

Efectos del tipo de bosque y la aridez en la comunidad de artrópodos de bosques de *Pinus* y *Quercus* del Sur de la península ibérica

Ginés Rodríguez^{1,*} , Cristina C. Bastias¹ , Angela Villar-Ruiz¹ , Pablo C. Salazar-Zarzosa¹ , Aurelio Díaz Herraiz^{1,2} , Sergio Pérez-Guerrero³ , Vidal Barrón⁴ , José Luis Quero Pérez⁵ , Rafael Villar¹ 

- (1) Área de Ecología, Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.
- (2) Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, Campus Humaitá, 69800.000, Amazonas, Brasil.
- (3) Laboratorio de Entomología, IFAPA, Centro "Las Torres", Crta. Sevilla-Cazalla de la Sierra, Km 12,2, 41200 Alcalá del Río (Sevilla), España.
- (4) Departamento de Agronomía, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.
- (5) Departamento de Ingeniería Forestal, Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y Montes (ETSIAM), Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

* Autor para correspondencia / Corresponding author: Ginés Rodríguez [b52rocag@uco.es]

> Recibido / Received: 01/08/2024 – Aceptado / Accepted: 01/07/2025

Cómo citar / How to cite: Rodríguez Castilla, G., Bastias, C.C., Villar-Ruiz, A., Salazar-Zarzosa, P.C., Díaz Herraiz, A., Pérez-Guerrero, S., Barrón, V., Quero Pérez, J.L., Villar, R. 2025. Efectos del tipo de bosque y la aridez en la comunidad de artrópodos de bosques de *Pinus* y *Quercus* del Sur de la península ibérica. *Ecosistemas* 34(2): 2827. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2827>

Efectos del tipo de bosque y la aridez en la comunidad de artrópodos de bosques de *Pinus* y *Quercus* del Sur de la península ibérica

Resumen: Los artrópodos representan una alta diversidad faunística en los bosques, siendo clave en el funcionamiento de los ecosistemas. Su diversidad y composición puede estar afectada por distintos factores como la aridez, la estructura forestal y las características del suelo. Sin embargo, no se conoce el efecto de estos factores sobre la riqueza y composición de diferentes grupos funcionales de artrópodos en los bosques del Sur de la península ibérica. Por ello, se realizaron muestreos en Andalucía utilizando parcelas del Inventario Forestal Nacional con dos niveles de aridez (húmedo y seco) en bosques con dominancia de: *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Quercus faginea* o *Quercus ilex* subsp. *ballota*. Se evaluó la estructura forestal y las características del suelo, así como la riqueza de especies de artrópodos y la proporción de cuatro grupos funcionales: fitófagos, depredadores, detritívoros y polífagos. Nuestros resultados indican que cada tipo de bosque presenta unas características edáficas y estructurales distintas. El tipo de bosque fue determinante para la riqueza de artrópodos, siendo *Q. ilex*, el bosque con mayor riqueza. La riqueza de artrópodos estuvo influenciada significativamente por la interacción entre la especie forestal y la aridez. Particularmente, se observaron diferencias de riqueza de artrópodos en los bosques de *Q. ilex* y de *P. pinaster* en función de la aridez (menor riqueza en parcelas secas), mientras que estas diferencias no fueron observadas en bosques dominados por *Q. faginea* y *P. halepensis*. En conclusión, la comunidad de artrópodos está influida negativamente por la aridez, pero este efecto está modulado por la especie forestal dominante.

Palabras clave: arthropoda; cambio climático; estructura forestal; fertilidad del suelo; grupos funcionales

Effects of forest type and aridity on the arthropod community in *Pinus* and *Quercus* forests of the southern Iberian Peninsula

Abstract: Arthropods represent a high faunal diversity in forests and play a key role in ecosystem functioning. Their diversity and composition can be affected by various factors such as aridity, forest structure, and soil characteristics. However, the effect of these factors on the richness and composition of different functional groups of arthropods in the forests of the southern Iberian Peninsula remains unknown. For this reason, samplings were conducted in Andalusia using plots from the National Forest Inventory, considering two levels of aridity (humid and dry) in forests dominated by *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Quercus faginea*, or *Quercus ilex* subsp. *ballota*. Forest structure and soil characteristics were evaluated, as well as arthropod species richness and the proportion of four functional groups: phytophagous, predators, detritivores, and polyphagous. Our results indicate that each forest type has distinct edaphic and structural characteristics. Forest type was a key determinant of arthropod richness, with *Q. ilex* forests showing the highest richness. Arthropod richness was significantly influenced by the interaction between tree species and aridity. Specifically, differences in arthropod richness were observed in *Q. ilex* and *P. pinaster* forests depending on aridity (lower richness in dry plots), whereas these differences were not observed in forests dominated by *Q. faginea* and *P. halepensis*. In conclusion, the arthropod community is negatively affected by aridity, but this effect is modulated by the dominant tree species.

Keywords: arthropoda; climate change; soil fertility; functional groups; forest structure

Introducción

Los artrópodos representan un alto porcentaje de la diversidad faunística total de los bosques. Su presencia es clave ya que realizan una gran variedad de funciones ecosistémicas garantizando el buen funcionamiento de los bosques. Por ejemplo, dentro de la interacción artrópodo-planta, se puede considerar la herbivoría mediada por artrópodos fitófagos, la cual se ha relacionado directamente con funciones ecosistémicas como el almacenamiento de carbono del ecosistema y la composición de la comunidad vegetal (Haddad et al. 2009) o si consideramos las interacciones mutualistas entre artrópodo-planta, tenemos funciones ecosistémicas importantes como la polinización y la dispersión de semillas (Corbet 1997). Por otro lado, los artrópodos descomponedores intervienen directamente en la fragmentación del material vegetal y animal del bosque dinamizando los ciclos de los nutrientes en el suelo (Sayer 2005). Por último, la interacción entre artrópodos o entre artrópodos con animales depredadores y parasitoides es esenciales para el control poblacional y el mantenimiento de la red trófica (Finke y Denno 2004). Sin embargo, el desempeño de estas funciones ecosistémicas puede verse amenazado por la reducción de este grupo de animales ante el escenario de cambio climático actual. Existen escasos registros de monitoreo de artrópodos en bosques en respuesta al ambiente (Culliney 2013) y los que hay están centrados en órdenes taxonómicos muy concretos (Peguero et al. 2021). Por tanto, es importante conocer cómo la diversidad (taxonómica y funcional) de los artrópodos puede verse afectada por esta crisis climática, lo que supone un desafío para la comunidad científica si se quiere mantener en equilibrio el funcionamiento de los bosques (Shivanna 2022).

Las predicciones de los modelos globales climáticos en el sur de la península ibérica indican un aumento de las temperaturas medias en los próximos 100 años (Herraiz et al. 2023), olas de calor más frecuentes e intensas en la época estival y unos patrones de precipitación variables y poco predecibles que pueden dar lugar a pronunciadas sequías o lluvias torrenciales (Semenza y Menne 2009). Andalucía, se encuentra entre las regiones de la península ibérica y de Europa con mayor riesgo de sufrir los efectos del cambio climático, que puede desembocar en un incremento de la desertificación. Este aumento de la aridez puede conducir a una homogeneización funcional y taxonómica de la flora y fauna de los ecosistemas (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019; Hulshof et al. 2024).

En zonas cálidas del neotrópico se ha constatado la estrecha relación que existe entre el aumento de temperatura y la disminución de riqueza de artrópodos y de grupos funcionales, como los descomponedores (Lister y García 2018). De la misma manera, las precipitaciones también son un factor determinante para la abundancia de artrópodos en los ecosistemas (Andrew y Hughes 2005). Entre los grupos que más se ven afectados por las bajas precipitaciones se encuentra la fauna edáfica, dado que con un mayor grado de aridez disminuye la hidratación del suelo y los nutrientes disponibles, afectando negativamente a la riqueza de artrópodos (Harris et al. 2019). Por otro lado, los cambios en precipitaciones alteran los procesos de descomposición, en concreto limitando el crecimiento de hongos y bacterias. Además, se ralentiza la ruptura de la lignina y celulosa llevadas a cabo por colémbolos y ácaros, afectando así a las poblaciones de estos artrópodos, y produciendo un descenso en la biodiversidad e inestabilidad en sus funciones ecosistémicas (Wise y Lensing 2019).

Además del clima, otro de los factores que puede afectar a la diversidad de artrópodos es la fertilidad del suelo, a través de la estructura y biomasa forestal (Souza et al. 2016). Por ejemplo, un incremento de la biomasa forestal y de sotobosque determina un aumento de material en descomposición como hojarasca y madera, además de la formación de diversos microhábitats para las comunidades de artrópodos (Pestana et al. 2020). Factores como la materia orgánica, la capacidad de retención de agua o el contenido de nutrientes, son determinantes para la presencia de determinados órdenes taxonómicos de estos animales. Así, la falta de nutrientes como el fósforo, limita la diversidad de artrópodos (McGlynn et al. 2007), reduciendo significativamente la cantidad de órdenes de descomponedores y en menor medida de depredadores (Sternner y Elser 2002). En ese sentido, la presencia de algunos grupos como Acari y Collembola se consideran predictores de la calidad del suelo (Menta y Remelli 2020) y otros órdenes (Coleoptera, Diptera y Araneae) también se han relacionado con la calidad o contaminación del suelo (Menta y Remelli 2020).

A menudo, las características químicas del suelo se relacionan con la roca madre, pero también se asocia a la identidad de la especie arbórea dominante en las masas forestales, que a través del aporte de hojarasca y madera muerta modifica la fertilidad del suelo. En el sur de la península ibérica, los dos géneros forestales más representativos de los bosques mediterráneos son los géneros *Pinus* y *Quercus* (Hernández et al. 2011), géneros que parecen mostrar diferentes respuestas frente al estrés hídrico asociado al cambio climático (Herraiz et al. 2023). Los bosques dominados por especies del género *Pinus*, en ocasiones tienen su origen en repoblaciones altamente densificadas, realizadas hace 50-75 años (Pemán et al. 2017). A nivel funcional, los bosques de *Pinus halepensis* Mill., y *Pinus pinaster* Ait., destacan por el secuestro de carbono y la producción de madera debido a sus rápidas tasas de crecimiento y sus densas masas forestales (Pemán et al. 2017). El aporte de madera muerta que tienen los bosques de *Pinus* son elevados, y las acículas caídas de difícil descomposición por su alto contenido en lignina y taninos hace que sea menos atractiva para microorganismos y detritívoros, resultando en una liberación de minerales lenta en comparación a otras especies forestales. En cambio, esta capa de acículas favorece el mantenimiento de la humedad en el suelo. Por otro lado, los bosques dominados por *Quercus* tienen una importancia ecológica y cultural muy relevante (Marañón et al. 2014; Löf et al. 2016). Estos bosques se caracterizan por copas de hoja ancha con ramificaciones complejas y sistemas de raíces profundas, y pueden superar a los bosques de *Pinus* en biodiversidad. Además los bosques de *Quercus* suelen ser más fértiles (Alameda et al. 2012) gracias a los nutrientes de sus hojas y a una menor relación de Carbono/Nitrógeno que las acículas de *Pinus*, lo que aumenta el contenido en materia orgánica en el suelo y favorece la producción de matorral y pasto (Alameda et al. 2012; da Silva et al. 2019; Landuyt et al. 2020).

Por tanto, ambos géneros se diferencian claramente estructural y funcionalmente, así como en la heterogeneidad ambiental que pueden generar a su alrededor (Ampoorter et al. 2016; Bastias et al. 2019). Aun así, dentro del género también se encuentran ciertas diferencias funcionales entre identidades de especies, sobre todo en aquellos donde las especies aun perteneciendo al

mismo género tienen diferentes estrategias de vida (e.g. *Q. faginea* Lam. vs. *Q. ilex* L., marcescente vs. perennifolia, respectivamente). *Q. ilex* funcionalmente se considera una especie más conservadora en el uso de recursos (con hojas más densas y esclerófilas), localizada en condiciones de menor disponibilidad de agua frente a *Q. faginea*, la cual es considerada una especie más adquisitiva (hojas menos densas y gruesas reduciendo el contenido en materia seca) que se localiza en zonas más húmedas donde la tasa de descomposición y la disponibilidad de nutrientes puede ser más elevada (de la Riva et al. 2014). La diferencia entre bosques caducifolios/marcescentes vs. perennifolios, puede modificar la fertilidad del suelo y la cantidad y calidad de hojarasca y madera muerta aportada, material consumible para numerosos órdenes de artrópodos. Es así como, no sólo el género, sino que también la especie forestal se convierte en uno de los factores críticos que condicionan la riqueza y la composición de las comunidades de artrópodos en bosques (O'Brien et al. 2017; Bastias et al. 2025). Sin embargo, el efecto que tiene la especie forestal y su interacción con la aridez en la riqueza y la composición de comunidades de artrópodos ha sido poco estudiado (Culliney 2013).

Este trabajo plantea abordar los siguientes objetivos específicos: (i) comparar las características del suelo y de la estructura forestal entre las cuatro especies forestales dominantes en Andalucía (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. faginea* y *Q. ilex*), (ii) establecer cuáles son los factores (tipo de bosque, aridez, propiedades del suelo y estructura forestal) que condicionan la riqueza de artrópodos y (iii) estudiar cómo estos mismos factores influyen en la composición de los diferentes grupos funcionales de artrópodos (fitófagos, depredadores, detritívoros y polífagos). La hipótesis fundamental de este estudio es que la aridez tiene un efecto negativo sobre la riqueza y composición de los artrópodos en bosques del sur de la península ibérica y que este efecto está mediado también por el tipo de bosque, los cuales tienen características estructurales y edáficas específicas.

