

# Efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica: estado del conocimiento y perspectivas

Raquel Colado<sup>1</sup> , David Sánchez-Fernández<sup>1</sup> , Susana Pallarés<sup>1,\*</sup> 

(1) Departamento de Ecología e Hidrología, Universidad de Murcia, Facultad de Biología, Campus de Espinardo, 30100, Murcia, España.

Autora de correspondencia\*: Susana Pallarés [[susana.pallares@um.es](mailto:susana.pallares@um.es)]

> Recibido el 21 de octubre de 2022 - Aceptado el 07 de agosto de 2023

**Cómo citar:** Colado, R., Sánchez-Fernández, D., Pallarés, S. 2024. Efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica: estado del conocimiento y perspectiva. *Ecosistemas* 33(2): 2488. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2488>

## Efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica: estado del conocimiento y perspectivas

**Resumen:** Los ecosistemas subterráneos son sistemáticamente olvidados en las estrategias globales de cambio climático y conservación de la biodiversidad, pese a que brindan servicios ecosistémicos clave y albergan una proporción considerable de la biodiversidad global, amenazada por la actividad humana y el calentamiento global. En este artículo realizamos una revisión sistemática de los estudios sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica, describiendo la variabilidad de enfoques experimentales aplicados, ambientes, taxones y respuestas estudiadas, niveles de organización biológica, grado de especificidad por el medio subterráneo y factores que pueden interactuar con un aumento de la temperatura. Se revisaron 15 artículos que comprenden 135 taxones terrestres (11 quirópteros y 124 invertebrados, principalmente coleópteros). Se han estudiado dos tipos de respuestas: tolerancia térmica (mediante experimentos fisiológicos) en invertebrados y cambios en el rango de distribución en distintos escenarios de cambio climático (mediante modelos de nicho ecológico), principalmente en quirópteros. En general, los estudios de fisiología térmica indican que las especies con mayor grado de especificidad por el medio subterráneo tienen menor tolerancia al calor, y los modelos de distribución predicen una contracción del rango de distribución ibérico para la mayoría de las especies estudiadas. Ningún artículo ha analizado respuestas comportamentales, reproductivas, del ciclo de vida o fenológicas ni a nivel de comunidad, ni interacciones biológicas. Esta revisión permite localizar las principales carencias de conocimiento sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica y proponer unas líneas prioritarias en las que centrar los esfuerzos de investigación en el futuro.

**Palabras clave:** cambio global; conservación; cuevas; ecosistemas subterráneos; península ibérica; temperatura

## Climate change effects on the Iberian subterranean biodiversity: state of knowledge and perspectives

**Abstract:** Subterranean ecosystems provide key ecosystem services and host an important proportion of global biodiversity, threatened by human activities and global warming. However, they have been systematically neglected in global agendas on climate change and biodiversity conservation. We conducted a systematic review of studies on the effects of climate change on subterranean biodiversity in the Iberian Peninsula, describing the variability of experimental approaches applied, habitats, taxa and responses studied, levels of biological organization, degree of specificity for the subterranean environment and factors that may interact with a temperature increase. We reviewed 15 articles that comprise a total of 135 terrestrial taxa (11 chiroptera and 124 invertebrates, mainly Coleoptera). Two types of responses have been studied: thermal tolerance (through physiological experiments) in invertebrates and range shifts under different climate change scenarios (through ecological niche modelling), mainly in Chiroptera. In general, thermal physiology studies show that species with a higher degree of subterranean specialization have lower heat tolerance, and distribution models predict range contractions in the Iberian Peninsula for most of the species studied. No article has analysed behavioural, reproductive, life history or phenological responses, nor community level responses or biological interactions. This review allowed us to identify the main knowledge gaps on the effects of climate change on Iberian subterranean biodiversity and to propose priority lines on which to focus research efforts in the upcoming years.

**Keywords:** caves; conservation; global change; Iberian Peninsula; subterranean ecosystems; temperature

## Introducción

Ante la situación de emergencia climática (Ripple et al. 2021) y crisis de biodiversidad sin precedentes (Román-Palacios y Wiens 2020) en la que nos encontramos, los científicos se enfrentan al reto de predecir y anticipar con precisión el impacto del cambio climático en la biodiversidad. Para cumplir con este gran desafío, varias estrategias y planes de acción globales han delineado los objetivos de biodiversidad y cambio climático (IPBES 2019; United Nations 2019; Arnett et al. 2020). Sin embargo, estas estrategias globales muestran ciertos sesgos e importantes omisiones entre sus objetivos. Uno de los ejemplos más evidentes lo encontramos en los medios subterráneos, ya que, siendo probablemente el ambiente no marino más extendido en la Tierra, han sido sistemáticamente olvidados en estas estrategias globales (Sánchez-Fernández et al. 2021).

Para enfatizar la importancia y urgencia de proteger la biodiversidad subterránea, el año 2021 fue elegido Año Internacional de las Cuevas y el Karst. Con los ecosistemas subterráneos en el punto de mira, varios científicos han realizado llamadas de atención lamentando su falta de protección (ej. [Mammola et al. 2019a](#)), mostrando que solo el 6.9% de los ecosistemas subterráneos conocidos se encuentran bajo áreas protegidas en la superficie a nivel mundial ([Sánchez-Fernández et al. 2021](#)). Para rectificar esta omisión, [Wynne et al. \(2021\)](#) propusieron una hoja de ruta para guiar la conservación del bioma subterráneo en los próximos años.

El medio subterráneo es uno de los ecosistemas menos estudiados de la Tierra y solo recientemente estamos empezando a entender su importancia eco-evolutiva e incluso social y económica ([Mammola et al. 2020](#)). Los ecosistemas subterráneos brindan servicios ecosistémicos clave para la humanidad, como, por ejemplo, el secuestro de gases de efecto invernadero, su uso potencial en la industria farmacéutica y la ingeniería ([Griebler y Avramov 2015](#); [Mammola et al. 2019a](#)) o el suministro de agua dulce ([Danielopol et al. 2003](#)). De hecho, las aguas subterráneas representan el 95 % del agua dulce líquida disponible (que no está acumulada en forma de casquetes polares y glaciares). Se estima que alrededor del 50% del suministro actual de agua potable del mundo proviene de aguas subterráneas, y que más de una cuarta parte de la población humana depende total o parcialmente de esa agua potable ([Giordano 2009](#)). Además, más del 40% del agua dulce de riego consuntiva total proviene de aguas subterráneas ([Siebert et al. 2010](#)). El medio subterráneo alberga a especies de murciélagos que proporcionan servicios vitales (incluida la dispersión de semillas, la polinización y la reducción de plagas agrícolas) ([Kunz et al. 2011](#)). Dentro de estos ecosistemas podemos encontrar también una gran variedad de organismos especializados y singulares que son a menudo endemismos con rangos de distribución muy restringidos, y algunas especies representan ancestros de faunas que desaparecieron de los hábitats superficiales ([Culver y Pipan 2019](#)). Por lo tanto, no sorprende que los biólogos hayan estado fascinados durante mucho tiempo por las peculiaridades de los organismos subterráneos ([Darwin 1859](#); [Jeannel 1943](#)), ya que muestran adaptaciones morfológicas y fisiológicas extremas que resultan de gran valor para estudiar procesos evolutivos ([Juan et al. 2010](#)). Por ejemplo, muchos de ellos han evolucionado hacia formas ciegas, sin alas, sin pigmentos, etc., como consecuencia de severas restricciones ambientales ([Galán 2010](#)). Además, dada la extremada estabilidad climática del medio subterráneo profundo, donde tanto la humedad (próxima al punto de saturación), como la temperatura, varían muy poco a lo largo del día y del año ([Badino 2010](#); [Culver y Pipan 2019](#)), las especies subterráneas son generalmente estenohigrobias (es decir, muy sensibles a la desecación) y estenotermas (es decir, presentan rangos de tolerancia térmica mucho más estrechos que las especies de la superficie) ([Howarth 1980](#); [Hadley et al. 1981](#); [Howarth y Moldovan 2018](#)).

