

Fauna del medio subterráneo superficial (MSS) en la península ibérica

Vicente M. Ortuño^{1,*} , Alberto Jiménez-Valverde² 

- (1) Universidad de Alcalá, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias de la Vida, Grupo de Investigación de Biología del Suelo y de los Ecosistemas Subterráneos, 28805 Alcalá de Henares, Madrid, España.
- (2) Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC), Madrid, España.

Autor de correspondencia*: Vicente M. Ortuño [vicente.ortuno@uah.es]

> Recibido el 21 de marzo de 2024 - Aceptado el 12 de junio de 2024

Cómo citar: Ortuño, V.M., Jiménez-Valverde, A. 2024. Fauna del medio subterráneo superficial (MSS) en la península ibérica. *Ecosistemas* 33(2): 2632. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2729>

Fauna del medio subterráneo superficial (MSS) en la península ibérica

Resumen: Típicamente, cuando se habla del ecosistema subterráneo, la mayoría de la gente piensa en cuevas y en animales con llamativas adaptaciones morfológicas. Sin embargo, existen otros hábitats subterráneos a parte de las cuevas. El medio subterráneo superficial (MSS) es uno de esos hábitats, con las características ambientales típicas de un medio subterráneo (afótico, elevada humedad) pero muy cercano a la superficie y formado por pequeñas fisuras y no por grandes espacios. En esta contribución repasamos los estudios más intensivos y sistemáticos del MSS que se han llevado hasta a cabo en la península ibérica, y repasamos los principales descubrimientos referidos a la fauna de este singular hábitat.

Palabras clave: artrópodos; exploración; faunística; medios hipogeos; nuevas especies

Fauna of the mesovoid shallow substratum (MSS) in the Iberian Peninsula

Abstract: When discussing subterranean ecosystems, most people typically think of caves and animals with striking morphological adaptations. However, there are other underground habitats apart from caves. The mesovoid shallow substratum (MSS) represents one of these habitats, characterized by typical environmental features of underground environments such as, for instance, aphotic conditions or high humidity. However, it is situated very close to the surface and is formed by small fissures rather than large spaces, which contributes to its uniqueness. In this contribution, we review the most intensive and systematic studies of the MSS conducted to date in the Iberian Peninsula, focusing on the main discoveries regarding the fauna of this singular habitat.

Keywords: arthropods; exploration; faunistic; hypogean environments; new species

Introducción

Desde los albores de la Biología Subterránea (Viré 1900; Racovitza 1907; Martel 1908; Jeannel 1926, 1943; Bonet 1931; Vandel 1965; entre otros), el componente faunístico de los ecosistemas subterráneos, o hipogeos, ha llamado poderosamente la atención de los científicos, naturalistas y aventureros que osaban adentrarse en estos ambientes ignotos. De estrambótica apariencia, muchas de estas especies han sido consideradas por diversos autores, como el mismo Jeannel (1943), representantes de linajes arcaicos y tildadas de “fósiles vivientes”, término que, si bien puede ser relevante desde el punto de vista tanto teórico como práctico (Turner 2019), ha sido aplicado con un exceso de ligereza en numerosas ocasiones, siendo la que nos ocupa ejemplo de ello. Hoy sabemos que, por una parte, es más acertado considerar a muchas de estas especies como relictas, es decir, especies cuyos parientes epigeos ya no existen (Ribera et al. 2018) y, por otra, que el grado de troglobiomorfismo (ver Ortuño 2015: 181) no se correlaciona con la edad del taxón (Delić et al. 2016). Además, desde el comienzo de esta disciplina científica se observó que los organismos que habitaban el medio hipogeo mostraban diferentes grados de adaptación al mismo, incluso en especies pertenecientes a un mismo linaje. Ello condujo a una propuesta de clasificación ecológica que permitía agrupar a los organismos hipogeos en tres grandes categorías: troglobios (con mayor o menor grado de troglobiomorfía), troglófilos (actualmente se distingue entre subtrogilófilos y eutrogilófilos -ver Sket 2008-) y troglóxenos (o sus homólogos en la fauna acuática: estigobios, estigófilos y estigóxenos) (Schiner 1854; Racovitza 1907; Jeannel 1926).

A pesar de que ya Racovitza (1907) reconocía que la fauna subterránea vivía tanto en las cuevas como en las grietas que se abrían paso en la roca madre (ver Howarth 1983), no fue hasta la década de 1980, con los trabajos de Christian Juberthie y colaboradores (Juberthie et al. 1980, 1981) y de Shun-Ichi Uéno (Uéno 1980, 1981), que se materializó un cambio de paradigma

respecto a lo que es, desde un punto de vista biológico, el medio subterráneo. Ambos autores, de forma independiente (y con distinta repercusión), pusieron de manifiesto que el dominio subterráneo se extendía desde el medio subterráneo profundo (MSP *sensu* Juberthie 1983) hasta el horizonte de disgregación de la roca madre, el llamado medio subterráneo superficial (MSS). El MSS es un hábitat singular que cuenta con una fauna hipogea propia (ver, por ejemplo, Juberthie 1983; Casale y Rondolini 1983; Ortuño 1996; Fresneda et al. 1997; Baquero et al. 2021a, 2021b), pero en el que también encontramos, debido a su importante condición de ecotono (Moseley 2010), tanto especies epigeas y endogeas como especies propias del MSP que alcanzan el MSS por migración vertical (Juberthie 2000; Ledesma et al. 2020; Giachino y Vailati 2010). Hoy en día se reconocen diversos tipos de hábitat subterráneos poco profundos, los denominados en inglés *shallow subterranean habitats* (SSH), entre los cuales se encuentra el MSS (Culver y Pipan 2014). El resultado final es un gradiente de vida que se expresa desde la superficie del suelo, a través de los distintos horizontes edáficos, el MSS y otros SSH hasta, finalmente, llegar al MSP (Gers 1998).

Aunque el MSS ha sido estudiado en diversas partes del mundo, el continente europeo es, sin duda, la región geográfica que concentra mayor número de trabajos (ver revisión en Mammola et al. 2016). El objetivo del presente trabajo es, tras realizar una breve descripción de este peculiar medio, ofrecer una revisión de los estudios que se han llevado a cabo en la península ibérica y de los principales resultados obtenidos.

Tipologías y características del MSS

El medio subterráneo superficial o MSS es, en esencia, el conjunto de oquedades, grietas y fisuras que se encuentran en los niveles profundos del suelo, normalmente en contacto con la roca madre. Al igual que las cuevas, el MSS es un hábitat afótico en el que la amortiguación de las fluctuaciones de temperatura y humedad con respecto a la superficie y, en general, los altos niveles de humedad relativa (por ejemplo, Pipan et al. 2010; Nitzu et al. 2014; Rendoš et al. 2016; Barranco et al. 2013; entre otros) propician la colonización de estos espacios subterráneos por parte de fauna estenoica con un marcado carácter higrófilo. Aunque se conocen aspectos básicos sobre la estructura y dinámica del MSS (ver revisión en Mammola et al. 2016), todavía existe poca información sobre la fauna que habita estos espacios subterráneos.

El MSS como fenómeno litológico-edafológico no es una rareza paisajística y tampoco se restringe a un determinado paisaje o sustrato rocoso. Mientras que se conocen MSS en paisajes kársticos que están íntimamente relacionados con las grandes cavernas, las relaciones de otros MSS con las grutas no parecen tan evidentes. Esta observación hace aún más interesante el estudio de estos medios subterráneos ya que posibilitan la existencia de fauna hipogea, incluso en paisajes silíceos que, en la mayoría de las ocasiones, carecen de cuevas (Juberthie et al. 1980; Juberthie 2000).