Material y Métodos

Área de estudio

Localizada en el sur occidental de Europa y con 87.268 km², Andalucía (36 - 38.75 N, y 7.37 - 1.53 O, WGS84, Fig. 1) es la región más meridional y la segunda más grande de España (López Tirado e Hidalgo 2016). Andalucía tiene un clima mediterráneo, caracterizado por veranos calurosos y secos (AEMET 2011), pero su alta variabilidad orográfica hace que aparezcan tipos climáticos contrastantes lo que explica en parte su alta biodiversidad (Anaya-Romero et al. 2016). Hay un fuerte gradiente bioclimático desde el Paraje Natural Sierra de Alhamilla (36.98 N, 2.35 O, en el este de Andalucía), con menos de 300 mm de precipitación anual acumulada y 20 °C de temperatura media anual, hasta el Parque Nacional de Grazalema (36.73 N, 5.37 O, oeste de Andalucía) con 2200 mm de precipitación anual acumulada y 17 °C de temperatura media anual (AEMET 2011).

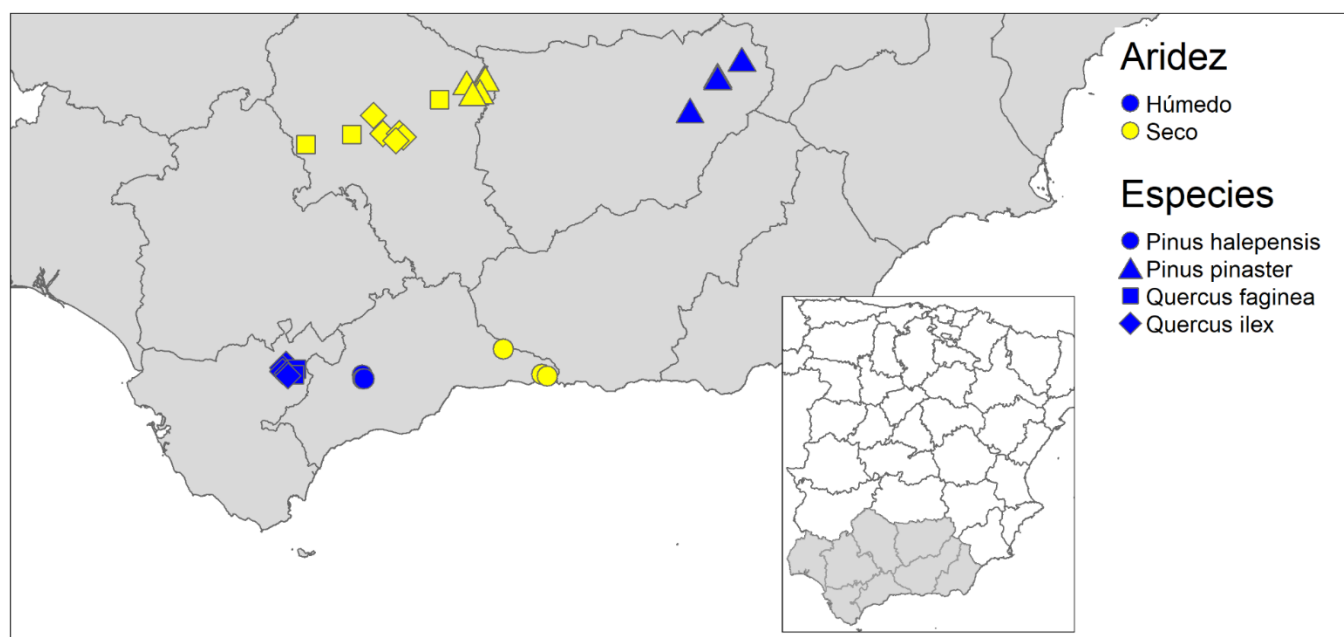


Figura 1. Distribución de las parcelas seleccionadas para las cuatro especies forestales estudiadas (símbolos diferentes para cada una de ellas) en dos situaciones contrastadas de aridez: Húmedas (Azul) y Secas (Amarillo) en el sur de la península ibérica.

Figure 1. Distribution of the plots selected for the four forest species studied (different symbols for each of them) in two contrasting situations of aridity: Wet (Blue) and Dry (Yellow) in the south of the Iberian Peninsula.

Selección de parcelas

Para el desarrollo de la investigación se utilizó la red de parcelas del tercer Inventario Forestal Nacional Español (IFN3 2006-2007), una iniciativa nacional que estudia una red de parcelas permanentes de seguimiento forestal en todo el territorio nacional, caracterizadas por tener 25 m de radio y una distribución espacial de una parcela por km² en la superficie forestal española (Alberdi et al. 2016).

De todas las parcelas del IFN3 de Andalucía, se seleccionaron parcelas monoespecíficas dominadas por *P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. faginea* y *Q. ilex subsp. ballota*. Para considerar que las parcelas eran monoespecíficas, al menos un 85 % de la biomasa total de la parcela [calculada en base al diámetro a la altura del pecho de los árboles del IFN3 siguiendo las ecuaciones alométricas de Montero et al. (2005)] estaba representada por una de las especies de interés. Las parcelas se eligieron en zonas con algún tipo de protección como Parque Nacional o Parque Natural (excepto las parcelas de la Sierra Cordobesa, pero que tenían un uso y estructura similar a las de zonas conservadas). La razón por la que se realizó en zonas protegidas se debió al hecho de la dificultad de acceder a parcelas privadas en Andalucía, donde la mayoría de las parcelas están valladas y es complicado conseguir los datos de la propiedad de las fincas. Al elegir las parcelas en zonas conservadas, se pudo contactar con los propietarios y obtener el permiso de entrada gracias a la ayuda de los directores-conservadores y agentes de medio ambiente. Además, la selección tuvo en cuenta la accesibilidad y la ausencia de otras alteraciones, como incendios, que a lo largo de los últimos años hubiera podido afectar al ecosistema.

Posteriormente, para cada parcela se calculó el índice de aridez modificado de Martonne (Alm) atendiendo a la siguiente fórmula (Stephen 2005):

$$Alm = \{ [MAP] / [MAT + 10] \} + \{ [12 \times DMP] / [DMT + 10] \} / 2$$

Dónde, MAP es la precipitación anual, MAT es la temperatura media anual, DMP y DMT son la precipitación y temperatura del mes más seco, respectivamente.

Estas variables fueron calculadas a partir de un promedio de 30 años obtenido de Worldclim 2.1 (1970-2000) (Fick y Hijmans 2017). Dado que los valores más altos de Alm indican una alta disponibilidad de agua, transformamos esta variable de la siguiente manera: AI = 100 - Alm. La transformación de AI (100 - Alm) es completamente lineal y no afecta a los resultados (Salazar-Zarzosa et al. 2021).

Una vez obtenido el valor del índice de aridez se clasificaron las parcelas a lo largo del rango de aridez en Andalucía para cada tipo de bosque, lo cual nos permitió diferenciar entre parcelas húmedas y parcelas secas, restringiéndonos a aquellas localizadas dentro de zonas conservadas (Fig. A1 del Anexo). Finalmente, seleccionamos entre 3 y 5 parcelas por especie forestal en cada categoría de aridez. Además, se procuró que las parcelas para cada tipo de bosque y categoría de aridez estuvieran situadas en la misma zona conservada, para evitar influencias de distintos tipos de suelo, manejo, etc. Se procuró que las parcelas dentro del mismo tipo de bosque y categoría de aridez no estuvieran muy cercanas, de forma que la distancia entre ellas fuera suficiente para evitar problemas de pseudoreplicación (la distancia media $\pm$ SD fue 9.1 $\pm$ 7.1 km). En definitiva, se muestrearon 6 parcelas de *P. halepensis*, 8 de *P. pinaster*, 6 de *Q. faginea* y 9 parcelas de *Q. ilex* (Fig. 1; Tabla 1), resultando en un total de 29 parcelas. Un resumen de las características de las parcelas seleccionadas de cada lugar se puede encontrar en la Tabla 1. De las 29 parcelas seleccionadas en este estudio, 24 parcelas son clasificadas como “bosques naturales” y sólo 5 (de 3 *P. pinaster* y 2 de *P. halepensis*) como “bosques de plantación”. Sin embargo, la denominación de “bosque natural” hace referencia al grado de naturalización y no al origen del bosque por lo que no podemos decir con seguridad si los bosques del género *Pinus* fueron plantados o no. Un análisis preliminar encontró que las categorías de parcelas secas y húmedas para cada especie forestal difirieron estadísticamente en el índice de aridez ($p=0.002$ en *P. pinaster* y $p<0.001$ para el resto de las especies, test de Tuckey-Kramer) (Fig. A1 del Anexo).

Tabla 1. Resumen de las características climáticas y de localización de las parcelas utilizadas para el muestreo. Se indican los valores medios $\pm$ desviación estándar. Grado de aridez: Húmedo (H), Seco (S). AI: índice de aridez derivado del índice de aridez de Martonne (Stephen 2005), con valores altos indicando mayor aridez.

Table 1. Summary of the climate and location characteristics of the plots used for sampling. Average values $\pm$ standard deviations are indicated. Degree of aridity: Humid (H), Dry (S). AI: aridity index derived from the Martonne aridity index (Stephen 2005), with higher values indicating higher aridity.

Especie Forestal	Grado de Aridez	Número de Parcelas	Precipitación Anual (mm)	Temperatura Anual Media (°C)	AI	Zona
<i>Pinus halepensis</i>	H	3	722.67 $\pm$ 3.21	14.20 $\pm$ 0.03	26.36 $\pm$ 0.74	PNac Sierra de las Nieves
	S	3	478 $\pm$ 34.69	16.95 $\pm$ 0.76	48.78 $\pm$ 3.53	PN Sierras de Tejeda, Almijara y Alhama
<i>Pinus pinaster</i>	H	4	500 $\pm$ 8.52	12.19 $\pm$ 0.11	34.86 $\pm$ 0.63	PN Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas
	S	4	497.75 $\pm$ 16.88	15.54 $\pm$ 0.29	41.11 $\pm$ 2.02	PN Sierra de Cardeña y Montoro
<i>Quercus faginea</i>	H	3	772.67 $\pm$ 21.73	14.21 $\pm$ 0.38	22.12 $\pm$ 2.90	PN Sierra de Grazalema
	S	3	568.67 $\pm$ 38.73	15.83 $\pm$ 0.21	36.88 $\pm$ 2.38	PN Sierra de Cardeña y Montoro, y Sierra de Hornachuelos
<i>Quercus ilex</i>	H	5	774.4 $\pm$ 28.81	14.54 $\pm$ 0.55	21.92 $\pm$ 3.67	PN Sierra de Grazalema
	S	4	552.5 $\pm$ 14.48	16.45 $\pm$ 0.57	39.32 $\pm$ 2.31	Sierra Morena Cordobesa

Muestreo de artrópodos

Se realizó un único muestreo de artrópodos en cada una de las parcelas seleccionadas, entre los meses de mayo y octubre de 2021 y 2022, coincidiendo con la época de mayor temperatura y menor precipitación en Andalucía. El muestreo se realizó en días soleados, específicamente en las horas de mayor insolación (10-14 horas; hora solar).

Dentro de cada parcela, se trazaron tres transectos lineales de 20 m, perpendiculares a la pendiente y paralelos entre sí, separados 10 m (uno de ellos pasando por el centro de la parcela). La captura de artrópodos se realizó recorriendo los tres transectos lineales hasta 1 m de ancho a ambos lados de la línea, en dos estratos: (i) sobre la vegetación leñosa donde se recogían artrópodos presentes en los arbustos y árboles con un aspirador InsectaZooka Field Aspirator (BioQuip Products, California, EE. UU.) y (ii) epiedáfico, en el cual se recogieron los artrópodos del medio mediante un aspirador manual. El tiempo dedicado al muestreo fue de una hora para cada estrato y parcela (20 minutos por transecto). Para el análisis de datos se consideró la suma total de morfoespecies de los dos estratos (vegetación leñosa y epiedáfico).

Los ejemplares recogidos en campo se conservaron en tubos con alcohol al 96 %. Una vez en el laboratorio, la identificación de los artrópodos se realizó inicialmente a nivel de Orden, y seguidamente pudieron identificarse a nivel de especie o morfoespecie, obteniendo así la variable riqueza de especies. Además, se procedió a clasificar los artrópodos según su grupo funcional trófico, obteniendo la proporción de cuatro grupos funcionales, dividiendo la riqueza de especies de cada grupo funcional entre la riqueza total. Los cuatro grupos funcionales considerados fueron: 1) fitófagos o insectos herbívoros, que explotan diversas partes de las plantas (Pérez-Contreras 1999); 2) depredadores, los cuales se alimentan de animales al menos en uno de sus estadios vitales (Urbaneja et al. 2005); 3) detritívoros, que degradan o fragmentan los restos de materia orgánica vegetal (Graça et al. 2001); 4) polífagos o multifuncional, en el que se incluyen otras especies de artrópodos polífagos y ecológicamente complejos, como las hormigas (Del Toro et al. 2012).

