



UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCIÓN DE BIOLOGÍA



**Efecto de cambio climático sobre los modelos de distribución de la abundancia en ensamblajes animales en la isla de Tenerife: caso de los coleópteros de la superficie del suelo (Carabidae) como indicadores ecológicos**

*Effect of climate change on distribution models abundance assemblages animals in the island of Tenerife: the beetles in the soil surface (Carabidae) as ecological indicators*

**Tutores: Antonio de los Santos Gómez y Roberto  
Dorta Guerra**

Mora Delgado, Elisa  
Grado en Biología

Julio 2015

<b>SOLICITUD DE DEFENSA Y EVALUACIÓN TRABAJO FIN DE GRADO Curso Académico: 2014/2015</b>	<b>ENTRADA</b> Fecha: Núm:
--	----------------------------------

**Datos Personales**

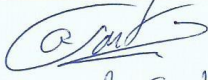
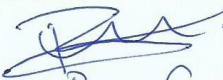
Nº DNI o pasaporte:	Nombre y Apellidos:
43833599S	Elisa Mora Delgado
Teléfono:	Dirección de correo electrónico:
677612885	Alu0100538496@ull.edu.es

**SOLICITA** la defensa y evaluación del Trabajo Fin de Grado

**TÍTULO**

Efecto de cambio climático sobre los modelos de distribución de la abundancia en ensamblajes animales en la isla de Tenerife: caso de los coleópteros de la superficie del suelo (Carabidae) como indicadores ecológicos.

**Autorización para su depósito, defensa y evaluación**

D. Antonio de los Santos Gómez	
<b>Profesor/a del Departamento de</b> Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal	
y D. Roberto Dorta Guerra	
<b>Profesor/a del Departamento de</b> Matemáticas, Estadística e Investigación Operativa	
autorizan al solicitante a presentar la Memoria del Trabajo Fin de Grado	
 Fdo.: Antonio de los Santos Gómez	 Fdo.: ROBERTO DORTA GUERRA

La Laguna, a 7 de Julio de 2015

Firma del interesado/a



**SR/A. PRESIDENTE DE LA COMISIÓN DE GRADO DE LA FACULTAD DE BIOLOGÍA**

---

# ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN .....	6
2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	10
2.1. Área de estudio.....	10
2.2. Trabajo de campo y de laboratorio.....	12
2.3. Análisis estadísticos .....	15
2.3.1. Índice de diversidad .....	15
2.3.2. Medida de dominancia .....	16
2.3.3. Distribución normal logarítmica .....	16
2.3.4. Análisis Clúster jerárquico .....	17
3. RESULTADOS .....	17
4. DISCUSIÓN.....	22
5. CONCLUSIONES .....	26
5.1. Conclusions .....	26
6. AGRADECIMIENTOS .....	26
7. ANEXO.....	27
8. REFERENCIAS .....	31

## RESUMEN

El efecto del cambio climático sobre los modelos de distribución relativa de las especies, a lo largo de los estratos de elevación de la isla de Tenerife, pueden ser observados a través del uso de bioindicadores naturales; en nuestro caso, el uso de las familias Carabidae y Tenebrionidae podrían reflejar el cambiante medio en el que se sitúan. Para realizar estas estimaciones del posible efecto del clima sobre los ensamblajes de escarabajos, se realizó un muestreo a través de trampas de caída que expresaran la actividad-densidad de las poblaciones existentes. Los valores obtenidos en la distribución log-normal truncada, tras el uso de la prueba de Kolmogorov-Smirnov, confirmaron las descripciones anteriores sobre estos ensamblajes en la isla. Finalmente, los resultados mostraron una mayor desviación en los modelos log-normal truncados. Cabe esperar que estas desviaciones se deban a la presión medio ambiental que ejerce el efecto del cambio climático. Las condiciones ambientales actuales parece que han llevado a la homogenización de las condiciones climáticas de los ecosistemas del gradiente altitudinal de la isla de Tenerife. Las perturbaciones producidas por el efecto del cambio climático son más considerables en los ecosistemas más desfavorables para nuestros bioindicadores. En estas zonas las poblaciones de escarabajos son más sensibles a los cambios producidos en el ambiente local. La migración de *Carabus interruptus* hacia cotas más altas es posiblemente la consecuencia más destacada del gran efecto del cambio climático sobre los ensamblajes de animales.

**Palabras claves:** Cambio climático, Carabidae, diversidad, log-normal, Tenebrionidae.

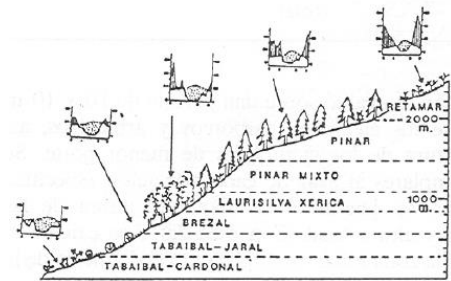
## ABSTRACT

The effect of climatic change on the pattern of relative distribution of the species along elevation strata of Tenerife Island, can be observed through employment of natural bioindicators; in our case using *Carabidae* and *Tenebrionidae* family may reflect the changing means in which are located. In order to carry on our study we sampled by pitfall traps to express the activity-density of existing populations was performed. The values obtained from the log-normal distribution truncated after using the Kolmogorov-Smirnov, confirmed earlier descriptions of these assemblies on the island. Finally, the results showed greater deviation in the truncated log-normal models. It is expected that these deviations are due to the environmental pressure of the effect of climate change. The current environmental conditions appear to have led to the homogenization of the climatic conditions of the ecosystems of altitudinal gradient on the island of Tenerife. The disturbances caused by the effect of climate change are more substantial in the most unfavorable ecosystems for our bioindicators. In these areas beetle populations are more sensitive to changes in the local environment. *Carabus interruptus* migration to higher levels is probably the most notable consequence of the great impact of climate change on animal assemblages.

Key words: climatic change, Carabidae, diversity, log-normal, Tenebrionidae.

## 1. INTRODUCCIÓN

Hace varios siglos, algunos naturalistas de renombre, como Humboldt, Webb, Berthelot y varios coleopterólogos como, por ejemplo, Brullé, Dejean y Wollaston, describieron los efectos amplios del gradiente climático altitudinal de la isla de Tenerife, en el cual se dan cambios microambientales, relativos al topoclima, el suelo y la vegetación (de los Santos et al., 2000, 2002) y, habitualmente, la isla de Tenerife registra altos niveles de desertización. Por ello, se espera que las poblaciones de coleópteros presenten diferentes distribuciones altitudinales afectadas por su óptimo fisiológico (hídrica y térmica) y por sus límites de tolerancia (*sensu* Hutchinson, 1957; de los Santos et al., 2006). Además, las predicciones de los modelos teóricos (Folke et al., 2004) muestran un claro aumento sobre la probabilidad de que se produzcan perturbaciones o, incluso, perturbaciones causadas por el efecto antrópico en los ecosistemas en general (Parsons, 1981), y en Tenerife en particular, dio lugar a una disminución de la capacidad de recuperación de los ecosistemas debido a la eliminación parcial o completa de grupos funcionales de especies.



**Imagen 1.** Variación altitudinal de los tipos de vegetación y las condiciones climáticas de Tenerife (de los Santos, 1991).

Hutchinson (1957) define el hábitat –nicho– de un organismo como “un hipervolumen de *n* dimensiones, que engloba la gama completa de condiciones bajo las que el organismo puede reproducirse“. La descripción de este concepto estará influenciada por la escala de observación utilizada (Campbell, 1977; McIntyre, 1997). En este sentido, el hábitat puede hacer referencia al “clima” en un lugar determinado, proporcionado por los distintos datos meteorológicos. Sin embargo, una gran parte de los insectos se sitúan a ras de suelo y viven en agujeros o zonas que les permitan protegerse de las inclemencias del tiempo. Por lo tanto, estos artrópodos se pueden encontrar a temperaturas confortables que proporcionan estos microambientes (Cloudsley-Thompson, 1974), y así no se ven afectados por el “clima” de la zona.

Los cambios adaptativos son importantes en la determinación de la vulnerabilidad de los ensamblajes de especies y en la resistencia de éstos al cambio climático (Bennett y Lenski, 2007; Calosi et al., 2008; Lyle y Ostendorf, 2011; Parmesan, 2006). Sabemos que los carábidos exhiben importantes respuestas adaptativas, ya que ocupan una gran variedad de hábitats (Lansen et al., 2003; Luff et al., 1992; Thiele, 1977) y son capaces de responder con

gran rapidez a los cambios en el ecosistema (Elek y Lövei, 2007; Kimberling et al., 2001; Pearce y Venier, 2006; Thiele, 1977); ofreciendo así un gran potencial como bioindicadores a escala local de los efectos disturbadores y perturbadores (Thiele, 1977; Kimberling et al., 2001; Pearce y Venier, 2006; Gaucherel et al., 2007). Por lo tanto, aparecen como excelentes indicadores ecológicos, debido a su sensibilidad a los cambios de temperatura y humedad a través de los gradientes altitudinales, así como a las etapas de sucesión ecológica y a las posibles perturbaciones (Butterfield et al., 1995; Pearce y Venier, 2006).

Se sabe que los carábidos son los escarabajos más sensibles a los cambios en las precipitaciones y humedad que se dan en ambientes de baja latitud (de los Santos et al., 1985, 1991) y las temperaturas a altas latitudes y altitudes (Greenslade, 1968; Butterfield, 1996). Las preferencias de estos invertebrados por sus condiciones de hábitat parece ser el marco más importante en cuanto a los patrones de distribución de los mismos (Döring y Krompb, 2003). Sus etapas más vulnerables de sus ciclos de vida se ajustan para no coincidir con parámetros físicos extremos, como el incremento de la temperatura, ni con el aumento actividad de sus depredadores naturales. Además, su presencia y abundancia normalmente están relacionadas con el aumento de la densidad de presas y con la mayor cobertura herbácea de la zona (Lenski, 1982; Lövei y Sunderly, 1996; Guillermain et al., 1997; Cole et al., 2002; Dennis, 2003; Brymayr et al., 2004; Migliorini et al., 2002).

La aparición de la familia *Carabidae* data del Terciario, desde entonces han poblado todos los hábitats excepto los desiertos (Lövei y Sunderly, 1996). No obstante, existen diferentes especies de carábidos que son capaces de colonizar algunos “hábitats húmedos” que se dan en los desiertos cálidos como el Sahara, Namibia, Kalahari, etc. La colonización de la isla de Tenerife se produjo por una especie ancestral de carábido, semejante a el actual *Carabus interruptus* Dejean, 1831 (Coleoptera, Carabidae), especie endémica de gran tamaño que se relaciona con un subgénero que se encuentra en el Norte de África (*Eurycarabus* Géhin, 1885), (Prüser et al., 2000). Esta hipótesis de colonización expone que este grupo de escarabajos descienden de una sola especie ancestral que llegó hace millones de años a las Islas Canarias, ambientes tropicales cálidos y húmedos, y comenzó mostrando cierta predisposición a estos ambientes hidrotermales insulares, acentuando en dichos lugares sus tasas de crecimiento y supervivencia. A medida que avanza el tiempo, los descendientes de esta especie se fueron especializando en los mismos nichos climáticos o se han extendido a áreas geográficas más amplias. El género *Carabus* Linnaeus, 1758, es un gran grupo de carábidos voladores con distribución en zonas templadas de latitudes medias, que van desde

montañas subtropicales y ambientes mediterráneos hasta ambientes alpinos y áridos (Deuve, 2004).

