, S., PIANO, E., CARDOSO, P., VERNON, P., DOMÍNGUEZ-VILLAR, D., CULVER, D. C., PIPAN, T. & ISAIA, M. 2019. Climate change going deep: The effects of global climatic alterations on cave ecosystems. *The Anthropocene Review* 6: 98-116. <https://doi.org/10.1177/2053019619851594>
- MAMMOLA, S., PIANO, E., GIACHINO, P. M. & ISAIA, M. 2017. An ecological survey of the invertebrate community at the epigeal/hypogean interface. *Subterranean Biology*, 24: 27-52. <https://doi.org/10.3897/subtblol.24.21585>

- MITECO sin año. Red de Parques Nacionales. Sierra de Guadarrama: ficha técnica, <https://www.miteco.gob.es/red-parques-nacionales/nuestros-parques/guadarrama/ficha-tecnica/default.aspx> [acceso en febrero de 2021].
- MOTOMURA, I. 1932. A statistical treatment of associations. *Japanese Journal of Zoology* 44: 379-383.
- NAE, I. & BĂNCILĂ, R. I. 2017. Mesovoid shallow substratum as a biodiversity hotspot for conservation priorities: analysis of oribatid mite (Acari: Oribatida) fauna. *Acarologia* 57(4): 855-868. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20174202>
- NITZU, E., NAE, A., BĂNCILĂ, R., POPA, I., GIURGINCA, A. & PLĂIAȘU, R. 2014. Scree habitats: ecological function, species conservation and spatial-temporal variation in the arthropod community. *Systematics and Biodiversity* 12(1): 65-75. <http://dx.doi.org/10.1080/14772000.2013.878766>
- NITZU, E., NAE, A., GIURGINCA, A. & POPA, I. 2010. Invertebrate communities from the Mesovoid Shallow Substratum of the Carpatho-Euxinic Area: Eco-Faunistic and Zoogeographic Analysis. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile Racovitza"* 49: 41-79.
- NOVOA, F. 1977. Los Carabidae de la Sierra de Guadarrama II: Las comunidades en relación con los tipos de vegetación. *Trabajos del Departamento de Zoología. Universidad Complutense de Madrid*, 14: 1-53.
- OROMÍ, P., MEDINA, A. L. & TEJEDOR, M. L. 1986. On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *Acta IX Congreso Internacional de Espeleología* 2: 147-151.
- ORTUÑO, V. M., BARRANCO, P., JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & SENDRA, A. 2020. El relicto glacial *Leistus (Pogonophorus) puncticeps* Fairmaire & Laboulbène, 1854 (Coleoptera, Carabidae): nuevos datos sobre distribución, autoecología y presencia en el medio subterráneo superficial (MSS). *Graellsia* 76(1): e107. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2020.v76.255>
- ORTUÑO, V. M., CUESTA, E., GILGADO, J. D. & LEDESMA, E. 2014a. A new hypogean *Trechus* Clairville (Coleoptera, Carabidae, Trechini) discovered in a non-calcareous Superficial Subterranean Habitat of the Iberian System (Central Spain). *Zootaxa* 3802(3): 359-372. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3802.3.5>
- ORTUÑO, V. M., GILGADO, J. D. & TINAUT, A. 2014b. Subterranean ants: the case of the Iberian *Aphaenogaster cardenai* Espadaler 1981. *Journal of Insect Science* 14(212): 1-7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu074>
- ORTUÑO, V. M., GILGADO, J. D., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., SENDRA, A., PÉREZ-SUÁREZ, G. & HERRERO-BORGOÑÓN, J. J. 2013. The "Alluvial Mesovoid Shallow Substratum", a new subterranean habitat. *PLOS ONE* 8(10), e76311. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0076311>
- ORTUÑO, V. M., LEDESMA, E., GILGADO, J. D., VEGUILLAS, L. & BARRANCO, P. 2017. On the distribution and autoecology of *Trechus fulvus* Dejean, 1831 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) in the Iberian Peninsula. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 60: 195-206.
- ORTUÑO, V. M., LEDESMA, E., JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & PÉREZ-SUÁREZ, G. 2019. Studies of the mesovoid shallow substratum can change the accepted autecology of species: the case of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the Sierra de Guadarrama National Park (Spain). *Animal Biodiversity and Conservation* 42(2): 213-226. <https://doi.org/10.32800/abc.2019.42.0213>
- PALOMO SEGOVIA, M. 2012. Temperatura del suelo en las cumbres de la Sierra de Guadarrama. [D.E.A]. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Geografía e Historia, Departamento de Análisis Geográfico Regional, Madrid.
- PEDRAZA DE, J. & CARRASCO, R. M. 2005. El glacialismo Pleistoceno del Sistema Central. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra* 13(3): 278-288.
- PEPIN, N., BRADLEY, R. S., DIAZ, H. F., BARAER, M., CACERES, E. B., FORSYTHE, N., FOWLER, H., GREENWOOD, G., HASHMI, M. Z., LIU, X. D., MILLER, J. R., NING, L., OHMURA, A., PALAZZI, E., RANGWALA, I., SCHÖNER, W., SEVERSKIY, I., SHAHGEDANOVA, M., WANG, M. B., WILLIAMSON, S. N. & YANG, D. Q. 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5: 424-430.