Textura y fertilidad del suelo

Para medir las características fisicoquímicas del suelo, se tomaron aleatoriamente 5 muestras de suelo dentro de cada parcela en el año de muestreo (2021-2022), tanto en cielo abierto como bajo el dosel, eliminando previamente la capa de hojarasca. Estas muestras fueron secadas al aire y conservadas hasta su determinación analítica. Una vez en el laboratorio, se realizó una mezcla compuesta de las muestras recogidas, una para el cielo abierto y otra bajo el dosel. Posteriormente se tamizaron, (tamaño de partículas de menos de 2 mm) y se procedió a medir: pH (pHmetro digital, Crison Instruments SA, GLP21), textura (método del densímetro de Bouyoucos), conductividad eléctrica (conductímetro digital, Crison Instruments SA, micro-CM 2200, proporción 1:5), materia orgánica (método de Walkley-Black), humedad higroscópica, microelementos como el hierro, cobre, zinc, manganeso (Método de Lindsay y Norvell) y macroelementos como el sodio, calcio, potasio y magnesio (método del acetato amónico), así como el nitrógeno, azufre y carbono edáfico, siguiendo los protocolos estandarizados (Gutián Ojea y Carballas 1976) (Tabla 2).

Estructura forestal

Nuestro muestreo de la estructura forestal en cada parcela seleccionada del IFN en el año 2021-2022 consistió en la medida de los diámetros a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles con más de 75 mm de diámetro dentro de la parcela. A diferencia del muestreo típico del IFN donde los árboles son medidos en función de su tamaño en diferentes parcelas concéntricas.

Posteriormente, mediante ecuaciones alométricas forestales específicas para cada una de las especies se calculó la biomasa total aérea a nivel de individuo, y mediante el sumatorio de la biomasa de todos los individuos en la parcela se obtuvo la biomasa arbórea aérea de la parcela en Mg ha^{-1} (Montero et al. 2005) (Tabla 2). La producción forestal aérea ($\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) se calculó como la diferencia de biomasa entre los árboles del IFN3 que seguían vivos en el 2021-2022 y la biomasa del IFN3 (2006-2007). Este resultado se dividió entre el número de años transcurridos entre ambas mediciones (Tabla 2).

Además, en los años de muestreo 2021-2022, se hizo una caracterización del sotobosque en los mismos tres transectos lineales del muestreo de artrópodos. La caracterización consistió en la identificación de todas las especies leñosas de matorral encontradas a partir de la cual se calculó la riqueza. También, se estimó el porcentaje de cobertura de cada una de las especies y la altura media por especie (tomando un máximo de diez individuos). Con los datos de porcentaje de cobertura (en porcentaje) y altura media (en dm), se calculó la biomasa (Mg ha^{-1}) y la producción del sotobosque ($\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) a nivel de parcela utilizando las ecuaciones alométricas para las formaciones de matorral de la España peninsular y balear que se encuentran recogidas en Montero et al. (2020, página 151, nótese que hay un error en la fórmula de la productividad del sotobosque en el libro) (Tabla 2). Las fórmulas son las siguientes:

$$\text{Biomasa sotobosque} = 1.6894 * \{\text{Altura media sotobosque} * \arccoseno[(\text{Cobertura}/100)]^{1/2}\}^{0.9117}$$

$$\text{Producción sotobosque (Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}) = 0.6605 * \text{Altura media del sotobosque} * 0.4348 * \arccoseno[(\text{Cobertura}/100)]^{1.6818}\}^{1/2}$$

El volumen de madera muerta (m^3), se estimó mediante la medición del largo y ancho de cada rama de madera muerta interceptada por los transectos lineales donde se midió el matorral. Luego, se calculó el volumen de madera muerta asumiendo una forma de cilindro. El valor a nivel de parcela se calculó como el sumatorio de todos los volúmenes de madera muerta (Tabla 2).

La cantidad de hojarasca media (kg m^{-2}) se calculó a partir del peso seco (estufa a 60°C) de 5 puntos aleatorios dentro de cada parcela (cuadro metálico de $0.25 \times 0.25 \text{ m}$) (Tabla 2).

Todas las variables consideradas, así como sus unidades y los métodos de cálculo usados se recogen en la Tabla 2.

Tabla 2. Resumen de las variables climáticas, edáficas y de estructura forestal, así como las unidades, el método de cálculo y las abreviaturas utilizadas en los análisis.

Table 2. Summary of climate, edaphic and forest structure variables, as well as units, calculation method and abbreviations used in the analyses.

Tipo de Variable	Variable	Unidades	Método de Cálculo	Abreviatura
Climática	Precipitación	mm	Base de datos climática de WorldClim	-
	Temperatura	°C	Base de datos climática de WorldClim	-
	Categoría de Aridez	-	Categoría de Aridez en base al Índice de Martonne	-
Edáfica	Textura	%	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	-
	pH	-	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	pH
	Conductividad Eléctrica	$\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976) (1:5)	CE
	Carbono Orgánico	%	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	CO
	Humedad Higroscópica	%	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	HH
	Nitrógeno	%	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	N
	Azufre	%	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	S
	Microelementos	$\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	Zn, Cu, Fe, Mn
	Macroelementos	$\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	Determinación analítica según Gutián Ojea y Carballas (1976)	Ca, Na, Mg, K
Estructura Forestal	Especie Forestal	-	Especie Forestal	Sp. Forest
	Biomasa Forestal	$\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$	Suma de la biomasa de todos los árboles por superficie de la parcela del IFN3 a nivel de hectárea en el año muestreado	Bio.Forest
	Producción Forestal	$\text{Mg ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$	(Biomasa de árboles vivos del IFN3 en el año muestreado - Biomasa del IFN3) / (Año muestreado - Año muestreo IFN3)	Prod.Forest
	Biomasa Sotobosque	$\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$	Ecuaciones alométricas de Montero et al. (2020)	Bio.Soto
	Producción Sotobosque	$\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$	Ecuaciones alométricas de Montero et al. (2020)	Prod.Soto
	Riqueza Especies Leñosas	Nº Especies	Conteo de especies de sotobosque/matorral en la parcela	Sp. Soto
	Hojarasca	$\text{Kg}\cdot\text{m}^{-2}$	Peso Medio de la hojarasca muestreada en la parcela	P. Hoja
	Madera Muerta	$\text{m}^3(60\text{ m})^{-1}$	Volumen de ramas y troncos a lo largo de los transectos	MM

Análisis estadístico

Para abordar el primer objetivo sobre la evaluación de las diferencias entre los cuatro tipos de bosque en términos de características del suelo y estructura forestal, se llevaron a cabo dos análisis de componentes principales (PCA) independientes, uno con las variables medidas de las propiedades del suelo y otro con las variables relacionadas a la estructura forestal de las masas. Antes de hacer el PCA todas las variables fueron estandarizadas para que fueran comparables en magnitud entre ellas.

Para el PCA del suelo se incluyeron las variables: pH, conductividad eléctrica (CE), carbono orgánico (CO), humedad higroscópica (HH), micronutrientes (Fe, Zn, Mn, Cu), macronutrientes (N, S, Mg, Ca, Na y K). Posteriormente, utilizando los dos primeros componentes del análisis PCA, se crearon dos nuevas variables ortogonales (no correlacionadas) llamadas PC₁Suelo y PC₂Suelo que sintetizan la información clave del suelo sin perder la variabilidad original de los datos. La textura del suelo no se incluyó en el PCA, ya que representa una característica estructural, que conviene analizar de forma independiente, ya que el resto de las características son de tipo físico o químico. Para el PCA de estructura forestal, se incluyeron las variables bióticas: biomasa forestal, producción forestal, biomasa de sotobosque, producción del sotobosque, riqueza de especies del sotobosque, cantidad de hojarasca y madera muerta. De forma similar, se extrajeron las dos variables nuevas llamadas PC₁Bos y PC₂Bos.

A continuación, para evaluar diferencias en las características de suelo y la estructura forestal por tipo de bosque, las nuevas variables extraídas de los PCAs con distribución normal se analizaron mediante ANOVAs de una vía, utilizando primero el género (dos niveles; *Pinus* vs. *Quercus*) de la especie forestal dominante y posteriormente la especie forestal dominante como variable explicativa (cuatro niveles; *P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. ilex* y *Q. faginea*). En este último caso, cuando la variable especie forestal resultó significativa, se aplicó un test *post-hoc* de Tukey-Kramer, para diseños desbalanceados (réplicas de cada grupo no iguales), incluido en el paquete de Rstudio (R Core Team 2021) llamado “stats” con la función TukeyHSD para determinar las diferencias entre las especies forestales.

En el objetivo dos y tres de este estudio analizamos si existían diferencias en la riqueza y la composición de grupos funcionales de artrópodos en función de la interacción entre tipo de bosque y aridez, así como con las características del suelo y la estructura forestal. El primer paso fue comprobar la normalidad de las variables de respuesta (riqueza de especies de artrópodos y proporción de cada grupo funcional dentro de la comunidad) incluido en el paquete de Rstudio (R Core Team 2021) llamado “riskDistributions” (Belgorodski et al. 2017). Con el argumento *fit. cont.*, establecimos que distribución seguían cada una de las variables respuesta, obteniendo una distribución tipo Poisson para la variable de riqueza de especies, y distribución de tipo gaussiana para todas las variables que incluyen proporciones de cada grupo funcional de artrópodos.

Para abordar el objetivo dos, se llevó a cabo un modelo lineal generalizado (GLM) utilizando la riqueza de especies de artrópodos como variable respuesta y como variables predictoras el tipo de bosque (categórica, cuatro niveles) y aridez (categórica, seco o húmedo) y su interacción, junto con las variables de estructura forestal (PC₁Bos, PC₂Bos) y de suelo (PC₁Suelo, PC₂Suelo) obtenidas de los PCAs previos y detalladas en la [Tabla 2](#). El modelo lineal generalizado permite analizar variables que siguen una distribución diferente a la normal, como es la variable riqueza de especies, la cual expresa conteo de especies siguiendo una distribución de Poisson. Esto se llevó a cabo utilizando la función ‘glm’ del paquete de R ‘stats’ (R Core Team 2021). Se partió del modelo completo con todas las variables antes mencionadas para posteriormente simplificar de forma secuencial eliminando aquellas variables que no resultaban significativas utilizando la función ‘step’ en el paquete de Rstudio “stats” (R Core Team 2021), hasta llegar al modelo de máxima parsimonia con el AIC (Akaike Information Criterion; Akaike 1983) más bajo.

De forma similar, en el objetivo tres, evaluamos como la interacción del tipo de bosque y aridez junto con las variables de estructura forestal (PC₁Bos, PC₂Bos) y de suelo (PC₁Suelo, PC₂Suelo) afectan a variaciones, en este caso, en las proporciones de grupos funcionales de artrópodos utilizadas como variables respuesta. Como las proporciones de grupos funcionales seguían una distribución normal, aplicamos diferentes modelos lineales generalizados entre las variables predictoras y las de respuesta, utilizando la familia gaussiana, hasta llegar al modelo de máxima parsimonia con el AIC (Akaike Information Criterion; Akaike 1983) más bajo.

Por último, se analizó la relación que podía existir entre las proporciones de los diferentes grupos funcionales. Para ello, mediante un análisis de regresión lineal se enfrentaron las diferentes proporciones de grupos funcionales de artrópodos. Su relación se estimó mediante el modelo lineal incluido en el paquete de Rstudio llamado “stats” (R Core Team 2021).

Todos los análisis estadísticos y gráficos se realizaron mediante R software v.4.1.2 (R Core Team 2021).

Resultados

Diferencias en las características del suelo y de la estructura forestal por tipo de bosque

La varianza absorbida por los dos primeros componentes principales integrando las características fisicoquímicas del suelo fue elevada, con un total de 62.4 % (PC₁Suelo: 41.8 % y PC₂Suelo: 20.6 %) ([Fig. 2](#)). Las variables edáficas más determinantes en el PC₁Suelo fueron: la humedad higroscópica, el nitrógeno, el carbono orgánico y el potasio (macronutrientes) ([Fig. A2](#) del Anexo). Para el PC₂Suelo, las variables más determinantes fueron: el pH, manganeso, hierro y zinc (micronutrientes) ([Fig. A2](#) del Anexo).

Los resultados de los ANOVAs indicaron diferencias entre los dos géneros forestales (*Pinus* y *Quercus*). Los bosques dominados por el género *Pinus* y *Quercus*, reflejaron ser distintos significativamente en las dos dimensiones del PCA edáfico (PC₁Suelo $p=0.011$; PC₂Suelo $p=0.017$) presentando los suelos de bosques de quercíneas una mayor cantidad de nutrientes (macro y micro) y una mayor humedad higroscópica ([Fig. 2](#)). A nivel de especie forestal, también encontramos diferencias significativas en las características químicas del suelo. Se hallaron amplias diferencias entre *Q. ilex* y *P. pinaster* en el PC₁Suelo, ($p=0.001$), presentando los bosques de *Q. ilex* una mayor cantidad de nutrientes (N y K) y una mayor humedad higroscópica (HH) que los de *P. pinaster*. Además, los bosques de *Q. ilex* y *P. halepensis* presentaron diferencias significativas en el PC₂Suelo ($p=0.03$), presentando los bosques de *Q. ilex* una mayor cantidad de micronutrientes (Mn, Zn, Fe) y un pH más ácido con respecto a los de *P. halepensis*. En consideración a la textura, los suelos de los bosques de *Q. ilex*, tuvieron texturas más arcillosas (39.4 ± 10.3 %), mientras que los dominados por *P. pinaster* presentaron menor proporción de arcilla (18.1 ± 12.4 %; $p < 0.001$) ([Fig. A3](#) del Anexo).