Se han descrito cuatro tipos básicos de MSS según su origen. En primer lugar, citamos el denominado MSS de roca madre, producto de la meteorización química de la roca madre (Gers 1992), siendo este un proceso paulatino y casi simultáneo a la formación de los horizontes edáficos. Este tipo de MSS es típico de fondos de valle y, en general, de superficies con poca o nula pendiente. Es, quizá, la tipología de MSS menos explorada. En segundo lugar, está el MSS coluvial (Figs. 1 A-C y 2 A-D), también conocido como MSS de ladera, característico de superficies montañosas con pendiente. Se forma al depositarse fragmentos de roca cuyo origen está en la erosión mecánica de los afloramientos rocosos (Juberthie et al. 1980). La naturaleza de la roca puede ser calcárea, silícea o volcánica, en función de la naturaleza litológica de los afloramientos. Estos depósitos rocosos pueden quedar cubiertos por un suelo más o menos potente, y sobre los cuales puede medrar una cubierta vegetal en muy diversas etapas de evolución. En otros casos el nivel superior del MSS queda desnudo, expuesto, mostrándose a la vista como un canchal de montaña. Este tipo de MSS es uno de los más estudiados desde el punto de vista faunístico (ver, por ejemplo: Růžicka 1989; Rendoš et al. 2012; Ortuño et al. 2023; entre otros muchos). El tercer tipo de MSS es el volcánico, resultado de la acumulación de escorias volcánicas y piroclastos (Oromí et al. 1986; Oromí 2010; Macías-Hernández et al. 2024) y cuya fauna ha sido ampliamente estudiada, por ejemplo, en las Islas Canarias (ver Oromí et al. 2021; Macías-Hernández et al. 2024, entre otros). Finalmente, el MSS más recientemente tipificado, el MSS aluvial (Figs. 1 D-E y 2 G) (Ortuño et al. 2013), constituido por la red de espacios subterráneos que se encuentran en los depósitos aluviales de cursos fluviales temporales. Dado el carácter estacional de sus aguas, el lecho de los cauces, y las terrazas aludadas, puede estar cubierto por un suelo más o menos evolucionado, sobre el que pueden llegar a crecer plantas, tanto herbáceas como leñosas. Estos depósitos se generan a partir de cualquier tipo de litología, asentándose sobre la roca madre, y desarrollando una potencia que puede alcanzar varios metros de espesor. Son MSS muy dinámicos que acogen fauna terrestre y en los que, coincidiendo con los intervalos de actividad hidrológica, también dan cabida a especies acuáticas (Ortuño et al. 2013).

En el momento de valorar diferentes factores que contribuyen a la diversidad faunística del MSS, y más allá de tener en cuenta la naturaleza de la roca y las causas que lo formaron, es importante considerar la posibilidad de que esa red de espacios subterráneos esté en contacto con las mesocavernas y microcavernas (*sensu* Howart 1983) del MSP. También es necesario considerar el papel que desempeña el desarrollo de ciertos horizontes edáficos (horizontes A y B) sobre el MSS, o en las proximidades de este, así como la presencia o ausencia de cubierta vegetal. Otros factores como la localización geográfica, la altitud, la orientación, la pendiente, la pluviosidad o la innivación (Fig. 2 E, F) van a condicionar, junto a los ya mencionados, tanto los ciclos de temperatura y de humedad en el MSS como la cantidad de materia orgánica que llega por percolación desde el exterior, determinando finalmente las comunidades faunísticas que van a ocupar este hábitat subterráneo (Ortuño et al. 2013; Ledesma et al. 2020; Eusebio et al. 2021; entre otros).



Figura 1. Algunos enclaves ibéricos con depósitos coluviales y aluviales generadores de MSS: **A)** coluvión calizo en La Serrella (Sistema Prebético alicantino); **B)** coluvión silíceo en la Peña del Oso (Sistema Central); **C)** coluvión por erosión, y deposición, de conglomerados en el Puerto de San Glorio (Montes Cantábricos); **D)** MSS calizo sobre el que se ha formado suelo en terraza fluvial en Vall d'Ebo (Sistema Prebético alicantino); **E)** aluvión calizo en el río Ebo (Sistema Prebético alicantino).

Figure 1. Locations in the Iberian Peninsula with Some Iberian colluvial and alluvial deposits that generate MSS: **A)** limestone colluvium in La Serrella (Alicante, Prebetic System); **B)** siliceous colluvium in Peña del Oso (Central System); **C)** colluvium due to erosion and deposition of conglomerates in Puerto de San Glorio (Cantabrian Mountains); **D)** limestone MSS on which a floodplain soil has formed in Vall d'Ebo (Alicante, Prebetic System); **E)** limestone alluvium in the Ebo River (Alicante, Prebetic System).



Figura 2. **A, B)** Instalación de una Estación de Muestreo Subterráneo en MSS del Puerto de San Glorio (Montes Cantábricos); **C)** sondeo en MSS del Puerto de Piedrasluengas (Montes Cantábricos); **D)** instalación de una Estación de Muestreo Subterráneo en MSS del Puerto de la Fuenfria (Sistema Central); **E)** accediendo en invierno a una Estación de Muestreo Subterránea balizada en Dos Hermanas (Sistema Central); **F)** accediendo en invierno a una Estación de Muestreo Subterránea no balizada en el Alto de Navafria (Sistema Central); **G)** instalación de una Estación de Muestreo Subterráneo en MSS aluvial en Tárbenas (Sistema Prebético alicantino).

Figure 2. **A, B)** Installing a Subterranean Sampling Device in an MSS of Puerto de San Glorio (Cantabrian Mountains); **C)** drilling in an MSS of Puerto de Piedrasluengas (Cantabrian Mountains); **D)** placing a Subterranean Sampling Device in an MSS of Puerto de la Fuenfria (Central System); **E)** accessing in winter to a marked Subterranean Sampling Device in Dos Hermanas (Central System); **F)** accessing in winter to an unmarked Subterranean Sampling Device in Alto de Navafria (Central System); **G)** installing a Subterranean Sampling Device in an alluvial MSS in Tárbenas (Alicante, Prebetic System).

El MSS en la península ibérica

En lo que a la península ibérica se refiere, la última década ha sido testigo de un notable incremento de estudios detallados y sistemáticos del MSS y su fauna (**Fig. 3**).

Entre las unidades de relieve de naturaleza calcárea destacamos, en España, las prospecciones realizadas en las cordilleras Prebética, Subbética y Penibética. En la Prebética se estudió, en el norte de la provincia de Alicante, barrancos con MSS aluvial (**Ortuño et al. 2013**), los cuáles interconectan montañas (El Montgó, Serra de Bernia, Serra Aitana, La Serrella, Serra Mariola, Serra del Menejador, Penyes Roset, Serra del Maigmo) en las que también se han estudiado ciertos aspectos faunísticos y ecológicos del MSS coluvial (**Gilgado et al. 2015a, 2015b; Jiménez-Valverde et al. 2015; Akkari et al. 2018**). En la Subbética, la atención recayó en Sierra de María (**Cifuentes y Barranco 2020; Ortuño et al. 2020; Cifuentes et al. 2021**), mientras que en la Penibética se centró en la Sierra de Gádor (**Cifuentes et al. 2021**). En la zona centro se muestreó el MSS en Tamajón (**Ortuño et al. 2017**). El MSS en el Prepirineo y los Montes Cantábricos también está siendo prospectado (V.M. Ortuño, datos sin publicar). En Portugal, el sistema kárstico de Arrábida ha sido objeto de estudio con el fin de implementar técnicas cartográficas específicas para el MSS (**Eusebio et al. 2023**). Otros MSS coluviales localizados en las estribaciones occidentales del Sistema Central, en la llamada Orla Occidental, también han sido explorados desde el punto de vista faunístico (**Eusebio et al. 2021**), más concretamente en el sistema montañoso Aire/Montejunto.

