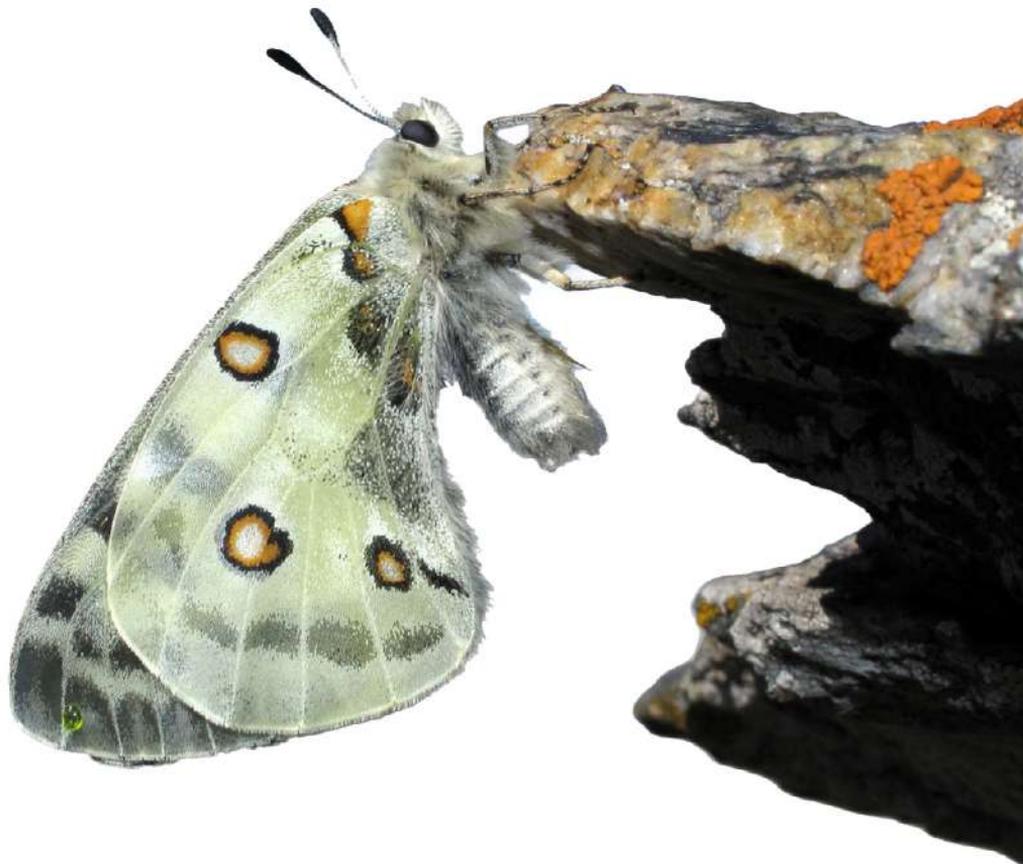




UNIVERSIDAD
DE GRANADA

CONSERVACIÓN DE LAS MARIPOSAS DIURNAS
EN SIERRA NEVADA (SE ESPAÑA)
BAJO UN ESCENARIO DE CAMBIO GLOBAL



José Miguel Barea Azcón
Tesis doctoral
2023





**UNIVERSIDAD
DE GRANADA**

Programa de Doctorado en Biología Fundamental y de Sistemas

**CONSERVACIÓN DE LAS MARIPOSAS DIURNAS EN
SIERRA NEVADA (SE ESPAÑA) BAJO UN ESCENARIO DE
CAMBIO GLOBAL**

José Miguel Barea Azcón

Director:

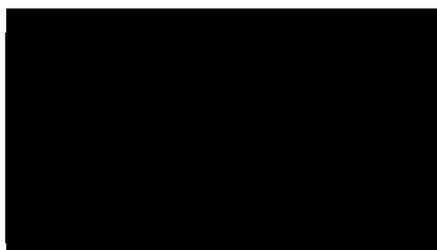
**Dr. Miguel López Munguira
Universidad Autónoma de Madrid**



Granada, diciembre de 2023

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales
Autor: José Miguel Barea Azcón
ISBN: 978-84-1195-237-8
URI: <https://hdl.handle.net/10481/90686>

Esta tesis ha sido financiada parcialmente con medios propios del doctorando. La toma de datos de campo ha sido realizada en el marco del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada, el cual es financiado por la Consejería de Sostenibilidad, Medio Ambiente y Economía Azul de la Junta de Andalucía en colaboración con la Universidad de Granada. El uso de los datos fue solicitado y autorizado a través de la correspondiente autorización actividades de investigación (Expte. Inv: 20/19) con fecha de 14 de octubre del año 2019.



Fdo.: José Miguel Barea Azcón

Todas las fotografías que aparecen en esta tesis doctoral han sido realizadas por José Miguel Barea Azcón, excepto las de los ejemplares silueteados, que además de ser algunas de ellas del mismo autor también han sido realizadas por: Albert Vliegenthart, Amparo Mora, Chris van Swaay, Helena Romo, Javier Olivares, José Ramón Sanchís, José Rodrigo Dapena, Juan Ignacio Arce, Juan Manuel Sanchez, Marco Bonifacino (www.leps.it), Martin Wiemers, Paolo Mazzei (www.leps.it) y de Raniero Panfili (www.leps.it).



ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	5
Capítulo 1. Introducción general	9
Las mariposas diurnas como bioindicadores.....	9
El declive de las mariposas (y de los insectos en general).....	15
El interés de las cordilleras mediterráneas (y de Sierra Nevada en particular) como sistema de estudio del cambio global.....	16
Cambio climático y cambio global.....	18
Capítulo 2. Área de estudio	21
Geología.....	22
Hábitats	24
Biodiversidad	36
Clima	38
Usos el territorio.....	45

*Vinculado a los contenidos en la versión PDF

Capítulo 3. Las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada.....	49
Listado.....	49
Adscripción biogeográfica.....	50
Uso de plantas hospedadoras.....	54
Estrategias con respecto a la hibernación.....	58
Protección.....	60
Capítulo 4. Metodología y sistema de seguimiento	61
El método	61
La red de transectos	63
La red de seguimiento de mariposas diurnas en datos	73
Ciencia ciudadana	80
Gestión de la información	84
Seguimiento de mariposas diurnas en el contexto regional, nacional e internacional.....	85
El contexto en el que se desarrolla el presente estudio: el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada	87
Capítulo 5. Objetivos.....	89
Capítulo 6. Patrones de diversidad, riqueza y densidad de mariposas en Sierra Nevada (SE de España). implicaciones para la conservación en un escenario de cambio global.....	93
Introducción	93
Material y métodos.....	97
Área de estudio	97
Muestreo de mariposas.....	99
Variables objetivo y predictores ambientales	100
Análisis de datos.....	101
Resultados	103
Patrones de diversidad, riqueza y densidad observados	103
Patrones de diversidad, riqueza y densidad modelados	103
Patrones geográficos	104

Discusión	105
Riqueza, diversidad y densidad en el gra- diente altitudinal	105
Factores ambientales que afectan a la distri- bución de la riqueza, la diversidad y la den- sidad	107
Gestión y conservación de los puntos calien- tes de riqueza, diversidad y densidad.....	113
Capítulo 7. Tendencias poblacionales de las mari- posas de Sierra Nevada.....	117
Introducción	117
Material y métodos	121
Área de estudio	121
Muestreo de mariposas	122
Análisis de datos	123
Tendencia de las especies	123
Cálculo de indicadores	125
Resultados	128
Tendencia de las especies.....	128
Indicadores multiespecie.....	132
Efecto de la distribución altitudinal sobre la tendencia.....	132
Discusión.....	136
Capítulo 8. Cambios espacio-temporales en las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Ne- vada en un gradiente altitudinal.....	143
Introducción.....	143
Material y métodos.....	147
Área de estudio.....	147
Muestreo de mariposas.....	148
Indicadores de la comunidad de mariposas diurnas.....	150
Índice de temperatura de la comunidad (CTI, <i>Community Temperature Index</i>).....	150
Índice de precipitación de la comunidad (CPI, <i>Community Precipitation Index</i>).....	150
Índice de especialización de la comuni- dad (CSI, <i>Community Specialization In- dex</i>).....	150

Índice de cerramiento del ecosistema	
TAOc (matorralización).....	151
Cálculo de indicadores.....	153
Resultados.....	154
Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso mesomediterráneo.....	155
Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso supramediterráneo.....	156
Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso oromediterráneo.....	157
Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso crioromediterráneo.....	160
Discusión.....	161
Cambios espacio-temporales en la composición de las comunidades.....	161
Implicaciones en un contexto de cambio global.....	165
Capítulo 9. La fenología de las mariposas diurnas de Sierra Nevada: tendencias recientes e influencia del clima.....	167
Introducción.....	167
Material y métodos.....	171
Área de estudio.....	171
Datos de mariposas.....	171
Datos climáticos	173
Análisis de datos	173
Tendencia del clima	173
Tendencia de la fenología	174
Sensibilidad fenológica	175
Resultados.....	177
El cambio climático en las zonas de estudio: tendencias a corto plazo en la temperaturas y en la precipitación.....	177
Respuestas fenológicas.....	178
Sensibilidad fenológica.....	182
Influencia comparada de la temperatura y la precipitación sobre la sensibilidad fenológica	186

Sensibilidad a precipitación y temperatura con relación al máximo de vuelo y a la altitud.	187
Discusión.....	190
Respuestas fenológicas	190
Sensibilidad fenológica	191
Capítulo 10. Discusión general.....	197
Dinámica de las poblaciones de las mariposas de Sierra Nevada.....	198
Fenología de las mariposas de Sierra Nevada	201
Cambios a lo largo del gradiente altitudinal..	202
Implicaciones para la gestión y la conservación de las mariposas de Sierra Nevada.....	206
Conclusiones.....	211
Conclusions.....	215
Bibliografía.....	219
Agradecimientos.....	237
Anexos.....	243





■ Diseño: <https://ellucernarioshop.bigcartel.com>



RESUMEN

Se analiza la dinámica de las poblaciones de mariposas de Sierra Nevada a lo largo de los últimos 16 años, con especial énfasis en los últimos 12. Sierra Nevada es un Parque Nacional y un Parque Natural, además de ostentar otras figuras de protección, situado en el sudeste de la Península Ibérica y que abarca una extensión de 171.984 hectáreas. La comunidad de mariposas en esta cordillera es extremadamente rica y singular en un contexto europeo, aunque muy similar en este sentido a la presente en otras montañas mediterráneas. En Sierra Nevada se han citado hasta la fecha un total de 125 especies de mariposas diurnas, distribuidas en 5 familias y 70 géneros. Desde el año 2008 se han realizado censos de mariposas diurnas en 20 localidades de Sierra Nevada, aunque la serie de datos no es homogénea hasta aproximadamente el año 2012 debido a la incorporación progresiva de nuevas localidades de estudio y a la ausencia de muestreos en 2011. En este periodo se han contabilizado 148.758 individuos de 104 especies diferentes, lo cual representa una densidad promedio de 2,92 individuos/100 m prospectados (equivalente a 58,4 individuos/ha). Las 15 especies más abundantes acapararon el 65,78% de todos los contactos ($n= 97.857$ individuos), lo que indica una fuerte dominancia en la comunidad.

La zonas comprendidas entre los 1.600 msnm y los 2.000 msnm son las que atesoran valores más elevados en cuanto a número de especies de mariposas (riqueza), densidad y diversidad alfa (H'). Estos valores decrecen hacia

la base de la montaña y, sobre todo, hacia las zonas de cumbres. Este patrón unimodal de media montaña descrito para las comunidades de mariposas de Sierra Nevada es coincidente con lo que ya se conocía para otras montañas ibéricas. Las variables que definen principalmente la distribución de la diversidad, la riqueza y la densidad están vinculadas a los patrones en los usos del territorio y a variables de tipo topográfico, siendo menos importantes aquellas variables relacionadas con el clima. Las localidades con los valores más altos de densidad y de diversidad se corresponden con áreas con presencia de matorral denso y próximas a bosques. El índice topográfico de humedad parece ser también importante, pero con una relación positiva en el caso de la densidad y negativa en el caso de la diversidad y la riqueza. La distribución de la riqueza de especies, además de por la presencia de zonas de matorral denso y zonas con valores bajos respecto al índice topográfico de humedad, está influenciada por otros factores como la radiación solar, la exposición topográfica y la altitud. La proyección geográfica de estos valores muestra unos patrones muy bien definidos de zonas especialmente valiosas para la conservación de las mariposas diurnas.

Se calculó la tendencia poblacional de 62 especies de mariposas para el periodo 2012-2023. Estas especies representan el 91,12% de todos los contactos para el periodo estudiado y el 59,6% de todas las especies registradas. La proporción de especies cuya tendencia es positiva (12,91%) es similar, aunque algo inferior, a la de aquellas especies que se encuentran en declive (19,35%). El grupo mayoritario de especies en Sierra Nevada lo constituyen las de tendencia incierta (59,68%), mientras que las especies con poblaciones estables son la minoría (8,06%). Nuestros análisis también han permitido elaborar índices mediante la agregación de las tendencias individuales de las diferentes especies. El primero de los indicadores propuestos agrupa a las 62 especies y muestra una tendencia estable en 12 años. El segundo indicador solamente se compone de especies comunes (un conjunto de 16 especies definidas por criterio experto) y muestra un crecimiento continuado de carácter moderado, pero estadísticamente significativo. El tercer indicador incorpora exclusivamente a 11 especies que concentran al menos un 70% de sus registros en ambientes de alta montaña (esencialmente en los pisos oro y crioromediterráneo) y muestra una drástica regresión de carácter también moderado y significativo. Es decir, que la tendencia positiva de las especies comunes y la negativa de las especies especializadas en la alta montaña se contrarrestan mostrando una tendencia general estable.

En general, nuestros datos apuntan a que las comunidades de mariposas de Sierra Nevada han cambiado rápidamente en un corto periodo de tiempo. Bajo el actual escenario de cambio se están viendo beneficiadas las

especies con preferencias por zonas frías y áridas. Esta respuesta se produce de forma simultánea a un descenso exacerbado en la precipitación de 93 mm en los últimos 12 años y a un incremento de la temperatura de 0,65°C. Así mismo, también se ha detectado un deterioro de las poblaciones de especies de carácter especialista en favor de las generalistas y una mayor prevalencia de las especies asociadas a ambientes cerrados desde el punto de vista de la vegetación en detrimento de aquellas con preferencia por hábitats abiertos.

Por lo que se refiere a la fenología del periodo de vuelo de las especies univoltinas, la respuesta general ha mostrado un adelanto medio de 4,5 días en la fecha en que se produce una mayor abundancia de individuos adultos. A nivel de especie, de las 36 especies incluidas en el análisis, el 63,9% (n= 23) mostraron un adelanto fenológico a lo largo de los últimos 11 años, mientras que el 36,1% (n= 13) registraron retardos. La fenología de la mayor parte de las especies estudiadas, representada por el valor de la fecha promediada de vuelo, mostró una respuesta estadísticamente significativa frente a la temperatura (negativa: más calor~mayor adelanto) y frente a la precipitación (positiva: más lluvia~mayor retraso). Los meses más críticos son principalmente los que preceden a las fechas de vuelo de las diferentes especies, lo cual evidencia que el crecimiento después de la diapausa y las últimas fases larvarias son procesos dependientes del clima.

Finalmente, estos estudios se ponen en el contexto del gradiente altitudinal, revelando que los patrones detectados son muy dependientes de la altitud a la que se sitúan las localidades estudiadas y de las franjas altitudinales ocupadas para cada especie. Las zonas más ricas son las situadas a altitudes intermedias y es ahí precisamente en donde están sucediendo los cambios a nivel de comunidad más destacados en relación con los indicadores empleados. Esto es, en el piso bioclimático supramediterráneo y, en menor medida, en el oromediterráneo. En general, la tendencia poblacional de las especies que viven en zonas más elevadas y que tienen unos rangos de distribución altitudinal más estrechos es menos favorable que las que presentan los patrones inversos. A nivel fenológico, los adelantos son de mayor entidad entre las especies que habitan las zonas más elevadas. Estas especies también presentan unos niveles de sensibilidad fenológica frente a la temperatura y a la precipitación más elevados.

Los resultados de esta tesis doctoral evidencian la necesidad de implementar medidas de gestión que favorezcan la capacidad de los ecosistemas de Sierra Nevada para albergar biodiversidad y la capacidad de adaptación a los escenarios de cambio global. Una línea prioritaria de gestión ha de ser la introducción de heterogeneidad ambiental en los ambientes forestales y de

matorral y la restauración de usos tradicionales es la principal herramienta para facilitar dicho proceso. El abandono de los montes está deviniendo en un proceso de matorralización y homogeneización paisajística con graves consecuencias para la biodiversidad. Facilitar la migración altitudinal de las especies es otro reto que ha de ser atendido con urgencia. Aquí cobran especial relevancia las soluciones basadas en la naturaleza como herramienta de adaptación (p.e. restauración de acequias tradicionales de careo y del sistema social indispensable para su puesta en valor). Bajo este contexto de cambio global también son imprescindibles las medidas de gestión activa, como una estrategia de silvicultura adaptativa centrada en las más de 30.000 hectáreas de plantaciones de pinos presentes en Sierra Nevada o medidas más específicas dirigidas a especies concretas cuya tendencia poblacional es más preocupante y a otras con poblaciones localizadas y tamaños poblacionales reducidos.

El mantenimiento de un programa de control y vigilancia de las mariposas de Sierra Nevada es una herramienta imprescindible para enunciar señales de alerta temprana como las que se ponen de relieve en diferentes capítulos de la presente tesis doctoral.



ABSTRACT

The dynamic of butterfly populations in Sierra Nevada over the past 16 years is analyzed, with particular emphasis on the last 12 years. Sierra Nevada is a National Park and Natural Park, with additional protective designations, located in the southeast of the Iberian Peninsula, covering an area of 171,984 hectares. The butterfly community in this mountain range is extremely rich and unique in a European context, though similar to that found in other Mediterranean mountains. To date, 125 species of diurnal butterflies have been documented in Sierra Nevada, belonging to 5 families and 70 genera.

From 2008, butterfly surveys have been conducted in 20 locations in Sierra Nevada, although dataset homogeneity is achieved only around 2012 due to the gradual inclusion of new study sites and the absence of samplings in 2011. During this period, 148,758 individuals of 104 different species were recorded, representing an average density of 2.92 individuals/100 m surveyed (equivalent to 58.4 individuals/ha). The 15 most abundant species accounted for 65.78% of all contacts (n= 97,857 individuals), indicating strong dominance in the community.

The areas between 1,600 m and 2,000 masl hold the highest values in terms of butterfly species richness, density, and alpha diversity (H'). These values decrease towards the base of the mountain and, especially, towards the summit areas. This mid-mountain unimodal pattern described for butterfly communities in Sierra Nevada is coherent with what is known for other Iberian mountains. Variables primarily

defining diversity, richness, and density distribution are linked to land use patterns and topographical variables, with climate-related variables being less important. Sites with the highest density and diversity values are associated with dense shrubland and proximity to forests. The topographic wetness index also appears important, with a positive relationship with density and a negative one with diversity and richness. Species richness distribution is influenced by factors such as solar radiation, topographical exposure and altitude.

Population trends of 62 butterfly species were calculated for the period 2012-2023, representing 91.12% of all contacts for the studied period and 59.6% of all recorded species. The proportion of species with positive trends (12.91%) is similar, albeit slightly lower, than those in decline (19.35%). The majority of species in Sierra Nevada have uncertain trends (59.68%), while species with stable populations are the minority (8.06%). Aggregating individual species trends allowed the creation of indicators. The first indicator, covering 62 species, shows a stable trend over 12 years. The second indicator, composed of common species (a set of 16 species defined by expert criteria), exhibits continuous moderate growth, statistically significant. The third indicator exclusively includes 11 species with at least 70% of their records in high-mountain environments (mainly in oro and crioromediterranean belts), showing a drastic, moderately significant regression. Thus, the positive trend of common species and the negative trend of high-mountain specialized species counterbalance, resulting in a generally stable trend.

Overall, the data suggest that butterfly communities in Sierra Nevada have changed rapidly in a short period. Under the current changing scenario, species preferring cold and arid zones are favoured. This response occurs simultaneously with a pronounced decrease in precipitation by 93 mm over the last 12 years and a temperature increase of 0.65°C. Additionally, there is a decline in populations of specialist species in favor of generalists, and an increased prevalence of species associated with closed vegetation habitats over those preferring open habitats.

Regarding the phenology of univoltine species' mean flight period, the general response shows an average advancement of 4.5 days in the weighted mean date of adult flight. Of the 36 species analyzed, 63.9% (n=23) exhibited a phenological advance over the past 11 years, while 36.1% (n=13) experienced delays. Phenology, represented by the mean flight period of most studied species, showed a statistically significant response to temperature (negative: warmer~earlier) and precipitation (positive: more rain~delayed). Critical months are mainly those preceding the flight dates of different species, highlighting that post-diapause growth and late larval phases are climate-dependent processes.

Finally, these studies are contextualized within an altitudinal gradient, revea-

ling that detected patterns heavily depend on the altitude of the studied locations and the altitudinal bands occupied by each species. The richest zones are at intermediate altitudes, precisely where the most notable community changes are occurring concerning the employed indicators. This is, in the supramediterranean bioclimatic belt and, to a lesser extent, in the oromediterranean belt. Generally, the population trend of species living in higher zones with narrower altitudinal distribution ranges is less favorable than those with inverse patterns. Phenologically, advancements are more common among species inhabiting higher zones, which also show higher levels of phenological sensitivity to temperature and precipitation.

The results of this doctoral thesis highlight the need to implement management measures that promote Sierra Nevada's ecosystems' capacity to host biodiversity and adapt to global change scenarios. A priority management approach should introduce environmental heterogeneity into forest and shrub environments, and the restoration of traditional practices is the main tool to facilitate this process. The abandonment of forests is leading to an habitat encroachment and landscape homogenization with serious consequences for biodiversity. Facilitating species' altitudinal migration is another challenge that urgently needs attention, with nature-based solutions such as the restoration of traditional irrigation ditches and the social system essential for their valorization playing a crucial role. Under this context of global change, active management measures are essential, such as an adaptive forestry strategy focused on the over 30,000 hectares of pine plantations or more specific measures targeting species with concerning population trends and those with localized populations and reduced population sizes.

Maintaining a monitoring and surveillance program for Sierra Nevada butterflies is an essential tool to signal early warnings, as highlighted in various chapters of this PhD thesis.



Acequia de Bérchules/Trevez, en la vertiente sur del Parque Nacional de Sierra Nevada (~2.500 msnm).



CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las mariposas diurnas como bioindicadores

Las mariposas diurnas son consideradas como organismos modelo en ecología y por este motivo la dinámica de sus poblaciones, sus patrones fenológicos y otros aspectos relacionados con su ecología han sido ampliamente empleados como indicadores de los cambios ambientales y objeto de numerosos estudios sumamente relevantes en el ámbito del seguimiento ecológico y del análisis de los efectos del cambio global (Dennis *et al.*, 2003; Stefanescu *et al.*, 2003; Wallis De Vries y Van Swaay, 2006 y Oliver *et al.*, 2015). En general, buena parte de las especies de artrópodos presentan unas características ecológicas que les hacen muy sensibles a los cambios en el medio que les rodea (Schowalter, 2016). Su percepción del medio, a escala especialmente reducida, hace que pequeñas variaciones en el mismo modifiquen las condiciones físico-químicas a las que se asocian, afectando al desarrollo de sus complejos ciclos vitales. En ocasiones, el hábitat a escala de detalle empleado por cada especie varía en diferentes momentos de su ciclo vital (Radchuk *et al.*, 2013). Las mariposas diurnas, en concreto, pueden presentar unos requerimientos diferentes en sus fases de huevo, de oruga, de crisálida y de imago. Es más, los requerimientos pueden incluso variar entre sus diferentes fases larvarias. Esto, unido a sus tiempos de generación cortos y a que la mayor parte de las especies son sedentarias, hacen de las mariposas un grupo ideal para tra-

zar los efectos del cambio global y otros motores de cambio ambiental. Así mismo, las mariposas diurnas son organismos cuyo estudio es relativamente sencillo de abordar en comparación con el de otras especies de invertebrados. Particularmente en lo que se refiere a sus fases adultas. La mayor parte de las especies se pueden identificar con facilidad y muy pocas requieren estudios adicionales en laboratorio para establecer una identificación a nivel de especie. Su taxonomía está relativamente bien estudiada, si bien recientemente las aproximaciones moleculares a su estudio están aportando notables novedades susceptibles de modificar sustancialmente el escenario taxonómico tradicional (Dinca et al., 2015). Sin embargo, estas aportaciones son difíciles de incorporar a los esquemas tradicionales de seguimiento debido a la imposibilidad para separar a primera vista a las especies crípticas (p.e. *Melitaea phoebe* y *M. pseudornata*). Así mismo, las mariposas diurnas son un grupo de insectos muy populares a nivel social y cada vez hay un mayor número de profesionales y aficionados que profundizan en su estudio a diferentes niveles. Esto está provocando que el volumen de conocimientos no deje de crecer. Esta mayor cantidad de conocimiento disponible aporta un incremento en la calidad de la información en campo, permite la puesta en funcionamiento de redes de ciencia ciudadana y ofrece conjuntos de datos sobre los que sustentar nuevas investigaciones. En consecuencia, cada vez son más los trabajos que emplean a las mariposas diurnas como objeto de estudio y en los que se llegan a conclusiones de enorme importancia para entender el funcionamiento de los ecosistemas y en qué medida el cambio global está afectando esos procesos funcionales que en último término se traducen en servicios ecosistémicos (Evers et al., 2018).

Las mariposas son animales ectotermos y este rasgo fisiológico les hace responder al calentamiento global de forma rápida expandiendo sus áreas de distribución hacia el norte, retrayendo sus límites meridionales de distribución (en menor medida) o ascendiendo en las montañas en busca de refugios climáticos (Parmesan, 2006 y Wilson et al., 2005). En general, estos cambios en las distribuciones no son tan rápidos como cabría esperar a tenor de los cambios en el clima, generando una deuda climática que es más acusada en el caso de las mariposas que, por ejemplo, en el de las aves (Devictor et al., 2012). Estas modificaciones en las áreas de distribución mediadas por el incremento en la temperatura, el descenso de precipitación y otros motores de cambio global están, así mismo, condicionadas por otra serie de factores entre los que destacan los rasgos evolutivos de cada especie (Pöyry et al., 2009), la estructura genética (Hill et al., 2006) y los patrones de selección de hábitat propios de cada especie o, en determinados casos, de poblaciones concretas.

El incremento de la temperatura también repercute sobre la fenología

de las especies. Son muchos los estudios que ilustran estos efectos en el caso de aves (Gordo y Sanz, 2006), plantas (Gordo y Sanz, 2010), pero también en el caso de las mariposas diurnas (Roy y Sparks, 2000 y Stefanescu *et al.*, 2003) y otros grupos de insectos. El patrón descrito con mayor frecuencia, aunque no el único, consiste en el adelanto de los ciclos fenológicos (principalmente medido en la fase adulta) en concordancia con un incremento en la temperatura. En el caso de los ecosistemas montañosos se describe un retardo altitudinal de los fenómenos biológicos consistente en que las poblaciones situadas a menor altitud presentan una fenología adelantada en relación a aquellas situadas en cotas superiores (Hopkins, 1920 y de Arce & Gutiérrez, 2011). El calentamiento provoca que esa diferencia fenológica entre cotas (retardo altitudinal) se vaya reduciendo (Vitasse *et al.*, 2018). Esto se produce habitualmente debido a una mayor tasa de adelanto en las poblaciones situadas en los límites superiores del rango de distribución altitudinal de cada especie. Sin embargo, también se han descrito muchos factores que repercuten en que estas respuestas difieran de los patrones generales y que hacen necesario el estudio de aspectos adicionales para comprender cuales son los efectos del calentamiento global sobre la fenología de las especies. En este sentido Davies (2019), empleando como modelo a la mariposa *Antocharis cardamines* (tras el estudio de 14 generaciones) describe que el momento del ciclo vital de la mariposa es determinante a la hora de comprender los efectos del calentamiento.

Las mariposas también responden con rapidez a los cambios en los regímenes de precipitación, los cuales a su vez también constituyen una clara evidencia de cambio climático. Esto puede ser especialmente palpable en zonas como la cuenca mediterránea en donde muchos ecosistemas persisten al límite de sus posibilidades debido a la incidencia recurrente de sequías estivales agudas y prolongadas y en donde los seguimientos de mariposas diurnas pueden jugar un papel importante a la hora de establecer mecanismos de alerta temprana de procesos de decaimiento a otros niveles más amplios del ecosistema. En este sentido, Herrando y colaboradores (2019) relacionan el descenso en las precipitaciones estivales con la regresión de las especies de mariposas peor adaptadas a dichas condiciones estresantes para el ecosistema. Esta situación se repite en otros puntos de la cuenca mediterránea ibérica. En cualquier caso, las montañas, pueden ejercer de tampón a estas situaciones de estrés ambiental ya que es habitual que registren niveles de precipitación superiores a los que registran los territorios circundantes. Así mismo, hay otros factores, como los aportes hídricos debidos al deshielo, un menor número de horas de sol que en los entornos llanos (equivalente a menor evapotranspiración) y una mayor complejidad topográfica que contribuyen a mitigar la escasez de agua y el estrés en la vegetación en las montañas.



Vista de Sierra Nevada desde el espacio el 18 de febrero de 2017 (Imagen cortesía de "Earth Science and Remote Sensing Unit", NASA).



De este modo, las montañas presentan una enorme cantidad de situaciones microclimáticas que permiten la presencia de refugios climáticos y tamponan las respuestas de los organismos a los efectos del incremento en la temperatura y al descenso en la precipitación (Suggit *et al.*, 2018). Este último aspecto es de enorme importancia a la hora de interpretar las señales de cambio que nos ofrecen determinados organismos indicadores en estos ambientes.

Además de los factores asociados al clima, hay otros aspectos relacionados con las modificaciones del medio ante los cuales las mariposas diurnas han demostrado una elevada sensibilidad. Uno de los factores más importantes en este sentido es la intensificación de la agricultura. Las revisiones periódicas del indicador europeo de mariposas asociadas a praderas (ver p.e. Van Swaay *et al.*, 2022) comprenden uno de los mejores indicadores a escala continental del estado de la biodiversidad de estos ecosistemas agrosilvopastorales. La tendencia de este indicador, compuesto por 16 especies de mariposas diurnas, muestra un declive significativo del 32% en la CEE y del 36% en el conjunto de Europa con respecto a los valores basales que establecen el inicio de la serie temporal (año 1990). Este indicador muestra la efectividad de este grupo taxonómico como indicador de la intensificación de la actividad agrícola y sus repercusiones sobre la biodiversidad. Del mismo modo, Warren *et al.* (2021) apuntan a la contaminación química originada por la agricultura como uno de los principales problemas para la conservación de las mariposas en Europa, siendo la elevada incidencia de neonicotinoides y la deposición de nitrógeno aéreo los principales factores adversos asociados al mantenimiento de prácticas agrícolas poco sostenibles. El abandono de la agricultura y la ganadería tradicionales también suponen una seria amenaza para la conservación de las mariposas, ya que esta dinámica desencadena cambios en las comunidades que en ocasiones pueden ser muy rápidos y profundos (Ubach *et al.*, 2020; Mora *et al.*, 2022 y capítulo 7 de la presente tesis doctoral).

Finalmente, cabe destacar el importante papel que juegan las mariposas en los ecosistemas naturales. Se trata de consumidores primarios capaces de influir en la dinámica de las especies vegetales de las que se alimentan, son parte de las cadenas tróficas al ser también consumidas por depredadores y parasitoides y además juegan un papel crucial en el servicio ecosistémico de la polinización (Van Nouhuys & Hanski, 2005 y Ubach, 2022).

El declive de las mariposas (y de los insectos en general)

En la actualidad nos encontramos inmersos en un proceso de crisis de pérdida de biodiversidad a escala planetaria (Singh, 2002). Las tasas actuales de extinción superan en numerosos ordenes de magnitud a las tasas basales de extinción en condiciones naturales (Pimm *et al.*, 2014). Este proceso afecta a una gran variedad de organismos y no solamente tiene lugar en las regiones más transformadas del planeta. La desaparición de los insectos de la que se están comenzando a reunir evidencias está siendo especialmente exacerbada (Wagner, 2021). No obstante, los insectos representan un 40,98% de toda diversidad descrita en Sierra Nevada y el 82,63% de toda biodiversidad animal (Barea-Azcón *et al.*, 2022). Los lepidópteros son, dentro de los insectos, el grupo para el que se dispone de un mayor volumen de información (Wagner, 2021). La existencia de programas de seguimiento a largo plazo ha permitido registrar tendencias que en la mayor parte de los casos apuntan hacia declives pronunciados. El esquema de seguimiento de mariposas decano a nivel global es el del Reino Unido, en donde se llevan compilando datos desde el año 1976. En el último informe (1976-2019) se describe que en Reino Unido en términos generales el 80% de las especies de mariposas han experimentado una disminución en su abundancia (-6%) o en su distribución (-42%), aunque hay variaciones considerables entre regiones (Escocia es el único país en donde la tendencia no ha sido negativa) (Fox *et al.*, 2023). En Países Bajos se han perdido desde 1992 el 40% de las mariposas (Van Swaay *et al.*, 2019), mientras que en Cataluña el 70% de un grupo de 66 especies está en regresión (Melero *et al.*, 2020). En el norte de España, en el Parque Nacional de los Picos de Europa, las cifras son aún peores, pues la reducción asciende a la importante cifra del 45,7% en tan solo 9 años (Mora *et al.*, 2023). Sin embargo, en el Parque Nacional de Guadarrama (centro de España) el porcentaje de especies en declive y las que incrementaron sus poblaciones entre los años 2005 y 2018 es similar (Caro-Miralles y Gutiérrez, 2023). En resumen, a excepción de algunos casos muy concretos, la mayor parte de la información disponible apunta hacia una reducción de las poblaciones considerable y también a cambios importantes en sus áreas de distribución.

En consecuencia, y según la lista roja de las mariposas europeas editada en 2010 (actualmente se trabaja en una nueva revisión), de las 435 especies de mariposas europeas evaluadas, 1 se considera como extinta a nivel regional, 3 se han categorizado como críticamente amenazadas, 12 como en peligro, 22 como vulnerables y 44 como casi amenazadas (Van Swaay *et al.*, 2010). A esta lista hay que sumar al endemismo de la Isla de Madeira (Portugal) *Pieris wollastoni*, que ha sido recientemente declarado como extinto, siendo la primera especie de mariposa en Europa cuya extinción está documentada. A grandes

rasgos y siguiendo a Warren *et al.* (2021), las principales causas de estos declives poblacionales son el cambio climático, la contaminación química y la degradación de los hábitats.

El interés de las cordilleras mediterráneas (y de Sierra Nevada en particular) como sistema de estudio del cambio global

El Región Mediterránea es reconocida a nivel global como un punto caliente de biodiversidad (Myers *et al.*, 2000) y la mayor parte de los puntos calientes para la biodiversidad del Mediterráneo se ubican en las montañas. Las glaciaciones del cuaternario son uno de los principales motores de especiación en éste y otros refugios glaciares del sur del continente europeo (Médail & Diadema, 2009 y Teberlet & Cheddadi, 2002). Las glaciaciones han sido un factor esencial para comprender los altos niveles de diversidad y de endemidad de esta región en general y de sus montañas en particular, aunque otros eventos como la crisis de salinidad del mediterráneo también han sido determinantes. En este sentido, durante el Mioceno, la Península Ibérica

El licénido *Polyommatus golgus* es una especie amparada por la normativa estatal y regional (En Peligro) y por la Directiva Hábitats (Anexos II y V). El cambio climático es la principal amenaza sobre sus poblaciones.



experimentó un incremento de la temperatura y la aridez, que unido a una destacada actividad tectónica pudo haber sido responsable de buena parte de la diversidad de organismos que hoy en día observamos en el sur de la Península (Delicado *et al.*, 2013). Además, el clima benigno y estable que ha tenido lugar a lo largo de todo el Holoceno también ha influido en la consolidación y aceleración de estos mecanismos evolutivos. Como consecuencia, valga el ejemplo de que al menos 13.000 especies vegetales son reconocidas como endémicas de las montañas mediterráneas (Regato & Rami, 2008). Estos ambientes montañosos y su biodiversidad están marcados por una influencia humana muy temprana, que se remonta a más de 5.000 años A.C. en el caso de Sierra Nevada (Alba-Sánchez *et al.*, 2021), lo cual ha condicionado sobremedida la estructura del paisaje y los sistemas de usos culturales actuales. Sin comprender los usos del pasado y la historia cultural de los paisajes es difícil entender e interpretar la estructura y composición actual de las comunidades biológicas, que en las montañas de Mediterráneo occidental alcanzan unos niveles de complejidad estructural extremadamente elevados en el contexto de las regiones templadas del Planeta. En lo que se refiere a las mariposas diurnas, en la cuenca mediterránea se han descrito 463 especies nativas, de las que 98 son endémicas (un 21%)(Numa *et al.*, 2016). Los licénidos, con 158 especies y los ninfálidos, con 188 son las familias más diversificadas. En Sierra Nevada concretamente se han catalogado 125 especies de mariposas diurnas, lo cual es una cifra elevada teniendo en cuenta que en el conjunto de España se han citado 232 especies y en Andalucía cerca de 150. Esto quiere decir, que en Sierra Nevada se dan cita el 84% de todas las mariposas registradas en Andalucía, lo cual da una imagen precisa sobre la elevada diversidad de mariposas diurnas que atesora este sistemas montañoso. Entre estas especies encontramos dos endemismos estrictos, como son *Agriades zulichii* y *Erebia hispania* y tres especies endémicas de ésta y otras montañas del sudeste peninsular como *Polyommatus violetae*, *Polyommatus golgus* y *Pseudochazara williamsi*. Además, aparecen especies singulares por su reducida área de distribución, por su asociación a sistemas montañosos en la Península o por la presencia de variedades genéticas exclusivas de este macizo montañoso como *Aricia morronensis*, *Kretania hesperica*, *Aglais urticae* o *Parnassius apollo*. Más allá de los listados, la abundancia de determinadas especies es también destacada. En las cotas intermedias, en donde la riqueza, diversidad o abundancia alcanzan valores especialmente elevados, se alcanzan densidades de más de 70 individuos por cada hectárea en el periodo de mayo a agosto, que es cuando se concentra el máximo de vuelo de la mayor parte de las especies (Olivares *et al.*, 2012). Esta cifra se sitúa en un valor promedio en el conjunto de España (70,6 mariposas/hectárea) si tenemos en cuenta la media para el conjunto de transectos realizados en España en 2021 (solo se han considerado transectos con al menos 11 visitas)(Sevilleja *et al.*, 2022).

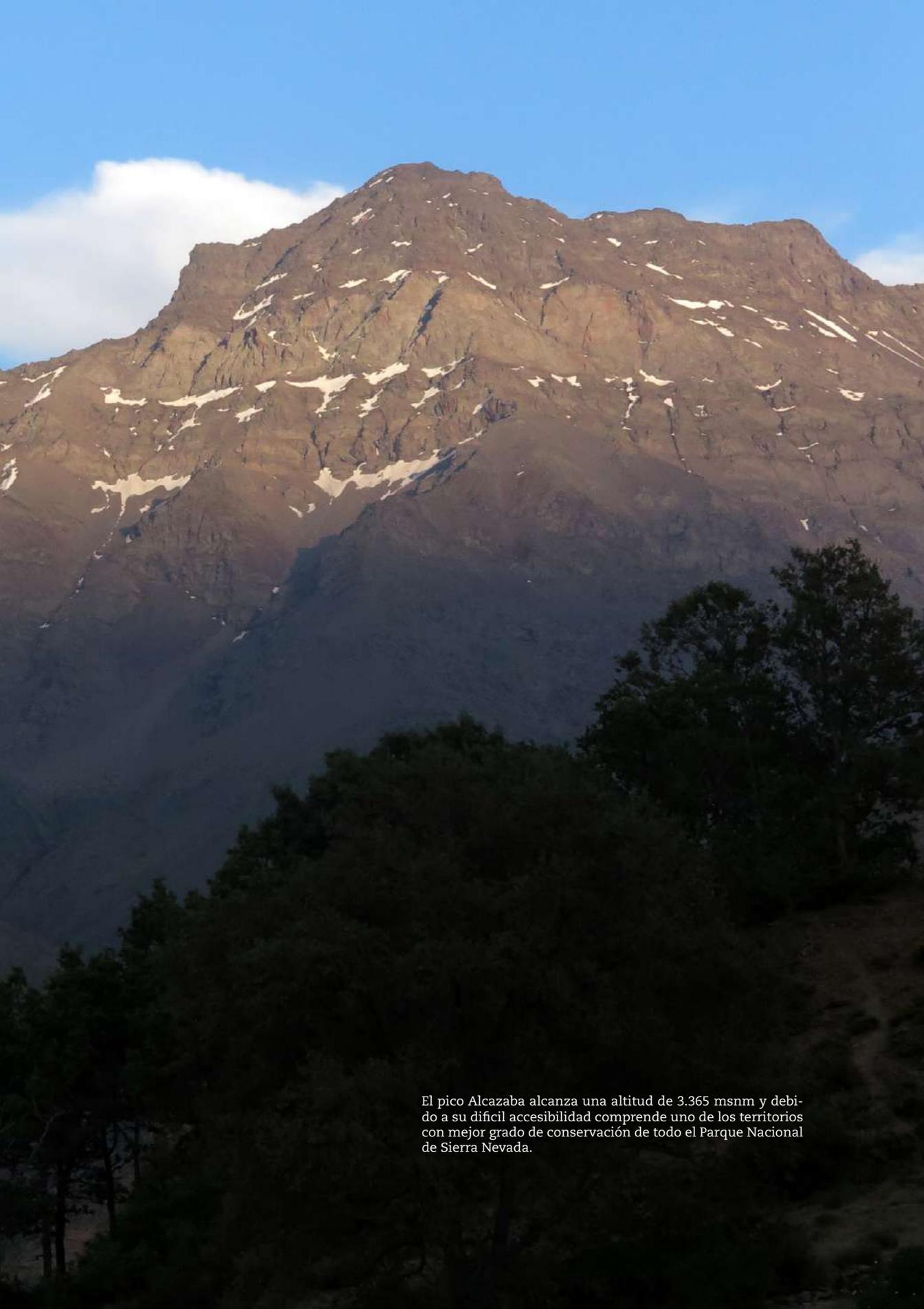
En resumen, Sierra Nevada reúne una serie de características que hacen de ella un lugar especialmente indicado para desarrollar programas de seguimiento a largo plazo orientados a comprender como incide el cambio global sobre los procesos biológicos. Así mismo, las mariposas diurnas son excelentes indicadores de todos estos procesos y las comunidades que encontramos en Sierra Nevada son realmente excepcionales en el contexto europeo. Ambos factores: área de estudio y grupo estudiado, hacen de esta tesis doctoral un sistema de estudio del máximo interés.

Cambio climático y cambio global

Siguiendo la definición aportada por Duarte (2006) 'El término cambio global define al conjunto de cambios ambientales afectados por la actividad humana, con especial referencia a cambios en los procesos que determinan el funcionamiento del sistema Tierra. Se incluyen en este término aquellas actividades que, aunque ejercidas localmente, tienen efectos que trascienden el ámbito local o regional para afectar el funcionamiento global del sistema Tierra. El cambio climático se refiere al efecto de la actividad humana sobre el sistema climático global, que siendo consecuencia del cambio global afecta, a su vez, a otros procesos fundamentales del funcionamiento del sistema Tierra. La interacción entre los propios sistemas biofísicos entre sí y entre estos y los sistemas sociales, para amplificar o atenuar sus efectos, es una característica esencial del cambio global que dificulta la predicción de su evolución'.

Actualmente existe cierto consenso a nivel sobre todo científico, pero cada vez más también político y social, de que el cambio climático en particular y el cambio global en general constituyen el mayor problema al que se enfrenta la humanidad en la actualidad. El cambio global de origen antrópico está modificando sustancialmente el funcionamiento de multitud de ecosistemas a lo largo y ancho del planeta, deteriorando su capacidad para proveer servicios ecosistémicos que a menudo regulan los procesos naturales limitando el número de eventos catastróficos y mitigando su impacto. En consecuencia, el coste del cambio global en la actualidad es tremendamente elevado en términos de vidas humanas y también en términos económicos (Tol, 2018). A escala local y poniendo en foco en el área objeto de estudio en la presente tesis doctoral, el cambio global en Sierra Nevada se ha demostrado que en tiempos recientes ha acarreado efectos entre los que destacan (Zamora et al., 2016):

- Reducción de la capa de nieve: en el periodo 2.000 a 2.014 se redujo el tiempo de permanencia de la nieve en 3,8 días (a una cota de 2.500 msnm). En general, cada año hidrológico aparece más tarde la nieve y, sobre todo, desaparece antes. Así mismo, el glaciar relicto del Veleta perdió 5.000 m³ de hielo en el periodo 2.006 a 2.014.
- Modificación del régimen de precipitaciones: la tasa de precipitación también ha decrecido en los últimos 50 años, esta reducción en la cantidad de precipitación es más acusada en la parte occidental que en la oriental del macizo. Tradicionalmente, las principales borrascas han entrado por la parte occidental de la Sierra, aunque este régimen está cambiando, tomando mayor protagonismo las borrascas procedentes del Mediterráneo con entrada por el flanco oriental.
- Incremento de la temperatura: las montañas parecen estar calentándose más rápidamente que el resto de los territorios. En Sierra Nevada se ha constatado un incremento de las temperaturas mínimas, pero sobre todo de las máximas desde la década de los años 80 del siglo XX. Las proyecciones a futuro varían según los escenarios de emisiones, pero se prevé que la temperatura máxima se incremente en 3 a 6 °C y las mínimas en 2 a 4 °C, aproximadamente.
- Pérdida de biodiversidad: estos cambios acarrearán consecuencias sobre la biodiversidad que se traducen en cambios en la composición de las comunidades, cambios en las distribuciones y en el comportamiento y una mayor incidencia de enfermedades emergentes.
- Incremento de la incidencia de plagas forestales: el calentamiento global modifica la dinámica de incidencia de plagas forestales. Esto no solamente se debe a cambios en las pautas de distribución de los agentes causantes de dichas plagas, sino también al estado de las masas forestales. Valgan como ejemplo los fenómenos de decaimiento forestal acaecidos en el Parque Natural de la Sierra de Baza recientemente. Este decaimiento ha sido desencadenado por la escasez de precipitación y la incidencia de olas de calor extremas en los últimos años, lo cual ha dejado a la masa al límite de sus capacidades y ha facilitado la irrupción de una plaga del homóptero *Matsucoccus feytaudi*. En Sierra Nevada se ha demostrado cómo el calentamiento facilita la expansión de la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) hacia cotas superiores, afectando a masa forestales sensibles como el pino silvestre autóctono de Sierra Nevada (Hódar y Zamora, 2004).



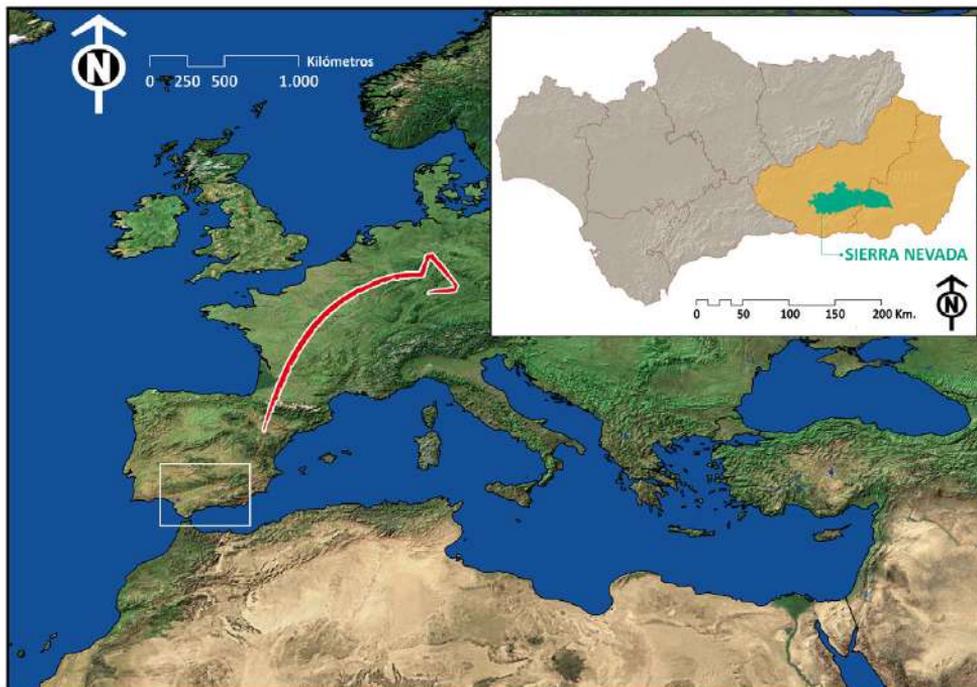
El pico Alcazaba alcanza una altitud de 3.365 msnm y debido a su difícil accesibilidad comprende uno de los territorios con mejor grado de conservación de todo el Parque Nacional de Sierra Nevada.



CAPÍTULO 2

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio a la cual se circunscribe la presente tesis doctoral es el Parque Nacional y el Parque Natural de Sierra Nevada. Sierra Nevada se ubica en el sudeste de la Península Ibérica (Fig. 2.1) y forma parte de las Cordilleras Béticas, que transcurren desde el Estrecho de Gibraltar hasta prácticamente el mar Mediterráneo, en el levante español. Estas cordilleras ostentan una compleja historia evolutiva, lo que, junto a otros factores, explica el hecho de que sean un centro de diversificación y especiación en el contexto de la Península Ibérica y de Europa en general. Sierra Nevada, concretamente, se eleva en el sector central/oriental de este conjunto de sierras ($37^{\circ} 12' 40''$ N. $3^{\circ} 32' 51''$ O) desde una elevación mínima de 278 msnm hasta el techo de la Península Ibérica, a 3.479 msnm (Pico Mulhacén). Este gradiente altitudinal favorece una heterogeneidad ambiental realmente amplia. Valga como ejemplo el que aquí se encuentran representados los cinco pisos bioclimáticos descritos para la región mediterránea (Fig. 2.2): termomediterráneo, mesomediterráneo, supra-mediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo. Esto implica la aparición en la misma montaña de paisajes eminentemente desérticos y paisajes genuinamente alpinos, pasando por ecosistemas forestales y dominados por matorrales de baja, media y alta montaña. En consecuencia, la variedad de nichos ecológicos es elevada, lo cual permite albergar una elevada diversidad biológica. Un reciente inventario de la biodiversidad conocida en Sierra Nevada reúne información relativa a 20 filos y establece el número total de especies en 9.241 (Barea-Azcón et al., 2022). La tasa de endemidad también es sumamente elevada y se sitúa en 169 especies de artrópodos endémicas



• **Figura 2.1.** Ubicación de Sierra Nevada en el contexto de Europa y de la Península Ibérica.

(Tinaut *et al.*, 2021) y 82 de flora vascular (Lorite, 2016) hasta la fecha (100, si además consideramos aquellos endemismos compartidos con sierras cercanas como Gádor o Baza/Fillabres).

Geología

Sierra Nevada también alberga una gran diversidad geológica, la cual repercute indudablemente sobre la composición de las comunidades biológicas. De este modo, siguiendo a Olivares *et al.* (2012) se identifican, a grandes rasgos, tres bandas concéntricas que se van sucediéndose desde la cumbre hasta la periferia de la montaña (Fig. 2.3):

- **Complejo Nevado-Filábride:** se trata de las rocas del gran núcleo de Sierra Nevada. Estas formaciones tienen su origen en el Paleozoico, Mesozoico y, localmente, Paleoceno. Se componen principalmente de micasquitos grafitosos que suelen aparecer junto a cuarcitas y, en

menor medida, junto a serpentinitas, eclogitas y anfibolitas, así como mármoles y ortogneises.

- Complejo Alpujárride: aparece bordeando el Complejo Nevado-Filábride y forma los relieves más característicos de la baja montaña. Está mayoritariamente compuesta por filitas, conocidas localmente como “launas”, y calizas y dolomías, que producen relieves escarpados característicos de la media y baja montaña nevadense. Los relieves calizo-dolomíticos conforman mayoritariamente la fachada occidental de Sierra Nevada.
- Rocas modernas de orla externa: se trata de la parte más exterior y se compone principalmente por rocas más modernas, del Neógeno al Cuaternario. Se trata esencialmente de materiales detríticos generados por la erosión del relieve de la montaña y depositados en valles, llanuras aluviales y depresiones intramontañas.

Las grandes unidades que conforman el paisaje geológico del macizo de Sierra Nevada son consecuencia de la respuesta de los distintos sustratos geológicos ante los procesos morfogenéticos dominantes que han actuado a lo largo de su historia geológica. El dominio morfogenético glacial-periglacial ocupa la zona cacuminal del macizo y está bien representado en su sector occidental.

Sobre los mantos carbonatados alpujárrides que orlan el borde occidental del macizo se modela un característico relieve de aspecto “ruiniforme” (relieves dolomíticos kakiritizados) consecuencia de la acción combinada de procesos de tipo kárstico y tectónico-kárstico, a los que se superponen la dinámica fluvial actual.

La intensa tectonización interna de las dolomías a favor de sistemas de fracturación origina que la roca esté literalmente cuarteada, lo que facilita la acción de la disolución kárstica y, sobre todo, la fragmentación física de la roca que llega en ocasiones a generar verdaderos arenales dolomíticos en torno a los relieves.

Un morfosistema muy peculiar y atípico en el contexto del macizo de Sierra Nevada es el paisaje erosivo de badlands generado por la acción denuvadiva-fluvial sobre los blandos materiales margo-arenosos de edad neógena del corredor tectónico de Ugíjar-Tabernas.

Hábitats

Atendiendo a la clasificación propuesta por Pérez-Luque et al. (2019), las 172.238 hectáreas que comprende el área protegida de Sierra Nevada se distribuyen en 11 tipos de ecosistemas definidos a grandes rasgos (Tabla 2.1 y Fig. 2.4). La información de base para esta agrupación fue tomada esencialmente de SIOSE (<https://www.siose.es>). SIOSE es el Sistema de Información sobre Ocupación del Suelo de España, integrado dentro del Plan Nacional de Observación del Territorio (PNOT). El documento técnico ‘*Cartografía y evaluación de la vegetación del Parque Natural de Sierra Nevada*’ (Molero-Mesa et al., 2001) también constituyó un soporte técnico para la definición de estos ecosistemas. El ecosistema que ocupa una mayor extensión de los 11 delimitados se corresponde con plantaciones de pinos (22,64%), seguido muy de cerca por los matorrales de media montaña (22,52%) y los matorrales de alta montaña (21,72%). Los tres ecosistemas juntos representan más de dos terceras partes de la superficie total del área protegida, lo cual ofrece una idea de la importancia de las zonas de matorral de media y alta montaña y de la vasta superficie ocupada por plantaciones de pinos en Sierra Nevada. Los bosques autóctonos apenas ocupan el 8% de toda la superficie estudiada, siendo los encinares las formaciones mayoritarias (alrededor del 7%). A la hora de analizar la presencia de estos ecosistemas en la red de transectos, se han añadido dos categorías más (matorrales de baja montaña y cultivos de baja montaña). Estos dos ecosistemas no aparecen en el trabajo de Pérez-Luque et al. (2019). Estos trece ecosistemas se pueden describir del siguiente modo:

- 1. Pinares autóctonos:** se refiere a las especies *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*, *Pinus pinaster* subsp. *acustiquama* y *Pinus nigra salzmannii*. Aparecen principalmente en el sector noroccidental del área protegida. Ocupan 759,65 hectáreas (0,47% del área de estudio). El único bosque de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* de Sierra Nevada se ubica en el área del Trevenque y se extiende hasta el valle del río Monachil. Su estado de conservación es favorable, aunque algunos autores ponen de manifiesto la introgresión genética procedente de pies repoblados que se cifra en un 12,1-14,3% en el regenerado de masas naturales y en un 38,7% de la cosecha de semillas (Robledo-Arnuncio, 2009). Esta subespecie de pino solamente aparece en Sierra Nevada y en la Sierra de Baza. El pino resinero autóctono *Pinus pinaster* subsp. *acustiquama* tiene un área de distribución más extensa y en Sierra Nevada aparece sobre todo en la zona dolomítica que aflora en la fachada occidental del macizo. La presencia de pies autóctonos de *Pinus nigra salzmannii* es extremadamente localizada.

2. **Borreguiles:** se trata de pastos húmedos de alta montaña. Son ecosistemas modelados por la ganadería, como su propio nombre indica. Se desarrollan en el entorno de lagunas de origen glaciar y sus características van variando según la humedad que le confiere la proximidad a la fuente de agua. Esta variación en líneas concéntricas involucra también variaciones en su composición florística. Actualmente los borreguiles de determinadas zonas de Sierra Nevada están sometidos a una fuerte presión por parte del ganado vacuno, mientras que cabras y ovejas han ido paulatinamente reduciendo sus poblaciones. En un escenario de escasez de precipitaciones durante el estío, la mayor parte de las vacas de los valles se concentran en torno a los escasos pastos verdes al final del verano. Esto provoca una cantidad inusitada de excrementos, con el consiguiente efecto de la eutrofización del medio. En Sierra Nevada se han descrito 1.029,78 hectáreas de estos ecosistemas, lo cual supone poco menos del 0,64% de todo el territorio.

3. **Sistemas acuáticos:** representan el principal drenaje del agua de la montaña. En los tramos medios y bajos, los bosques riparios están constituidos por alisos en las zonas silíceas y por sauces y fresnos en las zonas carbonatadas. Su superficie en el contexto del área de estudio no es nada desdeñable, ya que ocupan 1.497,1 hectáreas (0,93%).

4. **Robledales:** los robledales o melojares de roble melojo (*Quercus pyrenaica*) son unos ecosistemas singulares que en Sierra Nevada se encuentran en el límite sur de su distribución geográfica. En Sierra Nevada, los melojares ocupan actualmente una extensión de 3.431 hectáreas (2,13% del área de estudio), distribuidas entre los 1.000 y 2.000 metros de altitud, y situados exclusivamente sobre suelos silíceos. Se han identificado tres grupos homogéneos de acuerdo a sus condiciones ambientales y a sus características, observándose diferencias importantes en el funcionamiento y estructura de los diferentes grupos de robledales. Estos grupos se corresponden con los robledales de la vertiente sur, el robledal de la Dehesa del Camarate (vertiente norte) y el resto (sector noroccidental)(Pérez-Luque *et al.*, 2021).

5. **Pastos de media montaña:** se refiere a zonas de pastizal ubicadas en elevaciones intermedias. Son ecosistemas que en su mayoría se originan por causas antrópicas relacionadas con el manejo agrícola y ganadero de la montaña. Muchas de estas zonas fueron histórica-

mente deforestadas en un proceso que condujo a la reducción de la vegetación climáx. El abandono actual de las prácticas agrícolas y ganaderas ha favorecido la expansión del matorral como etapa de transición hacia zonas que experimentan un proceso de reforestación natural. Estas zonas apenas ocupan 7.714,88 hectáreas, lo cual representa un 4,79% del territorio.

6. **Cultivos de montaña extensivos:** entre el entramado agrícola de la montaña predomina el cultivo extensivo tradicional. Estos ecosistemas están actualmente en claro retroceso y el territorio antaño dedicado a prácticas agrícolas está siendo actualmente colonizado por vegetación natural (ver ejemplo con el roble en Pérez-Luque *et al.*, 2021). Se sitúan esencialmente en los fondos de valle de la vertiente sur de la montaña, así como en buena parte de las zonas bajas de la Sierra Nevada almeriense. El proceso de abandono genera ambientes heterogéneos por la proximidad a bordes de bosque, aunque la matorralización es un riesgo actual para la biodiversidad a tenor de la rápida expansión de los matorrales (Ubach *et al.*, 2020)
7. **Encinares:** los encinares de Sierra Nevada ocupan 11.278,69 hectáreas (un 7,01% del área protegida) y se desarrollan sobre terrenos tanto carbonatados como silíceos. Su estado de desarrollo y conservación es muy variable. Los mejor conservados probablemente se encuentran en la provincia de Almería en donde encontramos encinares integrados por árboles con buen porte y una cohorte de vegetación acompañante bien estructurada. Los mejores ejemplos los encontramos en la zona de Montenegro y Ohanes, en Bayarcal e incluso en las laderas situadas en la vertiente norte de la Sierra Nevada almeriense, a la altura del término municipal de Abrucena. En el resto del macizo también nos encontramos parches en buen estado de conservación, aunque en general son encinares jóvenes que requieren de resalveos para continuar progresando hacia etapas de sucesión con mayor madurez.
8. **Pastizales, canchales y roquedos de alta montaña:** se refieren a ecosistemas ubicados en los pisos oro y crioromediterráneos, siempre por encima de los 2.400 msnm. Estos paisajes en buena medida están modelados por la actividad glacial cuyos vestigios se extienden hasta la Pequeña Edad del Hielo (que tuvo lugar hace escasos siglos). Representan casi una cuarta parte de la superficie de Sierra Nevada (16.677,32 hectáreas), lo cual denota la importancia cuantitativa de estos ambientes. Aquí encontramos uno de los focos de

especiación más importantes del Mediterráneo. Los roquedos y canchales originados por la actividad periglaciaria son predominantes y entre ellos se extienden parches de dimensiones variables de pastizales dominados por diferentes especies, entre las que destaca *Festuca indigesta*.

9. **Matorral de alta montaña:** dominados por enebro (*Juniperus communis*) y piorno amarillo (*Genista versicolor*), acompañados de pendejo (*Hormathophylla spinosa*), cojín de pastor (*Erinacea anthyllis*), agracejo (*Berberis hispanica*) y sabina (*Juniperus sabina*). En los claros de los enebrales aparecen comunidades herbáceas compuestas por gramíneas como: *Festuca indigesta*, *Deschampsia flexuosa* subsp. *iberica*, *Avenula laevis*, *Koeleria crassipes* subsp. *nevadensis*, *Corinephorus canescens*, etc., junto con *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*, *Leontodon boryi*, *Leucanthemopsis pectinata*, *Senecio boissieri*, *Jasione crispa* subsp. *amethystina* y *Jurinea humilis* (Lorite et al. 2022). Se trata de ambientes habitualmente presentes por encima de los 2.200 msnm. En total ocupan 34.970,17 hectáreas, siendo el tercer ecosistema más extendido en el conjunto de Sierra Nevada (22,52%). También son el ecosistema mejor representado en la red de seguimiento de mariposas de Sierra Nevada.

10. **Matorral de media montaña:** en el estrato altitudinal inmediatamente inferior aparecen amplias zonas de matorrales de media montaña. Estos matorrales presentan una extensión de 36.247,06 hectáreas y son el segundo sistema ecológico mejor representado en la Sierra (22,52%). Estos ambientes son especialmente diversos sobre todo cuando se sitúan sobre suelos carbonatados constituyendo matorrales basófilos. En otras áreas, fuera de esta franja carbonatada, estos matorrales responden en cierta medida a una etapa de sucesión del ecosistema intermedia entre la degradación acaecida por la incidencia de la agricultura y la colonización por parte del bosque incipiente.