En relación con las diferencias en estructura forestal, el análisis de componentes principales nos indicó que el porcentaje de varianza absorbida por los dos primeros componentes principales fue un total de 58.4 % (PC₁Bos: 37.3 % y PC₂Bos: 21.1 %) ([Fig. 3](#)). Las variables de la estructura forestal más determinantes en el PC₁ fueron: la biomasa y producción del sotobosque, además del peso de la hojarasca en menor medida ([Fig. A2B](#) del Anexo). Para el PC₂, las variables más determinantes fueron: la biomasa y producción forestal ([Fig. A2B](#) del Anexo).

A nivel de estructura forestal, los bosques dominados por *Quercus* y *Pinus* se diferenciaron significativamente a nivel del PC₁Bos, presentando los bosques de *Quercus* una mayor biomasa y producción del sotobosque ($p=0.002$) con respecto a los bosques de *Pinus* ([Fig. 3A](#)). Para el PC₂Bos, que dependía de la biomasa y producción forestal, los bosques de *Pinus* y *Quercus* no reflejaron diferencias significativas ($p=0.42$). Las diferencias a nivel de género en el PC₁Bos estaban determinadas

principalmente por las encontradas a nivel de especie forestal entre las dos especies de *Pinus*, y *Q. ilex* ($p=0.02$ para *P. halepensis* y $p=0.005$ para *P. pinaster*) (Fig. 3B). La biomasa y producción del sotobosque y el peso de la hojarasca fueron notablemente superiores en los bosques de *Q. ilex*, e inferiores en los bosques de pinos.

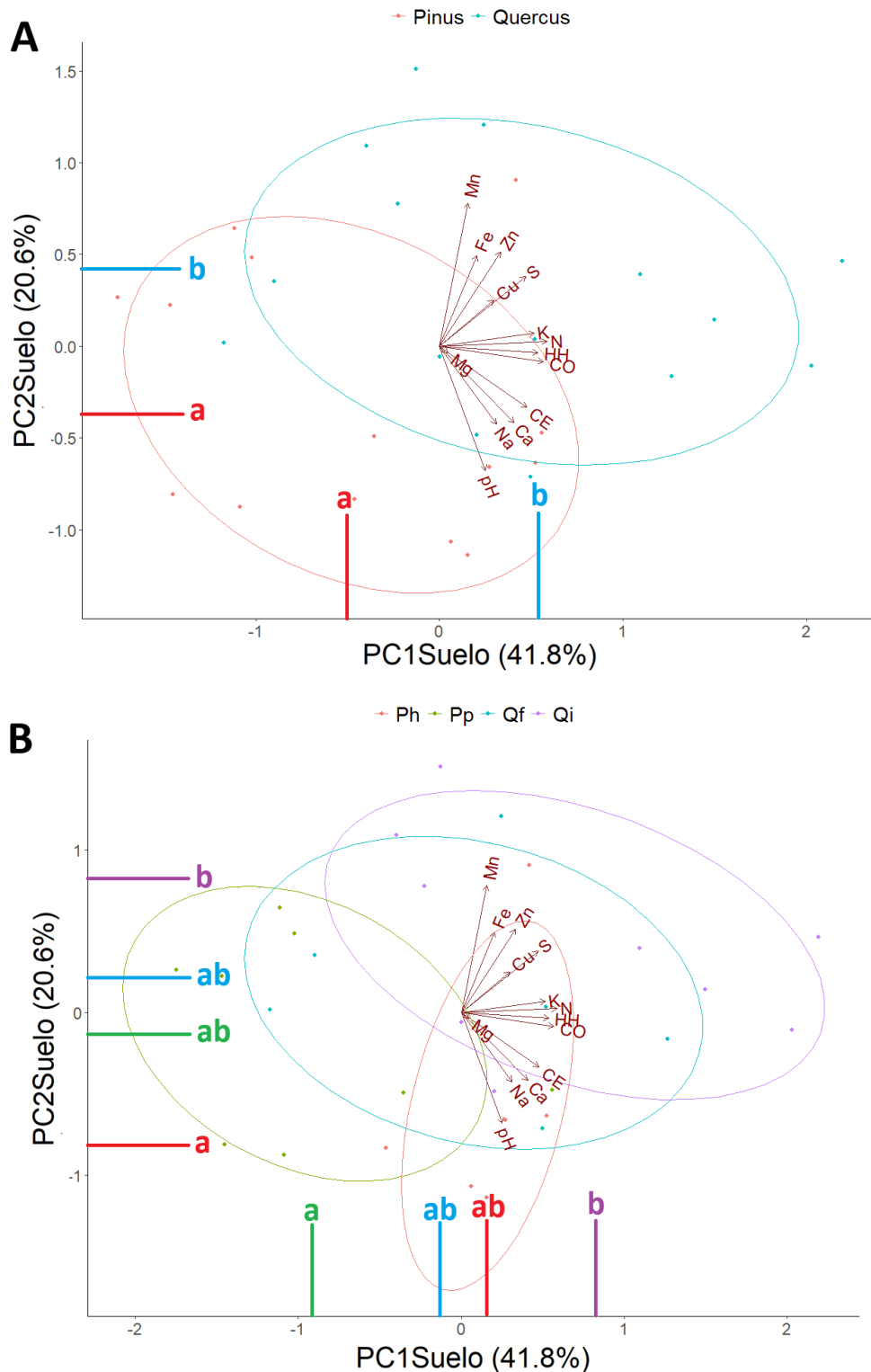


Figura 2. Análisis de componentes principales de las características del suelo con representación de los dos primeros componentes principales (PC₁ Suelo y PC₂ Suelo). A) Distribución de las parcelas a nivel de género forestal. B) Distribución de las parcelas a nivel de especie forestal (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Con letras distintas se indican las diferencias estadísticas analizadas mediante test de Tukey ($p<0.05$) entre los grupos. Ver significado de las abreviaturas de las variables en [Tabla 2](#).

Figure 2. Principal component analysis of soil characteristics with representation of the first two principal components (PC₁Soil y PC₂Soil). A) Distribution of plots at the forest genus level. B) Distribution of the plots at the level of forest species (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Different letters indicate the statistical differences analyzed by the Tukey test ($p<0.05$) between the groups. See the meaning of the variable abbreviations in [Table 2](#).

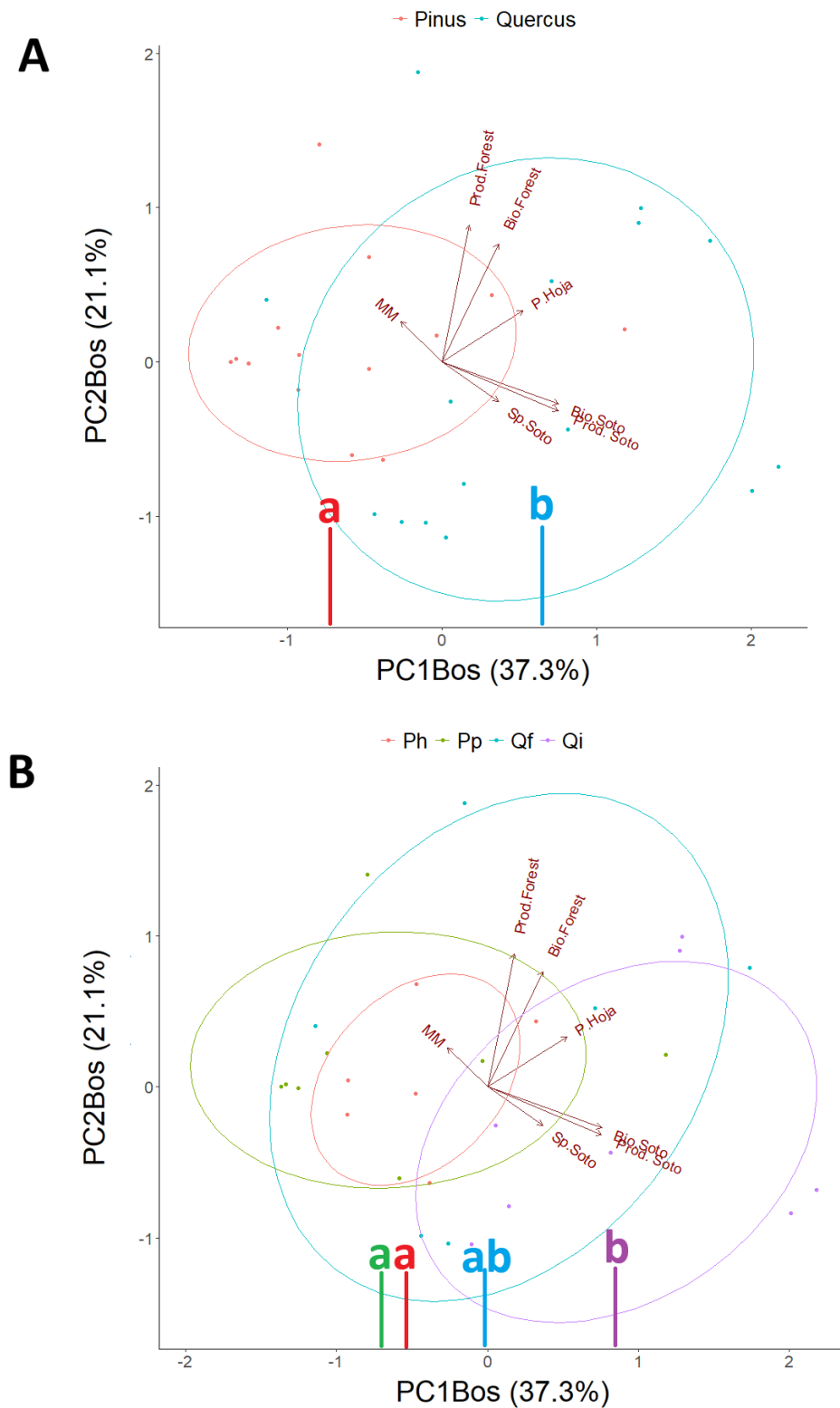


Figura 3. Análisis de componentes principales de la estructura forestal con representación de los dos primeros componentes principales (PC₁ Bos y PC₂ Bos). A) Distribución de las parcelas a nivel de género forestal. B) Distribución de las parcelas a nivel de especie forestal (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Con letras distintas se indican las diferencias estadísticas encontradas mediante test de Tukey ($p < 0.05$) entre los grupos. Ver significado de las abreviaturas de las variables en [Tabla 2](#).

Figure 3. Principal component analysis of forest structure with representation of the first two principal components (PC₁Bos and PC₂Bos). A) Distribution of plots at the forest genus level. B) Distribution of the plots at the level of forest species (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Different letters indicate the statistical differences found by the Tukey test ($p < 0.05$) between the groups. See the meaning of the variable abbreviations in [Table 2](#).

Riqueza de artrópodos y los efectos de la aridez, estructura forestal y las propiedades edáficas sobre ésta

La riqueza total de artrópodos muestreados fue de 200 especies o morfoespecies pertenecientes a 18 grupos taxonómicos distintos, siendo los más numerosos tanto en abundancia como en riqueza, el suborden Auchenorrhyncha y los órdenes Araneae, Diptera e Hymenoptera. Un resumen de las características de la comunidad de artrópodos en parcelas seleccionadas se puede encontrar en la [Tabla 3](#).

Tabla 3. Resumen de las características de la comunidad de artrópodos en las parcelas estudiadas. Se indican los valores medios $\pm$ desviación estándar. Grado de aridez: Húmedo (H), Seco (S). Riqueza de especies, Riqueza de grupos taxonómicos (órdenes, subórdenes o familia), Proporción de cada grupo funcional (%); Depredadores, Detritívoros, Fitófagos y Polífagos.

Table 3. Summary of the characteristics of the arthropod community in the studied plots. Average values $\pm$ standard deviations are indicated. Degree of aridity: Humid (H), Dry (S). Species Richness, Taxonomic group richness, Proportion of each functional group (%); Detritivores, Polyphagous, Phytophagous and Predators.

Especie Forestal	Grado de Aridez	Riqueza de especies	Riqueza de Grupos Taxonómicos	Depredadores (%)	Detritívoros (%)	Fitófagos (%)	Polífagos (%)
<i>Pinus halepensis</i>	H	21 $\pm$ 3	9 $\pm$ 1	47.02 $\pm$ 7.13	18.93 $\pm$ 3.31	19.60 $\pm$ 7.33	14.45 $\pm$ 1.94
	S	18 $\pm$ 6	7 $\pm$ 1	56.36 $\pm$ 18.61	18.93 $\pm$ 3.31	5.33 $\pm$ 9.06	25.68 $\pm$ 7.99
<i>Pinus pinaster</i>	H	22 $\pm$ 4	8 $\pm$ 2	54.64 $\pm$ 10.76	10.26 $\pm$ 4.70	25.23 $\pm$ 8.51	9.90 $\pm$ 9.55
	S	13 $\pm$ 3	5 $\pm$ 1	46.46 $\pm$ 25.08	6.23 $\pm$ 4.27	32.15 $\pm$ 19.81	15.18 $\pm$ 5.56
<i>Quercus faginea</i>	H	22 $\pm$ 3	9 $\pm$ 1	51.96 $\pm$ 4.58	14.94 $\pm$ 1.65	23.90 $\pm$ 5.70	9.19 $\pm$ 4.67
	S	23 $\pm$ 6	9 $\pm$ 3	58.06 $\pm$ 5.99	18.76 $\pm$ 7.86	15.58 $\pm$ 14.73	7.66 $\pm$ 6.96
<i>Quercus ilex</i>	H	44 $\pm$ 5	12 $\pm$ 2	48.28 $\pm$ 9.83	12.05 $\pm$ 3.37	26.92 $\pm$ 8.56	12.75 $\pm$ 3.58
	S	19 $\pm$ 7	7 $\pm$ 2	49.99 $\pm$ 9.37	5.72 $\pm$ 7.15	23.29 $\pm$ 6.79	21.05 $\pm$ 13.95

El modelo lineal generalizado seleccionado (AIC más bajo) indicó que la riqueza de artrópodos estaba afectada significativamente por la especie forestal ($p < 0.001$) y su interacción con la aridez ($p < 0.001$) ([Tabla A1](#) del Anexo). De forma independiente, la aridez no tuvo efecto significativo sobre la riqueza de artrópodos ($p = 0.41$) ([Fig. 4A](#)). En general, los bosques de *Q. ilex* presentaron una mayor riqueza de artrópodos que los bosques de *Pinus* ($p = 0.003$ para *P. halepensis* y $p < 0.001$ para *P. pinaster*) ([Fig. 4B](#)). Además, se encontró que la riqueza de especies fue significativamente mayor en las parcelas clasificadas como húmedas con respecto a las secas en los bosques de *Q. ilex* ($p = 0.004$) y de *P. pinaster* ($p < 0.001$) ([Fig. 4C](#)). Las parcelas dominadas por *Q. faginea* y *P. halepensis*, presentaron la misma riqueza independientemente del grado de aridez ([Fig. 4C](#)). Por otra parte, no tuvieron efecto significativo sobre la riqueza de artrópodos, ni las características de suelo (PC₁suelo y PC₂suelo) ni las de estructura forestal (PC₁Bos y PC₂Bos) ([Tabla A1](#) del Anexo).