Con respecto a los relieves de naturaleza silíceo, hasta el momento los muestreos se han realizado en el Sistema Ibérico, Sistema Central y la Cordillera Penibética, obteniéndose resultados muy interesantes, algunos de los cuales han sido ya publicados. En el Sistema Ibérico se está estudiando el MSS de dos enclaves, El Moncayo (**Ortuño et al. 2014a; Gilgado et al. 2014**) y la Sierra de Mencilia. El MSS estudiado en el Sistema Central está circunscrito a la Sierra de Guadarrama (**Gilgado et al. 2017; Baquero et al. 2017, 2021a, 2021b; Carles-Tolrá et al. 2018, 2019; Ledesma et al. 2019, 2020, 2022; Ortuño et al. 2019, 2023; Camacho y Ortuño 2019; Jordana et al. 2020**) y Sierra de Ayllón (**Ortuño y Toribio 1994; Barranco et al. 2013; Ortuño et al. 2014b, 2023; Gilgado et al. 2015b**). En la Cordillera Penibética los MSS silíceos que se han muestreado son los de Sierra Nevada, concretamente en el Corral del Veleta (**Gilgado et al. 2015b, 2015c; Carles-Tolrá et al. 2018**).

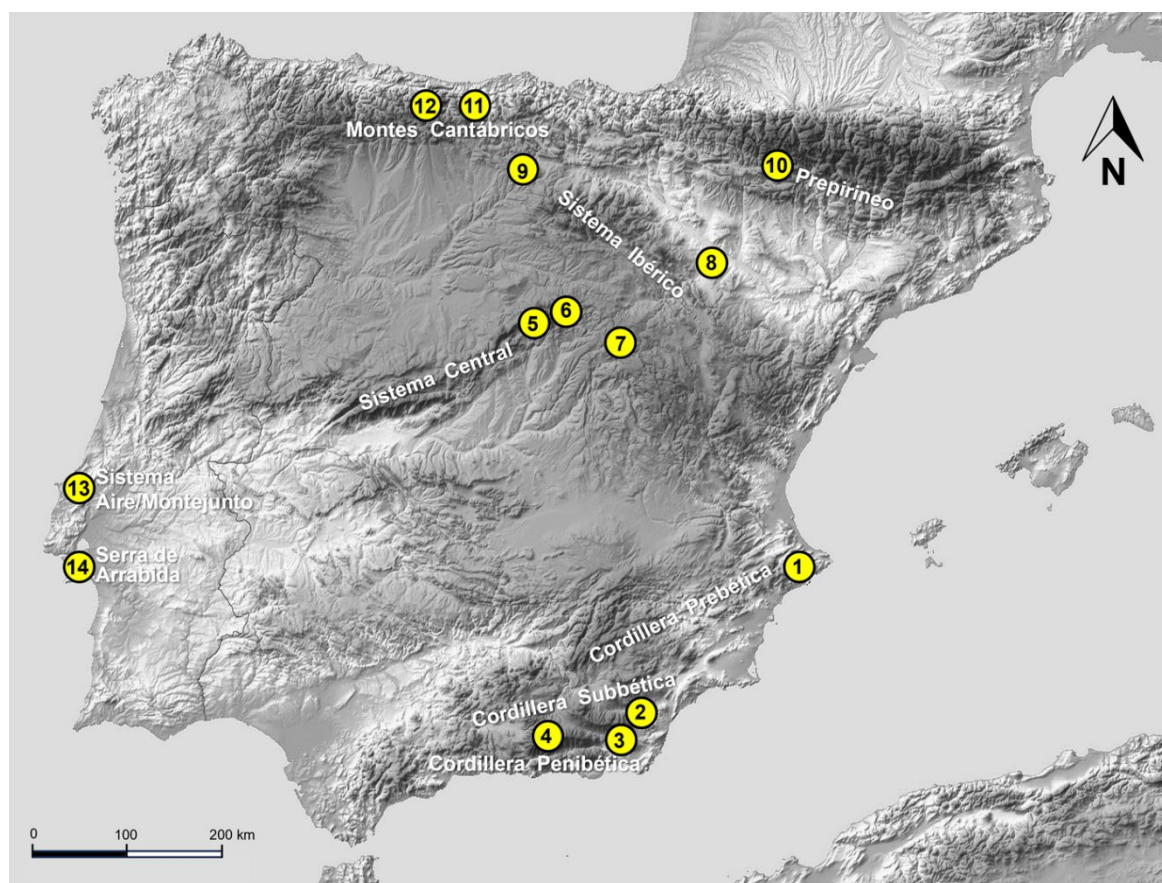


Figura 3. Áreas de la península ibérica en las que se ha muestreado de forma sistemática el Medio Subterráneo Superficial (MSS): 1) barrancos y sierras septentrionales de Alicante; 2) Sierra de María (Almería); 3) Sierra de Gádor (Almería); 4) Sierra Nevada (Granada); 5) Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama (Madrid/Segovia); 6) Sierra de Ayllón (Madrid); 7) Tamajón (Guadalajara); 8) Sierra de El Moncayo (Zaragoza); 9) Sierra de Mencilia (Burgos); 10) Sierra de Santo Domingo (Zaragoza); 11) La Liébana (Cantabria); 12) Parque natural de Las Ubiñas-La Mesa (Asturias); 13) sistema montañoso Aire/Montejunto (Leiria); 14) sistema kárstico de Arrábida (Setúbal).

Figure 3. Locations of the Iberian Peninsula where the MSS has been systematically sampled include: 1) canyons and northern mountains of Alicante; 2) Sierra de María (Almería); 3) Sierra de Gádor (Almería); 4) Sierra Nevada (Granada); 5) Sierra de Guadarrama National Park (Madrid/Segovia); 6) Sierra de Ayllón (Madrid); 7) Tamajón (Guadalajara); 8) Sierra de El Moncayo (Zaragoza); 9) Sierra de Mencilia (Burgos); 10) Sierra de Santo Domingo (Zaragoza); 11) La Liébana (Cantabria); 12) Las Ubiñas-La Mesa Natural Park (Asturias); 13) Aire/Montejunto mountain system (Leiria); 14) Arrábida karst system (Setúbal).

Novedades faunísticas para la península ibérica

El estudio sistematizado del MSS ha propiciado el descubrimiento de especies e incluso géneros nuevos para la Ciencia, sin olvidar que este tipo de prospecciones subterráneas también han brindado registros de especies ya conocidas que, si bien sólo habían sido reportadas en hábitats epigeos, ahora sabemos que también se hallan en el MSS y que incluso este es su hábitat principal. En muchos casos, dada la elevada frecuencia de aparición, hay que interpretarlas como especies troglófilas, o tendentes a la troglofilia. En otros casos, especies que habían sido consideradas “cavernícolas” y con una distribución geográfica muy puntual, se ha constatado que sus distribuciones no están circunscritas a una o varias cuevas, sino que se hallan más extendidas, y seguramente de forma continua, al haberse detectado en el MSS. A la luz de todas estas novedades aparecidas, como resultado de los estudios sistemáticos e intensivos realizados durante la última década, se ha visto incrementado de manera significativa el conocimiento sobre la biodiversidad subterránea ibérica, así como la autoecología y distribución de muchas especies. A continuación, haremos un repaso a los descubrimientos faunísticos más notables.