La fauna subterránea es un componente clave de la biodiversidad global, dado su alto grado de endemismo y de especialización, y su singularidad filogenética y funcional. Sin embargo, la biodiversidad subterránea se encuentra actualmente amenazada por diversas actividades humanas, y puede ser especialmente sensible al cambio climático ([Mammola et al. 2019a](#)). De hecho, aunque se trata de sistemas en general muy aislados e inaccesibles, el medio subterráneo no está desvinculado de los impactos que afectan a otros ecosistemas en la superficie ni de los efectos del cambio climático. Precisamente por el alto grado de especialización de su fauna, ante un aumento rápido de la temperatura y un cambio en las condiciones climáticas, los hábitats subterráneos pueden convertirse en trampas sin salida para algunas de las especies que actualmente viven allí de forma obligada, pero también pueden actuar como refugios para algunas especies de la superficie, lo que daría lugar a importantes modificaciones de las interacciones bióticas en el subsuelo ([Mammola et al. 2019b](#); [Nicolosi et al. 2023](#)).

La península ibérica es una zona de gran interés con respecto a su fauna hipogea o cavernícola ([Culver y Pipan 2019](#); [Reboleira et al. 2011](#); [Iannella et al. 2020](#)). De hecho, [Salgado et al. \(2022\)](#) han elaborado por primera vez un listado completo de taxones descritos hasta la fecha en el área ibero-balear, que incluye un total de 1285 especies y 79 subespecies hipogreas. Ante los indicios que muestran que las especies subterráneas podrían ser particularmente sensibles al cambio climático ([Mammola et al. 2019b](#)), el interés científico por este medio ha aumentado de forma considerable, desarrollándose en los últimos años un buen número de estudios destinados a conocer la capacidad de respuesta y anticipar los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ([Vaccarelli et al. 2023](#)). Para tomar decisiones efectivas, los gestores del medio natural necesitarán modelos y predicciones tan precisos como sea posible, así como poder acceder de forma sintética a toda la información científica que se está generando en la actualidad ([Grimm et al. 2020](#); [Mammola et al. 2022](#)).

En este artículo proporcionamos una revisión sistemática de los estudios que exploran los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica, para (i) describir su variabilidad en cuanto a enfoques experimentales, ambientes estudiados, niveles de organización biológica, grado de especificidad por el medio subterráneo y respuestas estudiadas y (ii) determinar otros factores que pueden interactuar con un aumento de la temperatura en los ecosistemas subterráneos. Al sintetizar el conocimiento actual sobre los efectos del cambio climático en los organismos subterráneos de la península ibérica, podremos hacer un primer balance de los progresos realizados, identificar vacíos de conocimiento, así como destacar las necesidades de investigación en ecología subterránea, proporcionando información dirigida a mejorar el seguimiento, la gestión y la restauración de los ecosistemas subterráneos ibéricos.

## Materiales y métodos

### Búsqueda bibliográfica sistemática y criterios de inclusión de artículos

En septiembre de 2022 se realizó una búsqueda bibliográfica estandarizada en la base de datos *Web of Science*, incluyendo grupos de términos relativos a i) los tipos de ecosistemas subterráneos, ii) organismos subterráneos y su especificidad por este medio, iii) área de estudio, iv) cambio climático (variables ambientales y tipo de respuestas biológicas frente al cambio climático). Tras varias pruebas, llegamos a un acuerdo con la siguiente cadena de búsqueda:

TS = ("MSS" OR "Shallow subterranean habitat" OR "Superficial subterranean habitat" OR "aquifer\*" OR "cave\*" OR "groundwater\*" OR "subterranean" OR "underground" OR "roost")

AND TS = ("species" OR "endemic" OR "obligate" OR "facultative" OR "stygo\*" OR "troglo\*" OR "eutroglo\*" OR "eustygo\*")

AND CU = ("Iberian" OR "Pyrenees" OR "Spain" OR "Spanish" OR "Portugal")

AND TS = ("climate change" OR "global warming" OR "climate warming" OR "temperature increase" OR "temperature rise" OR "relative humidity change" OR "salinity increase" OR "salinity change" OR "relative humidity decrease" OR "climatic variability hypothesis")

AND TS = ("thermal tolerance" OR "thermal limits" OR "CTmax" OR "CTmin" OR "LTmax" OR "LTmin" OR "thermal stress" OR "thermal shock" OR "acclimat\*" OR "physiol\*" OR "ecophysiol\*" OR "survival" OR "mortality" OR "fitness" OR "metaboli\*" OR "locomot\*" OR "growth" OR "development\*" OR "size" OR "gene expression" OR "genetic" OR "enzym\*" OR "proteomic" OR "hormonal" OR "oxidative" OR "behavior\*" OR "behaviour\*" OR "reproduct\*" OR "life-cycle" OR "immune" OR "distribution\*" OR "dispersal" OR "range" OR "population" OR "community" OR "species composition" OR "occurrence" OR "habitat\*" OR "extinction" OR "decline" OR "migration" OR "refugium" OR "refugia" OR "shelter" OR "abundance" OR "presence" OR "richness" OR "competition" OR "interaction" OR "phenolog\*" OR "season\*" OR "circadian" OR "heat shock" OR "heat-shock" OR "adaptation" OR "drift" OR "alien species" OR "invasion" OR "species turnover" OR "thermophile" OR "stenothermal" OR "warm-dwelling" OR "sensitivity" OR "thermal niche" OR "pathogen\*" OR "parasite\*" OR "virus\*" OR "viral").

Se examinaron todos los títulos y resúmenes de los artículos resultantes (y el cuerpo del artículo cuando era necesario consultar más detalles), incluyéndose aquellos que cumplieran los siguientes criterios:

i) están centrados en especies subterráneas (obligadas o facultativas) de cualquier grupo taxonómico,

ii) estudian los efectos del cambio climático sobre los organismos subterráneos, considerando los cambios ambientales asociados a este fenómeno que pueden afectar al medio subterráneo (aumento de la temperatura o cambios en el régimen de variabilidad térmica, en la humedad relativa, o cambios en la salinidad en ambientes acuáticos subterráneos) e incluyendo diversos tipos de respuestas a distintos niveles de organización, desde el individuo a la comunidad: respuestas fisiológicas (ej. límites térmicos fisiológicos, capacidad de aclimatación térmica, tasa metabólica), de comportamiento (ej. actividad locomotora), moleculares (respuestas hormonales, enzimáticas, proteómicas o genómicas), respuestas relacionadas con la reproducción, el crecimiento, ciclo de vida, fenología, cambios en el rango de distribución, dispersión, cambios en la estructura y composición de las comunidades, declives poblacionales, migraciones, extinciones, interacciones bióticas (ej. especies invasoras, patógenos),

iii) el área de estudio es parte o la totalidad de la península ibérica o, en el caso de artículos que abarcan áreas de estudio más extensas, proporcionan información sobre los efectos del cambio climático en especies, poblaciones o comunidades subterráneas ibéricas.

Además de los artículos que no cumplieran los anteriores criterios, se excluyeron aquellos que no aportaban información suficiente para extraer conclusiones sobre el efecto del cambio climático, cuantitativa o cualitativamente, en el organismo(s) y respuesta(s) concreta estudiados.

### Búsqueda bibliográfica adicional

Puesto que la literatura sobre los efectos del cambio climático en el medio subterráneo es escasa, en particular en la península ibérica, se realizaron varias búsquedas bibliográficas adicionales, no estandarizadas. En primer lugar, se hicieron varias búsquedas en *Google Scholar* específicas para estudios sobre murciélagos cavernícolas, ya que los artículos de este tipo encontrados en la búsqueda estandarizada fueron escasos. En segundo lugar, se revisó la bibliografía citada en los artículos que cumplieran los criterios de inclusión.

### Extracción de datos

De cada artículo se extrajo la siguiente información: área de estudio, clasificación taxonómica y ecología de los taxones estudiados, metodología aplicada (tipo de método, variables independientes y variables respuesta analizadas, rango de temperaturas testadas en el caso de estudios experimentales, incluyendo la temperatura del tratamiento control, en su caso, y la temperatura máxima) y resultados cuantitativos (en los artículos que aportaban datos suficientes). Dada la diversidad de metodologías aplicadas, se intentó presentar los resultados de manera comparable, al menos entre casos de estudio que emplearon el mismo tipo de aproximación metodológica. Por ejemplo, para casos de estudio donde se estimaron límites térmicos letales, se extrajo directamente el valor de los mismos, como indicador representativo de la sensibilidad de las especies al aumento de la temperatura. Para casos de estudio en los que se midieron experimentalmente otro tipo de respuestas tras un periodo de aclimatación a distintas temperaturas, extrajimos el valor de la variable respuesta correspondiente en el tratamiento control y en la temperatura máxima testada, y calculamos la tasa de cambio porcentual de la variable respuesta con relación al cambio de temperatura entre dichos tratamientos. En este caso, un valor negativo indica una disminución de la variable respuesta al aumentar la temperatura (indicando generalmente un efecto de la temperatura perjudicial para el organismo), y un valor positivo indica un aumento (reflejando generalmente una capacidad de ajuste por aclimatación). En estudios que estimaron cambios en el rango de distribución de las especies en escenarios de cambio climático utilizando modelos de distribución de especies, se extrajo, cuando fue posible, el porcentaje de área favorable que se perderá o ganará. En estos casos, cuando se presentaban predicciones para distintos escenarios de cambio climático, por simplificación, se escogieron las predicciones para el periodo temporal más lejano y el escenario futuro de cambio climático correspondiente al contexto socioeconómico y trayectoria de

emisión de gases de efecto invernadero del IPCC más pesimista, puesto que los informes más recientes del IPCC indican que el ritmo actual de emisiones ya supera dichos escenarios (IPCC 2022).