11. **Plantaciones de pinos:** las deforestaciones masivas del territorio durante la segunda mitad del siglo XIX y la primera del siglo XX dejaron un panorama en el que nuestros montes en general y la Sierra en particular presentaban una acuciante falta de cobertura vegetal. Debido a ello se aceleraron los procesos erosivos, lo cual llegó a provocar inestabilidad y deslizamientos de tierra importantes en diferentes puntos, sobre todo en la Alpujarra. Por este motivo se pusieron en marcha ambiciosos programas de reforestación que

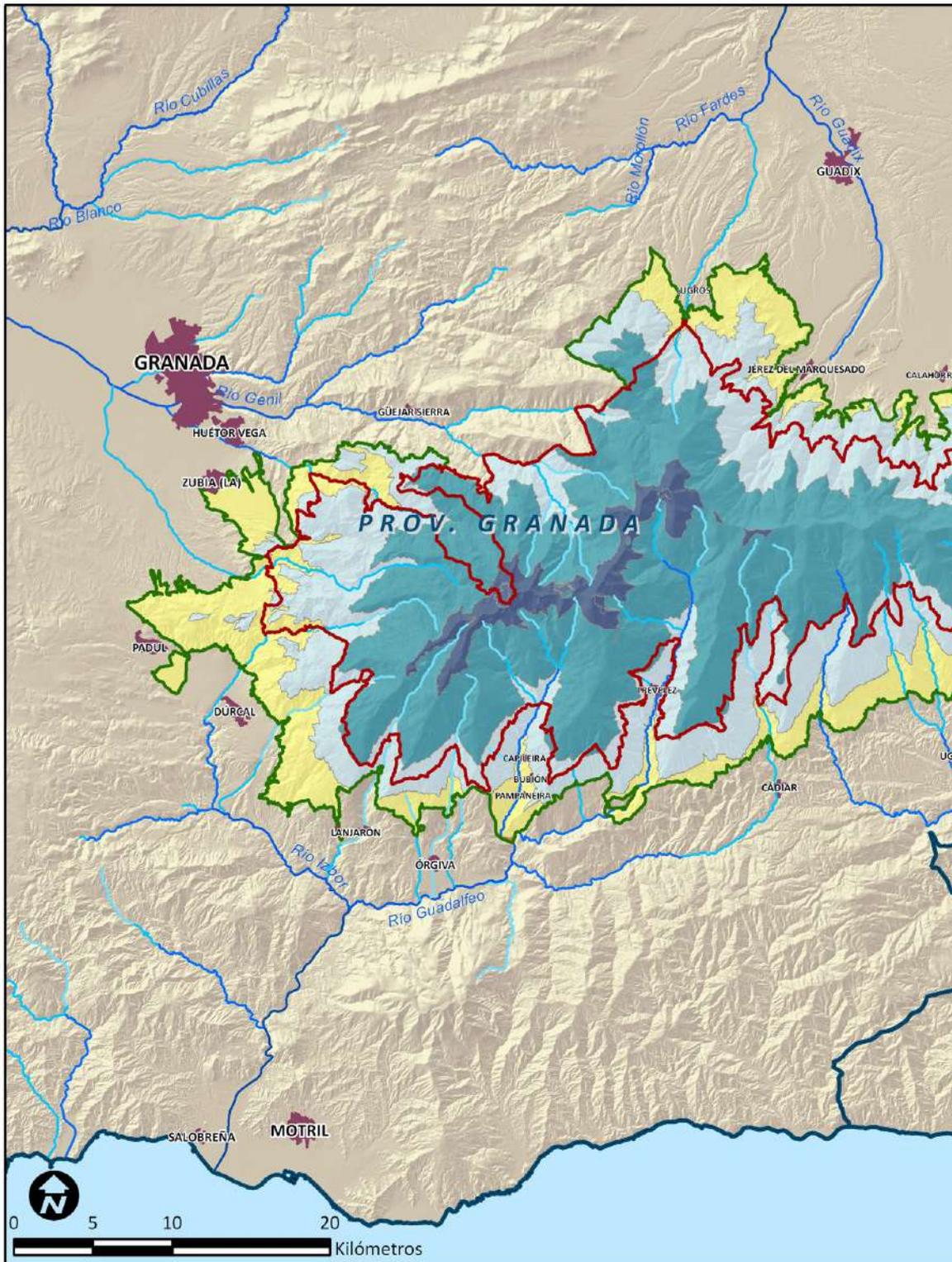
- **Tabla 2.1.** Porcentaje de representación en la red de transectos, extensión total en el área protegida de Sierra Nevada y % con respecto al total del área protegida. Estos dos últimos parámetros se han extraído de Pérez-Luque *et al.* (2019). Los matorrales y los cultivos de baja montaña no vienen reflejados en Pérez-Luque *et al.* (2019) y por lo tanto el cálculo no es aplicable (N/A).

Tipos de ecosistemas	% en transectos	Extensión	%
Plantación de pinos	0,10	36.434,75	22,64
Encinar	0,88	1.178,69	7,01
Matorrales de baja montaña	1,32	N/A	N/A
Borreguiles	1,37	1.029,79	0,64
Pinar autóctono	0,65	759,65	0,47
Sistemas acuáticos	1,62	1.497,07	0,93
Cultivos de baja montaña	8,07	N/A	N/A
Pastizales de alta montaña canchales	23,50	16.677,32	10,36
Pastizales de media montaña	5,57	7.714,88	4,79
Cultivos de montaña	7,81	10.902,54	6,77
Robledal	8,39	3.431,65	2,13
Matorrales de media montaña	7,71	36.247,06	22,52
Matorral de alta montaña	33,03	34.970,17	21,73

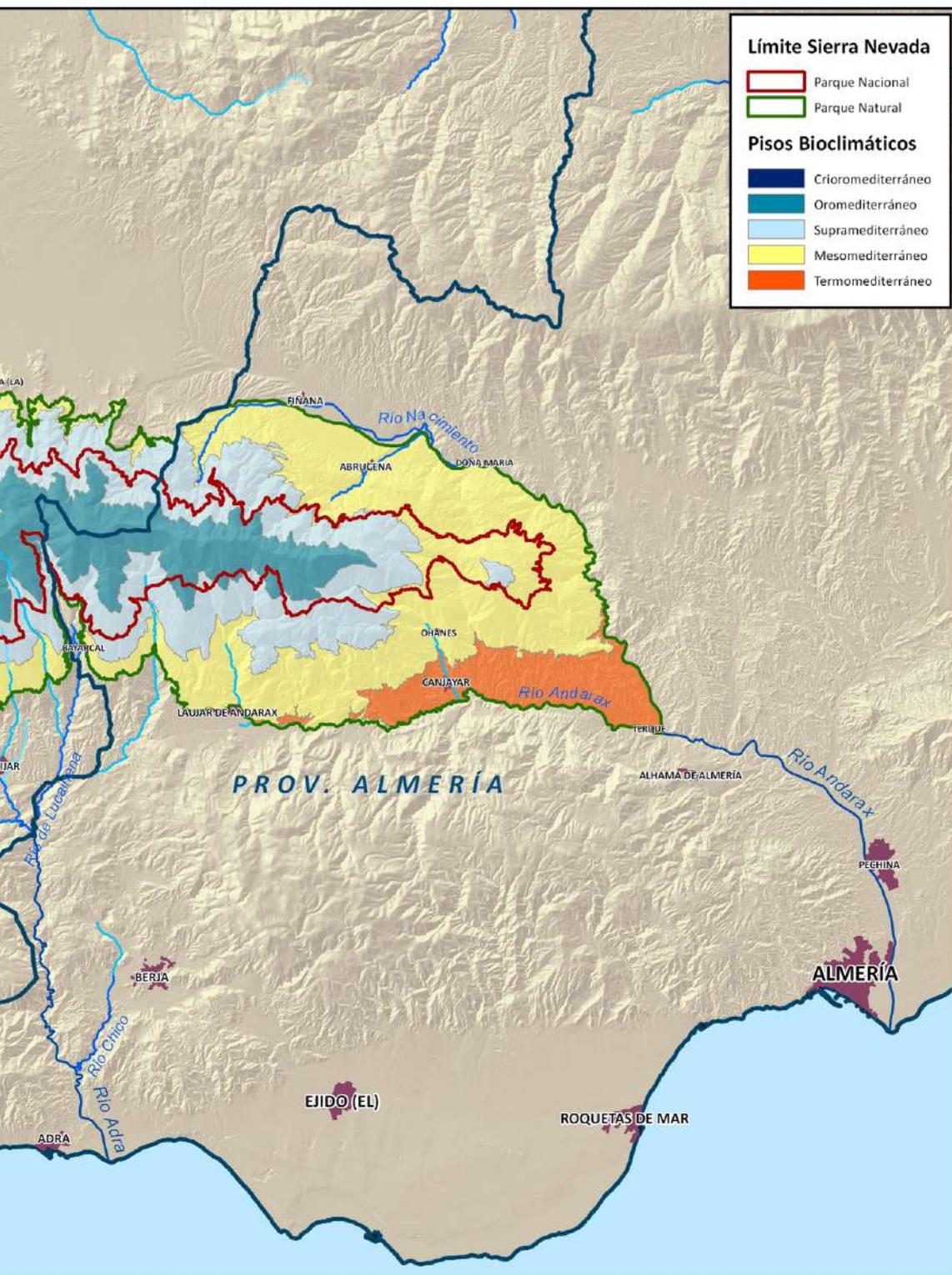
Cabecera del río Trevez y vertiente sur del Pico Alcazaba (3.365 mnsn).

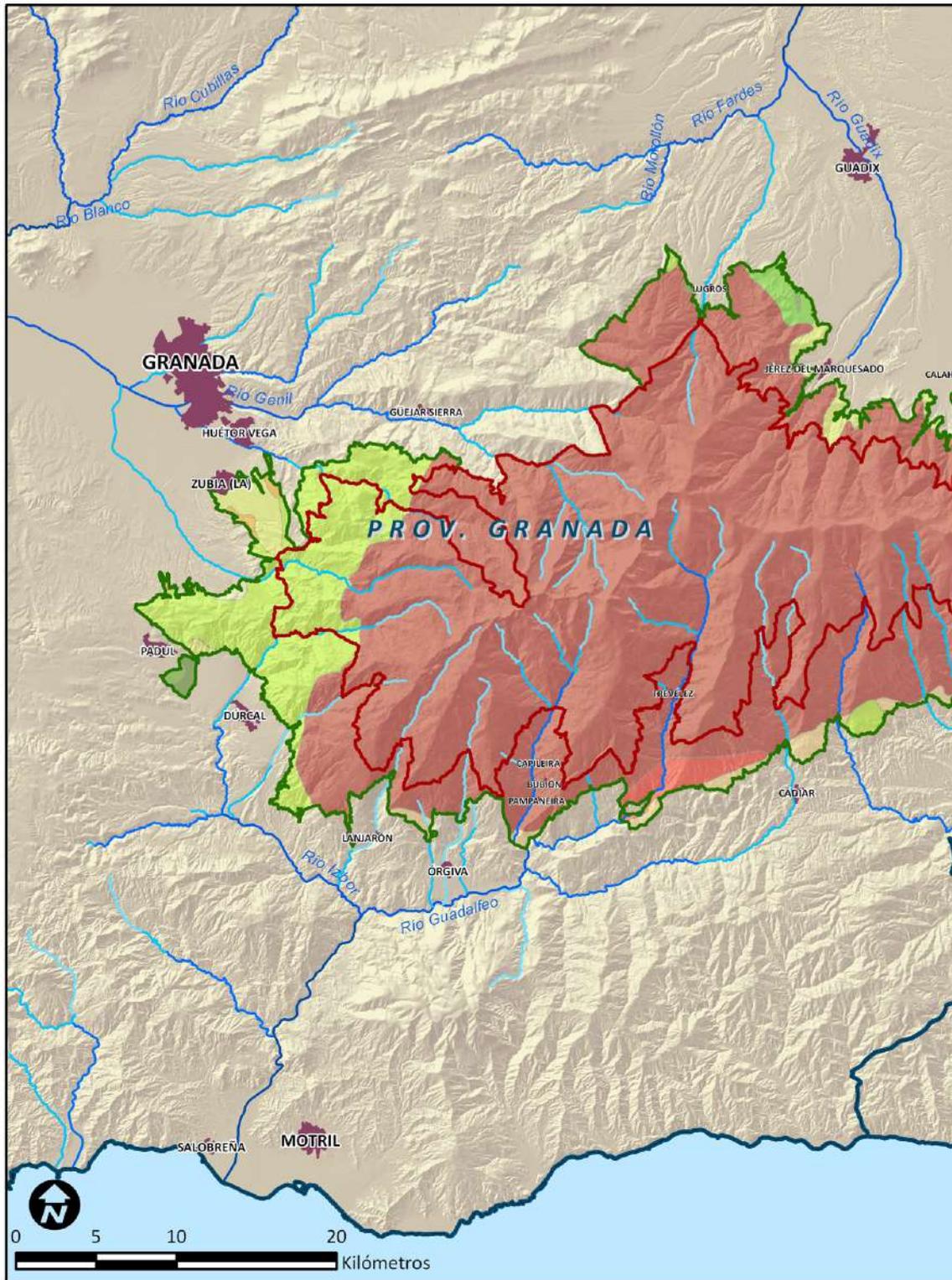
involucraron vastas áreas de la media y la baja montaña. A día de hoy estas plantaciones suponen un nuevo problema ambiental debido a la falta de tratamientos y en determinados puntos de sierras vecinas (p.e. Sierra de Baza) se han llegado a producir procesos de decaimiento forestal masivos. En las cotas bajas se repobló con *Pinus halepensis*, en el siguiente estrato altitudinal se utilizó *Pinus pinaster*, luego *Pinus nigra* y, finalmente, en las zonas más altas, se empleó *Pinus sylvestris*. Se incluyen aquí también otras coníferas, pero su presencia es poco relevante y podría calificarse de anecdótica. Estos ecosistemas ocupan a día de hoy 36.434,75 hectáreas, siendo el ecosistema mejor representado en Sierra Nevada (22,64%). Nuestra red de transectos no representa este ecosistema en función de su disponibilidad, ya que solamente un 0,1% de los transectos presentan pinares de repoblación.

- 12. Matorrales de baja montaña:** estos ecosistemas representan un 1,32% de la red de transectos y no vienen reflejados en Pérez-Luque *et al.* (2019). Se refieren sobre todo a las zonas de matorral de baja montaña situadas en torno a los 700 msnm en la zona del humedal del Padul. Se trata de tomillares con cierto grado de degradación cuya presencia también se extiende a otras zonas de la periferia del área protegida.
- 13. Cultivos de baja montaña:** este ecosistema tampoco figura en Pérez-Luque *et al.* (2019) y es un hábitat predominante en la zona del Padul. En total comprende un 8,07% de la superficie representada en la red de transectos. Con la inclusión de este ecosistema se ha pretendido diferenciar estos tipos de cultivos de la actividad agrícola de montaña que caracteriza a otros cultivos situados a mayor altitud.

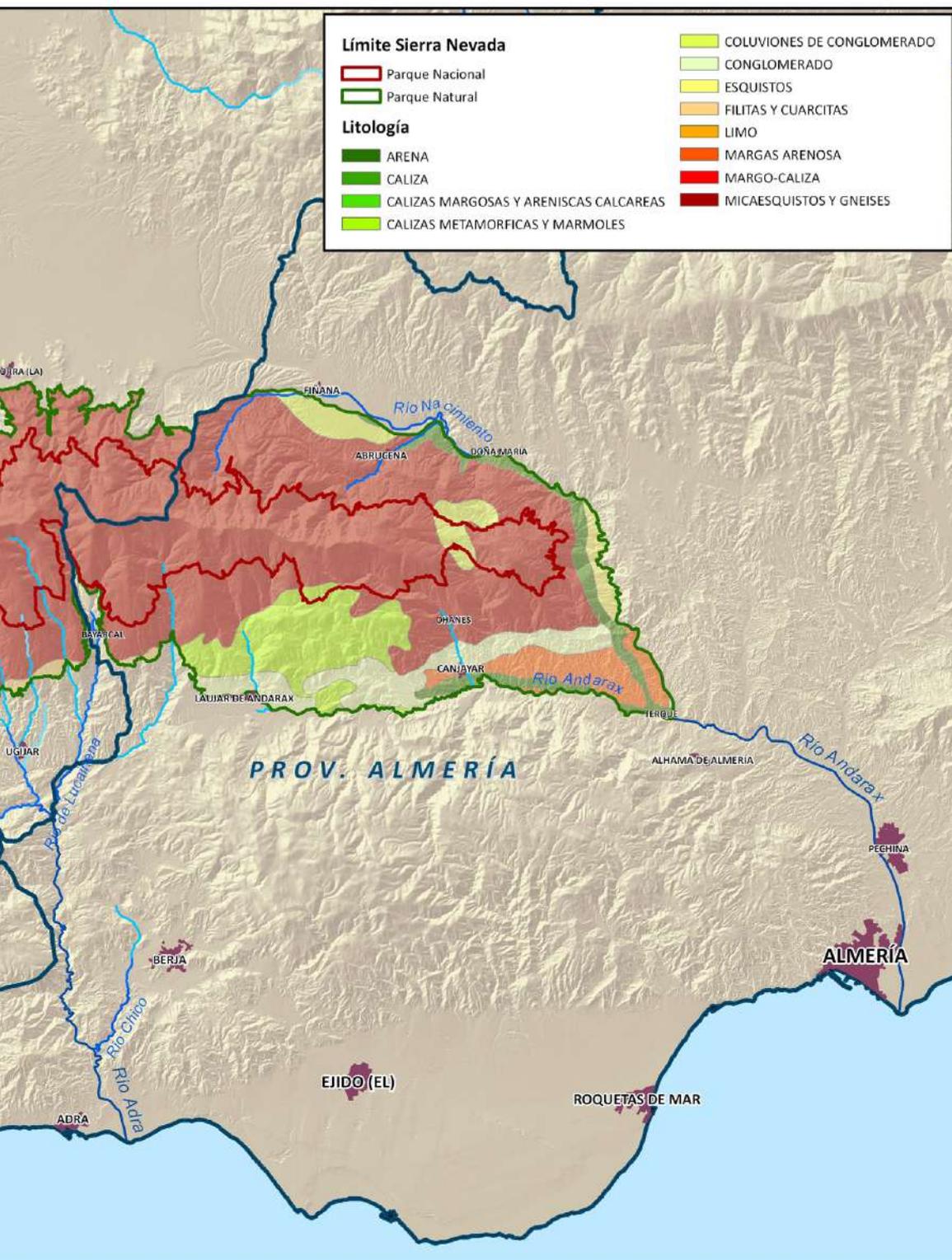


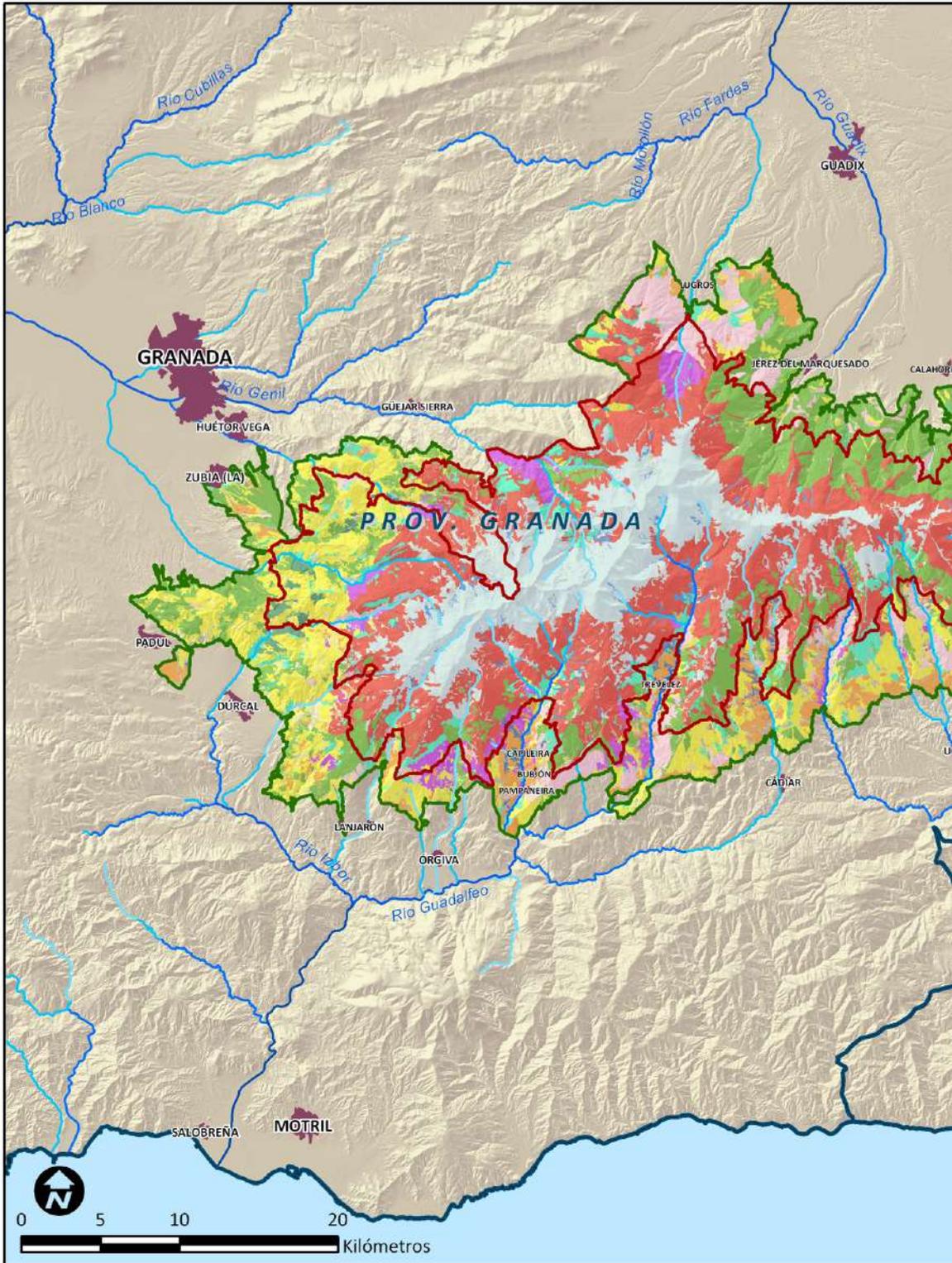
• **Figura 2.2.** Distribución de los pisos bioclimáticos en Sierra Nevada. Se muestran también los límites del Parque Nacional y del Parque Natural (tomado de Olivares et al., 2012).



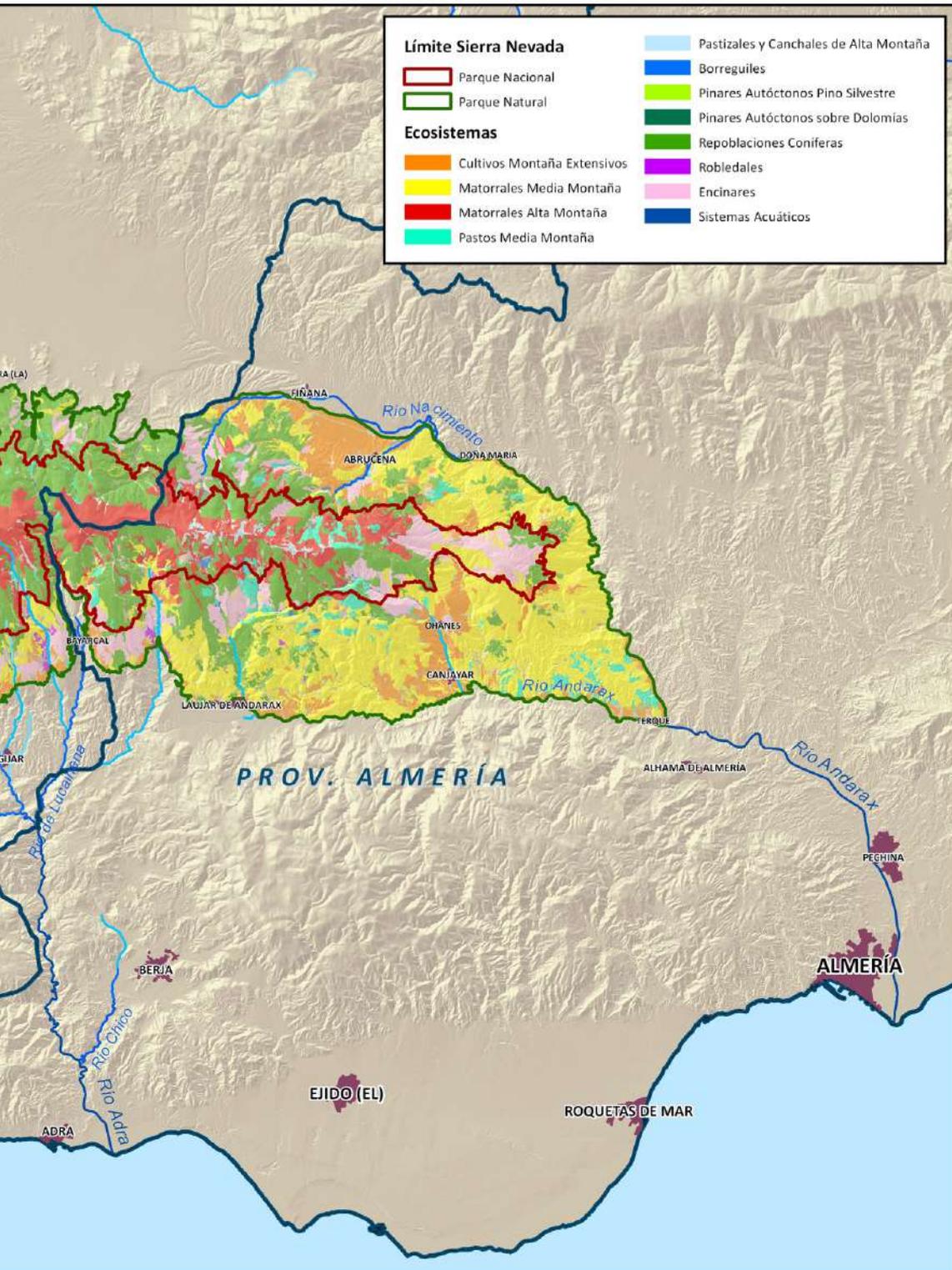


• **Figura 2.3.** Distribución de los principales tipos litológicos en Sierra Nevada. Se muestran también los límites del Parque Nacional y del Parque Natural (tomado de Olivares et al., 2012).





• **Figura 2.4.** Distribución de los principales tipos de ecosistemas en Sierra Nevada. Se muestran también los límites del Parque Nacional y del Parque Natural (tomado de Olivares et al., 2012).



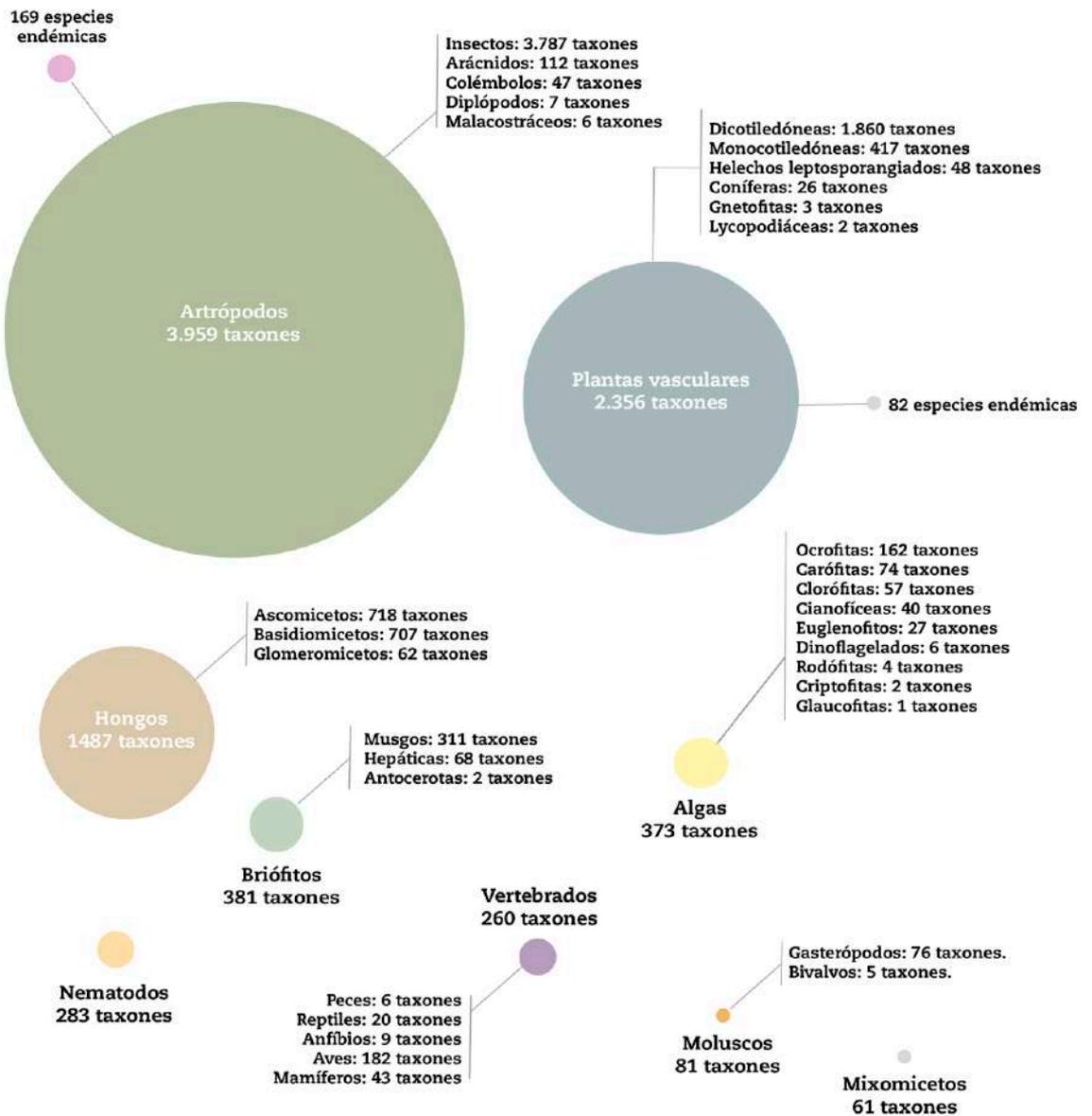
*En los análisis presentados en esta tesis doctoral se incluyen además dos tipos de ecosistemas no incorporados en la figura: matorrales de baja montaña y cultivos de baja montaña.

Biodiversidad

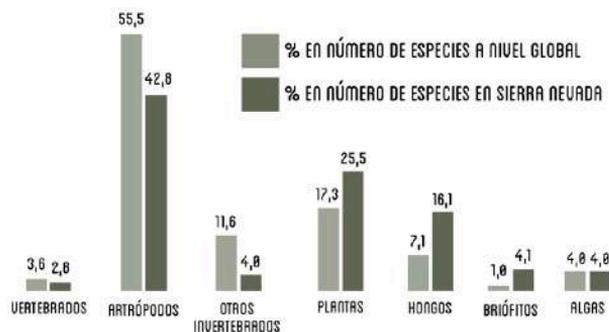
Recientemente se ha realizado una recopilación exhaustiva de toda la biodiversidad conocida para Sierra Nevada (Barea-Azcón *et al.*, 2023)(Fig. 2.5). En una primera fase, que ha comprendido la compilación, unificación y validación de toda la información disponible, se ha reunido un listado de 9.241 taxones, pertenecientes a 20 filos, que a nivel de grandes grupos incluyen: artrópodos, moluscos, nematodos, vertebrados, plantas vasculares, briófitos, algas, mixomicetos y hongos (incluyendo líquenes). El grupo con una mayor contribución a la biodiversidad de Sierra Nevada son los artrópodos (42,8% de todos los taxones) y de entre estos, los insectos (95,7% de todos los artrópodos). Las plantas vasculares (traqueofitas) también tienen una contribución considerable (25,5%) y dentro de éstas, las dicotiledóneas son las que aportan un mayor número de taxones (78,9% de todas las plantas vasculares). Los resultados preliminares sitúan a los hongos (incluyendo líquenes) como el siguiente grupo en importancia (16,1%). Dentro de los hongos se han abordado estudios detallados de la diversidad conocida de basidiomicetos, ascomicetos y glomeromicetos (hongos simbióticos formadores de endomicorrizas arbusculares). Algas (4,0%), briófitos (4,1%), vertebrados (2,8%), nematodos (3,1%), moluscos (0,9%) y mixomicetos (0,7%) son grupos con menor diversidad conocida en relación a los expuestos más arriba. Algunas estimaciones recientes sitúan la cifra de biodiversidad conocida del planeta en 2.045.652 especies, aunque la cifra real pudiera superar claramente los 11 millones de especies.

El ortóptero *Baetica ustulata* es una especie endémica de las cumbres de Sierra Nevada incluida en la Directiva Hábitats y en los Catálogos Español y Andaluz de Especies Amenazadas.





• **Figura 2.5.** Biodiversidad descrita en Sierra Nevada (el tamaño de los círculos es proporcional al número de taxones) y comparaciones de la importancia de cada uno de los grandes grupos (expresada en porcentaje de especies sobre el total) en Sierra Nevada y a nivel global (datos extraídos de www.catalogueoflife.org). (modificado de Barea-Azcón et al., 2023)



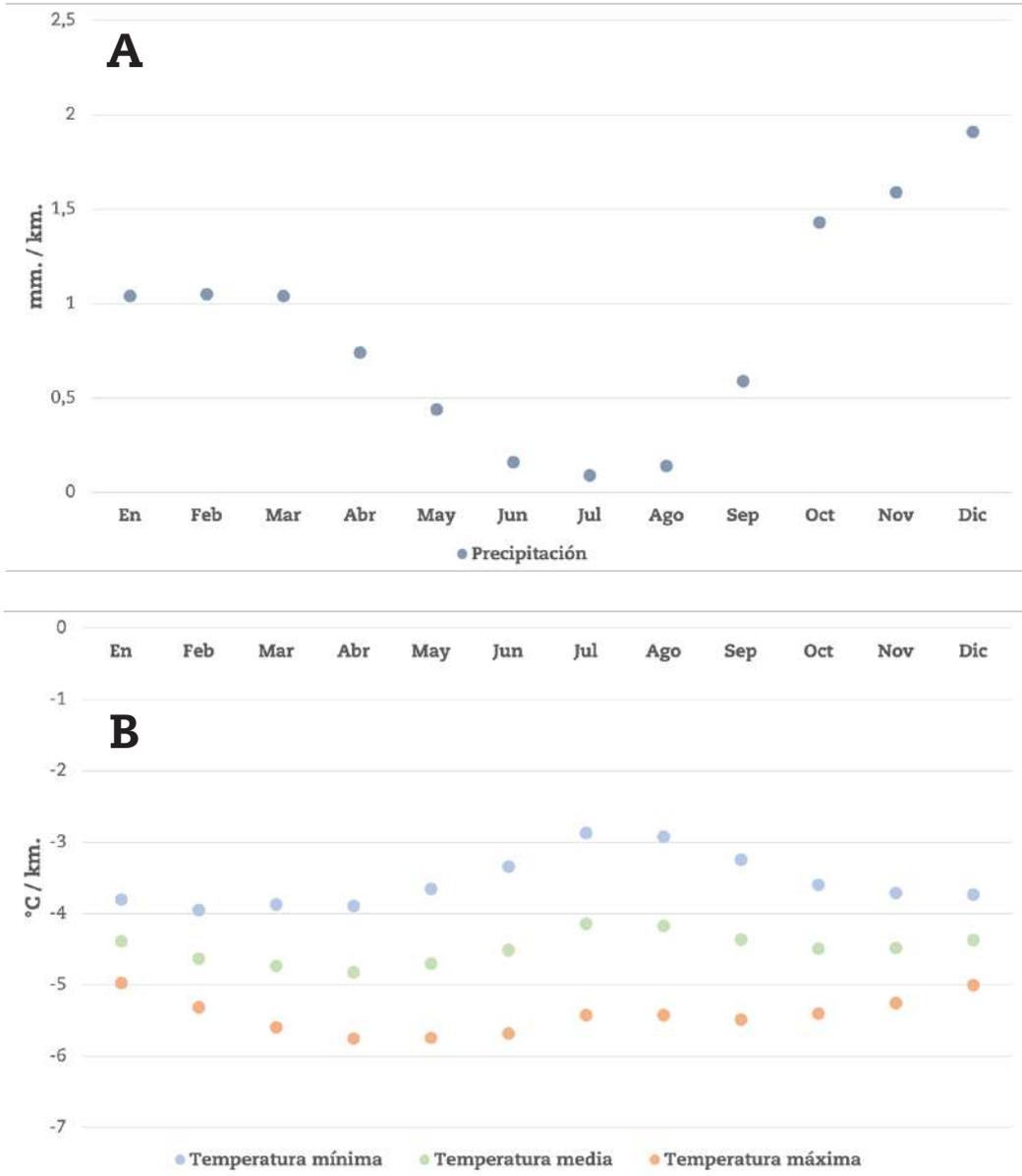
Glima

Sierra Nevada es un claro ejemplo de alta montaña en un contexto semiárido y se sitúa en una zona de transición entre una región húmeda y otra seca. En superficies reducidas coexisten condiciones alpinas y propias de ambientes semiáridos, lo cual confiere al clima en Sierra Nevada un grado de complejidad elevado. A ello se suma la complejidad que *per se* presentan las montañas, con multitud de situaciones microclimáticas inherentes a su complejidad topográfica (Beniston, 2006). Los gradientes de longitud, latitud y altitud definen en buena medida los regímenes climáticos imperantes en esta cordillera.

Precipitación

Hay diferencias importantes en la cantidad de precipitación entre años, entre periodos del año y también entre zonas del macizo. El 80% de la precipitación se produce entre los meses de octubre y abril. Los motores de circulación global son los que esencialmente condicionan los patrones de precipitación. En este sentido, la oscilación del atlántico norte (NAO) es la que presenta mayor influencia sobre estos patrones y provoca el que la cantidad de precipitación en la parte occidental del macizo sea muy superior en comparación con el sector oriental. En su fase positiva hay una prevalencia de condiciones anticiclónicas, que bloquean las borrascas y en consecuencia acarrear bajas tasas de precipitación. La orografía de Sierra Nevada ejerce de barrera natural que evita el paso de grandes borrascas y frentes fríos hacia el este (principalmente durante los meses fríos). Por otro lado, la oscilación del mediterráneo occidental (WeMO) es la que activa la mayor parte de los frentes que descargan en el sector oriental, siendo este fenómeno el que mayor relación presenta con los eventos de precipitación en dicho sector del parque, favoreciendo una fuerte actividad ciclogénica. Como consecuencia de todo esto, es el sector occidental el que mayores valores de precipitación presenta, indistintamente de la orientación norte o sur. Los valores de precipitación anual acumulada en este área oscilan desde los 400 a los 600 mm (dependiendo de la elevación), mientras que en el sector oriental encontramos zonas en donde este valor no supera los 200 mm en determinadas áreas. En cuanto a las precipitaciones otoñales y primaverales (ambas estaciones presentan similitudes), son los meses de marzo y de noviembre los que tienen una contribución más notoria.

Las diferencias de precipitación en el gradiente altitudinal no son muy importantes a excepción de los meses de noviembre y diciembre y van desde los 0,14 mm por cada 1.000 m de elevación en agosto hasta los 1,91 mm por



• **Figura 2.6.** Cambios mensuales en la precipitación (A) y en la temperatura (B) en relación a la altitud en Sierra Nevada. Se representa el incremento de precipitación y de temperatura por cada 1.000 m que ascendemos para cada mes. Los calculos se han realizado a partir de las rectas de regresión mensuales para T^a y precipitación vs. altitud. Todos los valores de temperatura son significativos con un nivel de confianza del 95%. Solo los valores de precipitación de noviembre y diciembre son significativos (nivel de confianza del 90%). Tomado de Esteban-Parra et al. (2022).

cada 1.000 m en diciembre (Fig. 2.6A). El promedio anual apenas supera un incremento de 0,85 mm por cada 1.000 m de altitud.

Temperatura

La temperatura también está sujeta a fuertes variaciones intra e interanuales. La elevación es el principal factor que condiciona la temperatura a lo largo de todo el año. Cuanto más ascendemos, menor es la temperatura. Según Esteban-Parra *et al.* (2022) este cambio se produce a razón de $-3,55\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{km}$ para las temperaturas mínimas de todo el año, de $-4,48\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{km}$ para las medias y de $-5,42\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{km}$ para las máximas (Fig. 2.6B). Estas cifras están algo por debajo de la pauta de reducción de la temperatura asumida globalmente, que se sitúa en torno a los $5,5^{\circ}\text{C}/\text{km}$ (Körner, 2022). A lo largo del año, estas variaciones altitudinales sufren cambios, siendo los meses de verano (favorecidos por las inversiones térmicas producidas por las situaciones anticiclónicas) y de invierno durante los que se produce una diferencia mayor entre diferentes altitudes y en otoño y primavera cuando este cambio es algo menor.

Tendencia a medio plazo en la precipitación y las temperaturas desde 1971 hasta la actualidad

Para analizar las tendencias en la precipitación y la temperatura a medio plazo se han empleado datos climáticos a una escala mensual. Para ello, se han utilizado los datos generados por el subsistema clima de Rediam (Red de Información Ambiental de Andalucía), que comprende información sobre temperaturas mínimas, medias, máximas y precipitación acumulada con una resolución espacial de 500 metros. Dicha información espacial procede de estaciones climáticas. El procedimiento consistió en la realización de un modelo de regresión múltiple con la longitud y la latitud cada pixel, su distancia al mar y la orientación de la ladera (ponderación de las laderas en dirección suroeste-noroeste) como variables independientes y la variable climática para un día concreto tras un filtrado que evita la aparición de errores. Este filtrado se efectúa según los propios criterios determinados por REDIAM (eliminación de estaciones con valores anómalos, estaciones que suelen presentar errores sistemáticos y redes que aportan datos no fiables). Posteriormente se obtuvieron los residuos filtrando aquellos mayores de 2°C . El resultado sin corregir se espacializa sobre las capas ráster y también se espacilizan los residuos a fin de garantizar que en el modelo permanecen los resultados observados en las estaciones. Finalmente, se suma el resultado sin corregir con los residuos a fin de obtener una corrección en el resultado definitivo. Los valores mensuales para la temperatura se obtuvieron promediando todos los días de mes y la precipitación acumulada se calculó mediante el sumatorio de los resultados

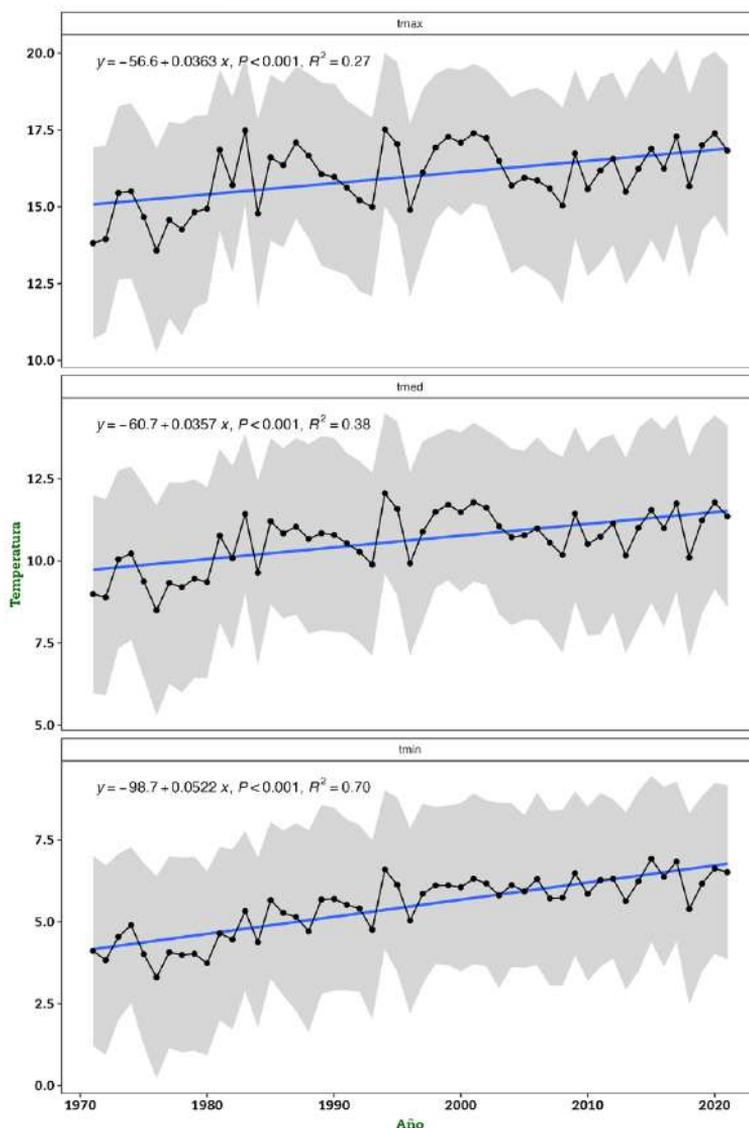
diarios. Para la descripción de las tendencias recientes en el clima se han descargado todos los rásters de Sierra Nevada para todos los meses del año desde 1971 hasta 2022 para la temperatura, mínima, media y máxima y desde 1950 hasta 2022 para la precipitación. Esto supone 1.836 rásters (3 variables, 12 meses y 51 años) en el caso de la temperatura y 864 rásters (1 variable, 12 meses y 72 años) en el caso de la precipitación. La tendencia general ha sido calculada a partir del valor medio para cada una de las cuatro variables. Las variaciones mensuales han sido computadas a partir de la tendencia de los valores en cada uno de los píxeles.

Los resultados muestran un incremento de las temperaturas mínimas de 0,53°C/década ($p < 0,001$), de las máximas de 0,37°C/década ($p < 0,001$) y de las medias de 0,36°C/década ($p < 0,001$). La temperatura media se ha incrementado en 1,85°C desde el año 1971 (Fig. 2.7).

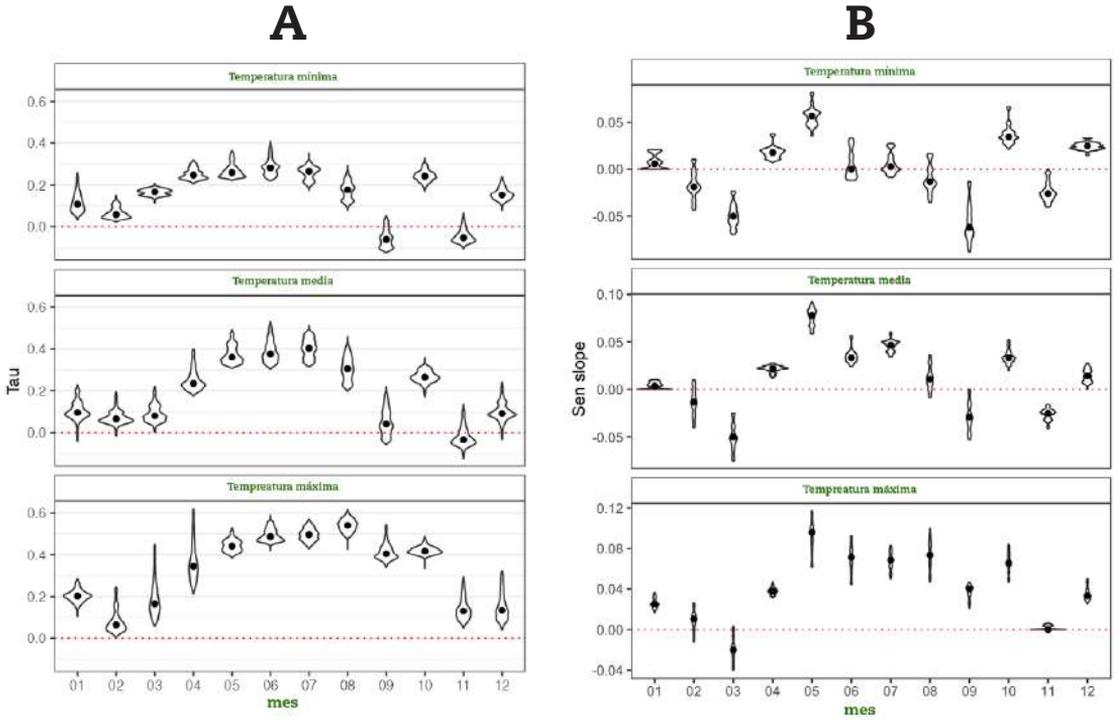
El patrón mensual ha sido calculado mediante el estimador Tau de Mann-Kendall. Los resultados (Fig. 2.8) muestran que no en todos los meses el año la temperatura se ha incrementado de forma similar y que el calentamiento constatado se debe principalmente a un incremento de la temperatura en los meses de finales de la primavera y el verano. También destaca el incremento acaecido en el mes de octubre. La temperatura media se ha incrementado a lo largo de todos los meses del año a excepción del mes de noviembre. Las temperaturas mínimas se han incrementado a lo largo de todo el año, mientras que, en el caso de las máximas, se ha registrado un incremento para todos los meses excepto para septiembre y para noviembre. Tanto para las temperaturas medias, como para las mínimas y las máximas, el incremento detectado en octubre es similar al experimentado durante los meses de finales de primavera y verano. Los meses que más se han calentado son precisamente los momentos del año en la que se produce el periodo de vuelo de la mayor parte de las especies de mariposas diurnas en prácticamente todo el gradiente altitudinal (Olivares *et al.*, 2012).

La media anual de las precipitaciones mensuales acumuladas se ha reducido a razón de 25,33 mm/década y ahora se recogen 131,76 mm menos que a mediados del siglo pasado (Fig. 2.9). El patrón mensual, al igual que sucede con la temperatura ha sido muy heterogéneo (Fig. 2.10). Cabe destacar una reducción muy importante de las precipitaciones acumuladas para los meses de noviembre y diciembre, una reducción de carácter moderado en enero, febrero, mayo, junio y agosto. Por otro lado, se ha constatado un incremento importante de las precipitaciones en marzo y moderado en los meses de abril, septiembre y octubre. En resumen, los meses en los que principalmente se registra una mayor cantidad de precipitación (final del otoño e invierno) su-

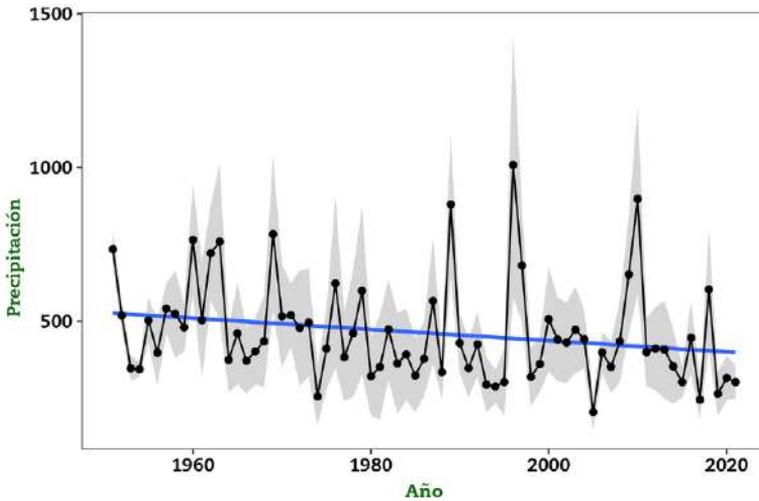
fren una reducción que para un par de meses puede ser importante, mientras que los comienzos de la primaveras tienden a ser más lluviosos, así como el principio del otoño. Durante el verano las precipitaciones pueden llegar a ser realmente escasas y la situación no ha sufrido cambios especiales en el lapso de 72 años.



• **Figura 2.7.** Tendencia (línea azul) de la temperatura (°C) mínima, media y máxima desde 1971 a 2022 en Sierra Nevada. Los puntos negros muestran los valores promedio para cada año y el sombreado gris la desviación estándar.

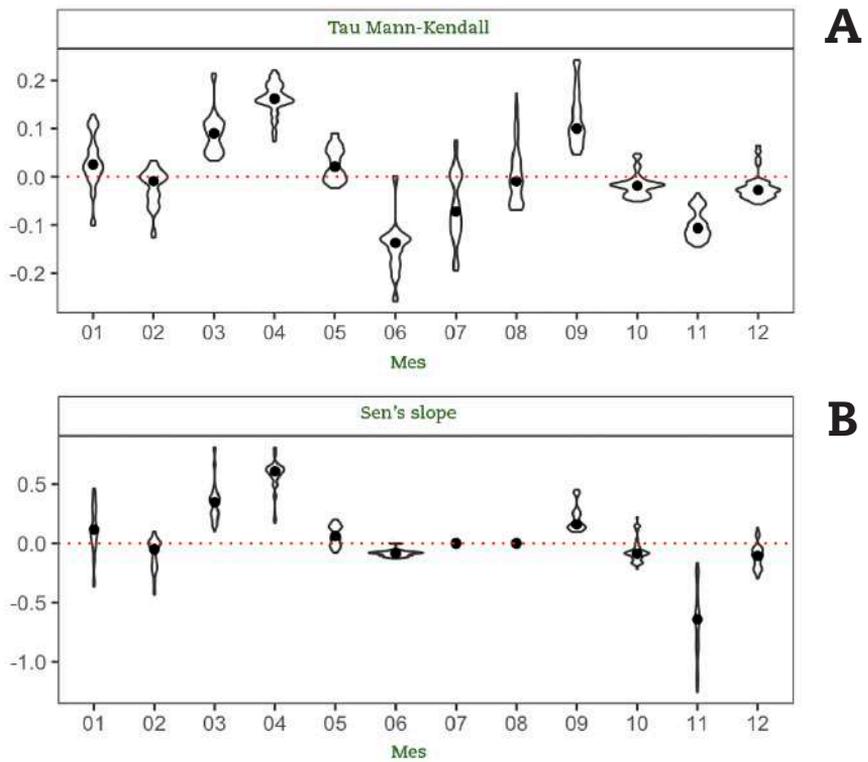


• **Figura 2.8.** Variaciones mensuales en la temperatura mensual (máxima, media y mínima) en periodo 1971-2022 calculadas a través del estimador Tau de Mann-Kendall (A) y de Sen's slopes (B). La línea roja discontinua representa ausencia de cambio, mientras que la separación de los violines hacia arriba (calentamiento) o hacia abajo (enfriamiento) muestran la magnitud de las tendencias para cada mes.



• **Figura 2.9.** Tendencia (línea azul) de la precipitación (mm) desde 1950 a 2022 en Sierra Nevada. Los puntos negros muestran los valores promedio para cada año y el sombreado gris la desviación estándar.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada



• **Figura 2.10.** Variaciones mensuales en la precipitación en periodo 1971-2022 calculadas a través del estimador Tau de Mann-Kendall (A) y de Sen's slopes (B). La línea roja discontinua representa ausencia de cambio, mientras que la separación de los violines hacia arriba (más precipitación) o hacia abajo (menos precipitación) muestran la magnitud de las tendencias para cada mes.

La nieve, además de un servicio ecosistémico, supone un recurso esencial para los organismos de Sierra Nevada. Sin embargo, es dependiente de una condiciones climáticas que en la actualidad están sufriendo cambios profundos.



Usos el territorio

Sierra Nevada es una montaña poblada desde muy antiguo. Según datos obtenidos a partir de análisis palinológicos, a partir de los últimos 3.000 años se ha registrado un importante incremento del impacto del hombre sobre los ecosistemas de Sierra Nevada (Jiménez-Moreno *et al.*, 2022). Estos registros muestran la importancia de la actividad del pastoreo, la eutrofización de humedales y, más recientemente, el cultivo masivo de olivo. Además de esto, los autores ponen de relieve el impacto de una mayor recurrencia de incendios a partir de ese momento y de la minería en tiempos recientes.

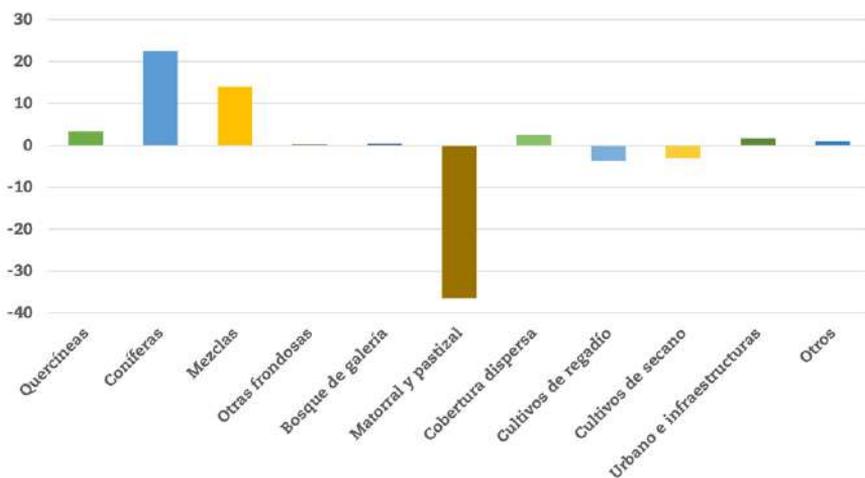
Actualmente asistimos a un cambio paulatino en los usos del territorio en Sierra Nevada. Las actividades ganaderas y agrícolas han ido perdiéndose en favor de un abandono generalizado de estos usos tradicionales y el auge de las actividades recreativas. Respecto a la ganadería, se ha ido reduciendo el número de cabras y ovejas, mientras que el ganado vacuno se ha mantenido o incluso se ha podido incrementar. La agricultura también se ha ido perdiendo, lo cual ha dado pie a una colonización por parte del matorral y la vegetación natural. Este proceso no deja de enmarcarse dentro de una dinámica de sucesión natural, aunque es innegable el impacto que ello tiene sobre la biodiversidad de un paisaje ya de por sí transformado como el que conforma Sierra Nevada. La expansión de las plantaciones de pino y la maduración de los bosques de quercíneas también está contribuyendo a este proceso.

Desde los años 50 hasta la actualidad se ha producido una expansión de la superficie forestal de Sierra Nevada principalmente debida a las plantaciones de pino que tuvieron lugar desde mitad de la década de los 50 y toda la década de los años 60 del siglo XX (Bonet *et al.*, 2016). A partir de 1970 se produce una reducción en la superficie de nuevas plantaciones, que alcanza su máximo en los años 80. En la década de los 90 asistimos a un nuevo repunte en la superficie de zonas plantadas de pino, aunque de menor intensidad que el acaecido desde 1960 a 1970. En consecuencia, la proporción coníferas-quercíneas no ha dejado de crecer a lo largo del último medio siglo. El estado actual de estas masas es desigual, pero en general se puede afirmar que la ausencia de tratamientos en zonas que aún conservan una densidad muy elevada (más de 800 pies/hectárea) representa uno de los principales problemas ambientales a los que se enfrenta el área protegida en la actualidad. Estas densidades generan una competencia exacerbada por los recursos (nutrientes, luz, agua...), limitan los procesos de sucesión y regeneración natural y en general representan un menoscabo para la capacidad del ecosistema para proveer servicios ecosistémicos. Desde mediados de la primera década de este siglo

hasta la actualidad se produce un incremento en la superficie tratada al objeto de naturalizar estas masas, aunque el trabajo pendiente continúa siendo considerable.

Retrotrayéndonos al periodo previo a las plantaciones de pino, comprobamos que la masa forestal en Sierra Nevada había sufrido una notable reducción con anterioridad a la mitad del siglo XX. El carboneo y la minería propiciaron una explotación de las masas de quercíneas y dejaron vastas superficies, hoy día ocupadas por plantaciones de pino, completamente deforestadas. Un ejemplo de ello son muchas laderas del Marquesado del Zenete, en la vertiente norte, o buena parte de la Alpujarra, en la vertiente sur. En estas zonas de la vertiente sur, las plantaciones de pino se emplearon para prevenir riesgos naturales derivados de la ausencia de vegetación que amplificaba el impacto de las abundantes avenidas que las lluvias torrenciales desencadenaron sobre un terreno desprovisto prácticamente de vegetación arbórea. En resumen, estas plantaciones cumplieron en su momento una función de prevención de riesgos, sujeción de suelo y contención de la erosión e incluso contribuyeron a incrementar el estocaje de carbono, si bien a día de hoy la falta de tratamientos las ha convertido en un problema ambiental de primera índole.

El análisis de la historia reciente en los cambios de uso del territorio muestra que un 42,8% de la superficie del espacio protegido ha experimenta-



• **Figura 2.11.** Cambios en el porcentaje de ocupación superficial de las formaciones vegetales más importantes de Sierra Nevada (tomado de Jimenez-Olivencia et al., 2016).

do cambios desde el 1956 hasta la actualidad (Jiménez-Olivencia *et al.*, 2016). Estos cambios han afectado esencialmente a las cotas bajas e intermedias de todo el espacio protegido a excepción del extremo suroriental, en donde parece que la superficie modificada ha sido menor. En resumen, estos cambios desde el 1956 al 2006 se traducen en (Jiménez-Olivencia *et al.*, 2016)(Fig. 2.11):

- Incremento de la superficie arbolada, que ha pasado de un 15 a un 51,23%. Esto ha involucrado una mayor expansión de los pinares en relación a la vegetación autóctona. Las quercíneas pasan de un 9,92% a un 13,29%, mientras que las coníferas pasan del 2,47% al 24,97%. El arbolado se ha densificado y la vegetación de ribera ha incrementado su desarrollo en los principales barrancos de la Sierra.
- La superficie ocupada por cultivos ha disminuido, pasando de ocupar un 17,08% del espacio protegido en 1956 a un 4,72% en 2006.
- Los núcleos de población han crecido, aunque su extensión en el espacio protegido sigue siendo anecdótica (pasan del 0,095 a un 0,64%).

Actualmente asistimos a un proceso de sucesión natural acelerada y mediada por la pérdida de actividades tradicionales (ganadería y agricultura). En este escenario, la superficie ocupada por matorral continúa incrementándose. También incrementa la superficie forestal debido principalmente a la expansión del encinar (aunque también del robledal) en antiguos terrenos agrícolas abandonados (Bonet *et al.*, 2016). Los bosques están ganando madurez fruto del paso del tiempo y, localmente, gracias a las actuaciones de manejo que la administración con competencias en gestión medioambiental lleva ejecutando desde comienzos del presente siglo.



Cabecera del río Alhama y vertiente norte del Picon de Jerez
(3.090 msnm).



CAPÍTULO 3

LAS COMUNIDADES DE MARIPOSAS DIURNAS DE SIERRA NEVADA

Listado

En Sierra Nevada se han citado hasta la fecha un total de 125 especies de mariposas diurnas (siguiendo la propuesta taxonómica incluida en Wiemers *et al.*, 2018) distribuidas en 5 familias y 70 Géneros. La familia con mayor número de especies son los ninfálidos, con 43 especies, seguidos por los licénidos (39 especies), hespéridos (20 especies), piéridos (18 especies) y, finalmente, la familia más pobre en cuanto a su riqueza específica son los papiliónidos, con tan solo 4 especies. El listado de especies figura en el Anexo 1.

Entre estas especies se encuentran algunas recientemente descritas como *Spatialia rosae* o *Melitaea pseudornata*. También se incorpora al listado el licénido *Azanus ubaldus*, recientemente citado en la Alpujarra granadina, concretamente en la localidad de Yegen (Oliver, 2019), lo cual supone la primera cita para esta especie en Europa continental. Tan solo una especie, *Cacyreus marshalli* se puede considerar como invasora (autóctona en Sudáfrica).

Olivares *et al.* (2012) citaban 120 especies y añadían 8 especies de presencia ocasional, probable o dudosa en Sierra Nevada. Estas ocho especies son *Danaus chrysippus* (ocasional), *Charaxes jasius* (ocasional) , *Pieris manni* (pro-

bable), *Satyrrium ilicis* (probable), *Pyrgus armoricanus* (probable), *Brenthis hecate* (probable), *Argynnis paphia* (dudosa) e *Inachis io* (dudosa). Hasta la fecha solamente se ha podido constatar la presencia de *Pieris manni*, gracias al hallazgo de poblaciones en la orla carbonatada de Sierra Nevada (sector noroccidental del parque) y en algunos enclaves del valle del Genil (Olivares com. pers. y datos propios). En Olivares et al. (2012) no se citan cinco especies que sí se incluyen actualmente. Estas especies son *Polyommatus violetae*, que no fue descrita de Sierra Nevada hasta justo 2012 (Moreno-Benitez et al., 2012), *Pieris mannii* (también recientemente citada) y las tres especies referidas anteriormente como recientemente descritas o citadas en Sierra Nevada (*S. rosae*, *M. pseudornata* y *A. ubaldus*).

En la lista de especies de Sierra Nevada encontramos dos endemismos estrictos de Sierra Nevada (*Agriades zullichi* y *Erebia hispania*) y otras cuatro especies exclusivas de Sierra Nevada y otras montañas del sector oriental de las cordilleras Béticas (*Polyommatus violetae*, *Polyommatus golgus*, *Arethusana boabdil* y *Pseudochazara williamsi*).

Adscripción biogeográfica

En la figura 3.1 se representa la categoría corológica en la que se incluye cada una de las especies citadas hasta la fecha en Sierra Nevada. La mayor parte de las especies presentan una distribución amplia (40,16%) (dentro de este grupo son las de distribución paleártica las más numerosas, alcanzando un 36,1 % de la comunidad). Seguidamente, las de distribución europea, que representan el 19,7% y después, las Ibero-magrebíes, también con un 19,7%. Las especies endémicas de la Península Ibérica constituyen un 7,4% de la comunidad nevadense, mientras que los endemismos béticos representan la nada desdeñable cifra del 4,1%. Las especies mediterráneas representan el 6,6% de todas las presentes en Sierra Nevada.