En definitiva, cabe esperar que las zonas medias de la isla presenten los mayores valores de riquezas de especies de carábidos y/o diversidad en los ensamblajes. Ahora bien, si consideramos dos estratos altitudinales, uno inferior valorado como estrato montano húmedo y otro superior reconocido como estrato montano seco, podemos esperar altos valores de biomasa, riqueza y quizás diversidad en el primero, y disminución de dichos parámetros en el segundo (de los Santos, de Nicolás y Dorta-Guerra, 2014). No obstante considerando los equilibrios competitivos que se produce en condiciones de estabilidad ambiental, es probable que la diversidad sea mayor en el estrato superior sometido a sensibles cambios estacionales que reduce la abundancia relativa de las especies más dominante y conlleva un aumento de la diversidad según la hipótesis de la perturbaciones intermedia (Connell, 1978; Houston, 1979; Souza, 1979, 1984).

Aunque los carábidos son uno de los mejores grupos utilizados como bioindicadores (Pearce y Venier, 2006), vemos que generalmente los hábitats que suelen ocupar son húmedos y con temperaturas relativamente frescas. No obstante, en el gradiente altitudinal de Tenerife (Valle de Güímar), existen zonas áridas y semiáridas regularmente o excepcionalmente ocupadas por los carábidos, lo cual sugiere que para esta variabilidad ambiental, estos escarabajos son una excelente herramienta cuando se usan como bioindicadores, siendo muy fiables, su presencia podría ser también escasa o incluso casi nula. Por ello, y con el fin de completar el estudio del efecto del cambio climático sobre las poblaciones, usaremos a la familia *Tenebrionidae* como bioindicadores de las zonas más áridas de nuestro gradiente altitudinal. Así, la relación entre carábidos y tenebriónidos constituye un buen indicador ecológico de la sucesión de los ecosistemas insulares con relación al posible cambio climático.

Los escarabajos tenebriónidos (Fam. *Tenebrionidae*) son elementos notables en los ecosistemas terrestres con climas secos y calurosos, cuyas adaptaciones consisten en evitar los extremos físicos ambientales mediante estrategias de comportamiento (ritmos diurnos y estacionalidad en la actividad), resistencia a la desecación y adaptaciones fisiológicas a las altas temperaturas y a la luz ultravioleta (Cloudsley-Tompson y Crawford, 1970). La mayoría de los escarabajos tenebriónidos persisten en ecosistemas áridos y semiáridos porque muchos aspectos de la estructura del entorno, como la arquitectura de la vegetación o los residuos



vegetales, pueden mejorar la supervivencia frente a las intensidades de las variables abióticas (Cloudsley-Thompson, 1962; Larmuth, 1979).

Los ambientes elegidos por estos escarabajos tenebriónidos se suelen caracterizar por una dirección e intensidad del viento determinada y por la existencia de pendientes y obstáculos donde se acumulen gran cantidad de materia orgánica; también se caracterizan por la alta insolación y la escasez de precipitaciones propias de las zonas áridas y semiáridas. Estos factores físicos del medio reducen el tiempo de forrajeo y proporcionan múltiples refugios térmicos (Seely y Mitchell, 1987; Parmentel et al., 1989). Los escarabajos se consideran maxitérmicos ya que prefieren altas temperaturas (Seely et al., 1988) porque aumenta considerablemente la eficacia digestiva, producida por su microfauna simbiótica intestinal (Crawford, 1988). El drenaje y el tamaño de las partículas del suelo son factores importantes que afectan a los recursos hídricos locales (Edney, 1977; Seely, 1979). Los escarabajos tenebriónidos basan sus ritmos circadianos y estacionales en la disponibilidad de agua, cuando las tolerancias térmicas son adecuadas (Hamilton, 1971; Holm y Edney, 1973; de los Santos et al, 1988; Parmenter et al, 1989). La selección de los microhábitats y los patrones de actividad se atribuyen a las diferencias específicas en la conservación de agua (Clodsley-Thompson, 1964; Smith y Whitford, 1976; Marino, 1986). Los géneros de esta familia de escarabajos tenebriónidos que han colonizado ambientes áridos han evolucionado para ser capaces de explotar de manera eficiente la escasa productividad primaria de estos ecosistemas. Este alto grado de especiación está relacionada con la baja diversidad genérica (de los Santos, 1994). La colonización de los ambientes áridos por parte de los escarabajos tenebriónidos se asocia a importantes modificaciones en la termorregulación, en la transpiración, la excreción y en la absorción de agua (Cloudsley-Thompson, 1975; El Rayah, 1970 a, b; Louw y Hamilton, 1972; Henwood, 1975 a, b; Croveti et al., 1979; Seely, 1979; Slobodchikoff, 1983).

Los modelos de abundancia relativa de las especies pueden ser utilizados como eficientes indicadores de la perturbación en los estratos de elevación causados por un posible cambio climático (Müller et al., 2006). Los factores relacionados con la elevación (clima, relieve, suelo, vegetación y acción antrópica) y el progreso de sucesión ecológica pueden causar desviaciones locales en una distribución log-normal, proporcionando una medida espacio-temporal de un ensamblaje disturbado o perturbado (Nelson, 1987; Shaw et al., 1983; Verberk, 2012). En este estudio se propone la hipótesis por la cual los ensamblajes de carábidos no siguen una distribución log-normal truncada a la izquierda como consecuencia

de la presión que ejercen los cambios ambientales extremos en ciertos estratos altitudinales de la isla de Tenerife. En teoría, la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1978; Houston, 1979; Sousa, 1979) y la paradoja de Hutchinson (1961) han sido consideradas en la interpretación y extrapolación de los resultados.

La distribución log-normal a menudo se asocia con el equilibrio de los ecosistemas, es decir, una proporción equitativa de las interacciones competitivas entre las especies en las etapas finales de una sucesión (Gray, 1987; Tokeshi, 1993). La variante utilizada de este modelo, es la distribución log-normal truncada, que supone la desaparición del conjunto de especies raras en la muestra obtenida. Por ello, al realizar la representación gráfica de la frecuencia de especies para los menores rangos o categorías de abundancia aparecen “veladas” dado que no se capturan especies para dichas categorías. El aumento del tamaño de la muestra en el espacio o en el tiempo podría completar el histograma y no aparecería la línea de velo, es decir, se trata de especies raras que se han escapado al muestreo (Cohen, 1959).

En este trabajo, se han utilizado, en primera instancia, el uso de los carábidos como bioindicadores para comprobar si ha habido un efecto del cambio climático sobre los ensamblajes de especies cuando se comparan los datos de los años 1985 y 1986 con los del año actual 2015. En segundo lugar, se estudiaron las abundancias de tenebriónidos como bioindicadores de aquellas zonas más secas del gradiente altitudinal. Aparte de la temperatura mínima registrada, tanto en el periodo 85-86 como en el 2015, se realizó un estudio para determinar si dicha variable ambiental ha sufrido algún cambio con el paso del tiempo, y determinar si ha habido un efecto del cambio climático en las zonas de muestreo. Todo ello se realizó con la elección de diversas estaciones de muestreo en tres estratos, que a grandes rasgos se divide el gradiente altitudinal del SE de Tenerife, donde se dispusieron tramas de trampas de caída con techos y embudos que se revisaron quincenalmente. Como resultado se obtuvo una matriz con datos espacio-temporal correspondiente a las capturas de coleópteros que posteriormente se procesó en relación con los objetivos estadísticos anteriormente mencionados.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.1. Área de estudio**

En la vertiente Sur-Este de Tenerife se localiza la zona de estudio, más concretamente en el ámbito municipal del Valle de Güimar. Se analizó un gradiente altitudinal, que comienza a nivel del mar y alcanza los 2.360 metros sobre el nivel del mar (msnm). El efecto de la

pendiente es notable en las variables ambientales que se dan en esta área, provocando diferentes condiciones dependiendo de si nos situamos por debajo o por encima de la línea de inversión térmica (1500 metros).

A lo largo de este transecto altitudinal se diferencian claramente una serie de zonas. En primera instancia, encontramos una zona basal (entre 0 y 300 metros) que se extiende ampliamente sobre el valle de Güimar, formando un entorno geológico relativamente nuevo que se formó hace 10.000 años (Araña y Carracedo, 1978). Los valores medios anuales de la temperatura en esta área baja se sitúan, normalmente, entre los 16'5°C y los 21°C y los valores para la precipitación media anual, son de unos 300 mm. El tipo de vegetación dominante es el matorral xerófilo, rico en plantas suculentas, perteneciente a la clase *Klenio-Euphobietum balsamiferae* que se caracteriza por estar compuesto de *Euphorbia canariensis* L., *Euphorbia balsamifera* Ait. y *Plocama pendula* Ait.

Seguidamente, se sitúa una zona intermedia (entre 300 y 800 metros) que se restringe al estrecho perímetro que define el Barranco de Badajoz. La temperatura media anual alcanza unos valores, aproximados, de entre 14'5°C y 16'5°C y una precipitación media anual de unos 700 mm. Estos parámetros tiene una alta variabilidad a lo largo del año, ya que se trata de una zona que está influenciada por el reboce del mar de nubes generado por los vientos alisios en el norte de la isla. La vegetación dominante representa a un estrato formado por el Monteverde seco (*Visneo-Arbutetum canariensis*) que se encuentra caracterizado por la especies *Ilex canariensis* Poir., *Arbutus canariensis* Veill. y *Erica arborea* L.

En la zona más alta de este municipio se encuentra la zona de cumbre (entre 1500 y 2360 metros) que incluye a la cabecera del Barranco de Badajoz y a las cumbres de Izaña. Nuestro estudio se centró, más concretamente, en la zona de Izaña entre los 2000 y los 2300 metros de altura. La media anual de temperatura es baja, situada entre 9'5°C y 12'5°C y las precipitaciones varían entre los 200 y los 450 mm. La vegetación dominante es el matorral de cumbre (*Spartocytisetum supranubii*) que está representada por las especies *Spartocytisus supranubius* (L.fil.) Webb et Berth., *Adenocarpus viscosus* (Willd.) Webb et Berth. y *Descurainia bourgaeana* (Fourn) O.E. Schulz.

La variación climática asociada al gradiente altitudinal refleja como la temperatura media anual disminuye con la altitud, mientras que la precipitación media anual aumenta. Las zonas afectadas por el mar de nubes presentan una mayor alteración del gradiente, ya que se caracteriza por disponibilidades hídricas mayores y un ligero aumento de la temperatura

media. Esta situación se mantiene hasta alcanzar, aproximadamente, los 1500 metros de altura donde se produce la inversión térmica que originan los vientos alisios cálidos y secos del NW. A partir de esta altura tanto la temperatura media anual disminuye, como las precipitaciones, con la altitud. El gradiente de elevación altitudinal muestra fuertes descensos en la temperatura adiabática, pudiendo disminuir 0'7°C por cada 100 metros sobre el nivel del mar en condiciones de humedad en las laderas orientadas al norte, y 1'5°C por cada 100 metros en las laderas orientadas hacia el sur (de Nicolás et al., 2011)

La zonación referida, refleja el modo en que la vegetación responde a la variación climática; pero no tiene que corresponder necesariamente con la zonación bioclimática que manifiestan las comunidades de coleópteros, debido a que ambas comunidades obviamente no tiene por qué estar condicionadas por los mismos factores. A tal respecto, hay que considerar que el ambiente percibido por los coleópteros comprende solamente unos centímetros por encima del suelo.