## Resultados

### Resultados de la búsqueda y cribado de artículos

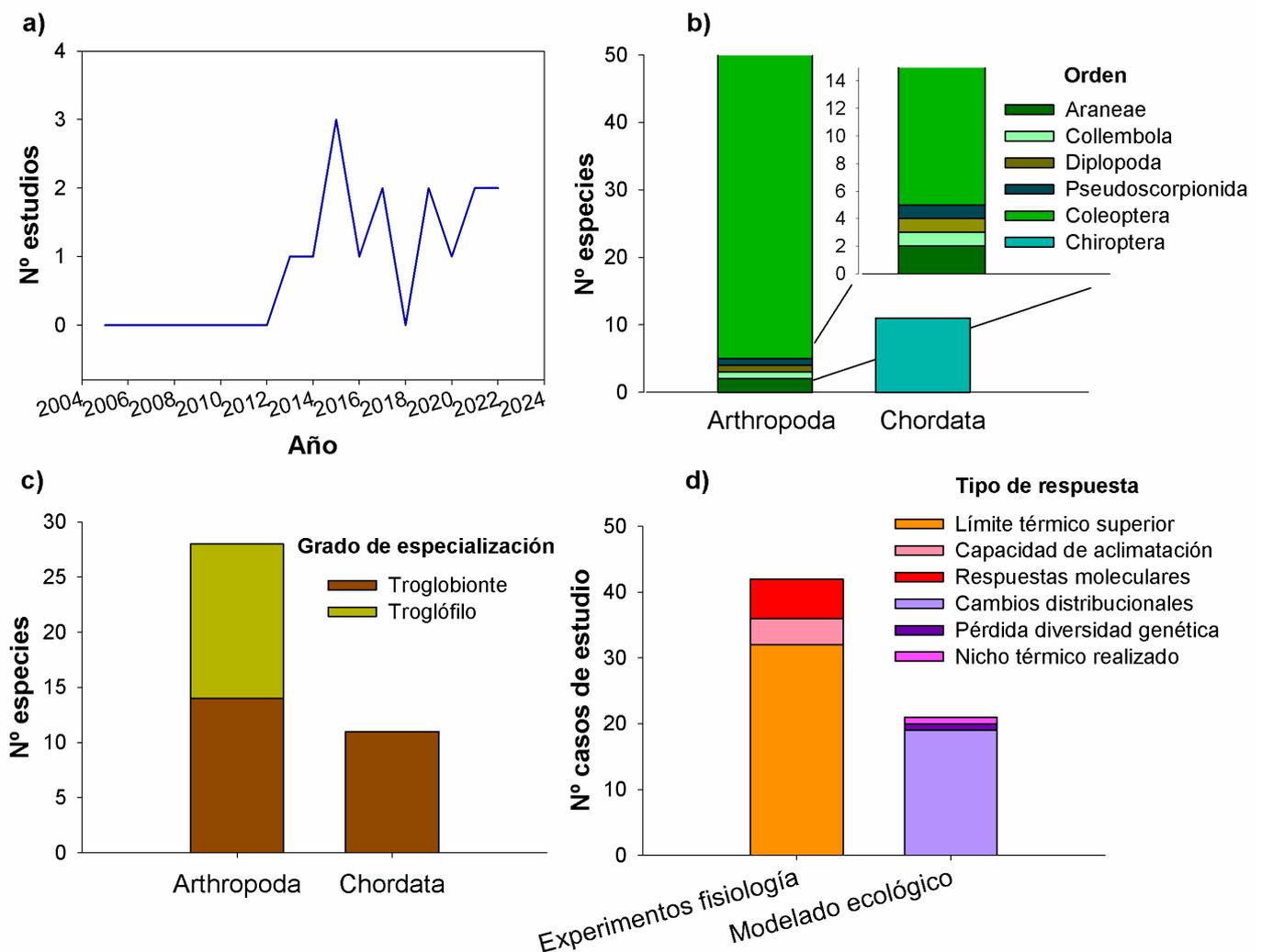
El número de artículos obtenidos de la búsqueda bibliográfica en *Web of Science* y de la búsqueda adicional fue de 135 y 14 artículos, respectivamente. De éstos, sólo 15 (un 10%) fueron seleccionados tras descartar los que no cumplían los criterios de inclusión establecidos (listado disponible en Material Suplementario). Todos los estudios revisados han sido publicados en los últimos 10 años (de 2013 en adelante) (Fig. 1A).

En la [Tabla A1 del anexo](#) se muestra un resumen de la información recopilada en los artículos revisados (todos los datos recopilados están disponibles en [Material Suplementario](#)).

### Organismos y hábitats

El conjunto de datos analizado incluye un total de 135 taxones. Todos los estudios revisados han utilizado animales como modelo de estudio, restringiéndose a dos grupos concretos: murciélagos entre los vertebrados (11 especies) y principalmente coleópteros (también algunos arácnidos, colémbolos y diplópodos) entre los invertebrados (124 especies) (Tabla A1, Fig. 1B).

Todas las especies estudiadas son terrestres, con distintos grados de especialización al medio subterráneo (Fig. 1C), destacando la ausencia de estudios con especies acuáticas subterráneas.



**Figura 1.** Descripción general de los estudios sobre los efectos del cambio climático en organismos subterráneos en la península ibérica: **A)** número de estudios publicado por año, **B)** grupo taxonómico, **C)** grado de especialización al medio subterráneo y **D)** tipo de respuesta estudiada.

**Figure 1.** General description of the studies on the effects of climate change on subterranean organisms in the Iberian Peninsula: **A)** number of studies published per year, **B)** taxonomic group, **C)** degree of specialization to the subterranean environment and **D)** studied response type.

## Tipos de respuestas estudiadas

Los artículos revisados se pueden agrupar en dos grupos claramente diferenciados en cuanto al tipo de respuesta estudiada: artículos basados en experimentos fisiológicos que exploran aspectos relacionados con la tolerancia térmica de las especies subterráneas, como medida de la capacidad de estas para hacer frente al cambio climático dentro de su rango actual de distribución (capacidad de persistencia), y artículos que estudian cambios en el rango de distribución en distintos escenarios simulados de cambio climático basados en el modelado de nicho ecológico (Fig. 1D). Del primer grupo de artículos se han recopilado 42 casos de estudio en los que se han utilizado exclusivamente invertebrados (mayoritariamente coleópteros) como modelo de estudio, mientras que los estudios sobre cambios corológicos han estado centrados principalmente en murciélagos (15 casos de estudio), excepto algunos que han utilizado invertebrados (4 casos de estudio) (Tabla A1). Ningún artículo ha analizado respuestas comportamentales, reproductivas, del ciclo de vida o fenológicas en especies o poblaciones subterráneas ibéricas. En nuestra revisión tampoco se han encontrado estudios a nivel de comunidad, ni relativos a interacciones biológicas (ej. especies invasoras o patógenos), en relación con el cambio climático.

A continuación, se describen con más detalle los estudios correspondientes a los dos grupos de respuestas principales:

### Tolerancia térmica (capacidad de persistencia)

De la revisión bibliográfica se han extraído siete artículos en cuya metodología se han llevado a cabo experimentos de laboratorio con el objetivo de estudiar la capacidad fisiológica de las especies subterráneas de hacer frente al cambio climático. Todos estos estudios se han centrado en invertebrados subterráneos (22 especies), principalmente coleópteros, pero también colémbolos, arácnidos y miriápodos, y se han estudiado diferentes tipos de respuestas fisiológicas al aumento de temperatura (Tabla A1). No se han considerado otros factores aparte de la temperatura.