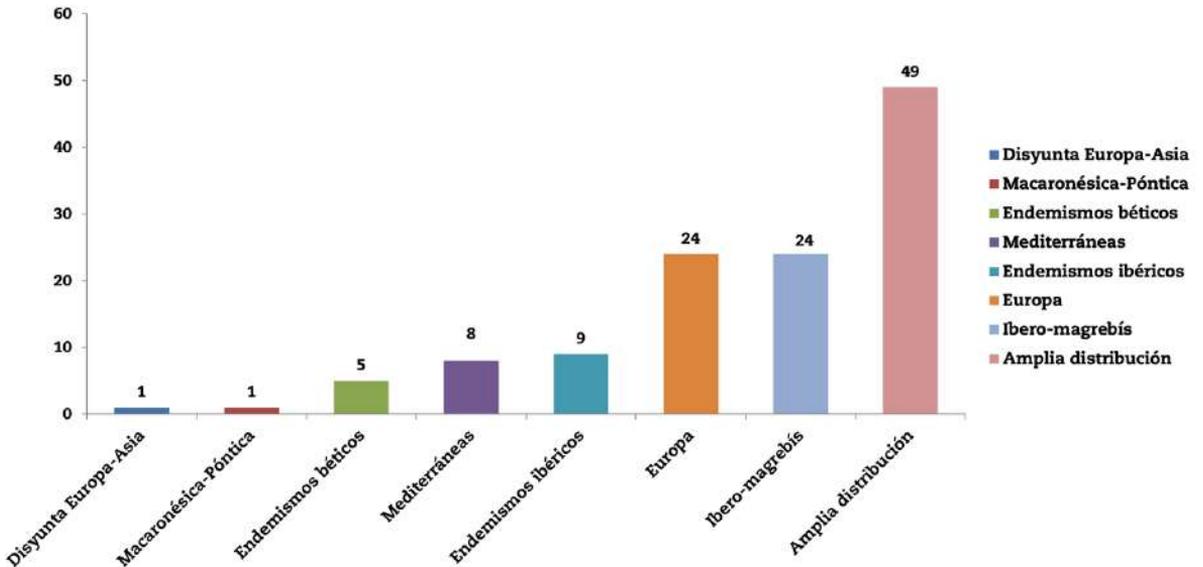
De forma muy resumida, los principales hitos biogeográficos que han contribuido a moldear a las comunidades de mariposas diurnas presentes en Sierra Nevada son los siguientes:

Procesos que han favorecido distribuciones disjuntas Sierra Nevada-Asia central

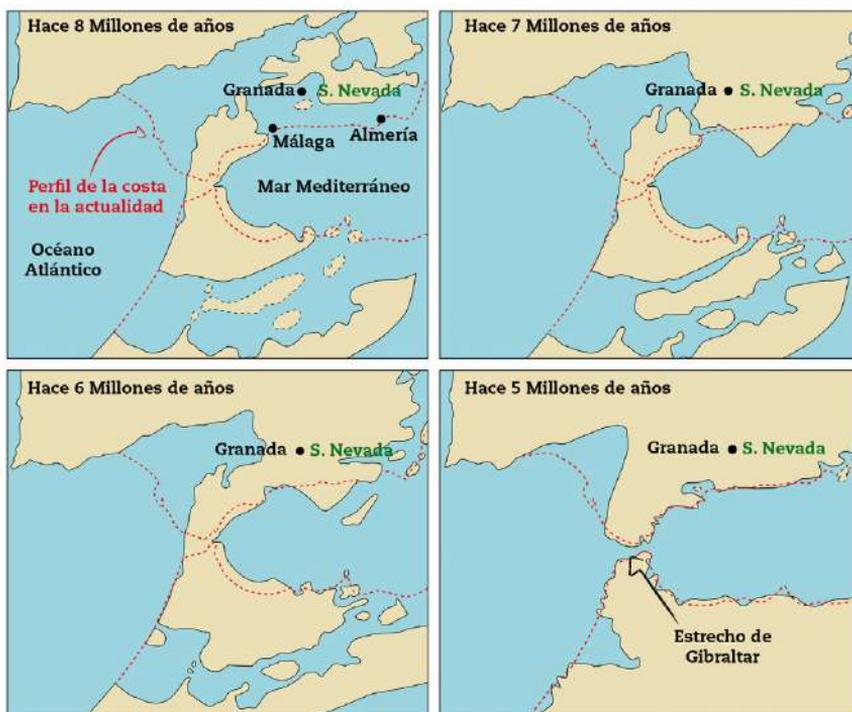
No son pocos los insectos y otros organismos que presentan este tipo de distribución. Entre las mariposas, un buen ejemplo lo encontramos en *Pseudochazara williamsi*. Este ninfálido aparece en algunas montañas del sudeste ibérico (Gádor, Sierra Nevada, sierras de Baza y Filabres, Sierra de la Sagra, Sierra Seca y Sierra de la Guillimona en Andalucía y algunos puntos concretos de Albacete y Murcia). Su pariente más cercano, *Pseudochazara hippolyte*, se distribuye por el Cáucaso, sur de los Urales, norte de la cordillera del Tian-Chan, Mongolia y norte del Tíbet. La explicación más aceptada para explicar este tipo de distribuciones redunda en la llegada de organismos desde Asia en varias oleadas acaecidas a finales del Terciario. Con posterioridad, los cambios en el clima del Cuaternario provocaron extinciones de poblaciones intermedias, dejando aisladas a determinadas especies en puntos concretos de la Península Ibérica.

Especies relicticas tropicales

A finales del Terciario, Sierra Nevada aún se encontraba en pleno proceso de elevación y unión a lo que a día de hoy es la Península Ibérica. En aquellos entonces era común, la presencia de especies y comunidades de origen de



• **Figura 3.1.** Representación gráfica de las diferentes adscripciones biogeográficas de las mariposas citadas en Sierra Nevada (modificado de Olivares et al., 2012).



• **Figura 3.2.** Disposición de las tierras emergidas en el sur de la Península Ibérica y el noroeste de África entre hace 8 y 5 millones de años (tomado de Olivares et al., 2012).

origen tropical o subtropical. Entre los insectos, no son pocos los ejemplos de este tipo de elementos con distribuciones condicionadas por procesos acaecidos durante el Mioceno. A modo de ejemplo, podemos citar a las hormigas de los géneros *Amblyopone* y *Anochetus* (subfamilia Ponerinae), odonatos como la amenazada *Macromia splendens* o helechos como *Psilotum nudum*, *Culcita macrocarpa* o *Duvalia canariensis*.

Especies Bético-Rifeñas o Ibero-magrebíes

Son muchos los ejemplos de especies presentes a ambos lados del Estrecho de Gibraltar y compartidas por las Cordilleras Béticas y el Rift (bético rifeñas). Tampoco son escasos los ejemplos de especies Ibero-magrebíes, que se distribuyen en la Península Ibérica y en el norte de África. Entre las mariposas diurnas, se ajustan bien a estas distribuciones los píeridos *Colotis evagore*, *Euchloe tagis*, *E. belemia* y *Antocharis euphenoides* y también los lincénidos *Tomares ballus*, *Cupido lorquini* y *Pseudophilotes abencerragus* o el ninfárido *Euphydryas desfontanii*. La principal causa de estas distribuciones está en las conexiones terrestres existentes entre la Península Ibérica y en norte de África entre hace

8 y 5 millones de años (Fig. 3.2). En ese periodo, los puentes de tierra facilitaron el tránsito de organismos a ambos lados del Estrecho de Gibraltar. Una vez cortadas esas conexiones, el tránsito no se interrumpió, sino que multitud de especies se movieron desde África a Europa por diferentes procedimientos que van desde la propia movilidad de los organismos, hasta llegadas accidentales que bien podrían haberse producido por fenómenos como tsunamis, por ejemplo. Asimismo, la crisis de salinidad del Messiniense (ocurrió hace entre 5,96 y 5,33 millones de años), produjo una desecación parcial o total del Mediterráneo y facilitó la movilidad de organismos a través de la cuenca seca del mar de Tethys.

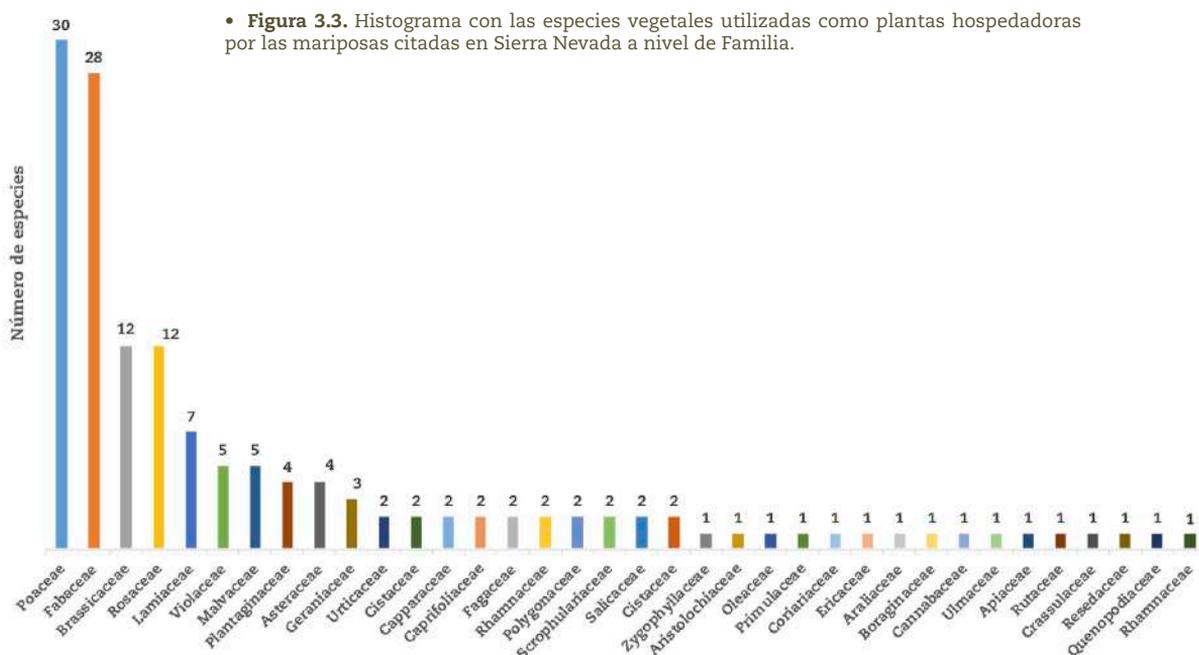
Especies de distribución asociada a las glaciaciones

El Cuaternario representó la culminación del proceso de enfriamiento que ya se había iniciado a finales del Terciario (Alba-Sánchez *et al.*, 2019). Durante el Pleistoceno, el hielo y la nieve descendieron hasta latitudes muy septentrionales, empujando hacia el sur a multitud de especies que alcanzaron las montañas mediterráneas en diferentes oleadas. Estas oleadas fueron impulsadas por los diferentes periodos glaciares e interglaciares que se produjeron desde entonces hasta la última glaciación de importancia (*Younger Dryas*, hace unos 10.000 años). El retroceso del frío, el hielo y la nieve también involucró desplazamientos hacia el norte de las especies que previamente habían sido empujadas hacia el sur. Sin embargo, las montañas ibéricas, dispuestas habitualmente en sentido este-oeste, supusieron un refugio para muchas de estas especies. El ascenso en altitud en dichas montañas, permitió a estas especies encontrar las condiciones climáticas adecuadas que ya habían perdido en los territorios circundantes. Este escenario propició aislamientos y procesos de especiación que se ven a día de hoy con claridad en multitud de grupos taxonómicos. En Andalucía estos episodios fueron muy importantes en las altas montañas de Sierra Nevada, Gádor, Filabres, Baza, María o la Sagra y por ello es por lo que no resulta raro que estas sierras compartan el mismo tipo de especies. En el caso concreto de Sierra Nevada y de las mariposas diurnas, algunos de los ejemplos más evidentes son *Parnassius apollo*, *Erebia hispania*, *Polyommatus golgus* o *Agriades zullichii*.

Uso de plantas hospedadoras

Se han identificado un total de 36 familias vegetales empleadas por las mariposas diurnas de Sierra Nevada como plantas hospedadoras. Esta información procede de García-Barros *et al.* (2013) (incluyendo solamente a las especies vegetales citadas en Andalucía Oriental en Blanca *et al.*, 2009), de Olivares *et al.* (2012), de Olivares *com. pers.* y de observaciones personales.

La mayor parte de las especies de mariposas de Sierra Nevada utilizan poáceas (el 24% de las especies), fabáceas (22,4%), brasicáceas (9,6%) y rosáceas (9,6%) como plantas hospedadoras (Fig. 3.3 y tabla 3.1). Le siguen en importancia las lamiáceas (5,6%), violáceas (4%), malvaceas (4%), plantagináceas (3,2%), asteráceas (3,2%) y genaniáceas (2,4%). Estas familias vegetales son empleadas por el 88% de las especies de mariposas diurnas (n=110). Según se desprende de la figura 3.3, hay hasta 26 familias vegetales que son empleadas por las mariposas diurnas de Sierra Nevada. Cada una de estas 26 familias es empleada por tan solo 1 o 2 especies de mariposas. A nivel de todo Europa, los datos recogidos en Munguira *et al.* (2009) señalan que las cuatro familias más utilizadas por las mariposas de Sierra Nevada, lo son también por el resto de las especies citadas en el continente. Estas cuatro familias son empleadas por el 60,2% de las especies.



Capítulo 3. Las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada

• **Tabla 3.1.** Familias vegetales empleadas por las especies de mariposas diurnas de Sierra Nevada como plantas hospedadoras.

	Lycaenidae	Papilionidae	Pieridae	Nymphalidae	Hesperiidae	Total
Apiaceae	0	1	0	0	0	1
Araliaceae	1	0	0	0	0	1
Aristolochiaceae	0	0	0	0	0	1
Asteraceae	0	0	0	3	1	4
Boraginaceae	0	0	0	1	0	1
Brassicaceae	0	0	10	0	2	12
Cannabaceae	0	0	0	1	0	1
Capparaceae	0	0	2	0	0	2
Caprifoliaceae	0	0	0	2	0	2
Cistaceae	2	0	0	0	0	2
Cistaceae	0	0	0	0	2	2
Coriariaceae	1	0	0	0	0	1
Crassulaceae	0	1	0	0	0	1
Ericaceae	1	0	0	0	0	1
Fabaceae	24	0	3	1	0	28
Fagaceae	2	0	0	0	0	2
Geraniaceae	3	0	0	0	0	3
Lamiaceae	2	0	0	1	4	7
Malvaceae	0	0	0	0	5	5
Oleaceae	1	0	0	0	0	1
Plantaginaceae	0	0	0	3	1	4
Poaceae	0	0	0	24	6	30
Polygonaceae	2	0	0	0	0	2
Primulaceae	1	0	0	0	0	1
Quenopodiaceae	0	0	1	0	0	1
Resedaceae	0	0	1	0	0	1
Rhamnaceae	0	0	2	0	0	2
Rhamnaceae	1	0	0	0	0	1
Rosaceae	1	1	1	3	6	12
Rutaceae	0	1	0	0	0	1
Salicaceae	0	0	0	2	0	2
Scrophulariaceae	0	0	0	2	0	2
Ulmaceae	0	0	0	1	0	1
Urticaceae	0	0	0	2	0	2
Violaceae	0	0	0	5	0	5
Zygophyllaceae	1	0	0	0	0	1

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

• **Tabla 3.2.** Uso de plantas hospedadoras por parte de las cinco familias de mariposas diurnas de Sierra Nevada expresado en términos de número de especies por familia que utilizan como planta hospedadora una o varias especies vegetales, uno o varios géneros u otras combinaciones.

	Lycaenidae	Papilionidae	Pieridae	Nymphalidae	Hesperiidae
1 especie	12	1	2	5	1
2 especies	4	-	-	1	-
3 especies	1	1	1	-	-
4 especies	2	-	-	1	-
1 Género	6	-	5	12	5
2 Géneros	5	-	-	5	3
3 Géneros	5	-	1	7	4
4 Géneros	2	-	2	8	4
5 Géneros	1	-	2	-	3
6 Géneros	-	-	-	1	-
9 Géneros	-	-	1	1	-
>9 Géneros	-	-	2	3	-
1 Género y 1 especie	-	1	1	-	-
2 Género y 1 especie	-	1	-	-	-
1 Familia	-	-	-	-	1

Oruga de *Parnassius apollo* alimentándose de *Sedum amplexicaule*.



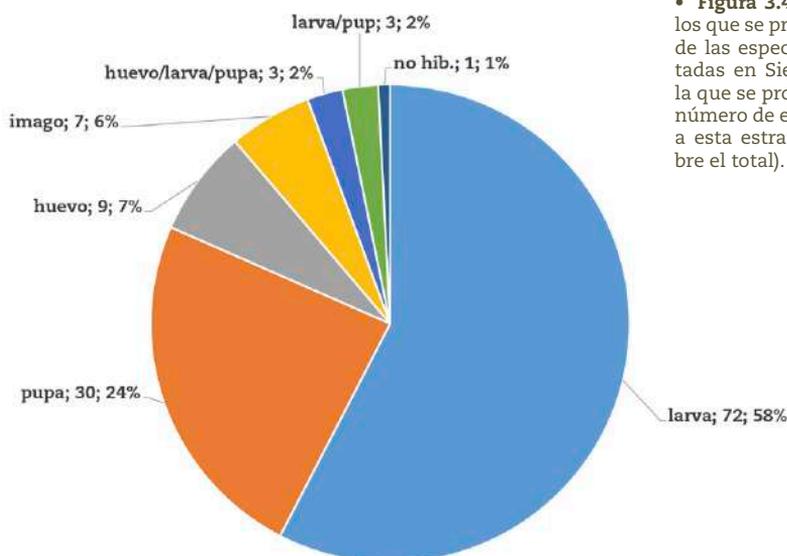
Según es expresa en la tabla 3.2, los licénidos de Sierra Nevada utilizan hasta 14 familias de especies vegetales como plantas hospedadoras, de entre las que muestran clara preferencia por las fabáceas y en mucha menor medida por las geraniáceas. Los papiliónidos emplean para alimentarse durante sus fases larvárias a 4 familias vegetales (apiáceas, crasuláceas, rutáceas y rosáceas), sin mostrar preferencias por ninguna de ellas. Solamente se ha citado a una de las 4 especies de papiliónidos de Sierra Nevada empleando como planta nutricia a más de una familia de plantas: *Papilio machaon*, que se alimenta de apiáceas (*Phoeniculum*, su planta principal y esporádicamente *Daucus carota*) y rutáceas (*Ruta montana*, empleada también de forma esporádica). Por otro lado, se han compilado registros de orugas de piéridos alimentándose de especies vegetales pertenecientes a 7 familias. Éstos muestran clara preferencia por las brasicáceas. En el caso de los ninfálidos, el número de familias de especies vegetales sobre las que se alimentan las especies de Sierra Nevada es de 14. Los ninfálidos muestran clara preferencia por las poáceas. Los hespéridos, por su parte, emplean como plantas hospedadoras a especies vegetales pertenecientes a 8 familias, entre las que destacan las poáceas, rosáceas, malváceas y lamiáceas.

Las especies tienden a ser más monófagas cuanto menor es el área de estudio y conforme se incrementa el área, la monofagia tiende a desdibujarse. En Sierra Nevada, hasta 12 especies de licénidos se alimentan de una sola especie vegetal (tabla 3.2). Otras 4 lo hacen de tan solo dos especies de plantas. 6 especies de licénidos emplean 1 solo género de plantas como planta hospedadora. Los datos recabados apuntan a esta familia de mariposas como la que mayor grado de especialización presenta con respecto a su planta hospedadora. Solamente 1 papiliónido, 2 piéridos, 5 ninfálidos y 1 hespérido se alimentan de una sola especie vegetal. En el caso de los piéridos, ninfálidos y hespéridos, la estrategia seguida por un mayor número de especies es el emplear como planta hospedadora a un solo género de especies vegetales. 5 especies de piéridos, 12 de ninfálidos y 5 hespéridos presentan este patrón.

En relación al grado de especialización destaca el endemismo estricto de Sierra Nevada *Agriades zullichi*, que se alimenta exclusivamente de otro taxón endémico de esta montaña: *Androsace vitaliana* subsp. *nevadensis*. Otro caso especialmente llamativo en este sentido es el del licénido *Polyommatus golgus*, cuya oruga se alimenta de forma también exclusiva sobre *Anthyllis vulneraria* subsp. *pseudoarundana*. En este caso, esta subespecie vegetal está presente también en la cordillera del Atlas (N de Africa), si bien las localidades de Sierra Nevada (tanto en Almería como en Granada) son las únicas conocidas en el ámbito ibérico.

Estrategias con respecto a la hibernación

Se ha revisado parte de la información bibliográfica disponible a fin de adscribir a las diferentes especies de mariposas de Sierra Nevada a una u otra estrategia con respecto a la hibernación (p.e. Olivares *et al.*, 2012, García-Barros *et al.*, 2013 y Obregón *et al.*, 2023). También se ha recurrido al criterio experto (Olivares *com. pers.*). Como resultado se ha obtenido una base de datos en la que se pone de relieve que la mayor parte de las mariposas diurnas de Sierra Nevada hibernan en una u otra fase larvaria (el 58%, 72 especies)(Fig. 3.4). Estas son la mayor parte de los ninfálidos y los hespéridos y cerca de la mitad de los licénidos. Entre los piéridos y los papiliónidos, solamente una especie de cada familia hiberna como larva (*Aporia crataegi* y *Parnassius apollo**). Hasta 30 especies hibernan como crisálida o pupa, esto supone el 24% de las especies citadas para el área de estudio. Esta es la estrategia más habitual en el caso de los piéridos. Las especies que hibernan en el interior del huevo son 9 (7%: *Satyrium esculi*, *Satyrium spini*, *Favonius quercus*, *Laesopsis roboris*, *Plebejus argus*, *Plebejus idas*, *Lysandra albicans*, *Thymelicus lineola* y *Pyrgus cirsii*) y la mayor parte de ellas son licénidos. Otra minoría de especies hiberna como adulto (7 especies, el 6%: *Gonepteryx rhamni*, *Gonepteryx cleopatra*, *Libythea celtis*, *Polygonia c-album*, *Aglais urticae*, *Nymphalis polychloros* y *Vanessa atalanta*). Solamente 3 especies (el 2%) tienen la capacidad de hibernar en cualquier fase excepto como adultos. Estas son *Satyrus actaea*, *Issoria lathonia* y *Herperia*



• **Figura 3.4.** Estadios vitales en los que se produce la hibernación de las especies de mariposas citadas en Sierra Nevada (fase en la que se produce la hibernación; número de especies que recurren a esta estrategia; porcentaje sobre el total).

*En García-Barros *et al.* (2013) se indica que *Parnassius apollo* hiberna como larva, tanto fuera como dentro del huevo.

comma. Tanto en fase de larva como de pupa hibernan otras 3 especies: *Lepidotes pirithous*, *Papilio machaon* y *Colias crocea*. Finalmente, una especie, *Colotis evagore*, no hiberna, si bien no hay constancia de que la generación de un año consiga sobrevivir al año siguiente. Los individuos observados proceden de zonas más cálidas en las que las mínimas invernales rara vez descienden de los 12°C (Jordano et al., 1991).

Estas proporciones se mantienen si las comparamos con los datos presentados en Munguira et al. (2009), si bien el porcentaje de especies que hibernan como larva es menor en Sierra Nevada que en el conjunto de Europa (66,9% vs. 58%), mientras que la proporción de especies que hibernan como pupa es mayor en Sierra Nevada (24% vs. 18,8%). El número de especies que hibernan en fase de larva está positivamente relacionado con la altitud y negativamente con la latitud (Dennis, 1993). Teniendo esto en cuenta, en el caso de las comunidades estudiadas, cabría esperar una mayor proporción de especies que hibernan como larva en Sierra Nevada, que es una montaña meridional, pero con una elevación media considerable.

Aglais urticae es una de las especies de mariposas diurnas de Sierra Nevada que hiberna como adulto. En la foto aparece un individuo recién emergido a partir de la generación que ha hibernado.



Protección

El Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas (se trata de un instrumento derivado de la Ley 8/2003 de la Flora y Fauna Silvestre de Andalucía y desarrollado en el Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y fauna silvestres y sus hábitats) incluye tres especies de mariposas con distribución en Sierra Nevada: *Polyommatus golgus* (En Peligro), *Agriades zullichi* (En Peligro) y *Polyommatus violetae* (Vulnerable)(aparece como *Agrodiaetus violetae*). Estas tres especies están incluidas en el Plan de Recuperación y Conservación de Especies de Altas Cumbres de Andalucía (Acuerdo de 13 de marzo de 2012), que es el agente orientador de los trabajos para alcanzar o mantener un adecuado estado de conservación de las especies objeto del mismo. Así mismo, el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial incluye cuatro especies más, que son: *Euphydryas aurinia*, *Parnassius apollo*, *Kretania hesperica* (como *Plebejus hespericus*) y *Pseudochazara williamsi* (como *P. hippolyte*). De este modo, los Listados y Catálogos de flora y fauna silvestre amenazada, con presencia regular, en paso u ocasional en Andalucía incluyen un total de siete especies de mariposas cuya distribución incluye Sierra Nevada. Esto viene a suponer el 2,8% de toda la comunidad de mariposas diurnas descrita en el macizo. En el caso del Catálogo Español de Especies Amenazadas, son solamente dos las especies de mariposas de Sierra Nevada incluidas (*Polyommatus golgus* y *Agriades zullichi* como especies ‘En Peligro’), mientras que en el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial se incluyen dos especies más (*Parnassius apollo* y *Euphydryas aurinia*).

El Apéndice II del Convenio de Berna incluye a *Polyommatus golgus*, *Euphydryas aurinia* y a *Parnassius apollo*. Por su parte la Directiva Hábitats (92/43/CEE) incluye a *Polyommatus golgus* en sus Anexos II y V y a *Parnassius apollo* y a *Euphydryas aurinia* en su Anexo II. El Anexo II de la Directiva Hábitats contempla especies animales y vegetales de interés comunitario para cuya conservación es necesario designar zonas de especial conservación. El Anexo V de la Directiva Hábitats se destina a especies que requieren de una protección estricta.

Finalmente, en el Libro Rojo de los invertebrados de Andalucía (Barea-Azcón et al., 2008) considera a una especie de mariposa con presencia en Sierra Nevada en la categoría de ‘En Peligro Crítico’ (*Polyommatus violetae*), a tres como especies ‘En Peligro’ (*Agriades zullichi*, *Polyommatus golgus* y *Kretania hesperica*) y a otras dos como especies ‘Vulnerables’ (*Parnassius apollo* y *Pseudochazara williamsi*). *Iolana debilitata*, como especie ‘Casi Amenazada’ y *Euphydryas aurinia* como especies de ‘Preocupación Menor’, completan este listado.



CAPÍTULO 4

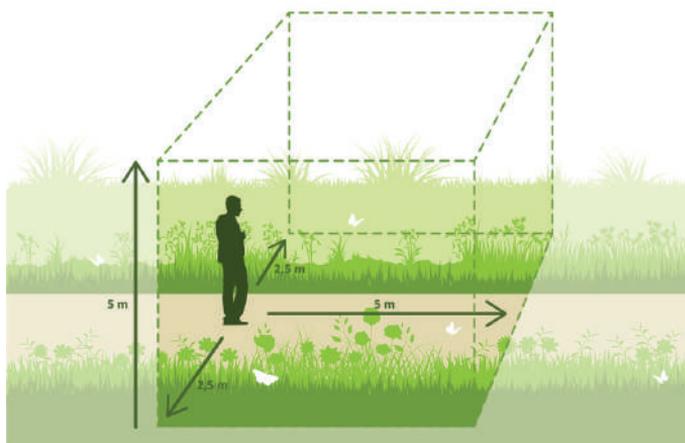
METODOLOGÍA Y SISTEMA DE SEGUIMIENTO

El método

El método a través del cual se han tomado buena parte de los datos que se incluyen en esta tesis doctoral es el sistema de transectos lineales propuesto por Pollard & Yates (1984). Este sistema consiste en recorrer la línea de progresión del transecto contabilizando todos los adultos o imagos que se detectan en una banda de 2,5 metros a cada uno de los lados del observador, 5 metros por delante del mismo y 5 metros por encima. En definitiva, una caja imaginaria de 5 metros de lado en la que se anota cada una de las mariposas que aparece en su interior (Fig. 4.1). Este sistema está internacionalmente estandarizado, lo cual permite comparar los resultados a diferentes escalas geográficas, aportando un interés e información añadida a un programa de seguimiento local o regional. Las mariposas son identificadas visualmente y solamente se capturan los individuos que no pueden ser identificados sin necesidad de manejo. La captura de los ejemplares se lleva a cabo haciendo uso de una manga entomológica y todos los ejemplares capturados son nuevamente liberados tras la identificación. La realización de fotografías también es una herramienta que se ha mostrado sumamente útil como alternativa a la captura. Todos los contactos son identificados y anotados a nivel de especie siempre que es posible, aunque en ocasiones solamente se ha podido llegar al nivel de género. Los casos en los que no fue posible afinar hasta el nivel de

especie representan el 2,52% de todos los contactos para el periodo de 2008 a 2023.

Los censos se han realizado bajo unas condiciones climáticas específicas, que consisten en temperaturas generalmente superiores a los 14°C, cielos poco cubiertos y una velocidad del viento inferior a los 25-30 km/h. Estas mediciones se han hecho a través del termómetro del coche o haciendo uso de un termómetro de campo. La velocidad del viento se ha calculado mediante estimación visual y siguiendo la escala de Beaufort. La cobertura de nubes también se ha estimado de forma visual.



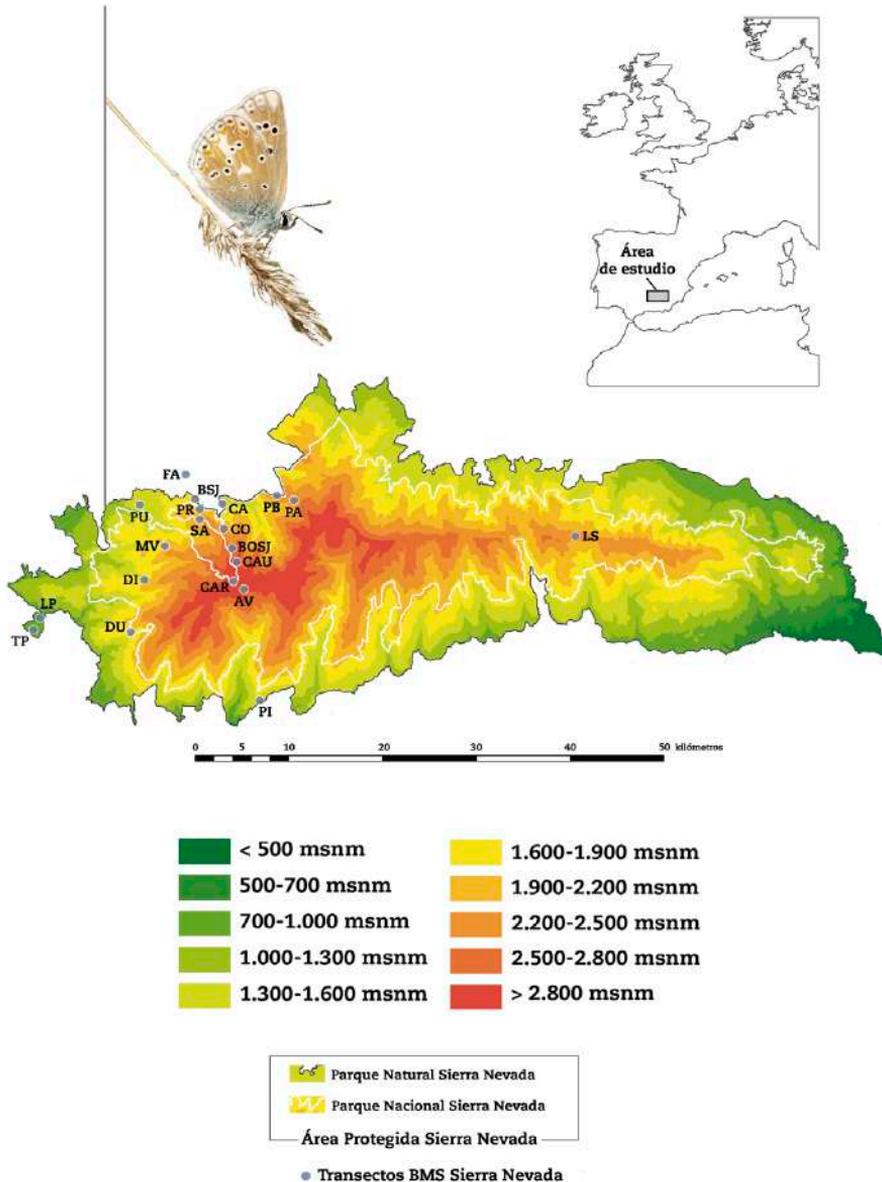
• **Figura 4.1.** Sistema de conteo de mariposas según el procedimiento definido por Pollard & Yates (1984). Este es el sistema empleado en todos los BMS (Butterfly Monitoring Scheme)(imagen cedida por BMS Europe).

La red de transectos

En el periodo 2008-2023 se han recogido datos de un total de 20 transectos, que han sido visitados desde comienzos de marzo hasta finales de septiembre. Los transectos se han tratado de visitar con una periodicidad quincenal, aunque mantener esta periodicidad no ha sido siempre posible debido a condicionantes logísticos y climatológicos. Por ejemplo, los transectos situados a mayor altitud han tenido que ser visitados solamente a partir de finales de mayo o comienzos de junio en algunos casos debido a la presencia habitual de nieve hasta bien avanzada la primavera. En consecuencia, la serie de datos más completa y que atiende a una periodicidad de seguimiento más fiel al esquema inicialmente diseñado se ha compilado desde comienzos del mes de mayo hasta finales del mes de agosto, lo cual coincide con el periodo de mayor abundancia de mariposas diurnas en los sitios estudiados y en las fechas en las que están en vuelo la mayor parte de las especies descritas para el área de estudio (Olivares *et al.*, 2012). El año 2012 supuso un punto de inflexión en la red de seguimiento, pues a los 5 transectos en los que se trabajó entre 2008 y 2009 y a los 8 que se completaron en 2010 (en 2011 no se tomaron datos) se incorporaron de forma progresiva los 15 restantes (11 en 2012 y 2013 y los 4 restantes desde 2014 en adelante). En 2018 solamente se pudieron completar los censos en 7 localidades (Laguna Seca, Campos de Otero, Borreguiles de San Juan, Loma de Papeles Alto y Bajo, Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal).

Según se muestra en la tabla 4.1 y en la figura 4.2, la mayor parte de los transectos se sitúan en el sector noroccidental del área protegida, aunque también hay representación de transectos en el sector oriental (Laguna Seca), en la vertiente occidental (Laguna y Turbera del Padul y Dúrcal) y en la vertiente sur (Altas Cumbres y Pitres). Los transectos se distribuyen desde los 732 hasta los 3.126 msnm, ofreciendo uno de los gradientes altitudinales más amplios de todas las redes de seguimiento de mariposas diurnas en Europa. En las figuras 4.2 y 4.3 se muestra esta distribución altitudinal que incluye la presencia de al menos un transecto en cada banda altitudinal de 300 metros de desnivel.

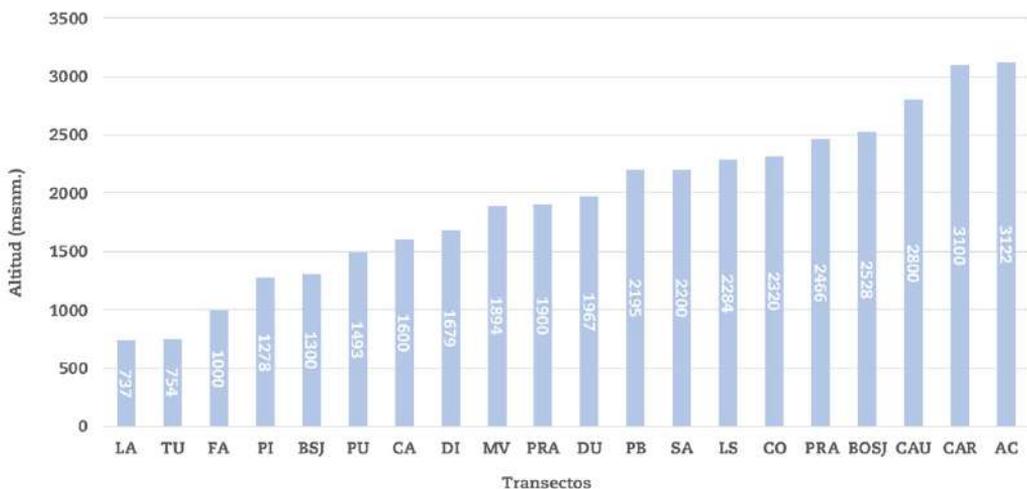
Los 20 transectos que se encuentran activos en la actualidad y que suponen la base de los estudios presentados en la presente tesis doctoral y sus principales características se muestran en las páginas 66 a 72 ordenados por altitud ascendente.



• **Figura 4.2.** Área de estudio y red de transectos que conforman la red de seguimiento de mariposas diurnas de Sierra Nevada. La correspondencia entre los códigos y los nombres de los transectos se puede comprobar en la tabla 4.1.

• **Tabla 4.1.** Listado de transectos, código (CÓD) elevación (Elev), longitud (Long), nº de repeticiones desde 2008 (visit) y hábitats representados en cada transecto (en un buffer de 40 metros en torno a la línea de progresión del transecto. SA: sistemas acuáticos, MBM: matorrales de baja montaña, CBM: cultivos de baja montaña, ROB: robledal, ENC: encinar, MMM: matorrales de media montaña, MAM: matorrales de alta montaña, PHM: pastos húmedos de montaña, ROC: roquedos, PAM: pastizales de alta montaña, CBM: cultivos de baja montaña y CM: cultivos de montaña.

Transecto	CÓD	Elev	Long	Hábitats
Laguna del Padúl	LA	732	500	15,94% SA, 38,66% MBM, 45,41% CBM
Turbera del Padúl	TU	745	2.754	0,11% SA, 9,14% MBM, 90,75% CBM
Fabriquilla	FA	992	415	20% MMM, 80% SA
Barranco de San Juan	BSJ	1.362	453	20% MMM, 30% SA, 50% ROB
Pitres	PI	1.379	2.671	12,84% ENC, 87,16% CM
Purche	PU	1.442	2.758	47,48% PMM, 45,98% MMM, 6,54% CM
Catifas	CA	1.666	483	38,67% MMM, 61,33% ROB
Praillos	PRA	1.894	366	9,80% MAM, 81,70% MMM, 8,51% PPI
Matas Verdes	MV	1.919	2.672	4,95% PPM, 85,08% MAM, 0,18% PPI, 9,78% PIA
Robledal de Dílar	DI	1.720	2.725	0,05% PMM, 2,55% SA, 97,40% ROB
Dúrcal	DU	1.950	3.563	21,03% PMM, 34,73% MAM, 29,81% MMM, 14,43% CM
Sabinas	SA	2.180	289	100% MAM
Campos de Otero	CO	2.248	2.992	8,92% PHM, 82,58% MAM, 8,50% ROC
Loma Papeles Bajo	PB	2.121	2.743	44,39% MAM. 55,61% ROC
Laguna Seca	LS	2.282	3.044	100% MAM
Loma Papeles Alto	PA	2.400	3.068	61,42% MAM, 38,58% ROC
Borreguiles San Juan	BOSJ	2.545	2.533	10,39% PAM, 21,74% MAM, 67,87% ROC
Cauchiles	CAU	2.808	387	100% ROC
Carihuela	CAR	3.203	624	100% ROC
Altas Cumbres	AC	3.126	3.209	100% ROC



• **Figura 4.3.** Distribución altitudinal de los transectos. La correspondencia entre los códigos y los nombres de los transectos se puede comprobar en el pie de la tabla 4.1.



Laguna: 732 msnm. El transecto discurre por una zona situada en el flanco norte del área de las Turberas del Padul. En esta zona la agricultura es la actividad predominante. El transecto transcurre inicialmente por un área cerrada por la vegetación palustre con manchas de bosque de ribera (principalmente *Populus*). Finalmente, se llega a una zona cultivada, con fragmentos abandonados. El transecto finaliza en la fuente de Palmones.



Turbera: 745 msnm. Atraviesa buena parte de las Turberas del Padul. Actualmente la agricultura ha sustituido en esta zona a la actividad de extracción de turba. El transecto transita cerca del cuenco inundable de las lagunas y lo hace principalmente por zonas cultivadas. El inicio del transecto transcurre por una zona de matorral, sí bien éste se encuentra en un estado de alteración considerable.

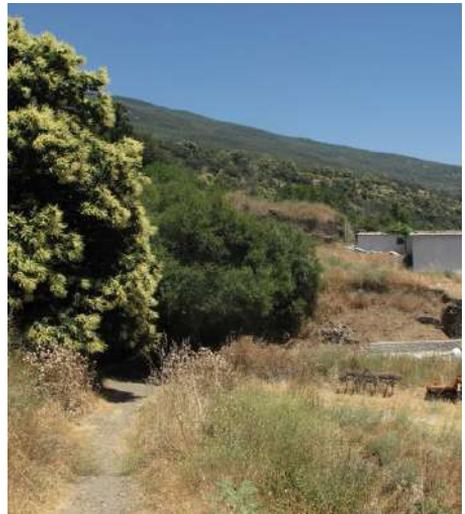


Fabriquilla: 992 msnm. Se transita por la margen izquierda del río Genil (aguas arriba) en un tramo de aguas de montaña dominado por una frondosa vegetación de ribera (*Fraxinus angustifolia*, *Salix* y *Populus alba*, mayoritariamente). En su tramo final atraviesa una zona con menor cobertura de vegetación arbórea en donde el matorral de media montaña domina el paisaje. Este transecto discurre por las antiguas vías del tranvía que completaba el recorrido desde Granada hasta el paraje del Charcón (T.M. de Gúejar Sierra).

Barranco de San Juan: 1.362 msnm. En el acceso a las canteras de serpentina que hay junto al río San Juan. El inicio del transecto atraviesa el propio río San Juan en una zona de aguas de montaña cuyas laderas presentan una vegetación dominada por matorrales surgidos tras el abandono de la actividad agrícola y ganadera que durante siglos permitió una economía de subsistencia en esos valles. La mitad del transecto transcurre por el rango altitudinal inferior del robleal del San Juan y del Genil.



Pitres: 1379 msnm. Situado en la vertiente sur de Sierra Nevada, este transecto parte de la alpujarreña localidad de Pitres y atraviesa esencialmente zonas agrícolas en uso y abandonadas, bancales y entornos de los propios pueblos de Pitres y Capilerilla. Es un recorrido circular que en sus tramos intermedios atraviesa un encinar joven dotado de una profusa vegetación acompañante. El interés de este transecto radica en que es el único presente en la vertiente sur y también en que atraviesa paisajes en donde los usos tradicionales del territorio aparentemente se mantienen menos alterados que en otras localidades estudiadas.



Purche: 1.442 msnm. Zona agrícola y ganadera de media montaña. En la actualidad predomina ganado vacuno (y también caprino, en menor medida). Los cultivos leñosos han ido sustituyendo a los tradicionales cereales de montaña. El transecto atraviesa en varios tramos zonas naturales donde se desarrollan encinares y crecen diversas especies características de la orla de matorral espinoso de Sierra Nevada (*Prunus ramburii*, *Crataegus monogyna*, *Berberis hispánica* y algunos pies de *Lonicera arborea*).





Catifas: 1.666 msnm. Se ubica en el dominio robledal, aunque éste está muy modificado y no puede considerarse como un bosque en sí. El paisaje está dominado por matorrales de media montaña, cultivos e incluso algunas viviendas. Acompañan al transecto en todo su recorrido algunos parches bien conservados de matorral espinoso característico del límite superior de la orla forestal nevadense.



Robledal de Dílar: 1.720 msnm. Se sitúa en la cabecera del río Dílar y transcurre íntegramente por uno de los bosques de *Quercus pyrenaica* mejor conservados del área de estudio. El primer tramo discurre por la orilla del río Dílar. En diversos puntos del transecto se atraviesan arroyos que producen zonas encharcadas y que dan pie a la presencia de bebederos de mariposas. El transecto transcurre fundamentalmente por suelos silíceos, aunque los últimos tramos se adentran en una franja caliza en donde se produce un cambio en la vegetación.



Los Praillos: 1.894 msnm. Ante nuestro desconocimiento de la toponimia de este lugar, hemos bautizado este sitio como 'Los Praillos'. Es el límite inferior de distribución del enebro y la sabina de montaña, aunque realmente destaca la vegetación espinosa característica de estas cotas en el macizo nevadense. El transecto atraviesa un arroyo, pasa muy cerca de un pinar de repoblación (*Pinus nigra* y *P. pinaster*) y, finalmente, acaba en una loma en donde se concentran algunas especies de mariposas para defender territorios. Dominan los matorrales de *Astragalus granatensis*.

Matas Verdes: 1.919 msnm. Situado en la cabecera del río Monachil, atraviesa algunas de las zonas mejor conservadas de matorral de media montaña de toda el área protegida. También aparecen algunos pies sueltos de *Juniperus communis* y de *J. sabina* en los microhábitats más húmedos e incluso transita por el límite superior del robledal del río Monachil durante un buen tramo. Atraviesa arroyos de montaña, borreguiles (pastos húmedos de montaña), zonas de roquedo y manchas de *Pinus sylvestris* subsp. *neva-densis*. La litología es caliza, aunque en sus tramos finales aparecen los afloramientos cuarcítico-pizarrosos.



Dúrcal: 1.950 msnm. Se sitúa en el sector occidental el Parque, en las laderas del Pico del Caballo. Este transecto cuenta con dos zonas bien diferenciadas. Por un lado, prácticamente la mitad del transecto transcurre por la orilla de la acequia de los Hechos y por otro, por un camino que cruza la Sierra de Dúrcal dando acceso a numerosas propiedades en donde aún sigue practicándose la agricultura de montaña (principalmente frutales en la actualidad). Se trata del sector de la montaña más húmedo, ya que hasta la fecha las principales borrascas entran en sentido oeste-este, si bien estos ciclos parecen estar cambiando (Pérez Luque et al., 2016).



Sabinas: 2.180 msnm. Se trata de un sabinar (*Juniperus sabina*) acompañado de una vegetación dominada por piornos y *Astragalus granatensis*. Se sitúa justo en el límite entre el área caliza y el área cuarcítico-pizarrosa. El transecto transurre íntegramente por un terreno de naturaleza carbonatada. Se trata de una cresta cuyo interés radica en que se sitúa justo encima del límite del bosque.





Loma Papeles Bajo: 2.121 msnm. Transcurre por la Loma de Papeles, un extenso cordal que parte del eje axial en Sierra Nevada separando la cabecera de los ríos Vadillo y Genil y el río Maitena. El transecto transita por la misma cuerda, pasando en buena parte de su recorrido por la vertiente del río Maitena. El hábitat está formado por afloramientos rocosos y matorrales de alta montaña, en donde predominan las manchas de piorno y los pies de enebro (*Juniperus communis*).



Laguna Seca: 2.282 msnm. Este transecto se sitúa en la Lagunilla Seca, en el extremo oriental de Sierra Nevada, justo en la falda oriental del Pico del Chullo (2.610 msnm). Se trata de una cresta que alberga una laguna que rara vez se llena de agua. El transecto discurre justo por el borde de dicha laguna durante escasos cientos de metros. La vegetación circundante está claramente dominada por piornales, y no son inusuales los afloramientos rocosos.



Campos de Otero: 2.248 msnm. Se sitúa en el límite inferior de la alta montaña. Aquí, ya aparecen profusas formaciones de sabina (*Juniperus sabina*) y, sobre todo, de enebro de montaña (*Juniperus communis*). Probablemente se trata de los enebrales mejor conservados de Sierra Nevada, los cuales han persistido a pesar de la intensa actividad ganadera. Atraviesa una zona de pastos húmedos de montaña (borreguiles) y a lo largo del mismo aparecen conspicuas agrupaciones de ortiga (*Urtica dioica*).

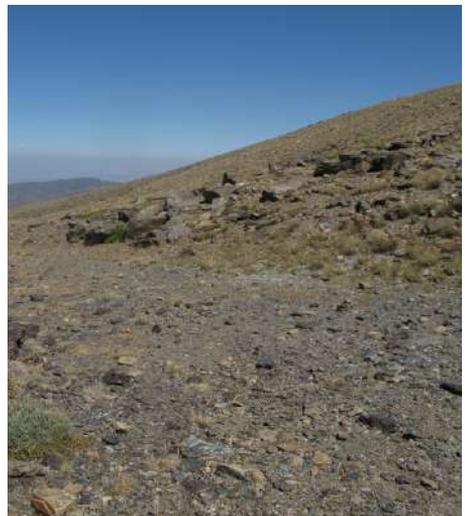
Loma Papeles Alto: 2.400 msnm. Prácticamente es continuación del transecto de Papeles bajo y llega hasta las inmediaciones del refugio del Molinillo (2.420 msnm, también conocido como refugio de Piedra Partida). El transecto transcurre íntegramente por ecosistemas de matorral de alta montaña en donde el piornal se alterna con el enebro de montaña y la sabina, así como con gramíneas del género *Festuca* y algunos afloramientos rocosos.

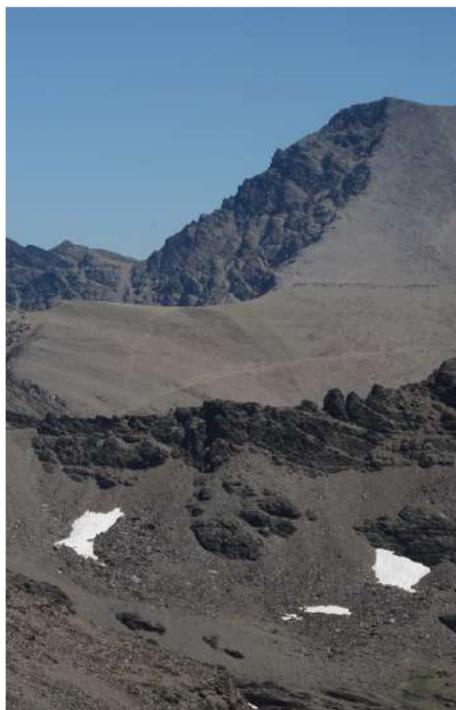


Borreguiles de San Juan: 2.545 msnm. Transecto de alta montaña que transcurre por prácticamente todos los hábitats típicos de estos ambientes: roquedo, matorrales de alta montaña y pastos húmedos de montaña (borreguiles). Atraviesa la cabecera del valle del río San Juan partiendo desde la Hoya de la Mora y llegando al Lagunillo del San Juan. Es el transecto en donde se obtiene una información más completa para *Polyommatus golgus*, una especie incluida en los Catálogos Andaluz y Español de Esppecies Amenazadas como especie En Peligro.



Cauchiles: 2.808 msnm. Zona de alta montaña, con alternancia de roquedos, pastizales y matorrales orófilos. La vegetación está dominada por las gramíneas (principalmente *Festuca*) y por otras especies vegetales propias de la alta montaña nevadense (*Areanaria tetraquetra*, *Jasione amethystina*, *Antyllis vulneraria*, *Erodium cheilantifolium*, entre otras). El nevero de Cauchiles es conocido por ser uno de los que mantenía nieve durante muchos veranos, lo cual es poco común que se produzca en la actualidad. Aún así, la zona permanece buena parte del año bajo una profusa cubierta de nieve.





Altas Cumbres: 3.126 msnm. Desde las proximidades de la Laguna de Aguas Verdes hasta las inmediaciones de la Laguna de Río Seco. El transecto atraviesa canchales, borreguiles y lagunillos glaciares de alta montaña. En general zonas con muy poca cobertura vegetal, pero con un gran interés debido a la singularidad de los ambientes del crioromediterráneo nevadense. Buena parte del año estos ecosistemas, así como los de Cauchiles y la Carihuela, permanecen bajo una considerable capa de nieve.



Carihuela: 3.203 msnm. Camino que transcurre desde el cruce de la pista que asciende al Pico Veleta con el carril que se dirige a la Carihuela del Veleta. Es una zona típicamente crioromediterránea en donde el hito del paisaje más destacable son los vestigios geológicos de la intensa actividad glacial acaecida en la cabecera de esos valles. La vegetación ofrece escasa cobertura, salvo justamente en los bordes del carril que representa la línea de progresión del transecto, en donde se desarrollan algunas gramíneas de muy bajo porte. Por tanto, predominan los canchales y la vegetación apenas aporta cobertura. El transecto finaliza justo en el cambio de vertiente y, al otro lado, comienza el transecto de Altas Cumbres.

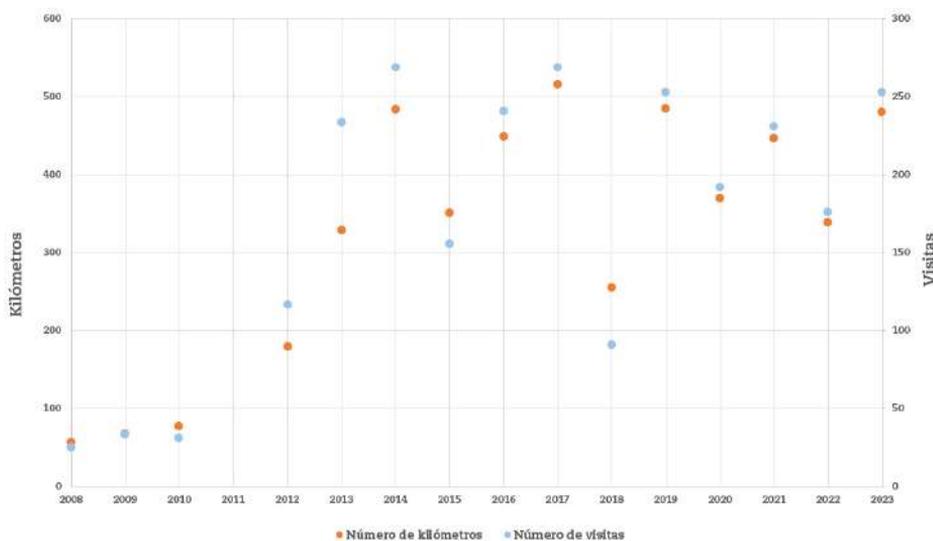
La red de seguimiento de mariposas diurnas en datos

Desde el año 2008 se han realizado 2.571 transectos y se han recorrido 4.885,84 kilómetros contabilizando mariposas diurnas en 20 sitios diferentes y durante 15 años (2008 a 2023, excepto 2011). En estos 15 años se han contabilizado 148.758 individuos, lo cual representa una densidad promedio de 2,92 individuos/100 m prospectado (equivalente a 58,4 individuos/ha). El promedio de visitas por año ha sido de 171,4 y el promedio de km prospectados ha sido de 325,72. Los años en los que se realizó un esfuerzo mayor fueron 2014 y 2017 (269 visitas en ambos y 484,36 km prospectados en 2014 y 516,05 en 2017), mientras que 2018 fue el año en donde el esfuerzo fue menor (91 visitas y 255 km. prospectados)(Fig. 4.4). En este trabajo de campo han intervenido hasta la fecha un total de 33 personas.

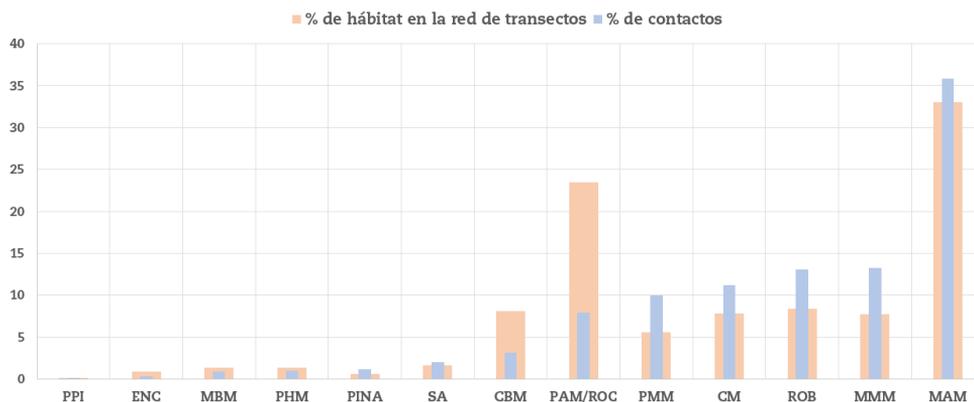
La mayor parte de los transectos se ubican en lugares situados entre los 1.500 y los 2.500 m de altitud (la mitad de todos los transectos). El rango desde los 1.500 a los 2.000 msnm es el que acumula un mayor número de visitas en el periodo 2008-2023. Los transectos situados bajo los 1.000 msnm y aquellos situados entre 1.000 y 1.500 msnm acumulan esfuerzos de muestreo similares y que rondan las 350 visitas. Los hábitats menos muestreados en el contexto de esta red de seguimiento son aquellos situados por encima de los 2.500 msnm., a pesar de que el número de transectos situados por encima de esta altitud es parecido (4) al que se encuentran en los tramos de 1.500 a 2.000 msnm y de 2.000 a 2.500 msnm.

Respecto a la distribución por hábitats de la red de transectos y del número de contactos (Fig. 4.5), comprobamos que los ecosistemas mejor representados son los que se corresponden con matorrales de alta montaña, seguido por los pastizales de alta montaña. Los primeros, además, son los que acaparan con diferencia un mayor número de contactos. En total, los matorrales de alta montaña acumulan más del doble de contactos de mariposas que el ecosistema que le sigue en relación a este parámetro. En estos ambientes se ha registrado más del 35% de todas las mariposas contactadas en el periodo estudiado. En este caso, el efecto de un mayor esfuerzo de muestreo parece evidente, además del hecho de que se trata de ambientes ricos e importantes para las comunidades de mariposas diurnas. Los pastizales de media y alta montaña, los cultivos de montaña, los robledales y los matorrales de media y alta montaña, son los ecosistemas que acumulan la mayor parte de las observaciones mariposas diurnas. En los pastizales de alta montaña se ha registrado un número de contactos bajo en función de lo que cabría esperar en base al esfuerzo que en ellos se ha implementado.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada



• **Figura 4.4.** Esfuerzo en términos de número de visitas (puntos azules) y kilómetros muestreados (puntos naranjas) por año.



• **Figura 4.5.** Porcentaje de cada tipo de hábitat en los transectos y porcentaje de mariposas registradas que se concentran en cada uno de dichos hábitats. ENC: encinar, MBM: matorrales de baja montaña, PHM: pastos húmedos de montaña, PINA: pinares autóctonos, SA: sistemas acuáticos, CBM: cultivos de baja montaña, PAM/ROC: pastizales de alta montaña/roquedos, CM: cultivos de montaña, ROB: robledales, MMM: matorrales de media montaña, MAM: matorrales de alta montaña.

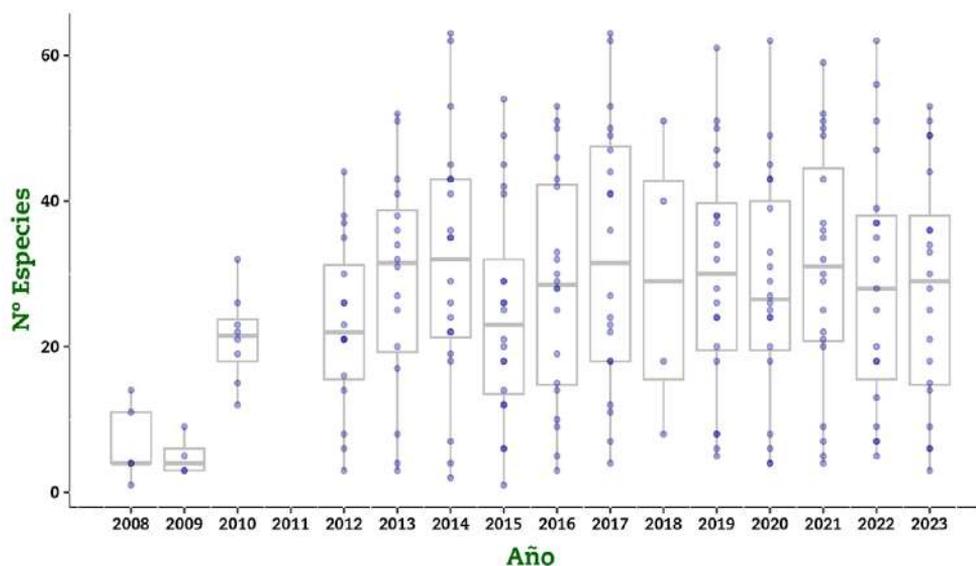
Los 148.758 individuos contactados fueron adscritos a 104 especies diferentes. Un 2,52% de los individuos (n= 3.743) se quedaron sin identificar a nivel de especie. De éstos, el 28,6% solamente pudieron ser identificados a nivel de Familia y el resto (71,4%) pudieron ser identificados nivel de Género. Solamente las 15 especies más abundantes acapararon el 65,78% de todos los contactos (n= 97.857 individuos)(Tabla 4.2). El que más de dos terceras partes de los contactos recaigan solamente en poco más del 10% de la comunidad indica una fuerte dominancia.

• **Tabla 4.2.** Las 15 especies más abundantes de mariposas diurnas en el programa de seguimiento de Sierra Nevada en el periodo 2008-2023.

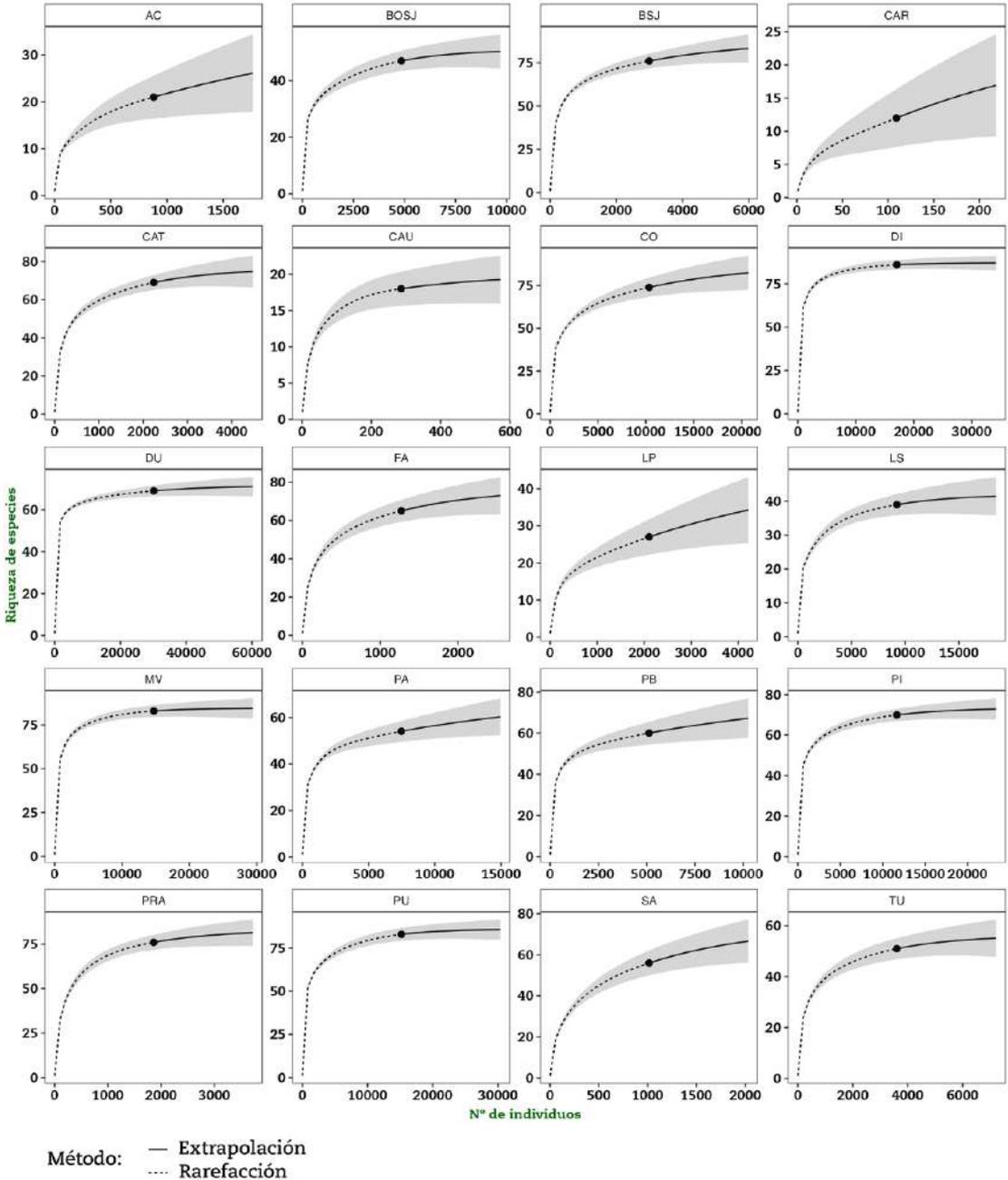
	Nº de individuos	% sobre el total	Nº de individuos acumulado	% acumulado
<i>Satyrus actaea</i>	11.912	8,01	11.912	8,01
<i>Pieris rapae</i>	11.187	7,52	23.099	15,53
<i>Melanargia lachesis</i>	11.174	7,51	34.273	23,04
<i>Colias crocea</i>	9.946	6,69	44.219	29,73
<i>Hyponphele lycaon</i>	9.177	6,17	53.396	35,89
<i>Plebejus idas</i>	6.410	4,31	59.806	40,20
<i>Aglais urticae</i>	6.096	4,10	65.902	44,30
<i>Polyommatus icarus</i>	5.859	3,94	71.761	48,24
<i>Euphydryas aurinia</i>	4.913	3,30	76.674	51,54
<i>Lasiommata megera</i>	4.399	2,96	81.073	54,50
<i>Parnassius apollo</i>	4.113	2,76	85.186	57,26
<i>Pararge aegeria</i>	3.626	2,44	88.812	59,70
<i>Aporia crataegi</i>	3.568	2,40	92.380	62,10
<i>Coenonympha pamphilus</i>	2.831	1,90	95.211	64,00
<i>Pontia daplidice</i>	2.646	1,78	97.857	65,78

El número de especies (riqueza) registrado desde el 2008 sigue una tendencia ascendente, que se estabiliza en 2012 debido a la incorporación de un número significativamente mayor de transectos (Fig. 4.6). Muchos de estos nuevos transectos se ubican en zonas intermedias en donde la riqueza de especies es mayor. Desde 2012, los valores medios para todos los transectos se sitúan entre las 20 y las 30 especies por año. El año en el que el promedio de especies para todos los transectos fue mayor fue 2017 (33 spp.) y el año en el que este dato fue más bajo fue 2012 (22,18 spp.). Solamente en un transectos concreto (Robledal de Dílar) se sobrepasan de forma habitual las 60 especies por año. En Matas Verdes también se han registrado más de 60 especies en dos años diferentes. Si consideramos todos los datos en su conjunto (tabla 4.3), vemos que hay 3 transectos (Robledal de Dílar, Matas Verdes y Purche) en los cuales se superan las 80 especies registradas en todo el periodo estudiado (2008-2023). Por contra, hay dos transectos en donde esta cifra queda por debajo de las 20 especies (Cauchiles y Carihuela). Hasta en 11 de los 20 transectos se han llegado a idenficar al menos 60 especies diferentes.