Nuevos taxones (Fig. 4)

En lo que concierne al subfilo Hexapoda, el estudio del MSS en la Sierra de Guadarrama ha arrojado 14 nuevas especies de Collembola (Baquero et al. 2017, 2021a, 2021b; Jordana et al. 2020): *Orchesella mesovoides* Baquero & Jordana, 2017; *Orchesella colluvialis* Jordana & Baquero, 2017; *Friezea ortunoi* Jordana & Baquero, 2020; *Schaefferia sendrai* Jordana & Baquero, 2020; *Pachytoma penalarensis* Baquero & Jordana, 2021; *Entomobrya guadarramensis* Jordana & Baquero, 2021; *Entomobrya ledesmai* Jordana & Baquero, 2021; *Lepidocyrtus labyrinthi* Baquero & Jordana, 2021; *Lepidocyrtus paralignorum* Baquero & Jordana, 2021; *Lepidocyrtus purgatori* Baquero & Jordana, 2021; *Pseudosinella valverdei* Baquero & Jordana, 2021; *Pseudosinella gonzaloi* Baquero & Jordana, 2021; *Pygmarrhopalites custodum* Baquero & Jordana, 2021; y *Allacma cryptica* Baquero & Jordana, 2021. Por otra parte, se ha descrito una nueva especie de Diplura en la Cordillera Prebética alicantina, *Campodea (Campodea) alluvialis* Sendra, 2017 (Sendra et al. 2017), y dos especies de Insecta (Orthoptera y Coleoptera) en la Sierra de Ayllón y El Moncayo, el grillo *Nemobius interstitialis* Barranco, Gilgado & Ortuño, 2013 (Barranco et al. 2013) y el carábido *Trechus arrecheai* Ortuño, Gilgado & Cuesta, 2014 (Ortuño et al. 2014a).

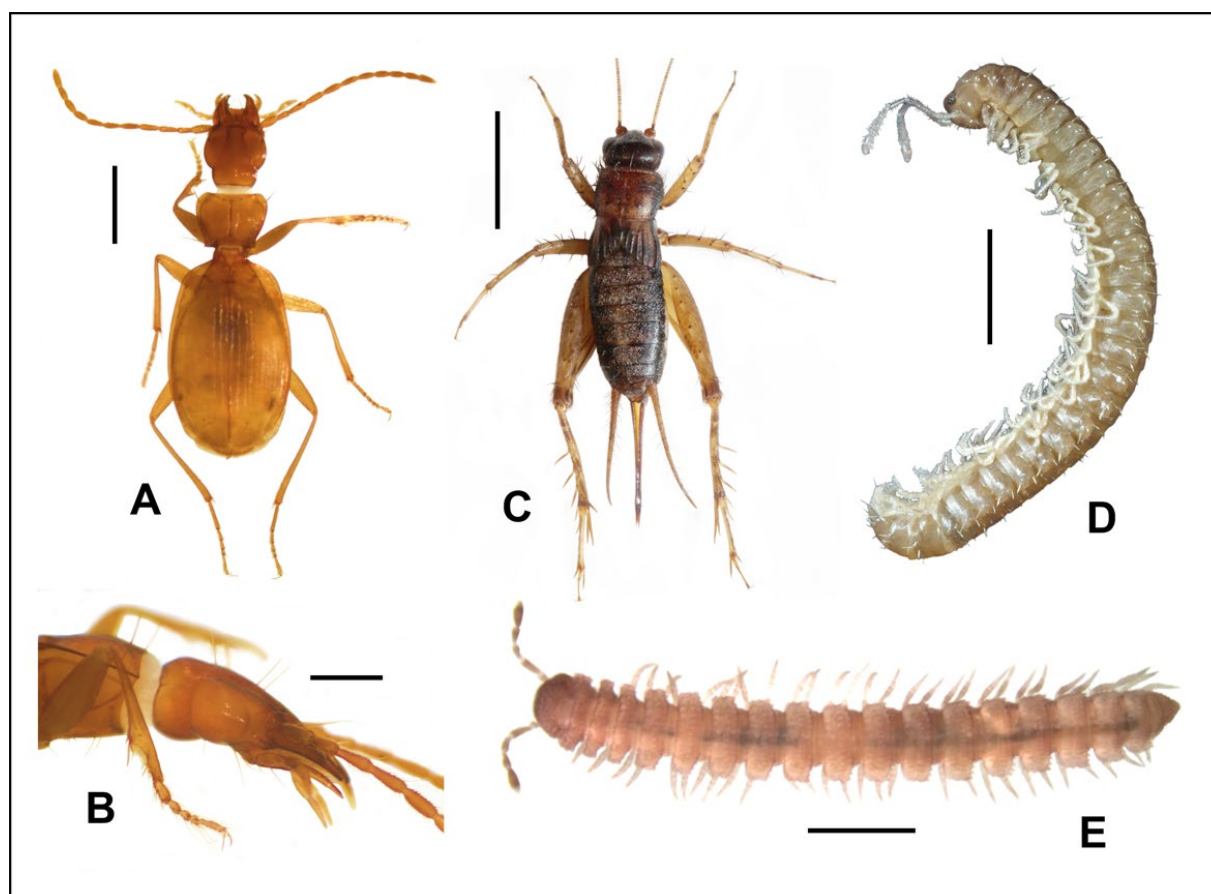


Figura 4. Especies descritas del Medio Subterráneo Superficial (MSS): **A, B** Espécimen completo y detalle de la cabeza de *Trechus arrecheai* Ortuño, Gilgado & Cuesta, 2014 (endemismo del El Moncayo); **C** *Nemobius interstitialis* Barranco, Gilgado & Ortuño, 2013 (endemismo del este del Sistema Central); **D** *Guadarramasoma ramosae* Gilgado, Ledesma, Enghoff & Mauriès, 2017 (endemismo de la Sierra de Guadarrama); **E** *Archipolydesmus altibaeticus* Gilgado & Enghoff, 2015 (endemismo de Sierra Nevada). Barra de escalas: **A**) 1 mm; **B**) 0,5 mm; **C**) 5 mm; **D-E**) 2 mm.

Figure 4. Some new species discovered in the MSS: **A, B** *Trechus arrecheai* Ortuño, Gilgado & Cuesta, 2014 (endemic to El Moncayo); **C** *Nemobius interstitialis* Barranco, Gilgado & Ortuño, 2013 (endemic to the eastern Central System); **D** *Guadarramasoma ramosae* Gilgado, Ledesma, Enghoff & Mauriès, 2017 (endemic to Sierra de Guadarrama); **E** *Archipolydesmus altibaeticus* Gilgado & Enghoff, 2015 (endemic to Sierra Nevada). Scale bars: **A**) 1 mm; **B**) 0.5 mm; **C**) 5 mm; **D-E**) 2 mm.

Ampliación sobre el conocimiento de especies ya conocidas (Figs. 5 y 6)

El subfilo Crustacea ha aportado, por el momento, una novedad procedente de la Sierra de María, *Porcellio selomai* Cifuentes & Barranco, 2020 (Cifuentes y Barranco 2020).

Respecto al subfilo Myriapoda, son 5 las especies nuevas de diplópodos que se han descrito procedentes de las Prebéticas alicantinas, Sierra Nevada, Sierra de Ayllón y Sierra de Guadarrama (Gilgado et al. 2015b, 2015c; 2017; Akari et al. 2018): *Archipolydesmus foliatus* Gilgado & Enghoff, 2015; *Archipolydesmus altibaeticus* Gilgado & Enghoff, 2015; *Ceratosphys cryodeserti* Gilgado, Mauriès & Enghoff, 2015; *Guadarramasoma ramosae* Gilgado, Ledesma, Enghoff & Mauriès, 2017 (siendo también nuevo género); y *Ommatoiulus longicornis* Akkari & Enghoff, 2018.

Dentro del subfilo Hexapoda se han hallado dos especies de Diplura, *Campodea propinqua* Silvestri, 1932 y *Campodea neusae* Sendra & Moreno, 2006, por primera vez en la Sierra de Guadarrama, y también en el MSS, modificando con diferente amplitud su distribución inicialmente conocida (Sendra et al. 2017): *C. propinqua* antes sólo conocida en el Sistema Bético; *C. neusae* inicialmente conocida en la Sierra de Ayllón. Las prospecciones en el MSS han permitido colectar numerosos Zygentoma del complejo específico de *Coletinia maggii* (Grassi, 1887), proporcionado nuevas localidades, que han de facilitar un mejor conocimiento de la composición taxonómica de este grupo de especies, así como de los rangos de variabilidad (Gilgado y Ortuño 2015).