En seis artículos se ha analizado la supervivencia de especies subterráneas expuestas a diferentes temperaturas, estimando: i) límite térmico superior letal, utilizando generalmente la  $LT_{50}$  (temperatura letal para el 50% de los individuos expuestos) como variable respuesta; y/o ii) capacidad de aclimatación térmica (capacidad de aumentar el límite superior letal o el tiempo de supervivencia durante una exposición a estrés térmico tras un periodo de aclimatación) (Rizzo et al. 2015; Pallarés et al. 2019, 2020, 2021; Colado et al. 2022a, 2022b). De manera general, estos estudios han mostrado que las especies más especializadas al medio subterráneo (es decir, troglóbiontes o subterráneos obligados, y entre éstos, los que viven en las partes más profundas de las cavidades) tienen una menor tolerancia térmica ( $LT_{50}$  con valores entre 15-20°C) que las especies troglófilas (subterráneas facultativas) con un grado de especialización menor ( $LT_{50}$  por encima de los 21°C) (Tabla A1). En cuanto a la capacidad de aclimatación, Pallarés et al. (2021) mostraron que varias especies subterráneas fueron capaces de aumentar, aunque muy ligeramente, su límite térmico superior tras una aclimatación a una temperatura alta, siendo la capacidad de aclimatación mayor en las especies con menor grado de especialización subterránea (Tabla A1). En estudios donde se midió la capacidad de aumentar el tiempo de supervivencia durante un estrés térmico tras una exposición previa a distintas temperaturas, varias especies subterráneas (varios coleópteros y un diplópodo) mostraron una respuesta de aclimatación positiva (el tiempo de supervivencia aumentó varios días en los individuos previamente aclimatados a temperaturas más altas) (Rizzo et al. 2015; Pallarés et al. 2019, 2020). Sólo en una de las especies estudiadas (el colémbolo *Deuteraphorura silvaria*), el tiempo de supervivencia disminuyó tras la aclimatación a una temperatura alta (Pallarés et al. 2019) (Tabla A1).

Tan solo uno de los artículos analizados (Pallarés et al. 2020) incluyó otro tipo de respuestas, de tipo molecular, además de la estimación de límites térmicos letales y capacidad de aclimatación. Este estudio analizó la respuesta a un aumento de la temperatura de cinco biomarcadores de estrés oxidativo y de la acetilcolinesterasa (enzima asociada a la neurotoxicidad) en el coleóptero leiódido *Parvospeonomus canyellesi*. Los autores mostraron que la exposición a una temperatura no letal indujo cambios significativos en la actividad de las enzimas glutatión S-transferasa y acetilcolinesterasa, así como en la capacidad antioxidante total y el glutatión (Tabla A1), que se interpretaron como efectos subletales (estrés oxidativo y nervioso), aunque la especie fue capaz de desarrollar una respuesta antioxidante.

### Cambios en el rango de distribución

Un total de 10 artículos han aplicado modelos de distribución de especies en distintos escenarios de cambio climático para predecir cambios en el área climáticamente favorable. La mayoría de estos estudios (8) se han centrado en murciélagos, proporcionando datos para 11 especies. En general, estos estudios predicen una contracción del rango de distribución ibérico para la mayoría de quirópteros estudiados (aunque en la mayoría de casos no se aportan datos cuantitativos de la proporción de área favorable que se podría perder; ver Tabla A1), y un desplazamiento de las condiciones climáticamente favorables hacia el norte peninsular.

Amorim et al. (2014) predijeron que una importante proporción del área climáticamente favorable para tres especies de murciélagos (*Barbastella barbastellus*, *Hypsugo savii*, *Myotis daubentonii*) en el norte de Portugal desaparecerá en 2080, mientras que no habrá nuevas zonas favorables o estas serán muy reducidas en el caso de *B. barbastellus* dentro del área de estudio. Un trabajo más reciente que abarcó un área de estudio más extensa, basado en el rango de distribución europeo de varias especies, también predice una importante contracción del rango de distribución ibérico de *M. daubentonii*, especialmente en el norte de la península, en 2070, al igual que para *Plecotus auritus* (McGowan et al. 2021). Ese mismo estudio arroja predicciones menos dramáticas para *Pipistrellus pipistrellus* y *Rhinolophus hipposideros*, aunque anteriormente Nagy et al. (2017) estimaron una importante pérdida de área favorable para *P. pipistrellus* en el sur, sureste y suroeste de la península ibérica para el mismo periodo.

Sólo tres de los artículos revisados han proporcionado estimas cuantitativas de la proporción de área climáticamente favorable que perderán o ganarán especies de murciélagos en distintos escenarios de cambio climático. Razgour (2015) estimó que como resultado de la pérdida de hábitat favorable para *Plecotus austriacus*, un 64% de las colonias actuales de esta especie en la península ibérica se encontrarán en condiciones climáticas desfavorables en 2070. En la misma dirección, Razgour et al. (2015) estimaron que un 16% del área climáticamente favorable para *Myotis escaleraei* en la península ibérica se volverá desfavorable en 2070 (la mayor parte de su rango de distribución actual en el interior y el sur de la península), mientras que zonas en las que la especie no está actualmente presente (la costa atlántica norte, Pirineos y noroeste de Francia) tendrán condiciones favorables. Más recientemente, considerando las adaptaciones climáticas locales de las especies en modelos de distribución que incorporan la variación intraespecífica (es decir, diferenciando entre genotipos adaptados a clima árido y cálido o frío y húmedo), Razgour et al. (2019) proyectaron que un 19 y un 58% del rango de distribución ibérico de *M. escaleraei* y *M. crypticus*, respectivamente, podría perderse en 2070 (Tabla A1).

En la mayoría de los casos descritos anteriormente, las predicciones de cambios en el rango de distribución de las especies se han basado en el modelado de su nicho ecológico realizado (es decir, se ha estimado el área que será favorable para la especie a partir de las condiciones ambientales ocupadas), sin tener en cuenta otros aspectos que también condicionan la distribución de las especies. Como excepción, Razgour et al. (2013) consideraron la capacidad de adaptación local de la especie estudiada (*Plecotus austriacus*) en sus predicciones, incorporando la diversidad genética en los modelos de distribución. Estos modelos predijeron una pérdida del área climáticamente favorable para esta especie en la península ibérica en 2080, que además estaría asociada a una importante pérdida de diversidad genética (estimada como el número de haplotipos únicos que se encontrarán en zonas desfavorables en el futuro).

Tres de los artículos revisados aplicaron la metodología del modelado ecológico para predecir cambios en el rango de distribución de especies de invertebrados subterráneos. Mammola e Isaia (2017) modelaron la distribución de dos arañas cavernícolas (*Meta bourneti* y *M. menardi*), teniendo en cuenta la competencia potencial entre las dos especies. Los modelos predijeron una importante regresión de las poblaciones exclusivas de cada especie en la península ibérica, y también las áreas donde coexisten, en 2070. Sánchez-Fernández et al. (2016) modelaron la distribución presente y futura de 83 especies de un clado de escarabajos de la familia Leiodidae, y estimaron que casi un 70% de estas especies no mantendrán sus poblaciones en condiciones climáticamente favorables en 2080 (Tabla A1). Colado et al. (2022a) estimaron que, en 2070, el riesgo de extinción local sería alto para al menos la mitad de las poblaciones del pseudoescorpión subterráneo *Neobisium vasconicum* teniendo en cuenta el nicho térmico realizado de esta especie, cuyo margen térmico de seguridad sería muy estrecho (menos de 1°C) de acuerdo con los datos climáticos en su área actual de distribución. Sin embargo, Sánchez-Fernández et al. (2016) y Colado et al. (2022a) también estimaron experimentalmente la tolerancia térmica de estas especies, y sus resultados indican que serían capaces de vivir a temperaturas superiores que las estimadas modelando los nichos realizados, lo cual en principio les permitiría hacer frente al aumento de temperatura en el futuro (ver apartado anterior: *Tolerancia térmica (capacidad de persistencia)*).

## Discusión

A pesar de la importancia de estudiar los efectos del cambio climático en el medio subterráneo y de las ventajas que este medio ofrece para ello (Sánchez-Fernández et al. 2018; Mammola et al. 2019b), este trabajo muestra que en la península ibérica se le ha empezado a prestar atención a este tema en los últimos 12 años. Además, esta revisión localiza importantes carencias en nuestro conocimiento sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica y propone una serie de líneas prioritarias en las que se debería trabajar en los próximos años.