## **2.2. Trabajo de campo y de laboratorio**

El estudio de las comunidades de poblaciones en el gradiente altitudinal del Valle de Güimar comenzó el 21 de enero de 2015 con la puesta de las trampas en las zonas de estudio, y culminó el 7 de Junio de 2015, día en el que se llevó a cabo la retirada de las trampas. Se procedió a la puesta en total de ocho estaciones de muestreo, situadas en las zonas más representativas de cada estrato, según los datos recogidos en años anteriores.

En la zona basal (Reserva Natural Especial del Malpaís de Güimar) se procedió a la colocación de cuatro estaciones de muestreo, aproximadamente a unos 100 metros sobre el nivel del mar (msnm), cada una de ellas situada en suelos con diferente composición. Estos iban desde suelos arenosos a arcillosos, pasando por suelos arenosos-arcillosos y otro de composición antrópica fuera de la Reserva.

La zona media (Barranco de Badajoz, Parque Natural de la Corona Forestal) se localizaron dos estaciones, una situada a 600 msnm y otra a 700 msnm, ambas influenciadas por el mar de nubes en mayor o menor medida. Se trata de zonas relativamente escarbadas, ya que se sitúan en el fondo del Barranco de Badajoz.

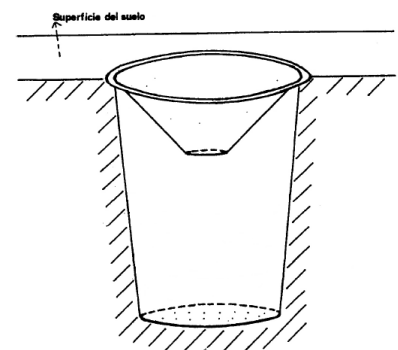
Por último, en la zona cumbre (Izaña, Parque Natural de la Corona Forestal) se colocaron dos estaciones a alturas similares, ya que eran las zonas con mejores capturas realizadas en años anteriores y así se pudieron realizar muestreos más eficaces. Éstas se situaron entre los 2100 y

2150 msnm, en terrenos semejantes dentro de pequeñas barranqueras orientadas hacia el sur de la isla.

Cada estación de muestreo contenía de 24 trampas, suficientes para obtener una muestra representativa de las poblaciones de suelo y de los ensamblajes de animales. Con este número de trampas, se muestreó de manera eficiente una zona determinada de terreno donde, en principio, se encontrarían las poblaciones de estudio. Las trampas se situaban en dos o tres transectos, según las condiciones del terreno ya que no siempre se daba una colocación óptima de tres transectos en el terreno de estudio. Cada transecto se situaba a cinco metros del otro, con diez metros de separación entre trampas.

La revisión y recolección de los individuos caídos en las trampas se realizaba cada 15-20 días, conforme a las condiciones climatológicas de las zonas que nos permitieran realizar la supervisión de las estaciones. Esta revisión se realizaba en cada una de las trampas, siguiendo el orden de puesta, con ayuda de una cuchara para evitar sacar la trampa de su lugar de puesta y evitar remover más la tierra. En una libreta de campo se anotaban la especie a la que pertenecía el individuo recolectado (a nivel de orden o de especie, según procediera) y la cantidad de individuos de cada especie. Estos datos fueron tratados a posteriori en el laboratorio.

El método usado de recolección, y ya nombrado, es el de trampas de caída (*pitfall*) sin cebos. Se trata de una de las técnicas más usadas para muestrear poblaciones de artrópodos terrestres de la superficie (Greenslade, 1964). El método se basa en la colocación de un recipiente en un lugar apropiado creando un agujero en el suelo, nivelándolo a la superficie del suelo y colocando a modo de techo una piedra que atraerá a los insectos a refugiarse bajo ella. Se espera, que los individuos en actividad caigan en su interior al realizar sus movimientos. El modelo de trampas de caída usadas es una versión simplificada del “Sistema de embudos compartimentado”, que se basa en la utilización combinada de varias estructuras en forma de embudo (de los Santos et al., 1982). En nuestro caso solo se ha utilizado la puesta de un único embudo. Con este sistema se pretende asegurar y facilitar el mayor número de capturas de individuos que se desplazan por la superficie del terreno muestreado. Los materiales necesarios para la fabricación de las trampas eran muy sencillos y económicos, se componían de un vaso plástico de tamaño medio cuyas paredes



**Imagen 2.** Esquema de una trampa de caída (de los Santos, 1985)

fueran lisas y resbaladizas. En el interior se colocaba el embudo de plástico hecho a mano, que debía encajar perfectamente en la parte superior del vaso para que los artrópodos no escaparan. La función primordial de este embudo era la de evitar sobre todo aquellas capaces de volar y/o trepar por las paredes de la trampa. En el estudio no se utilizaron conservadores a las trampas, evitando así varios efectos negativos innecesarios, como el exterminio de las poblaciones y la atracción o repulsión que provoca el uso de cebos. Por todo ello, se sabe que el “Sistema de embudos compartimentados” aunque en su versión más simple, es enormemente eficiente para la descripción de la estructura cuantitativa y cualitativa de las comunidades de coleópteros terrestres que habitan la superficie del suelo.

De cada una de las estaciones se recolectó una pequeña porción de individuos de las poblaciones utilizadas como bioindicadores esto es, Carabidae y Tenebrionidae. Las muestras fueron recogidas al azar, introducidas en botes y depositadas en el laboratorio, donde se realizaban diversas tareas. Se procedió a la búsqueda de los datos referentes a los parámetros climáticos (temperatura máxima, temperatura mínima y precipitaciones).

La recogida al azar de las muestras de individuos fueron tratadas con formalina para su conservación y posterior uso. Algunos individuos eran recolectados con el fin de obtener una identificación adecuada de la especie a la que pertenecían. Esta identificación se realizó con ayuda de colecciones que contenían ejemplares de la familia a la que pertenecía el ejemplar, o con ayuda de un taxónomo especialista en la materia. Cada especie se etiquetó y almacenó en botes que fueron clasificados adecuadamente. Además, las estaciones de cada estrato se situaban próximas a una estación meteorológica que facilitó las variables ambientales.

Por último, tanto los datos recogidos en la libreta de campo como los valores ambientales recogidos en las estaciones meteorológicas fueron introducidos en una base de datos. En la que quedaron representados todos los grupos de individuos por días de muestreo y estación. Las variables recogidas fueron: número de ejemplares caídos en la estación de cada grupo taxonómico, la altura, número de trampas funcionales, fecha de muestreo, día en el que se realizó el muestreo, días pasados entre un recolecta y otro y dato numérico del mes en que se produjo dicha salida. La mayoría de individuos recolectados eran tratados a nivel de orden taxonómico al que pertenecían, solo la familia Carabidae y Tenebrionidae se analizaban hasta el nivel taxonómico más detallado, el de especie.

### 2.3. Análisis estadísticos

Se aportan los Modelos de Distribución de Abundancia e Índices de Diversidad, para determinar el estado en que se encuentran las poblaciones, tanto en la actualidad como en el periodo 1985-1986. Ambas técnicas están basadas en la riqueza de las poblaciones.

#### 2.3.1. Índice de diversidad

Las medidas de diversidad más ampliamente usadas son los índices de la teoría de la información. Estos índices se basan en la lógica de que la diversidad, o la información, en un sistema natural puede ser medida de un modo similar a la información contenida en un código.

Shannon y Wiener desarrollo el índice de diversidad de Shannon, por el cual los individuos se muestrean al azar a partir de una población indefinida. La ecuación viene dada por:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

donde,  $p_i$  representa la proporción de individuos hallados en la especie  $i$ -ésima. En un estudio real, este valor es desconocido por lo que se estima a través de  $n_i/N$  (Pielou, 1969). Esta índice suele tomar valores entre 1'5 y 3'5 y solo raramente sobrepasa los 4'5.

Este método es de gran utilidad cuando se pretende comparar la diversidad de diferentes hábitats, a lo largo del tiempo. Aunque como medida de heterogeneidad el Índice de Shannon considera la uniformidad de la abundancia de especies (Peet, 1974), es posible calcular por separado medidas adicionales de uniformidad. La diversidad máxima ( $H_{max}$ ) que pudiera tener un lugar en una situación en la que todas las especies fueran igualmente abundantes, es decir,  $H' = H_{max} = H'/\ln S$  (donde  $S$  es el número total de individuos capturados). Entre  $H_{max}$  y  $H'$ , es decir, entre la diversidad máxima y la diversidad observada podemos obtener una medida de uniformidad ( $E$ ) (Pielou, 1969):

$$E = H'/\ln S$$

El valor de  $E$  se sitúa entre 0 y 1, donde la mayor representación estima que las especies son todas igual de abundantes.

### 2.3.2. Medida de dominancia

Otro índice de heterogeneidad se refiere a la medida de la dominancia, donde se ponderan según la abundancia de especies más comunes y no tanto a partir de la riqueza como en el caso anterior. Uno de los índices mejor conocidos para determinar la dominancia es el Índice de Simpson ( $D$ ), se basa en la probabilidad de que dos individuos cualesquiera extraídos al azar de una comunidad indefinidamente grande pertenezcan a una especie semejantes. Se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$D = \sum p_i^2$$

donde  $p_i$ , como en el índice anterior, es la proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie. En un estudio real, este valor es desconocido por lo que se estima a través de  $n_i/N$  (Pielou, 1969).

A medida que  $D$  se incrementa, la diversidad decrece, este valor varía entre 0 y 1 (como probabilidad que es). Este índice se centra especialmente en las especies más abundantes de la muestra, mientras que es menos sensible a la riqueza de especies del lugar en estudio.

### 2.3.3. Distribución normal logarítmica

Entre los modelos estadísticos, el método log-normal es considerado el más útil para la descripción de las comunidades ecológicas, llegando a adaptarse a gran variedad de datos ecológicos (Preston, 1948, 1962; Williams, 1953, 1964; Whittaker, 1965, 1972). La distribución normal logarítmica fue utilizada por primera vez por Preston en 1948, aplicada a datos de abundancias de especies. Preston represento la abundancia de especies usando logaritmos en base 2 (aunque las bases de la 3 a las 10 son utilizadas a veces (Williams, 1964), como en este trabajo) y denominó octavas a las clases resultantes. Estas octavas representan la abundancia de especies duplicada.

La distribución normal logarítmica es una curva simétrica en forma de campana. Sin embargo, los datos al derivar de una muestra finita, hacen que se trunque la porción izquierda de la curva (representa las especies raras y consecuentemente no muestreadas). Preston (1948) denominó línea de velo al punto de truncamiento de la curva y la más pequeña de las muestras, la más alejada de la línea de velo, procederá del origen de la curva.

Este análisis estadístico se llevó a cabo siguiendo el procedimiento de Cohen (1959, 1961), para adaptar los datos a una distribución log-normal truncada a la izquierda. En el eje X se localizan las clases de actividad-densidad marcados con el logaritmo en base 10. Tras ello, se



califica la normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov que fija un nivel de significación de 0'05 en todos los contrastes..