Grupos funcionales de artrópodos y los efectos de la aridez, estructura forestal y las propiedades edáficas

Los resultados indicaron que los depredadores forman aproximadamente el 50-60 % de las especies de la comunidad de artrópodos en todos los tipos de bosques analizados ([Fig. 5A](#)). Los depredadores encontrados fueron fundamentalmente arácnidos, y en menor medida, himenópteros no formícidos (estrato vegetativo) y quilópodos (estrato epiedáfico). La proporción de fitófagos estuvo representada por entre un 10-30 % del total de artrópodos recolectados en los diferentes tipos de bosques ([Fig. 5C](#)). La mayoría de las especies se encontraron en el estrato vegetativo, estando compuesto por distintos órdenes como: *Auchenorrhyncha*, dípteros, ortópteros y algunas especies de coleópteros. La proporción de detritívoros en las comunidades forestales fue muy variable 0-30 % ([Fig. 5B](#)). Este grupo fundamentalmente se encontró en el estrato epiedáfico, y estuvo dominado fundamentalmente por diplópodos, isópodos, blatodeos y algunas especies de coleópteros. El grupo multifuncional o polífagos fue el más escaso con una proporción aproximada del 10 % de la comunidad ([Fig. 5D](#)). La práctica totalidad de las especies del grupo de polífagos son formícidos y muy pocas especies de coleópteros.

No se encontró ningún efecto significativo de la aridez, el tipo de bosque o las variables edáficas y de estructura forestal sobre la proporción de los grupos funcionales estudiados ([Tabla A2](#) del Anexo).

Por último, al relacionar entre sí los cuatro grupos funcionales de artrópodos, se encontró una relación significativamente negativa entre la proporción de depredadores y la proporción de fitófagos ($p < 0.001$) y polífagos ($p = 0.002$); sin embargo, no tuvo ninguna relación con los detritívoros. La proporción de fitófagos estuvo relacionada negativamente con la proporción de detritívoros ($p = 0.014$) ([Fig. A4](#) del Anexo).

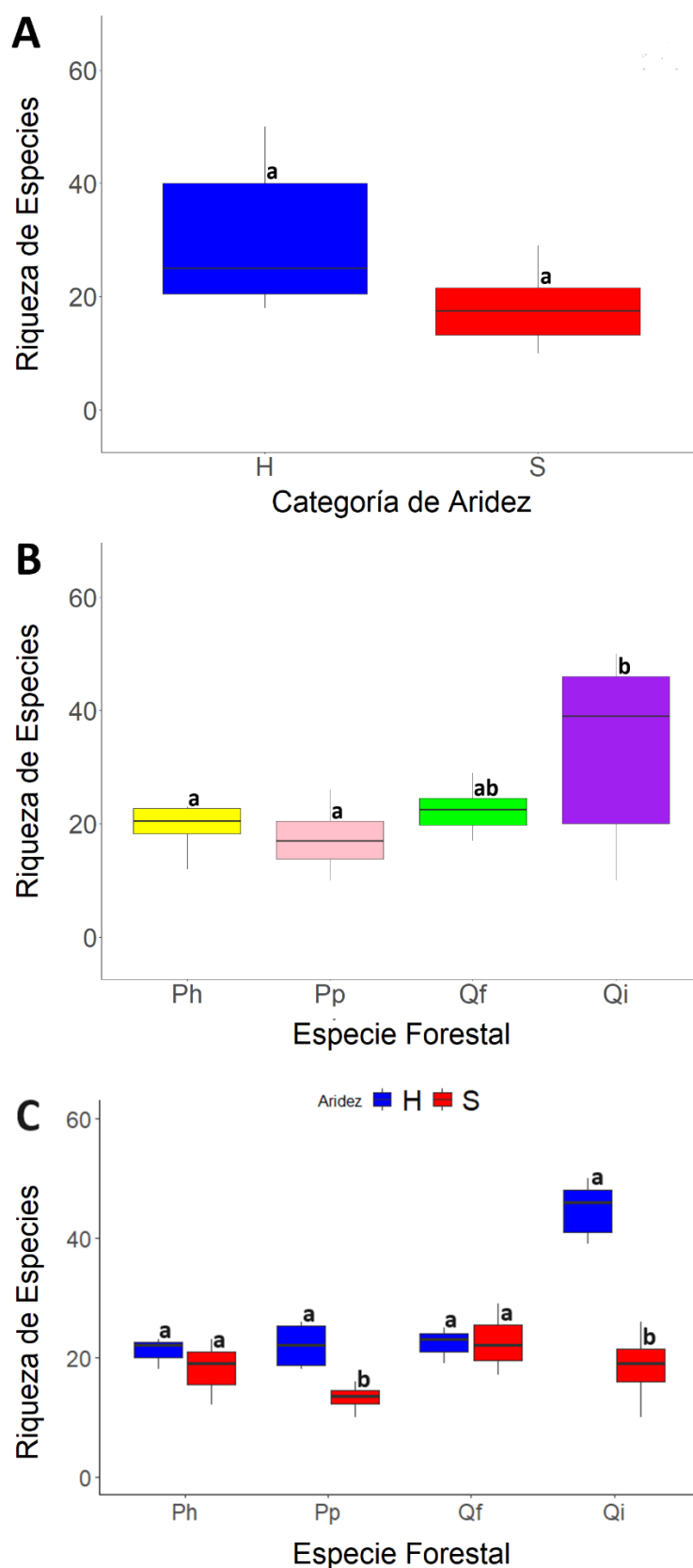


Figura 4. Variación de la riqueza de morfoespecies de artrópodos con **(A)** el grado de aridez (H: húmedo; S: seco), **(B)** la especie forestal, **(C)** grado de aridez para cada especie forestal. (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Con letras distintas se indican las diferencias estadísticas encontradas mediante test de Tukey ($p < 0.05$) entre los dos grados de aridez para cada especie forestal.

Figure 4. Variation of the number of arthropod morphospecies with **(A)** the degree of aridity (H: humid; S: dry), **(B)** the forest species, **(C)** degree of aridity for each forest species. (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Different letters indicate the statistical differences found using the Tukey test ($p < 0.05$) between the two degrees of aridity for each forest species.

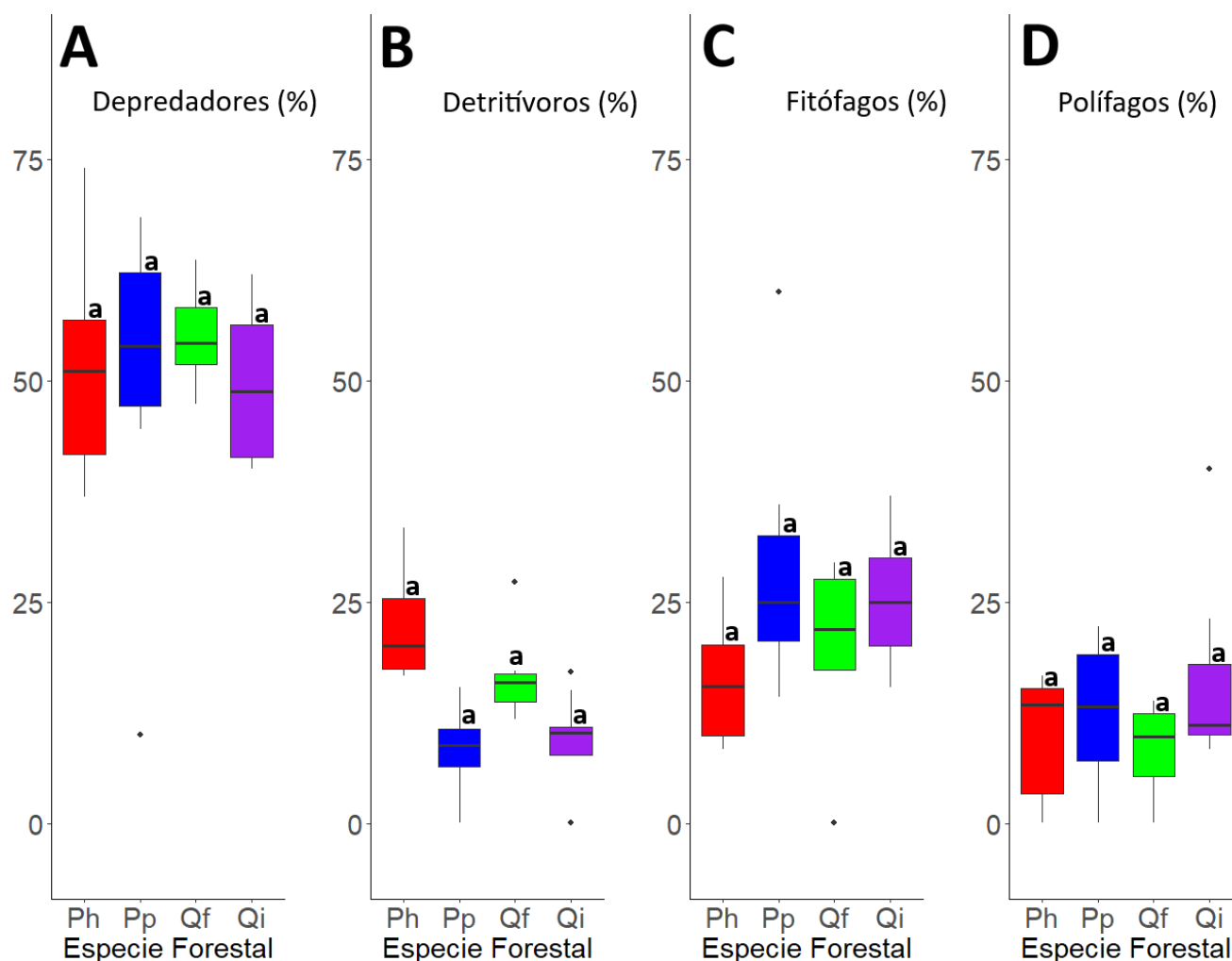


Figura 5. Variación de la proporción de depredadores (A), detritívoros (B), fitófagos (C) y polífagos (D) con relación al tipo de bosque. Grupos con distintas letras indican que hay diferencias significativas ($p < 0.05$).

Figure 5. Variation in the proportion of predators (A), detritivores (B), phytophagous (C) and polyphagous (D) in relation to the type of forest. Groups with different letters indicate that there are significant differences ($p < 0.05$).

Discusión

El presente estudio muestra evidencias de las diferencias en estructura forestal y suelo de los bosques estudiados, además se ha constatado que la riqueza de la comunidad de artrópodos está afectada por la especie forestal dominante de la masa en interacción con el grado de aridez. Por el contrario, no encontramos variación en las proporciones de los diferentes grupos funcionales de artrópodos con las condiciones abióticas y bióticas de la masa forestal.

La especie forestal ha demostrado tener un efecto significativo en la alteración y creación de un mosaico de nuevas condiciones ambientales ligadas a su presencia (Díaz-Pinés et al. 2011; Ampoorter et al. 2016). Consecuentemente, esto ha tenido una alteración de múltiples funciones ecosistémicas como la diversidad de sotobosque (Landuyt et al. 2019), la regeneración de diferentes especies (Bastias et al. 2019) las tasas de descomposición de hojarasca (Joly et al. 2017), etc. Particularmente, en nuestro estudio relacionamos la especie forestal dominante con las propiedades fisicoquímicas del suelo y la estructura forestal. Más específicamente, encontramos que los bosques dominados por *Q. ilex* presentan suelos con mayor abundancia de nutrientes, texturas arcillosas, con altos valores de biomasa y producción del sotobosque y con mayor cantidad de hojarasca frente a los bosques de *Pinus*. Aunque en las parcelas estudiadas de *Pinus* no tenemos datos de su origen, el hecho de que las masas de *Pinus* en Andalucía, hayan sido principalmente fruto de planes de reforestación y hayan sido manejadas reiteradamente hasta hace escasas décadas, ha podido ocasionar que la funcionalidad del sistema y las condiciones ambientales se vean alteradas con respecto a una evolución natural del bosque. Concretamente, en ese sentido, el hecho de que haya mayor biomasa y producción del sotobosque en los bosques de *Q. ilex* habilita mayor refugio y fuentes de alimentación para diferentes familias de artrópodos (Tobisch et al. 2023). Además, un mayor contenido de hojarasca que presentan estos bosques determina una mayor liberación de nutrientes al suelo creando las condiciones favorables para la proliferación de la comunidad vegetal y de micro y meso fauna (Prieto et al. 2018), en detrimento de los bosques dominados por especies de pinos.