Adicionalmente, se han realizado análisis del grado de completitud de los muestreos en cada sitio a través de una análisis de rarefacción (Fig. 4.7). Los resultados muestran que actualmente la asíntota que indica la ganancia de especies según el número de individuos contabilizado se ha estabilizado o está muy próxima a hacerlo en la mayor parte de las localidades. Este parámetro muestra que no se espera un crecimiento notable en el número de especies registradas acompañado de un incremento en el número de contactos. Esto es, que a día de hoy los resultados recabados son completos y representativos de la composición de las comunidades, lo cual se produce a pesar de que hay transectos en los que la superficie muestreada es significativamente superior a otros (Tabla 4.1). Únicamente se podría esperar la incorporación de nuevas especies en los transectos de Altas Cumbres, Carihueta, Sabinas y Laguna del Padul. Todos estos sitios, a excepción del último están situados en zonas elevadas, especialmente los dos primeros (>3.100 msnm). Esto podría deberse a que en estos sitios se está produciendo una entrada paulatina de nuevas especies, lo cual involucra que la asíntota no llega a alcanzarse de forma tan nítida como en el resto de sitios.



• **Figura 4.6.** Diagrama de cajas que muestra el número de especies detectadas en cada uno de los años muestreados. Los puntos morados representan los diferentes sitios de estudio (transectos). Se muestra la mediana de todos los valores para cada año.



• **Figura 4.7.** Curvas de rarefacción para todos los transectos (línea discontinua: rarefacción; línea continua: extrapolación). Análisis realizado con la librería iNext en rStudio. La correspondencia entre los códigos y los nombres de los transectos se puede comprobar en el pie de la tabla 2.

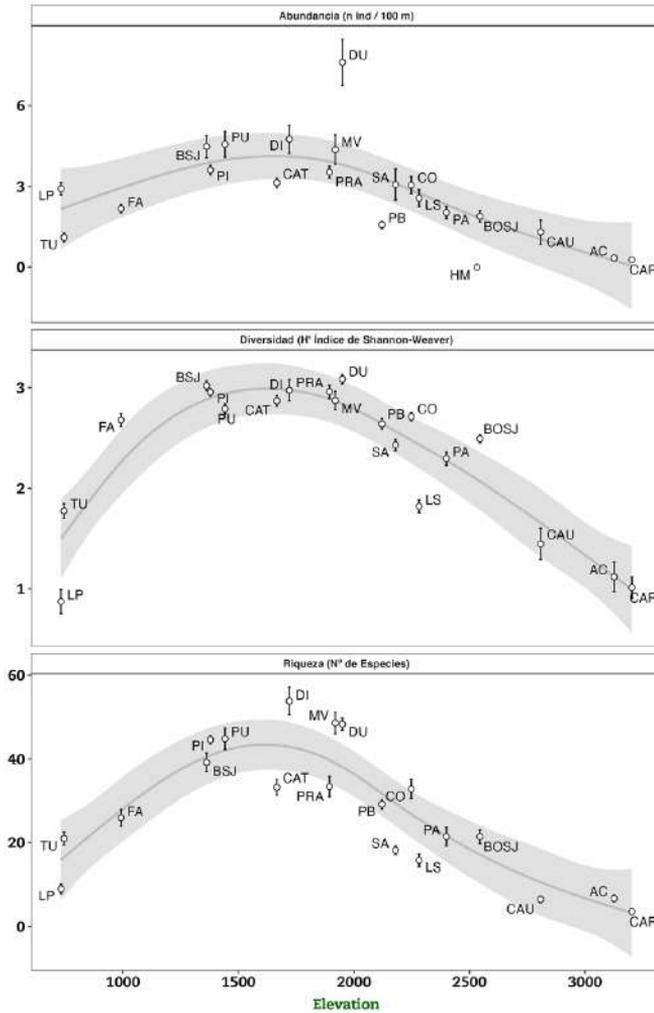
Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- **Tabla 4.3.** Densidad (media y desviación estándar del número de individuos/100 m), diversidad (media y desviación estándar del valor del índice H'), riqueza (n° de especies), número medio de individuos por año y desviación estándar y número total de individuos de mariposas diurnas en los 20 sitios estudiados entre los años 2008 y 2023.

Transecto	Cod.	Altitud	Densidad	Diver. (H')	Riqueza	N indiv./año	N indiv. Total
Altas cumbres	AC	3.126	0,34 ± 0,05	1,12 ± 0,15	21	68,15 ± 10,95	886
Barranco de San Juan	BSJ	1.362	4,48 ± 0,42	3,02 ± 0,05	76	286,82 ± 40,72	3.155
Borreguiles San Juan	BOSJ	2.545	1,89 ± 0,21	2,49 ± 0,04	47	350,14 ± 43,12	4.902
Campos de Otero	CO	2.248	3,05 ± 0,31	2,71 ± 0,04	74	813,38 ± 128,31	10.574
Cauchiles	CAU	2.808	1,3 ± 0,45	1,44 ± 0,15	18	26,27 ± 4,51	289
Catifas	CAT	1.666	3,13 ± 0,18	2,87 ± 0,05	69	207,91 ± 18,39	2.287
Carihuela	CAR	3.203	0,27 ± 0,05	1,01 ± 0,11	12	9,91 ± 1,32	109
Dúrcal	DU	1.950	7,6 ± 0,85	3,09 ± 0,05	69	3.131,9 ± 248,83	31.319
Fabriquilla	FA	992	2,17 ± 0,15	2,68 ± 0,06	65	120,82 ± 18,94	1.329
Laguna Seca	LS	2.282	2,57 ± 0,32	1,82 ± 0,06	39	664,07 ± 86,06	9.297
Laguna	LP	732	2,91 ± 0,23	0,87 ± 0,12	27	216,6 ± 23,36	2.166
Matas Verdes	MV	1.919	4,37 ± 0,55	2,87 ± 0,09	83	1.243,33 ± 138,37	14.920
Loma de Papeles Alto	PA	2.400	2,03 ± 0,23	2,3 ± 0,07	54	542,43 ± 79,65	7.594
Loma de Papeles Bajo	PB	2.121	1,58 ± 0,14	2,64 ± 0,05	60	434,75 ± 46,85	5.217
Pitres	PI	1.379	3,61 ± 0,18	2,96 ± 0,04	70	1194,3 ± 56,56	11.943
Praillos	PRA	1.894	3,54 ± 0,22	2,96 ± 0,07	76	172,36 ± 19,63	1.896
Purche	PU	1.442	4,57 ± 0,48	2,79 ± 0,05	83	1.403,45 ± 214,76	15.438
Robledal de Dilar	DI	1.720	4,75 ± 0,52	2,97 ± 0,11	86	1.446,33 ± 168,43	17.356
Sabinas	SA	2.180	3,07 ± 0,58	2,43 ± 0,06	56	93 ± 13,69	1.023
Turbera	TU	745	1,11 ± 0,17	1,77 ± 0,07	51	412,4 ± 45,62	4.124

Material necesario y/o útil para realizar el censo.





• **Figura 4.8.** Distribución altitudinal de la abundancia (individuos/100 m), la diversidad (H') y la riqueza (n° de especies) observada entre los años 2008 y 2023. La correspondencia entre los códigos y los nombres de los transectos se puede comprobar en la tabla 4.3.

Abundancia, diversidad (índice de Shannon-Weaver, H' , basado en logaritmos naturales) y riqueza son tres parámetros que están muy relacionados entre sí y siguen un patrón de valores más elevados en altitudes intermedias (Fig. 4.8). Los valores para las zonas bajas son más altos que en las zonas altas, pero siempre muy inferiores a los que se dan entre los 1.400 y los 2.000 m aproximadamente (ver más etalles sobre la distribución altitudinal de las especies en el Anexo 2). De todo ello se discute con mayor profundidad en el capítulo 6 de esta tesis doctoral, aunque con resultados limitados a los meses de mayo a agosto periodo 2012-2020. En este apartado, en la tabla 4.3 y en la figura 4.8 se muestran resultados equivalentes a los del capítulo 6, pero para los meses de marzo a septiembre del periodo 2008-2023. En cualquier caso, la figura 4.8 representa estas distribuciones de forma gráfica.

Ciencia ciudadana

En el año 2014 se incorporaron nuevos transectos al esquema de seguimiento de Sierra Nevada. Estos nuevos transectos se desarrollan por personal voluntario coordinados desde el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada. Los transectos nuevos fueron Pitres, Laguna del Padul, Turbera del Padul, Cumbres Verdes y Laujár de Andarax. Estos dos últimos no llegaron a completar el primer año y, por lo tanto, no llegaron a ser incorporados a las rutinas de gestión de la información. En cambio, uno de los transectos que venía desarrollándose habitualmente por personal adscrito al Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada, el del Purche, ha comenzado desde el año 2019 a ser realizado por voluntarios que ya tenían experiencia en el marco de esta red de seguimiento. En 2022, el transecto de Pitres también dejó de hacerse a través del voluntario encargado de ello, pero se siguen compilando datos debido a que fue asumido por personal del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada. En consecuencia, en la actualidad hay 4 transectos (una quinta parte del total) que son llevados a cabo por personal voluntario a través de un programa de ciencia ciudadana.

La participación de voluntarios viene apoyada por un programa de formación. En primer lugar, cada año se organizan jornadas específicas de la red de seguimiento de mariposas diurnas de Sierra Nevada en las que los voluntarios exponen los resultados recabados en sus propios transectos. Esto permite al voluntario fomentar una implicación en el programa de monitoreo más allá de la mera labor de recogida de información en campo. Así mismo, les permite asimilar las nociones básicas para interpretar curvas de vuelo, patrones fenológicos, tendencias de las poblaciones y otros parámetros clave para entender la dinámica de las comunidades de mariposas diurnas de sus áreas de trabajo. En dichas jornadas se aprovecha para revisar en profundidad un grupo taxonómico a nivel de Familia, prestando atención a la composición de especie en Sierra Nevada y a los principales caracteres que facilitan su identificación. En las primeras ediciones de estas jornadas, los talleres de identificación se orientaron de una forma más general y se hizo énfasis exclusivamente en las especies que podrían acaparar hasta un 75% de los contactos en campo. Estos eventos de formación se han ido complementando con visitas de campo periódicas, que además han permitido homogeneizar criterios metodológicos, con la edición de material específico como apoyo a la identificación de especies y con una intensa actividad en redes sociales. La red social de elección fue Facebook, en donde se creó en 2014 un grupo cerrado que actualmente cuenta con 57 miembros. En dicho grupo, los miembros suben sus fotos expresando sus dudas, que son atendidas a la mayor brevedad.

dad posible por los moderadores del mismo. Inicialmente se atendieron una gran cantidad de dudas que progresivamente fueron a menos como respuesta una mayor formación del grupo y menor demanda de resolución de problemas metodológicos y de coordinación. Adicionalmente, las personas que se incorporan a este sistema de seguimiento pasan directamente a los transectos situados en el área del Padul (Laguna y Turbera) en donde siguen un proceso de formación asistido por otros voluntarios con mayor experiencia. Una vez superado este periodo formativo ya se considera que pueden conducir y liderar esos mismos transectos, participar en otros de mayor complejidad e incluso se atienden propuestas para la instauración de nuevos sitios de monitoreo. Sin embargo, y en relación con esto último, la prioridad hasta la fecha ha sido el consolidar la red existente frente a la posibilidad de incentivar su crecimiento.

Todos los transectos que realizan los voluntarios están coordinados a dos niveles. Un primer nivel facilita las citas, organiza la agenda de censos, recopila la información generada e incluso introducen los datos en la plataforma de gestión de la información. Esta coordinación la realizan tres voluntarios: M^a Dolores Chaves, Beatriz Quijada y Miguel Olvera. En un segundo nivel de coordinación, se procura la integración de la información generada en el conjunto de la red de seguimiento, se organizan los eventos formativos y se coordina la actividad en redes sociales.

A día de hoy, han participado en la red de seguimiento de mariposas diurnas de Sierra Nevada 25 voluntarios, los cuales han dedicado 406 jornadas para recorrer 1.487 km contando mariposas en 626 visitas.



Las acequias de careo representan uno de los ejemplos más singulares y valiosos (como solución basada en la naturaleza) de uso tradicional en Sierra Nevada. En la imagen, el acequero y sus perros recorren la acequia de Bérchules durante sus labores de mantenimiento.



Gestión de la información

La ficha de recogida de datos en campo incluye la fecha, el transecto, el observador/es, la franja horaria, las condiciones climatológicas (temperatura, nubosidad y viento) y las observaciones distribuidas en una serie de tramos de aproximadamente 250 metros a lo largo de la línea de progresión del transecto (Fig. 4.9). La información es almacenada en el sistema informático del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada, llamado Linaria (<https://linaria.obsnev.es>). Este sistema permite el almacenamiento y posterior exportación de toda la información almacenada.



Red de seguimiento de mariposas diurnas de Sierra Nevada
Ficha de Campo

Fecha:	Observador:			Recorrido:		
Hora inicial:	Tª inicial:	Sol inicial:	Nubosidad inicial:		Viento inicial:	
Hora final:	Tª final:	Sol final:	Nubosidad final:		Viento final:	

	Especie	Tramo 1	Tramo 2	Tramo 3	Tramo 4	Tramo 5	Tramo 6	Tramo 7	Tramo 8	Tramo 9	Tramo 10	Total
1												
2												
3												
4												
5												
6												
7												
8												
9												
10												
11												
12												
13												
14												
15												
16												
17												
18												
19												
20												
21												
22												
23												
24												
25												
26												
27												
28												



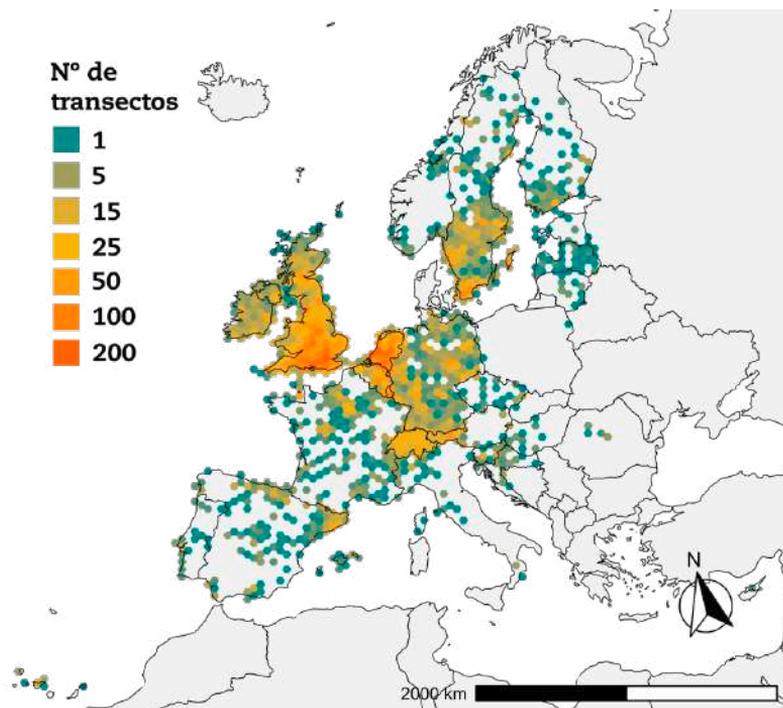
• **Figura 4.9.** ficha de campo utilizada para anotar las observaciones de mariposas diurnas y los datos específicos de la visita.

Seguimiento de mariposas diurnas en el contexto regional, nacional e internacional

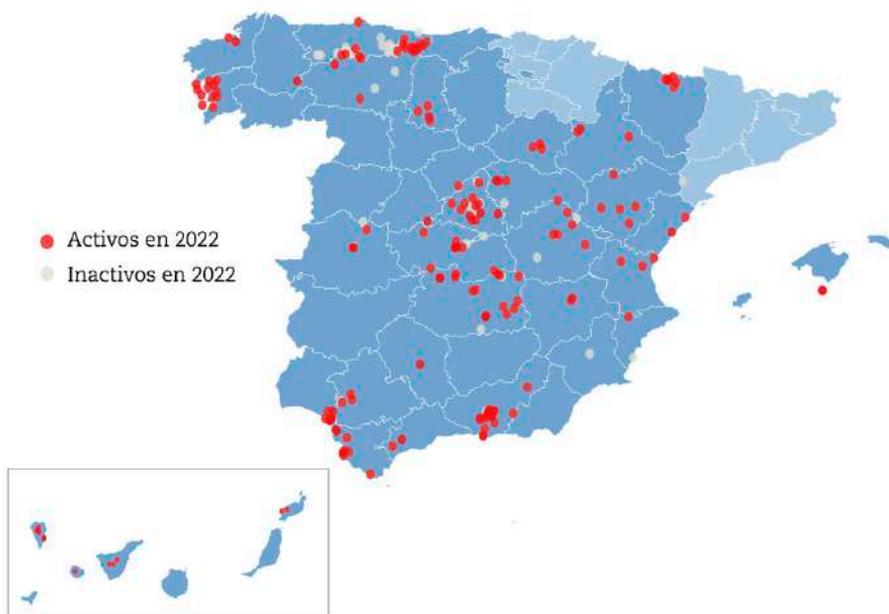
El seguimiento de mariposas en Sierra Nevada forma parte de una iniciativa más amplia que se extiende a nivel nacional y también a nivel de diferentes países europeos. Estas redes de seguimiento, también conocidas como BMS (*Butterfly Monitoring Scheme*) tienen como fin último recabar información útil sobre el estado de los ecosistemas monitorizados a través del conteo de mariposas diurnas. En gran medida, estas redes se sustentan en el trabajo de voluntarios a través de un sistema de ciencia ciudadana. En la actualidad (datos actualizados para la temporada 2022) BMS España cuenta con 262 transectos, mientras que BMS Europa contaba en 2020 con nada menos que 10.392 transectos y comprende 30 países (cifra de países participantes actualizada con fecha de noviembre de 2023). Los transectos que gozan de mayor antigüedad en este esquema de seguimiento comenzaron su andadura en Reino Unido en el año 1976 a través de la iniciativa conjunta entre el Centro para la Ecología y la Hidrología y el *Joint Nature Conservation Committee*. Actualmente, BMS Europa es coordinado desde la federación *Butterfly Conservation Europe* y el Centro para la Ecología y la Hidrología del Reino Unido, aunque también cuenta con la participación de numerosas entidades locales que contribuyen coordinando el funcionamiento de la red a nivel nacional o regional.

En las figuras 4.10 y 4.11 se representa la distribución de zonas prospectadas en el conjunto de Europa y las ubicaciones de los transectos que conforman la red BMS España, de la que forman parte los transectos de Sierra Nevada.





• **Figura 4.10.** Número de transectos en la red europea de seguimiento de mariposas BMS Europe en el año 2020 (por cortesía de eBMS, Roy et al. 2020).



• **Figura 4.11.** Transectos activos en la red BMS España en el año 2022. Se incluyen también aquellos sitios inactivos en 2022 (Sevilleja et al., 2023). En un tono más claro de azul se representan el País Vasco, Navarra, la Rioja y Cataluña, en donde se realizan transectos conrdinados por la Asociación Zerynthya y por BMS Catalunya.

El contexto en el que se desarrolla el presente estudio: el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada

Los datos que han permitido los análisis mostrados en la presente tesis doctoral han sido recabados en su totalidad en el marco del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada.

El Observatorio de Cambio Global del Espacio Natural de Sierra Nevada (en adelante OCGSN) inició su andadura en el año 2007. Este ambicioso proyecto se promueve desde la Junta de Andalucía y cuenta con la coordinación científica de la Universidad de Granada-Centro Andaluz de Medio Ambiente (IISTA, Instituto Interuniversitario de Investigación del Sistema Tierra en Andalucía). Su diseño se basó en el marco conceptual y los ámbitos temáticos propuestos por la iniciativa GLOCHAMORE (GLObal CHange in MOUNTAIN REgions) auspiciada por la UNESCO.

Los objetivos generales del Observatorio pueden resumirse como sigue:

- Poner en valor toda la información científico-técnica existente sobre los sistemas naturales de Sierra Nevada.
- Evaluar, mediante protocolos metodológicos estandarizados, el funcionamiento de los ecosistemas de Sierra Nevada, sus procesos naturales y su dinámica, en un horizonte temporal de medio-largo plazo.
- Conocer la dinámica poblacional, variaciones fenológicas y problemática de conservación de diversos organismos clave como indicadores de procesos ecológicos que pueden verse afectados por el cambio global.
- Identificar los posibles efectos del cambioglobal en las especies, ecosistemas y recursos naturales monitoreados, proporcionando una visión de las tendencias del cambio que permita construir capacidad de adaptación.
- Diseñar mecanismos para evaluar la efectividad de las actividades de manejo llevadas a cabo en Sierra Nevada.

En relación a este último punto, un elemento primordial en el marco conceptual de este Observatorio redundaba en que la gestión ha de estar sustentada en el conocimiento científico-técnico más actualizado y contrastado. En este escenario emerge el concepto ‘Gestión Adaptativa’. Este modelo de gestión se basa en el seguimiento y evaluación de las actuaciones y contrasta con los modelos tradicionales de gestión, carentes de seguimiento. La gestión

adaptativa involucra el planteamiento inicial de objetivos y preguntas, el desarrollo de aspectos metodológicos y analíticos que se precisa para abordarlos y el seguimiento de las actuaciones atendiendo a las dimensiones espaciales y temporales adecuadas para dar respuesta a las cuestiones planteadas. En este escenario, Sierra Nevada emerge como un gran laboratorio natural en el que testar diferentes escenarios de manejo que permitan obtener conclusiones extrapolables a situaciones ecológicas equivalentes.

Otro de los principios fundamentales del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada con otras iniciativas similares a través de conexiones regionales, nacionales e internacionales. En cuestiones de seguimiento ecológico a largo es esencial establecer vínculos con otros centros gestores y organismos de investigación en donde se desarrollen iniciativas similares. Estas conexiones permiten amplificar el impacto de los resultados obtenidos. A nivel internacional, el Observatorio está coordinado con iniciativas ecológicas a largo plazo como LTER (*Long Term Ecological Research*) o MRI (*Mountain Research Initiative*), además de proyectos de investigación a nivel Europeo como algunos financiados por el programa Life, o proyectos de investigación. Por otro lado, también se han establecido lazos de colaboración con iniciativas nacionales entre las que destaca el 'Programa de Seguimiento del Cambio Global' del Organismo Autónomo de Parques Nacionales. A nivel regional destaca el papel del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada en la Red de Observatorios de Cambio Global de Andalucía. Esta Red se establece en la Ley de Cambio Climático de Andalucía (Artículo 21) y representa una referencia de enorme importancia en el seguimiento de los efectos del cambio global en Andalucía.



Consejería de Sostenibilidad,
Medio Ambiente y Economía Azul



UNIVERSIDAD
DE GRANADA



CAPÍTULO 5

OBJETIVOS

Esta tesis doctoral pretende recabar, analizar e interpretar información sobre la dinámica de las poblaciones de mariposas diurnas (Papilionoidea) del Parque Nacional y del Parque Natural de Sierra Nevada. El fin último es profundizar en el conocimiento sobre este grupo taxonómico y poner dichos conocimientos, siempre que sea posible, en un contexto de conservación y de gestión. En el compendio de capítulos introductorios (1 a 4) se describe el área de estudio, la metodología empleada, se describe el conjunto de datos que suponen la base de la presente tesis doctoral y se aportan datos descriptivos sobre la composición, origen y ecología de la comunidad de mariposas diurnas del área de estudio. En la parte dedicada a los capítulos de investigación (6 a 9) se incluyen los principales resultados estructurados en cuatro capítulos que pueden resumirse del siguiente modo:

Capítulo 6. Patrones de diversidad, riqueza y densidad de mariposas en Sierra Nevada (SE de España). implicaciones para la conservación en un escenario de cambio global

Se analizan los factores ambientales determinantes de la riqueza (n° de especies), diversidad (en términos de diversidad alfa) y abundancia (mariposas/hectárea) de las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada. A partir de los datos recogidos entre los años 2012 y 2020 se modeliza la influencia de variables ambientales (climáticas, relacionadas con la estructura

y usos del territorio y topográficas) sobre los tres parámetros de elección. Finalmente, se trasladan los valores de los modelos seleccionados a los píxeles de 40 metros de lado que contiene todo el Espacio Protegido para obtener una proyección sobre el territorio. Esto permite analizar la distribución de estos parámetros y definir zonas importantes para la conservación de las comunidades de mariposas. Desde el punto de vista ecológico, los resultados permiten profundizar en las hipótesis existentes de distribución altitudinal de los organismos en una montaña situada en una zona templada del Planeta. De forma más concreta, los objetivos del presente capítulo son:

1. Determinar los patrones de distribución y densidad de las comunidades de mariposas a lo largo del gradiente altitudinal de Sierra Nevada (SE de España).
2. Explorar a través de modelos la importancia de los gradientes abióticos en dichas distribuciones.
3. Inferir recomendaciones de conservación para implementar mejores prácticas de manejo para la conservación de las mariposas bajo un escenario de cambio global.

Capítulo 7. Tendencias poblacionales de las mariposas de Sierra Nevada

Se analiza la tendencia de cada una de la especies y se obtienen indicadores agregados que describen la evolución de toda la comunidad, de las especies comunes y de las especies asociadas a los ambientes de alta montaña. Los patrones detectados se ponen en el contexto del gradiente altitudinal que presenta el área de estudio. De forma más concreta, los objetivos del presente capítulo son:

1. Identificar cual es la tendencia en el corto plazo (2012-2023) de las poblaciones de mariposas de Sierra Nevada estudiadas en 20 localidades diferentes y cubriendo un gradiente altitudinal que va desde los 700 hasta por encima de los 3.200 msnm.
2. Definir indicadores que permitan profundizar en la dinámica de grupos de especies concretos.
3. Explorar las tendencias en relación a los patrones de distribución altitudinal de las diferentes especies.

Capítulo 8. Cambios en espacio-temporales en las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada en un gradiente altitudinal

Se analiza la tendencia de las mariposas diurnas de Sierra Nevada a nivel de comunidad en función de las preferencias de las especies ante la aridez, la temperatura, el grado de especialización ecológica y el grado de asociación con ambientes abiertos/cerrados de cada especie a lo largo de los últimos 12 años (2012-2023). Los patrones detectados se ponen en el contexto del gradiente altitudinal que ofrece Sierra Nevada.

Los objetivos específicos son:

1. Estudiar la tendencia de las comunidades de mariposas en relación a los estimadores vinculados a las preferencias de hábitat de cada especie (CSI y TAOc).
2. Lo mismo para el nicho climático representado a través de las preferencias térmicas y en cuanto a precipitación (CTI y CPI).
3. Explorar las respuestas de las comunidades a estos indicadores en un gradiente de hábitats determinado por los pisos bioclimáticos.

Capítulo 9. La fenología de las mariposas diurnas de Sierra Nevada: tendencias recientes e influencia del clima

Se estudian los patrones fenológicos de las mariposas diurnas de Sierra Nevada a lo largo de un periodo de once años (2012-2022).

Los objetivos específicos son:

1. Determinar en qué medida se ha producido un adelanto, un retardo o se registra una respuesta estable en el momento del año en que las poblaciones de mariposas de Sierra Nevada presentan una fecha promedio de vuelo a lo largo de los últimos 11 años (2012-2022).
2. Evaluar en qué medida las especies que presentan una fenología más retrasada en el conjunto del año y las que vuelan a mayor altitud presentan patrones diferentes respecto a posibles adelantos o retardos fenológicos.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

3. Analizar cuáles son los periodos críticos del año que mayor repercusión tienen sobre las variaciones en la fenología de las diferentes especies de mariposas incluidas en los análisis y dilucidar sus valores de sensibilidad fenológica. Así mismo, se compara la importancia relativa de la temperatura media y de la precipitación a la hora de determinar la sensibilidad fenológica de dichas especies.
4. Explorar la influencia de la distribución altitudinal de las especies sobre su sensibilidad fenológica.

La balsa del Almiar (1.773 msnm) se sitúa en la vertiente sur de Sierra Nevada, concretamente en el valle del río Chico.





CAPÍTULO 6

PATRONES DE DIVERSIDAD, RIQUEZA Y DENSIDAD DE MARIPOSAS EN SIERRA NEVADA (SE DE ESPAÑA). IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN EN UN ESCENARIO DE CAMBIO GLOBAL

Introducción

Conocer los factores que modulan la distribución de la biodiversidad en respuesta al actual escenario de cambio global es de suma importancia desde el punto de vista de la gestión (Lomolino *et al.*, 2010). Existe una gran cantidad de literatura sobre estas respuestas a escala global (Jetz *et al.*, 2012), regional (Rahbek *et al.*, 2019) e incluso local (Collinge *et al.*, 2003). Las montañas son uno de los ecosistemas que más atención ha recibido debido al interés que tiene el estudio de los patrones de distribución de la biodiversidad en un gradiente altitudinal (Payne *et al.*, 2017). El estudio de los gradientes altitudinales en las regiones montañosas también reviste interés porque nos permite inferir y comprender los patrones de distribución de la biodiversidad a escalas más amplias (Körner, 2007; Guo *et al.*, 2013; Lomolino, 2001; Sanders, 2002 y Rohde, 1999). El conocimiento actual muestra varios patrones típicos de distribución de la biodiversidad (principalmente en relación a la riqueza de

El presente capítulo es una traducción adaptada de:

Barea-Azcón, J.M., Pérez-Luque, A.J., Olivares, F.J., Guerrero, M., Galiana-García, M., Chaves, M.D., Olvera, M. & Munguira, M.L. (2022) Butterfly diversity, richness, and density patterns in Sierra Nevada (SE Spain): Conservation implications under a global change scenario. *Insect Conservation and Diversity*, 16(2): 217-230. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/icad.12617>

especies) en gradientes altitudinales que esencialmente se pueden resumir bajo cuatro patrones comunes (McCain & Grytnes, 2010): niveles decrecientes con la altitud, valores más elevados (meseta) en zonas menos elevadas, meseta en zonas menos elevadas acompañada de un pico de riqueza en zonas intermedias y, finalmente, un patrón unimodal para la riqueza en elevaciones intermedias. La información sobre la diversidad de mariposas en gradientes altitudinales en la Península Ibérica muestra patrones de máxima riqueza en altitudes intermedias (Gutiérrez & Menéndez, 1995 y Wilson *et al.* 2005) o incluso una meseta en zonas bajas asociada a los valores más elevados de zonas intermedias (Stefanescu *et al.*, 2011). Siguiendo a McCain y Grytnes (2010), los patrones subyacentes a estas respuestas están relacionados con varios factores. Primero, las relaciones especie-área (SAR) (Rosenzweig, 1995) sugieren que a medida que se amplía el área de muestreo, también incrementa el número de especies detectadas. En las montañas, debido a su forma cónica, la superficie en las zonas basales es siempre mayor que en las elevaciones superiores, siendo las cumbres las zonas del territorio que menos superficie ocupan. Las relaciones especie-área se basan en el hecho de que en áreas más amplias, las tasas de extinción disminuyen mientras que la tasa de especiación aumenta. Esto se debe a la presencia de poblaciones más nutridas en zonas bajas y una menor probabilidad de formación de barreras. Las restricciones climáticas también son importantes, porque las limitaciones fisiológicas modulan la composición de la comunidad y las densidades poblacionales en elevaciones más altas (Körner, 2004). Una larga lista de factores relacionados con la temperatura suelen ser importantes para definir la distribución de la biodiversidad en las montañas (Körner *et al.*, 2011). El clima modula los aportes de energía a los ecosistemas y estos aportes están relacionados a escala local con la heterogeneidad de los mismos (Bohdalková *et al.*, 2021). Además, las poblaciones de mariposas y otros animales ectotermos y fitófagos están directamente relacionadas con la diversidad de plantas, que a su vez está vinculada con la heterogeneidad ambiental y los aportes de energía a nivel del ecosistema (Wenninger & Inouye, 2008).

Por otro lado, la distribución de la biodiversidad en un gradiente altitudinal debería estar determinada por el hecho de que las zonas bajas se ven más intensamente afectadas por el impacto de las actividades humanas (Nogues-Bravo *et al.*, 2008). Este fenómeno produce un patrón de biodiversidad empobrecida artificialmente en las zonas basales de las montañas, lo que resulta en niveles bajos anómalos en estos entornos (Gallou *et al.*, 2017). En muchas partes de Europa, las montañas representan entornos relativamente bien conservados donde gestores del territorio y políticos han diseñado una amplia red de áreas protegidas, incluida una parte relevante de la Red Natura 2000 (Jones-Walters & Civic, 2013). Para las montañas mediterráneas,

las zonas más bajas tienden a coincidir con áreas desprotegidas y, por tanto, hay un mayor impacto humano en esas zonas de piedemonte, que suele acarrear repercusiones sobre la biodiversidad. En cambio, en las cumbres los impactos antrópicos son menos pronunciados, pero se incrementa la influencia del clima, con un claro efecto sobre la rarefacción de ciertos taxones exclusivos asociados a los hábitats de alta montaña (Körner & Spehn, 2002). Esta situación podría favorecer que la media montaña albergue comunidades más diversificadas y mejor conservadas. Además, también se han propuesto las interacciones entre factores bióticos y abióticos para explicar los patrones en la distribución de la diversidad biológica en un gradiente altitudinal (McCain & Gritnes, 2010). Estas interacciones incluyen competencia, heterogeneidad y complejidad ambiental y otros tipos de relaciones ecológicas. Una mayor diversidad en el paisaje implica un mayor número de ecotonos y una mayor variedad de nichos ecológicos, lo que se traduce en mayores niveles de diversidad a escala local. El estudio de las variaciones de la biodiversidad en el gradiente de altitud que ofrecen las montañas y los factores subyacentes es también de gran interés en un escenario de cambio global, bajo el que las comunidades están cambiando rápidamente. Estos cambios, entre otras consecuencias, implican ascensiones en los límites superiores de distribución de numerosas especies (Wilson et al., 2005) y, por lo tanto, la configuración de nuevos ensamblajes en la composición de las comunidades en los diferentes rangos ecológicos y altitudinales.

Las mariposas son organismos modelo para evaluar el impacto del cambio global en los patrones de biodiversidad porque son un grupo diverso, con una percepción del hábitat a escala fina y ciclos de vida cortos (Dennis et al., 2003; Stefanescu et al., 2003; Wallis De Vries & van Swaay, 2006 y Oliver et al., 2015). Dentro de los insectos, las mariposas son uno de los grupos taxonómicos con mayor cantidad de datos disponibles debido a que son fácilmente identificables y populares entre el público en general. Esto último facilita la implementación de programas de ciencia ciudadana que dan como resultado series de datos bastante completas (Lewandowski & Oberhauser, 2017 y Dennis et al., 2017). Por ejemplo, *Butterfly Monitoring Scheme Europe* es la mayor red de seguimiento de invertebrados del mundo y se basa principalmente en el trabajo de voluntarios que recopilan datos a lo largo de miles de transectos (Sevilleja et al., 2020). Por esta razón, las mariposas se han considerado bioindicadores y, por lo tanto, se han utilizado a menudo en el estudio de diferentes facetas de la ecología (Warren et al., 2021). Las comunidades de mariposas de Sierra Nevada son muy diversas en un contexto europeo. En esta montaña se han citado al menos 124 especies (Olivares et al. 2012), que representan casi la mitad de las especies presentes en España concentradas en el 0,032% de su extensión. La diversidad de comunidades de mariposas en Sierra Nevada

es muy elevada y comparable a la de otros sistemas montañosos del punto caliente de biodiversidad del Mediterráneo (Numa *et al.*, 2016). Los altos valores de riqueza de especies se deben principalmente a la ubicación geográfica de Sierra Nevada, a la relativa estabilidad climática de la zona desde inicios del Holoceno (Manzano *et al.*, 2019) y al papel de refugio de estas montañas a lo largo de las glaciaciones, que tuvieron lugar principalmente en diferentes momentos del Cuaternario (últimos 1,7 M.a., Alba-Sánchez *et al.*, 2019). Sierra Nevada representa un interesante sistema de estudio para explorar la distribución de la biodiversidad en un gradiente altitudinal y los factores subyacentes bajo un escenario de cambio climático. Esto se debe a la alta biodiversidad, a los niveles de singularidad y endemidad, a la vulnerabilidad al cambio climático y el interés ecológico de una de las cadenas montañosas más meridionales de Europa (Zamora *et al.*, 2016).

Los objetivos del presente capítulo son:

- Determinar los patrones de distribución y densidad de las comunidades de mariposas a lo largo del gradiente altitudinal de Sierra Nevada (SE de España).
- Explorar a través de modelos la importancia de los gradientes abióticos en dichas distribuciones.
- Inferir recomendaciones de conservación para implementar mejores prácticas de manejo para la conservación de las mariposas bajo un escenario de cambio global.

Material y métodos

Área de estudio

Sierra Nevada (SE de España) es una de las cadenas montañosas más meridionales de Europa. Comprende un rango de altitud desde los 270 a los 3.479 msnm (ver Fig. 4.2, en el capítulo 4) y tiene una extensión de 100 km de oeste a este en paralelo a la costa mediterránea, con un notable incremento de la aridez hacia el extremo oriental. En total, el área de estudio comprende 171.984 hectáreas. Sierra Nevada muestra una notable heterogeneidad ambiental, no solo en su gradiente altitudinal, sino también en sus diferentes orientaciones, a través de su diversidad litológica y en el marcado gradiente de aridez oeste-este. Aquí están representados los cinco pisos bioclimáticos mediterráneos: termo, meso, supra, oro y criomediterráneo. Un cinturón forestal que presenta un estado de conservación desigual ocupa buena parte de las elevaciones bajas y medias. Aún persisten ciertas extensiones de encinares (*Quercus ilex*), bosques relictos de roble melojo (*Quercus pyrenaica*) (sólo sobre suelos silíceos), y algunos pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* y *P. pinaster*. También es destacable la presencia de más de 30.000 ha de plantaciones de pino. Por encima del límite arbóreo hay 20.000 ha de matorral típico de montaña mediterráneo dominado por especies de los géneros *Genista*, *Juniperus*, *Berberis* y *Hormatophylla*. En las franjas superiores, paisajes rocosos modelados por eventos glaciares recientes se alternan con pastizales de alta montaña y 74 lagunas glaciares distribuidas en un rango de elevación comprendido entre los 2.600 y los 3.100 msnm. La zona de alta montaña comprende más de 30 cumbres que alcanzan una altura superior a los 3.000 msnm. Durante más de la mitad del año estas zonas altas permanecen bajo una capa de nieve, lo cual condiciona buena parte de los procesos ecológicos que allí se desarrollan. Los ecosistemas de alta montaña de Sierra Nevada albergan un número considerable de plantas y animales endémicos. El ochenta por ciento de las especies de plantas son endémicas en determinados ambientes de las áreas de las cumbres (Lorite, 2016), lo que representa un punto crítico dentro del punto caliente de biodiversidad del Mediterráneo (Myers et al., 2000; Cañadas et al., 2014).

Sierra Nevada ostenta algunas de las figuras de protección más destacadas para un espacio natural en España y en Europa: fue declarada Parque Natural en 1989, Parque Nacional en 1999, Reserva de la Biosfera por la UNESCO (desde 1986), Espacio Red Natura 2000 (desde 2006) y posee el distintivo de la Lista Verde otorgado por la UICN en reconocimiento a las buenas prácticas de gestión.

Agrupación de machos de *Plebejus idas nevadensis* en la cabecera del Valle de Trevezlez (2.500 msnm aprox.)



Muestreo de mariposas

El muestreo de mariposas se llevó a cabo entre 2012 y 2020 en veinte sitios (altitud media: 1.936 msnm, min: 732 msnm; max: 3.203 msnm) desde mayo hasta finales de agosto, los meses más favorables para las mariposas en el área de estudio (Olivares *et al.*, 2012)(Fig. 4.2, en el capítulo 4). Uno de estos sitios está fuera del área protegida, pero transcurre por un área muy cercana y con características ambientales bien representadas en el área protegida. El sistema de muestreo consistió en la realización de transectos a pie basados en el método de Pollard & Yates (1994). Cada individuo fue contabilizado a lo largo del transecto dentro de una banda de 2,5 m a cada lado y 5 m por delante y por encima del observador. La longitud promedio de los transectos fue de 1.912 metros (289 a 3.563 m). Las mariposas fueron identificadas visualmente, aunque se utilizó una manga entomológica para los casos en que no fue posible la identificación directa. No se retuvieron individuos. Todas las identificaciones se realizaron a nivel de especie excepto algunos individuos que solo pudieron ser identificados a nivel de género (2,9%). Los individuos identificados a nivel de género solo se emplearon para calcular la densidad, pero no se usaron para calcular los índices de diversidad porque todos estos géneros ya estaban representados por especies identificadas. Cada transecto se visitó generalmente una vez cada dos semanas, excepto en sitios difíciles de muestrear debido a la cobertura de nieve durante mayo o incluso a principios de junio (siempre sitios por encima de los 2.300 msnm). La red de transectos de Sierra Nevada alberga diez tipos de ecosistemas (siguiendo la clasificación propuesta por Pérez-Luque *et al.*, 2019): sistemas acuáticos (que ocupan el 1,62% de los transectos), pastizales y ecosistemas rocosos de alta montaña (23,5%), prados de montaña (1,37%), matorral de alta montaña (33,03%), encinar (0,88%), herbazales de media montaña (5,57%), matorral de media montaña (9,02%), plantaciones de pinos (0,1%), bosques de roble melojo (8,39%) y pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (0,65%). Los transectos también son representativos de las condiciones climáticas de Sierra Nevada. Además, nuestra serie temporal incluye períodos cálidos y fríos y húmedos y secos, aunque el período de muestra representó uno de los períodos más cálidos y secos de las últimas décadas (<https://data.giss.nasa.gov/gistemp/>).

El conjunto de datos incluye registros recopilados entre 2012 y 2020 para 16 de las 20 localidades estudiadas y entre 2014 y 2020 para las otras cuatro (LP, TU, PI y DU, ver códigos en la tabla 6.2). Se realizaron curvas de rarefacción para garantizar que las series de datos estuvieran completas o cerca de completarse en todos los sitios (usando el paquete iNEXT en R, Hsieh *et al.*, 2016, ver figura 4.7, en el capítulo 4). Dieciséis de los veinte transectos fueron realizados por técnicos del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (www.

obsnev.es) y los cuatro transectos restantes fueron realizados por voluntarios previamente capacitados para el protocolo e identificación de mariposas. Los datos se anotaron primero en una ficha o estadillo de campo, se validaron y se guardaron en una plataforma digital. Se implementaron mecanismos de validación antes de la digitalización de la información para evitar errores. La nomenclatura utilizada ha sido la propuesta por Wiemers et al. (2018).

Variables objetivo y predictores ambientales

La densidad se calculó como el número promedio de individuos contados por cada 100 metros prospectados (expresada en las Figuras 6.2 y 6.3 como individuos/ha). La riqueza se calculó como el número de especies y la diversidad siguiendo el índice de Shannon-Weaver (H') (basado en logaritmos naturales). La diversidad se calculó utilizando el lenguaje estadístico R (versión 4.0.2; R Core Team, 2020) utilizando un paquete Vegan (Oksanen et al., 2020).

En una primera aproximación consideramos 52 predictores ambientales en nuestro análisis (Tabla 6.1). Estas variables se corresponden con cinco grupos conceptuales: topografía, radiación solar, hidrología, clima y cobertura del suelo. El clima estuvo representado por la temperatura y la precipitación. Ambas variables se obtuvieron del Subsistema CLIMA, de Información Climatológica de Andalucía (<http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/ser-vc5/WebClima/>), con valores medios de invierno, primavera, verano y otoño de 2012 a 2020. Los mapas estacionales y anuales de radiación solar con los promedios de radiación solar directa y tiempo de insolación se obtuvieron utilizando el módulo r.sun GRASS (Suri & Hofierka, 2004). Esos predictores son muy relevantes en un entorno montañoso, donde la insolación puede ser un factor limitante en las cumbres y juega un papel central en la productividad del ecosistema en elevaciones altas. Se obtuvo un conjunto de descriptores topográficos (pendiente, posición topográfica y complejidad topográfica) y variables de disponibilidad de hídrica a partir de un modelo de elevación del terreno con resolución de 40x40 m proporcionado por la Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM, Junta de Andalucía). Las variables de disponibilidad hídrica utilizadas fueron el índice de acumulación de sedimentos, el índice de convergencia topográfica y el índice de topográfico de humedad. El índice topográfico de humedad ha sido ampliamente utilizado en ecología de las comunidades vegetales (Kopecký et al., 2021), mostrando los valores más altos en áreas con alta concentración de sedimentos y valores elevados de humedad del suelo. Desde este punto de vista, aquellos atributos del paisaje,

como la humedad, se relacionan con patrones de mayor productividad (Bernard et al., 2013), lo que permite la presencia de comunidades vegetales bien desarrolladas y, por lo tanto, asociadas a comunidades densas de insectos fitófagos. El modelo de elevación se procesó a través del software GRASS GIS (GRASS Development Team, 2009) utilizando los módulos R.PARAM.SCALE, R.SLOPE.ASPECT, R.TERRAFLOW, R.SUN y R.RECODE. Las variables de cobertura y usos del suelo se obtuvieron del mapa de usos del suelo de Andalucía (SIOSE Andalucía, 2003, escala 1:25.000). Estos mapas vectoriales se transformaron en mapas ráster y la distancia a las entidades objetivo (distancia a diferentes tipos de ecosistemas, consultar la Tabla 6.1) se calculó utilizando los módulos V.EXTRACT, V.TO.RAST y R.GROW.DISTANCE GRASS GIS. Las frecuencias también se calcularon a partir de estos rásters utilizando un análisis de vecindad usando del módulo R.NEIGHBORS GRASS GIS. El resultado fue el número de píxeles con presencia de una determinada entidad dentro de un radio de 1.000 m. Todas las variables se obtuvieron con una resolución de 40x40 m. Para cada transecto, se obtuvieron valores para los píxeles que interceptan la línea de progresión del transecto usando la extensión *Spatial Analyst* en ArcMap v.10.4.1. Los valores promedio para cada transecto para cada uno de los predictores ambientales fue empleado posteriormente en el proceso de selección de variables.

Análisis de datos

Se modeló la diversidad, la riqueza y la densidad de mariposas en función de diferentes predictores ambientales. Para la selección de variables potenciales, primero calculamos una matriz de correlación entre todos los predictores potenciales y usamos un análisis de agrupaciones jerárquico (*hierarchical cluster analysis*) para agruparlos según su correlación mutua (se establece la correlación máxima en un valor del índice de Pearson de 0,6). Para cada grupo identificado a través de un análisis de agrupaciones jerárquico, se seleccionó el predictor que mejor se correlacionó con cada una de las variables respuesta: la diversidad, la densidad y la riqueza de mariposas. Finalmente, se empleó un análisis de factor de inflación de la varianza (VIF, *Variance inflation factor*) para minimizar la colinealidad entre los predictores (Zuur et al., 2013). Se consideraron valores de VIF superiores a cinco como evidencia de colinealidad (Heiberger & Holland, 2015).

Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM)(Crawley, 1993) para calcular la variación de cada una de las variables respuesta (diversidad, riqueza y densidad de mariposas) en función de los predictores ambientales

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

• **Tabla 6.1.** Variables utilizadas en los modelos, grupos conceptuales y fuente.

Grupo conceptual	Variables	Fuente
Topografía	Curvatura Elevación Exposición topográfica Pendiente	
Radiación solar	Radiación solar (media anual, invierno, otoño, primavera, verano) Horas de sol (media anual, invierno, otoño, primavera, verano)	A partir de un modelo de elevación digital
Hidrología	Índice de acumulación de sedimentos Índice de humedad topográfico Índice de convergencia topográfica	
Clima	Valores medios de temperatura y precipitación (invierno, primavera, verano y otoño de 2012 a 2020)	Del Subsistema de Información de Climatología Ambiental de Andalucía
Usos del territorio	Frecuencia (número de cuadrículas con presencia de la entidad hábitat objetivo en un radio de 100 m) y distancia de diferentes tipos de ecosistemas: bosque, pinar, bosque de Quercus, matorral disperso, matorral denso, pastizal, áreas urbanas.	Mapa de usos del suelo y cobertura vegetal de la Junta de Andalucía. Mapa litológico de la Junta de Andalucía. Mapa de suelos de la Junta de Andalucía. Mapa de series vegetación de la Junta de Andalucía

seleccionados. Dependiendo de la naturaleza de la variable respuesta y la evaluación *post-hoc* de los residuos del modelo, se emplearon diferentes distribuciones de error. Se utilizó una distribución de error gamma para la densidad de mariposas, mientras que se optó una distribución de error gaussiana tanto para la riqueza como para la diversidad de mariposas. Realizamos un procedimiento de selección de modelos automatizado utilizando todas las combinaciones posibles de las variables predictoras de un modelo global utilizando el paquete *glmulti* (Calcagno, 2020). Se siguió el criterio de información de Akaike con corrección de sesgo (AICc; Burnham & Anderson, 2004) para seleccionar los modelos más parsimoniosos de un conjunto de modelos candidatos. Las diferencias en AIC se utilizaron para clasificar los modelos candidatos, utilizando un valor de $\Delta AIC < 2$ como umbral para seleccionar un modelo. Se usaron los cinco mejores modelos como GLM individuales. Los análisis se realizaron utilizando el lenguaje estadístico R (versión 4.0.2; R Core Team, 2020), utilizando los siguientes paquetes: *vegan* (Oksanen *et al.*, 2020), *visreg* (Breheny and Burchett, 2017), *DHARMA* (Hartig, 2020), *MuMIn* (Barton, 2020), *performance* (Lüdecke *et al.*, 2021), *correlation* (Makowski *et al.*, 2019), *MASS* (Venables & Ripley, 2002) y *glmulti* (Calcagno, 2020). La proyección geográfica de los resultados del modelo se realizó utilizando la extensión *Spatial Analyst* en ArcMap v.10.4.1. En el caso de la proyección geográfica, los resulta-

dos se expresan en términos de individuos/ha debido a que la hectárea es una unidad de superficie ampliamente utilizada en el ámbito de la conservación y la gestión.

Resultados

Patrones de diversidad, riqueza y densidad observados

Se contabilizaron un total de 96.108 individuos pertenecientes a 103 especies diferentes durante el período que comprende este estudio (Tabla 6.2). La riqueza media fue de 52,4 especies/sitio, siendo claramente menor en los sitios ubicados a menor y mayor altitud que en los transectos ubicados en zonas intermedias (Fig. 6.1). El transecto con mayor número de especies se sitúa a 1.720 m (82 especies), mientras que el transecto con menor número de especies (9 especies) está a 3.126 msnm. Se observó un patrón similar para la densidad, con un transecto a 1.967 msnm con los valores más elevados (9,41 mariposas/100 m \pm 0,99) y, nuevamente, un transecto a 3.126 msnm con los valores más bajos (1,02 mariposas/100 m \pm 0,17). A 1.967 msnm se contabilizaron un total de 21.272 individuos durante el periodo de estudio, suponiendo el 22,13% del total de individuos registrados en todos los transectos. Por encima de los 2.800 msnm solo se contabilizaron 954 mariposas durante todo el período estudiado. El valor promedio en densidad fue de $3,6 \pm 0,41$ mariposas/100 m. Este patrón de valores elevados en cotas intermedias se repite cuando analizamos la diversidad, con valores H' de $3,5 \pm 0,04$ en el transecto ubicado a 1.967 m, y valores mínimos en las cotas bajas (732 m, $0,96 \pm 0,13$) y altas (3.126 m, $1,02 \pm 0,17$). La diversidad promedio fue de $2,29 \pm 0,08$. Las variaciones en densidad, diversidad y riqueza a lo largo del gradiente altitudinal se muestran en la figura 6.1.

Patrones de diversidad, riqueza y densidad modelados

Los mejores modelos según su valor de AIC contienen siete variables (Tabla 6.3). Las variables incluidas en los modelos seleccionados se resumen en la tabla 6.4 y en la figura 6.2. Estas son: cobertura de matorral denso, índice

topográfico de humedad, distancia a parches de bosque, elevación, horas de sol diarias en verano, radiación solar total en primavera y exposición topográfica. En el caso de la densidad, el poder explicativo del GLM (Familia gamma con un enlace logarítmico) seleccionado es sustancial (R^2 de Nagelkerke= 0,73). Las variables incluidas fueron frecuencia de matorral denso ($\beta= 0,02$, $p<0,01$), índice topográfico de humedad ($\beta= 0,08$, $p= 0,002$) y distancia a áreas de bosque ($\beta= -0,0003$, $p<0,001$). Para la diversidad, el poder explicativo del modelo seleccionado también fue alto ($R^2= 0,71$). Entre estos modelos, la mejor opción incluye la frecuencia de matorral denso ($\beta= 0,02$, $p<0,01$), el índice topográfico de humedad ($\beta= -0,13$, $p<0,01$) y la distancia a áreas boscosas ($\beta= -0,0003$, $p<0,001$). En este caso los dos modelos con valores delta más bajos presentaron valores similares ($<2,5$) y por lo tanto se optó por el modelo más parsimonioso (con menor número de variables). Finalmente, el poder explicativo de los modelos de riqueza fue considerable ($R^2= 0,83$). En el modelo seleccionado siguiendo el valor delta, se incluyeron seis variables: elevación ($\beta= -0,0073$, $p<0,001$), frecuencia de matorral denso ($\beta= 0,96$, $p<0,001$), horas de sol en verano ($\beta= 8,03$, $p<0,001$), índice topográfico de humedad ($\beta= -4,37$, $p<0,001$), radiación solar en primavera ($\beta= 0,0021$, $p= 0,008$) y exposición topográfica ($\beta= -0,09$, $p<0,001$).

Patrones geográficos

Los patrones geográficos derivados de los resultados de los modelos muestran resultados similares para la distribución de densidad, riqueza y diversidad (Fig. 6.3) (correlación entre diversidad y densidad: $r_{\text{Pearson}}= 0,773$, $p<0,001$; correlación entre riqueza y densidad: $r_{\text{Pearson}}= 0,727$, $p<0,001$ y correlación entre riqueza y diversidad: $r_{\text{Pearson}}= 0,673$, $p<0,001$). En cuanto a la densidad, las áreas con valores más bajos están por debajo de las 40 mariposas/ha y los sitios más densos tienen valores por encima de las 400 mariposas/ha. Los valores promedio modelados en el área de estudio son de 80,95 mariposas/ha (mín: 9,43, máx: 588,7, sd: 51,36), mientras que la abundancia promedio en los transectos es de $72,15 \pm 8,21$ mariposas/ha. El valor promedio de la riqueza modelada es de 30,21 especies (mín: 0, máx: 123,68, sd: 19,68), siendo 52,4 especies/sitio el promedio observado en los 20 transectos considerados en este capítulo. Finalmente, los valores modelados del índice H' son en promedio de 2,4 (mín: 0,01; máx: 4,33; sd: 0,56). Los valores del índice H' en los transectos fue de $2,29 \pm 0,09$. Las áreas con los valores más altos para los tres parámetros están bien distribuidas a lo largo del área de estudio, aunque ocupan una franja ubicada a media altitud. La elevación promedio del sector

occidental del área de estudio es mayor que la del sector oriental (ver Fig. 4.2, en el capítulo 4). Este hecho produce una mayor diversidad de mariposas en las áreas más cercanas al borde del área protegida en esta vertiente del área de estudio (Fig. 6.3). Nuestros resultados muestran que, en general, las vertientes sur y noroeste del espacio protegido acumulan los principales focos de diversidad de mariposas.

Discusión

Riqueza, diversidad y densidad en el gradiente altitudinal

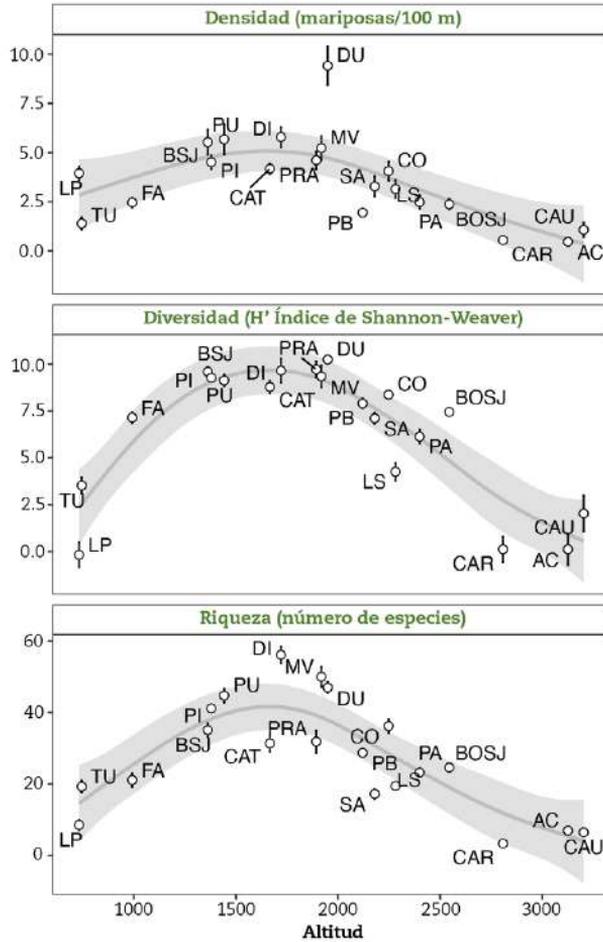
Se han detectado un total de 103 especies de las 124 especies de mariposas registradas previamente en Sierra Nevada (Olivares *et al.*, 2012), lo cual representa el 83,1% del total. Nuestros resultados muestran que los mayores valores de riqueza se dan en elevaciones intermedias. Esto coincide con uno de los cuatro patrones más comunes de gradientes de elevación en la riqueza de especies: máximo en altitudes intermedias (McCain & Grytnes, 2010). Este patrón también ha sido observado en otras montañas ibéricas (Gutiérrez & Menéndez, 1995, Wilson *et al.*, 2005 y Stefanescu *et al.*, 2011). En la Cordillera Cantábrica (Norte de España), Gutiérrez & Menéndez (1995) encontraron un pico de riqueza de especies entre los 600 y los 1.800 msnm. Wilson *et al.* (2005) describen un pico de elevación media situado entre 1.200 y 1.400 msnm en la Sierra de Guadarrama, un sistema montañoso situado en el centro de la Península Ibérica. Finalmente, Stefanescu *et al.* (2011) analizan datos de diferentes puntos de Cataluña (NE de España), concluyendo que existe un pico de riqueza de especies entre los 600 y los 1.500 msnm. En Sierra Nevada, nuestros datos muestran que los sitios con valores altos de riqueza y alta densidad de mariposas se ubican entre los 1.600 y 2.000 msnm (ver Fig. 6.1). Se obtuvo una densidad media de 72,15 mariposas/ha (92,1 considerando solo sitios entre 1.000 y 2.500 msnm), un valor que podría considerarse intermedio en comparación con los valores obtenidos en otros Parques Nacionales de montaña españoles durante 2019 (Jubete *et al.*, 2020). Este informe muestra densidades medias de 59,1 mariposas/ha en el Parque Nacional de Ordesa y 99,6 mariposas/ha en el Parque Nacional de Aigües Tortes (ambos en Pirineos, NE de España, 6 y 1 transectos, respectivamente), 118,0 mariposas/ha en el Parque Nacional de Picos de Europa (Cordillera Cantábrica, NO de España, 7 transectos) y 158,81 mariposas/ha en el Parque Nacional Sierra de Guadarrama (Centro de España, 1 transecto).

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

• **Tabla 6.2.** Resumen de la diversidad, densidad y riqueza de especies de mariposas por transectos. También se muestra el código de cada transecto junto con su elevación media, longitud, densidad de mariposas (individuos/100m \pm se), diversidad (índice de Shannon-Weaver \pm se), riqueza de especies (\pm se), número medio de individuos/año (\pm se), número total de individuos registrados durante el período de estudio.

Transecto	Cód.	Alt.	Long.	Densidad	Divers (H')	Riq.	N medio	N Total
Altas cumbres	AC	3.126	3.209	0,47 \pm 0,03	1,02 \pm 0,17	16	82,12 \pm 10,04	657
Barranco San Juan	BSJ	1.362	453	5,52 \pm 0,63	2,92 \pm 0,05	73	236,5 \pm 38,17	1.892
Borreguiles San Juan	BOSJ	2.545	2.533	2,38 \pm 0,27	2,49 \pm 0,04	45	378,38 \pm 45,91	3.027
Campos de Otero	CO	2.248	2.992	4,06 \pm 0,48	2,67 \pm 0,04	70	986,12 \pm 157,42	7.889
Cauchiles	CAU	2.808	387	0,56 \pm 0,1	1,02 \pm 0,14	9	9 \pm 1,35	72
Catifas	CAT	1.666	483	4,18 \pm 0,27	2,75 \pm 0,07	63	190,62 \pm 22,05	1.525
Carihuela	CAR	3.203	624	1,08 \pm 0,37	1,41 \pm 0,19	18	28,12 \pm 5,59	225
Dúrcal	DU	1.950	3.563	9,41 \pm 0,99	3,05 \pm 0,04	64	3.038,86 \pm 331,97	21.272
Fabriquilla	FA	992	415	2,47 \pm 0,25	2,43 \pm 0,06	56	88,5 \pm 18,88	708
Laguna Seca	LS	2.282	3.044	3,15 \pm 0,46	1,85 \pm 0,1	38	754,5 \pm 119	6.036
Laguna	LP	732	500	3,95 \pm 0,35	0,96 \pm 0,13	24	193,14 \pm 22,83	1.352
Matas Verdes	MV	1.919	2.672	5,23 \pm 0,61	2,87 \pm 0,12	78	1.277,25 \pm 168,91	10.218
Loma Papeles Alto	PA	2.400	3.068	2,49 \pm 0,34	2,23 \pm 0,07	46	592,75 \pm 103,02	4.742
Loma Papeles Bajo	PB	2.121	2.743	1,95 \pm 0,15	2,58 \pm 0,05	56	448 \pm 49,25	3.584
Pitres	PI	1.379	2.671	4,51 \pm 0,35	2,85 \pm 0,04	64	979,14 \pm 84,37	6.854
Praillos	PRA	1.894	366	4,61 \pm 0,45	2,94 \pm 0,09	73	156 \pm 23,14	1.248
Purche	PU	1.442	2.758	5,67 \pm 0,77	2,83 \pm 0,06	78	1.303,88 \pm 235,67	10.431
Robledal de Dílar	DI	1.720	2.725	5,78 \pm 0,52	2,93 \pm 0,13	82	1.402,38 \pm 150,25	11.219
Sabinas	SA	2.180	289	3,28 \pm 0,51	2,42 \pm 0,06	50	76 \pm 11,82	608
Turbera	TU	745	2.754	1,4 \pm 0,31	1,7 \pm 0,09	45	364,14 \pm 67,13	2.549

Varios autores demuestran que un patrón altitudinal determinado es específico de grupos taxonómicos específicos (McCain, 2009). En relación con los insectos, las respuestas encontradas abarcan una cierta diversidad de patrones y muestran una gran variabilidad en función de la latitud en la que se encuentra la montaña en cuestión (McCoy, 1990). El estudio de un grupo megadiverso, como son los geometridos, en 26 localidades distribuidas por buena parte del Planeta (Beck et al., 2017), muestra que la mayoría de estas comunidades siguen un patrón similar al descrito en Sierra Nevada para las mariposas diurnas. Este patrón de diversidad de altitudes intermedias también es predominante en otros grupos megadiversos de insectos, como las hormigas (Szewczyk & McCain, 2016).