#### 2.3.4. Análisis Clúster jerárquico

El análisis clúster es un método estadístico multivalente de clasificación automática de datos. A partir de una tabla de casos-variables trata de situar los casos en grupos homogéneos, conglomerados o clusters no conocidos de antemano pero sugeridos por la propia esencia de los datos, de manera que los individuos/casos que puedan ser considerados similares sean asignados a un mismo clúster, mientras que individuos/casos diferentes (disimilares) se localicen en clúster distintos. Es frecuente, en muchas investigaciones, la necesidad de clasificar los datos en grupos con estructura arborescente de dependencia de acuerdo con diferentes niveles de jerarquía, derivados de los denominados análisis clúster jerárquicos. Así, en este tipo de análisis se configuran los grupos con estructura arborescente, de forma que los clusters de niveles más bajos van siendo englobados en otros niveles superiores.

En este trabajo se ha llevado a cabo una clasificación de las alturas para las estaciones de muestreo (casos) en función de la temperatura mínima (variable) por año de muestreo, esto es, 1985, 1986 y 2015. El objetivo fue identificar un cambio en la estructura de los grupos que permitiera justificar el cambio climático de forma muy focalizada, en las estaciones muestreadas. Se ha utilizado el paquete estadístico IBM SPSS® 19 para la obtención de los resultados asociados al método de análisis clúster jerárquico.

### **3. RESULTADOS**

Durante el periodo de muestreo comprendido entre Enero y Junio de 2015 se obtuvieron 169 individuos de 8 especies de carábidos y 474 individuos de 10 especies de tenebriónidos. Por otro lado, en los mismos meses de los años 1985-1986 se capturaron 1462 individuos de 16 especies de carábidos y 1048 individuos de 11 especies de tenebriónidos. La actividad-densidad de ambas familias se ha visto reducida con el paso del tiempo.

Los diagramas de sectores reflejan claramente como se ha producido una disminución, a nivel general, tanto de la abundancia de especies como de su riqueza.

En el estrato basal (Fig. 1A), encontramos pocas especies e individuos de carábidos. Con el paso del tiempo, año 2015, sólo se encontró un individuo (*Amaroschema gaudini*) en la zona, mientras que en los años 85-86 se observaron 3 especies con 12 individuos.

En el estrato de medianías (Fig. 1B y 1C), correspondiente al Barranco de Badajoz (600-700 msnm), es el lugar con una mayor riqueza de escarabajos carábidos, tanto en la actualidad (2015) como en el pasado (85-86). Aunque en el muestreo más reciente sólo se encontraron 6 especies, la riqueza se ve reducida un 50% con respecto al número de especies localizadas en los años anteriores. La disminución de la abundancia de dichas especies es mucho más acusada en este estrato, que en el resto. Hace 30 años se observó entre los meses de Febrero y Julio una abundancia de 1239 especies en dos estaciones situadas en la zona media del municipio de Güimar, mientras que en la actualidad sólo se han recogido 38 individuos en las mismas condiciones que en el muestreo pasado. En los años 85-86 las especies con mayor abundancia fueron *Calathus depressus* (64%; 794 ind.), *Calathus freyi* (16%; 200 ind.) y *Carabus interruptus* (11%; 137 ind.); mientras que en el año 2015 las especies más abundantes fueron *Philorhizus atlanticus* (63%) y *Carabus interruptus* (24%). Aunque los porcentajes de las dos especies más abundantes en el 2015 son altos, el número de individuos encontrados para ambas es escaso, 24 y 9 individuos respectivamente. En la actualidad, *Calathus depressus* representa una abundancia del 5% con 2 individuos mientras que *Calathus freyi* no ha sido encontrado.

Quizás, el último estrato a analizar para los carábidos sea el que menos diferencias en términos totales presenta, en cuanto a la riqueza y a la abundancia en la comparación temporal. En los años 85-86 el estrato de cumbre (Fig. 1D y 1E) estaba representado por 8 especies y un total de 211 individuos, donde *Calathus ascendens* (75%; 158 ind.) era la especie más representativa, seguida por *Platyderus languidus* (12%; 25 ind.) y continuando con *Amaroschema gaudini* (7%; 15 ind.). Actualmente, se ha observado en el estrato cumbre un total de 5 especies y 130 individuos. Aunque en términos generales no es tan acusada la diferencia como en el estrato anterior, se destaca claramente que las diferencias en la riqueza de especies y abundancias. En el 2015 la especie más abundante fue *Carabus interruptus* (89%; 116 ind.) que no se encuentra en el periodo de muestreo anterior. Y de manera invertida se observa que la siguiente especie más abundante fue *Amaroschema gaudini* (7%; 9 ind.) y *Platyderus languidus* (2%; 2 ind.). Ahora, *Calathus ascendens* representa el 1% de la abundancia de este estrato.

Complementando el análisis de los estratos, tenemos los diagramas de sectores representando a los tenebriónidos.

En el estrato basal (Fig. 1F y 1G), la abundancia en 2015 es  $\frac{1}{3}$  de la encontrada en los años 85-86. En estos años se recopilaron 944 individuos pertenecientes a 4 especies mientras que en el 2015 se observaron 374 individuos correspondientes a 4 especies. Como vemos, la riqueza de la zona no ha variado, y tampoco el orden de abundancia, pero si es notable la disminución en las poblaciones.

Con la familia Tenebrionidae el estrato más homogéneo a lo largo del tiempo es el que se sitúa en las medianías del gradiente altitudinal (Fig. 1H y 1I). En el periodo 85-86, se obtuvieron 5 especies representadas en 22 individuos, mientras que en el 2015 se localizaron 4 especies representadas en 24 individuos. Como vemos los datos numéricos son muy similares entre sí, sin embargo la abundancia de las especies ha cambiado sustancialmente. La especie con mayor representación en el 85-86 fue *Hegeter proximus* (50%; 11 ind.), seguida de *Crypticus navicularii* (27%; 6 ind.). En la actualidad *Hegeter próximos* (83%; 20 ind) sigue siendo el más abundante, aumentando de forma significativa su riqueza mientras que *Crypticus navicularii* (4%; 1 ind.) pasa a la tercera posición en los porcentajes de abundancia.

Los tenebriónidos del estrato de cumbre (Fig. 1J y 1K) encontrados en los años 1985-1986 fueron representados por 4 especies y un total de 82 individuos, mientras que en el año 2015 se capturaron 6 especies con 76 individuos. Si bien el número total no es significativamente distinto, el número de especies ha aumentado. La abundancia de 2015 se reparte entre más especies y de manera un poco más equitativa, que las halladas en el 85-86 donde se observa una abundancia enorme de *Hegeter lateralis* (73%; 60 ind.).

La comparación del Índice de diversidad de Shannon (tabla 1) a lo largo del tiempo ha sufrido un gran cambio en el estrato basal y en el estrato cumbre, manteniéndose relativamente constante en el estrato medio.

Analizando cada zona observamos que el valor del estrato basal en la actualidad es nulo, mientras que en el pasado se obtuvo un valor de 1'48, con una equitabilidad del 0'93. En el estrato cumbre la diversidad actual (0'65) es significativamente más baja que el valor de 1'32 obtenido en el 85-86. La equitabilidad en este estrato es de 0'28 para los datos actuales y de 0'58 para los datos del pasado. En el estrato medio, como se acaba de nombrar, los datos para la diversidad son similares. Y la equitabilidad de este lugar mostraba un valor de 0'47, pero en la actualidad este dato se ha incrementado hasta alcanzar un valor de 0'59. Por lo tanto, el máximo valor de diversidad se encuentra en el estrato medio, y el valor máximo de equitabilidad de halla en el estrato medio para el 2015 y en el estrato basal para el 85-86.

El Índice de dominancia de Simpson (Tabla 1) alberga los datos máximos en el estrato basal en la actualidad, ya que solo se localizó una especie, y en el estrato cumbre para los datos anteriores. 1 y 0'37 son los datos del 2015 y 85-86, respectivamente, para la zona basal del gradiente altitudinal. En las medianías, encontramos un dato de 0'45 para ambas épocas, confirmando la similitud de los datos descritos anteriormente para el Índice de diversidad. Por último, el estrato de cumbre sufre la mayor diferencia ya que en la actualidad el valor de dominancia es 0'8 y en los años 1985-1986 en valor era 0'58.

Estos índices también fueron calculados para los tenebriónidos, aprovechando los datos recolectados. En general, las diversidades obtenidas a través del Índice de diversidad de Shannon son más altas que las calculadas para la familia *Carabidae*, y por lo tanto los datos del Índice de dominancia de Simpson son más bajos.

En el estrato basal la diferencia entre los datos actuales y los recogidos años anteriores se diferencia muy poco, respectivamente, tenemos un valor de 1'56 y otro de 1'26. Por lo que la equitabilidad también refleja datos no muy diferenciados, 0'78 para el año 2015 y 0'63 para el 85-86. Como en el caso de los carábidos, el estrato basal es el que más similitudes muestra a pesar del paso de los años, tanto en el índice de diversidad como en la equitabilidad. Los valores para la diversidad son de 1'6 y para la equitabilidad son 0'69. Las diferencias observadas en el estrato cumbre son las más significativas, ya que los datos son más elevados en la actualidad si hablamos de diversidad (2'61) y equitabilidad (0'93), que los calculados en una época pasado.

En cuanto a los datos obtenidos a través de la fórmula para hallar el Índice de dominancia de Simpson (Tabla 1) son muy variados. En los datos cogidos en el año 2015 encontramos que el resultado del índice es mayor en el estrato basal y medio, por lo que la dominancia mínima se encuentra en el estrato cumbre. En el 85-86 la máxima dominancia se encuentra, solo, en el estrato basal.

Para los tres estratos del gradiente altitudinal de Municipio de Güimar, tanto en el año 2015 como en el periodo 85-86, se demostró que generalmente los datos de abundancia siguen una distribución log-normal truncada. Los modelos del estrato basal, en el 85-86 para carábidos y tenebriónidos, y el estrato cumbre, en el 2015 para carábidos y tenebriónidos, junto con el estrato cumbre del 85-86 de tenebriónidos son dudosos, se propone aumentar la muestra para obtener datos concluyentes. Destacamos la inexistencia de una gráfica log-normal truncada para el estrato basal 2015 por la insuficiencia de datos recolectados.

En dichas gráficas, se representan el número de especies observadas (barras negras) en relación con el número de especies esperadas (barras grises) supuesta distribución log-normal truncada de la actividad-densidad de escarabajos carábidos. La barra situada más a la izquierda de las gráficas representa las especies veladas de casa distribución, es decir, aquel número de especies que esperaríamos encontrar en un muestreo más amplio al llevado a cabo.

En la Figura 3 se localizan las distribuciones para la familia *Carabidae*, nuestro principal bioindicador. Y en la siguiente figura, la número 4, encontramos las distribuciones de la familia *Tenebrionidae*, que complementan nuestro estudio sobre la situación de cada estrato.

Seguidamente, tenemos una visión general de los resultados obtenidos en las distribuciones log-normal (Tabla 2). El apartado de los coeficientes de asimetría (Skewnes coeficiente) muestra que todas las gráficas tiene una cierta tendencia de asimetría hacia la derecha. Con respecto a la prueba de Kolmogorov-Smirnov, los datos de los tres estratos de ambos muestreos siguen una distribución log-normal truncada ( $p > 0.05$ ).