Entre los Coleoptera, son muy diversos los ejemplos que se manejan de cambios en el conocimiento corológico y autoecológico de las especies. Por ejemplo: el Elateridae *Dima assoi* Pérez Arcas, 1872, cuya presencia regular de los imagos en el subsuelo de El Moncayo permite ampliar aspectos sobre su biología (Gilgado et al. 2014), o la constatación de la presencia en un MSS aluvial del Carabidae, *Trechus fulvus* Dejean, 1831, lo que permite aventurar la hipótesis de que este medio pueda ser utilizado por esta especie, y por otras, como corredor subterráneo, facilitado así la dispersión de artrópodos higrófilos que, a priori, cuentan con bajo potencial de dispersión en el medio epigeo (Ortuño et al. 2017). Cuatro Carabidae epigeos fueron observados como integrantes regulares de las comunidades hipogeas del MSS de la Sierra de Guadarrama, *Leistus (Leistus) constrictus* Schaufuss, 1862; *Nebria (Nebria) vuillefroyi* Chaudoir, 1866; *Trechus (Trechus) schaufussi pandellei* Putzeys, 1870; y *Laemostenus (Eucryptotrichus) pinicola* (Graells, 1851); lo que condujo a redefinir su autoecología, y a ponderar el protagonismo hipogeo de las “larvas vs imagos” de cada una de estas especies (Ortuño et al. 2019). Con un foco geográfico más amplio, se evaluó la distribución del Carabidae epigeo *Leistus (Pogonophorus) puncticeps* Fairmaire & Laboulbène, 1854, observándose la presencia de imagos en el MSS, tanto en enclaves de clima eurosiberiano (El Moncayo), coincidente con el área de distribución previamente conocida, como en nuevos enclaves meridionales de clima mediterráneo (formaciones montañosas del norte de la provincia de Alicante y Sierra de María). Esto pone de manifiesto la tendencia subtroglófila de esta especie y subraya la relevancia del MSS como refugio de fauna higrófila en regiones meridionales más xéricas (Ortuño et al. 2020). Otra familia de Coleoptera con importante representación en el MSS son los Leiodidae, los cuáles se estudiaron de un modo exhaustivo en su contribución a las comunidades hipogeas de la Sierra de Guadarrama. Del conjunto de especie destacamos cuatro, por ser el primer registro de ellas en la Sierra de Guadarrama, y para algunas también el primer dato sobre su presencia en el MSS (Ledesma et al. 2022): *Attumbra josephinae josephinae* (Saulcy, 1862); *Catops fuliginosus* Erichson, 1837; *Catopsimorphus (Weiratherella) rougeti* Saulcy, 1864; y *Choleva (Choleva) cisteloides cisteloides* (Frölich, 1799), esta última también novedosa para el Sistema Central.

Un interesante Hymenoptera de la familia Formicidae, *Aphaenogaster cardenai* Espadaler, 1981, fue hallado en el MSS de la Sierra de Ayllón, lo que ampliaba su registro desde la mitad meridional de la península ibérica hasta el Sistema Central, y aportaba el primer registro subterráneo de esta hormiga, no en cuevas, ubicándola en un entorno orográfico de carácter silíceo (Ortuño et al. 2014b). Los Díptera también se han significado como un orden de Insecta que están bien representados en diversidad y abundancia en el subsuelo. Destacamos cuatro especies que han resultado novedosas para la fauna española y/o ibérica, así como en su vinculación a medios hipogeos, más concretamente al MSS (Carles-Tolrá et al. 2018, 2019): en Sierra Nevada y Sierra de Guadarrama, *Crumomyia glacialis* (Meigen, 1830); en Sierra de Guadarrama, *Anapausis helvetica* Haenni, 1984, *Crumomyia gelida* (Hackman, 1965), y *Crumomyia notabilis* (Collin, 1902).

Insectos hemimetábolos también tienen una interesante presencia en el MSS y se empieza a disponer de ciertos datos que amplían el conocimiento de algunas de sus especies. Tal es el caso del Orthoptera *Paramogoplistes novaki* (Krauss, 1888), que fue hallado en el Sistema Prebético alicantino, siendo esta la primera referencia de esta especie para el ámbito ibérico (Barranco y Ortuño 2021); su localización no exclusiva en el MSS indica que esta especie además de tener hábitos epigeos también circula por los intersticios del subsuelo.

Aunque el subfilo Crustacea no ha proporcionado tanta información como los demás subfilos, la presencia de dos especies de Bathynellacea, *Hexaiberobathynella mateusi* (Galhano, 1967) y *Hexabathynella nicoleiana* Camacho, 1986, más allá de las novedades respecto a su distribución (ambas especies son novedad en elevaciones de la Sierra de Guadarrama) y autoecología, han propiciado que se contemple al MSS como un medio que, en determinadas circunstancias, puede ser muy sumamente cambiante. Su captura en MSS coluviales resalta la cualidad de que algunos MSS puedan mutar de ser espacios subterráneos terrestres a, temporalmente, ambientes subterráneos inundados por elevación del nivel freático (Camacho y Ortuño 2019).

El subfilo Myriapoda, hasta el momento, aportó novedades corológicas y autoecológicas de cuatro especies de Diplopoda. *Psichrosoma baeticaense* (Mauriès, 2013) (antes *Typhlopsychrosoma baeticaense*) del que se conocía su presencia en cuatro cuevas del sistema Bético, fue hallado en el MSS del Sistema Prebético alicantino ampliando así su área distribución, y dejando entrever que esta especie debe tener una distribución continua a través del medio subterráneo (Gilgado et al. 2015a). *Archipolydesmus bedeli* (Brölemann, 1902), sólo se conocía a partir de dos registros en la Sierra de Guadarrama con un

exiguo número de ejemplares, pero su colecta numerosa en el MSS de la Sierra de Ayllón sirvió para ampliar su conocimiento corológico, autoecológico, y permitió una detallada redescrición de la especie (Gilgado et al. 2015b). En el Sistema Penibético, concretamente en Sierra Nevada, dos especies conocidas en la zona se registran por primera vez, y de forma abundante, en el MSS, *Proteroiulus hispanus* Schubart, 1959 y *Ommatoiulus ilicis* (Brölemann, 1897), quizá como medio alternativo en donde hallar la humedad que no encuentran regularmente con hábitos de vida epigeos (Gilgado et al. 2015c).

Por último, el subfilo Chelicerata, ha proporcionado interesantes hallazgos en muy diferentes enclaves ibéricos, y como ejemplo de ello citamos *Cybaeodes dosaguas* Ribera y De Mas, 2015, araña sólo conocida a partir de dos hembras colectadas en una cueva de la provincia de Valencia (Ribera y De Mas 2015) y de la que ahora tenemos constancia de su presencia en el MSS del Sistema Prebético alicantino. En el MSS de la Sierra de Ayllón se constató la abundante presencia de *Harpactocrates gurdus* Simon, 1914, tanto adultos como juveniles, lo que indica que estos medios subterráneos también forman parte de sus hábitos de vida. Un estudio pormenorizado de la fauna del MSS de la Sierra de Guadarrama, ha proporcionado 32 especies de arañas novedosas para el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama, de las cuáles dos, *Liocranum apertum* Denis, 1960 y *Walckenaeria capito* (Westring, 1861), eran desconocidas para el ámbito peninsular (Ledesma et al. 2019). Además, las citas para casi el 50% de las especies halladas en el MSS del Parque Nacional suponen un significativo aumento en su rango de distribución ibérica (Ledesma et al. 2019). Finalmente, los autores de este estudio clasificaron al gnafósido *Drassodex granja* Hervé, Roberts & Murphy, 2009 como especie troglófila (conocida hasta ahora de un solo registro antiguo), pero relativamente común en el MSS de Guadarrama.