- PIPAN, T., LÓPEZ, H., OROMÍ, P., POLAK, S. & CULVER, D. C. 2011. Temperature variation and the presence of troglodites in terrestrial shallow subterranean habitats. *Journal of Natural History* 45(3-4): 253-273. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2010.523797>
- PNSG, sin año a. Geología y litología. Sierra de Guadarrama. Parque Nacional. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente – Comunidad de Madrid – Junta de Castilla y León. <http://www.parquena-cionalsierraguadarrama.es/naturaleza/geologia/130-geologia> [acceso en febrero de 2021].
- PNSG, sin año b. Clima de la Sierra de Guadarrama. Sierra de Guadarrama. Parque Nacional. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente – Comunidad de Madrid – Junta de Castilla y León. <http://www.parquena-cionalsierraguadarrama.es/naturaleza/clima/116-clima> [acceso en febrero de 2021].
- RENDOŠ, M., ČEJKA, T., ŠTEFFEK, J. & MOCK, A. 2014. Land snails from subterranean traps exposed in a forested scree slope (Western Carpathians, Slovakia). *Folia Malacologica* 22(4): 255-261.

- RENDOŠ, M., MOCK, A. & JÁSZAY, T. 2012. Spatial and temporal dynamics of invertebrates dwelling karstic mesovoid shallow substratum of Sivec National Nature Reserve (Slovakia), with emphasis on Coleoptera. *Biologia* 67: 1143-1151. <http://dx.doi.org/10.2478/s11756-012-0113-y>
- RIVAS MARTÍNEZ, S. 1963. Estudio de la vegetación y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales Instituto Botánico A. J. Cavanilles* 21(1): 5-325.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. & SÁNCHEZ-MATA, D. 1987. El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. En: Peinado, M. & Rivas-Martínez, S. (eds.), *La vegetación de España*. pp. 419-451. Universidad de Alcalá.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., SÁNCHEZ-MATA, D. & PIZARRO, J. A. 1990. Vegetación de la Sierra de Guadarrama. *Itinera Geobotanica* 4: 3-132.
- ROJO Y ALBORECA, A. & MONTERO, G. 1996. El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. Historia y selvicultura de los pinares de Cercedilla, Navacerrada y Valsaín. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- RŮŽIČKA, V. 1990. The spiders of stony debris. *Acta Zoologica Fennica* 190: 333-337.
- RŮŽIČKA, V. 1993. Stone debris ecosystems—sources of landscape diversity. *Ekológia* 12: 291-298.
- RŮŽIČKA, V. 1999. The first steps in subterranean evolution of spiders (Araneae) in Central Europe. *Journal of Natural History* 33(2): 255-265.
- RŮŽIČKA, V., HAJER, J. & ZACHARDA, M. 1995. Arachnid population patterns in underground cavities of a stony debris held (Araneae, Opiliones, Pseudoscorpionidea, Acari: Prostigmata, Rhagidiidae). *Pedobiologia* 39(1): 42-51.
- RŮŽIČKA, V., ZACHARDA, M., NĚMCOVÁ, L., ŠMILAUER, P. & NEKOLA, J. C. 2012. Periglacial microclimate in low-altitude scree slopes supports relict biodiversity. *Journal of Natural History* 46(35-36): 2145-2157. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.707248>
- SALAZAR RINCÓN, A. & VÍA GARCÍA, M. 2003. Características climáticas de la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Informe N° 1758. Centro de Investigaciones Ambientales de la Comunidad de Madrid "Fernando González Bernáldez", Madrid.
- SANZ, C. 1986. Periglacialismo en montaña: La Sierra de Guadarrama. En: E. Martínez de Pisón (ed.) *Atlas de Geomorfología*. pp. 239-254. Alianza editorial, Madrid.
- SELGA, D. 1971. Catálogo de los colémbolos de la Península Ibérica. *Graellsia* 24: 133-283.
- SENDRA, A., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., GILGADO, J. D., LEDESMA, E., BAQUERO, E., PÉREZ-SUÁREZ, G., CUESTA, E., HERRERO-BORGOÑÓN, J. J., JORDANA, R., TINAUT, A., BARRANCO, P. & ORTUÑO, V. M. 2017. Diplurans of subsurface terrestrial habitats in the Iberian Peninsula, with a new species description (Diplura: Campodeidae) *Zootaxa* 4291(1): 061-080. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4291.1.4>
- SIMÓN, J. C. 1979. Colémbolos de España: Orden Poduromorpha. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid unpublished.
- STEINER, W. 1955. Beitrage zur kenntnis der Collembolenfauna Spaniens. *Eos-Revista Española de Entomología* 31: 323-335.
- TORIBIO, M. & RODRÍGUEZ, F. 1997. Un nuevo *Trechus* Clairville, 1806 de Cantabria, Norte de España (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Zapateri. Revista aragonesa de entomología* 7: 281-286.
- UÉNO, S. I. 1980. The anophthalmic trechine beetles of the group of *Trechiana ohshimai*. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Serie A* 6(4): 195-274.
- UÉNO, S. I. 1981. New anophthalmic *Trechiana* (Coleoptera, Trechinae) from northern Shikoku, Japan. *Journal of the speleological Society of Japan* 6: 11-18.
- VIALETTE, Y., CASQUET FÚSTER J.M., IBARROLA, E., NAVIDAD, M., PEINADO, M. & VILLASECA, C. 1987. Geochronological study of orthogneisses from the Sierra de Guadarrama (Spanish Central System). *Neues Jahrb Mineral Monatsh* 10: 465-479.
- ZHANG, Z.-Q. 2011. Animal biodiversity: An introduction to higher-level classification and taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 7-12.