Se destaca en la tabla el apartado del índice de diversidad lambda de la distribución log-normal ( $\lambda$ ). Vemos que el valor más alto, para carábidos en el 85-86, se sitúa en el estrato basal (15'99), seguido por el del estrato medio (12'31) y terminando con el estrato cumbre (10'83), es decir, a menor altura mayor índice de diversidad lambda. En cambio, en el 2015 el valor del estrato medio se mantiene (12'19) pero el dato del estrato cumbre disminuye (7'25). En el caso de los tenebriónidos, en el ciclo 85-86, el valor más alto se sitúa en el estrato medio (14'79) mientras que en el estrato basal (6'19) y estrato cumbre (7'71) son valores muy parecidos. Con el paso del tiempo, en el 2015, el valor más alto se localiza en el estrato cumbre (18'52), siendo el más alto de todo el análisis, dejando el estrato basal (8'01) y el estrato medio (9'25) en valores muy próximos.

Con el objetivo de plasmar el cambio de temperaturas en la zona de estudio se ha llevado a cabo un análisis Clúster jerárquico en el que se clasificaran las alturas de las distintas estaciones en función de la temperatura mínima. Esta variable refleja con mayor fidelidad las condiciones ambientales que se pueden estar produciendo en la zona. Debido a que la temperatura mínima no presenta fluctuaciones tan pronunciado como la temperatura máxima.

Los análisis Clúster se realizaron para los años 2015, 1986 y 1985 (Fig. 4) se observa que hay tres grupos altitudinales que quedan clasificados claramente los tres estratos del gradiente altitudinal de la isla.

En el año 1986 (Fig. 4) la clasificación es mucho más clara que la anterior, quedando cuatro grupos, tres de ellos pertenecen claramente a los tres estratos altitudinales y el cuarto es un dato no encajado de la altura de 70 metros, que se puede considerar despreciable.

Por último, en el año 2015 (Fig. 5) es más difícil obtener una clasificación clara debido que a los datos obtenidos son muy semejantes entre sí se observa que el estrato medio se mezcla tanto con los datos del estrato basal como con los datos del estrato cumbre.

#### **4. DISCUSIÓN**

Las Islas Canarias proporcionan un modelo de radiación de especies, ya que muestran las agrupaciones filogenéticas de taxones que se forman en el gradiente de elevación (Juan et al., 2000). Posiblemente la temperatura y la humedad tienen una gran influencia en el comportamiento y en la elección del hábitat tanto en la familia *Carabidae* (Butterfield et al., 1995; Pearce y Venier, 2006) como en la familia *Tenebrionidae* (Seely, 1979; Slobodchikoff, 1983). Estas poblaciones de cada estrato climático podrían haber evolucionado alcanzando la clímax con las condiciones ambientales durante el desarrollo de la sucesión ecológica del lugar.

La utilización de un modelo log-normal general (McGowan y Walker, 1985) nos permite establecer las características de un ecosistema estable (Gray, 1987; Tokeshi, 1993) y en cuanto a la distribución relativa de las especies se espera que sigan una curva sigmoidea. En general, las parcelas muestreadas en islas suelen mostrar un sesgo medio próximo a cero, mientras que en las zonas continentales este sesgo se sitúa generalmente a la izquierda (Gregory, 2000; Ulrich & Zalewski, 2006). Las distribuciones log-normal observadas para los datos de actividad-densidad de coleópteros son, en algunos casos, débilmente sesgada hacia la derecha y, en otros casos, el sesgo a la derecha es más pronunciado.

Las preferencias hidrotermales de los escarabajos de suelo podrían verse afectadas por la intensificación del cambio climático y por las relaciones interespecíficas, y como consecuencia produciría desviaciones locales en los modelos log-normal sesgados. Se sabe que las desviaciones en las distribuciones log-normal indican posiblemente una perturbación en la zona de estudio. Los tres factores ecológicos más relevantes en la producción de desviaciones en los modelos log-normal, pueden ser (1) las perturbaciones por el calentamiento y el enfriamiento del ambiente, (2) las fluctuaciones estacionales climáticas y (3) el progreso de la sucesión ecológica del ecosistema en cuestión.

En relación con nuestros resultados se han mostrado unos modelos de variación de la diversidad, con el parámetro estadístico de la distribución log-normal lambda, comparando los ensamblajes de carábidos y tenebriónidos durante el ciclo 1985-86 y posteriormente durante el 2015. Durante el ciclo 85-86 los valores de diversidad para carábidos, entre los diferentes estratos altitudinales, presenta un modelo de disminución gradual en tanto que para tenebriónidos muestra una cierta normalidad con los mayores valores en las zonas media de la isla. Si atendemos a los valores de densidad-actividad comprobamos que se relacionan inversamente, de manera que el modelo para carábido presenta una cierta inflexión en la zona media debido a la elevada abundancia de algunas especies, (una “U” asimétrica). Para tenebriónidos el modelo es inverso y aparece una forma de “U” pero invertida y los máximos valores de diversidad como ya se ha referido aparecen en las medianías.

Durante el año 2015, condicionado por las perturbaciones climáticas, los modelos han cambiado radicalmente. En primer lugar cabe destacar, como era de esperar, la escasez de carábidos en la zona basal. En la zona media se observa una drástica reducción en la riqueza pero al disminuir los valores de dominancia, dado que las abundancia han bajado considerablemente, el valor de diversidad se mantiene constante. Por ultimo en las cumbre los carábidos experimentaron un descenso en el valor de diversidad dado que aunque casi todas las especies han desaparecido o reducido su abundancia, ha emergido, como especie nueva para las cumbre, *Carabus interruptus* con altos valores de abundancia y por tanto de dominancia. Con tenebriónidos aparece un modelo lineal de aumento de la diversidad con la altura. Cabe destacar una reducción del valor de diversidad en las medianías debido a un aumento de la dominancia al estar en desarrollo poblacional este ensamblaje al calentarse el ambiente y favorecer su desarrollo. En las cumbres la aparición de más especies que todavía no han desarrollado poblaciones abundantes, hace que se manifiesten los más altos valores de diversidad de todo el estudio. En resumen, los cambios en los valores de diversidad en cada estrato y los cambios en las tendencias de variación altitudinal se podrían considerar como índices para valorar las consecuencias el impacto producido por el cambio climático.

Los resultados obtenidos y la bibliografía específica del tema, sugieren que las perturbaciones ambientales no son el único factor que lleva a producir una falta de ajuste en las distribuciones log-normal (Gray, 1987); sabiendo también que el patrón de distribución log-normal no siempre se puede asociar a un equilibrio en la competición interespecífica de las especie en un etapa final de la sucesión ecológica (Hutchinson, 1961; Whittaker & Niering, 1975).

La diversidad que posee una zona conlleva una relación inversamente proporcional con la dominancia del mismo hábitat, es decir, cuando los niveles de diversidad son altos los niveles de dominancia son bajos, y viceversa. Esto se produce con un mejor reparto de los recursos que proporciona el ambiente entre los ensamblajes que habitan en espacio. Tradicionalmente, se ha inferido que los ecosistemas que se encuentren en una fase de la sucesión ecológica más cercana al clímax, tendrán valores de diversidad altos y valores bajos de dominancia, con un reparto equitativo de la abundancia total.

Para la familia *Carabidae* los mayores valores de diversidad de Shannon y los menores valores de dominancia se sitúan en el estrato medio, donde las condiciones ambientales son más favorables a este orden. Con el paso del tiempo (2015), la diversidad de este lugar se ha visto afectada ya que los valores son más bajos en cuanto a la diversidad pero los valores de dominancia se mantiene constantes pero con una mayor aportación de la riqueza al valor de diversidad (equitatividad); aunque se trata de valores relativamente altos y confirman que una especie es la que predomina en el lugar, existe otra especie que abundan en la zona. A pesar de la disminución de especies encontradas este estrato parece ser el que presenta unos parámetros ambientales óptimos para los escarabajos carábidos.

En el 85-86 ocurre que el estrato basal alcanza un dato de diversidad alto y una equitatividad muy alta pero con pocas especies capturadas. Por lo que cabe pensar, que estas especies son capaces de soportar ambientes menos favorables y repartir los escasos recursos por igual, con una dominancia muy baja en las poblaciones.

Los valores más altos de dominancia, es decir, aquel lugar donde la abundancia de una especie eclipsa al resto se da en el estrato de cumbre (tanto en el 2015 como en 1985-1986). Destacamos que el alto dominio en ambas épocas no se debe a la misma especie, ya que las perturbaciones ambientales de la isla han provocado la migración de la especie *Carabus interruptus* fuera de su antigua zona más óptima. En este caso, los valores de diversidad y equitatividad son muy bajos, reflejando el estado cambiante del lugar.

Para la familia *Tenebrionidae* se encuentra que todos los estratos presentan altos valores de diversidad y bajos valores de dominancia y de manera semejante sus tendencias de variaciones siguen los mismos modelos descritos para el estadístico de la log-normal  $\lambda$ . Destaca el alto valor de equitatividad y el bajo valor de dominancia de Simpson en la cumbre que por consiguiente aumenta la diversidad sobre todo durante el 2015. El hecho más



significativo reside en la acumulación de especies, aumentando de 4 durante 1985-86 a 7 durante el 2015.

La sensibilidad de los carábidos a las condiciones ambientales, tales como la temperatura y la humedad, han llevado a que la abundancia de la especie más dominante cambie radicalmente en el estrato medio y en el estrato cumbre. En el primero de ellos, *Calathus depressus* dominaba en este ambiente, pero tras las perturbaciones ambientales *Philorhiizus atlanticus* (un escarabajo con un óptimo ambiental más amplio) domine con claridad la zona. Pero quizás el efecto más destacable se produzca en el estrato cumbre. En él dominaba con claridad en los años 1985 y 1986 la especie *Calathus ascendens*, pero en la actualidad encontramos abundantemente en esta zona a *Carabus interruptus*, que no se daba en el lugar. El aumento de la temperatura en las zonas medias, donde se encontraba con anterioridad, y la sequedad del ambiente parecen ser perturbaciones suficientes para que este escarabajo migrara hacia cotas más altas buscando un ambiente más fresco y húmedo; relegando a *Calathus ascendens* a una especie rara del lugar.

Con los datos ambientales se consiguió reflejar la tendencia que han podido seguir éstos a los largo del tiempo a nivel local. En los análisis Clúster de los años 1985-1986 vemos cómo es posible separar los tres estratos de manera, más o menos, clara. Mientras que en el Clúster del año 2015 la separación de los estratos no se percibe claramente, quedando en estrato medio entremezclado con los otros dos estratos. El cambio climático, respaldado por múltiples estudios, parece ser la causa de que la clasificación del gradiente altitudinal de SE de la isla de Tenerife presente en la actualidad una mayor homogeneidad de los estratos.

En conclusión, (1) los ecosistemas del gradiente de elevación e han visto afectados por las fluctuaciones ambientales producidas a lo largo de estos años; (2) cambiando por completo algunos estratos para las poblaciones de carábidos y/o de tenebriónidos; (3) estos cambios ambientales producen una similitud entre los ecosistemas que podemos encontrar en los estratos, tendiendo a ambientes más secos y cálidos; y (4) la presencia de *Carabus interruptus* en un ambiente nunca encontrado antes aumenta las sospechas del gran efecto del cambio climático en la isla de Tenerife.