• **Figura 6.1.** Densidad (a), diversidad (b) y riqueza (c) a lo largo de un gradiente altitudinal en Sierra Nevada. Los códigos de transecto son los utilizados en la Tabla 6.2.

Factores ambientales que afectan a la distribución de la riqueza, la diversidad y la densidad

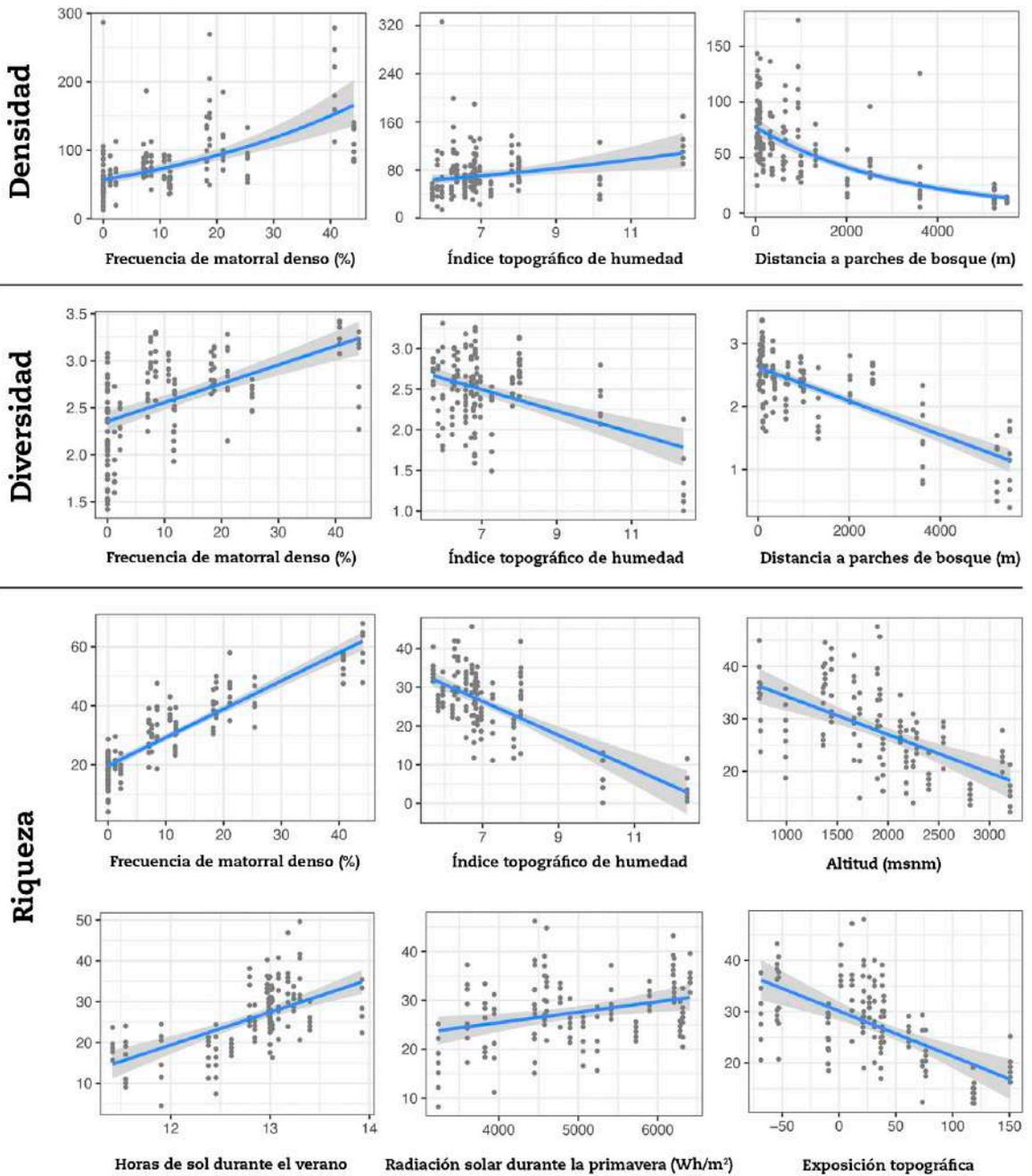
Nuestros modelos muestran que los factores ambientales que afectan la distribución de densidad, diversidad y riqueza son similares debido a la alta correlación encontrada en la distribución de los tres descriptores utilizados en este estudio. Hay dos variables que parecen ser especialmente importantes y se han incluido en los modelos seleccionados. Estas fueron la cobertura de matorral denso, con contribución positiva en todos los casos, y el índice topográfico de humedad (un sustituto de la humedad del suelo), con con-

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

• **Tabla 6.3.** Tabla de selección de modelos según el criterio de información de Akaike. Los modelos Densidad 1, Diversidad 2 y Riqueza 1 son los mejores modelos ajustados según el valor Delta más bajo. En el caso de la riqueza, se ha seleccionado el modelo más parsimonioso considerando valores Delta muy similares. (dens_scrub: frecuencia de matorral denso, wet: índice topográfico de humedad, spring_sun: radiación solar durante la primavera, precip: precipitación anual, precip_ver: precipitación durante el verano, forest: distancia a las áreas forestales, summer_sun: promedio de horas de sol diarias durante el verano, elev: altitud).

Modelo	Efectos principales	df	logLik	BIC	Delta	weight
Densidad						
Densidad 1	dens_scrub + wet+ forest	5	-250,96	527,17	0,00	0,675
Densidad 2	dens_scrub+ wet+ spring_rad + forest	6	-249,90	530,10	2,93	0,156
Densidad 3	precip + dens_scrub + wet+forest	6	-250,86	532,02	4,84	0,060
Densidad 4	elev + den_scrub + wet + forest	6	-250,96	532,22	5,04	0,054
Densidad 5	precip_ver + dense_scrub + wet+ forest	6	-250,96	532,22	5,05	0,054
Diversidad						
Diversidad 1	elev + dens_scrub+ summer_sun + wet + forest	7	-74,36	178,99	0,00	0,37
Diversidad 2	dens_scrub+ wet + forest	6	-77,09	179,39	0,40	0,30
Diversidad 3	dens_scrub + wet+ spring_sun + forest	8	-74,91	180,09	1,10	0,21
Diversidad 4	elev + dens_scrub+ summer_sun + wet+ forest	7	-73,61	182,52	3,53	0,06
Diversidad 5	elev + dens_scrub + wet+ spring_sun + forest	8	-73,71	182,72	3,73	0,06
Riqueza						
Riqueza 1	elev + dens_scrub+ summer_sun + wet+ spring_sun + exposit	9	-510,71	1.061,83	0,00	0,70
Riqueza 2	elev + dens_scrub+ summer_sun + wet + exposit + forest	10	-514,43	10.64,21	2,38	0,21
Riqueza 3	elev + dens_scrub+ summer_sun + wet+ exposit + forest	8	-512,79	1.065,98	4,15	0,09
Riqueza 4	elev + dens_scrub+ summer_sun + wet+ forest	8	-519,81	1.074,98	13,15	0,00
Riqueza 5	dens_scrub+ summer_sun + wet+ spring_sun + exposit + forest	9	-517,34	1.075,08	13,25	0,00

tribución negativa en el caso de la diversidad y riqueza y positiva en el caso de la densidad. La distancia a los parches de bosque también fue importante para explicar la densidad de individuos y la diversidad, pero no la riqueza. La presencia de formaciones de matorral denso en Sierra Nevada coincide mayoritariamente con una amplia franja que se extiende por el límite superior de la línea de bosque y está formada principalmente por diferentes especies de piornos, enebros (*Juniperus communis* L. y *J. sabina* L.) y formaciones de matorral espinoso de montaña dominadas por *Berberis hispanica* Boiss. & Reut., *Crataegus monogyna* Jacq. y *Prunus ramburii* Boiss. (Zamora et al., 2022). Esta zona es particularmente rica en términos de biodiversidad, especialmente en las cercanías de los bordes de los bosques y la situación de ecotono que allí se genera. Así, los tres indicadores empleados en este estudio decrecen a medida



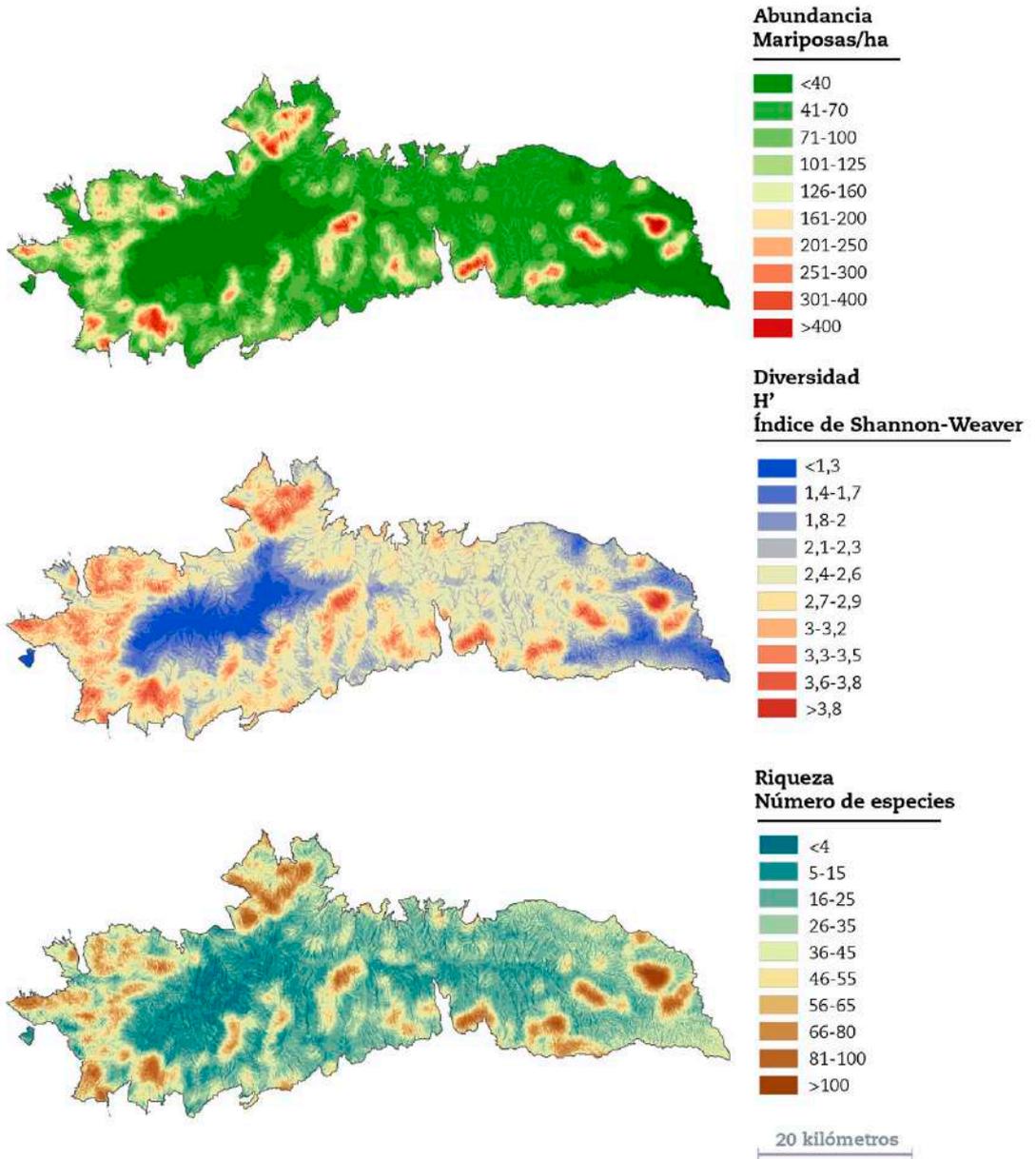
• **Figura 6.2.** Efecto parcial de cada variable (predictores ambientales) en el modelo frente a la densidad (número promedio de indiv/ha), diversidad (Índice de Shannon-Weaver, H') y riqueza (número de especies). Cada punto representa el valor desagregado por años para cada localidad.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

Densidad				Diversidad			
Variable	Estimate (SE)	Zvalue	p-valor	Variable	Estimate (SE)	Zvalue	p-valor
Intercept	0,62 (0,20)	3,010	0,003	Intercept	3,350 (0,178)	18,782	0,003
Mat_den	0,024 (0,003)	7,585	<0,001	Mat_den	0,020 (0,003)	7,173	<0,001
ITH	0,080 (0,026)	3,134	0,002	ITH	-0,132 (0,022)	-5,934	0,002
Forest	-0,000 (0,000)	-12,837	<0,001	Forest	-0,000 (0,000)	-12,388	<0,001
g.l.	152			g.l.	151		
AIC	512			AIC	164		
BIC	527			BIC	179		
Dev. expl.	0,664			Dev. expl.	0,705		

Riqueza			
Variable	Estimate (SE)	Zvalue	p-valor
Intercept	-48,546 (16,871)	-2,877	0,005
Altitud	-0,0073 (0,001)	-5,545	<0,001
Mat_den	0,957 (0,045)	21,252	<0,001
Horas de sol (verano)	8,026 (1,210)	6,631	<0,001
ITH	-4,365 (0,541)	-8,064	<0,001
Rad. sol prim.	0,002 (0,001)	2,695	0,008
Topo expo	-0,088 (0,017)	-5,085	<0,001
g.l.	149		
AIC	1037		
BIC	1062		
Dev. expl.	0,832		

• **Tabla 6.4.** Coeficientes de las variables incluidas en el modelo seleccionado para densidad, riqueza y diversidad (H'). Consultar pié de la tabla 6.3 para cotejar los códigos de los nombres de las variables.



• **Figura 6.3.** Patrones geográficos de diversidad, riqueza y densidad de mariposas modeladas en el área protegida de Sierra Nevada.

que nos alejamos de los bosques hacia unas zonas de cumbres menos ricas o hacia las zonas basales, más transformadas por el hombre. En las estructuras de hábitat señaladas por nuestros modelos, donde matorral y bosque se alternan creando un paisaje heterogéneo de montaña mediterránea, existen numerosos ecosistemas de ecotono que permiten la coexistencia de especies forestales junto con especies típicas de montaña. El índice topográfico de humedad también parece tener una contribución importante en la definición de valores altos de densidad de mariposas diurnas en Sierra Nevada. Por otro lado, la contribución de este índice es claramente negativa en el caso de la diversidad y la riqueza, mostrando que este atributo del paisaje es importante para definir niveles de densidad elevados, pero conlleva el efecto contrario en relación con las variables vinculadas a la diversidad. No tenemos una explicación clara para la respuesta de esta variable y concluimos que se necesitan más estudios para comprender la influencia de la concentración de sedimentos y la humedad del suelo (medida a través del índice topográfico de humedad) sobre la estructura de las comunidades de mariposas.

La elevación, el número de horas de sol durante el verano, la cantidad de radiación solar durante la primavera y la exposición topográfica fueron variables relevantes en nuestros modelos, pero solo en el caso de la riqueza de especies. Con respecto a la elevación, nuestro modelo muestra una contribución ligeramente negativa, encontrándose los valores más altos en las elevaciones medias seguidos de una fuerte disminución de estos parámetros en las elevaciones altas. En la base de la cordillera, la riqueza y diversidad también son menores que en las elevaciones medias, pero claramente superiores a los parámetros registrados en las elevaciones altas. Gallou *et al.* (2017) encontraron que, con respecto a la diversidad de mariposas en los Alpes franceses, la riqueza de especies en altitudes bajas muestra una relación negativa debido a un mayor grado de antropización. En Sierra Nevada, la antropización en elevaciones bajas, en el borde del área protegida, también debería ser una limitación importante para la diversidad de mariposas. En cualquier caso, este factor por sí solo no explica estos valores bajos en comparación con los descritos en las cotas intermedias. Además de un mayor grado de antropización, el piedemonte muestra otras características ambientales, como un menor nivel de heterogeneidad ecológica, que contribuyen a un mayor empobrecimiento de las comunidades en comparación con las zonas intermedias.

Además, el número de horas de sol durante el verano y la radiación solar durante la primavera se relacionaron positivamente con la riqueza. Estas variables muestran la energía que recibe cada porción del territorio durante las estaciones del año en las que se concentra la mayor parte del crecimiento vegetativo en la montaña. Este atributo del ecosistema está directamente

relacionado con los insumos energéticos y, en última instancia, con los patrones de producción primaria del ecosistema (Peng et al., 2020). En resumen, dos de las variables incluidas en los modelos están vinculadas a los usos del suelo (frecuencia de matorral denso y distancia a los parches de bosque) y las otras seis deben considerarse como variables de tipo topográfico. En el caso de la exposición topográfica, nuestros resultados muestran que los sitios más expuestos tienen valores de riqueza más bajos, y esto debe interpretarse como un parámetro relacionado con la conservación de la humedad. En este sentido, se destaca un equilibrio entre los aportes energéticos y la exposición topográfica, donde las áreas con mayor riqueza son las que reciben más energía solar durante los períodos críticos de crecimiento vegetativo pero están poco expuestas desde el punto de vista topográfico. Esto implica que las zonas intermedias de las laderas albergan mayor número de especies que los fondos de los valles y las divisorias y picos. Nuestros resultados muestran que en un escenario de cambio global, los usos del suelo podrían jugar un papel más importante que los factores asociados al cambio climático a la hora de influir en las tendencias de la biodiversidad de mariposas a esta escala local.

Finalmente, hemos detectado la necesidad de establecer nuevos transectos en el sector oriental del área de estudio para mejorar la comprensión de los factores estudiados. En realidad, la mayor parte de los transectos se concentran en el lado oeste del área de estudio y solo uno se ubica en el extremo oriental de la montaña. Este factor podría estar produciendo sesgos en la proyección geográfica de nuestros resultados.

Gestión y conservación de los puntos calientes de riqueza, diversidad y densidad

Las áreas con los niveles más altos de densidad, diversidad y riqueza enfatizados por nuestros modelos (Fig. 6.3) deben considerarse áreas importantes para la conservación de mariposas en los instrumentos de planificación y manejo del área protegida de Sierra Nevada. Las principales herramientas para la gestión de este espacio protegido son el 'Plan Rector de Ordenación y Ordenación del Territorio' y el 'Plan de Ordenación de los Recursos Naturales' (Decreto 238/2011 de la Junta de Andalucía). Nuestros resultados recomiendan incluir en ambos documentos las indicaciones necesarias para garantizar la conservación de estas zonas privilegiadas. Las pautas a seguir pueden estar enfocadas al mantenimiento de las actividades ganaderas extensivas, regulando un equilibrio óptimo entre los efectos del sobrepastoreo y las con-

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

secuencias de la pérdida del ganado. La pérdida de ganado es un problema común para conservación de la biodiversidad en muchos ecosistemas mediterráneos, que a menudo conduce a graves disminuciones de la biodiversidad (Silva *et al.*, 2019). Por otro lado, el pastoreo excesivo también es perjudicial no solo por el pisoteo de las plantas hospedadoras de las orugas de las mariposas, sino también por el consumo directo de hojas y flores (Munguira *et al.*, 2017). Además, el exceso de ganado suele devenir en concentraciones excesivas alrededor de las fuentes de agua durante el verano, lo que provoca graves daños a los recursos hídricos y al suelo que rodean a estos lugares específicos. Por otro lado, en el noroeste de la Península Ibérica, el progresivo abandono de los usos tradicionales del suelo se ha demostrado como uno de los principales factores que afecta a las tendencias poblacionales de mariposas (Ubach *et al.*, 2020). En resumen, son necesarios más estudios para regular con mayor criterio estas actividades en el espacio protegido de Sierra Nevada. Las áreas destacadas como relevantes por nuestros modelos se concentran principalmente en los ambientes de media montaña presentes en el ecotono entre el límite superior del arbolado y los matorrales de alta montaña. Los usos del suelo en aquellos hábitats con alta densidad, riqueza y diversidad de mariposas están

Las acequias tradicionales de careo de Sierra Nevada constituyen un ejemplo de soluciones basadas en la naturaleza.



relacionados principalmente con la ganadería y, en menor medida, con actividades turísticas que han mostrado un crecimiento significativo durante los últimos años. En el pasado, buena parte de los matorrales de alta montaña de Sierra Nevada fueron gestionados para crear zonas abiertas y pastizales para el pastoreo (García *et al.*, 1999). Estas actividades incluyeron quemas y eliminación de la cubierta vegetal natural. Como resultado, se eliminaron algunos parches de enebro para favorecer el crecimiento de los pastizales. Restaurar estas áreas afectadas debería ser una prioridad, pero esta acción es compleja, debido a la capacidad limitada de regeneración de estas formaciones en el contexto actual de cambio climático (Zamora *et al.*, 2022).

Las prácticas de gestión mencionadas anteriormente son especialmente importantes en un escenario de cambio global. El clima está cambiando rápidamente en todo el planeta (IPCC, 2021), con importantes efectos sobre la biodiversidad, el funcionamiento de los ecosistemas y los servicios ecosistémicos derivados de estas funciones (Montoya & Raffaelli, 2010), siendo estos cambios especialmente dramáticos en los ecosistemas de montaña (Nogués-Bravo *et al.*, 2007). En Sierra Nevada, los datos muestran un continuo calentamiento de la montaña, junto con cambios notables en los patrones de precipitaciones (Pérez-Luque *et al.*, 2016). Además, algunos de los ecosistemas más afectados por estos cambios coinciden con el área enfatizada por nuestros modelos. Por lo tanto, se necesita urgentemente una estrategia basada en un esquema de gestión adaptativa. En este sentido, una recomendación es la naturalización de las plantaciones de pino para crear bosques más heterogéneos en el borde superior de la distribución altitudinal de muchas especies, facilitando una explotación más eficiente del agua y otros recursos importantes para mantener los niveles de productividad de los ecosistemas. Los objetivos podrán enfocarse en una estrategia de restauración ecológica con el propósito de incrementar la resiliencia, la resistencia y la adaptación a los nuevos escenarios impuestos por el cambio climático. Estas recomendaciones son coherentes con las respaldadas por la estrategia de biodiversidad de la Unión Europea, la estrategia de gestión forestal, la de infraestructuras verdes y la de protección del suelo. Nuestros modelos muestran la importancia de las variables relacionadas con el uso del suelo en contraste con las relacionadas con el clima. Esto no significa que las variables relacionadas con el clima no sean importantes, pero sí implica que la gestión del hábitat puede brindar oportunidades para las poblaciones de mariposas en las montañas del Mediterráneo, mitigando los efectos negativos del cambio climático. Estas áreas importantes para la diversidad y la conservación de mariposas no consideran los niveles de singularidad y vulnerabilidad de algunas comunidades ubicadas principalmente en la parte más alta de la montaña, en los ambientes de matorral de alta montaña mediterránea y justo en el piso bioclimático crio-

romediterráneo. Estas comunidades están integradas por especies como *Polommatus golgus* o *Agriades zullichi*, ambas endémicas e incluidas como especies en peligro de extinción en el Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas de Andalucía (Decreto 23/2012 de la Junta de Andalucía, por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y fauna silvestres y sus hábitats). Por lo tanto, una estrategia de conservación eficaz debe considerar criterios de endemidad, vulnerabilidad y singularidad y al mismo tiempo conservar la diversidad, riqueza y densidad de los puntos críticos resaltados por nuestros resultados.

Agriades zullichi, especie incluida en el Catálogo Español y Andaluz de Especies Amenazadas.





CAPÍTULO 7

TENDENCIAS POBLACIONALES DE LAS MARIPOSAS DE SIERRA NEVADA

Introducción

En la actualidad asistimos a una pérdida de diversidad biológica a escala planetaria acelerada debido esencialmente a procesos de pérdida de hábitat, contaminación, consecuencias de la irrupción de especies invasoras y cambios en el clima (Chase *et al.*, 2020). Esta pérdida de especies es de mayor magnitud en grupos megadiversos como los insectos (Harvey *et al.*, 2022). Un limitante para identificar estos procesos de erosión de la diversidad biológica en grupos poco conocidos, como son los artrópodos en general, es precisamente la escasez de series temporales extensas que posibiliten interpretar adecuadamente la magnitud de los cambios poblacionales. Los pocos estudios disponibles apuntan a una tasa de reducción alarmante, si bien la mayor parte de los datos proceden de zonas con un elevado grado de transformación (Cardoso & Leather, 2019; Van der Sluijs, 2020 o Wagner *et al.*, 2021, por citar algunos ejemplos). Sin embargo, otros autores confirman que el proceso de deterioro de la biodiversidad también está impactando en áreas protegidas (Hallmann *et al.*, 2017). Al mismo tiempo, la narrativa en relación con el declive de los insectos tiene algunos objetores, que ponen el énfasis en la necesidad de un mayor volumen de información para mejorar la interpretación de los resultados (Saunders *et al.*, 2020). Entre los insectos, el caso de las mariposas diurnas es una excepción a esta norma general de escasez de datos, pues son numerosos los programas de seguimiento que vienen aportando información útil desde hace ya algunas décadas en relación con este grupo para identificar e interpretar los procesos de cambio. En Reino Unido, en donde se dispone de datos desde el año 1976, el patrón general apunta a un declive en las poblacio-

nes de mariposas diurnas, aunque existen variaciones entre regiones (Fox et al., 2023). De este modo, los resultados generales muestran que en Reino Unido el 80% de las especies de mariposas han experimentado una disminución del 6% en su abundancia o del 42% en su distribución en el periodo 1976-2019. En los distintos países que conforman el Reino Unido los declives en distribución y abundancia son del 45 y 8% en Inglaterra, del 10 y 17% en Irlanda del Norte y del 24 y 8% en Gales. Por el contrario, en Escocia se han registrado incrementos del 37% en la abundancia y del 3% en la distribución. En otros sitios de Europa también existen extensas series de datos de datos que permiten analizar tendencias de forma fiable. Por ejemplo, en Países Bajos se ha registrado un declive si cabe más intenso y se cifra en una pérdida del 50% de mariposas desde comienzos de la década de 1990 (Van Swaay et al., 2021). Al otro lado del Océano Atlántico, en Ohio (Estados Unidos), una extensa red de seguimiento de mariposas diurnas ha detectado un descenso en la densidad de mariposas del 33% en 21 años (Wepprich et al., 2021). En la región mediterránea, los casos de estudio son escasos, a excepción de Cataluña, en donde un detallado programa de seguimiento de mariposas diurnas se viene desarrollando desde el año 1994 (con datos en algunas localidades desde 1988). Análisis recientes para la zona mediterránea de esta región y que incluyen también a Andorra y Menorca, muestran que el 70% de un grupo de 66 especies está en regresión (Melero et al., 2020), mientras que Colom et al. (2022), apuntan a que el 53% de las especies de mariposas diurnas de Cataluña están en declive y tan solo el 12% de las especies muestran incrementos poblacionales. Sin embargo, estos cálculos se han confeccionado solamente sobre algo más de la mitad de las especies citadas para Cataluña, que son precisamente las que presentan una distribución más amplia. La porción de especies no analizada se refiere principalmente a aquellas especies más raras y de distribución localizada, que posiblemente presenten tendencias regresivas más acentuadas. En el otro extremo del Mediterráneo, en el Parque Nacional de los bosques de Dadia-Lefkimi-Soufli (Grécia), la composición de la comunidad de mariposas cambió significativamente en el lapso de 13 años (1998-2011/2012) de forma simultánea a un aumento de la temperatura (Zografou et al., 2014). Estos cambios involucraron una mayor prevalencia de especies asociadas a zonas cálidas (especies de zonas bajas) frente a los especialistas de zonas frías. Finalmente, otro caso de estudio centrado en la región mediterránea lo constituye la primera lista roja para Italia, en la cual se concluye que el 6,3 % de las especies están amenazadas, mientras que la situación es estable para la mayoría de las especies de mariposas (Bonelli et al., 2018).

Las zonas de montaña albergan los mayores niveles de diversidad de mariposas diurnas de toda Europa (Numa et al., 2016). Al mismo tiempo son el hábitat de un buen número de especies con un notable grado de especia-

lización ecológica. Por ello se presupone de antemano que estos ambientes presentan una sensibilidad especial a los procesos de pérdida de la biodiversidad. Simultáneamente, las montañas habitualmente constituyen territorios protegidos (el 19% de las montañas del planeta están protegidas, excluyendo la Antártida, Jacobs et al, 2021) y en consecuencia cabe esperar que los efectos de los cambios de usos del territorio más intensivos queden, de algún modo, minimizados. Sin embargo, estos ambientes montañosos son también susceptibles de sufrir los impactos de los cambios en los usos tradicionales de territorio, que se proponen como uno de los motores de cambio global más influyentes en las montañas ibéricas (Mora et al. 2022). Por otro lado, la información disponible apunta a que conforme ascendemos en altitud comienzan a prevalecer los impactos del cambio climático sobre aquellos relacionados con los cambios de los usos del suelo (Zamora et al., 2022). Al mismo tiempo, la presencia de un elevado número de situaciones microclimáticas de refugio debidas a la complejidad topográfica y al efecto de la altitud (Trivedi et al., 2017), también podrían estar mitigando o tamponando parcialmente los efectos del cambio climático en la alta montaña. Sea como fuere, tratar de entender los factores que modulan la tendencia de las poblaciones de insectos en las montañas mediterráneas es un verdadero reto con no pocas incógnitas que resolver.

Finalmente, es necesario indicar que el análisis de la tendencia de las poblaciones de organismos con patrones temporales que han de ser tenidos en cuenta al calcular la abundancia a partir de una serie temporal de conteos se ha visto claramente mejorado con el diseño de nuevas técnicas matemáticas. En este sentido, el paquete estadístico *rbms* (Schmucki et al., 2022) ha supuesto un salto cuantitativo y cualitativo de enorme importancia a la hora de calcular la tendencia de especies y poblaciones de mariposas diurnas. Esta es la base del análisis de tendencias poblacionales llevado a cabo en el presente capítulo y otros análisis recientes de la tendencia de mariposas diurnas llevados a cabo en Finlandia (Hällfors et al., 2021), Israel (Comay et al., 2020), en el conjunto de Europa para el análisis de mariposas asociadas a praderas (Van Swaay, et al., 2022), Reino Unido (Plummer et al., 2023), Cataluña (p.e. Ubach et al., 2021, 2022) y en el Parque Nacional de los Picos de Europa (Mora et al., 2023), por citar algunos ejemplos.

Los objetivos del presente capítulo son:

- Identificar cual es la tendencia en el corto plazo (2012-2023) de las poblaciones de mariposas de Sierra Nevada estudiadas en 20 localidades diferentes y cubriendo un gradiente altitudinal desde los 700 hasta por encima de los 3.000 msnm.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- Definir indicadores que permitan profundizar en la dinámica de grupos de especies concretos.
- Explorar la respuesta de las tendencias en relación con los patrones de distribución altitudinal de las diferentes especies.

El gradiente altitudinal del esquema de seguimiento de mariposas de Sierra Nevada es uno de los más amplios de Europa, y comprende un desnivel de más de 2.500 m.



Material y métodos

Área de estudio

Sierra Nevada (SE de España) forma parte de un sistema de cordilleras más extenso: las cordilleras Béticas y se extiende de este a oeste a lo largo de unos 100 km, ostentando unos 50 valles conformados de forma radial desde el eje axial (ver Fig. 4.2 en el capítulo 4). Se trata de un relieve montañoso que incluye la cumbre más elevada de la Península Ibérica, el Pico Mulhacén (3.479 msnm). Desde la cumbre del Mulhacén hasta los 270 msnm de cota mínima en su extremo más oriental, el gradiente ambiental es extremadamente amplio. Fruto de esta heterogeneidad, aparece una amplia variedad de ecosistemas que incluye bosques autóctonos de fagáceas (*Quercus rotundifolia* y *Q. pyrenaica* esencialmente), plantaciones de pino de diversas especies, pinares autóctonos (entre las plantaciones y los pinares autóctonos se han citado hasta 26 taxones de coníferas, Lorite, 2016), cultivos, zonas de matorral y, por supuesto, ecosistemas de alta montaña. Estos últimos aparecen por encima del límite del arbolado (hacia los 2.100 msnm aproximadamente) y son los que atesoran unos niveles más elevados de singularidad ecológica. En estos ambientes dominan los enebrales, sabinares y piornales, aunque también encontramos pastizales psicroxerófilos, pastos húmedos de montaña (borreguiles), roquedos y canchales y ecosistemas lacustres originados por fenómenos de glaciario. La huella humana también es importante en esta y otras montañas del sudeste ibérico y ha condicionado extraordinariamente la estructura y composición de las comunidades biológicas.

La zona de estudio ostenta algunos de las mayores figuras de protección de un espacio natural en España y en Europa: fue declarada Parque Natural en 1989, Parque Nacional en 1999, Reserva de la Biosfera por la UNESCO (desde 1986), Espacio Red Natura 2000 (desde 2006) y posee el distintivo Lista Verde, otorgado a Sierra Nevada por primera vez en el año 2014 por la UICN en reconocimiento a las buenas prácticas de manejo. El área protegida presenta una extensión de 171.984 hectáreas.

Muestreo de mariposas

Los datos que se analizan en el presente capítulo comprenden el muestreo de mariposas diurnas (Lepidoptera, Papilionoidea) realizado entre 2012 y 2023 en veinte localidades (altitud media: 1.936 msnm, mín: 732 msnm; máx: 3.203 msnm) desde principios de marzo hasta finales de septiembre (ver Fig. 4.2, en el capítulo 4). El sistema de muestreo consistió en la realización de transectos basados en el método de Pollard & Yates (1994). Cada individuo fue contado a lo largo del transecto dentro de una banda de 2,5 m a cada lado y 5 m por delante y por encima del observador. La longitud promedio de los transectos fue de 1.912 metros (289 a 3.563 m). Las mariposas fueron identificadas visualmente sin necesidad de captura y solamente se utilizó una manga entomológica en los casos en que su uso fue imprescindible para una correcta identificación. Todas las identificaciones se realizaron a nivel de especie excepto algunos individuos que solo pudieron ser identificados a nivel de género (2,52 % del total de observaciones). Cada transecto se visitó una vez cada dos semanas entre marzo y septiembre, excepto en sitios donde la cobertura de nieve impidió los muestreos hasta mayo o junio (localidades por encima de los 2.300 msnm).

El conjunto de datos incluye registros recopilados entre 2012 y 2023 para 16 de las 20 localidades estudiadas y entre 2014 y 2023 para las otras cuatro (Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal). En 2018 solamente se completaron los censos en 7 localidades (Laguna Seca, Campos de Otero, borreguiles de San Juan, Loma de Papeles Alto y Bajo, Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal). Dieciséis de los veinte transectos fueron realizados por técnicos del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (www.obsnev.es) y los cuatro transectos restantes fueron realizados por voluntarios previamente formados para seguir el protocolo y minimizar errores en cuanto a la identificación. Los datos se anotaron directamente en una ficha de campo, se validaron y se guardaron en la plataforma digital del mencionado Observatorio. Se implementaron mecanismos de validación antes de la digitalización de la información para evitar errores. La nomenclatura utilizada sigue a Wiemers *et al.* (2018).

Análisis de datos

Tendencia de las especies

Se calculó el nivel poblacional de cada una de las especies a partir de la suma de los conteos realizados en cada localidad para cada año. Para ello, se ajustó una curva de vuelo empleando el paquete *rbms* (Schmucki et al., 2022) implementado en el software RStudio 2022.07.2 (R Core Team, 2022). Este método permite modelar datos procedentes de conteos estacionales a escala regional (Dennis et al., 2016). El procedimiento consiste en emplear todos los recuentos de todos los sitios en los que se encuentra presente una especie a fin de producir una curva fenológica para cada año y para cada especie en el conjunto del área de estudio. Esto se realizó ajustando una curva GAM (*Generalized Additive Model*, Modelo Aditivo Generalizado) a partir de la abundancia registrada en los conteos de campo. El resultante fue una curva fenológica adaptada según la abundancia de cada especie en cada transecto y en cada año, lo cual ofrece un índice anual que queda definido a partir del conjunto de conteos. Seguidamente se empleó un GLM (*Generalized Linear Model*, Modelo Linear Generalizado) de Poisson para obtener un índice anual a través de un proceso de colapsado de los índices locales en aquellos sitios en donde hay datos suficientes para completar los cálculos. Para ello se estableció un umbral mínimo de tres localidades y tres conteos con presencia de la especie en un año determinado y un mínimo de dos individuos por cada uno de esos tres conteos. A través de este sistema, el modelo corrige posibles sesgos derivados del hecho de que algunos transectos dispongan de un mayor número de datos, distribuyendo el peso de los resultados locales en función de la curva fenológica previamente calculada para la especie en el conjunto de las localidades estudiadas. Igualmente, este procedimiento permite estimar de forma indirecta el valor correspondiente en años en los que carecemos de suficientes datos para alcanzar el umbral establecido. Finalmente, se ajustó un modelo lineal con los índices anuales para calcular la tendencia con respecto al tiempo y se añadieron los intervalos de confianza al 95% a partir de un método *Bootstrap*, el cual involucra hasta 500 iteraciones con submuestras aleatorias de los datos y permite determinar la significación estadística de las tendencias. Esto último posibilita realizar una evaluación de la incertidumbre asociada a las tendencias de abundancia.

De todos estos análisis se excluyeron cinco especies (*Favonius quercus*, *Lampides boeticus*, *Leptotes piritous*, *Vanessa cardui* y *Vanessa atalanta*) debido a que bien por su carácter migrador o bien por su detectabilidad (por ejemplo, *Favonius quercus*, que tiende a posarse en las copas y ramas de los árboles

y pasa frecuentemente desapercibida), su tendencia no se puede vincular a cambios en las condiciones locales. También se excluyeron las tendencias poco fiables resultantes de datos insuficientes. Las dos especies del género *Hyponophele* han sido analizadas de forma conjunta como *H. lycaon* debido a la dificultad de separar especies durante la realización de censos visuales. En cualquier caso, la práctica totalidad de los individuos de este género capturados en el transcurso de los muestreos se han correspondido con la especie *H. lycaon*. Finalmente, tanto los individuos de *Polyommatus celina* como los de *P. icarus*, fueron considerados dentro del grupo de *Polyommatus icarus*, también por la dificultad para separar ambos taxones sin recurrir a técnicas moleculares (Dinca et al., 2011).

Las tendencias se clasificaron en seis categorías en base a la estimación de la pendiente ofrecida por el modelo lineal siguiendo a Pannekoek & Van Strien (2005):

- Incremento fuerte: incremento significativo mayor al 5% anual.
- Incremento moderado: incremento significativo inferior al 5% anual.
- Tendencia incierta: ningún cambio significativo, pero sí cambios de algún tipo, ya sean positivos o negativos que probablemente sean superiores al 5 % por año.
- Tendencia estable: sin cambios significativos, pero sí cambios de algún tipo, ya sean positivos o negativos que probablemente sean inferiores al 5 % por año.
- Descenso moderado: descenso significativo, pero inferior al 5% anual.
- Descenso fuerte: descenso significativo superior al 5% anual.

Así mismo, a partir de estos modelos se obtuvieron valores de tasas de variación anual. Los valores por debajo del '1' involucran descensos poblacionales y los valores por encima del '1', incrementos. También se obtuvo un valor de porcentaje de cambio para todo el periodo estudiado.

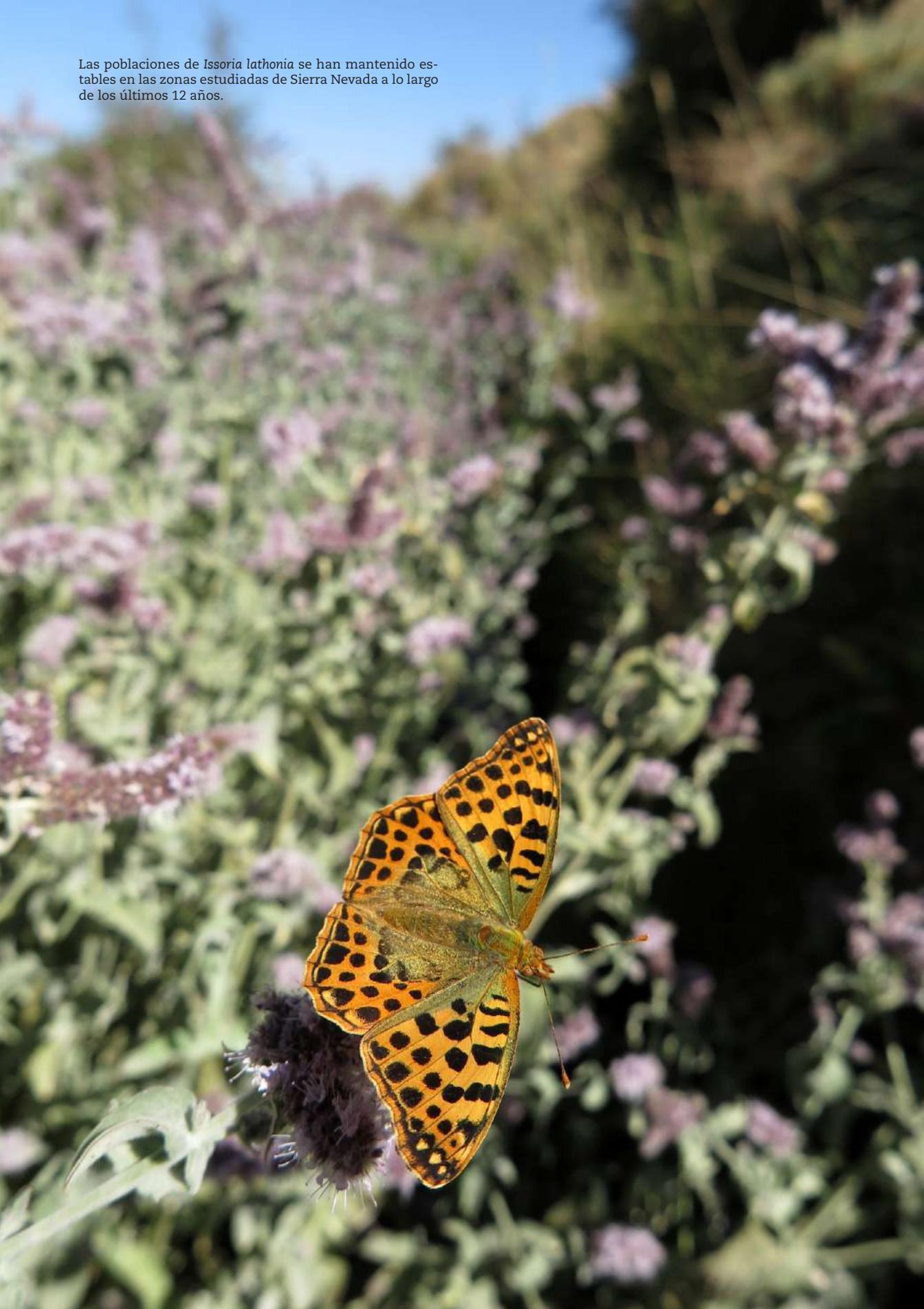
Cálculo de indicadores

A partir de los resultados obtenidos para cada especie se definieron los siguientes indicadores multiespecie:

- ALLSI (*All Species Indicator*): incluye a la totalidad de las especies para las que fue posible calcular una tendencia.
- COMSI (*Common Species Indicator*): subgrupo de las especies más comunes de entre las que fue posible inferir una estimación de la tendencia. Se siguió un criterio experto y el resultado fue la inclusión de 16 especies (*Colias crocea*, *Pieris brassicae*, *Pieris rapae*, *Aricia cramera*, *Polyommatus icarus*, *Pararge aegeria*, *Lasiommata megera*, *Lycaena phlaeas*, *Anthocharis euphenoides*, *Melanargia lachesis*, *Pyronia bathseba*, *Pyronia tithonus*, *Pontia daplidice*, *Iphiclides feisthamelii*, *Papilio machaon* y *Maniola jurtina*).
- HMSI (*High Mountain Species Indicator*): subgrupo de especies asociadas a ecosistemas de alta montaña. Para identificar a estas especies se calculó el porcentaje de los conteos de cada especie en cada tramo y se seleccionaron las especies que concentraron más del 70% de los contactos en matorrales, canchales y pastizales de alta montaña. El resultado fue la inclusión de 11 especies (*Parnassius apollo*, *Issoria lathonia*, *Aglais urticae*, *Fabriciana niobe*, *Erebia hispania*, *Speyeria aglaja*, *Satyrus actaea*, *Melanargia occitanica*, *Plebejus idas*, *Lycaena alciphron* y *Hesperia comma*).

Estos indicadores multiespecie fueron calculados a partir de la combinación de los índices de abundancia de cada especie empleando su media geométrica, que resulta más adecuada para promediar las tasas de crecimiento de una misma variable en sucesivos períodos y apropiada para estudiar cambios en la biodiversidad (Buckland et al., 2005). A partir de ahí, se generó un indicador utilizando un suavizado (*smoother*). Este suavizado se basa en la construcción de una regresión polinómica local (suavizado de *loess*, con intervalo 0,75 y grado 2) empleando subconjuntos de datos locales o vecinos de cada punto a lo largo del eje x (el tiempo, en este caso) (Cayuela & de la Cruz, 2022). Como resultado se obtuvieron muchas curvas de regresión que se unieron formando una curva suavizada, la cual permite describir la tendencia de los datos. Este proceso se repitió con cada una de las 500 iteraciones a partir de las cuales se tomaron cuantiles para producir intervalos de confianza del 95% en torno a los indicadores. Todos los valores para el cálculo de los indicadores fueron transformados de tal manera que el indicador comenzó en 100 para el primer año de muestreo. A partir del indicador suavizado se implementó una regresión lineal a fin de calcular la tendencia. Las tendencias

Las poblaciones de *Issoria lathonia* se han mantenido estables en las zonas estudiadas de Sierra Nevada a lo largo de los últimos 12 años.



fueron calculadas para cada iteración y se produjeron intervalos de confianza del 95% en torno a la tendencia, los cuales se utilizaron para evaluar el nivel de significación. Para la clasificación de las tendencias se empleó el criterio propuesto por Pannekoek & Van Strien (2005) como en el caso de las tendencias por especie. Dicho cálculo de las tendencias se realizó en base a la pendiente multiplicativa. Todos los análisis se realizaron empleando el paquete estadístico *rbms* (Schmucki et al., 2022) implementado en el software RStudio 2022.07.2 (R Core Team, 2022).

Relaciones entre tendencia y distribución altitudinal de las especies

Se calculó la distribución altitudinal de los contactos para cada una de las especies para las que fue posible calcular la tendencia. A fin de excluir localidades con presencia ocasional de una determinada especie, no se tuvieron en cuenta sitios en donde el número de contactos en los 12 años estudiados fue inferior a 10 individuos, lo cual elimina contactos de tipo ocasional o accidental. A partir de esta información se obtuvieron los siguientes parámetros vinculados con el rango altitudinal ocupado por cada especie:

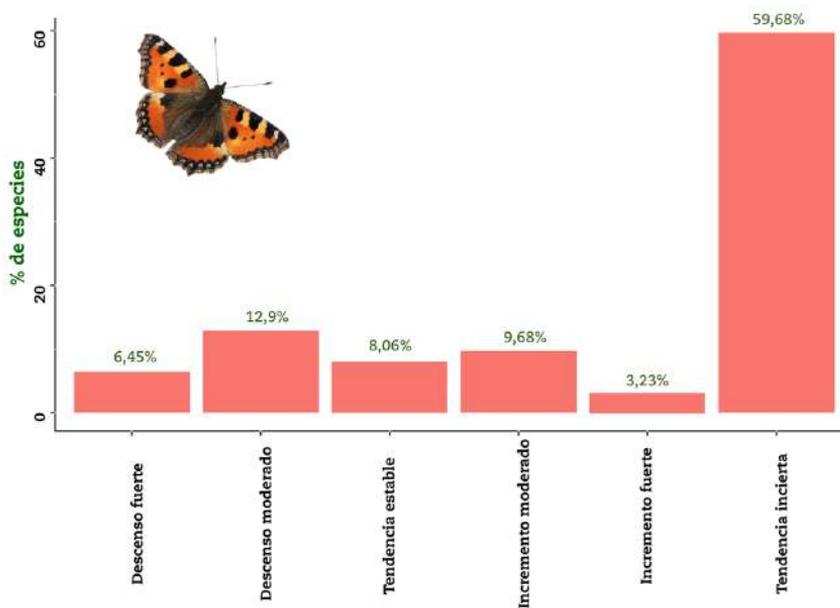
- Altitud media.
- Mediana de la distribución de altitudes.
- Límite inferior de distribución.
- Límite superior de distribución.
- Desviación estándar de la distribución altitudinal, como medida de la dispersión de los datos.
- Error estándar de la distribución altitudinal. Se calcula como la desviación estándar dividida por la raíz cuadrada del tamaño de la muestra y cuantifica las oscilaciones de la media muestral alrededor de la media poblacional (Abraira, 2002).
- Cuantil 5: el valor de la variable que excluye el 5 % de los datos en el rango inferior de valores.
- Cuantil 95: el valor de la variable que excluye el 95 % de los datos en el rango inferior de valores.

Empleando esta información se implementaron correlaciones bivariadas de Pearson entre el porcentaje de cambio total para cada especie y el valor para cada una de las variables de referencia.

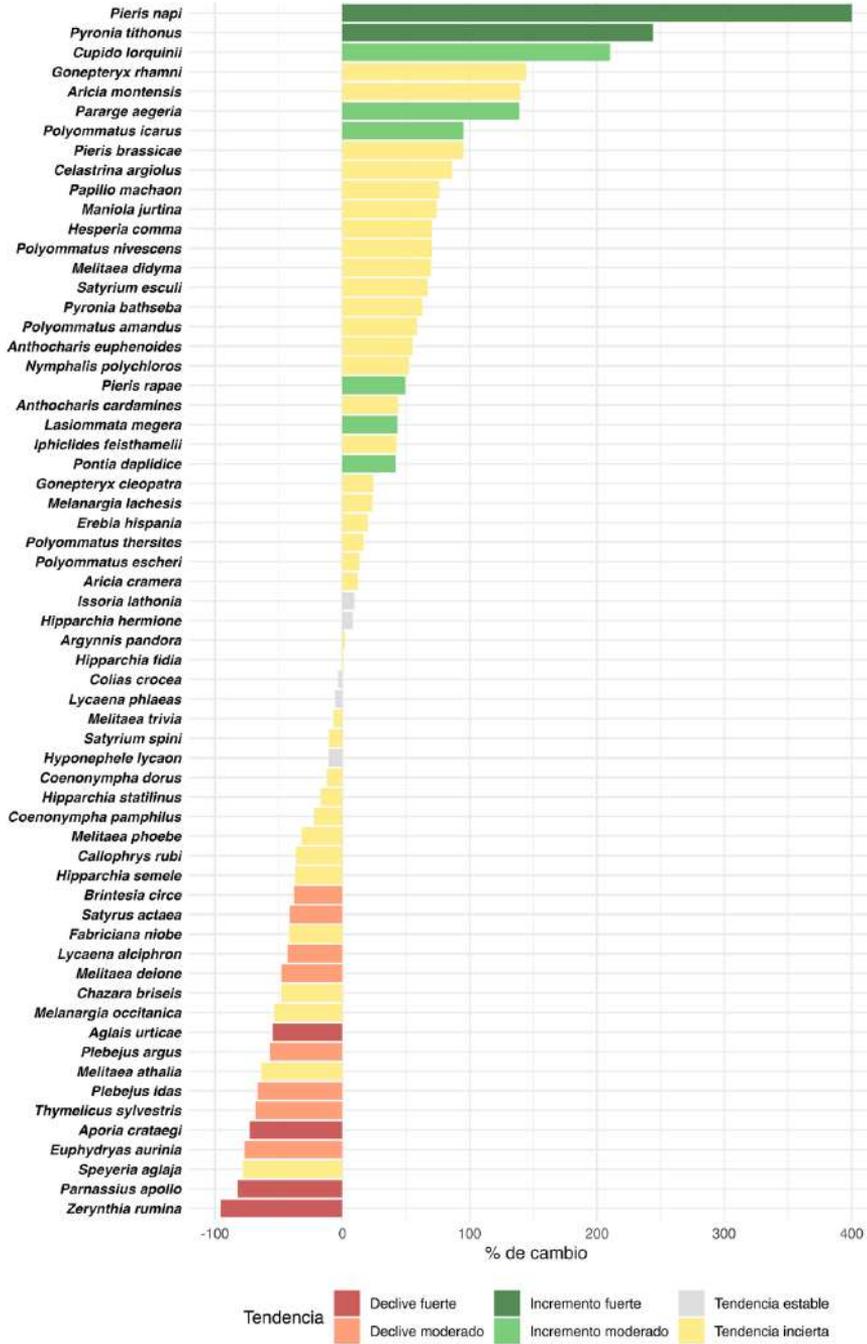
Resultados

Tendencia de las especies

Siguiendo los criterios establecidos ha sido posible calcular la tendencia para 62 especies (Tabla 7.1), lo cual supone el 59,6% del total de especies detectadas en este periodo y representa el 88,5% de los contactos totales. En total, 12 especies se encuentran en declive (19,35%) y 8 han incrementado sus niveles poblacionales (12,91%) en el lapso de 12 años (Figs. 7.1 y 7.2). La tendencia es estable para 5 especies (8,06%) e incierta para las 37 restantes (59,68%). Dentro de las especies en declive, 8 han sido categorizadas dentro de un declive moderado (*Lycaena alciphron*, *Euphydryas aurinia*, *Melitaea deione*, *Plebejus argus*, *Plebejus idas*, *Thymelicus sylvestris*, *Brinthesia circe* y *Satyrus actaea*) y 4 en declive fuerte (*Aglais urticae*, *Aporia crataegi*, *Zerynthia rumina* y *Parnassius apollo*). Respecto a las especies cuyas poblaciones han crecido en los últimos 12 años, se identifican 2 especies con un incremento fuerte (*Pieris napi* y *Pyronia tithonus*) y otras 6 con un incremento moderado (*Pararge aegeria*, *Polyommatus icarus*, *Cupido lorquini*, *Pontia daplidice*, *Pieris rapae* y *Lasiommata megera*). Las 5 especies con tendencia estable son: *Issoria lathonia*, *Hyponephele lycaon*, *Hipparchia hermione*, *Lycaena phlaeas* y *Colias crocea*.



• **Figura 7.1.** Porcentaje de especies asignado a cada categoría en función de su tendencia.



• **Figura 7.2.** Porcentaje de cambio de las especies de mariposas de Sierra Nevada incluidas en los análisis durante el periodo estudiado (ver tabla 7.1).

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

• **Tabla 7.1.** Tendencia de todas las especies de mariposas de Sierra Nevada que reúnen las condiciones establecidas para analizar su tendencia. Se incluye el número de años considerado en los presentes análisis y el porcentaje de cambio registrado en el periodo estudiado.

Especie	Años con datos	% de cambio	Tendencia
<i>Aglais urticae</i>	12	-54,51	Declive fuerte
<i>Anthocharis cardamines</i>	11	43,65	Incierta
<i>Anthocharis euphenoides</i>	12	55,16	Incierta
<i>Aporia crataegi</i>	12	-72,62	Declive fuerte
<i>Argynnis pandora</i>	12	1,93	Incierta
<i>Aricia cramera</i>	12	12,16	Incierta
<i>Aricia montensis</i>	12	139,63	Incierta
<i>Brintesia circe</i>	12	91,92	Incremento moderado
<i>Callophrys rubi</i>	12	-36,26	Incierta
<i>Celastrina argiolus</i>	12	86,33	Incierta
<i>Chazara briseis</i>	12	-48,18	Incierta
<i>Coenonympha dorus</i>	12	-11,84	Incierta
<i>Coenonympha pamphilus</i>	12	-22,15	Incierta
<i>Colias crocea</i>	12	-3,29	Estable
<i>Cupido lorquini</i>	10	210,09	Incremento moderado
<i>Erebia hispania</i>	12	19,90	Incierta
<i>Euphydryas aurinia</i>	12	-76,76	Declive moderado
<i>Fabriciana niobe</i>	12	-41,99	Incierta
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	12	24,39	Incierta
<i>Gonepteryx rhamni</i>	9	144,53	Incierta
<i>Hesperia comma</i>	10	70,43	Incierta
<i>Hipparchia fidia</i>	12	0,55	Incierta
<i>Hipparchia hermione</i>	12	8,22	Estable
<i>Hipparchia semele</i>	12	-37,12	Incierta
<i>Hipparchia statilinus</i>	12	-17,29	Incierta
<i>Hyponphele lycaon</i>	12	-10,84	Estable
<i>Iphiclides feisthamelii</i>	12	42,51	Incierta
<i>Issoria lathonia</i>	12	9,46	Estable
<i>Lasiommata megera</i>	12	43,28	Incremento moderado
<i>Lycaena alciphron</i>	12	-42,88	Declive moderado

Especie	Años con datos	% de cambio	Tendencia
<i>Lycaena phlaeas</i>	12	-5,64	Estable
<i>Maniola jurtina</i>	12	74,31	Incierta
<i>Melanargia lachesis</i>	12	23,47	Incierta
<i>Melanargia occitanica</i>	12	-53,64	Incierta
<i>Melitaea athalia</i>	12	-63,56	Incierta
<i>Melitaea deione</i>	11	-47,94	Declive moderado
<i>Melitaea didyma</i>	12	69,47	Incierta
<i>Melitaea phoebe</i>	12	-32,05	Incierta
<i>Melitaea trivia</i>	12	-7,03	Incierta
<i>Nymphalis polychloros</i>	12	52,27	Incierta
<i>Papilio machaon</i>	12	75,94	Incierta
<i>Pararge aegeria</i>	12	138,87	Incremento moderado
<i>Parnassius apollo</i>	12	-81,98	Declive fuerte
<i>Pieris brassicae</i>	12	95,27	Incierta
<i>Pieris napi</i>	12	400,09	Incremento fuerte
<i>Pieris rapae</i>	12	49,35	Incremento moderado
<i>Plebejus argus</i>	12	-57,00	Declive moderado
<i>Plebejus idas</i>	12	-66,47	Declive moderado
<i>Polyommatus amandus</i>	12	58,49	Incierta
<i>Polyommatus escheri</i>	12	13,13	Incierta
<i>Polyommatus icarus</i>	12	107,04	Incremento moderado
<i>Polyommatus nivescens</i>	12	70,41	Incierta
<i>Polyommatus thersites</i>	12	16,46	Incierta
<i>Pontia daplidice</i>	12	41,67	Incremento moderado
<i>Pyronia bathseba</i>	12	62,60	Incierta
<i>Pyronia tithonus</i>	12	243,80	Incremento fuerte
<i>Satyrrium esculi</i>	12	67,10	Incierta
<i>Satyrrium spini</i>	12	-10,69	Incierta
<i>Satyrus actaea</i>	12	-41,48	Declive moderado
<i>Speyeria aglaja</i>	12	-78,09	Incierta
<i>Thymelicus sylvestris</i>	10	-68,17	Declive moderado
<i>Zerynthia rumina</i>	12	-95,60	Declive fuerte

Indicadores multiespecie

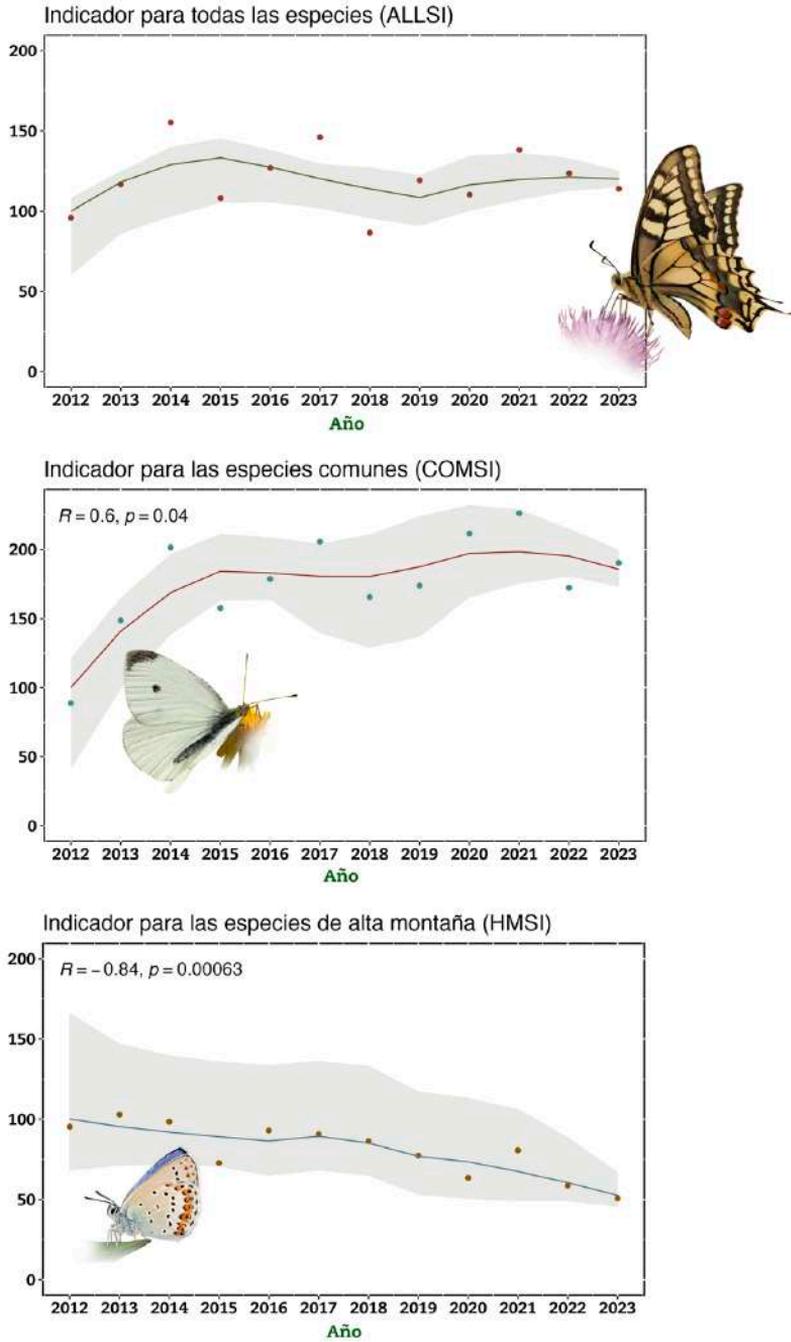
El indicador compuesto por las 62 especies para las que fue posible calcular la tendencia mostró una evolución estable no significativa (g.l.: 11; $p=0,89$), con una ganancia prácticamente imperceptible de individuos del 0,9% en doce años (Tabla 7.2 y Fig. 7.3). Por el contrario, el indicador generado para estudiar la tendencia de las especies comunes mostró una tendencia creciente (g.l.: 11; $p=0,04$) (Fig. 7.3). Esta tendencia refleja un crecimiento acumulado de las poblaciones de especies comunes del 54,3% en doce años y ha sido categorizada como un incremento moderado. Finalmente, el indicador diseñado para las especies presentes prioritariamente en los ecosistemas de alta montaña mostró el comportamiento opuesto y experimentó un declive moderado con una tasa de cambio acumulada para el periodo estudiado del -43,3% (g.l.: 11; $p=0,0006$) (Fig. 7.3).