### ¿Qué se sabe sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica?

Muy pocos estudios han tratado de predecir los efectos del cambio climático en los ecosistemas subterráneos ibéricos. Además de la escasez generalizada de estudios en este campo, existen importantes sesgos entre los realizados. En primer lugar, existe un sesgo hacia dos tipos de aproximaciones metodológicas centradas en dos tipos de respuestas concretas, y dentro de cada respuesta, también se puede apreciar un sesgo en el grupo taxonómico estudiado. Los estudios de tipo experimental se han centrado en la fisiología térmica y se han realizado exclusivamente con invertebrados, mientras que los estudios en los que se evalúa el cambio potencial del área de distribución se han realizado principalmente con murciélagos. La ausencia de estudios fisiológicos con vertebrados es con seguridad consecuencia de las dificultades para realizar estudios experimentales con estos organismos, donde los diferentes tratamientos requieren de un número mínimo de individuos que es más fácilmente abordable trabajando con invertebrados. Además, los estudios experimentales con vertebrados requieren el uso de técnicas no invasivas, que seguramente pueden ser más complejas de implementar.

Los estudios experimentales revisados han analizado casi exclusivamente la tolerancia térmica de las especies, un rasgo clave para estimar su capacidad para hacer frente al cambio climático dentro de su rango actual de distribución (capacidad de persistencia) (Arribas et al. 2012, 2017). En general, estos estudios sugieren que las especies subterráneas son capaces de tolerar temperaturas bastante superiores a las que están expuestas en su medio. De acuerdo con estos resultados, la mayoría de las especies estudiadas tendrían la capacidad fisiológica de hacer frente al aumento de temperatura en su hábitat. Sin embargo, como ocurre en general entre las especies más especialistas (Clavel et al. 2011), esa capacidad se reduce en las especies con mayor grado de especificidad por el medio subterráneo (subterráneas obligadas y dentro de estas, las que ocupan las partes más profundas de las cuevas) (ej. Colado et al. 2022b). Esta asociación entre la tolerancia térmica y el grado de especialización al medio subterráneo (relacionado con la variabilidad térmica que experimentan las especies) también ha sido demostrada en otros linajes de invertebrados subterráneos fuera de la península ibérica (Raschmanová et al. 2018, Mammola et

al. 2019c). Sin embargo, estas conclusiones se basan exclusivamente en el estudio de dos variables concretas: la supervivencia (límites térmicos letales) y capacidad de aclimatación térmica, que se han medido generalmente en periodos de exposición relativamente cortos (desde días a semanas). El único estudio que ha explorado respuestas subletales (estrés oxidativo) en una especie subterránea sugiere que un aumento de la temperatura, dentro del rango de tolerancia de la especie, podría tener efectos fisiológicos negativos (Pallarés et al. 2020). Por lo tanto, es fundamental ampliar el estudio de este tipo de respuestas subletales para obtener estimas más realistas de los rangos de temperatura que podrían ser fisiológicamente más favorables para las especies subterráneas. Así mismo, tampoco se han explorado otros componentes del *fitness* (ej. crecimiento, reproducción), ni respuestas a nivel genómico, o los efectos del aumento de temperatura a largo plazo. Uno de los principales retos para cubrir esta laguna de conocimiento es el de adaptar este tipo de aproximaciones experimentales a las especies subterráneas, difíciles de capturar en su ambiente, con ciclos de vida relativamente largos y cuya cría en laboratorio resulta muy compleja. En este sentido, será clave el desarrollo de metodologías que permitan obtener resultados robustos trabajando con tamaños de muestra pequeños.

Por otro lado, el uso de modelos de distribución de especies prevé importantes reducciones generalizadas en las áreas de distribución futura de murciélagos que anidan en cuevas en la península ibérica. Este tipo de metodología presenta ciertas ventajas cuando se trabaja en el medio subterráneo, especialmente para especies troglobiontes (subterráneas obligadas), ya que, por ejemplo, se minimiza la incertidumbre de la influencia de las interacciones bióticas puesto que las comunidades son muy sencillas, y se conocen, de manera más precisa que en la superficie, las condiciones ambientales a las que están expuestos los organismos (Mammola y Leroy 2018). Sin embargo, estos modelos también presentan algunas limitaciones para especies subterráneas con baja capacidad de dispersión (ej. invertebrados). En primer lugar, la falta de conocimiento preciso de las distribuciones de las especies puede condicionar las estimas del nicho ecológico que se derivan de esos datos distribucionales parciales (Jiménez-Valverde et al. 2008; Peterson et al. 2011). Por otro lado, estos modelos podrían sobrestimar la cantidad de área con clima favorable tanto en el presente como en el futuro, ya que una buena cantidad de estas zonas nunca serán accesibles debido a las limitaciones de dispersión, es decir, en estas especies probablemente se maximiza la diferencia entre distribución potencial y real. Atendiendo a las limitaciones de dispersión de la fauna subterránea obligada, más que localizar nuevas áreas con clima favorable en el futuro, requiere especial atención conocer la capacidad de persistencia de las especies en las localidades actuales, y para ello, el uso combinado de modelos de distribución de especies y experimentos de fisiología resultará de especial importancia.

### Vacios de conocimiento en el estudio de las respuestas de la biodiversidad subterránea ibérica al cambio climático y perspectivas futuras

Además de los sesgos anteriormente descritos, en esta revisión se han detectado importantes omisiones en el estudio de los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad subterránea. Por ejemplo, en los estudios experimentales sólo se ha evaluado el efecto del aumento de la temperatura. La valiosa información proporcionada por los estudios de tolerancia térmica podría refinarse aún más teniendo en cuenta otros factores, como humedad, salinidad, contaminantes, etc., y sus posibles interacciones con un aumento de temperatura. Especialmente relevante podría ser el estudio del efecto de la humedad, cuyos altos valores en el medio subterráneo (en el punto de saturación o muy próximo al mismo) parecen ser esenciales para la supervivencia de los organismos troglobiontes (Mammola et al. 2019b). Howarth (1980) sugirió que los invertebrados subterráneos tienen una alta permeabilidad cuticular, asociada con una resistencia muy baja a la desecación, lo cual ha sido demostrado empíricamente en algunas especies (Ahearn y Howarth 1982; Yoder et al. 2011). Estudios experimentales sobre la importancia de un descenso en la humedad relativa, así como el efecto de su interacción con un aumento de temperatura en la supervivencia de las especies subterráneas, proporcionarán información de gran utilidad para comprender mejor el impacto del cambio climático sobre la biodiversidad subterránea.

La mayoría de las especies estudiadas (sobre todo en experimentos de fisiología) se encuentran en el norte de la Península, en las zonas de los Pirineos y la Cordillera Cantábrica. Si bien el estudio de estas regiones es clave en un contexto ibérico, desconocemos si las respuestas de la fauna subterránea del área meridional (sierras béticas-sistema ibérico) son similares a las del norte. Es especialmente interesante realizar un seguimiento a las especies que viven en cuevas que se encuentran en temperaturas próximas o superiores a los 20°C, ya que los límites térmicos estimados para muchas especies del Pirineo están próximos a esa cifra, y el rango térmico de seguridad en las especies del sur podría ser muy pequeño, por lo que sutiles cambios en las condiciones climáticas de las cuevas podrían provocar efectos fisiológicos importantes, reduciendo sus poblaciones.

La mayor parte de los estudios revisados se han realizado a nivel de especie, y solo unos pocos a nivel de población, mientras que no existe información sobre respuestas a nivel de comunidad. El uso de modelos jerárquicos de comunidades (*Hierarchical Modelling of Species Communities* - HMSC), podría permitir la integración de datos de ecología de comunidades con datos ambientales, rasgos de las especies, proporcionando así información predictiva sobre los procesos de ensamblaje de las comunidades (Tikhonov et al. 2020). Esto es relevante, ya que las interacciones bióticas (competencia, mutualismo) pueden tener una importante influencia en la supervivencia de especies subterráneas ibéricas (ver Mammola e Isaia 2017) y estas interacciones pueden verse afectadas por los cambios ambientales. Este tema cobra especial relevancia si tenemos en cuenta el proceso de colonización del medio subterráneo por parte de especies típicamente superficiales como refugio ante el cambio climático. De hecho, la presencia de especies de la superficie en ambientes subterráneos ya ha sido documentada en algunos lugares, por ejemplo, la rana ibérica en Serra da Estrela, Portugal (Rosa y Penado 2013).