## **5. CONCLUSIONES**

1. Los ecosistemas del gradiente de elevación se han visto afectados por las fluctuaciones ambientales producidas a lo largos de estos años.
2. Modificación por completo algunos estratos para las poblaciones de carábidos y/o de tenebriónidos, sobre todo en aquellas que las condiciones óptimas no se dan para los adultos de ambas familias.
3. Estos cambios ambientales producen una similitud entre los ecosistemas que podemos encontrar en los estratos, tendiendo a ambientes más secos y cálidos.
4. La presencia de *Carabus interruptus* en un ambiente nunca encontrado antes aumenta las sospechas del gran efecto del cambio climático en la isla de Tenerife.

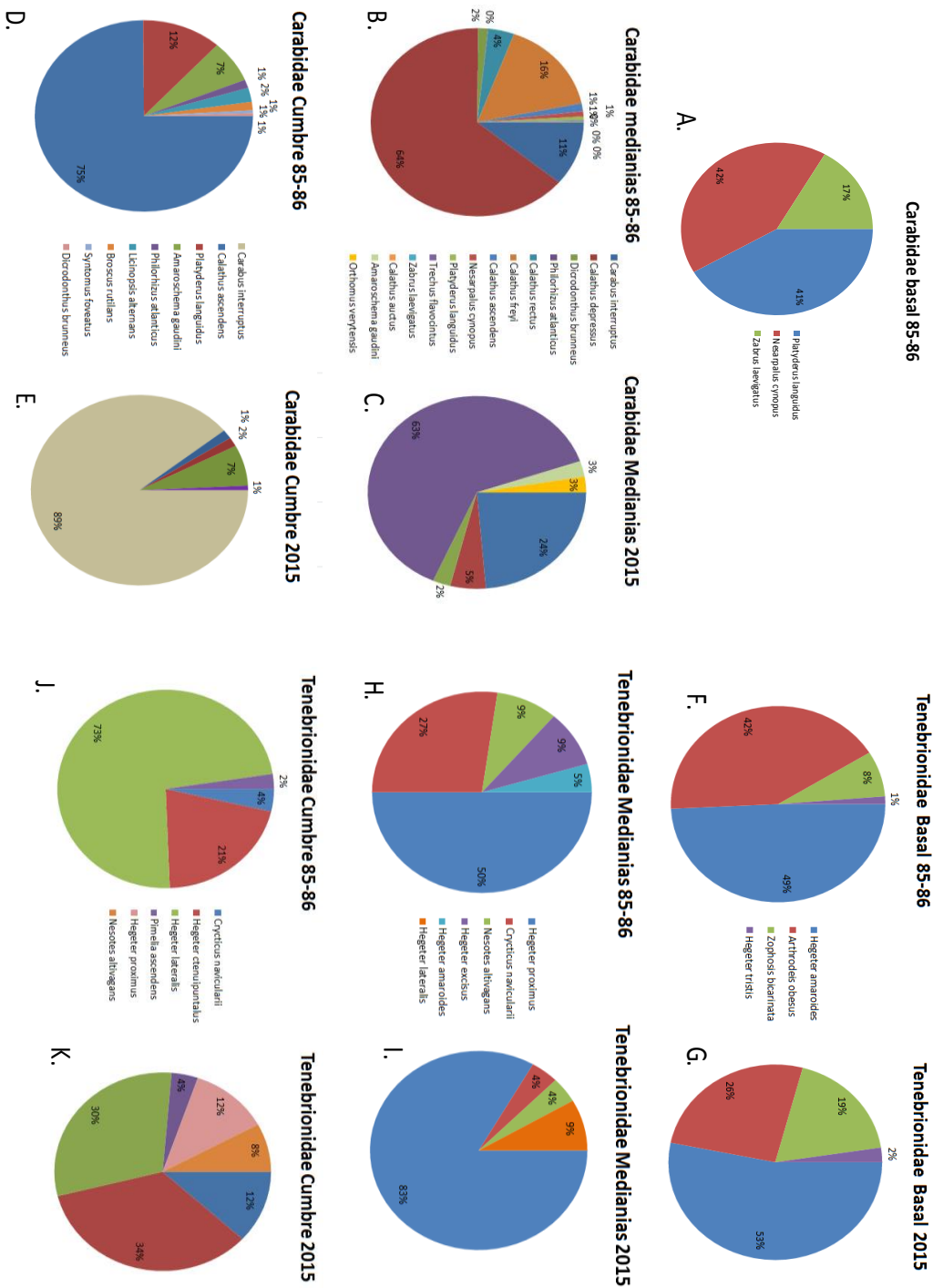
### **5.1. Conclusions**

1. Elevation gradient of ecosystems have been affected by environmental fluctuations produced in this years.
2. Changing completely some strata for the populations of ground beetles and / or darkling, especially those that optimum conditions are not found for adults of both families.
3. These environmental changes produce a similarity between ecosystems found in the strata, tending to hot and dry environments.
4. The presence of *Carabus interruptus* in an environment where it has never encountered before raises suspicions of large effect of climate change on the Tenerife Island.

## **6. AGRADECIMIENTOS**

Gracias a mi tutor Antonio de los Santos por su confianza depositada en mí y por ser mi guía durante todo el duro trabajo realizado. También, a mi tutor Roberto Dorta por su gran ayuda en los análisis estadísticos y por su paciencia durante las explicaciones. A Pedro Oromí por su colaboración a la hora de identificar algunos coleópteros. Y a toda mi familia y a amigos por la ayuda y el apoyo moral.

## 7. ANEXO



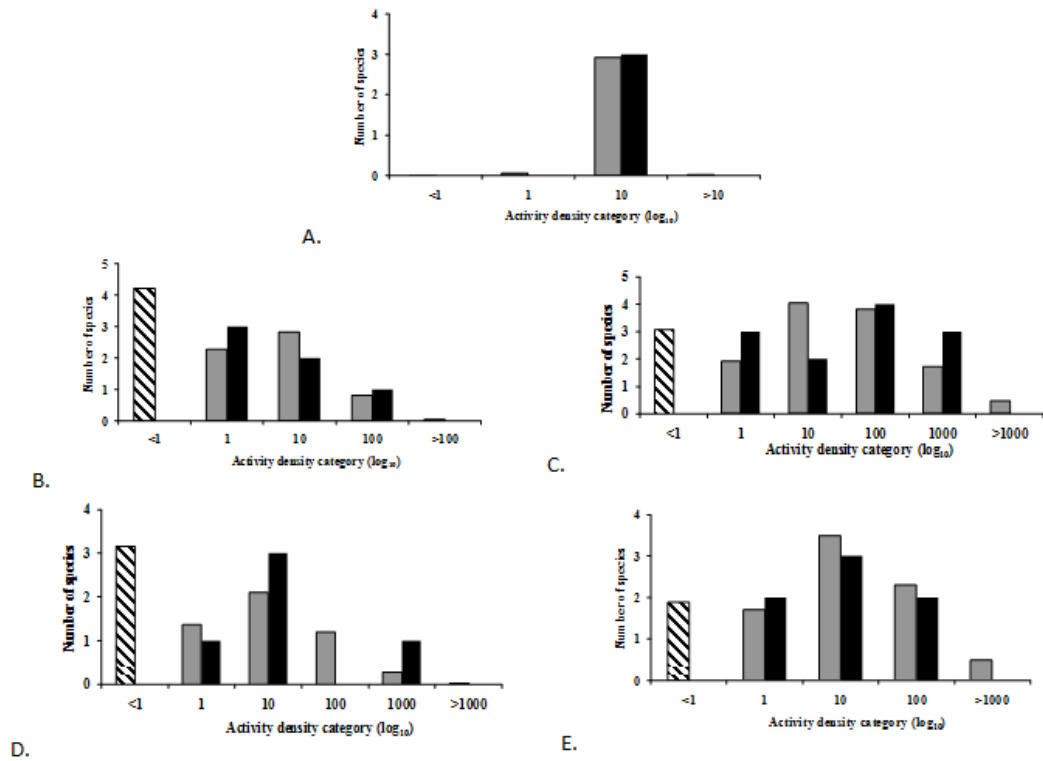
**Figura 1.** Diagrama de sectores sobre la abundancia de carábidos en el gradiente altitudinal de la isla de Tenerife. A: estrato basal en el 85-86; B: estrato medio en el 2015; C: estrato medio en el 85-86; D: estrato cumbre en el 2015; E: estrato cumbre en el 85-86. Y diagrama de sectores sobre la abundancia de tenebriónidos en el gradiente altitudinal de la isla de Tenerife. F: estrato basal en el 2015; G: estrato basal en el 85-86; H: estrato medio en el 2015; I: estrato medio en el 85-86; J: estrato cumbre en el 2015; K: estrato cumbre en el 85-86.

A. Carabidae 2015						
Estrato	Riqueza	Shannon	Hmax	Equitatividad	Dom. Simpson	
Basal	1	0	0	0	0	
Medio	6	1,5487	2,5849	0,5991	0,4598	
Cumbre	5	0,6527	2,3219	0,2811	0,8015	
B. Carabidae 85-86						
Estrato	Riqueza	Shannon	Hmax	Equitatividad	Dom. Simpson	
Basal	3	1,4833	1,5849	0,9358	0,375	
Medio	12	1,6926	3,5849	0,4721	0,451	
Cumbre	8	1,3238	3	0,4412	0,5808	
C. Tenebrionidae 2015						
Estrato	Riqueza	Shannon	Hmax	Equitatividad	Dom. Simpson	
Basal	4	1,5685	2	0,7842	0,3849	
Medio	5	1,6037	2,3219	0,6906	0,3958	
Cumbre	7	2,618	2,8073	0,9325	0,1786	
D. Tenebrionidae 85-86						
Estrato	Riqueza	Shannon	Hmax	Equitatividad	Dom. Simpson	
Basal	4	1,2682	2	0,6341	0,5002	
Medio	5	1,6177	2,3219	0,6966	0,4257	
Cumbre	4	1,4002	2	0,7001	0,4286	

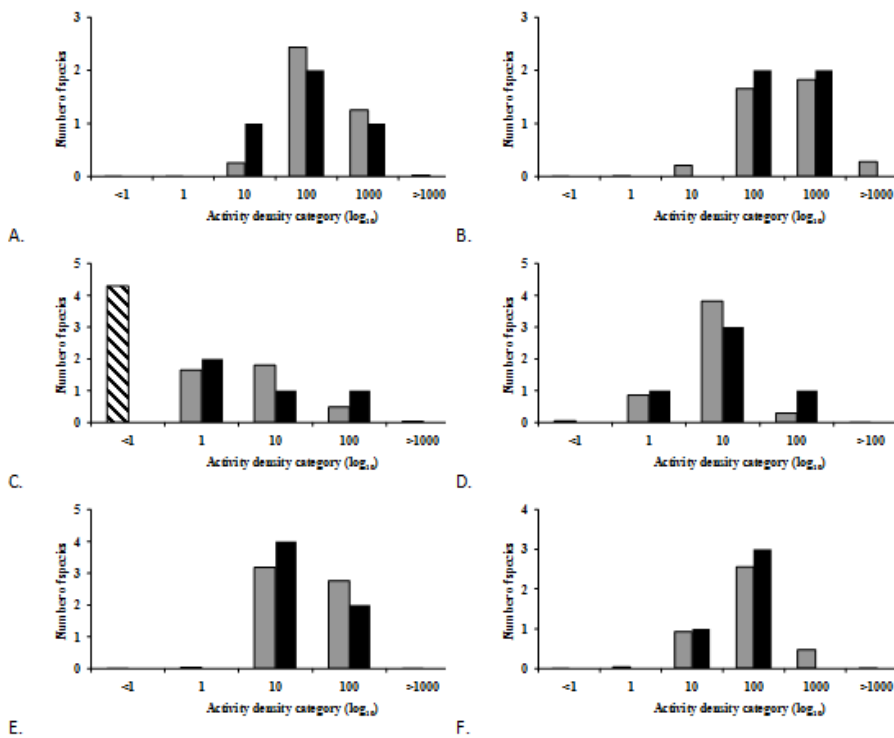
**Tabla 1.** Valores del Índice de diversidad de Shannon y del Índice de dominancia de Simpson. A: datos correspondientes a la familia Carabidae en el 2015; B: datos correspondientes a la familia Carabidae en el 85-86; C: datos correspondientes a la familia Tenebrionidae en el 2015; D: datos correspondientes a la familia Tenebrionidae en el 85-86.