- Tabla 7.2. Evolución de los indicadores de todas las especies de mariposas evaluadas, de especies comunes y de especies de alta montaña a lo largo del tiempo. *: $p<0,05$; ***: $p<0,001$.

Indicador	Tasa de cambio	% de cambio	Categoría	Coef.	p-valor
ALLSI (todas las especies)	1,00	0,9	Estable	0,23	0,89
COMSI (especies comunes)	1,04	54,3	Incremento moderado	6,99	0,04*
HSMI (especies de alta montaña)	-0,95	-43,3	Declive moderado	-3,88	0,0006***

Efecto de la distribución altitudinal sobre la tendencia (Fig. 7.4)

Las especies que ostentan distribuciones medias más elevadas han registrado tasas de variación poblacional más negativas que las que habitan en promedio en las zonas más bajas de la montaña ($r= -0,4$, $p= 0,0012$). Esta relación también resultó estadísticamente significativa cuando se contrastó la tendencia con la mediana de la altitud ($r= -0,39$, $p= 0,0017$), redundando en el resultado de que las tendencias son más negativas cuanto mayor es la elevación a la que se sitúan los biotopos de la especie. Así mismo, se encontró una relación estadísticamente consistente al contrastar la tasa de variación poblacional en los últimos 12 años y la altitud a la que se sitúan los límites inferiores de distribución de las especies ($r= -0,42$, $p= 0,00076$). Sin embargo, la altitud a la que se sitúan los límites de distribución superiores de las especies no guarda relación con su tendencia. Tanto la desviación estándar del



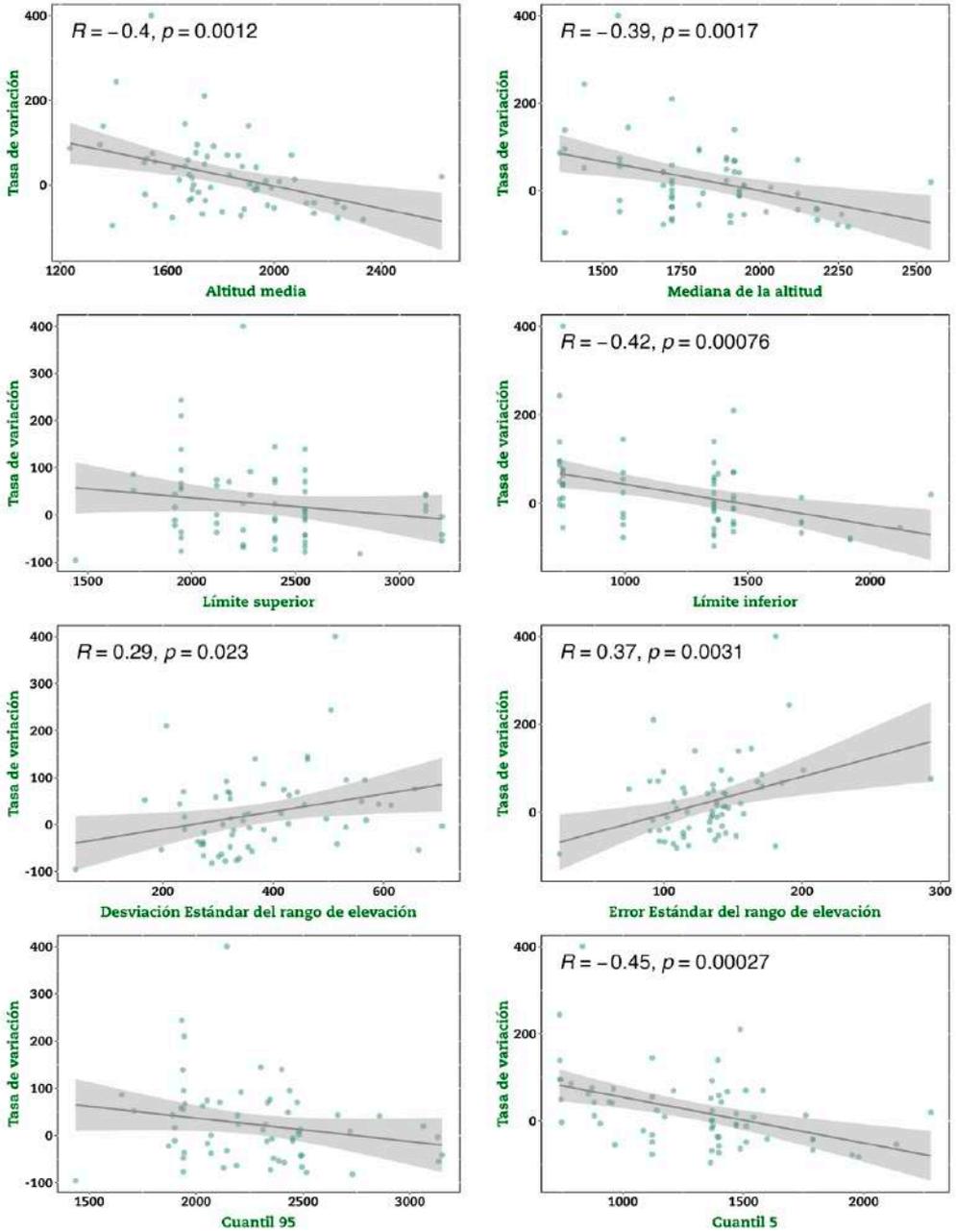
• **Figura 7.3.** Tendencia del indicador multiespecie que incluye a todas las especies de mariposas nevadenses incluidas en los análisis (n= 62), para todas las especies comunes (n= 16) y para todas las especies de alta montaña (n= 11) que cumplen los requisitos para la modelización de su tendencia. En el eje de abcisas se muestra el valor del indicador, siendo 100 el valor para el primer año.

rango de elevación como el error estándar también influyeron de forma considerable en la tendencia de las especies (SD: $r = 0,29$, $p = 0,023$ y SE: $r = 0,37$, $p = 0,0031$). En esta ocasión con una relación positiva, que viene a enunciar que las especies con rangos altitudinales más amplios presentan tendencias más positivas que las que ostentan rango de distribución más estrechos.

Finalmente, al eliminar valores extremos comprobamos que el valor correspondiente al cuantil 5 tiene un efecto diferente sobre la tendencia que el valor correspondiente al cuantil 95. En el primer caso (cuantil 5), la relación fue significativa desde el punto de vista estadístico ($r = -0,45$, $p = 0,00027$), mientras que en el segundo no existió relación con suficiente significación estadística.

Pontia daplidice es una de las especies cuyas poblaciones están creciendo en las zonas estudiadas. En 12 años este crecimiento ha sido cercano al 42%.





• **Figura 7.4.** Tasa de variación de las especies consideradas en el análisis frente a la elevación media, a la mediana de la altitud, a la altitud más baja a la que han sido detectadas y a la altitud mayor a la que ha sido detectada, a la desviación estándar de su rango de distribución altitudinal, al error estándar de su rango de distribución y cálculos equivalentes para los valores establecidos en los cuantiles 5 y 95 de todos los registros de distribución altitudinal.

Discusión

Los datos recabados en Sierra Nevada para las comunidades de mariposas a lo largo de los últimos 12 años (2012-2023) muestran que la proporción de especies en declive es del 19,3%, mientras que hasta un 12,9% de las especies experimentan tendencias positivas. Estos datos discrepan de lo que conocemos de buena parte de las localidades estudiadas en Europa, en donde se observa un declive generalizado de las poblaciones de mariposas (Warren *et al.*, 2021). Sin embargo, nuestros resultados no difieren excesivamente de los patrones detectados en otras zonas de la Península Ibérica, especialmente en lo que se refiere a las zonas de estudio caracterizadas por un mayor grado de aridez (Tabla 7.3). En el Parque Nacional de Picos de Europa, el 27% de las especies están en declive poblacional mientras que ninguna presenta una tendencia positiva (Mora *et al.*, 2023). En Cataluña los análisis más recientes han permitido discernir entre tres regiones ecológicamente bien diferenciadas: alpina, mediterránea húmeda y mediterránea árida, lo cual dota de un especial interés a la interpretación de la información (Ubach *et al.*, 2021). En las tres regiones en conjunto, la proporción de especies en regresión es netamente superior a la de especies con tendencia positiva. En la región alpina catalana el porcentaje de especies en regresión es del 22,4% y el de especies en incremento es de tan solo del 3,4%. En la región mediterránea húmeda el porcentaje de especies en regresión es del 31,4%, mientras que el de especies en incremento es del 2,2%. En la región árida de Cataluña, el 28,5% de las especies están en declive y el 14,2% incrementan sus poblaciones. Otros datos Cataluña y Andorra muestran un 35,9% de especies en regresión y un 11,55%

• **Tabla 7.3.** Tendencias de las mariposas diurnas en diferentes lugares de España [Referencias: Mora *et al.*, 2023 (1), Ubach *et al.*, 2021 (2), Stefanescu *et al.*, 2011a (3), Melero *et al.*, 2016 (4), Caro-Miralles & Gutiérrez, 2023 (5) y Presente capítulo (6)].

	Años	Negativa	Estable	Positiva	Incierta	Refs.
Picos de Europa	6,6	27%	2%	0%	71%	1
Cataluña (región alpina)	13,9	22,4%	15,51%	3,45%	58,63%	2
Cataluña (región mediterránea húmeda)	22,8	31,46%	30,33%	2,24%	35,95%	2
Cataluña (región mediterránea árida)	16,7	28,57%	23,81%	14,29%	33,33%	2
Cataluña + Andorra	~24	35,89%	28%	11,54%	24,35%	3
Región mediterránea de Cataluña, Menorca y Andorra	~20	70%	7,58%	22,72%	-	4
Sierra de Guadarrama	14	28%	35%	24%	13%	5
Sierra Nevada	11,8	19,3%	8,1%	12,9%	59,7%	6

que incrementan sus poblaciones (Stefanescu *et al.*, 2011), mientras que los datos para Cataluña, Andorra y Menorca juntas apuntan a un declive del 70% de las especies de mariposas diurnas (Melero *et al.*, 2016). Los resultados obtenidos en la Sierra de Guadarrama son los que ofrecen mayor similitud con los obtenidos en Sierra Nevada en cuanto a la proporción de especies en regresión y en incremento, ya que entre 2005 y 2018 el porcentaje de especies en declive fue del 28% mientras que el 24% de las especies incrementaron sus poblaciones (Caro-Miralles & Gutiérrez, 2023). Estos resultados sugieren que a nivel de la Península Ibérica podría existir un gradiente en los patrones de tendencia de las mariposas, en donde las comunidades de las zonas mediterráneas más áridas se están comportando mejor que las de las zonas húmedas en lo que se refiere a las tendencias poblacionales. Un artefacto de la metodología empleada suele poner de relieve las limitaciones relacionadas con la extensión de las series de datos. Esto se puede deber a que una serie temporal más larga permite incluir en los cálculos de las tendencias a un mayor número de especies. El incremento en el número de especies consideradas suele involucrar la inclusión de especies localizadas y raras, que habitualmente aportan números bajos y cuyas poblaciones se sitúan en zonas muy restringidas que no siempre coinciden con el trazado de los transectos. Son estas especies precisamente las que pueden estar ofreciendo tendencias mayoritariamente negativas y su exclusión debido un número reducido de transectos o a una serie temporal poco extensa contribuye a subestimar la proporción de especies en declive (Ubach *et al.*, 2021). Cierta excepción a esta norma la constituyen los datos procedentes del Parque Nacional Picos de Europa, en donde el declive es prácticamente generalizado en todas las especies estudiadas a pesar de que tan solo cuenta con una serie de datos de nueve años (Mora *et al.*, 2023). En nuestro caso, un 59,7% de las especies con tendencia incierta refuerza la evidencia de que es necesaria una serie temporal más extensa para conocer mejor el signo de las tendencias de las poblaciones de mariposas de Sierra Nevada. Por otro lado, la tendencia incierta de algunas de estas especies podría no estar relacionada con la longitud de la serie temporal ya que, al igual que en el caso de otras poblaciones de insectos, el patrón fluctuante entre años es habitual (Akçakaya *et al.*, 2021) y esta dinámica favorece las tendencias de carácter incierto.

A nivel global, según se ha revisado en la introducción del presente capítulo, los datos apuntan hacia una situación de clara reducción poblacional. En Países Bajos, la reducción en la distribución de especies se cifra en el 80% a lo largo del último siglo (Van Strien *et al.*, 2019) y de alrededor del 50% en la abundancia desde comienzos de la década del 90 hasta la actualidad (Van Swaay *et al.*, 2021). En Estados Unidos, los datos recabados en el estado de Ohio apuntan también hacia una reducción drástica, en torno al 33%, en un

lapso de 20 años (Wepprich *et al.*, 2019). El último informe acerca del estado de las mariposas de Reino Unido muestra cifras preocupantes en términos generales, con declives en torno al 6% en la abundancia y al 42% en la distribución en el periodo 1976-2019 (Fox *et al.*, 2023). Sin embargo, la proporción entre las especies cuyas poblaciones están en incremento y en disminución es similar (48% versus 52%) si nos remitimos a todo el conjunto de especies estudiadas, pero claramente desplazado hacia las especies en regresión si solamente tomamos como muestra a las especies con tendencia estadísticamente significativa (41% de incremento y 26% en declive)(Fox *et al.*, 2023).

Nuestros datos muestran que la tendencia general de las mariposas diurnas en Sierra Nevada (62 especies) es estable, lo cual concuerda en cierto modo con la puesta de relieve en el estudio de series temporales extensas de poblaciones de insectos en las Sierras Béticas (Herrera, 2017). En este sentido, Herrera (2017) analiza la evolución de las poblaciones de polinizadores en la Sierra de Cazorla a lo largo de 20 años, concluyendo que, a nivel de comunidad vegetal, hubo un incremento en la abundancia funcional de polinizadores. Este estudio pone de relieve que la disminución de insectos (en este caso, polinizadores) no es un fenómeno universal y que los paisajes no transformados podrían estar tamponando localmente las tasas de extinción puestas de relieve a nivel global en estudios esencialmente llevados a cabo en ambientes con mayor grado de transformación. Sin embargo, en un entorno con un elevado grado de transformación como es Alemania, Hallmann *et al.* (2017) describen un 76% de pérdida de biomasa de insectos voladores (82% durante el verano) a lo largo de 27 años en 63 áreas protegidas. Estos resultados podrían estar denotando la importancia del contexto en el que están embebidas las áreas protegidas, siendo su papel más crucial cuando se encuentran ubicadas en paisajes altamente transformados.

Al profundizar algo más en los resultados obtenidos en Sierra Nevada, comprobamos que bajo una cierta estabilidad en la tendencia de las comunidades a nivel general (indicador ALLSI) subyace una dinámica en la que las especies más comunes (indicador COMSI) crecen de manera relativamente equivalente a como decrecen las poblaciones de los especialistas de alta montaña (indicador HMSI). Las especies asociadas en Sierra Nevada a los ambientes de alta montaña que presentan una tendencia incierta son *Hesperia comma*, *Erebia hispania*, *Speyeria aglaja*, *Melanargia occitanica* y *Fabricia niobe*, mientras que la tendencia de *Issoria lathonia* es estable. Sin embargo, *Aglais urticae*, *Parnassius apollo*, *Plebejus idas*, *Lycaena alciphron* y *Satyrus actaea* han perdido numerosos efectivos en poco más de una década. Efectivamente, en términos generales, son las especies de carácter especialista las que están sufriendo regresiones más acentuadas, lo cual ya ha sido puesto de relieve en Cataluña

(Stefanescu *et al.*, 2011 y Ubach *et al.*, 2021) y en otras zonas de Europa como Reino Unido (Brerenton *et al.*, 2011) o Alemania (Börschig *et al.*, 2013), por citar algunos ejemplos. En Sierra Nevada tenemos ejemplos claros con especies manifiestamente especializadas en entornos montañosos en el contexto del sur de la Península Ibérica (p.e. *Aglais urticae* *Parnassius apollo*, *Plebejus idas* o *Satyrus actaea*). Por el contrario, las especies ampliamente distribuidas y más comunes, ya no solo en el contexto de Sierra Nevada, sino también a escalas geográficas más amplias, están incrementando claramente sus poblaciones. Entre los mejores ejemplos para ilustrar este patrón de especies generalistas con crecimientos poblacionales podemos citar a *Pararge aegeria*, *Pieris rapae*, *Pontia daplidice*, *Polyommatus icarus* o *Lasiommata megera*, que experimentan un incremento moderado y a *Pieris napi* y *Pyronia tithonus*, cuyas poblaciones presentan un crecimiento sostenido y de carácter fuerte (Tabla 7.1).

La tendencia negativa para el indicador de especies de alta montaña puede interpretarse de forma conjunta con la relación existente entre la tasa de variación poblacional de las diferentes especies y la altitud media a la que se distribuyen sus poblaciones. Esta relación es estadísticamente significativa y muestra que la tendencia de las especies empeora conforme su distribución media se sitúa a mayor altitud. Así mismo, las especies cuyos rangos altitudinales son más estrechos (medidos como la desviación estándar y como el error estándar de todas las cotas a las que ha sido detectadas) muestran tendencias claramente peores. No obstante, estas especies suelen tener rangos de tolerancia a la precipitación y a la temperatura mucho más estrechos que aquellas con capacidad para ocupar un gradiente altitudinal más extenso. Adicionalmente, las especies cuyos límites altitudinales de distribución se sitúan en zonas más bajas presentan tendencias más positivas que aquellas cuyos límites inferiores de distribución se encuentran en zonas elevadas. Esta relación viene a redundar en la dinámica positiva para las especies propias de zonas bajas y las que ocupan la mayor parte del gradiente altitudinal en contraste con los problemas que parecen estar presentando las especies de zonas más elevadas y las que se distribuyen en rangos estrechos de elevación. El límite inferior de distribución suele ser un parámetro crítico a la hora de interpretar la susceptibilidad de una especie a procesos de cambio climático (Wilson *et al.*, 2005). En el caso de las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada, nuestros datos muestran que las especies cuyo umbral ecológico se sitúa a mayor altitud son las que presentan tendencias más negativas. Sin embargo, la altitud a la que se sitúan los límites superiores de distribución de las especies no está relacionada con su tendencia. Esto se debe al carácter euritermo de la mayor parte, sino todas, de las especies generalistas, y a su capacidad para aparecer en los transectos situados a mayor elevación (Bonacina *et al.*, 2023)

Esta dinámica a favor de las especies generalistas y en la que las especialistas en ambientes montañosos se ven perjudicadas también se ha descrito para otros grupos taxonómicos como aves (Flousek et al., 2015; Zamora & Barea-Azcón, 2015 y de Gabriel Hernando et al., 2022), macroinvertebrados acuáticos (Sáinz-Bariáin et al., 2016) o plantas (Steinbauer et al., 2022). El patrón puesto de manifiesto apunta a un proceso de homogeneización de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal. Este proceso de homogeneización implica que se está erosionando progresivamente el carácter montaño y alpino de las comunidades de mariposas de Sierra Nevada en favor de comunidades más similares a las existentes en los territorios que circundan al macizo montañoso. El proceso descrito contribuye a deteriorar la singularidad de las comunidades y a impulsar un proceso de homogeneización y simplificación en el gradiente altitudinal. El crecimiento de las poblaciones de especies generalistas y la desaparición de especies especialistas de montaña está ocurriendo a una velocidad más elevada de la que *a priori* cabría esperar. Esto es debido a la acción sinérgica del cambio climático y los cambios en los usos del territorio, si bien el proceso en sí forma parte de una dinámica natural (Zamora et al., 2022). Esta dinámica se relaciona con la evolución climática en Sierra Nevada a lo largo del Holoceno (últimos 11.700 años) y especialmente con la aridificación registrada en los últimos 7.000-5.000 años (Jiménez-Moreno et al., 2022). Así mismo, la dinámica glacial, especialmente desde el último episodio de enfriamiento acaecido durante la Pequeña Edad de Hielo (1300 a 1850 d.C.), es determinante para explicar la pérdida de elementos singulares de la alta montaña. Los procesos de glaciación acaecidos en marcos temporales amplios han estado involucrados en el desarrollo de mecanismos evolutivos que han devenido en los procesos de especiación y que han dado lugar a buena parte de la singularidad taxonómica y ecológica de la diversidad biológica de la alta montaña mediterránea de Sierra Nevada. En consecuencia, actualmente asistimos a un proceso de pérdida de estas especies de origen alpino. Esto ha quedado bien documentado en el caso de las aves con ejemplos concretos como la desaparición de la chova piquigualda (*Pyrrhocorax graculus*), el gorrión alpino (*Montifringilla nivalis*) o el treparriscos (*Tichodroma muraria*), que probablemente se reproducían en Sierra Nevada en el siglo XIX (Vaughan, 1955). La velocidad actual de la tasa de reemplazo de las comunidades es considerable dada la magnitud de los efectos combinados del cambio climático y las modificaciones en los patrones de gestión del territorio.

En relación con el patrón de deterioro de las poblaciones de especies con un marcado carácter especialista, los resultados son coherentes con los puestos de relieve en el Capítulo 8 de la presente tesis doctoral, en donde se evidencia una regresión continuada (aunque solo estadísticamente consistente para las comunidades que albergan los pisos bioclimático supramedite-

rráneo y oromediterráneo, entre 1.400 y 2.800 msnm aproximadamente) en el índice de especialización definido para medir las variaciones en este atributo de las comunidades a lo largo del tiempo (2012 a 2023). Otro ejemplo claro de reducciones poblacionales en grupos de especies especializados en ecosistemas más concretos lo constituyen las mariposas de praderas en Europa. Las cifras que ofrece el *European Grassland Indicator* son preocupantes y se sitúan en torno al 32% de reducción poblacional para los países que componen la EU27 y del 36% para todo Europa (Van Swaay et al., 2022).

A modo de conclusión, las áreas del territorio menos transformadas, como son las montañas, podrían estar tamponando el impacto de la crisis de la biodiversidad a nivel global, lo cual dota de especial valor a la protección y a la conservación de estos ambientes. Sin embargo, estas zonas no están exentas de los impactos del cambio global en donde, bajo dinámicas aparentemente estables, subyacen fuertes tasas de reemplazo mediadas esencialmente por el cambio climático y exacerbadas por los efectos de los cambios en los usos del suelo. Estos últimos cobran valor frente a los factores climáticos hacia los bordes del área protegida, que son coincidentes con las zonas basales del sistema montañoso (Zamora et al., 2022).

Parnassius apollo nevadensis es una mariposa adaptada a las condiciones ambientales de la montaña y, en consecuencia, está sufriendo los efectos del cambio climático. La reducción de sus poblaciones en los últimos 12 años ha sido considerable.





CAPÍTULO 8

CAMBIOS EN ESPACIO-TEMPORALES EN LAS COMUNIDADES DE MARIPOSAS DIURNAS DE SIERRA NEVADA EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL

Introducción

En la actualidad asistimos a un preocupante proceso global de pérdida de biodiversidad. Los artrópodos en general y los insectos en particular son el grupo de seres vivos más numeroso y probablemente el que esté sufriendo mayores tasas de extinción y declive poblacional (Harvey *et al.*, 2022). Además, el desconocimiento existente en relación a los invertebrados en general podría estar enmascarando unos niveles de pérdida de diversidad dramáticos. Los escasos datos existentes para los insectos se basan en estimaciones y muestran importantes declives en Europa occidental y Norteamérica (ver p.e. Hallmann *et al.*, 2017; Sánchez-Bayo *et al.*, 2019 y Wagner, 2021). Los principales motores del cambio en los patrones regionales de biodiversidad son el cambio climático y los cambios en los usos del suelo y ambos factores interaccionan entre sí estableciendo respuestas complejas que varían de forma considerable a nivel espacial (Clavero *et al.*, 2011). Las respuestas de los organismos a los cambios ambientales son heterogéneas y difíciles de detectar por la escasez de series temporales y estudios sistemáticos. Las mariposas diurnas pueden ser consideradas como una excepción a esta norma, ya que son muchos los estudios acerca de la pérdida de diversidad y tendencias poblacionales de estos insectos. Especialmente representativos han sido los datos recabados en diferentes partes de Europa, como Reino Unido (Middlebrook

et al., 2020), Países Bajos (Van Swaay et al., 2021), Alemania (Kühn et al., 2020), Cataluña (Stefanescu & Ubach, 2020) o algunos estados de Estados Unidos (Wepprich et al., 2019). Recientemente, numerosos programas de seguimiento de mariposas diurnas (esencialmente basados en la ciencia ciudadana) han sido impulsados en buena parte de Europa. Cabe destacar los esquemas de España (Sevilleja et al., 2022), Portugal (<http://www.tagis.pt>), Cataluña (www.catalanbms.org) o Italia (Mari et al., 2021), entre otros, que vienen a paliar una carencia de información importante para el sur de Europa. Esta región coincide parcialmente con el punto caliente global de biodiversidad (*hotspot*) del Mediterráneo (Myers et al., 2000 y Mittermeier, 2004), lo cual dota de especial trascendencia a estas iniciativas. Todos estos programas de seguimiento en su conjunto y de forma individual están aportando información esencial para comprender los procesos de pérdida de biodiversidad y reemplazo de las comunidades. Estas tasas de reemplazo han de ser consideradas como señales de alerta temprana que nos informan de cómo están cambiando las comunidades en función de las modificaciones ambientales y en ocasiones, anuncian procesos incipientes de extinción local. Una particularidad añadida es que, en zonas con una elevada tasa de endemividad, como es el caso de las montañas mediterráneas, estas extinciones locales pueden ocasionar extinciones a nivel global de especies.

Los índices a nivel específico y de comunidad ofrecen una información muy valiosa a la hora de analizar los cambios en la composición de las comunidades a nivel de nicho ecológico. Estos análisis, más allá de las variaciones en los patrones de densidad de las poblaciones, muestran información del sentido de los cambios en relación con el nicho ecológico de las especies. Los índices más habitualmente empleados se relacionan con las preferencias climáticas de las especies y con su grado de especialización ecológica. En este sentido, los índices STI (*Species Temperature Index*) y SPI (*Species Precipitation Index*) hacen referencia a los valores promedio de la temperatura y la precipitación respectivamente del área de distribución de una determinada especie (ver por ejemplo Roth et al., 2014 y Herrando et al., 2019). Cuanto mayor sea la temperatura o la precipitación del promedio de las zonas ocupadas por la especie, mayores serán los valores que le corresponden. En relación con los índices vinculados al grado de especialización ecológica, el más empleado es el SSI (*Species Specialization Index*), que hace referencia al uso de determinadas estructuras de hábitats por parte de una especie con independencia de su disponibilidad (Devictor et al., 2010 y Stefanescu et al., 2011). De este modo, si una especie aparece en un hábitat concreto, a pesar de que este ambiente sea muy escaso, el índice SSI para esa especie será elevado. Más recientemente, Ubach et al. (2020) proponen el indicador TAO (*TAncat-Obert* en catalán, ‘cerrado-abierto’ en español), que hace referencia a las preferencias de una de-

terminada especie por ambientes con un mayor o menor grado de cobertura vegetal. Este índice, por lo tanto, permite cuantificar el grado de asociación de cada especie a zonas abiertas (p.e. una pradera) o cerradas (p.e. un bosque o una zona de matorral denso). A nivel de comunidad la frecuencia de aparición de las diferentes especies que la componen permite establecer el índice de temperatura de la comunidad (CTI), de precipitación (CPI), de especialización (CSI) y un indicador a nivel de comunidad derivado del índice TAO (TAOc).

Es indudable que las montañas constituyen excelentes laboratorios naturales donde estudiar procesos ecológicos relacionados con el cambio global debido a la elevada biodiversidad y a la gran cantidad de gradientes ambientales que atesoran (Körner, 2004). De forma más concreta, Sierra Nevada (SE España) reviste gran interés en este sentido debido a su situación geográfica y a la complejidad de su historia biogeográfica (Zamora & Oliva, 2022). Desde el año 2008 se desarrolla un programa sistematizado de seguimiento ecológico denominado Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (Zamora et al., 2016). Este programa de seguimiento comprende hasta 48 metodologías diferentes relativas a factores bióticos y abióticos y representa un buen ejemplo de programa de monitoreo a largo plazo (Aspizua et al., 2012). Uno de los seguimientos que se desarrollan en el marco del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada es el de mariposas diurnas. Las comunidades de mariposas, al igual que las del resto de organismos, varían de forma considerable a lo largo del gradiente altitudinal de forma que encontramos los mayores niveles de riqueza de especies, diversidad y densidad en las cotas intermedias, esto es entre los 1.600 y los 2.000 msnm aproximadamente (Barea-Azcón et al., 2022 y capítulo 6 de la presente tesis doctoral). Según información recogida en el presente documento (ver capítulo 4 de la presente tesis doctoral), desde el año 2008 hasta la actualidad (2023) se han realizado en total 2.571 transectos y se han recorrido 4.057,8 kilómetros contabilizando mariposas diurnas en 20 localidades diferentes. En estos años se han contabilizado 148.758 individuos, lo cual muestra una densidad promedio de 2,92 individuos/100 m por visita (equivalente a 58,4 individuos/ha). Esta gran cantidad de información permite inferir conclusiones relevantes para interpretar procesos ambientales de diferente índole a pesar de la relativamente escasa serie temporal en comparación con los programas europeos decanos en esta materia (Reino Unido con datos desde el 1976, Países Bajos desde 1990 o Cataluña desde 1994).

El principal objetivo del presente capítulo es evaluar los cambios a escala temporal (periodo 2012-2023) y espacial (pisos bioclimáticos meso, supra, oro y crioromediterráneo) en las poblaciones de mariposas a nivel de comunidad (20 localidades) a través de diferentes indicadores relacionados con el nicho ecológico de las especies.

Los objetivos específicos son:

- Estudiar la tendencia de las comunidades de mariposas en relación a los estimadores vinculados a las preferencias de hábitat de cada especie (CSI y TAOc).
- Lo mismo para el nicho climático representado a través de las preferencias térmicas y en cuanto a precipitación (CTI y CPI).
- Explorar las respuestas de las comunidades a estos indicadores en un gradiente de hábitats determinado por los pisos bioclimáticos.

Los matorrales de alta montaña dominados por la aulaga morisca (*Genista versicolor*) en el transecto de Laguna Seca albergan cerca de 40 especies de mariposas y densidades próximas a los 60 individuos/hectárea. Al fondo, el Pico del Chullo (2.612 msnm).



Material y métodos

Área de estudio

Sierra Nevada (SE de España) abarca 171.984 hectáreas y atesora marcados gradientes ambientales en relación a la elevación (270 a 3.479 msnm), a la orientación de sus laderas (sur-norte y este-oeste) y a su litología. Estos rasgos ofrecen una heterogeneidad ambiental muy importante a la cual viene a sumarse una dilatada historia de poblamiento y usos antrópicos. Los cinco pisos bioclimáticos mediterráneos están representados aquí: termo, meso, supra, oro y crioromediterráneo. Entre los ecosistemas forestales predomina una extensión de plantaciones pino de más de 30.000 hectáreas (*Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris*, según la elevación y otros factores). Estos pinos fueron plantados principalmente entre las décadas de los 50, los 60 e incluso los 70 del siglo XX. Así mismo, aún persisten ciertas extensiones de encinares (*Quercus ilex*), bosques relictos de roble melojo (*Quercus pyrenaica*) y algunos pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* y *P. pinaster*. Sin embargo, son las cumbres las que atesoran mayores niveles de singularidad ecológica. En determinados ambientes de cumbres, el 80% de las especies de plantas vasculares son endémicas (Lorite, 2016), lo cual hace que estos paisajes constituyan un punto crítico dentro del Punto Caliente de Biodiversidad del Mediterráneo (Cañadas *et al.*, 2014). Estos ecosistemas se sitúan en los pisos oro y crioromediterráneos y están ocupados por matorrales de alta montaña (dominado por especies de los géneros *Genista*, *Juniperus*, *Berberis* y *Hormatophylla*), canchales originados por la actividad periglacial, pastizales de alta montaña y hasta 74 lagos glaciares distribuidos en un rango de elevación de 2.600-3.100 msnm. El eje axial de Sierra Nevada atesora más de 30 cumbres que superan los 3.000 msnm. Las zonas más elevadas permanecen buena parte del año bajo la nieve, lo cual es un condicionante considerable para el desarrollo de procesos biológicos.

Sierra Nevada fue declarada Parque Natural en 1989, Parque Nacional en 1999, Reserva de la Biosfera por la UNESCO (desde 1986) y posee el distintivo Lista Verde, otorgado por la UICN en reconocimiento a las buenas prácticas de manejo. Además de estas figuras, Sierra Nevada está incluida en la Red Natura 2.000 como una ZEC (Zona de Especial Conservación) y es considerada como ZEPA (Zona de Especial Protección para las Aves).

Muestreo de mariposas

Los datos que se analizan en el presente capítulo comprenden el muestreo de mariposas diurnas (Lepidoptera, Papilionoidea) realizado entre 2012 y 2023 en veinte lugares (altitud media: 1.936 msnm, mín.: 732 msnm; máx.: 3.203 msnm)(ver Fig. 4.2, en el capítulo 4) desde marzo hasta finales de septiembre. La Tabla 8.1 muestra algunas características de cada localidad y el piso bioclimático en el que se ubica, lo cual va a ser empleado en los análisis mostrados en el presente capítulo. El método de muestreo consistió en la realización de transectos basados en el método de Pollard & Yates (1994). Cada individuo fue contado a lo largo del transecto dentro de una banda de 2,5 m a cada lado y 5 m por delante y por encima del observador. La longitud promedio de los transectos fue de 1.912 metros (289 a 3.563 m). Las maripo-

Transecto	Código	Piso bioc.	Altitud	Longitud
Altas Cumbres	AC	CRIORO	3.126 (3.081-3.170)	3.209
Carihuela	CAR	CRIORO	3.203 (3.196-3.210)	624
Cauchiles	CAU	CRIORO	2.808 (2.792-2.824)	387
Borreguiles San Juan	BOSJ	ORO	2.545 (2.527-2.563)	2.533
Campos de Otero	CO	ORO	2.248 (2.178-2.317)	2.992
Loma de Papeles Alto	PA	ORO	2.400 (2.338-2.463)	3.068
Laguna Seca	LS	ORO	2.282 (2.257-2.306)	3.044
Loma de Papeles Bajo	PB	ORO	2.121 (2.052-2.190)	2.743
Sabinas	SA	ORO	2.180 (2.177-2.184)	289
Dúrcal	DU	ORO	1.950 (1.913-1.987)	3.563
Praillos	PRA	ORO	1.894 (1.887-1.900)	366
Matas Verdes	MV	SUPRA	1.919 (1.851-1.987)	2.672
Robledal de Dílar	DI	SUPRA	1.720 (1.673-1.767)	2.725
Catifas	CAT	SUPRA	1.666 (1.658-1.673)	483
Purche	PU	SUPRA	1.442 (1.387-1.496)	2.758
Barranco de San Juan	BSJ	SUPRA	1.362 (1.347-1.377)	453
Pitres	PI	MESO	1.379 (1.283-1.475)	2.671
Fabriquilla	FA	MESO	992 (971-1.013)	415
Laguna	LP	MESO	732 (726-739)	500
Turbera	TU	MESO	745 (723-767)	2.754

• **Tabla 8.1.** Relación de transectos muestreados para el presente trabajo en el periodo 2012-2023. Código o abreviatura para cada transecto, piso bioclimático al que han sido adscritos a efectos del presente estudio, altitud media, mínima y máxima de su trazado (en msnm) y longitud (en m).

sas fueron identificadas visualmente sin necesidad de captura y solamente se utilizó una manga entomológica en los casos en que fue imprescindible para una correcta identificación. Todas las identificaciones se realizaron a nivel de especie excepto algunos individuos que solo pudieron ser identificados a nivel de género (2,52 % del total de observaciones). Cada transecto se visitó una vez cada dos semanas entre los meses de marzo y septiembre, excepto en sitios donde la cobertura de nieve impidió los muestreos hasta finales de mayo o incluso junio (siempre sitios por encima de los 2.300 msnm). Cada transecto fue dividido a su vez en tramos o secciones una longitud variable (aproximadamente, cada sección mide unos 250 m). La distribución de estos tipos de hábitat en cada sección ha sido la que se ha empleado para calcular el índice de especialización de cada especie (SSI). Además, nuestra serie temporal incluye períodos cálidos y fríos y húmedos y secos, aunque el período de muestreo representó uno de los períodos más cálidos y secos de las últimas décadas (<https://data.giss.nasa.gov/gistemp/>).

El conjunto de datos incluye registros recopilados entre 2012 y 2023 para 16 de las 20 localidades estudiadas y entre 2014 y 2023 para las otras cuatro (Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal). En el año 2018 solamente se realizaron censos en 7 localidades (Laguna Seca, Campos de Otero, borreguiles de San Juan, Loma de Papeles Alto y Bajo, Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal). Dieciséis de los veinte transectos fueron realizados por técnicos del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (www.obsnev.es) y los cuatro transectos restantes fueron realizados por voluntarios previamente formados para seguir el protocolo metodológico y minimizar errores en cuanto a la identificación. Los datos se anotaron primero en una ficha de campo, se validaron y se guardaron en la plataforma digital del mencionado Observatorio. Se implementaron mecanismos de validación antes de la digitalización de la información para evitar errores. La nomenclatura utilizada ha sido la propuesta por Wiemers et al. (2018).

Las dos especies del género *Hyponephele* han sido analizadas de forma conjunta como *H. lycaon* debido a la dificultad de separar especies durante la realización de censos visuales. En este sentido, la práctica totalidad de los individuos de este género capturados en el transcurso de los muestreos se han correspondido con la especie *H. lycaon*. Finalmente, tanto los individuos de *Polyommatus celina* como los de *P. icarus*, fueron considerados dentro del grupo de *Polyommatus icarus*, también por la dificultad para separar ambos taxones sin recurrir a técnicas moleculares (Dinca et al., 2011).

Indicadores de la comunidad de mariposas diurnas (los valores de los indicadores para cada especie se muestran en el Anexo 3)

Índice de temperatura de la comunidad (CTI, Community Temperature Index)

El índice CTI es la suma de los valores del índice STI (*Species Temperature Index*) para las especies que aparecen en cada muestreo ponderada por su densidad. El STI se calculó para cada especie como la temperatura media anual que experimenta en el conjunto de su distribución ibérica (según datos actualizados de García-Barros *et al.*, 2004). Para el cálculo del STI se emplearon los valores publicados por Mingarro *et al.* (2021), en donde se utilizó el conjunto de datos CHELSAcruts (*Climatology at high resolution for the earth's land surface areas*, Karger *et al.*, 2017) para obtener valores de temperaturas máximas y mínimas mensuales y sumas de precipitación durante el período 1901-2016 con una resolución de 1 km. Esto permitió calcular para cada especie, y a una resolución de 10 km para toda la Península Ibérica los mismos parámetros calculados en la base de datos CLIMBER (*Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe*, Schweiger *et al.*, 2014) usando registros de mariposas a una resolución de 50 km para el periodo 1981-2000 (Platania *et al.*, 2020).

Índice de precipitación de la comunidad (CPI, Community Precipitation Index)

El índice CPI es la suma de los valores del índice SPI (*Species Precipitation Index*) para las especies que aparecen en cada muestreo ponderada por su densidad. El SPI es un índice equivalente al anteriormente descrito para la temperatura, pero en este caso emplea valores de precipitación anual acumulada. Es decir, expresa la precipitación acumulada anual que experimenta cada especie en el conjunto de su distribución ibérica. Consultar párrafo anterior para más detalles sobre cómo ha sido calculado (referente al cálculo del CTI). La sumatoria de los valores de este índice para las especies que aparecen en cada muestreo ponderada por su densidad permite la obtención del indicador CPI.

Índice de especialización de la comunidad (CSI, Community Specialization Index)

El índice CSI es la suma de los valores del índice SPI (*Species Specialization Index*) para las especies que aparecen en cada muestreo ponderada por su densidad. El SSI estima el grado de especialización de una especie respecto al uso de los diferentes tipos de hábitat. Se ha calculado a partir de la distribución de la densidad de los adultos en las secciones de los transectos, previamente asignadas a 11 categorías de hábitat según Pérez-Luque *et al.*

(2019) más dos categorías adicionales (matorrales y cultivos de baja montaña). El análisis se ha realizado teniendo en cuenta los contactos para el periodo 2012-2022. Para cada especie se ha establecido un umbral mínimo de presencia en 3 localidades. El cálculo del índice sigue la fórmula descrita por Julliard *et al.* (2006), estando los valores situados entre 0 (para una especie totalmente generalista, sin ningún tipo de preferencia) hasta valores positivos no acotados. Para el cálculo de este índice se emplearon las librerías *readxl* (Wickham, y Bryan, 2022), *dplyr* (Wickham *et al.*, 2022), *plyr* (Wickham, 2011), *tidyverse* (Wickham *et al.*, 2019), *tidyr* (Wickham y Girlich, 2022) y *reshape2* (Wickham, 2007) en RStudio 2022.07.2 (R Core Team, 2022).

Índice de cerramiento del ecosistema TAOc (matorralización)

Hemos empleado el índice TAOc de preferencias de especies para hábitats cerrados/abiertos desarrollado por Ubach *et al.* (2020). El indicador TAOc es la suma de los valores del índice TAO para las especies que aparecen en cada muestreo ponderada por su densidad. El índice TAO sitúa la preferencia de una especie a lo largo de un gradiente desde ambientes de vegetación cerrada a ambientes abiertos. Este índice fue calculado a partir de datos de la densidad de las especies en las secciones de los itinerarios del programa de seguimiento de mariposas diurnas de Cataluña (datos entre 1994 y 2022 para 93 sitios, www.catalanbms.org). Para *Polyommatus golgus* se empleó el índice TAO de *P. dorylas* y para *Arethusana boabdil* el de *A. arethusa* debido a que se trata de especies estrechamente emparentadas y con similitudes en cuanto a sus preferencias por espacios cerrados/abiertos. No se incluyeron otras especies cuyo valor de índice TAO no fue calculado en Cataluña (*A. morronensis*, *Polyommatus nivescens*, *Pseudochazara mercurius*, *Pseudophilotes abencerragus*, *Pyrgus onopordi*, *Colotis evagore*, *Cupido lorquini* y *Melanargia ines*). Las especies consideradas mostraron similitudes con respecto a sus preferencias por hábitats abiertos y cerrados en las diferentes regiones bioclimáticas consideradas en Ubach *et al.* (2020). Por ello, consideramos que los valores obtenidos en Cataluña son aplicables a nuestro área de estudio. Para el cálculo de este índice, las secciones fueron previamente clasificadas como abiertas o cerradas en función de la estructura de las comunidades vegetales dominantes. El índice muestra valores entre -1 (para una especie totalmente forestal) y +1 (para una especie totalmente ligada a ambientes abiertos). A nivel de comunidad, se siguió a Julliard *et al.* (2006) y a Devictor *et al.* (2012) para desarrollar un índice a nivel de comunidad en relación a este indicador (TAOc) para cada transecto. Posteriormente, se multiplicó el índice de cada especie por la raíz cuadrada de su abundancia a fin de estandarizar los valores obtenidos. Finalmente se promedió el coeficiente obtenido para todas las especies a fin de calcular el índice TAOc para cada año de muestreo para cada transecto.

Los transectos de la Loma de Papeles (alto y bajo) transcurren desde los 2.000 hasta casi los 2.500 msnm a lo largo de extensas divisorias con el eje axial de la cordillera de fondo.



Cálculo de los indicadores

La pendiente de los modelos lineales con los valores de CTI, CPI, CSI y TAOc para cada localidad a lo largo de la serie temporal estudiada representó la respuesta de las comunidades con respecto a estos índices de referencia en cada transecto. Seguidamente, se evaluó la respuesta de todos los transectos juntos y de subconjuntos de transectos agrupados según los pisos bioclimáticos. En total se establecieron cuatro categorías correspondientes con los pisos mesomediterráneo, supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo (Rivas-Martínez, 1991). El límite entre el piso meso y supramediterráneo se sitúa aproximadamente en torno a los 1.400 msnm, el límite entre el supra y el oromediterráneo en torno a los 1.900 y el límite entre el oro y el crioromediterráneo cerca de los 2.800 msnm. Cuando un transecto transcurre por una zona limítrofe entre pisos hemos recurrido a los siguientes criterios: proporción de este que transcurre por un piso u otro, orientación (zonas de umbría vs. zonas de solana) y tipología del hábitat. El uso de los pisos bioclimáticos ha sido empleado con frecuencia como indicador de las características ambientales a nivel regional (Rivas-Martínez *et al.*, 2017) y en consecuencia constituye un criterio coherente para el estudio de las variaciones en las respuestas de las diferentes comunidades en un gradiente ambiental definido principalmente por la altitud. En cada uno de estos pisos bioclimáticos por separado y en el conjunto del área de estudio se analizó la respuesta de los indicadores con respecto al tiempo utilizando un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM) con distribución de errores gaussiana. Los valores de los índices CTI, CPI, CSI y TAOc siguieron una distribución normal. El transecto fue asignado como un efecto aleatorio. La significación estadística del factor fijo (tiempo) en el GLMM se comprobó empleando un análisis de varianza (ANOVA), comparando el modelo ajustado que contenía el factor fijo con el modelo nulo que contenía solo el término aleatorio. Para todos los cálculos se eliminaron especies migradoras a fin de evitar sesgos de interpretación de las respuestas para las comunidades locales. Estas especies son *Lampides boeticus*, *Leptotes pirithous*, *Vanessa cardui* y *V. atalanta*. Los contactos para *Favonius quercus* también fueron eliminados debido a la dificultad para vincular la densidad obtenida en los muestreos con su abundancia real.

Los análisis descritos en el presente capítulo fueron realizados utilizando el software RStudio 2022.07.2 (R Core Team, 2022) empleando las librerías *data.table* (Dowle & Srinivasan, 2021) para la gestión de los conjuntos de datos, *lme4* (Bates *et al.* 2015) y *mgcv* (Wood, 2017) para la ejecución de los modelos y *ggplot2* (Wickham, 2016) para generar las gráficas mostradas en el apartado de resultados.

Resultados

El análisis conjunto de los 20 transectos muestra una tendencia hacia una mayor prevalencia de especies asociadas a ambientes más frescos, más áridos, especies de carácter más generalista y también especies más propias de entornos cerrados o con mayor cobertura de la vegetación (Fig. 8.1, Tablas 8.2 y 8.3). Esta respuesta fue estadísticamente significativa en todos los casos estudiados: índice CTI ($\text{Chi}^2= 6,45$, $p= 0,011$), CPI ($\text{Chi}^2= 11,84$, $p<0,0001$), CSI ($\text{Chi}^2= 4,75$, $p= 0,03$) y TAOc ($\text{Chi}^2= 13,91$, $p= 0,0002$).

• **Tabla 8.2.** Variación de los índices CTI, CPI, CSI y TAOc a lo largo del tiempo para cada una de las veinte localidades estudiadas (*: $p\text{-valor}<0,05$ y ***: $p\text{-valor}< 0,001$).

En verde, respuestas positivas y en rojo, negativas. Se indica el piso bioclimático por el que transcurre la mayor parte de su trazado. Las abreviaturas de cada sitio se corresponden con las expresadas en la Tabla 8.1.

Transecto	Piso	CTI	CPI	CSI	TAOc
		p-valor	p-valor	p-valor	p-valor
AC	Crioro	0,27	0,10	0,39	0,04*
CAU	Crioro	0,18	0,23	0,35	0,34
CAR	Crioro	0,01*	0,006***	0,12	0,02*
BOSJ	Oro	0,91	0,87	0,95	0,66
CO	Oro	0,29	0,24	0,22	0,31
LS	Oro	0,29	0,20	0,20	0,15
PA	Oro	0,007***	0,03*	0,02*	0,007***
PB	Oro	0,23	0,08	0,05	0,003***
PRA	Oro	0,81	0,73	0,73	0,67
SA	Oro	0,62	0,70	0,56	0,85
DU	Oro	0,99	0,81	0,51	0,94
BSJ	Supra	0,36	0,27	0,76	0,29
GAT	Supra	0,65	0,41	0,44	0,45
MV	Supra	0,21	0,15	0,14	0,20
DI	Supra	0,25	0,14	0,14	0,14
PU	Supra	0,05	0,04*	0,04*	0,04*
PI	Meso	0,85	0,78	0,45	0,78
FA	Meso	0,88	0,72	0,73	0,40
LA	Meso	0,44	0,413	0,48	0,01*
TU	Meso	0,16	0,23	0,18	0,06

• **Tabla 8.3.** Coeficientes de las variables incluidas en los GLMMs para todos los transectos juntos. *: p-valor < 0,05; **: p-valor < 0,01; ***: p-valor < 0,001.

	npar	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	p-valor
CTI ~ YEAR + (1 Site)	4	548,94	562,55	-270,47	540,94	6,45	1	0,011*
CPI ~ YEAR + (1 Site)	4	2460,7	2474,3	-1226,3	2452,7	11,84	1	<0,0001***
CSI ~ YEAR + (1 Site)	4	-270,91	-257,30	139,46	-278,91	4,48	1	0,03*
TAOc ~ YEAR + (1 Site)	4	-572,85	-559,24	290,43	-580,85	13,91	1	0,0002***

Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso mesomediterráneo

En el piso mesomediterráneo la tendencia de CTI, CPI y CSI no fue estadísticamente significativa y resultó inversa a la registrada en el conjunto del área de estudio y a la del resto de pisos bioclimáticos (Fig. 8.1, Tabla 8.4.). La tendencia, aunque no presentó consistencia estadística, consistió en un incremento de las especies asociadas a zonas más cálidas, con mayor tasa de precipitación y con menor grado de especialización. La evolución del índice TAOc mostró una tendencia favorable hacia las especies asociadas a ambientes más cerrados en cuanto a su cobertura de matorral, lo cual concuerda con lo observado en el resto de los pisos bioclimáticos estudiados. No se detectaron tendencias significativas desde el punto de vista estadístico (Tabla 8.4). Solamente en el caso del transecto de la Laguna esta respuesta fue estadísticamente significativa para el índice TAOc (p= 0,01), lo cual muestra un claro incremento de especies más propias de zonas cerradas (Tabla 8.2). En términos generales, las especies que han experimentado un crecimiento poblacional en los transectos situados en el piso mesomediterráneo han sido especies de carácter generalista (*Pararge aegeria* o *Polyommatus icarus*). Por el contrario, las poblaciones de especies que podemos considerar como especialistas como *Melitaea deione* o *M. phoebé* han experimentado un descenso poblacional. *Pieris rapae* es otra de las especies más comunes en estos transectos y sus poblaciones decrecen con fuerza en la Turbera, la Laguna y la Fabriquilla, pero aumentan en Pitres.

• **Tabla 8.4.** Coeficientes de las variables incluidas en los GLMMs para los transectos ubicados en el piso bioclimático mesomediterráneo. *: p-valor < 0,05; **: p-valor < 0,01; ***: p-valor < 0,001.

	npar	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	p-valor
CTI ~ YEAR + (1 Site)	4	137,16	144,02	-64,58	129,16	0,79	1	0,37
CPI ~ YEAR + (1 Site)	4	472,14	479,00	-232,07	464,14	0,59	1	0,44
CSI ~ YEAR + (1 Site)	4	-18,47	-11,61	13,23	-26,46	0,45	1	0,50
TAOc ~ YEAR + (1 Site)	4	-169,14	-162,18	88,57	-177,14	3,10	1	0,08

Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso supramediterráneo

En este piso es donde se produjeron los cambios más importantes, ya que todos los índices mostraron respuestas estadísticamente significativas (CTI: $\text{Chi}^2= 6,99$, $p= 0,008$; CPI: $\text{Chi}^2= 10,27$ $p= 0,001$; CSI: $\text{Chi}^2= 9,44$, $p= 0,002$; TAO: $\text{Chi}^2= 9,42$, $p= 0,002$) (Fig. 8.1 y Tabla 8.5). En el caso de este piso bioclimático, los patrones fueron los mismos que cuando analizamos conjuntamente todos los transectos (Tabla 8.3), y consistieron en una tendencia favorable a las especies de zonas frías (p.e. *Aricia montensis*), presentes en áreas con menor cantidad de precipitación (p.e. *Polyommatus icarus*), más generalistas (p.e. *Pieris rapae*) y con preferencia por ambientes cerrados (p.e. *Pyronia tihonus*

La mariposa apolo de Sierra Nevada (*Parnassius apollo nevadensis*) es una especie con preferencia por zonas abiertas cuyas poblaciones se encuentran en declive.



como especie con un índice TAO bajo). Por el contrario, el declive de *Aporia crataegi*, *Euphydryas aurinia*, *Aglais urticae* o *Thymelicus sylvestris* en uno o varios transectos situados en este piso bioclimático, determina los resultados obtenidos para la evolución de los indicadores.

• **Tabla 8.5.** Coeficientes de las variables incluidas en los GLMMs para los transectos ubicados en el piso bioclimático supramediterráneo. *: p-valor < 0,05; **: p-valor < 0,01; ***: p-valor < 0,001.

	npar	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	p-valor
CTI ~ YEAR + (1 Site)	4	76,91	85,01	-34,46	68,91	6,99	1	0,008**
GPI ~ YEAR + (1 Site)	4	544,57	552,67	-268,28	536,57	10,27	1	0,001**
CSI ~ YEAR + (1 Site)	4	-164,68	-156,58	86,34	-172,68	8,45	1	0,004**
TAOc ~ YEAR + (1 Site)	4	-252,86	-244,76	130,43	-260,86	9,42	1	0,002**

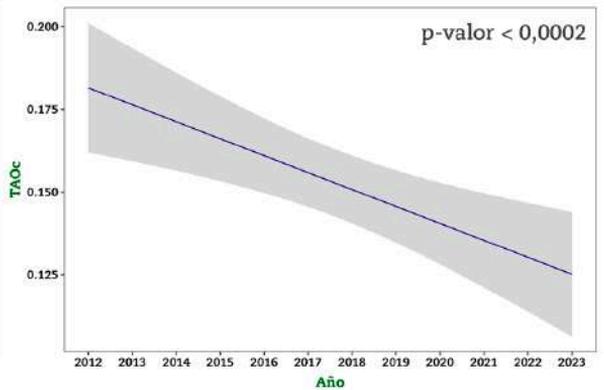
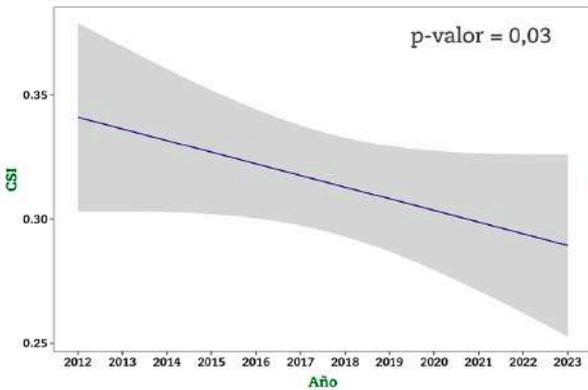
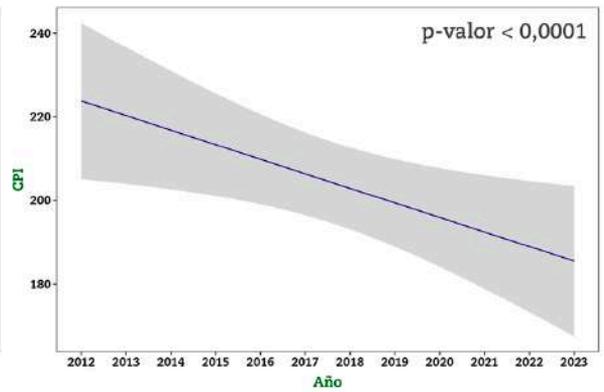
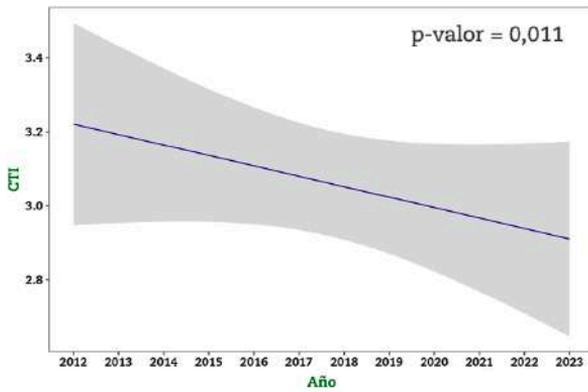
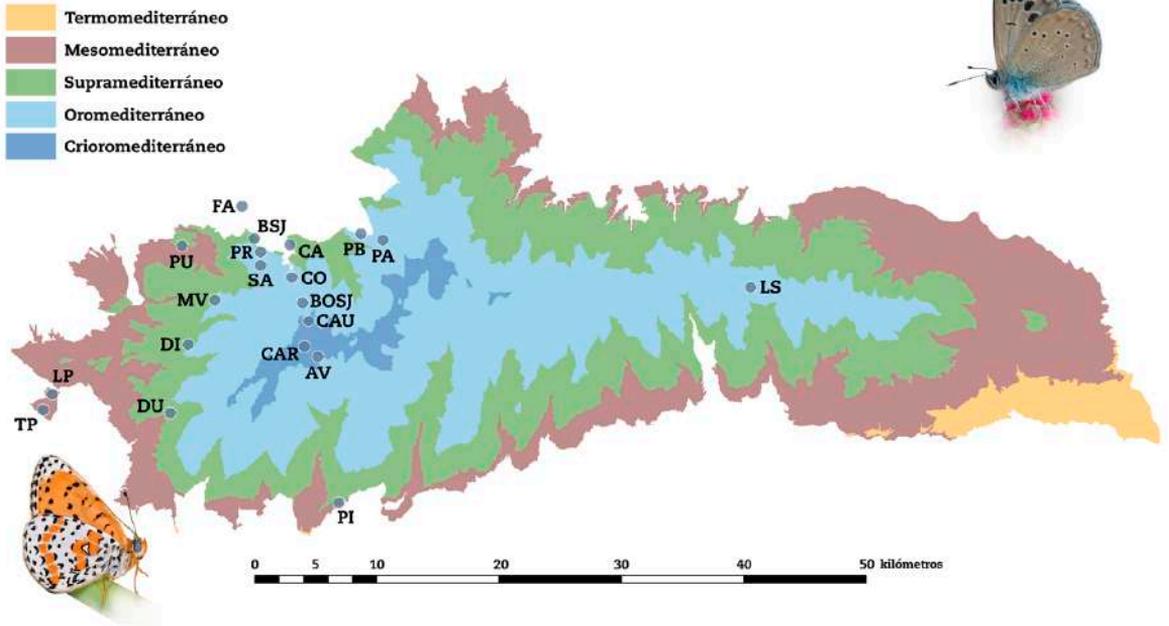
Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso oromediterráneo

En el conjunto de transectos ubicados en el piso oromediterráneo también se detectó una tendencia favorable hacia especies asociadas a zonas más frescas, con menor cantidad de precipitación, más generalistas y con preferencia por ambientes cerrados. Esta tendencia resultó estadísticamente significativa en todos los casos excepto en el del índice CTI (Fig. 8.1 y Tabla 8.6). En el caso concreto de Loma de Papeles Alto, se produjo una respuesta estadísticamente significativa para los índices GPI, CSI y TAOc (Tabla 8.2). En Loma de Papeles Bajo, esta respuesta también resultó ser estadísticamente significativa para el índice TAOc. Las especies que han incrementado su población en estos transectos y que responden a este perfil ecológico son por ejemplo *Pontia daplidice*, *Pieris rapae*, *Polyommatus icarus*, *P. escheri*, *Hesperia comma* y *Erebia hispania*. En el lado opuesto, especies como *Parnassius apollo*, *Satyrus actaea* o *Aglais urticae* han reducido notablemente sus poblaciones. *Plebejus idas* y *Satyrus actaea* también son claros ejemplos de especies en regresión en los lugares del piso oromediterráneo nevadense en los que han sido estudiadas sus poblaciones.

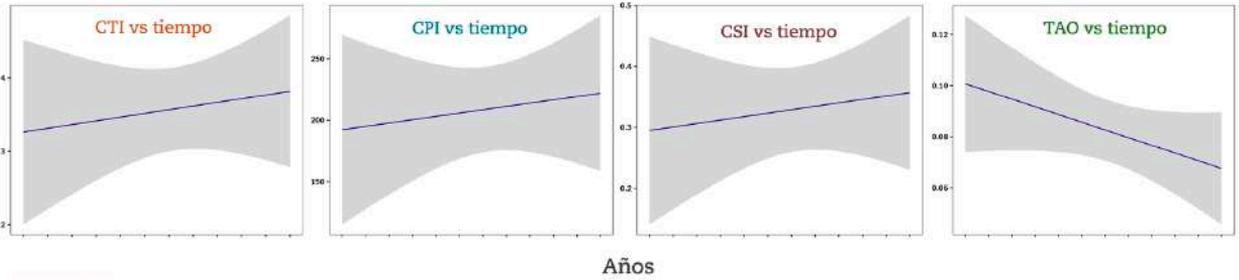
• **Tabla 8.6.** Coeficientes de las variables incluidas en los GLMMs para los transectos ubicados en el piso bioclimático oromediterráneo. *: p-valor < 0,05; **: p-valor < 0,01; ***: p-valor < 0,001.

	npar	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	p-valor
CTI ~ YEAR + (1 Site)	4	194,91	205,00	-93,46	186,91	1,77	1	0,18
GPI ~ YEAR + (1 Site)	4	982,53	993,61	-487,26	975,53	3,88	1	<0,05*
CSI ~ YEAR + (1 Site)	4	-208,05	-197,96	108,03	-216,05	4,14	1	0,04*
TAOc ~ YEAR + (1 Site)	4	-305,82	-295,73	156,91	-313,82	5,79	1	0,02*

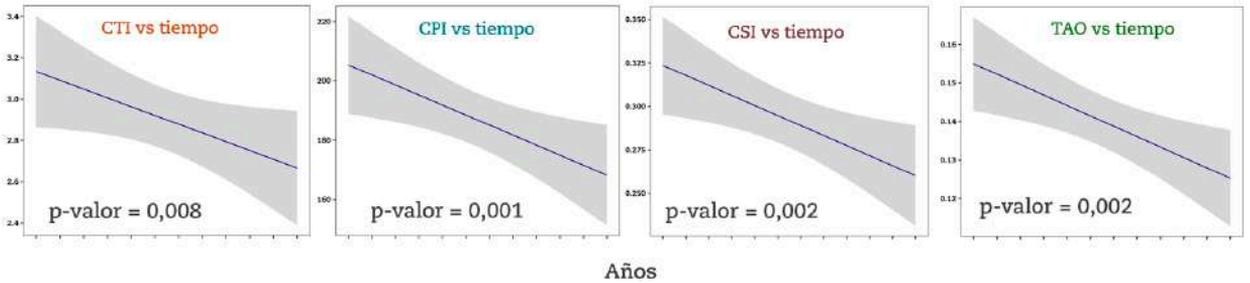
Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada



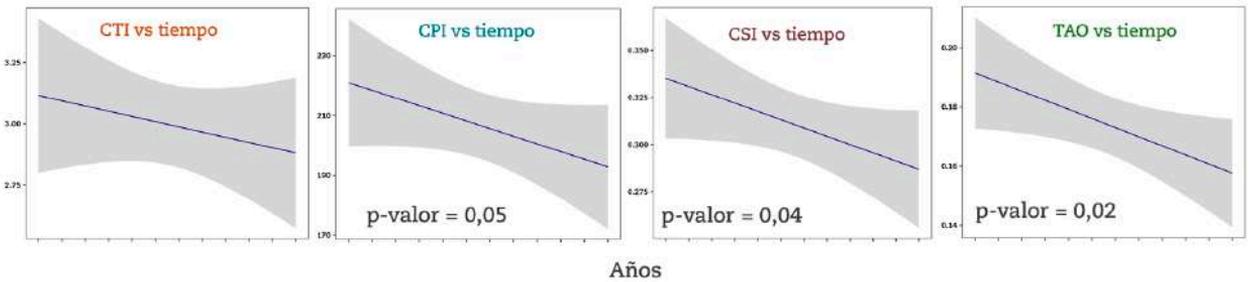
Mesomediterráneo



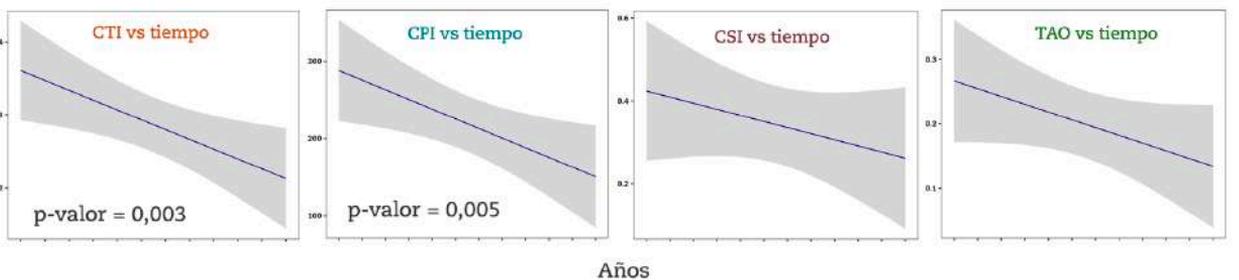
Supramediterráneo



Oromediterráneo



Crioromediterráneo



• **Figura 8.1.** Distribución de los pisos bioclimáticos en el área de estudio y relación entre el CTI, CPI, CSI y TAOc y el tiempo (2012-2022) en todos los transectos juntos y agrupaciones de transectos según pisos bioclimáticos. Se incluye el p-valor resultante de los modelos en los casos en los que esté resultó ser estadísticamente significativo ($p < 0,05$).