Además de la identidad de la especie, nuestro estudio mostró que las diferencias de aridez para un mismo bosque han hecho que disminuya significativamente la riqueza de artrópodos, aunque sólo en el caso de bosques dominados por *Q. ilex* o *P. pinaster*.

Se ha evidenciado que los hábitats más húmedos reflejan una mayor disponibilidad de recursos y, por ende, un incremento en la riqueza de especies (Lister y García 2018), propiciando la presencia de determinados grupos taxonómicos y consecuentemente, aumentando la complejidad de las redes tróficas de los bosques (Cole et al. 2016). Esto corrobora en parte nuestra hipótesis inicial la cual sugería que la aridez afectaría negativamente a la riqueza de artrópodos. Sin embargo, el efecto de la aridez no fue general, ya que para ciertos bosques no encontramos esa disminución de diversidad de artrópodos con la aridez como por ejemplo en bosques de *Q. faginea* o *P. halepensis*. Esto puede ser porque las parcelas secas y húmedas elegidas aquí para estas especies no difieren lo suficiente en aridez para la percepción de la especie. Por ejemplo, los bosques dominados por *Q. faginea* en Andalucía suelen estar vinculados a umbrías y vaguadas de ríos, lo que hace que, aunque la zona en general posea valores de aridez altos, las condiciones microclimáticas no se correspondan con esos valores generales (Alfía et al. 2009). El caso contrario ocurre para *P. halepensis*, por su distribución circunmediterránea, la mayoría de las masas forestales en Andalucía se encuentran en zonas de elevada aridez, no existiendo parcelas excesivamente húmedas para esta especie (Fig. A1 del Anexo) y por tanto el gradiente de aridez en Andalucía es bastante corto en comparación a otras especies (Alfía et al. 2009).

A nivel de grupo funcional, encontramos que los depredadores, responsables de regulación de poblaciones de otros taxones, son el grupo predominante en los bosques, constituyendo más del 50 % de las especies de la comunidad. En cambio, los fitófagos, encontrados en menor proporción (23.1 ± 11 %) desempeñan un papel crucial en el control de la biomasa forestal (Mattson y Addy 1975). El siguiente grupo en importancia encontrado son los detritívoros (13.2 ± 7.8 %), un grupo con una amplia especialización, y que modulan significativamente el reciclaje de nutrientes (Joly et al. 2020). Y, por último, el grupo multifuncional o polífago, es un grupo capaz de ajustarse al uso de diferentes recursos, y, en consecuencia, son menos sensibles a los cambios en el ecosistema (Andersen et al. 2015). Para ninguno de estos grupos, encontramos variaciones en sus abundancias en función de las variables evaluadas, entre ellas la aridez, tipo de bosque, componentes de estructura forestal y suelo.

Esta situación puede ser explicada de distintas formas para cada variable. Para la aridez, por ejemplo, solo se han constatado cambios en la comunidad de hormigas en amplios gradientes ambientales (Gibb et al. 2015; Arnan et al. 2016) y, por tanto, esto podría explicar que no se aprecie el efecto de la aridez a pequeña escala (sur de la península). Además, en los bosques tiende a producirse una sustitución de grupos taxonómicos, pero manteniendo la funcionalidad trófica, como se plantea en Wimp et al. (2019) donde hay sustituciones de depredadores especialistas por especies generalistas cuando se produce una degradación del bosque. Para el caso del tipo de bosque, cada uno posee una comunidad adaptada a las condiciones del hábitat, no encontrándose diferencias cuantitativas en los grupos funcionales, pero sí en su composición de especies (Lamarre et al. 2016). La estructura forestal y el suelo tienen una influencia sobre la riqueza y composición de las comunidades de artrópodos (de Abreu Pestana et al. 2020), y como se ha constatado, existe una relación de la especie forestal con una estructura forestal y suelo específicos (Ampoorter et al. 2016; Pemán et al. 2017; Bastias et al. 2019), por lo cual en nuestros análisis, es plausible que al incluir los PCA en busca de un efecto general de ambos grupos de variables, se incurra en cierta redundancia con la especie forestal.

Por último, detectamos que la proporción de cada grupo funcional puede influir en los otros. Por ejemplo, en el caso de los depredadores, encontramos que su incremento causa reducciones en los fitófagos y polífagos (Finke y Denno 2004). Un aumento en la proporción de depredadores condiciona la disminución de ciertas especies de presas por un aumento de la intensidad de depredación (Klein et al. 2002). Adicionalmente, encontramos una relación negativa entre los detritívoros y los fitófagos, lo que difiere de lo demostrado por Stadler y Michalzik (2000), donde se detectó un incremento en la eficiencia de los descomponedores a medida que se incrementaron los fitófagos. Una explicación plausible podría estar vinculada con el alto grado de procesamiento de la biomasa vegetal realizado por los fitófagos, su elevada proporción en los bosques puede evitar la acumulación de material vegetal poco fragmentado (Rafes 1970), disminuyendo los recursos de los descomponedores (Robertson y Mann 1980).

Conclusiones

Las propiedades del suelo y la estructura forestal difieren entre los bosques de diferente género y especie estudiados. Los bosques andaluces dominados por especies del género *Quercus*, en especial *Q. ilex* presentan suelos con una mayor cantidad de nutrientes y texturas más arcillosas, con una mayor biomasa y producción del sotobosque. La riqueza de especies de artrópodos está influenciada por la aridez en función del tipo de bosque, siendo este efecto negativo y significativo sólo en bosques de *P. pinaster* y *Q. ilex*. Sin embargo, la proporción de los distintos grupos funcionales de artrópodos no está afectada por ninguna de las variables analizadas. La proporción de depredadores disminuye significativamente con las de los fitófagos y polífagos. Además, la proporción de detritívoros disminuye cuando aumentan los fitófagos.

Contribución de los autores

Rodríguez, G.: Conceptualización, Preparación de Datos, Análisis Formal, Metodología, Redacción del borrador original, Revisión y edición. Bastias, C.C.: Conceptualización, Preparación de Datos, Análisis Formal, Metodología, Revisión y edición. Villar-Ruiz, A.: Preparación de Datos, Análisis Formal, Redacción del borrador original. Salazar-Zarzosa, P.C.: Conceptualización, Preparación de Datos, Análisis Formal, Metodología, Revisión y edición. D. Herraiz, A.: Preparación de Datos, revisión y edición. Pérez-Guerrero, S.: Conceptualización, Preparación de Datos, Metodología. Barrón, V.: Conceptualización, Metodología. Quero Pérez, J.L.: Conceptualización, Financiación, Metodología, Revisión y edición. Villar, R.: Conceptualización, Financiación, Metodología, Revisión y edición.

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Agradecemos a Vicente Jesús Sandoval Altelarrea (jefe de Servicio de Inventario Forestal, Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico) por la ayuda en la localización de las parcelas del IFN y a Paloma Ruiz-Benito por su ayuda en las bases de datos del IFN. El apoyo financiero lo proporcionaron los proyectos “Ecología funcional de los bosques andaluces y predicciones sobre sus cambios futuros” (For-Change) (UCO-FEDER 18 REF 27943 MOD B), “Funcionalidad y servicios ecosistémicos de los bosques andaluces y normarroquies: relaciones con la diversidad vegetal y edáfica ante el cambio climático” (P18-RT-3455) de la Junta de Andalucía (España), los proyectos MEC “ECO-MEDIT” (CGL2014-53236-R), “FOR_FUN” (PID2020-115809RB-I00), “Early detection of oak decline: disentangling biotic-abiotic stress interaction through the spectral plant traits dynamics (D-Traits)” (PID2021-124058OA-I00, en el marco del Plan Estatal de Investigación Científica, Técnica e Innovación 2021-2023, subprograma de generación de conocimiento y “FORMEDY” (TED2021-131722B-I00) y fondos FEDER. Agradecemos al MAPA (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación) y al MITECO (Ministerio de Transición Ecológica) el acceso y la disponibilidad en abierto del Inventario Forestal Español (<https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventario-forestal-nacional.html>). A la Dirección General de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía por facilitarnos el permiso necesario para llevar a cabo los muestreos.

Disponibilidad de datos

Los datos procesados de este trabajo se encuentran depositados en el repositorio online Zenodo.org (<https://doi.org/10.5281/zenodo.15047870>) y en Rodríguez et al. 2025.

Para el acceso a los datos de censos de árboles y artrópodos por parcela se deben poner en contacto con el autor de correspondencia y para el acceso a los datos brutos de censos de árboles en el IFN3, son accesibles a través del siguiente enlace: <https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/ifn3.html>

Referencias

- AEMET 2011. *Atlas climático ibérico. Temperatura del aire y precipitación (1971-2000)*. Agencia Estatal de Meteorología Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Alameda, D., Villar, R., Iriondo, J.M. 2012. Spatial pattern of soil compaction: Trees' footprint on soil physical properties. *Forest Ecology and Management* 283, 128–137. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.018>
- Alberdi, I., Sandoval, V., Condes, S., Cañellas, I., Vallejo, R. 2016. El Inventario Forestal Nacional español, una herramienta para el conocimiento, la gestión y la conservación de los ecosistemas forestales arbolados. *Ecosistemas* 25(3), 88–97. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-3.10>
- Alía, R., GarcíadelBarrio, J.M., Iglesias, S., Mancha, J.A., deMiguel y del Ángel, J., Nicolás, J.L., et al. 2009. *Regiones de procedencia de especies forestales españolas*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Akaike, H. 1983. Information measures and model selection. *International Statistical Institute* 44, 277–291.
- Anaya-Romero, M., Muñoz-Rojas, M., Ibañez, B., Maraño, T. 2016. Evaluation of forest ecosystem services in Mediterranean areas. A regional case study in South Spain. *Ecosystem Services* 20, 82–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.07.002>
- Andersen, A.N., DelToro, I., Parr, C.L. 2015. Savanna ant species richness is maintained along a bioclimatic gradient of increasing latitude and decreasing rainfall in northern Australia. *Journal of Biogeography* 42(12), 2313–2322. <https://doi.org/10.1111/jbi.12599>
- Andrew, N.R., Hughes, L. 2005. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: Implications for future impacts of climate change. *Austral Ecology* 30, 281–297. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01464.x>
- Ampoorter, E., Selvi, F., Auge, H., Baeten, L., Berger, S., Carrari, E., Coppi, A., et al. 2016. Driving mechanisms of overstorey–understorey diversity relationships in European forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 19, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.02.001>
- Anan, X., Cerdá, X., Retana, J. 2016. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography* 40(3), 448–457. <https://doi.org/10.1111/ecog.01938>
- Bastias, C.C., Morán-López, T., Valladares, F., Benavides, R. 2019. Seed size underlies the uncoupling in species composition between canopy and recruitment layers in European forests. *Forest Ecology and Management* 449, 117471. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117471>
- Bastias, C.C., Rodríguez Castilla G., Salazar-Zarzosa, P., Díaz Herraiz, A., González Herranz, N., Ruiz-Benito, P., Barrón, V., et al. 2025. Differential aridity-induced variations in ecosystem multifunctionality between Iberian *Pinus* and *Quercus* Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 173, 113411. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113411>
- Belgorodski, N., Greiner, M., Tolkendorf, K., Schueller, K. 2017. *riskDistributions: Fitting Distributions to Given Data or Known Quantiles*. <https://cran.r-project.org/web/packages/riskDistributions/index.html>
- Cole, R.J., Holl, K.D., Zahawi, R.A., Wickey, P., Townsend, A.R. 2016. Leaf litter arthropod responses to tropical forest restoration. *Ecology and Evolution* 6, 5158–5168. <https://doi.org/10.1002/ece3.2220>
- Corbet, S.A. 1997. Role of pollinators in species preservation, conservation, ecosystem stability and genetic diversity. *Acta Horticulturae* 437, 219–230. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1997.437.23>
- Culliney, T.W. 2013. Role of arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture* 3, 629–659. <https://doi.org/10.3390/agriculture3040629>
- da Silva, L.P., Heleno, R.H., Costa, J.M., Valente, M., Mata, V.A., Gonçalves, S.C., DaSilva, A.A., et al. 2019. Natural woodlands hold more diverse, abundant, and unique biota than novel anthropogenic forests: a multi-group assessment. *European Journal of Forest Research* 138, 461–472. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01183-5>
- de Abreu Pestana, L.F., deSouza, A.L.T., Tanaka, M.O., Labarque, F.M., Soares, J.A.H. 2020. Interactive effects between vegetation structure and soil fertility on tropical ground-dwelling arthropod assemblages. *Applied Soil Ecology* 155, 103624. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103624>