Los párrafos anteriores son sólo una muestra necesariamente sucinta de un conjunto de información mucho más amplia y profunda sobre la distribución y autoecología de las especies que el lector interesado puede hallar en las publicaciones citadas.

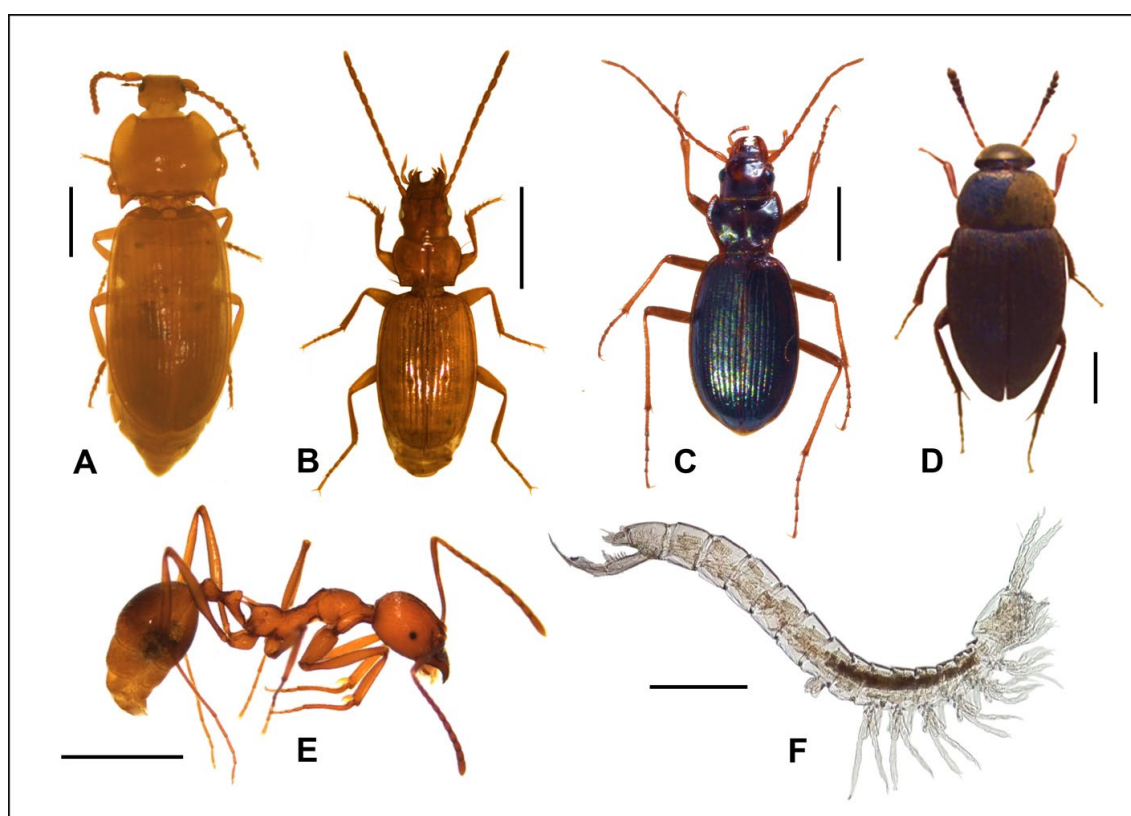


Figura 5. Especies halladas en el Medio Subterráneo Superficial (MSS): **A)** *Dima assoi* Pérez Arcas, 1872 (El Moncayo); **B)** *Trechus (Trechus) fulvus* Dejean, 1831 (Tamajón); **C)** *Nebria (Nebria) vuillefroyi* Chaudoir, 1866 (Sierra de Guadarrama); **D)** *Catops fuliginosus* Erichson, 1837 (Sierra de Guadarrama); **E)** *Aphaenogaster cardenai* Espadaler, 1981 (Sierra de Ayllón); **F)** *Hexaiberobathynella mateusi* (Galhano, 1967) (Sierra de Guadarrama). Barra de escalas: **A, B, E)** 2 mm; **C)** 3 mm; **D)** 1 mm; **F)** 0,25 mm.

Figure 5. Some species found in the MSS: **A)** *Dima assoi* Pérez Arcas, 1872 (El Moncayo); **B)** *Trechus (Trechus) fulvus* Dejean, 1831 (Tamajón); **C)** *Nebria (Nebria) vuillefroyi* Chaudoir, 1866 (Sierra de Guadarrama); **D)** *Catops fuliginosus* Erichson, 1837 (Sierra de Guadarrama); **E)** *Aphaenogaster cardenai* Espadaler, 1981 (Sierra de Ayllón); **F)** *Hexaiberobathynella mateusi* (Galhano, 1967) (Sierra de Guadarrama). Scale bars: **A, B, E)** 2 mm; **C)** 3 mm; **D)** 1 mm; **F)** 0.25 mm.