Respuesta de los indicadores a nivel de comunidad en el piso crioromediterráneo

En el piso crioromediterráneo los índices vinculados al clima mostraron una respuesta negativa y significativa (CTI: $\text{Chi}^2= 8,88$, $p= 0,003$; CPI: $\text{Chi}^2= 7,97$, $p= 0,005$), mientras que CSI y TAOc no ofrecieron una respuesta estadísticamente significativa (Fig. 8.1. y Tabla 8.7). En cualquier caso, los patrones aquí vuelven a repetirse y apuntan también hacia una tendencia favorable a las especies de zonas frías, con menor cantidad de precipitación, más generalistas y con preferencia por ambientes cerrados. Para los índices vinculados a la temperatura y a la precipitación, la tasa de cambio anual fue de 0,13 y -12,46 respectivamente. En los transectos de Altas Cumbres y en el de Carihuela, situados a más de 3.000 msnm de altitud, se detectó una tendencia estadísticamente significativa para el índice TAOc ($p= 0,02$), que viene a mostrar un cambio en la comunidad hacia especies más propias de zonas cerradas (Tabla 8.2). Este resultado no deja de ser llamativo, dada la baja cobertura vegetal en estos ecosistemas. Sin embargo, consideramos que se debe al crecimiento de las poblaciones de especies con un índice TAO reducido y cierta movilidad en zonas situadas en zonas más bajas (p.e. *Colias crocea*, *Pontia daplidice*, *Lasiommata megera*). Por otro lado, *Satyrus actaea* y *Aglais urticae* son ejemplos de especies cuyas poblaciones decrecen en estos ambientes de cumbres.

En el caso del transecto de Carihuela, además, se registraron patrones estadísticamente consistentes para los indicadores vinculados a temperatura ($p= 0,01$) y precipitación ($p= 0,006$)(Tabla 8.2).

• **Tabla 8.7.** Coeficientes de las variables incluidas en los GLMMs para los transectos ubicados en el piso bioclimático crioromediterráneo. *: p-valor < 0,05; **: p-valor < 0,01; ***: p-valor < 0,001.

	npar	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	p-valor
CTI ~ YEAR + (1 Site)	4	97,07	103,05	-4,53	89,06	8,88	1	0,003**
GPI ~ YEAR + (1 Site)	4	399,73	405,71	-195,86	391,73	7,97	1	0,005**
CSI ~ YEAR + (1 Site)	4	3,06	9,05	2,47	-4,94	2,12	1	0,15
TAOc ~ YEAR + (1 Site)	4	-30,28	-24,29	19,14	-38,28	3,57	1	0,06

Discusión

Cambios espacio-temporales en la composición de las comunidades

Se empezó la información recabada en la red de seguimiento de mariposas diurnas de Sierra Nevada de los últimos 12 años para evaluar los cambios en diferentes indicadores calculados a nivel de comunidad. El análisis a nivel de comunidad permite el empleo de la información relativa a todas las especies y no solo de las más abundantes, mejor distribuidas y con una mayor cantidad de información.

Nuestros resultados muestran cambios, que en algunos casos fueron importantes, en las comunidades de mariposas en relación con los indicadores de referencia empleados. El análisis general mostró un incremento claro a lo largo del tiempo de las especies con preferencias por zonas frías, áridas, de las especies de carácter generalista y de las que presentan una mayor asociación hacia ambientes cerrados y un declive de aquellas otras situadas en el extremo opuesto con respecto a los índices de referencia. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en el noroeste de la cuenca mediterránea para los indicadores vinculados a la precipitación, grado de especialización y cerramiento del ecosistema con respecto a la vegetación, pero no concuerdan completamente con lo descrito en el caso del índice relativo a las preferencias de las especies con respecto a la temperatura en una parte importante de la bibliografía consultada.

En el caso del índice de temperatura de la comunidad (CTI) se han constatado descensos en los valores de dicho indicador en la Sierra de Guadarrama (Wilson *et al.* 2005 y Nieto-Sánchez *et al.*, 2015), en Cataluña (Ubach *et al.*, 2021) y también en el mediterráneo oriental (Zografou *et al.*, 2014). Por otro lado, estudios previos llevados a cabo en Cataluña no encuentran respuesta, ni negativa ni positiva, de las comunidades frente a este indicador o incluso apuntan a un incremento en el valor de este indicador a lo largo de los años (Devictor *et al.*, 2012 y Herrando *et al.*, 2019). Posteriormente, Ubach *et al.* (2021) sí encuentran un incremento en Cataluña del CTI en 6 de 10 comunidades estudiadas. Este incremento estuvo asociado a un incremento de especies termófilas en comunidades de montaña de Cataluña, lo cual sugiere que la sensibilidad de este indicador puede estar relacionada con la extensión de la serie temporal. En este sentido Mora *et al.* (2023) analizan la tendencia de este indicador en el Parque Nacional de Picos de Europa durante el periodo 2013-2021 obteniendo resultados similares a los encontrados en Sierra Nevada: una tendencia no

significativa estadísticamente hacia comunidades con preferencias por zonas más frías. En conclusión, los resultados son dispares según el conjunto de datos analizados, aunque la tendencia más habitual registrada en otros estudios redunda en un incremento del CTI, lo cual, es contrario a lo que se desprende de los resultados recabados en Sierra Nevada para los últimos doce años. En el caso del CTI, la tendencia negativa solamente fue estadísticamente significativa en el piso crioromediterráneo, lo que podría deberse a la particularidad de que especies asociadas a zonas frías como *Parnassius apollo* o *Erebia hispania* hayan incrementado sus poblaciones en alguno de los transectos estudiados en esta franja. El hecho de que el CTI muestre una tendencia tan marcada al descenso en Sierra Nevada podría estar relacionado con la existencia de numerosas situaciones microclimáticas en la montaña que estarían taponando el efecto del calentamiento a una escala muy reducida (Suggitt *et al.*, 2018). Sin duda, es necesario ampliar la serie temporal a fin de comprobar si esa tendencia se mantiene o comienza a invertirse tal y como ha sucedido en Cataluña.

Para el resto de los indicadores, los resultados muestran coherencia con los estudios previos, reforzando la idea de que las comunidades de mariposas

Pararge aegeria muestra claras preferencias por ambientes cerrados.



diurnas se están viendo modificadas al crecer las poblaciones de especies con un menor grado de especialización ecológica, con preferencia por ambientes más áridos y por zonas con una mayor cobertura vegetal. En cuanto a este último indicador (TAOc), el trabajo de referencia de Ubach *et al.* (2020) muestra con claridad como un abandono de los usos tradicionales está produciendo una regresión de las especies con preferencias por zonas abiertas. En otra zona montañosa de la Península Ibérica (Picos de Europa) se ha comprobado que las comunidades de mariposas se vieron afectadas por el abandono de la actividad ganadera, con un incremento de la densidad de individuos después de 18 años de abandono y una tasa de reemplazo en la comunidad de cerca del 50% en los primeros años de abandono y alrededor del 70% después de 18 años de abandono (Mora *et al.*, 2022). Para Sierra Nevada este cambio es también muy evidente, sobre todo, en el piso supramediterráneo, que a su vez es el que atesora los niveles más elevados de diversidad, riqueza y densidad de mariposas (Barea-Azcón *et al.*, 2022 y capítulo 6 de la presente tesis doctoral).

En Sierra Nevada no se dispone de datos de expansión de la vegetación durante el periodo que comprende el presente estudio, pero los análisis de los cambios de usos del territorio a una escala temporal más amplia (1956-2006) muestran un incremento desde el 15% al 43% de la superficie ocupada por formaciones arboladas en el espacio protegido (Jiménez-Olivencia *et al.*, 2015). Esto ha conllevado también una expansión de las zonas matorralizadas y en general de los ambientes más cerrados. En las últimas décadas, este proceso se ha podido acelerar debido a una tasa decreciente y continuada en el mantenimiento de los usos tradicionales y a los efectos de los manejos de la masa forestal orientados a fomentar su maduración y naturalización (Pérez-Luque *et al.*, 2021). La tendencia de este indicador (TAOc) viene condicionada sobre todo por la reducción de las poblaciones de especies de zonas abiertas como por ejemplo *Parnassius apollo* o *Satyrus actaea* y en menor medida por el incremento de las poblaciones de especies asociadas a zonas con mayor cobertura como *Pararge aegeria*, *Pieris napi* o *Pyronia tithonus*.

Los cambios en las comunidades desde el punto de vista del índice de precipitación (CPI) también son considerables, aunque la respuesta no es homogénea entre pisos bioclimáticos. En el caso de las zonas más bajas (piso mesomediterráneo) se detecta un incremento de las poblaciones de especies con preferencias por zonas más húmedas y una regresión de aquellas asociadas a una mayor aridez, mientras que el patrón en el resto de las franjas altitudinales estudiadas ha sido el contrario. Herrando *et al.* (2019), en un estudio desarrollado en Cataluña, concluyen que las especies con preferencias por zonas más áridas están sufriendo un mayor declive que las que prefieren zonas húmedas. Estos resultados no dejan de ser coherentes con los que he-

mos detectado en las zonas más bajas de Sierra Nevada, (piso mesomediterráneo) ya que los datos de Herrando et al. (2019) incluyen mayoritariamente localidades situadas por debajo de los 1.500 msnm. Sin embargo, la respuesta en Sierra Nevada para este indicador es la opuesta en las cotas intermedias y altas (supra, oro y crioromediterráneo), siendo estadísticamente significativa en el caso de los pisos supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo. Mora et al (2023) a pesar de no encontrar un efecto significativo del tiempo sobre el CPI, también describen un patrón general según el cual se ven favorecidas las especies propias de zonas más áridas.

El índice de especialización CSI experimenta una reducción desde el año 2012 en Sierra Nevada. Los resultados obtenidos señalan a un cambio considerable a corto plazo (tan solo 12 años) en las comunidades de mariposas. Este cambio consiste en que comienzan a predominar las especies más generalistas sobre las especialistas. Este patrón se aprecia nuevamente de forma muy evidente en los pisos supramediterráneo y oromediterráneo, en donde la respuesta es estadísticamente significativa. En el piso crioromediterráneo el patrón descrito es igual que en el supra y en el oromediterráneo, aunque en este caso la respuesta no llega a ser estadísticamente significativa. Sin embargo, en el piso mesomediterráneo, situado en las zonas de menor altitud del área de estudio el patrón registrado es el contrario y muestra una mayor prevalencia de las especies especialistas (como p.e. *Pararge aegeria*, con carácter de especie especialista en el contexto del área de estudio) y una regresión de especies con carácter generalista (p.e. *Pieris rapae*, cuyas poblaciones decrecen en tres de los cuatro transectos situados en el piso mesomediterráneo).

El declive de especies especialistas en zonas de montaña ya había sido puesto de relieve en otras zonas de la Península Ibérica como resultado de la acción sinérgica del calentamiento global y el abandono de las actividades agrícolas y ganaderas (Stefanescu et al., 2011). Otros estudios también muestran estos mismos patrones, con independencia de la localización geográfica (p.e. Cataluña: Stefanescu et al., 2009 y Ubach et al., 2021; Menorca: Colom et al., 2019, Reino Unido: Eglinton et al., 2019 o Estados Unidos (Ohio): Wepprich et al., 2019). En el conjunto de Sierra Nevada nuestros resultados apuntan a que se está produciendo una homogeneización de las comunidades en el gradiente altitudinal, si bien no hemos obtenido resultados concluyentes (~estadísticamente significativos) en muchas de las localidades (Tabla 8.7). Conforme ascendemos en altitud, las comunidades están compuestas por un mayor número de especies de carácter especialista y la colonización de elementos de perfil generalista puede contribuir a acelerar modificaciones que conduzcan a establecer una mayor similitud entre las comunidades de zonas altas y de zonas bajas.

Implicaciones en un contexto de cambio global

Las mariposas y otros insectos responden con rapidez a los cambios ambientales (Krauss, 2010) y prueba de ello es que en poco más de una década hemos podido detectar cambios en las comunidades desde el punto de vista de diferentes indicadores relacionados con el cambio climático (CTI y CPI) y los cambios en los usos del suelo (CSI y TAOc). Nuestros resultados apuntan a que las comunidades de mariposas están respondiendo a un progresivo cerramiento del ecosistema desde el punto de vista de la cobertura de la vegetación. Al mismo tiempo, las comunidades se están simplificando debido a la pérdida de especies de carácter especialista y el incremento de las poblaciones de especies de carácter generalista. Es recomendable impulsar una serie de medidas que contribuyan a facilitar los procesos de adaptación de la biodiversidad a los efectos del cambio global. En este sentido se deben de potenciar medidas que favorezcan la recuperación de la actividad agrícola y ganadera tradicionales en la montaña, que contribuyan a mantener espacios abiertos y una matriz de paisaje en mosaico. Adicionalmente, se deben impulsar otras medidas orientadas a favorecer la heterogeneidad ambiental, las cuales se han de centrar de forma prioritaria en el piso supramediterráneo y en las cotas más bajas del oromediterráneo y sobre ecosistemas forestales. Es importante diseñar mecanismos que permitan evaluar el impacto de las acciones implementadas, de forma que consigamos obtener un aprendizaje aplicable en actuaciones futuras (gestión adaptativa, ver p.e. Rist *et al.*, 2013). El cambio climático es otro factor que preocupa sobremanera y sus efectos parece que se están viendo exacerbados por los cambios en los usos del territorio, ya que ambos factores interactúan de forma sinérgica, reforzándose mutuamente (Dale, 1997). El descenso en las precipitaciones está provocando un cambio en la dinámica del ecosistema que se ve reflejado en la aparición de especies mejor adaptadas a la escasez de recursos hídricos. En este sentido, Sierra Nevada está actuando como una isla ecológica (MacArthur, 1972) para las comunidades de mariposas diurnas, mostrando fuertes dinámicas espaciales y temporales. Como resultado, las amenazas para las especies de montaña ofrecen oportunidades para otras especies no especializadas en los hábitats montanos en un esquema de ganadores y perdedores ante los efectos del cambio global (Zamora *et al.*, 2022).

El abandono de la actividad agrícola tradicional en la montaña, los cambios en la cabaña ganadera y la maduración de los bosques están favoreciendo el cerramiento de los ecosistemas de Sierra Nevada, lo cual está redundando en impactos sobre la biodiversidad.





CAPÍTULO 9

LA FENOLOGÍA DE LAS MARIPOSAS DIURNAS DE SIERRA NEVADA: TENDENCIAS RECIENTES E INFLUENCIA DEL CLIMA

Introducción

La fenología se define como la ciencia que estudia los eventos recurrentes en los ciclos de vida de los organismos (Badeck *et al.*, 2004). Es decir, el momento en que suceden los eventos biológicos, las causas de su sincronización con respecto a los patrones bióticos y abióticos y la interrelación entre fases de la misma o de diferentes especies (Lieth, 1974). En consecuencia, estos tiempos en los que tienen lugar los ciclos biológicos recurrentes pueden ser interpretados como indicadores de primer orden del cambio climático, especialmente en regiones con una estacionalidad marcada (Parmesan & Yohe, 2003; Peñuelas *et al.*, 2009 y 2022; Menzel *et al.*, 2020 y Cohen *et al.*, 2018). Los impactos del cambio climático sobre la fenología de los organismos han sido registrados tomando como objeto de estudio a un amplio abanico de organismos (Parmesan & Yohe, 2003). Las plantas son uno de los grupos de organismos cuyos cambios fenológicos han sido estudiados en mayor profundidad y en torno a los cuales se reúne un mayor volumen de evidencias de su vinculación con los efectos del cambio climático, principalmente en lo que al incremento de temperatura se refiere (Vitasse *et al.*, 2022). La movilidad reducida de las plantas ha favorecido una plasticidad fenotípica elevada que se refleja, entre otros aspectos, en su capacidad de adaptación fenológica para hacer frente a las condiciones ambientales cambiantes (Gordo & Sanz, 2010). La principal respuesta descrita en plantas consiste en un adelanto de determinados parámetros fenológicos vinculado a un incremento en la temperatura. Este patrón es especialmente acusado en las fenofases primaverales, el momento en el que se produce el crecimiento de las hojas y la floración

(Gordo & Sanz, 2010). Sin embargo, estudios recientes han descrito un retraso de hasta 13 días en la caída de la hoja en algunas de las especies vegetales más comunes del mediterráneo para el periodo 1952-2000, a la vez que se registran adelantos en la salida de la hoja (16 días) y en la floración (6 días) (Peñuelas *et al.*, 2002). Las respuestas, por lo tanto, son complejas y difieren entre fases en función de los momentos del año en que éstas tienen lugar. En cuanto a los animales, las aves son el grupo que acumula un mayor número de evidencias. La información disponible también apunta mayoritariamente hacia adelantos, especialmente en relación con los patrones de movimientos migratorios y el momento en que tienen lugar las fechas de puesta (Dunn & Winkler, 2010). Sin embargo, las respuestas fenológicas al cambio climático suelen ser más pronunciadas en el caso de los animales ectotermos, los cuales tienen una mayor dependencia de las condiciones climáticas ambientales (Devictor, 2012). En el caso de los insectos existen evidencias que vinculan el calentamiento global con modificaciones en los procesos fenológicos de diferente tipología (Cohen *et al.* 2018). Dentro de los insectos, las mariposas son uno de los grupos mejor estudiado (Roy & Sparks, 2000). Esto es debido a la existencia de series de datos extensas que se han generado al auspicio de los programas de seguimiento (principalmente siguiendo el modelo de los *Butterfly Monitoring Schemes*, BMS) y el auge de programas de ciencia ciudadana en diferentes partes del planeta, aunque esencialmente en el hemisferio norte y más concretamente en Europa (Sevilleja *et al.*, 2020). En el caso de las mariposas, el patrón más habitual consiste en un adelanto fenológico, aunque las respuestas son complejas y también incluyen con frecuencia retrasos. En este sentido, Colom *et al.* (2022) analizan la respuesta de la fenología de las mariposas diurnas en Cataluña a lo largo de los últimos 26 años, encontrando que la mayor parte de las 51 especies estudiadas mantuvieron estable el momento del año en que se produce su máximo de vuelo. Solamente un 8% de las especies experimentaron adelantos, mientras que un 15% de las especies mostraron retrasos. Hällfors *et al.* (2021), por su parte, observan que un 73% de 289 especies de lepidópteros (mariposas diurnas y polillas) estudiadas en Finlandia no adelantaron su fenología a lo largo de 20 años, lo cual muestra que los adelantos pueden no ser tan habituales como previamente se pensaba. La información disponible apunta a que además de la temperatura, otros factores inherentes a las diferencias inter e intraespecíficas y a las variaciones locales son de enorme importancia a la hora de evaluar las respuestas fenológicas en las comunidades frente al calentamiento global, siendo esencial incorporar la variabilidad espacial y temporal a la hora de valorar estas respuestas (Gutiérrez & Wilson, 2020). Esta variabilidad espacial puede ser especialmente importante en el caso de las montañas, debido a la evidencia de que determinadas situaciones microclimáticas favorecidas por la complejidad topográfica pueden proporcionar situaciones de refugio climático que

alteren las respuestas esperadas a la hora de analizar los patrones fenológicos en un gradiente altitudinal (Gómez-Vadillo *et al.*, 2022). De este modo, la sensibilidad fenológica se define como el grado en que la fenología de una especie cambia en respuesta a los cambios en el clima (Zettlemyer *et al.*, 2022) y se puede vincular directamente con la adaptación a las variaciones interanuales en el clima. Este concepto se refiere al grado en que las especies muestran sensibilidad fenológica a los condicionantes climatológicos en determinadas épocas del año o bajo determinadas situaciones ecológicas. En conclusión, las respuestas distan de ser sencillas y requieren aproximaciones que incorporen el estudio de la sensibilidad fenológica como parámetro a evaluar y también el análisis de la capacidad de las especies para dar respuesta a los efectos del cambio climático.

A pesar de este importante volumen de información sobre las repercusiones del cambio climático y otros factores sobre la fenología de las mariposas, poco se ha escrito acerca de las consecuencias sobre las especies y las comunidades. Es necesario señalar que se han puesto de relieve potenciales efectos positivos. Por ejemplo, el adelanto del periodo de vuelo puede reducir los tiempos de desarrollo larvarios y por lo tanto puede minimizar el tiempo en que las orugas están expuestas a depredadores y parasitoides (Porter, 1982; Van Nouhuys & Lei, 2004; Colom, 2022). Macgregor *et al.* (2019) vinculan el adelanto fenológico de las especies multivoltinas en el Reino Unido a la capacidad de las especies de ampliar sus áreas de distribución y a crecimientos poblacionales. Por otra parte, las especies dispondrán de una ventana fenológica más amplia para completar generaciones (Altermatt, 2010). Además, es esperable que los procesos que inducen el adelanto fenológico actúen también para las especies vegetales con las que el insecto interacciona, produciéndose una sincronización planta-mariposa (Posledovich, 2018). En contraposición, algunos autores enfatizan que los cambios en la fenología de las mariposas pueden conducir a desajustes con los tiempos en que se producen los periodos de desarrollo de sus plantas hospedadoras (Singer & Parmesan, 2010). En cualquier caso, las repercusiones sobre la eficacia biológica de los cambios fenológicos pueden ser heterogéneas y claramente dependen del contexto ambiental y de otros condicionantes a nivel de comunidad (Kingsolver & Buckley, 2018).

En Sierra Nevada (SE España), los datos climáticos indican un incremento en la temperatura y un descenso en la precipitación (menos marcado que en el caso de la temperatura y, sobre todo, más sujeto a variabilidad) a lo largo de las últimas décadas (ver capítulo 2). En consecuencia, es de esperar que los procesos fenológicos se estén viendo modificados como respuesta a estas modificaciones de carácter climático. Sin embargo, estos patrones climáticos no son homogéneos a lo largo del ciclo anual, lo cual tiene importantes re-

percusiones dependiendo de la sensibilidad que muestran las diferentes especies a unos momentos u otros del año. El interés de Sierra Nevada y de sus comunidades de mariposas diurnas para estudiar los fenómenos vinculados al cambio global ha quedado patente a lo largo de los diferentes capítulos de esta tesis doctoral. Las montañas en general ofrecen una oportunidad a la hora de estudiar los procesos fenológicos mediante el empleo de la altitud como indicador de los cambios en el tiempo en un escenario de calentamiento (Zografou *et al.*, 2019). Sin embargo, como hemos visto, esta relación ha de ser interpretada con cautela debido a la existencia de otros factores como la complejidad topográfica, las orientaciones de las laderas y los usos del territorio, entre otros.

Los objetivos del presente capítulo son:

- Profundizar en el conocimiento de los patrones fenológicos de las mariposas diurnas univoltinas de Sierra Nevada en el corto plazo (2012-2022).
- Evaluar la respuesta fenológica de las especies en función de su distribución altitudinal y el momento del año en el que tienen lugar sus periodos de vuelo.
- Dilucidar cuáles son los periodos críticos del año (desde el punto de vista climático) que mayor repercusión tienen sobre las variaciones en la fenología de las diferentes especies de mariposas y establecer sus patrones de sensibilidad fenológica.
- Conocer la influencia de los patrones de distribución altitudinal y el momento del año en el que tienen lugar los periodos de vuelo de las diferentes especies sobre su sensibilidad fenológica.

Material y métodos

Área de estudio

El Espacio Natural de Sierra Nevada (SE de España) presenta un rango de altitud de 270 a 3.479 msnm y abarca un total de 171.984 hectáreas. Se trata de un área con una marcada heterogeneidad ambiental, lo cual viene dado por las diferentes orientaciones, el gradiente de altitud y por una dilatada historia de poblamiento que hace que los usos del territorio condicionen la distribución de paisajes y, por supuesto, la diversidad biológica presente. El piedemonte de la Sierra comprende las zonas más pobladas y donde la huella humana se hace más patente. Desde esta zona hasta los 1.900-2.100 msnm se extiende una extensa orla forestal, que en su límite superior alterna con una comunidad de matorrales espinosos. A mayores altitudes se encuentran los enebrales-sabinares-piornales de alta montaña que ocupan buena parte del piso bioclimático oromediterráneo. En la zona de cumbres, una secuencia de valles de origen glaciario se abre hacia el norte y hacia el sur desde el eje axial de la cordillera. Debido a estas características, Sierra Nevada constituye un enclave excepcional para el estudio de los efectos del cambio global (Zamora & Oliva, 2022).

Sierra Nevada ostenta algunas de las mayores categorías de protección de un espacio natural en España y en Europa: fue declarada Parque Natural en 1989, Parque Nacional en 1999, Reserva de la Biosfera por la UNESCO (desde 1986), Espacio Red Natura 2000 (desde 2006) y posee el distintivo Lista Verde (listado por primera vez en 2014), otorgado por la UICN en reconocimiento a las buenas prácticas de gestión medioambiental.

Datos de mariposas

El muestreo de mariposas se realizó entre 2012 y 2022 en veinte localidades (altitud media: 1.936 msnm, min: 732 msnm; max: 3.203 msnm) desde marzo hasta finales de septiembre (ver Fig. 4.2, en el capítulo 4). Los muestreos se realizaron mediante transectos lineales basados en el método de Pollard & Yates (1994). Se contabilizaron todos los individuos adultos a lo largo del transecto dentro de una banda de 2,5 m a cada lado y 5 m por delante y por encima del observador. La longitud promedio de los transectos fue de 1.912

metros (289 a 3.563 m). Las mariposas fueron identificadas visualmente, pero se utilizó una manga entomológica para los casos en que no fue posible la identificación a distancia. Todas las identificaciones se realizaron a nivel de especie excepto el 2,9% de individuos que sólo pudieron ser identificados a nivel de género. Cada transecto se visitó una vez cada dos semanas, excepto en sitios que presentaron dificultades de acceso debido a la cobertura de nieve, que no comenzaron a censarse hasta mayo o incluso principios de junio.

El conjunto de datos incluye registros recopilados entre 2012 y 2022 para 16 de las 20 localidades estudiadas y entre 2014 y 2020 para las otras cuatro (Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal). En 2018 solamente se tomaron datos en 9 localidades (Laguna Seca, Loma Papeles Alto, Loma Papeles Bajo, Borreguiles San Juan, Campos de Otero, Laguna, Turbera, Pitres y Dúrcal). 16 de los 20 transectos fueron completados por técnicos del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (www.obsnev.es) y los cuatro transectos restantes fueron realizados por voluntarios completamente capacitados para el correcto desarrollo del protocolo e identificación de mariposas. Los datos se anotaron inicialmente en una ficha o estadillo de campo, posteriormente se validaron y se almacenaron en una plataforma digital específica del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada denominada Linaria (<https://linaria.obsnev.es/>). La nomenclatura utilizada para la denominación de las especies ha sido la propuesta por Wiemers et al. (2018).

Para los análisis presentados en el presente capítulo se han empleado únicamente especies univoltinas. Se excluyeron especies que hibernan en la fase adulta en las que se puede producir confusión entre los individuos nacidos ese año y los del año anterior (p.e. *Aglais urticae*), especies migradoras que podrían distorsionar la interpretación de la respuesta de las comunidades locales (p.e. *Vanessa cardui*), y especies que vuelan predominantemente en la copa de los árboles y que, por lo tanto, son de difícil observación en el transcurso de los transectos (p.e. *Favonius quercus*).

Datos climáticos

Se han utilizado los datos generados por el subsistema clima de REDIAM (Red de Información Ambiental de Sierra Nevada), que comprende información sobre temperatura media y precipitación acumulada con una resolución espacial de 500 m de lado (<https://portalrediam.cica.es/geonetwork/srv/spa/catalog.search#/home>). Dicha información espacial procede en origen de estaciones climáticas. El procedimiento consistió en la confección de un modelo de regresión múltiple con la longitud y la latitud de cada píxel de 500x500 m, su distancia al mar y la orientación de la ladera (ponderación de las laderas en dirección suroeste-noroeste) como variables independientes y las variables climáticas para un día concreto tras un filtrado que minimizó la aparición de errores. Este filtrado se efectuó según los propios criterios determinados por REDIAM (eliminación de estaciones con valores anómalos, estaciones que suelen presentar errores sistemáticos y redes que aportan datos no fiables). Posteriormente se obtuvieron los residuos filtrando aquellos mayores de 2°C. El resultado sin corregir se espacializó sobre las capas ráster y también se espacializaron los residuos a fin de garantizar que en el modelo permanecen los resultados observados en las estaciones. Finalmente, se sumó el resultado sin corregir con los residuos a fin de obtener el resultado definitivo. Los valores mensuales para la temperatura se obtuvieron promediando todos los días del mes y la precipitación acumulada se calculó mediante el sumatorio de los resultados diarios. Para la descripción de las tendencias recientes en el clima de temperatura media y precipitación se han descargado todos mapas y se han extraído los datos para Sierra Nevada para todos los meses del año desde 2012 hasta 2022.

Análisis de datos

Tendencia del clima

El valor de temperatura y precipitación para cada transecto se calculó empleando exclusivamente los píxeles que interceptan la línea de progresión de cada uno de los transectos. Se calcularon valores promedio para la temperatura media mensual y a partir de ellos se calculó un promedio anual. Para la precipitación se mostró el valor acumulado a lo largo de cada año.

Para explorar la tendencia de cada variable climática en los transec-

tos (temperatura media; precipitación; $n = 1.911$ píxeles) se utilizó un análisis de tendencias temporales mediante la aplicación del test de Mann Kendall (Mann, 1945), seguido de una evaluación de la magnitud de la tendencia mediante el estimador de la pendiente de Sen (Sen, 1968). Finalmente se calculó la tendencia de cada variable (Tau de Mann Kendall) y la magnitud de la tendencia (Sen slope)

La preparación, manipulación y análisis de esta información se llevó a cabo empleando los paquetes *sf* (Pebesma, 2023), *terra* (Hijmans, 2022), *purrr* (Wickham & Henry, 2023), *trend* (Pohlert, 2020) y *Kendall* (McLeod 2022) en el software RStudio 2022.07.2 (R Core Team, 2022).

Tendencia de la fenología

La fenología de la comunidad de mariposas se calculó siguiendo dos aproximaciones complementarias. Por un lado, siguiendo a Brakefield (1987), se calculó la fecha promediada de vuelo (también conocido como WMD, en referencia al término *Weighted Mean Date*) para cada especie, en cada localidad y para cada año. La fecha promediada de vuelo es un estimador de la fenología de mariposas ampliamente empleado y de efectividad comprobada a la hora de describir el comportamiento fenológico de especies y poblaciones (Roy & Sparks, 2000; Stefanescu *et al.*, 2003). Para este cálculo no se estableció un número mínimo de localidades, pero sí se determinó un umbral que consistió en que haya sido posible calcular la fecha promediada de vuelo al menos para 5 años (que no tienen por qué ser consecutivos). La fecha promediada de vuelo solamente se ha calculado cuando el número de visitas en las que se contactó a una especie concreta en un mismo año en una localidad fue de 3 o más. La tendencia en la fenología se evaluó a través del valor de Tau Mann-Kendall y de la magnitud de la tendencia (Sen slope), al igual que se hizo en el caso de los datos climáticos (ver más arriba). Los valores de fechas promediadas de vuelo obtenidos han sido empleados para estudiar la relación entre tendencia fenológica, altitud y momento del año en que se produce el máximo de vuelo. Para ello se establecieron correlaciones bivariadas empleando el coeficiente de correlación de Pearson.

Por otro lado, se calculó la fenología para cada especie a nivel de población (una sola curva anual para todas las localidades) estimando el nivel poblacional de cada una de las especies a partir de la suma de los conteos realizados en cada localidad para cada año. Para ello se ajustó una curva de vuelo empleando el paquete *rbms* (Schmucki *et al.*, 2022) implementado en el software RStudio 2022.07.2 (R Core Team, 2022). El procedimiento consistió en ajustar una curva GAM (*Generalized Additive Model*, Modelo Aditivo Generaliza-

do) a partir de la abundancia registrada en los conteos de campo. El resultante fue una curva fenológica adaptada según la abundancia de cada especie en cada transecto y en cada año. El máximo de vuelo para cada especie y para cada localidad fue calculado tomando como valor el día juliano correspondiente al punto más alto de la curva GAM. Esta aproximación a nivel de comunidad ha sido empleada para inferir la tendencia general de la fenología de las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada en el periodo estudiado.

Sensibilidad fenológica

La sensibilidad de la fenología de las especies a la temperatura y a la precipitación fue analizada a través de un enfoque de ventana de tiempo (ver p.e. Gutiérrez & Wilson, 2020 y Colom et al., 2022). Se calcularon las temperaturas medias y la precipitación acumulada de 36 ventanas de tiempo potenciales que van desde uno a tres meses desde octubre del año anterior hasta agosto del año en curso. Usamos estas ventanas de tiempo potenciales para identificar el período del año con la mayor repercusión de la temperatura y de la precipitación sobre la fenología de cada especie (en adelante, período crítico). En el caso de especies que aparecen en más de dos localidades, para cada ventana de tiempo y especie, ajustamos los datos fenológicos utilizando Modelos Lineales Mixtos (LMM, *Linear Mixed Models*). Para ello construimos diferentes modelos con el dato fenológico como variable respuesta, la variable climática (temperatura o precipitación) como predictora, y la localidad como efecto aleatorio. Se construyeron 36 modelos para cada variable climática (uno por cada ventana de tiempo utilizada). En el caso de especies con datos para una o dos localidades usamos la misma metodología (modelos lineales) pero sin aplicar modelos mixtos. Para cada especie, seleccionamos el modelo de mejor ajuste según los criterios de información de Akaike (AIC) (ver Anexo 4). Antes de proceder a seleccionar el modelo, se eliminaron aquellos que comprenden meses posteriores al periodo de vuelo de una especie, los cuales han aparecido puntualmente como resultado de un artefacto de los modelos. En caso de que la diferencia entre el AIC de los modelos fuera inferior a 2, se seleccionó aquel modelo que comprendiera una ventana temporal más amplia siguiendo el criterio más conservador (Pau Colom *com pers.*). Asimismo, se computaron los valores de Akaike ponderados (o *Akaike weights*) que informan sobre la evidencia del mejor modelo (Burnham & Anderson, 2002) y, en el caso de modelos con valores de AIC inferiores a 2, se seleccionaron aquellos modelos con mayor peso (mayor valor de *Akaike weight*). En los escasos casos en los que los criterios previamente mencionados no fueron suficientes para definir la selección de un modelo, se escogió el modelo que mostró un p-valor significativo ($p > 0,05$) o se siguió el criterio experto. Estos dos últimos criterios para seleccionar modelos se siguieron solamente en 2 casos.

Los valores de sensibilidad fenológica para la temperatura y para la precipitación fueron comparados a fin de establecer a cuál de los dos parámetros se muestra más sensible la fenología de las especies estudiadas. Para ello, se implementó la prueba de Wilcoxon, que permite comparar el rango medio de dos muestras relacionadas y determinar si existen diferencias entre ellas.

Finalmente, se relacionó el valor de sensibilidad de cada especie tanto a la temperatura como a la precipitación con sus respectivas fechas promediadas de vuelo y con diferentes descriptores de su distribución altitudinal (altitud media, altitud más baja, altitud más alta y desviación estándar de las altitudes con registros). Para esto último se eliminaron previamente las localidades con menos de 10 contactos en los 11 años estudiados a fin de considerar solamente sitios con una presencia no ocasional. La relación de la sensibilidad a la temperatura y a la precipitación se exploró a través de correlaciones bivariadas empleando el coeficiente de Pearson.

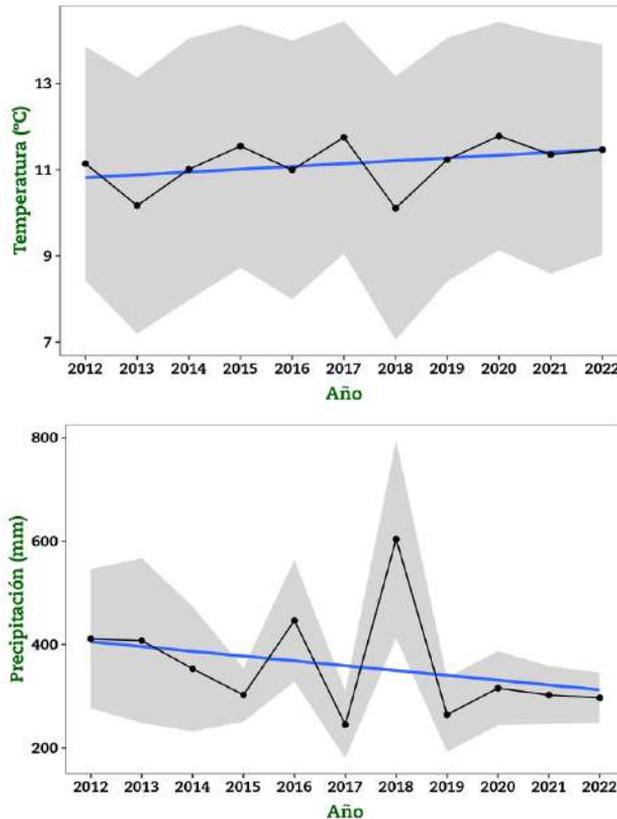
Polyommatus amandus suele presentar su máximo poblacional en Sierra Nevada durante los últimos días del mes de junio y los primeros del mes de julio.



Resultados

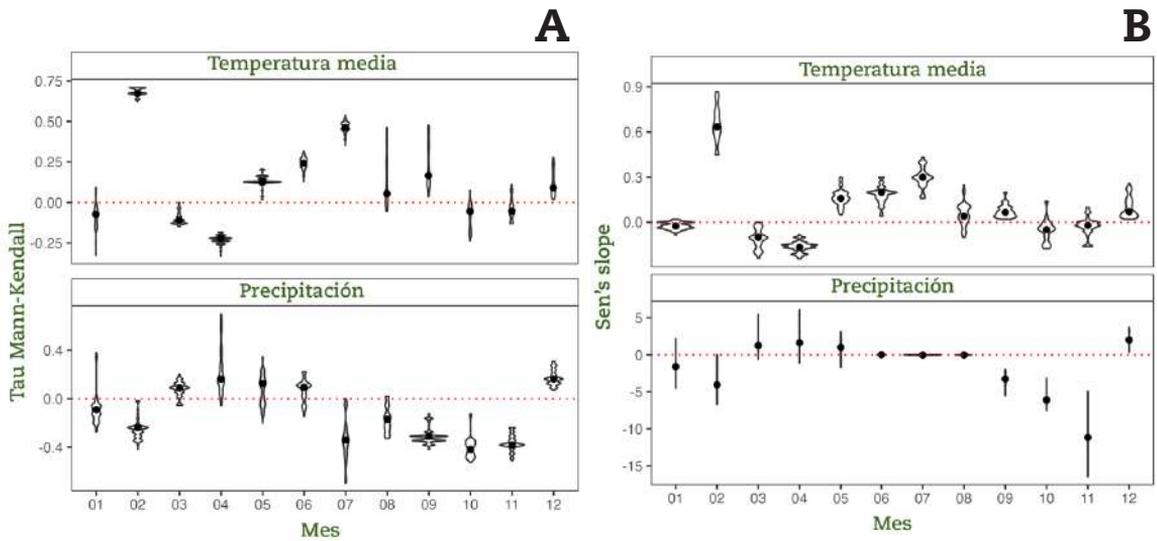
El cambio climático en las zonas de estudio: tendencias a corto plazo en la temperatura y en la precipitación

Se ha constatado un incremento de la temperatura media de carácter no significativo de 0,65°C ($p= 0,243$) y un descenso de la precipitación, también no significativo estadísticamente, de 93 mm ($p= 0,373$) en el periodo estudiado (11 años)(Fig. 9.1). Tan solo en 4 de los 11 años estudiados la precipitación anual recogida superó los 400 mm, siendo 2018 con diferencia el año que los valores fueron más elevados, seguido de 2016.



• **Figura 9.1.** Tendencia en la temperatura y en la precipitación en el periodo 2012-2022 en las localidades estudiadas de Sierra Nevada (Granada). Los puntos negros muestran los valores promedio para cada año y el sombreado gris la desviación estándar.

El análisis de la tendencia de la temperatura media por meses medida mediante Sen's slopes muestra que febrero es el mes que se ha calentado en mayor medida, seguido de los meses de final de la primavera y comienzos del verano (mayo a julio) (Fig. 9.2A). Por otra parte, la tendencia en el periodo estudiado de la temperatura media en los meses de marzo y abril ha sido ligeramente negativa. El patrón para la precipitación muestra un descenso de la precipitación en verano, otoño y en los meses de enero y febrero, mientras que la tendencia es estable o incluso tiende al incremento en primavera (Fig. 9.2B).

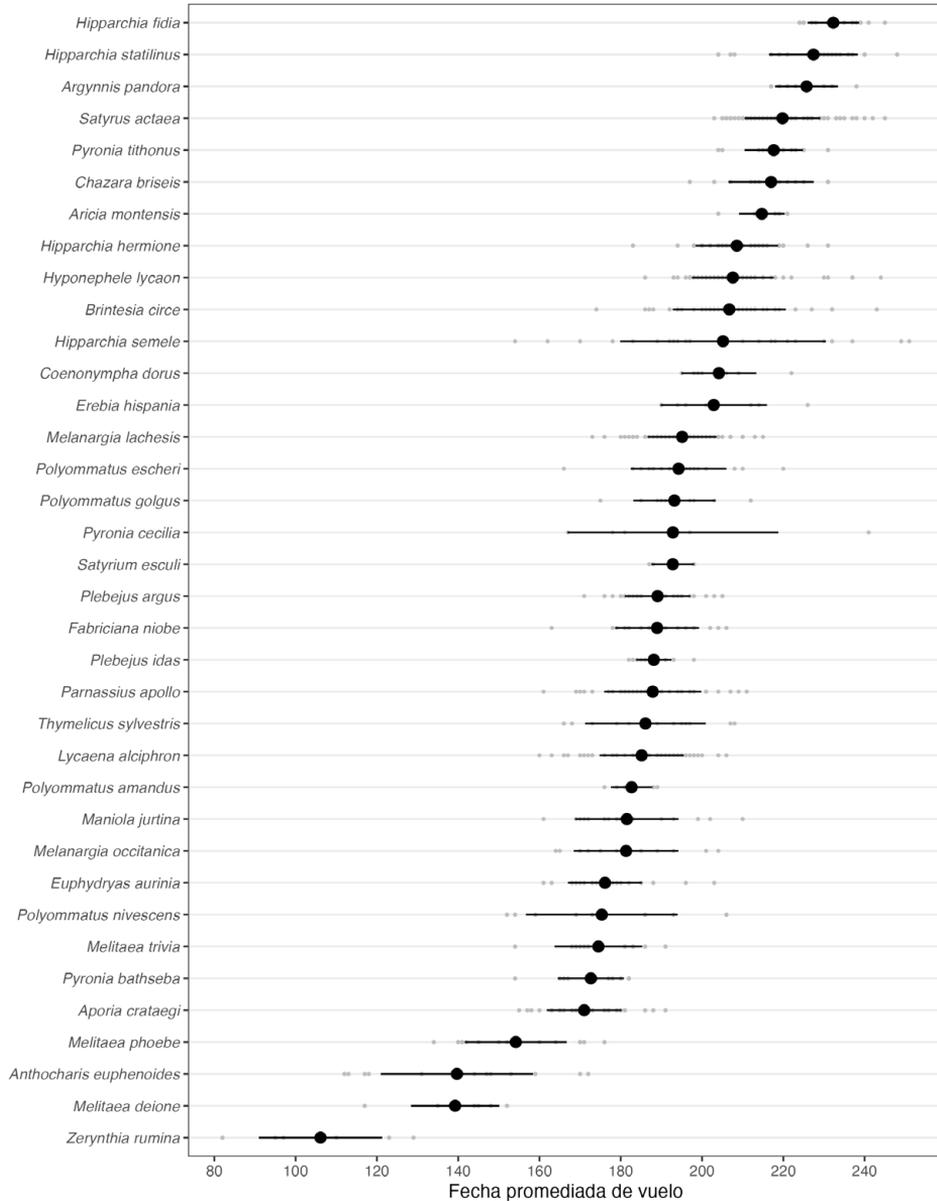


• **Figura 9.2.** Distribución de las tendencias mediante la aplicación del test de Mann-Kendall (A) y la tendencia mediante el estimador de la pendiente de Sen (B) para la temperatura y la precipitación mensuales de las localidades estudiadas de Sierra Nevada.

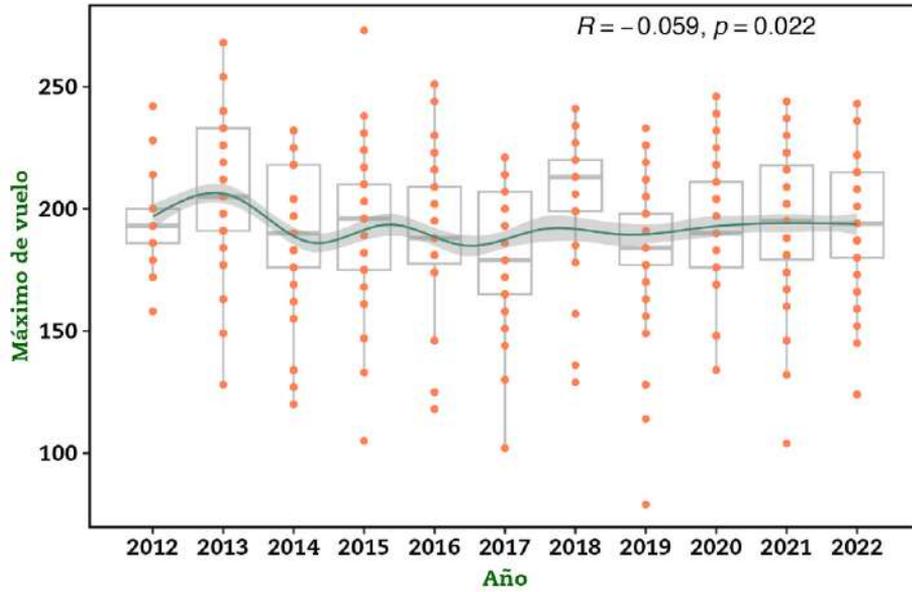
Respuestas fenológicas

Ha sido posible estudiar la fenología de 36 especies siguiendo los criterios establecidos (especies univoltinas, no migrantes, de fácil detección, con presencia en al menos una localidad y con al menos cinco años con datos) (Fig. 9.3). En conjunto se ha registrado un adelanto de la fenología estadísticamente significativo ($p= 0,022$), según el cual la fecha de vuelo promedio de las mariposas incluidas en el análisis se ha adelantado un total de 4,49 días en los once años estudiados (Fig. 9.4). Según se desprende de los análisis realizados, de las 36 especies incluidas en el análisis, el 63,9% ($n= 23$) mostraron un adelanto fenológico a lo largo de los últimos 11 años, mientras que el 36,1% ($n= 13$) registraron retardos (Fig. 9.5). No se encontraron tendencias estadísticamente significativas con respecto a la fecha promediada de vuelo

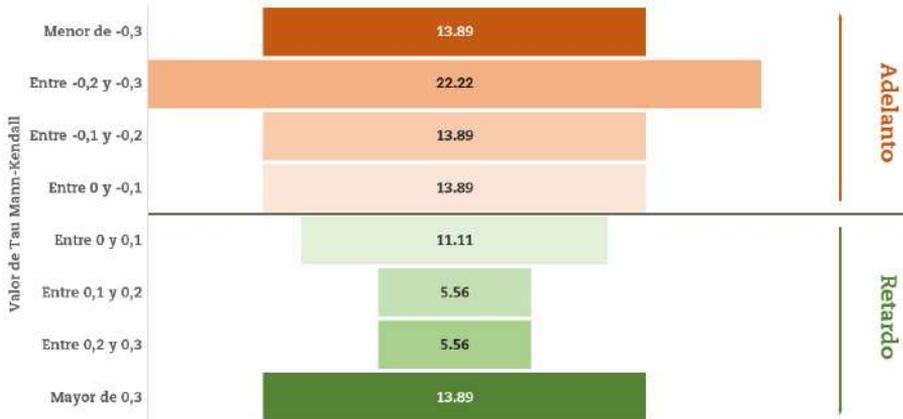
para para las especies estudiadas. Solamente se encontraron adelantos estadísticamente significativos ($p < 0,05$ en todos los casos) para 3 especies en 2 transectos: Dúrcal (*Hipparchia semele*, *Hipparchia statilinus* y *Pyronia tithonus*) y Catifas (*Hipparchia statilinus*).



• **Figura 9.3.** Fecha promediada de vuelo de las especies incluidas en el estudio de mariposas de Sierra Nevada. Los puntos negros representan la media para todo el periodo estudiado y todas las localidades, los puntos grises se corresponden con datos de localidades y años concretos, las líneas son los intervalos de confianza al 95%.

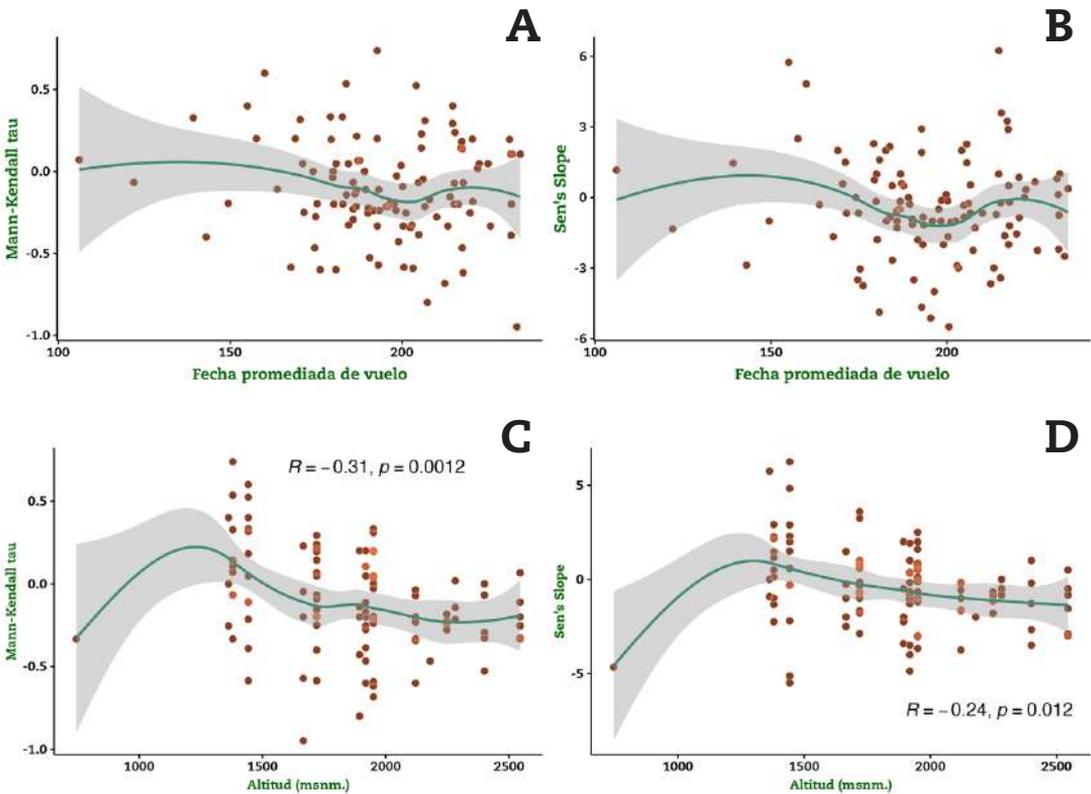


• **Figura 9.4.** Diagrama de cajas con los valores máximo de vuelo para cada año y para cada especie (puntos naranjas) y su evolución junto a un suavizado (*smooth*) siguiendo el método ‘gam’. Se incluye el valor de R y el nivel de significación según el de correlación de Spearman .



• **Figura 9.5.** Porcentaje de especies categorizadas en función de los valores de la tendencia tau de Mann-Kendall derivados de contrastar la fecha promediada de vuelo y el tiempo.

Por otro lado, el momento del año en que se produce la fecha promedio de vuelo para cada especie apenas influyó en la tendencia fenológica (especies precoces vs. especies tardías)(Figs. 9.6A y 9.6B). Las especies más precoces experimentaron unos valores de tendencias en la fenología similares a las más tardías, aunque estas últimas parecen presentar una ligera tendencia a un mayor adelanto. Sin embargo, la tendencia de la fenología de las especies asociadas a las zonas elevadas resultó más negativa (más adelantos y de mayor entidad) y significativa desde el punto de vista estadístico a la de las especies asociadas a zonas bajas (Mann-Kendall: $r = -0.31$; $p = 0,0012$ y Sen Slope: $r = -0,24$; $p = 0,012$)(Figs. 9.6C y 9.6D).



• **Figura 9.6.** Correlaciones bivariadas entre la tendencia en fenología de cada especie analizada según el valor de Tau Mann-Kendall (A) y de Sen slope (B) y su fecha promediada de vuelo y correlaciones bivariadas entre la tendencia en fenología de cada especie analizada según el valor de Tau Mann-Kendall (C) y de Sen Slope (D) y la altitud a la que sitúa cada población. Se muestran los valores del coeficiente de correlación y la significación los casos en los que el p-valor fue inferior a 0,05.

Sensibilidad fenológica.

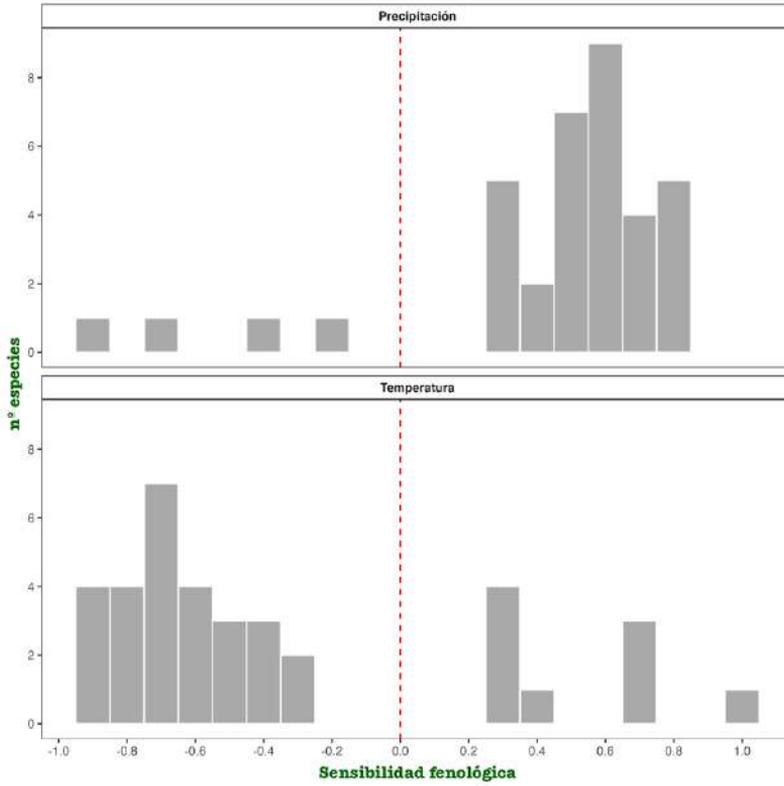
La respuesta de la fenología frente a la temperatura y a la precipitación fue estadísticamente significativa para la mayor parte de las especies (para el 80,6% de las especies en el caso de la temperatura y para el 89,9% en el caso de la precipitación).

En el 75% (n= 27) de los casos estudiados, la influencia de la temperatura sobre la fenología consistió en un adelanto asociado a un calentamiento y la respuesta fue la contraria en el 25% restante (n=9) de los casos (Fig. 9.7). Las únicas especies que responden a un incremento en la temperatura atrasando su fecha promediada de vuelo son: *Anthocharis euphenoides*, *Aricia montensis*, *Coenonympha dorus*, *Hipparchia hermione*, *Melitaea deione*, *Melitaea phoebe*, *Melitaea trivialis*, *Pyronia cecilia* y *Thymelicus sylvestris*.

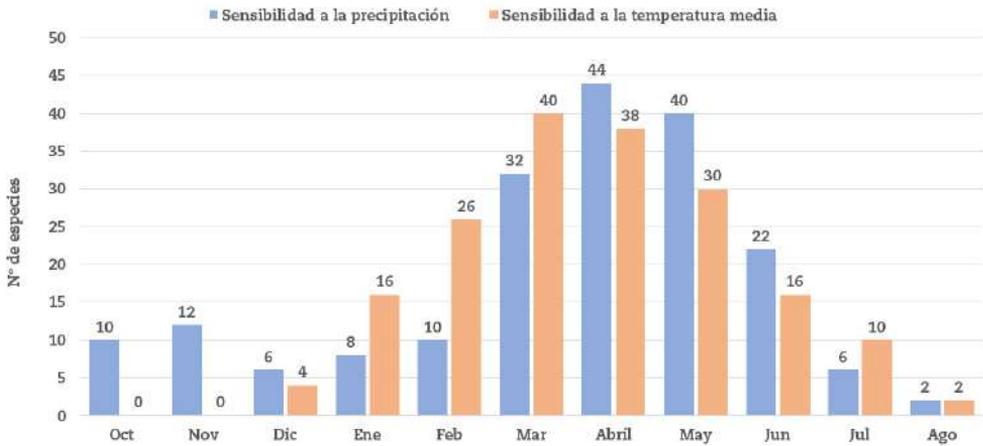
Los meses comprendidos entre marzo y mayo, especialmente abril y mayo, fueron los periodos del año en los que la temperatura media tuvo mayor influencia sobre la fenología (Fig. 9.8). En total, el 66,7% de las especies incluyeron dichos periodos entre los momentos críticos del año. La temperatura durante el comienzo del año (enero y febrero) representó un periodo crítico para el 11,1% de las especies, mientras que la temperatura del otoño previo fue determinante para explicar la fenología de un 16,7% de las especies.

Respecto a la precipitación, el 89,9% de las especies (n= 32) adelantaron su fenología ante un descenso en la precipitación (Fig. 9.7). Sin embargo, en *Aricia montensis*, *Hipparchia semele*, *Pyronia cecilia* y *Thymelicus sylvestris*, una mayor cantidad de precipitación repercutió en un adelanto fenológico. El 86,1% de las especies incluyeron alguno de los meses entre febrero y mayo como periodos críticos, siendo marzo y abril los meses más importantes en este sentido (Figs. 9.9 y 9.10). Solamente el 2,8% de las especies mostró una sensibilidad muy elevada a los valores de precipitación recogidos durante el último mes del año previo (diciembre).

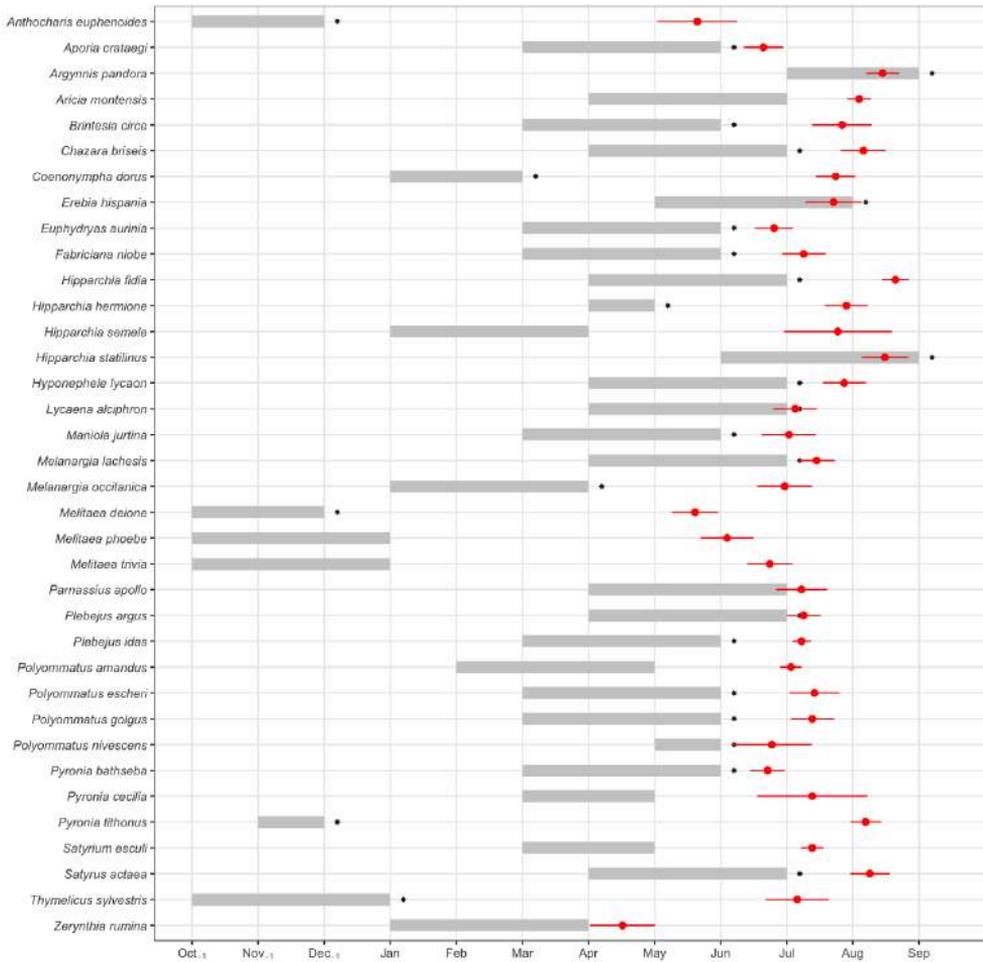
En el Anexo 4 se incluyen dos tablas de resumen de los modelos seleccionados para la temperatura y para la precipitación.



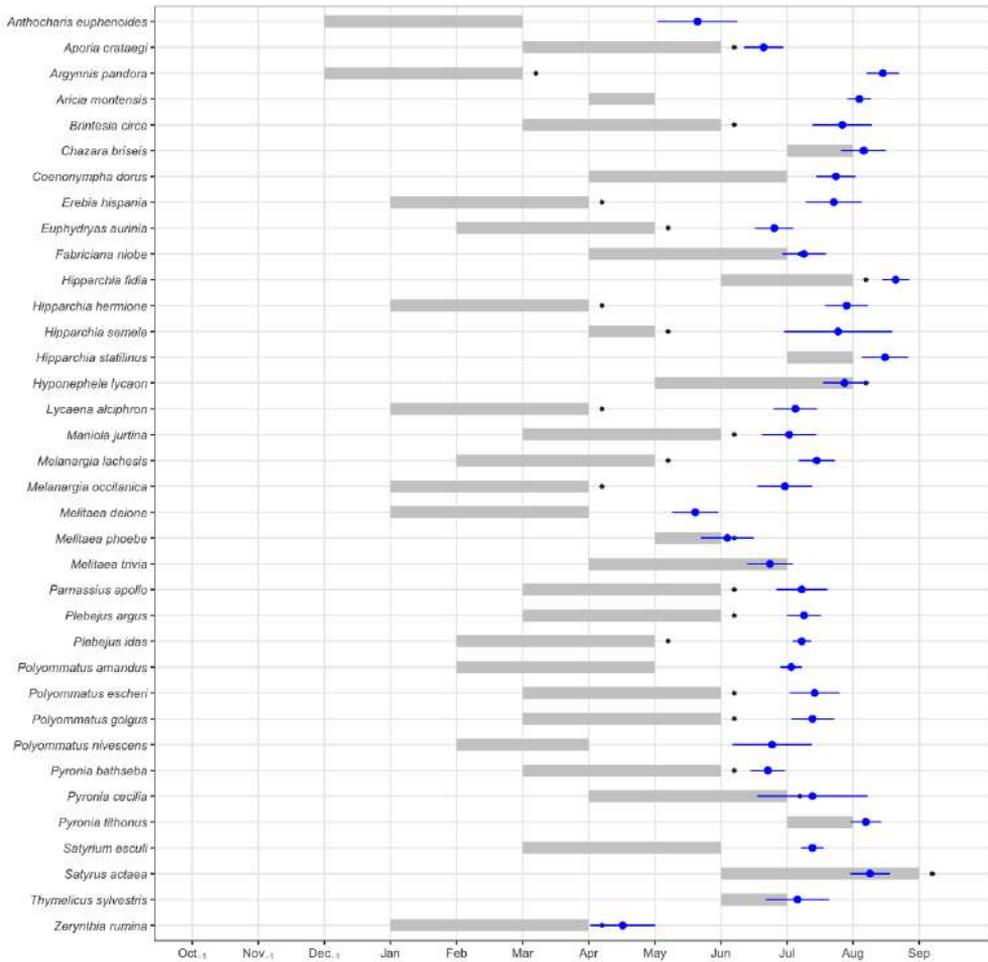
• **Figura 9.7.** Valores de sensibilidad con respecto a la precipitación y a la temperatura para las 36 especies de mariposas estudiadas. La línea roja discontinua representa una ausencia de respuesta, mientras que los valores positivos involucran un adelanto fenológico ante un incremento de la precipitación o la temperatura y los negativos el patrón inverso.