- de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I., Fernández, C.N., Olmo, M., Arana, T.M., Villar, R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23(2), 82–89. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.11>
- DelToro, I., Ribbons, R.R., Pelini, S.L. 2012. The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 17, 133–146.
- Díaz-Pinés, E., Rubio, A., VanMiegroet, H., Montes, F., Benito, M. 2011. Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management* 262(10), 1895–1904. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.02.004>
- Gibb, H., Sanders, N.J., Dunn, R.R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., Parr, C.L. 2015. Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1808), 20150418. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0418>
- GutiánOjea, F., Carballas, T. 1976. *Técnicas de análisis de suelos*. Pico Sacro. Santiago de Compostela, España. <http://hdl.handle.net/10261/59235>
- Llorca, M. 1991. *Prácticas de Edafología*. Universidad Politécnica de Valencia. Valencia, España.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatolgy* 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Finke, D.L., Denno, R.F. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429(6990), 407–410. <https://doi.org/10.1038/nature02554>
- Graça, M.A.S., Ferreira, R.C.F., Coimbra, C.N. 2001. Litter processing along a stream gradient: The role of invertebrates and decomposers. *Journal of the North American Benthological Society* 20(3), 408–420. <https://doi.org/10.2307/1468038>
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., Tilman, D. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12(10), 1029–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x>
- Harris, J.E., Rodenhouse, N.L., Holmes, R.T. 2019. Decline in beetle abundance and diversity in an intact temperate forest linked to climate warming. *Biological Conservation* 240, 108219. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108219>
- Hernández, L., Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., Romero, F., Sanz, C., Gómez Manzaneque, F. 2011. Reconstructing forest history from archaeological data: a case study in the Duero basin assessing the natural origin of controversial forests and the loss of tree populations of great biogeographical interest. *Forest Ecology and Management* 261(7), 1178–1187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.033>
- Herraiz, A.D., Salazar-Zarzosa, P.C., Mesas, F.J., Arenas-Castro, S., Ruiz-Benito, P., Villar, R. 2023. Modelling aboveground biomass and productivity and the impact of climate change in Mediterranean forests of South Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 337, 109498. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109498>
- Hulshof, C.M., Ackerman, J.D., Franqui, R.A., Kawahara, A.Y., Restrepo, C. 2024. Temperature seasonality drives taxonomic and functional homogenization of tropical butterflies. *Diversity and Distributions* 30(7), e13814. <https://doi.org/10.1111/ddi.13814>
- Joly, F.X., Milcu, A., Scherer-Lorenzen, M., Jean, L.K., Bussotti, F., Dawud, S.M., Hättenschwiler, S. 2017. Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist* 214(3), 1281–1293. <https://doi.org/10.1111/nph.14452>
- Joly, F.X., Coq, S., Coulis, M., David, J.F., Hättenschwiler, S., Mueller, C.W., Subke, J.A. 2020. Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover. *Communications Biology* 3(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01392-4>
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Tschantke, T. 2002. Predator–prey ratios on cocoa along a land-use gradient in Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 11, 683–693. <https://doi.org/10.1023/A:1015548426672>
- Landuyt, D., DeLombaerde, E., Perring, M.P., Hertzog, L.R., Ampoorter, E., Maes, S.L., Verheyen, K. 2019. The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world. *Global Change Biology* 25(11), 3625–3641. <https://doi.org/10.1111/gcb.14756>
- Landuyt, D., Ampoorter, E., Bastias, C.C., Benavides, R., Müller, S., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Wasof, S., et al. 2020. Importance of overstorey attributes for understorey litter production and nutrient cycling in European forests. *Forest Ecosystems* 7, 45. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00256-x>
- Lamarre, G.P., Hérault, B., Fine, P.V.A., Vedel, V., Lupoli, R., Mesones, I., Baraloto, C. 2016. Taxonomic and functional composition of arthropod assemblages across contrasting Amazonian forests. *Journal of Animal Ecology* 85, 227–239. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12445>
- Lister, B.C., Garcia, A. 2018. Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115, 201722477. <https://doi.org/10.1073/pnas.1722477115>
- Löf, M., Brunet, J., Filyushkina, A., Lindblad, M., Skovsgaard, J.P., Felton, A. 2015. Management of oak forests: striking a balance between timber production, biodiversity and cultural services. *International Journal of Biodiversity Science Ecosystem Services and Management* 12(1–2), 59–73. <https://doi.org/10.1080/21513732.2015.1120780>
- Lopez-Tirado, J., Hidalgo, P.J. 2016. Ecological niche modelling of three Mediterranean pine species in the south of Spain: a tool for afforestation/reforestation programs in the twenty-first century. *New Forests* 47(3), 411–429. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9523-3>
- Marañón, T., Díaz, C.M.P., Ramos, I.M.P., Villar, R. 2014. Tendencias en la investigación sobre ecología y gestión de las especies de *Quercus*. *Ecosistemas* 23(2), 124–129. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.16>
- Mattson, W., Addy, N. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190, 515–522. <https://doi.org/10.1126/science.190.4214.515>
- McGlynn, T.P., Salinas, D.J., Dunn, R.R., Wood, T.E., Lawrence, D., Clark, D.A. 2007. Phosphorus limits tropical rain forest litter fauna. *Biotropica* 39, 50–53. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00241.x>
- Menta, C., Remelli, S. 2020. Soil health and arthropods: from complex system to worthwhile investigation. *Insects* 11(1). <https://doi.org/10.3390/insects11010054>
- Montero, G., Ruiz-Peinado, R., Muñoz, M. 2005. *Producción de biomasa y fijación de CO₂ por los bosques españoles*. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA). Madrid, España.
- Montero, G., Lopez-Leiva, C., Ruiz-Peinado, R., Lopez-Senespleda, E., Onrubia, R., Pasalodos, M. 2020. *Producción de biomasa y fijación de carbono por los matorrales españoles y por el horizonte orgánico superficial de los suelos forestales*. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación Secretaría General Técnica Gobierno de España, Madrid, España.
- O'Brien, M.J., Brezzi, M., Schuldt, A., Zhang, J.-Y., Ma, K., Schmid, B., Niklaus, P.A. 2017. Tree diversity drives diversity of arthropod herbivores, but successional stage mediates detritivores. *Ecology and Evolution* 7, 8753–8760. <https://doi.org/10.1002/ece3.3411>
- Pemán, J., Iriarte, I., Lario, F.J. 2017. *La restauración forestal de España: 75 años de una ilusión*. Ministerio de Agricultura y Pesca Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, España.
- Pérez-Contreras, T. 1999. La especialización en los insectos fitófagos: una regla más que una excepción. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26, 759–776.

- Peguero, G., Folch, E., Liu, L., Ogaya, R., Peñuelas, J. 2021. Divergent effects of drought and nitrogen deposition on microbial and arthropod soil communities in a Mediterranean forest. *European Journal of Soil Biology* 103, 103275. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103275>
- Pestana, L.F.deA., Souza, A.L.T.de, Tanaka, M.O., Labarque, F.M., Soares, J.A.H. 2020. Interactive effects between vegetation structure and soil fertility on tropical ground-dwelling arthropod assemblages. *Applied Soil Ecology* 155, 103624. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103624>
- Prieto, I., Almagro, M., Bastida, F., Querejeta, J. 2019. Altered leaf litter quality exacerbates the negative impact of climate change on decomposition. *Journal of Ecology* 107, 2364–2382. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13168>
- R Core Team 2021. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rafes, P.M. 1970. Estimation of the effects of phytophagous insects on forest production. In: Reichle, D.E. (ed.) *Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Ecological Studies* 1, pp. 100–106. Springer-Verlag New York. https://doi.org/10.1007/978-3-642-85587-0_9
- Robertson, A., Mann, K. 1980. The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* 59, 63–69. <https://doi.org/10.1007/BF00396983>
- Rodríguez, G., Bastias, C.C., Villar-Ruiz, Á., Herraiz, A., Salazar-Zarzosa, P., Pérez-Guerrero, S., Barrón, V., et al. 2025. Efectos del tipo de bosque y la aridez en la comunidad de artrópodos de los bosques de *Pinus* y *Quercus* del Sur de la Península Ibérica [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.15047870>
- Salazar-Zarzosa, P.C., Diaz, A., Olmo, M., Ruiz-Benito, P., Barrón, V., CrespoBastias, C., de la Riva, E., Villar, R. 2021. Linking functional traits with tree growth and forest productivity in *Quercus ilex* forests along a climatic gradient. *Science of The Total Environment* 786, 147468. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147468>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sayer, E.J. 2005. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81(1), 1. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006846>
- Semenza, J.C., Menne, B. 2009. Climate change and infectious diseases in Europe. *The Lancet Infectious Diseases* 9(6), 365–375. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(09\)70104-5](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(09)70104-5)
- Shivanna, K.R. 2022. Climate change and its impact on biodiversity and human welfare. *Proceedings of the Indian National Science Academy* 88, 160–171. <https://doi.org/10.1007/s43538-022-00073-6>
- Souza, L., Zelikova, T.J., Sanders, N.J. 2016. Bottom-up and top-down effects on plant communities: nutrients limit productivity, but insects determine diversity and composition. *Oikos* 125, 566–575. <https://doi.org/10.1111/oik.02579>
- Stadler, B., Michalzik, B. 2000. Effects of phytophagous insects on micro-organisms and throughfall chemistry in forested ecosystems: herbivores as switches for the nutrient dynamics in the canopy. *Basic and Applied Ecology* 1(2), 109–116. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00016>
- Stephen, J. 2005. Aridity Indexes. In: Oliver, J.E. (ed.) *Encyclopedia of World Climatology. Encyclopedia of Earth Sciences Series*, pp. 89–94. Springer Dordrecht, The Netherlands.
- Sturner, R.W., Elser, J.J. 2002. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press Princeton. <https://doi.org/10.1515/9781400885695>
- Tobisch, C., Rojas-Botero, S., Uhler, J., Müller, J., Kollmann, J., Moning, C., Brändle, M., et al. 2023. Plant species composition and local habitat conditions as primary determinants of terrestrial arthropod assemblages. *Oecologia* 201, 813–825. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05345-6>
- Urbaneja, A., Ripollés, J.L., Abad, R., Calvo, J., Vanaclocha, P., Tortosa, D., Jacas, J.A. 2005. Importancia de los artrópodos depredadores de insectos y ácaros en España. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas* 31, 209–223.
- Wimp, G.M., Ries, L., Lewis, D., Murphy, S.M. 2019. Habitat edge responses of generalist predators are predicted by prey and structural resources. *Ecology* 100(6), e02662. <https://doi.org/10.1002/ecy.2662>
- Wise, D.H., Lensing, J.R. 2019. Impacts of rainfall extremes predicted by climate-change models on major trophic groups in the leaf litter arthropod community. *Journal of Animal Ecology* 88(10), 1486–1497. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13046>

Anexo / Appendix

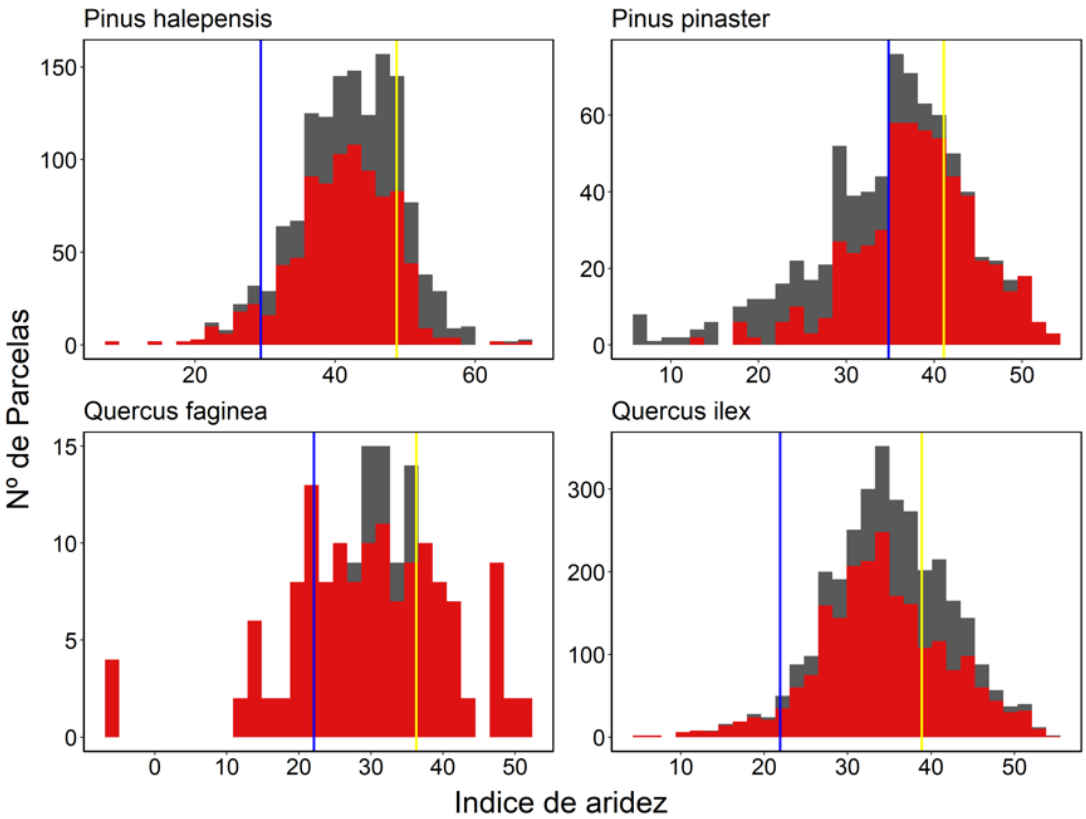


Figura A1. Distribución de las parcelas de las cuatro especies estudiadas. En color gris todas las parcelas del IFN3 en Andalucía, en rojo aquellas parcelas que se encuentran en zonas conservadas. Las líneas azul y amarilla representan los niveles de aridez de las parcelas en el extremo húmedo (azul) y seco (amarillo), que se han muestreado en este trabajo.