Tampoco se tienen datos sobre la importancia de los patógenos en el medio subterráneo y si el cambio climático intensificará o atenuará su importancia en el contexto ibérico, aunque estudios en otras regiones han mostrado la influencia del clima en la expansión de patógenos en estos ambientes (ej. Escobar et al. 2014). Los organismos subterráneos podrían ser muy susceptibles a los patógenos, ya que su capacidad inmune puede estar reducida, por varios motivos: i) por el elevado gasto energético que

suponen las respuestas inmunológicas en un medio con recursos limitados, ii) por una presión selectiva débil, ya que al vivir en comunidades simplificadas podrían estar expuestos a una menor presión patogénica que las especies de la superficie, y iii) en el caso de los invertebrados subterráneos, estos tienen además cutículas muy finas que podrían ser menos eficientes como barrera frente a la entrada de patógenos. Por lo tanto, la entrada de patógenos directa (ej. a través de agua contaminada) o indirecta (por medio de otras especies invasoras que introducen sus propios patógenos) puede ser una importante amenaza para la fauna subterránea.

Existe un importante desconocimiento sobre los efectos del cambio climático en la fauna subterránea acuática, ya que todas las especies ibéricas estudiadas son terrestres. Aun así, se espera que la vulnerabilidad de la biodiversidad acuática subterránea sea alta, debido no sólo al cambio climático, sino a una combinación de factores derivados de la sobreexplotación y contaminación de los acuíferos. Por tanto, las especies de las aguas subterráneas podrían ser muy sensibles a los impactos antropogénicos y a los cambios ambientales, convirtiéndose en importantes bioindicadores de la calidad de las aguas subterráneas. Aumentar la información y el número de estudios sobre la fauna subterránea acuática y su respuesta frente al cambio climático aportaría una valiosa información a los gestores y los responsables de la toma de decisiones sobre el estado de estos importantes ecosistemas (Griebler y Avramov 2015).

## Conclusiones

El estudio de los efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica se encuentra en un estadio muy inicial, por lo que existen importantes lagunas y sesgos de conocimiento sobre este tema. Los estudios revisados se han centrado en la fisiología térmica en invertebrados, para estimar su capacidad fisiológica de hacer frente a un aumento de temperatura, o en la predicción de cambios en el área de distribución en distintos escenarios de cambio climático, utilizando sobre todo murciélagos como modelo de estudio. Los esfuerzos de investigación en este campo deberían dirigirse hacia: (i) ampliar el rango taxonómico y geográfico de las especies estudiadas, utilizando el mejor modelo de estudio para cada aproximación metodológica y objetivo de investigación, incluyendo especies acuáticas subterráneas y poblaciones del centro y sur de la península ibérica, (ii) explorar un mayor rango de respuestas, incluyendo, por ejemplo, respuestas subletales y a largo plazo frente al estrés térmico, efectos de la temperatura en el crecimiento, comportamiento, reproducción, ciclo de vida y otros aspectos relacionados con el *fitness*, respuestas a nivel de comunidad e interacciones biológicas, (iii) considerar los efectos de otros factores (humedad, salinidad, contaminantes) que pueden interaccionar con un aumento de la temperatura. Mejorar nuestro conocimiento sobre los ecosistemas subterráneos es un primer paso fundamental para proponer acciones de conservación basadas en evidencias científicas (Mammola et al. 2022) y preservar los importantes servicios ecosistémicos que nos brindan estos ambientes. Estas recomendaciones se deberían alinear con una consideración de los ecosistemas subterráneos en las estrategias y objetivos globales y nacionales de conservación de la biodiversidad y acción frente al cambio climático.

## Contribución de los autores

Raquel Colado, David Sánchez Fernández, Susana Pallarés: Conceptualización, Investigación, Metodología, Redacción - borrador original, Redacción - revisión y edición.

## Agradecimientos

Este artículo es parte del proyecto de I+D+i (PID2021-124640NB-I00), financiado por MCIN/ AEI/10.13039/501100011033/ "FEDER Una manera de hacer Europa". R.C está financiada por una beca predoctoral del Ministerio de Ciencia e Innovación de España (FPI). D.S.-F. está financiado por el programa Ramón y Cajal (RYC2019-027446-I) MCIN/AEI/ 10.13039/501100011033 "FSE Invierte en tu futuro" del Ministerio de Ciencia e Innovación de España. S.P. está financiada por un contrato postdoctoral de la "Consejería de Economía, Conocimiento, Empresas y Universidad de la Junta de Andalucía-Fondo Social Europeo de Andalucía 2014-2020" (SP-DOC\_01211). Agradecemos a Alberto Sendra y Miguel López Munguira las constructivas revisiones realizadas a este manuscrito, así como a Alberto Jiménez-Valverde y Vicente Ortuño por coordinar y editar este número especial.

## Referencias

- Ahearn, G.A., Howarth, F.G. 1982. Physiology of cave arthropods in Hawaii. *Journal of Experimental Zoology* 222: 227-238.
- Amorim, F., Carvalho, S.B., Honrado, J., Rebelo, H. 2014. Designing optimized multi-species monitoring networks to detect range shifts driven by climate change: a case study with bats in the North of Portugal. *PLoS one* 9(1): e87291.
- Arneth, A., Shin, Y.J., Leadley, P., Rondinini, C., Bukvareva, E., Kolb, M., et al. 2020. Post-2020 biodiversity targets need to embrace climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117: 30882-30891.
- Arribas, P., Abellán, P., Velasco, J., Bilton, D.T., Millán, A., Sánchez-Fernández, D. 2012. Evaluating drivers of vulnerability to climate change: a guide for insect conservation strategies. *Global Change Biology* 18: 2135-2146.
- Arribas, P., Abellán, P., Velasco, J., Millán, A., Sánchez-Fernández, D. 2017. Conservation of insects in the face of global climate change. En: Johnson, S.N., Jones, T.H. (Eds.), *Global Climate Change and Terrestrial Invertebrates*, pp. p. 349-367. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, Reino Unido.
- Badino, G. 2010. Underground meteorology. What's the weather underground? *Acta Carsologica* 39: 427- 448.
- Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V. 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 222-228.