Parámetros	2015						1985-1986					
	Carabidae			Tenebrionidae			Carabidae			Tenebrionidae		
	Basal	Medio	Cumbre	Basal	Medio	Cumbre	Basal	Medio	Cumbre	Basal	Medio	Cumbre
Observed mean (m)	-	0,4392	0,7241	1,769	0,4005	0,99	0,5663	1,1465	0,8032	2,0494	0,4945	1,386
Observed variance	-	0,2914	0,5463	0,2492	0,2854	0,1048	0,0351	0,8692	0,4942	0,4164	0,1089	0,2671
Truncation point (log10 0.5, upper boundary of the category of species that lie behind the veil line) (x0)	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301	-0,301
Skewness coefficient	-	0,5317	0,5198	0,0581	0,5799	0,0629	0,0467	0,4147	0,4053	0,0753	0,172	0,0938
"Auxiliary estimation function" (theta)	-	0,7524	0,6893	0	1,06	0	0	0,3023	0,2798	0,0001	0,0122	0,0005
Maximum likelihood estimates of the mean (when the variable x is normally distributed)	-	-0,1177	0,0174	1,7696	-0,3431	0,99	0,5663	0,7089	0,4942	2,0491	0,4847	1,385
Maximum likelihood estimates of the variance (when the variable x is normally distributed)	-	0,7037	1,2708	0,2493	0,8071	0,1049	0,0351	1,5027	0,8354	0,4171	0,1166	0,2688
Truncation point in terms of the standard normal distribution (z0)	-	-0,2184	-0,2825	-4,1471	0,0468	-3,9856	-4,6236	-0,8239	-0,8701	-3,6386	-2,3006	-3,2517
Area under the standard normal curve (p0)	-	0,4135	0,3887	0	0,5186	0	0	0,2049	0,1921	0,0001	0,0107	0,0005
Expected total number of species of the assemblage (S*)	-	10,2305	8,18	4	8,3105	6	3	15,0942	9,9024	4,0005	5,0541	4,0022
Statistic of diversity Lambda log-normal (λ)	-	12,195268	7,2563182	8,0112835	9,2504924	18,523412	15,992293	12,313249	10,83404	6,1938467	14,796972	7,7185617
Kolmogorov-Smirnov test statistic (D)	-	0,184	0,336	0,251	0,366	0,173	0,352	0,164	0,25	0,306	0,341	0,259
Critical D-values for alpha = 0,05	-	0,364	0,339	0,446	0,446	0,364	0,515	0,257	0,315	0,446	0,399	0,446

**Tabla 2.** Parámetros estimados para el modelo de distribución log-normal truncada usando la actividad-densidad de las especies.



**Figura 2.** Distribuciones log-normal truncadas para la familia Carabidae. A: estrato basal 85-86; B: estrato medio 2015; C: estrato medio 85-86; D: estrato cumbre 2015; E: estrato cumbre 85-86.



**Figura 3.** Distribuciones log-normal truncadas para la familia Tenebrionidae. A: estrato basal 2015; B: estrato basal 85-86; C: estrato medio 2015; D: estrato medio 85-86; E: estrato cumbre 2015; F: estrato cumbre 85-86.

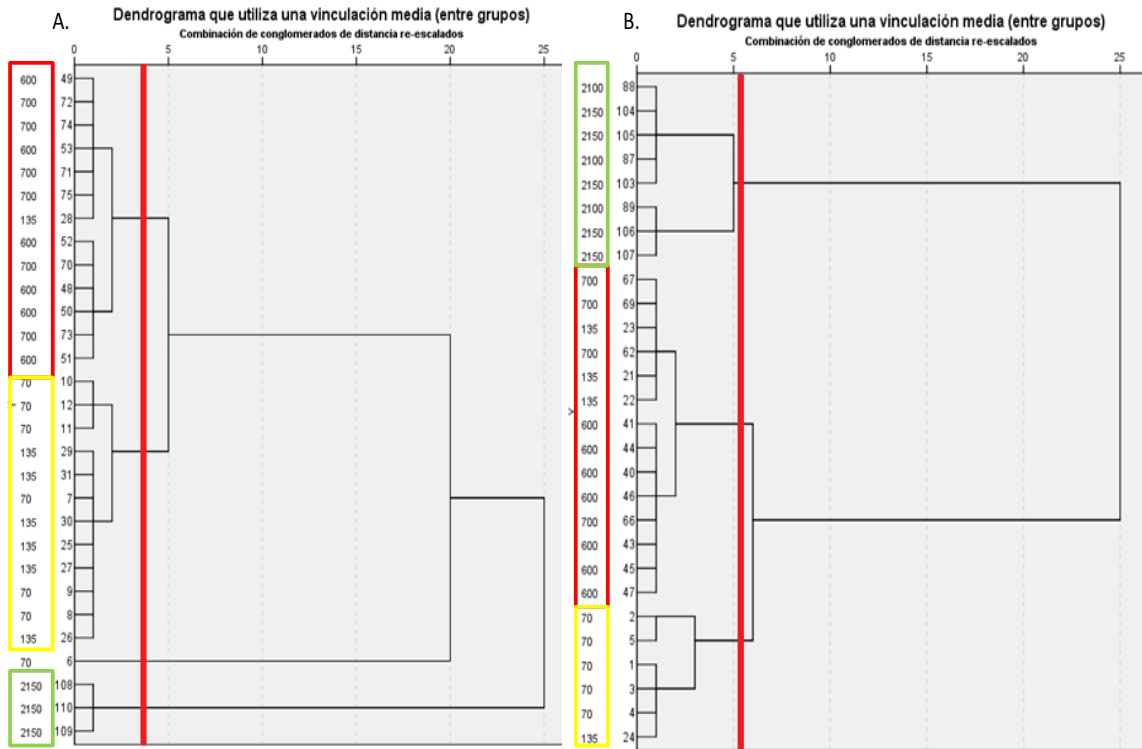


Figura 4. Análisis Clúster de la temperatura mínima. A: datos del año 1986; B: datos del año 1985.

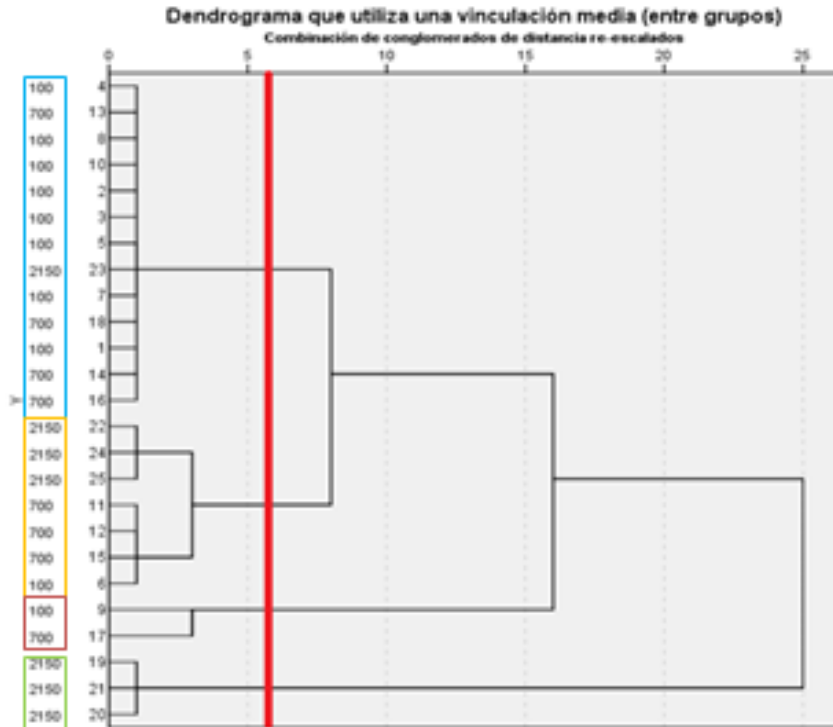


Figura 5. Análisis Clúster de la temperatura mínima del año 2015

## **8. REFERENCIAS**

- Adis, J., 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zool.Anz. Jena* 202, 177–184.
- Araña V., Carracedo J.C. (1978) Los volcanes de las Islas Canarias. Vol. I. Tenerife. Ed. Rueda, Madrid: 150 pp.
- Bennett, A.F., Lenski, R.E., 2007. An experimental test of evolutionary trade-offs during temperature adaptation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 8649–8654.
- Brandmayr, T.Z., Bonacci, T., Massolo, A., Brandmayr, P., 2004. Peace in ground beetle larvae: non-aggressive outcome in *Chlaenius* spp. larvae interactions. *Ethol. Ecol. Evol.* 16, 351–361.
- Butterfield, J., 1996. Carabid life-cycle strategies and climate change: a study on an altitude transect. *Ecol. Entomol.* 21, 9–16.
- Butterfield, J., Luff, M.L., Baines, M., Eyre, M.D., 1995. Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecol. Manage.* 79, 63–77.
- Butterfield, J., Luff, M.L., Baines, M., Eyre, M.D., 1995. Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *For. Ecol. Manage.* 79 (1/2), 63–77.
- Calosi, P., Bilton, D.T., Spicer, J.I., 2008. Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biol. Lett.* 4, 99–102.
- Campbell, G.S. (1977). *An Introduction to Environmental Biophysics*. New York: Springer-Verlag. 304 pp.
- Cloudsley-Thompson, J.L. & Crawford, C.S. (1970). Lethal temperatures of some arthropods of the Southwestern United States. *Entomologist's Monthly Magazine*, 106: 26–29.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1962). Microclimates and the distribution of terrestrial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 7: 199–222.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1974). *Microecology*. London: Edward Arnold (Publishers) Ltd. 48 pp.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1975). Adaptations of arthropoda to arid environments. *Annual*
- Cohen, A.C., 1959. Simplified estimators for the normal distribution when samples are singly censored or truncated. *Technometrics* 1 (3), 217–237.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., Waterhouse, T., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agr. Ecosyst. Environ.* 93 (1), 323–336.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199,1302–1310.
- Crawford, C.S. (1988). Nutrition and habitat selection in desert detritivores. *Journal of Arid Environment*, 14: 111–121.
- Crovetti, A., Quaglia, F., Raspi, A., Belcari, A. & Paparatti, B. (1979). Limit termici e temperature ottimali di *Blaps mucronata* Latr. (Col. Tenebrionidae). *Frustula Entomologica*, 2: 139–149.
- de los Santos, A. (1994). Generic diversity patterns in the Tenebrionid beetle communities (Col. Tenebrionidae). *Ecologia Mediterranea*. 20(3/4): 125–136.
- de los Santos, A., 2009. Environmental correlates of life history pattern in ground-beetles on Tenerife (Canary Islands). *Acta Oecol.* 35, 355–369.
- de los Santos, A., de Nicolas, J.P., Dorta-Guerra, R., 2014. Abundance, biomass and diversity of ground-beetles (Col. Carabidae) as indicators of climatic change effects over elevation strata in Tenerife (Canary Island). *Ecological Indicators* 46 (2014) 504-513.
- de los Santos, A., Estefanía, Y., López, R.J., de Nicolás, J.P., 1991. Variación de la diversidad de Carábidos (Col. Carabidae) sobre un gradiente ambiental en Tenerife (Islas Canarias). In: Pineda, F.D., Casado, M.A., de Miguel, J.M., Montalvo, J. (Eds.), *Diversidad Biológica. Biological Diversity*. Fundación Ramón Areces, ADENA-WWF. Madrid and SCOPE, Paris, pp. 131–134.
- de los Santos, A., Ferrer, F.J., de Nicolás, J.P., 2002. Habitat selection and assemblage structure of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) along environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.* 52, 63–85.
- de los Santos, A., Ferrer, F.J., de Nicolás, J.P., 2006. Thermal habitat and life history of two congeneric species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) on Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.* 65, 363–385.
- de los Santos, A., Gómez-González, L.A., Alonso, C., Arbelo, C.D., de Nicolás, J.P., 2000. Adaptive trends of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) on environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Environ.* 45 (1), 85–98.
- de los Santos, A., Montes, C. & RammHrez-DmHaz, L. (1988). Life histories of some darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in two mediterranean ecosystems in the lower Guadalquivir (Southwest Spain). *Environmental Entomology*, 17(5): 799–814.
- de los Santos, A., Montes, C., Ramírez-Díaz, L., 1982. Un nuevo diseño de trampas de caída para el estudio de poblaciones de coleópteros terrestres de superficie. *Mediterranea*, 6: 93-99.
- de los Santos, A., Montes, C., Ramírez-Díaz, L., 1982. Un nuevo diseño de trampa de caída para el estudio de poblaciones de coleópteros terrestres de superficie. *Mediterr. Ser. Biol.* 6, 93–99.