Figure A1. Distribution of the plots of the four studied species. All IFN3 plots in Andalusia are shown in grey, while plots located in conserved areas are highlighted in red. The blue and yellow lines represent the aridity levels of the plots at the humid (blue) and dry (yellow) extremes, which were sampled in this study.

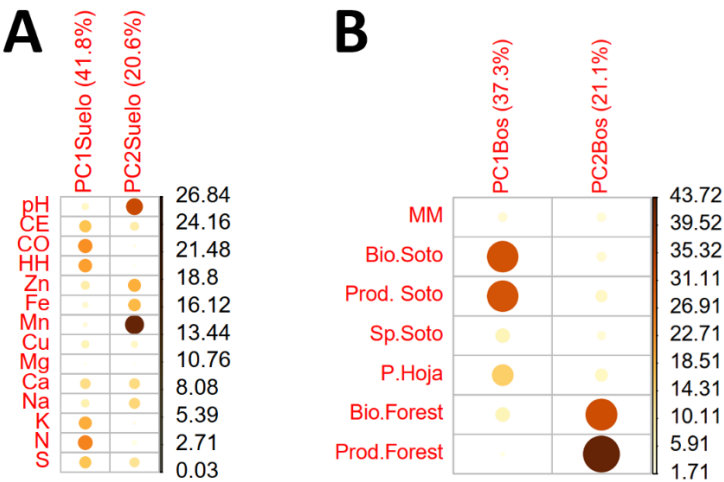


Figura A2. Contribución de las variables en los PCA de suelo (A) y de estructura forestal (B) para todos los tipos de bosques juntos. Los números que aparecen a la derecha de cada figura corresponden con el porcentaje de varianza absorbida y su escala en color. PC1Suelo (Primer componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC2Suelo (Segunda componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC1Bos (Primer componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC2Bos (Segunda componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo).

Figure A2. Contribution of the variables in the PCA of soil (A) and forest structure (B). The numbers that appear to the right of each figure correspond to the percentage of variance absorbed and its colour scale. PC1Suelo (First principal component of the PCA of soil physico-chemical properties), PC2Suelo (Second principal component of the PCA of soil physico-chemical properties), PC1Bos (First principal component of the PCA of forest physico-chemical properties), PC2Bos (Second principal component of the PCA of forest physico-chemical properties).

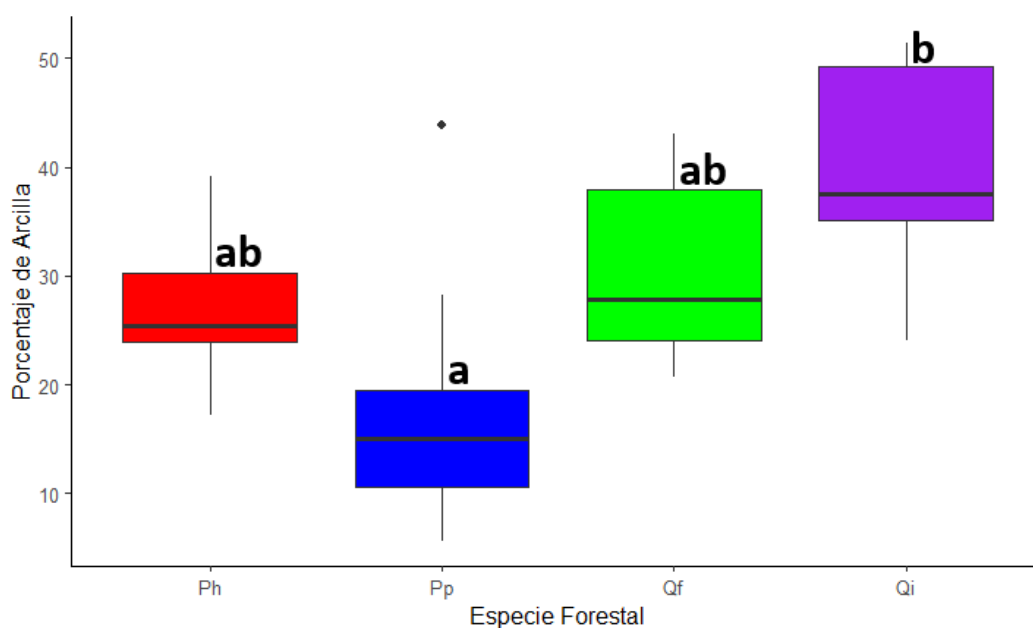


Figura A3. Diferencias en el porcentaje de arcilla en los distintos bosques (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Especies con distintas letras reflejan diferencias significativas ($p < 0.05$) analizadas mediante test de Tukey-Kramer.

Figure A3. Differences in the percentage of clay across different forests (Ph: *P. halepensis*; Pp: *P. pinaster*; Qf: *Q. faginea*; Qi: *Q. ilex*). Species with different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) analyzed using the Tukey-Kramer test.

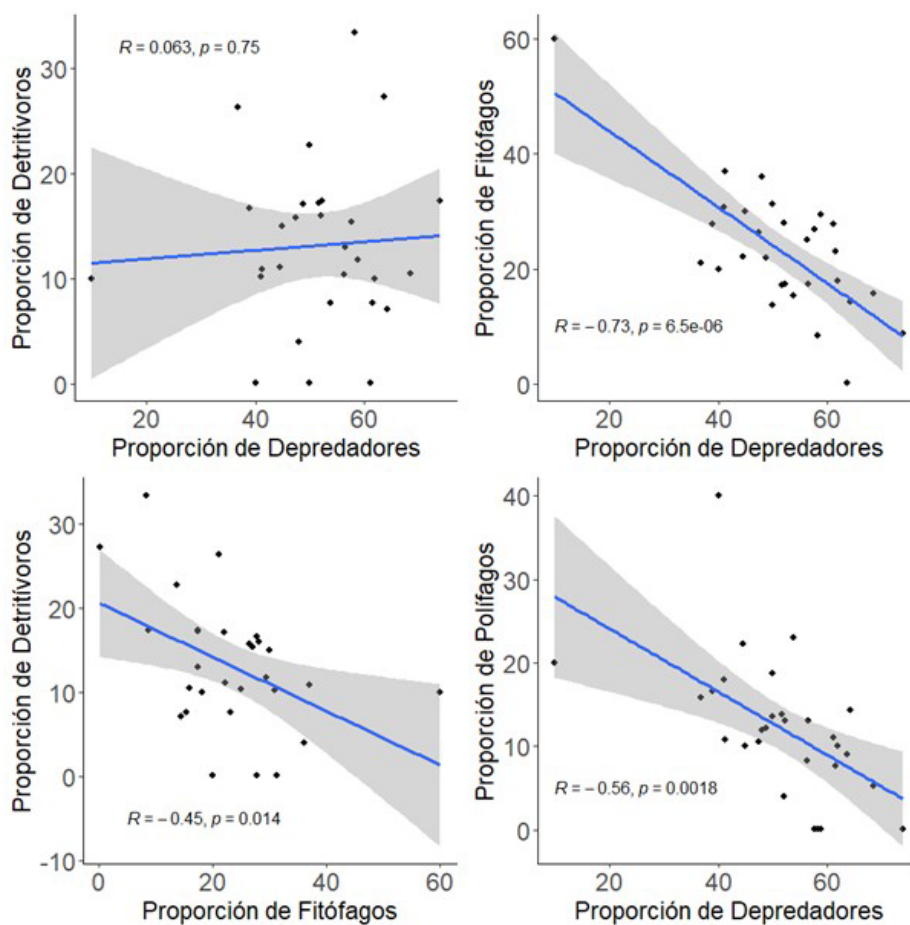


Figura A4. Relaciones lineales entre los distintos grupos funcionales de artrópodos (Depredadores, Fitófagos, Detritívoros y Polífagos). Se indica el coeficiente de correlación (R) y el valor de p. La zona sombreada indica el intervalo de confianza al 95% de la recta de regresión.

Figure A4. Linear relationships between the different functional groups of arthropods (Predators, Phytophages, Detritivores and Polyphages). The correlation coefficient (R) and the p-value are indicated. The shaded area indicates the 95% confidence interval of the regression line.

Tabla A1. Selección del modelo lineal generalizado más parsimonioso para estimar la riqueza de especies de artrópodos, según AIC (Akaike Information Criterion, seleccionando el de menor AIC, Akaike, 1983). NS ($p>0.05$), * ($p<0.05$), ** ($p<0.01$), *** ($p<0.001$), - (no incluido en el modelo). Categoría de aridez (Húmedo o Seco), Especie Forestal (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. ilex* y *Q. faginea*), PC1Suelo (Primer componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC2Suelo (Segunda componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC1Bos (Primer componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC2Bos (Segunda componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo).

Table A1. Selection of the most parsimonious generalized linear model to estimate arthropod species richness, based on AIC (Akaike Information Criterion, selecting the model with the lowest AIC, Akaike, 1983). NS ($p>0.05$), * ($p<0.05$), ** ($p<0.01$), *** ($p<0.001$), - (not included in the model). Aridity category (Humid or Dry), Forest Species (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. ilex*, and *Q. faginea*), PC1Suelo (First principal component of the PCA of soil physico-chemical properties), PC2Suelo (Second principal component of the PCA of soil physico-chemical properties), PC1Bos (First principal component of the PCA of forest physico-chemical properties), PC2Bos (Second principal component of the PCA of forest physico-chemical properties).

	Categoría de Aridez	Especie Forestal	Categoría de Aridez: Especie Forestal	PC ₁ Suelo	PC ₂ Suelo	PC ₁ Bos	PC ₂ Bos	AIC
Modelo 1	NS	***	**	NS	NS	NS	NS	186.6
Modelo 2	NS	***	***	NS	NS	NS	-	184.6
Modelo 3	NS	***	***	-	NS	NS	-	182.9
Modelo 4	NS	***	***	-	-	NS	-	181.4
Modelo 5	NS	***	***	-	-	-	-	180.4

Tabla A2. Selección del modelo lineal generalizado más parsimonioso para estimar la proporción de los distintos grupos funcionales (Depredadores, Detritívoros, Fitófagos y Polífagos), según AIC (Akaike Information Criterion, seleccionando el de menor AIC, Akaike, 1983). NS ($p>0.05$), * ($p<0.05$), ** ($p<0.01$), *** ($p<0.001$), - (no incluido en el modelo). Categoría de aridez; (Húmedo o Seco), Especie Forestal (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. ilex* y *Q. faginea*), PC1Suelo (Primer componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC2Suelo (Segunda componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC1Bos (Primer componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo), PC2Bos (Segunda componente del PCA de las propiedades físico-químicas del suelo).

Table A2. Selection of the most parsimonious generalized linear model to estimate the proportion of different functional groups (Predators, Detritivores, Phytophages, and Polyphages), based on AIC (Akaike Information Criterion, selecting the model with the lowest AIC, Akaike, 1983). NS ($p>0.05$), * ($p<0.05$), ** ($p<0.01$), *** ($p<0.001$), - (not included in the model). Aridity Category; (Humid or Dry), Forest Species (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. ilex*, and *Q. faginea*), PC1Suelo (First principal component of the PCA of soil physico-chemical properties), PC2Suelo (Second principal component of the PCA of soil physico-chemical properties), PC1Bos (First principal component of the PCA of forest physico-chemical properties), PC2Bos (Second principal component of the PCA of forest physico-chemical properties).

Depredadores

	Categoría de Aridez	Especie Forestal	Categoría de Aridez: Especie Forestal	PC ₁ Suelo	PC ₂ Suelo	PC ₁ Bos	PC ₂ Bos	AIC
Modelo 1	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	246.4
Modelo 2	NS	NS	-	NS	NS	NS	NS	242.4
Modelo 3	NS	-	-	NS	NS	NS	NS	239.2
Modelo 4	NS	-	-	NS	NS	-	NS	237.2
Modelo 5	NS	-	-	NS	NS	-	-	235.2

Detritívoros

	Categoría de Aridez	Especie Forestal	Categoría de Aridez: Especie Forestal	PC ₁ Suelo	PC ₂ Suelo	PC ₁ Bos	PC ₂ Bos	AIC
Modelo 1	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	194.8
Modelo 2	NS	NS	NS	-	NS	NS	NS	192.8
Modelo 3	NS	NS	NS	-	NS	NS	-	190.8
Modelo 4	NS	NS	0.08	-	-	NS	-	189.2
Modelo 5	NS	NS	0.06	-	-	-	-	187.8

Continuación **Tabla A2** / **Table A2** continued

Fitófagos

	Categoría de Aridez	Especie Forestal	Categoría de Aridez: Especie Forestal	PC ₁ Suelo	PC ₂ Suelo	PC ₁ Bos	PC ₂ Bos	AIC
Modelo 1	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	233.4
Modelo 2	NS	NS	NS	0.09	-	NS	NS	231
Modelo 3	NS	0.07	-	NS	-	NS	NS	229.3
Modelo 4	NS	NS	-	NS	-	-	NS	227.3
Modelo 5	NS	NS	-	NS	-	-	-	226.2

Polífagos

	Categoría de Aridez	Especie Forestal	Categoría de Aridez: Especie Forestal	PC ₁ Suelo	PC ₂ Suelo	PC ₁ Bos	PC ₂ Bos	AIC
Modelo 1	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	215.4
Modelo 2	0.09	NS	NS	NS	NS	-	NS	213.4
Modelo 3	NS	NS	NS	-	NS	-	NS	211.7
Modelo 4	0.07	NS	0.06	-	NS	-	-	210.4
Modelo 5	NS	NS	NS	-	-	-	-	210.4