- Colado, R., García-Meseguer, A.J., Mirón-Gatón, J.M., Botella-Cruz, M., Pallarés, S., Sánchez-Fernández, D. 2022a. Thermal tolerance and vulnerability to climate change in subterranean species: a case study using an Iberian endemic pseudoscorpion. *Insect Conservation and Diversity* 15: 181-190.
- Colado, R., Pallarés, S., Fresneda, J., Mammola, S., Rizzo, V., Sánchez-Fernández, D. 2022b. Climatic stability, not average habitat temperature, determines thermal tolerance of subterranean beetles. *Ecology* 103: e3629.
- Culver, D.C., Pipan, T. (eds.) 2019. *The biology of caves and other subterranean habitats*. 2<sup>nd</sup> edition. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Danielopol, D.L., Griebler, C., Gunatilaka A., Notenboom, J. 2003. Present state and future prospects for groundwater ecosystems. *Environmental Conservation* 30: 104-130.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*. John Murray. Londres, Reino Unido.
- Escobar, L.E., Medina-Vogel, G., Peterson, A.T. 2014. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health* 9: 221-229.
- Galán, C. 2010. Evolución de la fauna cavernícola: mecanismos y procesos que explican el origen de las especies troglobias. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 44: 22.
- Giordano, M. 2009. Global groundwater? Issues and solutions. *Annual Review of Environment and Resources* 34: 153-178.
- Griebler, C., Avramov, M. 2015. Groundwater ecosystem services: A review. *Freshwater Science* 34: 3.
- Grimm, V., Johnston, A.S., Thulke, H.H., Forbes, V.E., Thorbek, P. 2020. Three questions to ask before using model outputs for decision support. *Nature Communications* 11: 1-3.
- Hadley, N.F., Ahearn, G.A., Howarth, F.G. 1981 Water and metabolic relations of cave adapted and epigean lycosid spiders in Hawaii. *Journal of Arachnology* 9: 215-222.
- Howarth, F.G. 1980. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. *Evolution*, 394-406.
- Howarth, F.G., Moldovan, O.T. 2018. The Ecological Classification of Cave animals and their adaptations. En: Moldovan, O.T, Kovác, L., Halse, S. (Eds.), *Cave Ecology*, pp 41-67. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Iannella, M., Fiasca, B., Di Lorenzo, T., Biondi, M., Di Cicco, M., Galassi, D. M. 2020. Jumping into the grids: mapping biodiversity hotspots in groundwater habitat types across Europe. *Ecography* 43: 1825-1841.
- IPCC. 2022. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, Estados Unidos. 3056 pp. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- IPBES. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Diaz, S., Settele, J., Brondizio, E.S., Ngo, V.H.T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman K.A. Butchart, S.H.M et al. (Eds.), IPBES Secretariat. Bonn, Germany. 56 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- Jeannel, R. 1943. *Les fossiles vivants des cavernes*. Gallimard. París, Francia.
- Juan, C., Guzik, M.T., Jaume, D., Cooper, S.J. 2010. Evolution in caves: Darwin's 'wrecks of ancient life' in the molecular era. *Molecular Ecology* 19: 3865-3880.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14: 885-890.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1-38.
- Mammola, S., Isaia, M. 2017. Rapid poleward distributional shifts in the European cave-dwelling Meta spiders under the influence of competition dynamics. *Journal of Biogeography* 44(12): 2789-2797.
- Mammola, S., Leroy, B. 2018. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. *Ecography* 41: 1194-1208.
- Mammola, S., Cardoso, P., Culver, D.C., Deharveng, L., Ferreira, R.L., Fišer, C., Zagmajster, M., et al. 2019a. Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience* 69(8): 641-650.
- Mammola, S., Piano, E., Cardoso, P., Vernon, P., Domínguez-Villar, D., Culver, D.C., et al. 2019b. Climate change going deep: The effects of global climatic alterations on cave ecosystems. *The Anthropocene Review* 6: 98-116.
- Mammola, S., Piano, E., Malard, F., Vernon, P., Isaia, M. 2019c. Extending Janzen's hypothesis to temperate regions: a test using subterranean ecosystems. *Functional Ecology* 33: 1638-1650.
- Mammola, S., Amorim, I.R., Bichuette, M.E., Borges, P.A., Cheeptham, N., Cooper, S.J., et al. 2020. Fundamental research questions in subterranean biology. *Biological Reviews* 95: 1855-1872.
- Mammola, S., Meierhofer, M.B., Borges, P.A., Colado, R., Culver, D.C., Deharveng, L. et al. 2022. Towards evidence-based conservation of subterranean ecosystems. *Biological Reviews* 97: 1476-1510.
- McGowan, N.E., Roche, N., Aughney, T., Flanagan, J., Nolan, P., Marnell, F., Reid, N. 2021. Testing consistency of modelled predictions of the impact of climate change on bats. *Climate Change Ecology* 2: 100011.
- Nagy, J.A., Bartholy, J., Pongrácz, R., Pieczka, I., Breuer, H., Hufnagel, L. 2017. Analysis of the impacts of global warming on European bat species's range area in the 21st century using regional climate model simulation. *Quarterly Journal of the Hungarian Meteorological Service* 121(3): 285-301.
- Nicolosi, G., Mammola, S., Verbrugge, L., Isaia, M. 2023. Aliens in caves: the global dimension of biological invasions in subterranean ecosystems. *Biological Reviews* 98(3), 849-867. <https://doi.org/10.1111/brv.12933>
- Pallarés, S., Colado, R., Pérez-Fernández, T., Wesener, T., Ribera, I., Sánchez-Fernández, D. 2019. Heat tolerance and acclimation capacity in subterranean arthropods living under common and stable thermal conditions. *Ecology and Evolution* 9: 13731-13739.
- Pallarés, S., Sanchez-Hernandez, J.C., Colado, R., Balart-García, P., Comas, J., Sánchez-Fernández, D. 2020. Beyond survival experiments: using biomarkers of oxidative stress and neurotoxicity to assess vulnerability of subterranean fauna to climate change. *Conservation Physiology* 8: coaa067.
- Pallarés, S., Colado, R., Botella-Cruz, M., Montes, A., Balart-García, P., Bilton, D.T., et al. 2021. Loss of heat acclimation capacity could leave subterranean specialists highly sensitive to climate change. *Animal Conservation* 24: 482-490.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., et al. (eds.) 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Estados Unidos.

- Raschmanová, N., Šustr, V., Kováč, L., Parimuchova, A., Devetter, M. 2018. Testing the Climatic Variability Hypothesis in Edaphic and Subterranean Collembola (Hexapoda). *Journal of Thermal Biology* 78: 391–400.
- Razgour, O. 2015. Beyond species distribution modeling: a landscape genetics approach to investigating range shifts under future climate change. *Ecological Informatics* 30: 250-256.
- Razgour, O., Juste, J., Ibáñez, C., Kiefer, A., Rebelo, H., Puechmille, S. J., Jones, G., et al. 2013. The shaping of genetic variation in edge-of-range populations under past and future climate change. *Ecology Letters* 16(10): 1258-1266.
- Razgour, O., Salicini, I., Ibáñez, C., Randi, E., Juste, J. 2015. Unravelling the evolutionary history and future prospects of endemic species restricted to former glacial refugia. *Molecular Ecology* 24(20): 5267-5283.
- Razgour, O., Forester, B., Taggart, J.B., Bekaert, M., Juste, J., Ibáñez, C., Manel, S., et al. 2019. Considering adaptive genetic variation in climate change vulnerability assessment reduces species range loss projections. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(21): 10418-10423.
- Reboleira, A.S., Borges, P.A.V., Gonçalves, F., Serrano, A., Oromí, P. 2011. The subterranean fauna of a biodiversity hotspot region - Portugal: an overview and its conservation. *International Journal of Speleology* 40: 23–37.
- Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Gregg, J.W., Lenton, T.M., Palomo, I., et al. 2021. World scientists' warning of a climate emergency 2021. *BioScience* 71: 894-898.
- Rizzo, V., Sánchez-Fernández, D., Fresneda, J., Cieslak, A., Ribera, I. 2015. Lack of evolutionary adjustment to ambient temperature in highly specialized cave beetles. *BMC Evolutionary Biology* 15: 1-9.
- Román-Palacios, C., Wiens J.J. 2020. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117: 4211-4217.
- Rosa, G., Penado, A. 2013. *Rana iberica* (Boulenger, 1879) goes underground: subterranean habitat usage and new insights on natural history. *Subterranean Biology* 11: 15-29.
- Salgado, J.M., Sendra, A., Rodríguez, P. 2022. Listado de especies y subespecies cavernícolas (hipogeas) consideradas como troglobias y estigobias de la península ibérica e islas Baleares. Monografías electrónicas SEA, vol. 11 (30-VI-2022). Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.).
- Sánchez-Fernández, D., Rizzo, V., Cieslak, A., Faille, A., Fresneda, J., Ribera, I. 2016. Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. *Scientific Reports* 6(1): 1-8.
- Sánchez-Fernández, D., Rizzo, V., Bourdeau, C., Cieslak, A., Comas, J., Faille, A. et al. 2018. The deep subterranean environment as a potential model system in ecological, biogeographical and evolutionary research. *Subterranean Biology* 25: 1-7.
- Sánchez-Fernández, D., Galassi, D.M.P., Wynne, J.J., Cardoso, P., Mammola, S. 2021. Don't forget subterranean ecosystems in climate change agendas. *Nature Climate Change* 11: 458– 459.
- Siebert, S., Burke, J., Faures, J.M., Frenken, K., Hoogeveen, J., Döll, P., et al. 2010. Groundwater use for irrigation—a global inventory. *Hydrology and Earth System Sciences* 14: 1863-1880.
- Tikhonov, G., Opedal, Ø. H., Abrego, N., Lehtikoinen, A., de Jonge, M. M., Oksanen, J., et al. 2020. Joint species distribution modelling with the R-package Hmsc. *Methods in Ecology and Evolution* 11: 442-447.
- United Nations 2019. *UN Report: Nature's Dangerous Decline 'Unprecedented'; Species Extinction Rates 'Accelerating.'* Available at: <https://www.un.org/sustainabledevelopment/blog/2019/05/nature-decline-unprecedented-report/>. [Accedido el 15 Abril 2022].
- Vaccarelli, I., Colado, R., Pallares, S., Galassi, D.M., Sanchez-Fernandez, D., Di Cicco, M., et al. 2023. A global meta-analysis reveals multilevel and context-dependent effects of climate change on subterranean ecosystems. *One Earth* 6: 1510-1522
- Wynne, J.J., Howarth, F.G., Mammola, S., Ferreira, R.L., Cardoso, P., Lorenzo, T.D., et al. 2021. A conservation roadmap for the subterranean biome. *Conservation Letters* 14: e12834.
- Yoder, J.A., Benoit, J.B., LaCagnin, M.J., Hobbs, H.H. 2011. Increased cave dwelling reduces the ability of cave crickets to resist dehydration. *Journal of Comparative Physiology B* 181: 595-601.