- de los Santos, A., Montes, C., Ramírez-Díaz, L., 1985. Ciclos de vida de algunas poblaciones de Carábidos (Col. Carabidae) de dos ecosistemas del bajo Guadalquivir (S.O. España) con especial referencia a *Steropus globosus ebenus* Quens, 1806. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 22 (1), 75–95.
- de Nicolás, J.P., de los Santos, A., Ferrer, F.J., 2011. Información bioclimática sistémica. In: Instituto Tecnológico de Canarias SA (Ed.), *Sostenibilidad energética de la edificación en Canarias. Manual de diseño*. Instituto Tecnológico de Canarias SA, Canary Islands, Spain, pp. 149–223.
- Dennis, P., 2003. Sensitivity of upland arthropod diversity to livestock grazing, vegetation structure and land form. *J. Food Agr. Environ.* 1 (2), 301–307.
- Deuve, Th., 2004. Illustrated catalogue of the genus *Carabus* of the world (Coleoptera: Carabidae), *Entomology Faunistica* No. 34, Pensoft Series Faunistica No 34. Pensoft Publishers, Sofia.
- Döring, T.F., Krompb, B., 2003. Which carabid species benefit from organic agriculture?— A review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. *Agric. Ecosys. Environ.* 98, 153–161.
- Edney, E.B. (1977). *Water Balance in Land Arthropods*. New York: Springer-Verlag. 282 pp. Hamilton, W.J.III. (1971). Competition and thermoregulatory behavior of the Namib Desert tenebrionid beetle genus *Cardiosis*. *Ecology*, 52: 810–822.
- El Rayah, E.A. (1970a). Some reactions of two desert beetles *Adesmia antiqua* and *Pimelia grandis* (Tenebrionidae) to temperature. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 13: 286–292.
- El Rayah, E.A. (1970b). Humidity responses of two desert beetles, *Adesmia antiqua* and *Pimelia grandis* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 13: 438–447.
- Elek, Z., Lövei, G.L., 2007. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecol.* 32 (1), 104–111.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35 (1), 557–581.
- Gray, J.S., 1987. Species-abundance patterns. In: Gee, J.H.R., Giller, P.S. (Eds.), *Organization of Communities, Past and Present*. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 53–67.
- Greenslade P. J. M., 1964. Pitfall trapping as a method for stying populations of Carabidae (Col.). *J. Anim. Ecol.*, 33: 301–310.
- Greenslade, P.M.J., 1968. Habitat and altitude distribution of Carabidae (Coleoptera) in Argyll, Scotland. *T. Roy. Ent Soc. London* 120, 39–54.
- Gregory, R.D., 2000. Abundance patterns of European breeding birds. *Ecography* 23, 201–208.
- Guillermain, M., Loreau, M., Daufresne, T., 1997. Relationships between the regional distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and the abundance of their potential prey. *Acta Oecol.* 18, 465–483.
- Henwood, K. (1975). A field-tested thermoregulation model for two diurnal Namib Desert tenebrionid beetles. *Ecology*, 56: 1329–1342.
- Heydemann, B., 1957. Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Hamburg* 20 (1956), 332–347.
- Holm, E. & Edney, E.B. (1973). Daily activity of Namib Desert arthropods in relation to climate. *Ecology*, 54(1): 45–56.
- Huston, M.A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113, 81–101.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remark. *Cold Spring Harb. Sym. Quant. Biol.* 22, 415–427.
- Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95, 137–145.
- Juan, C., Emerson, B.C., Oromí, P., Hewitt, G.M., 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends Ecol. Evol.* 15, 104–109.
- Kimberling, D.N., Karr, J.R., Fore, L.S., 2001. Measuring human disturbance using terrestrial invertebrates in the shrub—steppe of eastern Washington (USA). *Ecol. Indicators* 1 (2), 63–81.
- Larmuth, J. (1979). Aspects of plant habitat as a thermal refuge for desert insects. *Journal de Arid Environments*, 2: 323–327.
- Larsen, K.J., Work, T.T., Purrington, F.F., 2003. Habitat use patterns by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of northeastern Iowa. *Pedobiologia* 47, 288–299.
- Lenski, R.E., 1982. Effects of forest cutting on two *Carabus* species: evidence for competition for food. *Ecology* 63 (5), 1211–1217.
- Louw, G.N. & Hamilton, W.J. (1972). Physiological and behavioural ecology of the ultrasammophilous Namib desert tenebrionid *Lepidochora argentogrisea*. *Madoqua*, 2: 87–95.
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* 41, 231–256.
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* 41, 231–256.
- Luff, M.L., Eyre, M.D., Rushton, S.P., 1992. Classification and prediction of grassland habitats using ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *J. Environ. Manage.* 35, 301–315.



- Lyle, G., Ostendorf, B., 2011. A high resolution broad scale spatial indicator of grain growing profitability for natural resource planning. *Ecol. Indic.* 11, 209–218.
- Marino, P.C. (1986). Activity patterns and microhabitat selection in a desert tenebrionid beetle (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79: 468–471.
- Matalin, A.V., 1997. Peculiarities of spatial and temporal differentiation of carabids (Coleoptera, Carabidae) in the steppe zone. *Entomol. Rev.* 77, 1155–1166 (Translated from *Zoologicheskii Zhurnal* 76(9), 1997. Original Russian).
- Matalin, A.V., Makarov, K.V., 2011. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches. *Zookeys* 100, 223–254.
- McGowan, J.A., Walker, P.W., 1985. Dominance and diversity maintenance in an oceanic ecosystem. *Ecol. Monogr.* 55, 103–118.
- McIntyre, N.E. (1997). Scale-dependent habitats selection by the darkling beetles *Eleodes hispilabris* (Coleoptera: Tenebrionidae). *The American Midland Naturalist*, 138: 230–235.
- Migliorini, M., Petrioli, A., Bernini, F., 2002. Comparative analysis of two edaphic zoocoenoses (Oribatid mites and Carabid beetles) in five habitats of the Pietraporciana' and 'Lucciolabella' Nature Reserves (Orcia Valley, central Italy). *Acta Oecol.* 23, 361–374.
- Müller, F., Schrautzer, J., Reiche, E.W., Rinker, A., 2006. Ecosystem based indicators in retrogressive successions of an agricultural landscape. *Ecol. Indicators* 6 (1), 63–82.
- Parmenter, R.R., Parmenter, Ch. A. & Cheney, C.D. (1989). Factors influencing partitioning in arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): temperature and winter conservation. *Journal of Arid Environments*, 17: 57–67.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669.
- Parsons, J.J., 1981. Human Influences on the pine and laurel forests of the Canary Islands. *Geog. Rev.* 71 (3), 253–271.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: a review. *Ecol. Indic.* 6, 780–793.
- Preston, F.W., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29 (3), 254–283.
- Prüser, F., Brückner, M., Mossakowski, D., 2000. Colonisation of Canary Islands by *Carabus* species: evidence from different character complexes. In: Brandmayr, P., Casale, A., Lövei, G.L., Vigna Taglianti, A. (Eds.), *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles*. Pensoft, Sofia, pp. 45–52.
- Quintana, M., de los Santos, A., Montes, C., Ramírez-Díaz, L., 1985. Modificaciones al modelo de trampa de caída sistema de embudos compartimentados para el estudio de comunidades de coleópteros terrestres de superficie. *Bolm. Soc. Port. Entomol.* 4, 2530.
- Review of Entomology*, 20: 261–283.
- Seely, M.K. & Mitchell, D. (1987). Is the subsurface environment of the Namib desert dunes a thermal haven for chthonic beetles? *South African Journal of Zoology*, 22: 57–61.
- Seely, M.K. (1979). Irregular fog as a water source for desert dune beetles. *Oecologia (Berl.)*, 42: 213–227.
- Seely, M.K., Roberts, C.S. & Mitchell, D. (1988). High body temperatures of Namib dune tenebrionids Fwhy? *Journal of Arid Environments*, 14: 135–143.
- Shaw, K.M., Lamshead, P.J.D., Platt, H.M., 1983. Detection of pollution-induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11, 195–202.
- Slobodchikoff, C.N. (1983). Water balance and temperature preference, and their role in regulatiring activity times of tenebrionid beetles. *Oikos*, 40: 113–119.
- Smith, W.E. & Whitford, W.G. (1976). Seasonal activity and water loss relationships in four species of *Eleodes* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Southwestern Entomology*, 1: 161–163.
- Sousa, W.P., 1979. Disturbance in marine interstitial boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60, 1225–1239.
- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 353–439.
- Thiele, H.U., 1977. *Carabid Beetles in their Environment*. Spinger-Verlag, Berlin.
- Tokeshi, M., 1993. Species abundance patterns and community structure. *Adv. Ecol. Res.* 24, 111–186.
- Tretzel, E., 1955. Technik und Bechutung des Fallenfages für ökologische Untersuchungen. *Zool. Anz.* 15, 276–287.
- Tretzel, E., 1955. Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. *Zool. Anz.* 15 (1955), 276–287.
- Ulrich, W., Zalewski, M., 2006. Abundance and cooccurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114, 338–348.
- Verberk, W., 2012. Explaining general patterns in species abundance and distributions. *Nat. Educ. Knowl.* 3, 38.
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213–251.