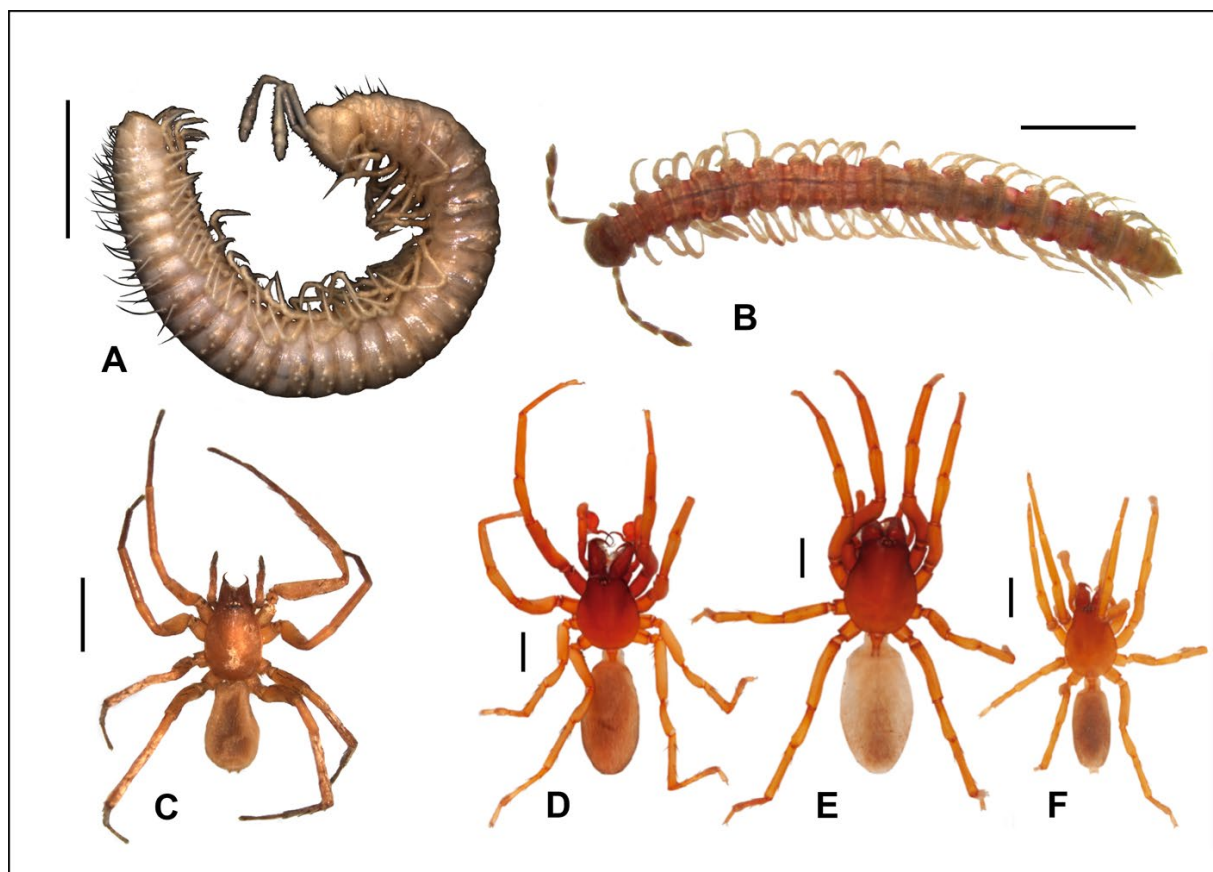


Figura 6. Especies halladas en el Medio Subterráneo Superficial (MSS): **A)** *Psichrosoma baeticaense* (Mauriès, 2013) (Sistema Prebético); **B)** *Archipolydesmus bedeli* (Brölemann, 1902) (Sierra de Ayllón); **C)** *Cybaeodes dosaguas* Ribera & De Mas, 2015 (Sistema Prebético); **D-F)** macho, hembra y juvenil de *Harpactocrates gurdus* Simon, 1914 (Sierra de Ayllón). Barra de escalas: **A-F)** 2 mm.

Figure 6. Some species found in the MSS: **A)** *Psichrosoma baeticaense* (Mauriès, 2013) (Sistema Prebético); **B)** *Archipolydesmus bedeli* (Brölemann, 1902) (Sierra de Ayllón); **C)** *Cybaeodes dosaguas* Ribera & De Mas, 2015 (Sistema Prebético); **D-F)** male, female and juvenile of *Harpactocrates gurdus* Simon, 1914 (Sierra de Ayllón). Scale bars: **A-F)** 2 mm.

Conclusiones

Los déficits en el conocimiento de la biodiversidad suponen el primer impedimento para su correcta protección (ver una revisión en [Hortal et al. 2015](#)). El déficit más importante es el denominado déficit Linneano, el cual hace referencia a la diferencia que existe entre el número real de especies existentes y el número de especies actualmente descritas ([Lomolino 2004](#)). Es el déficit más importante ya que condiciona a todos los demás ([Hortal et al. 2015](#)). El segundo déficit más relevante es el déficit Wallaceano, el cual hace referencia a la falta de conocimiento que tenemos sobre la distribución geográfica de las especies ([Lomolino 2004](#)). El tercer déficit que queremos señalar aquí es el denominado déficit Hutchinsoniano, el cual hace referencia a la falta de conocimiento acerca de los requerimientos ambientales de las especies ([Cardoso et al. 2011](#)). Como queda patente en el presente trabajo, el estudio sistematizado e intensivo del medio subterráneo en general, y del MSS en particular, puede proporcionar avances significativos en la reducción de estos déficits del conocimiento. Sin embargo, el medio subterráneo, debido a su condición de medio inhóspito, oculto y desconocido, se enfrenta a no pocas amenazas y es urgente adoptar medidas para su protección ([Mammola et al. 2019](#)).

Contribución de los autores

Ambos autores (V.M.O. y A.J.V.) han contribuido por igual en la concepción del artículo y en su redacción. Las figuras son obra de V.M.O.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento al Dr. José D. Gilgado por la cesión de alguna de las imágenes que ilustran este trabajo.

Referencias

- Akkari, N., Gilgado, J.D., Ortuño, V.M., Enghoff, H. 2018. Out of the dark void: *Ommatoiulus longicornis* n. sp., a new julid from Spain (Diplopoda, Julida) with notes on some troglobiomorphic traits in millipedes. *Zootaxa* 4420(3): 415-429. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4420.3.7>
- 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>
- Baquero, E., Jordana, R., Ortuño, V.M. 2021a. 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., Jordana, R., Ortuño, V.M. 2021b. Neelipleona and Symphypleona (Collembola) from a sampling in the mesovoid shallow substratum of the Sierra de Guadarrama National Park (Madrid and Segovia, Spain): Taxonomy and Biogeography. *Insects* 12: 266. <https://doi.org/10.3390/insects12030266>
- Barranco, P., Ortuño, V.M. 2021. Nuevos datos de Mogoplistidae (Insecta, Orthoptera) y primer registro de *Paramogoplistes novaki* (Krauss, 1888) en la península ibérica. *Graellsia* 77(2): e148. <https://doi.org/10.3989/graeellsia.2021.v77.309>
- 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. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3691.2.1>
- Bonet, F. 1931. Estudios sobre Collembolos cavernícolas con especial referencia a los de la española. *Memorias de la Sociedad española de Historia Natural. Madrid* 14(4): 231-403.
- 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>
- Cardoso, P., Erwin, T.L., Borges, P.A., New, T.R. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144: 2647-55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>
- 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.
- 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.
- Casale, A., Rondolini, G. 1983. Morphologie, distribution, écologie d'une espèce de Bathysciinae en Milieu Souterrain Superficiel au Piémont (Coleoptera, Catopidae). *Mémoires de Biospéologie* 10: 73-82.
- Cifuentes, J., Barranco, P. 2020. *Porcellio selomai* sp. n. (Oniscidea, Porcellionidae), un nuevo isópodo terrestre del medio subterráneo superficial (MSS) de la península ibérica. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 44(1-2): 167-182.
- Cifuentes, J., López Martínez, S., Molina Pardo, J.L., Barranco, P. 2021. Isópodos (Crustacea, Oniscidea) del Medio Subterráneo Superficial (MSS) en el Sureste Ibérico (Almería, España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 45(3-4): 261-276.
- Culver, D.C., Pipan, T. 2014. *Shallow Subterranean Habitats: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press. Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199646173.001.0001>
- Delić, T., Trontelj, P., Zakšek, V., Fišer, C. 2016. Biotic and abiotic determinants of appendage length evolution in a cave amphipod. *Journal of Zoology* 299: 42-50. <https://doi.org/10.1111/jzo.12318>
- Eusébio, R.P., Enghoff, H., Solodovnikov, A., Michelsen, A., Barranco, P., Salgado, J.M., Sendra, A., et al. 2021. Temporal and spatial dynamics of arthropod groups in terrestrial subsurface habitats in central Portugal. *Zoology* 147: 125931. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125931>
- Eusébio, R.P., Fonseca, P.E., Rebelo, R., Da Luz Mathias, M., Reboleira, A.S.P.S. 2023. How to map potential mesovoid shallow substratum (MSS) habitats? A case study in colluvial MSS. *Subterranean Biology* 45: 141-156. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.45.96332>
- Fresneda, J., Hernando, C., Lagar, A., Ortuño, V.M. 1997. Sistemática y geonemia de un coleóptero subterráneo de España: *Oscadytes rovirai* Lagar, 1975 (Coleoptera: Pterostichidae). *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle Série)* 33(2): 205-213. <https://doi.org/10.1080/21686351.1997.12277752>
- Gers, C. 1992. *Ecologie et biologie des populations d'Arthropodes terrestres du milieu Souterrain Superficiel: fonctionnement et écologie évolutive*. Tesis. Universidad Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Gers, C. 1998. Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities: from Soil to Cave. *Acta Oecologica* 19(3): 205-213. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80025-8](https://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, Italy.
- Gilgado, J.D., Ortuño, V.M. 2015. Intra- and inter-population polymorphism in *Coletinia maggii* (Grassi, 1887) (Zygentoma: Nicoletiidae), an inhabitant of soil, mesovoid shallow substratum (MSS) and caves—A challenge for the strict classification of subterranean fauna? *Zootaxa* 3920(1): 085-100. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3920.1.5>
- Gilgado, J.D., Ledesma, E., Cuesta, E., Arrechea, E., Zapata, J.L., Sánchez-Ruiz, A., Ortuño, V.M. 2014. *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 (N.S.)* 50(3-4): 264-271. <https://doi.org/10.1080/00379271.2014.981421>
- Gilgado, J.D., Enghoff, H., Ortuño, V.M. 2015a. The hypogean Iberian genus *Typhlopsychrosoma* Mauriès, 1982 (Diplopoda, Chordeumatida, Vandeumatidae): 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. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3937.2.5>
- Gilgado, J.D., Enghoff, H., Tinaut, A., Ortuño, V.M. 2015b. 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. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2015.06.001>
- Gilgado, J.D., Enghoff, H., Tinaut, A., Mauriès, J.-P., Ortuño, V.M. 2015c. 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. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4044.3.4>
- Gilgado, J.D., Ledesma, E., Enghoff, 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>

- Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J.A.F., Lewinsohn, T.M., Lobo, J.M., Ladle, R.J. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 523-549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>
- Howarth, F.G. 1983. Ecology of cave Arthropods. *Annual Review of Entomology* 28: 365-389. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002053>
- Jeannel, R. 1926. *Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain*. Encyclopédie Entomologique, 7. Lechevalier, Paris, France.
- Jeannel, R. 1943. *Les fossiles vivants des cavernes*. L'avenir de la science (n.s.), 1, Gallimard. Paris, France.
- 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: 713-728. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9794-1>
- 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 and Biogeography. *Zoologischer Anzeiger* 285: 81-96. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.02.001>
- Juberthie, Ch. 1983. Le milieu souterrain: étendue et composition. *Mémoires de Biospéologie* 10: 17-65.
- Juberthie, Ch. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. En: Wilkens, H., Culver, D.C., Humphreys, W. F. (eds.). *Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems*, Pp. 17-39. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Juberthie, Ch., Delay, D., Bouillon, M. 1980. Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie* 7: 19-52.
- Juberthie, Ch., Bouillon, M., Delay, B. 1981. Sur l'existence du milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mémoires de Biospéologie* 8: 77-93.
- 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>
- 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., Salgado, J.M., Ortuño, V.M. 2022. Cholevininae (Coleoptera: Leiodidae) of the Sierra de Guadarrama National Park, Spain: occurrence in the MSS of a siliceous landscape. *Zoosystema* 44(4): 125-149. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2022v44a4>
- Lomolino, M.V. 2004. Conservation biogeography. En: MV Lomolino, LR Heaney (eds.). *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*, pp. 293-96. Sinauer, Sunderland, MA, USA.
- Macías-Hernández, N., Suárez, D., de la Cruz López, S., López, H., Oromí, P. 2024. Diversidad de arañas hipogeas del archipiélago canario. *Ecosistemas* 2516. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2516>
- 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., Cardoso, P., Culver, D. C., Deharveng, L., Ferreira, R. L., Fišer, C., et al. 2019. Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience* 69: 641-650. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz064>
- Martel, E.A. 1908. *L'Évolution Souterraine*. Flammarion, Paris, France.
- Moseley, M. 2010. Are all caves ecotones? *Cave and karst science* 36(2009): 53-58.
- 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: 65-75. <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878766>
- Oromí, P. 2010. La fauna subterránea de Canarias: un viaje desde las lavas hasta las cuevas. En: Alfonso Carrillo J. (ed.). *Volcanes, mensajeros del fuego, creadores de vida, forjadores del paisaje*, pp. 63-98. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz, España.
- Oromí, P., Medina, A.L., Tejedor, M.L. 1986. On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *Acta del IX Congreso Internacional de Espeleología. Barcelona* 2: 147-151.
- Oromí, P., Arechavaleta, M.A., De La Cruz, S., García, R., Izquierdo, I., López, H., et al. 2021. Diversidad faunística en el medio subterráneo volcánico, con especial énfasis en las Islas Canarias. *Boletín de la Sociedad Española de Espeleología y Ciencias del Karst (SEDECK)* 16: 25-50.
- Ortuño, V.M. 1996. Nuevos datos sobre Caraboidea de la Península Ibérica (2ª nota). *Boletín de la Asociación española de Entomología* 20(1-2): 193-200.
- Ortuño, V.M. 2015. Los Artrópodos en el contexto del bosque como refugio climático. Capítulo 11. pp: 171-184. En: Herrero, A., Zavala, M.A. (eds.), *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidades y adaptación en España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid, España. 610 pp.
- Ortuño, V.M., Toribio, M. 1994. Nuevos datos sobre la distribución y ecología de *Nebria vuillefroyi* Chaudoir, 1866 (Col., Nebriidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología* 18(1-2): 204-205.
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076311>
- 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. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3802.3.5>
- Ortuño, V.M., Gilgado, J.D., Tinaut, A. 2014b. Subterranean Ants: The Case of *Aphaenogaster cardenai* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Science* 14(212): 1-7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu074>
- 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>
- 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/graelisia.2020.v76.255>
- Ortuño, V.M., Jiménez-Valverde, A., Baquero, E., Jordana, R., Ledesma, E., Pérez-Suárez, G., Sendra, A., et al. 2023. Fauna del medio subterráneo superficial (MSS) en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama (España), pp: 49-76. En: *Proyectos de investigación en Parques Nacionales: 2015-2019*. Organismo Autónomo de parques Nacionales. Madrid, España. 407 pp.

- Pipan, T. López, H., Oromí, P., Polak, S., Culver, D.C. 2010. Temperature variation and the presence of troglobionts in terrestrial shallow subterranean habitats. *Journal of Natural History* 45: 253-273. <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.523797>
- Racovitza, E.G. 1907. Éssai sur les problèmes biospéologiques. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. Serie 4* 6: 371-488.
- 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. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0113-y>
- Rendoš, M., Raschmanová, N., Kováč, L., Miklisová, D., Mock, A., Luptáček, P. 2016. Organic carbon content and temperature as substantial factors affecting diversity and vertical distribution of Collembola on forested scree slopes. *European Journal of Soil Biology* 75: 180e187. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.06.001>
- Ribera, C., Mas, E.D. 2015. Description of three new troglobiontic species of *Cybaeodes* (Araneae, Liocranidae) endemic to the Iberian Peninsula. *Zootaxa* 3957(3): 313-323. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3957.3.4>
- Ribera, I., Cieslak, A., Faille, A., Fresneda, J. 2018. Historical and Ecological Factors Determining Cave Diversity. En: Moldovan, O., Kováč, L., Halse, S. (eds.). *Cave Ecology. Ecological Studies*, pp. 229-252. Springer, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_10
- Růžička, V. 1989. Spider (Araneae) communities of rock debris on a typical hillside in the in the Ceske Stredohori Mountains (North Bohemia). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 86(6): 419-431.
- Schiner, J.R. 1854. Fauna der Adelsberger-Luegr. Und Magdalenen Grotte. En: A. Schmidt (Ed.), *Die Grotten und Hohlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Loos*, pp. 231-272. Braumuller, Wien, Cit. apud. Racovitza (1907), 435 p.
- Sendra, A., Jiménez-Valverde, A., Gilgado, J.D., Ledesma, E., Baquero, E., Pérez-Suárez, G., Cuesta, E., et al. 2017. Diplurans of subsurface terrestrial habitats in the Iberian Peninsula, with a new species description (Diplura: Campodeidae). *Zootaxa* 4291(1): 61-80. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4291.1.4>
- Sket, B. 2008. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History* 42(21-22): 1549-1563. <https://doi.org/10.1080/00222930801995762>
- Turner, D.D. 2019. In defense of living fossils. *Biology & Philosophy* 34(2): 23. <https://doi.org/10.1007/s10539-019-9678-y>
- 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.
- Vandel, A. 1965. *Biospéologie: La Biologie des Animaux cavernicoles*. Ed. Gauthier-Villars, Paris, France.
- Viré, A. 1900. *La faune souterraine de France*. Paris, France.