## Anexo 1 / Appendix 1

**Tabla 1.** Datos recopilados en los artículos examinados sobre la región de estudio, especies estudiadas (información taxonómica y especificidad por el medio subterráneo), metodología y resultados. Los resultados cuantitativos se muestran como un único valor (ej.: temperatura letal), como una tasa de cambio porcentual entre dos tratamientos de temperatura (%°C) o entre dos escenarios climáticos (presente/futuro). Una versión más detallada de esta tabla está disponible en Material Suplementario (<https://doi.org/10.7818/ECOS.2488MS>).

**Table 1.** Data gathered from the articles examined about the study area, species studied (taxonomic information and specificity for the subterranean environment), methodology and results. Quantitative results are displayed either as a single value (e.g.: lethal temperature), as a percentage rate of change between two temperature treatments (%°C) or between two climate scenarios (present/future). A detailed version of this table is available in Supplementary Material (<https://doi.org/10.7818/ECOS.2488MS>).

Referencia	Región	Orden	Familia	Especie	Especialización subterránea	Metodología	VARIABLES analizadas	Tipo de respuesta	Variable respuesta / Unidad	Efecto / Valor / Tasa de cambio
Amorim et al. 2014	Portugal (norte)	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Barbastella barbastellus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Amorim et al. 2014	Portugal (norte)	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Hypsugo savii</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Amorim et al. 2014	Portugal (norte)	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis daubentonii</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Colado et al. 2022a	Península ibérica	Pseudoscorpionida	Neobisiidae	<i>Neobisium(Blothrus) vasconicum</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Margen Térmico de Seguridad (TSM) / °C	-2.2 °C (presente/futuro)
Colado et al. 2022a	Península ibérica	Pseudoscorpionida	Neobisiidae	<i>Neobisium(Blothrus) vasconicum</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	17.57 °C
Colado et al. 2022a	Península ibérica	Pseudoscorpionida	Neobisiidae	<i>Neobisium(Blothrus) vasconicum</i>	Troglobionte	Modelos de distribución de especies	Temperatura	Nicho térmico realizado	Margen Térmico de Seguridad (TSM) / °C	-1.01 °C (presente/futuro)
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Bathysciola mystica</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	22.9 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Bathysciola rugosa</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	23.99 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Nafarroa sorogainensis</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	22.15 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Euryspeonomus breuili</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	14.9 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speocharidius breuili</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	15.97 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	21.15 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Stygiophyes puncticollis</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	15.2 °C

Referencia	Región	Orden	Familia	Especie	Especialización subterránea	Metodología	Variables analizadas	Tipo de respuesta	Variable respuesta / Unidad	Efecto / Valor / Tasa de cambio
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Machaeroscelis infernus</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	21.62 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Pseudospeonomus raholai</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	28.59 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonomites crypticola</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	23.6 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonomites velox</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	20.46 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonomus curvipes</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	21.2 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonomus longicornis</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	21.5 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Trapezodirus arcticollis</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	20.93 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Troglocharinus ferreri</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	19.3 °C
Colado et al. 2022b	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Troglocharinus fontii</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	19.92 °C
Mammola & Isaia 2017	Península ibérica	Araneae	Tetragnathidae	<i>Meta menardi</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Mammola & Isaia 2017	Península ibérica	Araneae	Tetragnathidae	<i>Meta bourneti</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
McGowan et al. 2021	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis daubentonii</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
McGowan et al. 2021	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
McGowan et al. 2021	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Plecotus auritus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
McGowan et al. 2021	Península ibérica	Chiroptera	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Sin cambios
Nagy et al. 2017	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Collembola	Onychiuridae	<i>Deuteraphorura silvaria</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Aclimatación (supervivencia a estrés térmico)	Tiempo de supervivencia a 23°C / días	-7.4 %/°C
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Diplopoda	Glomeridae	<i>Glomeris</i> sp.	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Aclimatación (supervivencia a estrés térmico)	Tiempo de supervivencia a 30°C / días	15 %/°C

Referencia	Región	Orden	Familia	Especie	Especialización subterránea	Metodología	VARIABLES analizadas	Tipo de respuesta	Variable respuesta / Unidad	Efecto / Valor / Tasa de cambio
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonemadus angusticollis</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Acimatación (supervivencia a estrés térmico)	Tiempo de supervivencia a 30°C / días	0 %/°C
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Coleoptera	Staphylinidae	<i>Atheta subcavicola</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Acimatación (supervivencia a estrés térmico)	Tiempo de supervivencia a 30°C / días	5.63 %/°C
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Diplopoda	Glomeridae	<i>Glomeris</i> sp.	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	27.59 °C
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Collembola	Onychiuridae	<i>Deuteraphorura silvaria</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	19.64 °C
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonemadus angusticollis</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	25.18 °C
Pallarés et al. 2019	Península ibérica	Coleoptera	Staphylinidae	<i>Atheta subcavicola</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	24.98 °C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Acimatación (supervivencia a estrés térmico)	Tiempo de supervivencia a 23°C / días	1.02 %/°C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Estrés oxidativo	Actividad de Glutación S-transferasa (GST) / nmol/min/mg proteína	26.67 %/°C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Estrés oxidativo	Capacidad antioxidante total (TAC) / nmol equiv Trolox/mg proteína	10.71 %/°C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Estrés oxidativo	Peroxidación lipídica (LPO) / mnol TBARS/mg proteína	-1.6 %/°C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Estrés oxidativo	Ratio glutación reducido/oxidado (GSH:GSSG) / adimensional	-10.42 %/°C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Estrés oxidativo	Respuesta integrada de biomarcadores (IBRv2) / adimensional	4.4
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Neurotoxicidad	Actividad de acetilcolinesterasa (AChE) / mnol/min/mg proteína	13.79 %/°C
Pallarés et al. 2020	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	21.13 °C
Pallarés et al. 2021	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Bathysciola rugosa</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Acimatación del límite térmico superior	Temperatura de coma por estrés térmico (HCT) / °C	0.29 %/°C

Referencia	Región	Orden	Familia	Especie	Especialización subterránea	Metodología	VARIABLES analizadas	Tipo de respuesta	Variable respuesta / Unidad	Efecto / Valor / Tasa de cambio
Pallarés et al. 2021	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonomites crypticola</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Aclimatación del límite térmico superior	Temperatura de coma por estrés térmico (HCT) / °C	0.07 %/°C
Pallarés et al. 2021	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Speonomidius crotchi</i>	Troglófilo	Experimentos fisiología	Temperatura	Aclimatación del límite térmico superior	Temperatura de coma por estrés térmico (HCT) / °C	0.08 %/°C
Razgour 2015	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Plecotus austriacus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Razgour 2015	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Plecotus austriacus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Número de colonias en áreas con condiciones desfavorables	-63.83 % (presente/futuro)
Razgour et al. 2013	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Plecotus auritus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	Reducción
Razgour et al. 2013	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Plecotus austriacus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Diversidad genética	Haplotipos únicos en áreas con condiciones favorables	Reducción
Razgour et al. 2015	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis escaleraei</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	-16 % (presente/futuro)
Razgour et al. 2019	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis escaleraei</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	-19 % (presente/futuro)
Razgour et al. 2019	Península ibérica	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis crypticus</i>	Troglófilo	Modelos de distribución de especies	Variables climáticas	Área climáticamente favorable	Área climáticamente favorable	-58 % (presente/futuro)
Rizzo et al. 2015	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Troglocharinus fontii</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Aclimatación (supervivencia a estrés térmico)	Tiempo de supervivencia a 23°C / días	13.64 %/°C
Rizzo et al. 2015	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Troglocharinus ferreri</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	19.3 °C
Rizzo et al. 2015	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Troglocharinus fontii</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	19.92 °C
Rizzo et al. 2015	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Trapezodirus arcticollis</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	20.93 °C
Rizzo et al. 2015	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	<i>Machaeroscelis infernus</i>	Troglobionte	Experimentos fisiología	Temperatura	Supervivencia - límite térmico superior	Temperatura letal (LT50) / °C	21.62 °C
Sánchez-Fernández et al. 2016	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	multiple (83 especies)	Troglobionte	Modelos de distribución de especies	Temperatura media anual	Área climáticamente favorable	Nº especies con 0 poblaciones en áreas climáticamente favorables	69%
Sánchez-Fernández et al. 2016	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	multiple (83 especies)	Troglobionte	Modelos de distribución de especies	Temperatura media anual	Área climáticamente favorable	Nº especies con <50% poblaciones en áreas climáticamente favorables	90.40%
Sánchez-Fernández et al. 2016	Península ibérica	Coleoptera	Leiodidae	multiple (83 especies)	Troglobionte	Modelos de distribución de especies	Temperatura media anual	Área climáticamente favorable	Nº localidades en áreas climáticamente desfavorables	91%