• **Figura 9.8.** Número de especies que seleccionan cada uno de los meses del periodo estudiado como momento crítico del año.



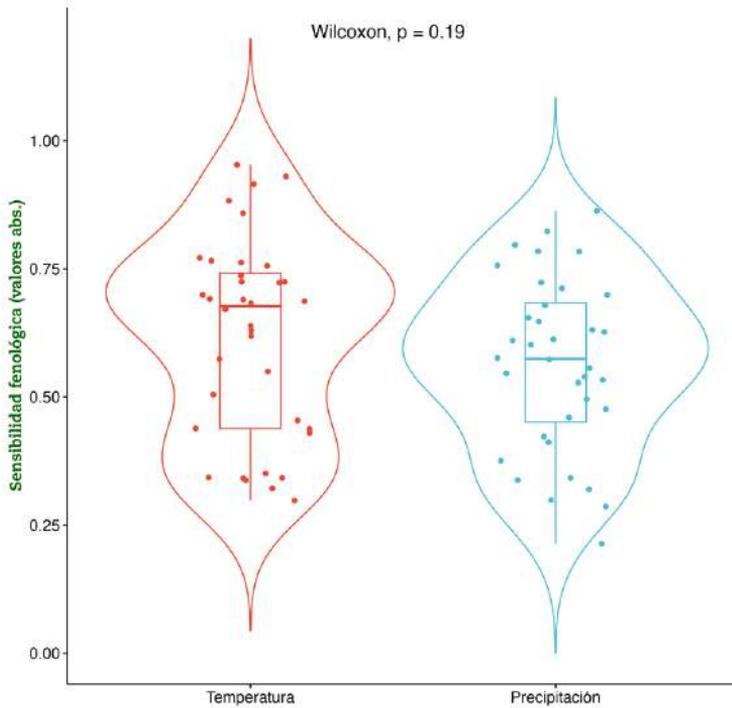
• **Figura 9.9.** Periodos críticos para cada especie en relación con la temperatura. Las barras grises muestran el periodo que condiciona en mayor medida la fenología de vuelo de las especies seleccionadas (periodo crítico), los puntos negros indican una relación estadísticamente significativa, los puntos rojos representan la fecha promediada de vuelo para cada especie y las líneas rojas hacen referencia al error estandar para este valor en la serie temporal estudiada.



• **Figura 9.10.** Periodos críticos para cada especie en relación con la precipitación. Las barras grises muestran el periodo que condiciona en mayor medida la fenología de vuelo de las especies seleccionadas (periodo crítico), los puntos negros indican una relación estadísticamente significativa, los puntos azules representan la fecha promediada de vuelo para cada especie y las líneas azules hacen referencia al error estándar para este valor en la serie temporal estudiada.

Influencia comparada de la temperatura y la precipitación sobre la sensibilidad fenológica

Los valores de sensibilidad fenológica ante la precipitación y la temperatura resultaron estar muy correlacionados ($r = -0,56$; $p = 0,00044$). La comparativa entre la importancia de la precipitación y la temperatura sobre la sensibilidad fenológica mostró que ambas variables siguen una distribución de valores similares (p -valor para la prueba de Wilcoxon = $0,19$) (Fig. 9.11), si bien los valores de sensibilidad ante la temperatura que mostraron las especies fueron ligeramente superiores a los valores detectados para la precipitación.

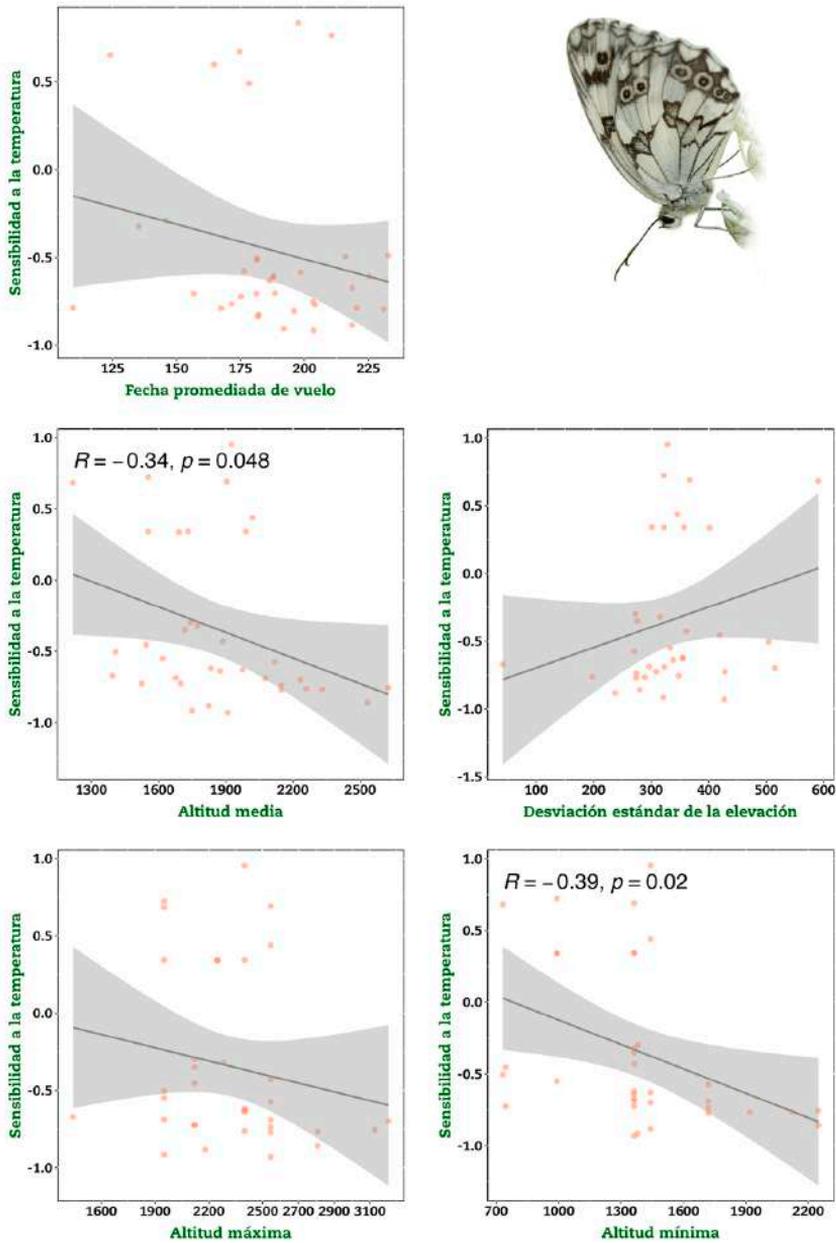


• **Figura 9.11.** Gráficas de violín comparativas entre los valores absolutos de sensibilidad fenológica ante la temperatura y la precipitación de las 36 especies estudiadas. Se incluye el valor de la prueba de rangos de Wilcoxon.

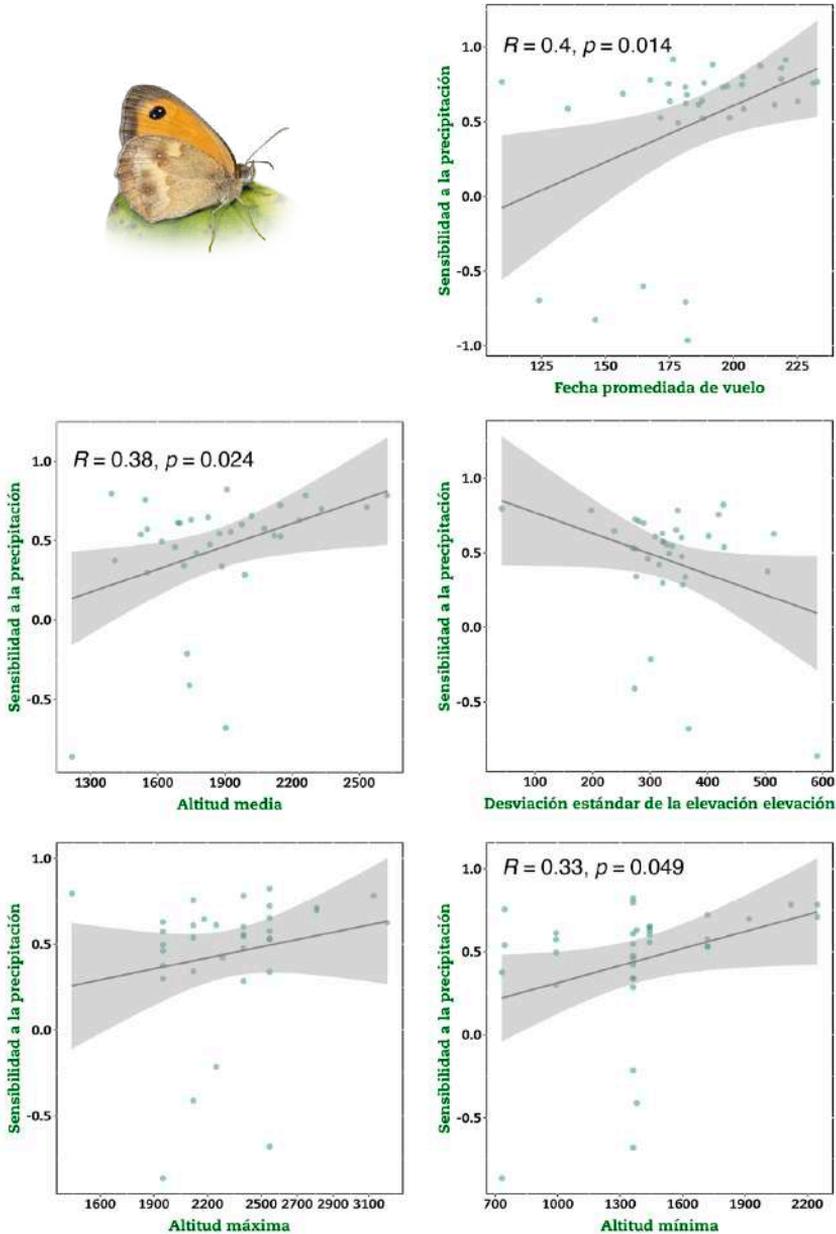
Sensibilidad a la precipitación y a la temperatura con relación al máximo de vuelo y a la elevación media

La sensibilidad fenológica con respecto a la temperatura de las especies estudiadas guardó una relación negativa pero no significativa desde el punto de vista estadístico con el momento del año en el que tiene lugar la fecha promediada de vuelo de cada especie (Fig. 9.12). En el caso de la relación de la sensibilidad fenológica con la altitud, la respuesta fue estadísticamente significativa y negativa para la altitud media a la que se distribuyen las diferentes especies ($p= 0,048$) y también para la altitud a la que se sitúan sus límites altitudinales inferiores de distribución ($p= 0,02$). Sin embargo, no se encontró relación consistente desde el punto de vista estadístico en el caso de la relación de la sensibilidad fenológica de cada especie y la amplitud de su rango de distribución altitudinal (medida como desviación estándar del compendio de elevaciones a la que ha sido detectada), ni tampoco en relación a la altitud máxima a la que ha sido detectada.

En el caso de la sensibilidad a la precipitación (Fig. 9.13) esta relación fue positiva y estadísticamente significativa con la fecha promediada de vuelo ($p= 0,014$). Esto involucra que las especies que vuelan más tarde presentan valores de sensibilidad fenológica más positivos frente a la precipitación. Además, también se encontró una relación significativa y positiva desde el punto de vista estadístico al contrastar la sensibilidad de cada especie con el valor de las altitudes media y con el de las altitudes mínima a las que se encuentran distribuidas sus poblaciones. Al igual que en el caso de la sensibilidad a la temperatura, no se ha encontrado relación con los valores de altitud máxima, ni para los valores de desviación estándar del compendio de elevaciones a la que cada especie ha sido detectada.



• **Figura 9.12.** Correlaciones bivariadas (Pearson) entre sensibilidad a la temperatura media y el momento del año en el que se produce el máximo de vuelo en el promedio de la serie de años estudiados, la altitud media, mínima y máxima a la que se aparecen las especies en la red de transectos y la desviación estándar del conjunto de altitudes para cada especie. Se muestran los valores del coeficiente de correlación en los casos en los que el p-valor fue inferior a 0,05.



• **Figura 9.13.** Correlaciones bivariadas (Pearson) entre sensibilidad a la precipitación y el momento del año en el que se produce el máximo de vuelo en el promedio de la serie de años estudiados, la altitud media, mínima y máxima a la que se aparecen las especies en la red de transectos y la desviación estándar del conjunto de altitudes para cada especie. Se muestran los valores del coeficiente de correlación en los casos en los que el p-valor fue inferior a 0,05.

Discusión

Respuestas fenológicas

El análisis de la tendencia en la fenología de las mariposas de Sierra Nevada a lo largo de los últimos 11 años muestra que se ha producido un adelanto fenológico medio de 4,49 días en la fecha promediada de vuelo de las 36 especies estudiadas. Este adelanto se ha producido de forma simultánea a un incremento neto de 0,65°C en la temperatura media y un descenso de 93 mm en la precipitación acumulada en esas mismas zonas de estudio, lo cual se ha producido en un lapso de tiempo extremadamente reducido. Estos resultados equivalen a un adelanto estimado en la fecha promediada de vuelo de las mariposas diurnas de Sierra Nevada de 6,9 días por cada grado centígrado de incremento de temperatura y de 4,8 días por cada 100 litros menos de precipitación acumulada anual. Teniendo en cuenta que desde el año 1970 se ha incrementado la temperatura media en 1,85°C y desde el 1950 ha descendido la precipitación en torno a los 131,8 mm (ver capítulo 2 de esta tesis doctoral), el adelanto a lo largo de las últimas cinco décadas ha podido situarse entre los 6,36 y los 12,77 días para estas 36 especies. Este adelanto fenológico asociado a cambios en el clima (especialmente en lo que respecta a la temperatura) concide con el registrado en otras localidades de la Península Ibérica (Stefanescu *et al.*, 2003), Reino Unido (Roy, & Sparks, 2000), Estados Unidos (Forister & Shapiro, 2003) y a nivel global (Hills *et al.*, 2021), por citar algunos ejemplos en los que se pone de relieve un vínculo entre calentamiento y adelanto fenológico. Así mismo, estos valores de adelanto de cerca de 5 días en la última década (y hasta 13 en el último medio siglo) también guardan coherencia con las observaciones para la fenología de las mariposas en los años 80 y 90 del siglo XX en Sierra Nevada y en otros enclaves del sudeste de la Península Ibérica (Javier Olivares *com. pers.*).

Sin embargo, y en contra de lo que cabría esperar en un marco teórico, no todas las especies mostraron un adelanto fenológico, lo cual apoya el que los adelantos fenológicos son menos comunes de lo que cabría esperar (Colom *et al.*, 2022). En Sierra Nevada, a pesar de que un 63,9% de las especies ha adelantado su máximo de vuelo, hasta un 36,1% de las especies estudiadas han registrado un retardo fenológico a lo largo del periodo estudiado, lo cual representa más de una tercera parte de las especies. Nuestros resultados a nivel de especie no son estadísticamente significativos en prácticamente ningún caso, lo cual se debe probablemente a que una serie temporal corta de tan solo 11 años puede condicionar las respuestas observadas (Cohen *et al.*, 2018).

En nuestro caso, como promedio, apenas se han podido analizar 3 localidades para cada especie, lo cual condiciona las posibilidades de análisis y puede condicionar los resultados obtenidos.

Por otro lado, nuestros resultados evidencian que la fenología de las especies asociadas a las zonas elevadas tiende a experimentar adelantos de mayor magnitud que los que muestran las especies asociadas a las zonas bajas. Sin embargo, este patrón no se ha podido comprobar en el caso del momento del año en el que se produce la fecha promediada de vuelo, lo cual no deja de ser sorprendente ya que las especies que se distribuyen en las zonas más bajas suelen ser más precoces en cuanto a sus fechas de vuelo. En el caso de las especies asociadas a zonas más elevadas la mayor tasa de adelanto fenológico detectado se puede vincular a un calentamiento de mayor magnitud, un descenso en la precipitación más acentuado y un menor tiempo de permanencia de la cubierta de nieve por encima de los 2.000 msnm (Pérez-Luque *et al.*, 2016 y Bonet *et al.*, 2016). Una tasa de variación más acelerada de las variables asociadas al cambio climático en zonas elevadas podría estar exacerbando el adelanto fenológico y contribuyendo a modificar las condiciones poblacionales de las especies asociadas a la alta montaña. Esta mayor tasa de adelanto en las especies de alta montaña se produce de forma simultánea a un declive más acentuado de las especies que allí habitan (ver capítulo 7) y evidencia que dichas comunidades están expuestas a una fuerte dinámica en el actual contexto de cambio climático en el que nos encontramos actualmente.

Sensibilidad fenológica

Tal y como ya había sido puesto de relieve en otros estudios previos con insectos y con otros organismos en diferentes partes del planeta, el clima es determinante para entender la fenología de las mariposas de Sierra Nevada (Gordo & Sanz, 2005; Gutierrez & Wilson, 2020 y Buckley, 2022). La fenología representada por el valor de la fecha promediada de vuelo de la mayor parte de las especies estudiadas mostró una respuesta estadísticamente significativa frente a la temperatura (negativa: más calor~mayor adelanto) y frente a la precipitación (positiva: más lluvia~mayor retraso). Sin embargo, el incremento en la temperatura o el descenso en la precipitación no supuso un adelanto fenológico en todos los casos, lo cual concuerda con los patrones de adelantos y de retardos puestos de relieve en el presente capítulo. Respecto a las excepciones para la temperatura, el calentamiento repercutió en el retraso fenológico de un 11,1% de las especies, mientras que un descenso en la pre-

precipitación supuso el retraso del 25% de las especies. Los meses más críticos son principalmente los que preceden a las fechas de vuelo de las diferentes especies, lo cual es coincidente con lo descrito para otras localidades de la Península Ibérica (Stefanescu et al., 2003; Gutiérrez & Wilson, 2020 y Colom et al., 2022). Esto no es de extrañar, pues el crecimiento después de la diapausa y las últimas fases larvarias son procesos extremadamente dependientes de la temperatura (Stefanescu et al., 2003). En el caso de Sierra Nevada, estos periodos críticos no parecen estar tan próximos en el tiempo a los periodos de vuelo como en los estudios previamente citados. Sin embargo, en algunos casos concretos, los periodos críticos incluso se solapan con buena parte de la fenología de vuelo de los imagos (p.ej. en los casos de *Argynnis pandora*, *Hipparchia statilinus* y *Erebia hispania*). La precipitación por su parte, al menos

Para *Lycaena alciphron*, el periodo crítico con respecto a la temperatura queda comprendido entre los meses de abril a junio, mientras que la cantidad de precipitación recogida desde enero a marzo también es determinante a la hora de modular su fenología.



en el caso de Sierra Nevada, está estrechamente relacionada con la temperatura, lo cual ya ha sido puesto de relieve en términos generales al analizar información recabada en el conjunto del sudeste ibérico (Fernández-Montes & Rodrigo, 2015). Esta relación indirecta entre temperatura y precipitación se debe en parte a una menor tasa de insolación durante los días lluviosos, lo cual acarrea efectos directos sobre la temperatura. De este modo, como era predecible, los valores de sensibilidad fenológica para precipitación y para temperatura resultaron estar altamente correlacionados. En el caso de la precipitación, se ha comprobado que los periodos críticos tienen lugar algo antes que en el caso de la temperatura media, mostrando que las lluvias caídas a comienzos de año (esencialmente en febrero y marzo) son esenciales para tamponar un adelanto en los ciclos fenológicos de las mariposas univoltinas de Sierra Nevada. El efecto de la precipitación o algún otro índice vinculado a la humedad no ha sido empleado tan habitualmente como el de la temperatura para explicar la susceptibilidad de los cambios fenológicos en mariposas. Entre los pocos estudios disponibles para la región mediterránea, Donoso *et al.* (2021) concluyen que en la región mediterránea las asincronías entre mariposas y las plantas que polinizan pueden verse afectadas en mayor medida por los niveles de aridez que por la temperatura. Gutierrez & Wilson (2020) relacionan el efecto de la temperatura con el de la humedad relativa (como estimador de la disponibilidad hídrica) sobre la fenología de las mariposas en la Sierra de Guadarrama (centro de la Península Ibérica), concluyendo que el efecto de la primera es más determinante. Nuestros resultados no permiten discernir a este nivel, pues no se observan diferencias apreciables entre sensibilidad a la temperatura y a la precipitación. Si acaso la sensibilidad ante la temperatura presenta valores algo superiores, aunque el contraste de ambas variables (sensibilidad a la temperatura vs. sensibilidad a la precipitación) no ofrece una respuesta estadísticamente consistente. Es probable que la acción sinérgica de ambos factores sea determinante a la hora de entender los cambios en los patrones fenológicos. Una componente adicional a tener en cuenta es que en Sierra Nevada el 30-35% del agua recogida se acumula en forma de nieve (Polo *et al.*, 2022), lo cual es especialmente notable entre los meses de febrero y mayo, un rango temporal en el que buena parte de las especies presentan sus periodos críticos según nuestros datos. Esta particularidad de Sierra Nevada, y de otros sistemas montañosos, implica que el efecto del agua sobre el ecosistema presente un efecto diferido y dependiente de los patrones de deshielo.

El análisis detallado de la tendencia mensual de la temperatura revela que el calentamiento que se está produciendo en los últimos 11 años se concentra principalmente en los meses centrales del año (mayo a julio) y, curiosamente, en febrero. Esto provoca que las especies que se están viendo

más afectadas son las que presentan sus periodos críticos precisamente en esos meses de finales de primavera y comienzos de verano. El descenso de la precipitación se hace más patente en verano y en otoño (desde julio hasta noviembre, ambos meses incluidos) y, de nuevo, en el mes de febrero. En los meses de abril a junio se produce un incremento moderado de la precipitación, lo cual ha podido contribuir a contrarrestar el efecto de la temperatura sobre los adelantos fenológicos.

Las especies con un periodo de vuelo más tardío son más sensibles a las variaciones en la precipitación recogida que las especies que vuelan hacia la primavera temprana. En el caso de la temperatura también se describe una relación similar, aunque la respuesta es negativa y no llega a ser estadísticamente significativa. La sensibilidad diferencial de carácter temporal puede interpretarse como una medida de la magnitud de la plasticidad fenotípica tanto a la temperatura como, sobre todo, a la precipitación (ver Phillipmore et al., 2010 para el caso de la temperatura). Conforme avanza el año, las especies que vuelan en periodos próximos a las fechas de mayor estiaje y temperaturas más elevadas han evolucionado hacia una mayor sensibilidad hacia la precipitación y, en parte también, a los cambios en la temperatura. En la montaña mediterránea, la escasez precipitación durante el estío (y frecuentemente también durante el final de la primavera) es un factor que limita multitud de procesos biológicos en el momento más crítico del año, que es el verano, introduciendo una componente de impredecibilidad en la disponibilidad de recursos y en otros parámetros que afectan considerablemente a la eficacia biológica de los organismos (Uhl et al., 2022).

Los diferentes parámetros descriptivos del rango altitudinal que ocupan las especies en el sistema de estudio también han ofrecido respuestas de interés con respecto a la sensibilidad tanto a la temperatura como a la precipitación. Estas respuestas pueden interpretarse de forma conjunta con las respuestas a la sensibilidad según el momento en que se produzca su periodo de vuelo previamente descritas. De este modo, las especies con una distribución altitudinal media más elevada y con unos rangos inferiores de distribución altitudinal también más elevados muestran más sensibilidad a la precipitación y a la temperatura que las especies que muestran los patrones altitudinales contrarios. Estas respuestas con respecto a la sensibilidad a la precipitación son positivas, lo cual implica que ésta aumenta a la vez que lo hace la altitud a la que viven las especies (medida como promedio y como límite inferior de distribución). En el caso de la temperatura, las respuestas son negativas, si bien en ambos casos lo que se pone de relieve es una mayor sensibilidad para las especies de zonas elevadas. Esta mayor capacidad de adaptación podría interpretarse como un compendio de adaptaciones locales que favorecen la

sincronización a lo largo del gradiente altitudinal (Roy et al., 2015). De este modo, la ausencia de predecibilidad para las épocas del año señaladas como periodos críticos (esencialmente finales de primavera y comienzo de verano) por encima de los 1.900~2.000 msnm ha favorecido adaptaciones de diversa índole. El clima en esta época es muy variable en la alta montaña y es habitual la irrupción de nevadas tardías o incluso eventos de temperaturas veraniegas anticipados. Además, la ventana fenológica para los organismos que habitan la alta montaña mediterránea es más estrecha y los márgenes y posibilidades de adelanto o retardo no son tan amplios como en zonas situadas en la media o en la baja montaña (Illán et al., 2012). Gutiérrez & Wilson (2020) encuentran mayor sincronización en la sensibilidad fenológica a lo largo del gradiente altitudinal en años fríos que en años cálidos, con lo que en el caso de Sierra Nevada cabría esperar que los patrones descritos a lo largo del gradiente altitudinal se acentúen en el actual contexto de calentamiento.

El presente trabajo constituye un avance considerable a la hora interpretar el funcionamiento de los procesos fenológicos de las mariposas de Sierra Nevada. Sin embargo, cuenta con ciertas limitaciones que deberían ser abordadas en futuras investigaciones. Por ejemplo, nuestros modelos permiten definir una sola ventana de tiempo crítica para cada especie, lo cual representa un sesgo dado que hay especies para las que pueden existir varios momentos críticos a lo largo del año. El estudio de otros parámetros como por ejemplo la fenología de la productividad vegetal debería de incorporarse a este tipo de análisis. Igualmente reconocemos la importancia de incluir en estos análisis a las especies con dos o más generaciones anuales, que representan una fracción considerable de las comunidades de mariposas de Sierra Nevada. Finalmente, el hecho de que nuestros censos sean de carácter quincenal dificulta la obtención de datos fenológicos a nivel de localidad, ya que el número de sitios y años para los que es posible calcular la fecha promediada de vuelo (al menos 3 visitas positivas por especie, por localidad y por año) se reduce considerablemente en contraste con otros sistemas de seguimiento con visitas semanales. Otro aspecto que debería abordarse en futuras investigaciones es la identificación de los impactos de las anomalías climáticas, las cuales pueden ser más importantes a la hora de condicionar la fenología de los lepidópteros que los valores climáticos promediados (Guralnick, 2023, medida en este trabajo como longitud del periodo de vuelo). Se prevé que en el actual contexto de cambio climático acelerado estas anomalías climáticas, como olas de calor, de frío o lluvias torrenciales, incrementarán su frecuencia (Thornton et al., 2014), lo cual impactará sobremanera en la fenología y otros aspectos de la biología de los organismos que conforman las comunidades biológicas de Sierra Nevada.

Aporia crategi es una especie que vuela en Sierra Nevada típicamente en el mes de junio. La temperatura y la precipitación de marzo a mayo son determinantes a la hora de propiciar adelantos o retrasos en su periodo de vuelo.





CAPÍTULO 10

DISCUSIÓN GENERAL

En la presente tesis doctoral se analiza y discute información recabada a través de seguimientos en campo de las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada a lo largo de los últimos 16 años (2008-2023). Sin embargo, la serie de datos más homogénea en lo que se refiere a cobertura y esfuerzo se limita a los últimos 12 años (2012-2023). Las mariposas diurnas constituyen organismos modelo en ecología y por ello son empleadas de forma habitual como indicadores ambientales que nos permiten evaluar la dinámica de los ecosistemas naturales (New *et al.*, 1995). Su tendencia y los cambios en sus distribuciones han sido vinculados a cambios en el clima (Parmesan, 2006), a la fragmentación del hábitat (Thomas *et al.*, 2001) o a los cambios en los sistemas de uso del territorio (Balmer & Erhardt, 2000 y Stefanescu *et al.*, 2009). Valga como ejemplo el que la propia Comisión Europea plantea el empleo de las mariposas de praderas para evaluar la eficiencia de las medidas implementadas a través de los acuerdos para la restauración y conservación de hábitats degradados de la UE en el marco de la ‘Ley Europea de Restauración de la Naturaleza’ (acuerdo que supone una parte integral de la Estrategia de Biodiversidad 2030).

Por otro lado, el sistema de estudio reviste el máximo interés, ya que Sierra Nevada (SE España) representa un entorno que goza de reconocimiento internacional como modelo para el estudio de los impactos del cambio global sobre los sistemas bióticos y abióticos (Zamora & Oliva, 2022). Las montañas mediterráneas atesoran los mayores valores de diversidad y endemidad para las mariposas diurnas y para otros conjuntos de organismos de toda Europa (Médail & Quezél, 1999 y Numa *et al.*, 2016). Concretamente, en Sierra Nevada se han citado 125 especies de mariposas diurnas, entre las cuales en-

contramos dos endemismos estrictos (*Agriades zullichy* y *Erebia hispania*), tres especies endémicas de las montañas del sudeste ibérico (*Polyommatus golgus*, *Polyommatus violetae* y *Pseudochazara williamsi*) y otras cuatro especies endémicas de la Península Ibérica (*Kretania hesperica*, *Polyommatus nivescens*, *Aricia morronensis* y *Pseudophilotes panoptes*) (Olivares et al., 2012 y revisiones posteriores).

Dinámica de las poblaciones de las mariposas de Sierra Nevada

La dinámica de las poblaciones de mariposas diurnas de Sierra Nevada desde el punto de vista de su tendencia ha sido estudiada a través de dos aproximaciones complementarias. Por un lado, se ha estudiado la tendencia de las especies para las cuales se disponen de datos suficientes para desarrollar un análisis regional de la evolución de sus poblaciones (Schmucki et al., 2016 y 2022). Por otro se ha evaluado un compendio de cuatro indicadores medidos a nivel de comunidad contrastados científicamente (ver p.e. Ubach et al., 2021). Dos de estos indicadores se vinculan al cambio climático y los otros dos están más relacionados con cambios en los usos del territorio y la estructura de los hábitats naturales.

En relación con la tendencia de las especies, los resultados han sido sorprendentes en tanto en cuanto contrastan con las hipótesis de partida que hacían prever una pérdida generalizada en el número de individuos (Warren et al., 2021). Dicho declive ya había sido constatado para muchas regiones de Europa y Estados Unidos, con cifras que denotan la magnitud de un patrón con carácter global que redundaba en un declive en la abundancia de un 63% para las especies de carácter especialista en Reino Unido y del 28% para otras especies (Berenton et al., 2018), de un 40% en Países Bajos (Van Swaay et al., 2017) o de un 33% en Ohio (Estados Unidos, Wepprich, 2019). En la Península Ibérica, afortunadamente, ya comenzamos a disponer de datos de diferentes localidades, que muestran que la proporción de especies en declive es del 27% en Picos de Europa, mientras ninguna presenta una tendencia positiva (Mora et al., 2023) y del 28% en la Sierra de Guadarrama, en donde un 24% de las especies han incrementado sus densidades (Caro-Miralles y Gutiérrez, 2023). En Cataluña, la proporción de especies en declive oscila entre el 22,4% y el 31,46% y la de especies cuyas poblaciones crecen está entre 2,24 y un 14,29%, según la región (Ubach et al., 2021). Sin embargo, en el caso de las comunidades de mariposas diurnas de Sierra Nevada, son un 19,3% de las especies las que han reducido sus poblaciones en los últimos 12 años, mientras que un 12,9%

de las especies están en aumento. Los análisis para Sierra Nevada muestran una tendencia general (calculada para 62 especies) marcadamente estable. Sin embargo, bajo esta manifiesta estabilidad subyace una fuerte dinámica con grupos de especies que muestran un crecimiento mantenido y otros cuya tendencia es preocupantemente negativa. De este modo, las especies más comunes han ganado hasta un 54,3% más de individuos a lo largo de los últimos doce años, mientras que las especies especializadas en los hábitats de montaña han perdido el 43,3% de los efectivos en este lapso de tiempo. Las tendencias de ambos grupos de especies han resultado ser estadísticamente significativas y han sido clasificadas como un 'incremento moderado' y un 'declive moderado' respectivamente (siguiendo a Pannekoek & van Strien, 2005). Junto a las especies de alta montaña, que reducen sus poblaciones, también hay otro conjunto de especies que pierden claramente individuos. Se trata de especies asociadas a la media montaña, especialmente a entornos forestales y a pastizales y matorrales de media montaña. Entre estas especies encontramos a *Aporia crataegi*, *Euphydryas aurinia*, *Plebejus argus* o *Melitaea deione*, entre otras.

Euphydryas aurinia es una especie incluida en la Directiva Hábitats (Anexo II) cuya evolución en las zonas estudiadas de Sierra Nevada es negativa.



Esta dinámica medida a nivel de especie, bajo la cual las especies generalistas presentan tendencias más favorables que las especialistas ha de ser interpretada conjuntamente con la evolución de las comunidades desde el punto de vista del indicador CSI (*Community Specialization Index*). Este índice pondera los cambios en la densidad de cada especie por su grado de especialización, que a su vez ha sido calculado de forma específica para Sierra Nevada. En este sentido, el valor del indicador CSI ha ido decreciendo a lo largo de todo el periodo estudiado y lo ha hecho de forma estadísticamente significativa. Estos resultados muestran nuevamente un deterioro de los elementos más especializados del ecosistema y una ganancia de las especies con menores requerimientos ecológicos.

Adicionalmente, el estudio de la evolución de un indicador basado en las preferencias de las especies por ambientes más abiertos o más cerrados (indicador TAOc), muestra que además de las especies especialistas también les está yendo peor a aquellas que muestran preferencia por ambientes abiertos. Por el contrario, las especies con preferencias por zonas más cerradas, como las asociadas a ambientes forestales y excesivamente matorralizados, muestran tendencias más positivas. Estos resultados vienen a sumar evidencias a un fenómeno de matorralización y densificación de los bosques mediado por el abandono de los usos tradicionales del suelo (Sanjuán et al., 2018 y Mora et al., 2022). Es necesario mencionar que los ambientes abiertos, que favorecen a un amplio número de especies de mariposas diurnas, dominaron los biomas forestales de Europa incluso antes de la llegada del *Homo sapiens* (Pearce et al., 2023).

Otros indicadores estudiados en el ámbito del presente estudio son aquellos relacionados con las preferencias climáticas de las especies (temperatura y precipitación). Estos indicadores han sido ampliamente empleados a la hora de estudiar señales de cambio climático en las poblaciones de mariposas europeas (ver p.e. Devictor et al., 2012; Zafragou et al., 2014; Herrando et al., 2019; Ubach et al., 2021; Mingarro et al., 2021 o Mora et al., 2023). El indicador CTI (*Community Temperature Index*) permite conocer la evolución de las comunidades desde el punto de vista de las preferencias de sus integrantes por zonas cálidas o frías en un contexto geográfico amplio. En nuestro caso, el contexto geográfico en el cual han sido medidas las preferencias climáticas de las especies ha sido el conjunto de la Península Ibérica (Mingarro et al. 2021). Los datos recogidos entre 2012 y 2023 muestran que se está produciendo un crecimiento de las poblaciones de especies con preferencias pro zonas frías. Este resultado es sorprendente al ser el opuesto al esperado en base a lo que se ha descrito en Cataluña (Ubach et al., 2021) y otras zonas de la región Mediterránea. Sin embargo, sí que guarda similitud con los resultados obtenidos

en el Parque Nacional de los Picos de Europa (Mora et al., 2023). Las interpretaciones de los resultados quedan muy abiertas y nos hacen recomendar futuras investigaciones y el análisis de series de datos más extensas que las que se analizan en la presente tesis doctoral (12 años para estos análisis).

Por otro lado, el indicador CPI (*Community Precipitation Index*) muestra la evolución de la comunidad en base a las preferencias de sus integrantes por zonas húmedas (con alta pluviosidad) o áridas (con escasa pluviosidad). En el caso de Sierra Nevada, nuestros resultados muestran un crecimiento de las poblaciones de especies con preferencias por zonas con mayor grado de aridez. Estos resultados se ajustan a los descritos previamente (Ubach et al., 2021 y Mora et al., 2023) y evidencia el hecho de que las comunidades están respondiendo con rapidez a un proceso de aridificación de Sierra Nevada mediada por un descenso de las precipitaciones y a un incremento de las temperaturas medido a diferentes escalas temporales. La acción sinérgica de ambos factores se traduce en un incremento de la evapotranspiración con consecuencias para la productividad vegetal (Chen et al., 2019).

Fenología de las mariposas de Sierra Nevada

El estudio de la fenología requiere de series temporales extensas por lo que, en cierto modo, los 11 años analizados han podido resultar escasos a la hora de interpretar algunas respuestas en relación al tiempo. A pesar de ello, nuestros resultados demuestran que ha sido posible estudiar la fenología de 36 especies siguiendo los criterios establecidos (especies univoltinas, no migrantes, de fácil detección, con presencia en al menos una localidad y con al menos cinco años con datos). La respuesta general para dicho conjunto de especies empleando una curva fenológica común para cada especie y para el conjunto del área de estudio ha mostrado un adelanto medio de 4,49 días en la fecha del año en que se produce una mayor abundancia de individuos adultos. Un análisis más exhaustivo, teniendo en cuenta la realidad de las variaciones locales de las 36 especies incluidas en el análisis, muestra que el 63,9% (n= 23) experimentaron un adelanto fenológico a lo largo de los últimos 11 años, mientras que el 36,1% (n= 13) registraron retardos. Estos resultados evidencian que los adelantos fenológicos son la respuesta mayoritaria ante un escenario de calentamiento global, aunque no son tan frecuentes como previamente se pensaba. Las respuestas en este sentido son complejas y dependientes de otros factores que requieren ser estudiados con detalle a fin de comprender la capacidad adaptativa de las especies (Colom et al., 2022).

Tal y como ya había sido puesto de relieve en otros estudios previos con insectos y con otros organismos en diferentes partes del planeta, el clima es determinante para entender la fenología de las mariposas de Sierra Nevada (Gordo & Sanz, 2005; Gutiérrez & Wilson, 2020 y Buckley, 2022). De este modo, comprender la sensibilidad fenológica de las especies es esencial a la hora de interpretar las respuestas fenológicas. La fenología, representada por el valor de la fecha promediada de vuelo, de la mayor parte de las especies estudiadas mostró una respuesta estadísticamente significativa frente a la temperatura (negativa: más calor implica mayor adelanto) y frente a la precipitación (positiva: más lluvia implica mayor retraso). Los meses más críticos son principalmente los que preceden a las fechas de vuelo de las diferentes especies, lo cual concuerda la evidencia de que el crecimiento después de la diapausa y las últimas fases larvarias son procesos extremadamente dependientes de la temperatura (Stefanescu *et al.*, 2003). A su vez, una mayor cantidad de precipitación, acarrea efectos indirectos sobre la temperatura, pues durante los días lluviosos la insolación y la temperatura descienden.

Cambios a lo largo del gradiente altitudinal

El sistema de estudio de mariposas diurnas en Sierra Nevada es, hasta donde tenemos conocimiento, el que ostenta un gradiente altitudinal más pronunciado de toda Europa (más de 2.500 m). Un acusado gradiente altitudinal ofrece unas posibilidades de estudio extremadamente interesantes ya que permite valorar si existen variaciones altitudinales en los patrones observados. Nos obstante, las diferencias ecológicas y de funcionamiento de los ecosistemas en los diferentes estratos altitudinales son considerables y equivalentes a las que podemos encontrar en amplios gradientes latitudinales (Körner, 2000).

A lo largo del gradiente estudiado, la riqueza de especies, la diversidad alfa y la densidad de mariposas diurnas varían paulatinamente, si bien también nos encontramos con diferencias inherentes a otros factores cuya explicación escapa a lo que la altitud *per se* es capaz de explicar. En cualquier caso, para los tres parámetros encontramos un patrón unimodal con valores máximos entre los 1.600 y los 2.000 msnm. Este patrón es similar al descrito para otros sistemas montañosos, con picos de riqueza entre los 600 y los 1.800 msnm en la Cordillera Cantábrica (Gutiérrez & Menéndez, 1995), entre 1.200 y 1.400 msnm en la Sierra de Guadarrama (Wilson *et al.*, 2005) y entre los 600 y los 1.500 msnm en el Pirineo Catalán (Stefanescu *et al.*, 2011).

Nuestros resultados ponen de relieve que la distribución altitudinal de las especies es un buen descriptor de su tendencia, ya que hemos comprobado que cuanto mayor es la altitud a la que viven las especies, mayor es su declive poblacional. Esta relación entre el patrón de distribución altitudinal de las especies y su tendencia ha sido medida a través de la media y la mediana de las altitudes a las que han sido detectadas, a través de la altitud a la que se sitúa su límite inferior de distribución y a través del rango altitudinal que ocupan. Por otro lado, la altitud a la que se sitúan los límites superiores de distribución de las especies no guarda relación con el signo y la intensidad de su tendencia. Nuestros resultados coinciden con los encontrados por Mora *et al.* (2023) en el Parque Nacional de los Picos de Europa, en donde dentro de unas tendencias malas para una proporción muy elevada de las especies, los datos empeoran para aquellas limitadas a las zonas altas o al menos para las de zonas medias-altas.

En relación con los indicadores calculados a nivel de comunidad (indicador de temperatura, precipitación, grado de especialización y matorralización), nuestros resultados también demuestran la existencia de diferencias en el gradiente altitudinal. Los cambios de mayor entidad en las comunidades de mariposas se están produciendo en el dominio de la media montaña, que es precisamente en donde se concentran los valores de riqueza, diversidad y densidad más elevados. En los sitios estudiados en los pisos bioclimáticos supra y oromediterráneos, prácticamente todos los indicadores presentan una respuesta estadísticamente significativa (excepto el indicador CTI en el piso oromediterráneo). Estas respuestas no resultaron significativas desde el punto de vista estadístico en el mesomediterráneo, mientras que en el criomediterráneo solamente resultaron ser estadísticamente significativos los indicadores vinculados al cambio climático (CTI y CPI). Esto último no es de extrañar, pues los motores de cambio varían con la altitud, siendo los usos del suelo más importantes en las zonas bajas, mientras que los factores asociados con el cambio climático prevalecen en las zonas de cumbres, donde los cambios de usos del suelo pueden considerarse mínimos (Zamora *et al.*, 2022). En las zonas intermedias, sin embargo, se produce una situación en donde ambos motores de cambio actúan de forma sinérgica. En las zonas bajas de la montaña, un mayor porcentaje de especies generalistas y mejor adaptadas a los cambios ambientales está tamponando la respuesta de los indicadores ya que la escasez o ausencia de especies más sensibles limita respuestas tan consistentes como las observadas en otros sitios con presencia de poblaciones de dichas especies. En las zonas intermedias, la presencia de un número elevado de especies de carácter especialista y sensibles favorece que los cambios tengan repercusiones perceptibles incluso en el corto plazo. En esta franja altitudinal los cambios más importantes están sucediendo de

La conservación de los paisajes tradicionales es esencial para el mantenimiento de la biodiversidad y para la protección de servicios ecosistémicos que provee la alta montaña mediterránea.



forma rápida y el abandono de los montes y la maduración de las masas forestales han contribuido a deteriorar el carácter heterogéneo y en mosaico de estos ambientes. Los efectos del cambio climático también se están dejando notar sobremanera en esta franja intermedia y son especialmente patentes en el caso de las especies con preferencias por zonas con elevada pluviosidad. En el periodo de tiempo estudiado, la precipitación en los sitios por donde transcurren los transectos se ha reducido en 93 mm, lo cual ha debido afectar a los niveles poblacionales de las especies dependientes de unos valores pluviométricos superiores. Los pronósticos a corto y medio plazo apuntan a un descenso en la precipitación en buena parte de Sierra Nevada y ello posiblemente continuará deteriorando las poblaciones de determinadas especies en la media y alta montaña nevadense (> de unos 1.400 msnm aprox.).

La elevación también repercute sobre la fenología de las especies y, nuevamente, aquellas que viven a mayor altitud son las que presentan una mayor tasa de adelanto fenológico. No en vano, la fenología de estas especies de carácter estenotermo muestra menor sensibilidad ante la precipitación y ante la temperatura. La amplitud de la distribución altitudinal de las especies también guarda relación con su sensibilidad fenológica, siendo más sensibles aquellas especies que viven en un rango de elevación más estrecho. Un rango altitudinal estrecho suele relacionarse con un mayor grado de sensibilidad, singularidad y especificidad ecológica (Rixen *et al.*, 2022).

Nuestros resultados constatan un proceso de homogeneización de las comunidades biológicas en un gradiente altitudinal. Paulatinamente se están perdiendo los elementos más especializados en las condiciones de montaña, incluyendo aquellos asociados al carácter alpino de la alta montaña mediterránea. Simultáneamente, comienzan a prevalecer comunidades en cierto modo similares a las presentes en la baja montaña e incluso a las que circundan el al macizo montañoso. No obstante, Sierra Nevada es una isla ecológica cuyas comunidades están influenciadas por la matriz en la que está imbuida (MacArthur, 1972). Esta dinámica también se ha descrito para otros grupos taxonómicos de fauna en Sierra Nevada, como aves (Zamora & Barea-Azcón, 2015) o macroinvertebrados acuáticos (Sáinz-Bariáin *et al.*, 2016). Futuras investigaciones deberían de centrarse en corroborar cambios temporales en la riqueza de especies en el gradiente altitudinal, así como en detectar posibles ascensiones altitudinales de especies.

Implicaciones para la gestión y la conservación de las mariposas de Sierra Nevada

Los datos recabados y analizados en la presente tesis doctoral aportan un considerable volumen de información acerca de la dinámica de las poblaciones de mariposas de Sierra Nevada. Comprender esta dinámica y los mecanismos subyacentes en el actual contexto de cambio global es de vital importancia para poder inferir medidas de conservación y gestión de sus poblaciones. Nuestros resultados contribuyen a definir los tipos de ambientes que favorecen la presencia de niveles elevados de riqueza, densidad y diversidad de mariposas diurnas en Sierra Nevada. Las variables que definen principalmente la distribución de estos parámetros están vinculadas a los patrones en los usos del territorio y a variables de tipo topográfico, siendo menos importantes aquellas variables relacionadas con el clima. La proyección geográfica de los modelos desarrollados muestra unos patrones muy bien definidos de zonas especialmente valiosas para la conservación de las mariposas diurnas. Estos *Hotspots* para la conservación de las mariposas en el Parque Nacional y en el Parque Natural y sus opciones de gestión son muy dependientes del complejo equilibrio entre la sucesión natural de los ecosistemas y el mantenimiento de unos usos tradicionales que sin duda han favorecido niveles elevados de diversidad en las montañas mediterráneas y en otras montañas europeas (Pöyry et al., 2005). Con frecuencia, unos niveles intermedios de perturbación contribuyen a incrementar los niveles de diversidad (Molino & Sabatier, 2001). Los usos tradicionales en el mediterráneo han comportado transformaciones y perturbaciones que en ocasiones han repercutido positivamente sobre los niveles netos de diversidad. Sin embargo, la dinámica actual de abandono rural es una realidad muy evidente en muchas zonas montañosas de Europa (Dax et al., 2021). En la alta montaña se trata de un fenómeno ampliamente constatado y cuyos efectos también se han demostrado como nocivos para la conservación de la diversidad biológica (Laiolo et al., 2004 y Ubach et al., 2020). En el caso de Sierra Nevada, los indicadores a nivel de comunidad basados en las preferencias de las mariposas diurnas por zonas abiertas y cerradas y sobre el grado de especialización ecológica de las comunidades están mostrando claramente que se está produciendo una pérdida de especies especialistas y con preferencias por zonas abiertas. Esto es reflejo de un proceso continuado de matorralización y una pérdida de zonas abiertas y paisajes heterogéneos que son los que permiten la presencia de los elementos con un carácter más especialista desde el punto de vista ecológico de la comunidad.

Las soluciones a algunos de los problemas para la conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada distan de ser sencillas, pues los cambios detectados no dejan de formar parte de una dinámica natural de la que hay especies que resultan perdedoras, mientras otras ganan (Hoveka *et al.*, 2022). Sin embargo, resulta innegable que esta dinámica se está viendo acelerada por los efectos combinados del cambio climático y los cambios de usos del suelo (Oliver & Morecroft, 2014). En este contexto emerge la necesidad de implementar medidas de gestión orientadas a la adaptación de los ecosistemas de montaña. Un proceso de adaptación que debe atender a los cambios impulsados por los motores de cambio relacionados con el clima a la vez que potencien determinados modelos de gestión del territorio que favorezcan la heterogeneidad ambiental. A una escala amplia, algunas de las medidas y recomendaciones que se desprenden de nuestros resultados son coincidentes con las propuestas por Spehn (2012), que pueden adaptarse al caso concreto de Sierra Nevada:

- Favorecer la presencia de corredores ecológicos dentro de Sierra Nevada y entre Sierra Nevada y otras montañas del sudeste ibérico para mejorar la conectividad ecológica. Esto involucra el mantenimiento de paisajes permeables: el deterioro de las poblaciones de determinadas especies que también están presentes en un contexto geográfico más amplio podría devenir en extinciones locales. A pesar de una clara tendencia al calentamiento del clima, en Sierra Nevada asistimos a una alternancia de ciclos fríos y húmedos con ciclos cálidos y secos, principalmente mediada por las fluctuaciones de la NAO (*North Atlantic Oscillation*) (Vicente-Serrano & Cuadrat, 2007), lo cual ofrecerá oportunidades para especies asociadas a las condiciones preponderantes en la montaña. La conectividad ecológica es esencial para la recuperación de las poblaciones que se hayan podido ver más afectadas desde refugios climáticos en donde se hayan mantenido poblaciones con capacidad para actuar como fuente de individuos. En este proceso de restauración orientada a mejorar la conectividad ecológica es esencial la naturalización de la mayor superficie que sea posible de las más de 30.000 hectáreas de plantaciones de pino que se extienden a lo largo de una franja en las altitudes intermedias y bajas de Sierra Nevada.
- Reducción de estresores ambientales y protección de elementos paisajísticos clave: los principales estresores ambientales identificados están vinculados a la desaparición de paisajes en mosaico de montaña y a un deterioro de la heterogeneidad ambiental. Su incidencia está siendo más patente en el piso bioclimático supramediterráneo y en la franja inferior del oromediterráneo, por lo que es en ese ámbito

en donde es recomendable priorizar esfuerzos. En general, el empleo de soluciones basadas en la naturaleza se presenta como una opción válida en un contexto de cambio climático, lo cual no puede llevarse a cabo sin el apoyo y la colaboración con las comunidades locales (Seddon et al., 2021). Las acequias tradicionales de careo que irrigan la alta montaña de Sierra Nevada son un buen ejemplo de solución basada en la naturaleza con enormes beneficios para la diversidad de insectos polinizadores y de otros organismos. En las zonas cacuminales, los impactos guardan mayor relación con el cambio climático y las propuestas de conservación no pueden derivarse de forma tan directa desde nuestros resultados.

- Identificación y protección de refugios climáticos: la presencia de refugios climáticos en Sierra Nevada podría estar contribuyendo a tamponar situaciones de deterioros poblacionales. Es necesaria la identificación de estos refugios, que vendrán determinados en buena medida por la topografía, y su catalogación, en la medida en que sea posible, como zonas de reserva según el PORN del Parque Nacional y del Parque Natural (Plan de Ordenación de los Recursos Naturales).
- Impulsar programas de recuperación *ex situ*: estos programas se han de centrar esencialmente en las plantas hospedadoras de las especies de mariposas diurnas cuyos niveles poblacionales han descendido en mayor medida en los últimos años (p.e. *Euphydryas aurinia*, *Aporia crataegi*, *Zerynthia rumina* o *Lycaena alciphron*). También se recomienda la propagación de especies vegetales que sirven de fuentes de néctar para determinadas especies (p.e. *Parnassius apollo*, *Satyrus actaea*, *Plebejus argus* o incluso *Plebejus idas*). Se trata de especies vegetales que no son especialmente raras y que podrían ser propagadas a través de la Red de Jardines Botánicos de Andalucía. Esta acción debería de ir acompañada de otras relativas a la restauración del paisaje.
- Incorporación de técnicas innovadoras en el estudio y conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada: las técnicas matemáticas y analíticas implementadas a lo largo de esta tesis doctoral han permitido poner de relieve y desentrañar la dinámica de las poblaciones de las mariposas diurnas de Sierra Nevada. Cada vez es mayor el conjunto de datos disponible y es esencial continuar avanzando en la capacidad de gestión, análisis e interpretación de dicha información. En general, los avances tecnológicos están siendo muy importantes en el ámbito de la inteligencia artificial aplicada a la conservación de la biodiversidad (Silvestro et al., 2022), el uso de aeronaves no tripuladas en ecología y ordenación de los recursos naturales (Díaz-Delgado & Múcher, 2019) o el acceso e interpretación de información obtenida por satélites (p.e. Braunisch et al., 2016). Hacer uso de esos recursos a

la hora de conservar la diversidad de las zonas montañosas en general y en Sierra Nevada en particular ha de ser considerado como una tarea prioritaria.

Finalmente, es necesario poner también el foco en las especies de mariposas más raras y localizadas de Sierra Nevada, que son las que aportan en buena medida el carácter de singularidad que define a estas comunidades. Estas especies precisamente han quedado excluidas de muchos de los análisis presentados en esta tesis doctoral, ya que el sistema de estudio implementado presenta serias limitaciones para detectar sus localizadas poblaciones. Esto representa cierto sesgo de cara a abordar aspectos de conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada, que es el principal objetivo de esta tesis doctoral. En este sentido, conviene llamar la atención sobre la necesidad de compaginar el seguimiento de las comunidades a través de transectos de censo con búsquedas directas y dirigidas hacia estas especies más singulares y de distribuciones restringidas. Es decir, una estrategia basada en prospecciones generalizadas junto al seguimiento en zonas de monitoreo intensivo se antoja como la aproximación más recomendable.

Los diferentes capítulos de esta tesis doctoral ponen de relieve la idoneidad de las mariposas diurnas como elementos indicadores de la salud de los ecosistemas de montaña de Sierra Nevada. Se hace necesario continuar profundizando y manteniendo estas líneas de trabajo en el contexto de un área protegida de la importancia de Sierra Nevada. Así mismo se hace necesario compaginar el seguimiento a largo plazo y las prospecciones dirigidas a especies singulares con la puesta en marcha de acciones de conservación directas sobre las especies y sobre sus hábitats naturales. Restaurar la biodiversidad de la montaña es un reto debido a la complejidad de los sistemas ecológicos aquí presentes. Es urgente abordar estos problemas y no puede hacerse de otro modo que a través de la colaboración institucional y de la implicación de las comunidades locales. El diagnóstico de la situación y los criterios científico-técnicos de cómo abordar los mecanismos de restauración están disponibles y no hay tiempo que perder para ponerse manos a la obra.

El Parque Nacional de Sierra Nevada es un lugar excepcional en el contexto europeo desde multitud de puntos de vista: cultural, paisajístico y desde la perspectiva de la excepcional biodiversidad que alberga. Su rica fauna de mariposas diurnas es un termómetro de cómo están evolucionando sus ecosistemas frente a los estresores ambientales.





CONCLUSIONES

1. El escenario climático a medio plazo (1971-2022) en Sierra Nevada (Granada) muestra un incremento de las temperaturas mínimas de 0,53°C/década, de las máximas de 0,37°C/década y de las medias de 0,36°C/década. La temperatura media se ha incrementado en 1,85°C desde el año 1971. En cuanto a las precipitaciones, el patrón desde el año 1950 no es tan evidente, y apunta a que la media anual se ha reducido a razón de 25,3 mm/década y ahora llueve 131,7 mm menos que a mediados del siglo pasado.
2. El seguimiento de mariposas diurnas (Papilionoidea) realizado mediante el método de transectos durante los años 2012-2023 muestra que la franja altitudinal comprendida entre los 1.600 y 2.000 msnm, es la que presenta los valores más elevados de riqueza, diversidad (medida mediante el índice de Shannon-Weaver) y abundancia. Los valores de estos parámetros son menores en las zonas bajas y aún más reducidos en las comunidades de zonas cacuminales.
3. Las variables que definen principalmente la distribución de la diversidad, la riqueza y la densidad de mariposas están vinculadas a los patrones en los usos del territorio y a variables de tipo topográfico, siendo menos importantes aquellas variables relacionadas con el clima.
4. Las localidades con los valores más altos de densidad y de diversidad se corresponden con áreas de ecotono entre el matorral denso y los bosques de los pisos bioclimáticos supra y oromediterráneo. Los

valores del índice topográfico de humedad parecen ser también importantes, pero con una relación positiva en el caso de la densidad y negativa en el caso de la diversidad y riqueza. La distribución de la riqueza de especies está también influenciada por otros factores como la insolación, la exposición topográfica (a mayor exposición menor riqueza) y la altitud (relación negativa).

5. Se ha calculado la tendencia poblacional para 62 especies de mariposas de Sierra Nevada, de las cuales el 12,91% presentan una tendencia positiva, el 19,35% presentan una tendencia negativa y la tendencia es estable o incierta para el 67,74% restante.
6. La tendencia general de las 62 especies analizadas en los últimos 12 años ha resultado ser estable. Si bien, bajo esta estabilidad subyace una fuerte dinámica. En las comunidades se observa un crecimiento muy importante de las especies comunes y una reducción equivalente de las especies especializadas en las condiciones de alta montaña.
7. Las especies que habitan a una altitud media mayor, cuyo rango de distribución altitudinal inferior está situado a más altura y las que presentan un rango de distribución más estrecho muestran una tendencia más negativa que las que ostentan los patrones de distribución altitudinal opuestos.
8. Las poblaciones de especies con preferencias por zonas más frías están aumentando, lo cual se agudiza especialmente en los pisos supramediterráneo y crioromediterráneo.
9. Del mismo modo, se aprecia un crecimiento de las poblaciones de especies que muestran preferencias por zonas más áridas y un descenso de poblaciones de especies asociadas a zonas húmedas. Esto queda muy patente en todo el área de estudio excepto en las zonas más bajas (piso bioclimático mesomediterráneo).
10. Las especies con un carácter más especialista se están perdiendo paulatinamente, mientras que se detecta un crecimiento de las poblaciones de especies generalistas. Esto queda especialmente patente en los pisos bioclimáticos supra y oromediterráneo (1.400 a 2.800 msnm)
11. En las comunidades de mariposas de Sierra Nevada, las especies con

preferencias por zonas más cerradas en cuanto a su estructura de paisaje están incrementando sus poblaciones a la vez que se reduce el tamaño de las poblaciones de especies con preferencia por zonas abiertas. Este patrón se agudiza especialmente en los pisos bioclimáticos supra y oromediterráneo.

12. A lo largo de los últimos 11 años se ha producido un adelanto fenológico medio de 4,49 días en la fecha promediada de vuelo de 36 especies univoltinas de Sierra Nevada. Este adelanto se ha producido de forma simultánea a un incremento neto de 0,65°C en la temperatura media y un descenso de 93 mm en la precipitación acumulada en esas mismas zonas de estudio.
13. En Sierra Nevada, a pesar de que un 63,9% de las especies estudiadas (n=36) han adelantado su máximo de vuelo, hasta un 36,1% de las especies estudiadas han registrado un retardo fenológico a lo largo del periodo estudiado, lo cual representa más de una tercera parte de las especies estudiadas.
14. La tendencia en la fenología de las especies asociadas a las zonas elevadas es más negativa (se producen mayores tasas de adelanto) que la que presentan las especies asociadas a las zonas bajas.
15. La fenología del 80,6% de las especies es muy sensible a las variaciones en la temperatura (la respuesta más habitual comprende un adelanto fenológico asociado a un calentamiento) y la del 89,9% de las especies lo es a la precipitación (la respuesta más habitual comprende un adelanto fenológico asociado a una reducción en la precipitación).
16. En cuanto a su fenología, la sensibilidad de las mariposas de Sierra Nevada a la temperatura y a la precipitación es similar, aunque la sensibilidad fenológica a la temperatura es algo superior.
17. Las especies que habitan a una altitud media mayor, cuyo rango de distribución altitudinal inferior está situado a más altura y las que tienen un rango de distribución más estrecho presentan una sensibilidad fenológica mayor que las que ostentan los patrones de distribución altitudinal opuesto.
18. En lo que respecta a la conservación de las mariposas de Sierra Nevada y a la gestión de sus hábitats naturales, se hace necesario in-

centivar estrategias basadas en el incremento de la heterogeneidad ambiental. En este sentido, cobra especial importancia el mantenimiento de los usos tradicionales del territorio, las soluciones basadas en la naturaleza y la naturalización de plantaciones de pino. Las actuaciones de manejo han de implementarse bajo un enfoque de gestión adaptativa que ponga el foco en la mejora de los ecosistemas desde el punto de vista de su capacidad para proveer servicios ecosistémicos.

19. El seguimiento a largo plazo es esencial para comprender la dinámica de los ecosistemas de la alta montaña mediterránea. Por lo tanto, se recomienda mantener e incentivar la red de seguimiento de mariposas de Sierra Nevada. Al mismo tiempo, se hace necesario complementar esta red de seguimiento con trabajos de campo dirigidos específicamente a aquellas especies endémicas, singulares y/o amenazadas. Esto último requiere de prospecciones extensivas a todo el espacio protegido y del diseño y ejecución de metodologías específicas que ofrezcan datos sobre la distribución, biología y tendencias de este grupo de especies.



CONCLUSIONS

1. *Medium-term climate scenario (1971-2022) in Sierra Nevada (Granada) shows an increase in minimum temperatures of 0.53°C/decade, maximum temperatures of 0.37°C/decade, and average temperatures of 0.36°C/decade. The average temperature has increased by 1.85°C since 1971. Regarding precipitation, the pattern since 1950 is not as clear, indicating an annual average reduction of 25.3 mm/decade, with 131.7 mm less rainfall than in the mid-20th century.*
2. *Butterfly (Papilionoidea) monitoring using linear transect methods from 2012 to 2023 reveals that the altitudinal range between 1,600 and 2,000 meters above sea level holds the highest values of richness, diversity (measured by the Shannon-Weaver index), and abundance. These parameters show lower values in lower areas and even further reduced values in high altitude communities.*
3. *Variables primarily defining the distribution of butterfly diversity, richness, and density are linked to land use patterns and topographic variables, with climate-related variables being less significant.*
4. *Locations with higher density and diversity values correspond to ecotones between dense shrubland and forests of supra and oromediterranean bioclimatic belts. Topographic moisture index values also appear important, with a positive relationship for density and a negative one for diversity and richness. Species richness distribution is influenced by other factors such as insolation, topographic exposure (higher exposure associated with lower richness), and altitude (negative relationship).*

5. *Population trends have been calculated for 62 butterfly species in Sierra Nevada, with 12.91% showing a positive trend, 19.35% showing a negative trend, and the trend being stable or uncertain for the remaining 67.74%.*
6. *The overall trend for the 62 species analyzed in the last 12 years is stable, yet beneath this stability lies a strong dynamic. Communities exhibit significant growth in common species and an equivalent reduction in species specialized in high mountain conditions.*
7. *Species inhabiting higher average altitudes, with lower altitudinal distribution ranges situated higher, and those with narrower distribution ranges show a more negative trend than those with opposite altitudinal distribution patterns.*
8. *The populations of species with preferences for colder areas are increasing, especially in the supramediterranean and cryomediterranean bioclimatic belts.*
9. *Additionally, there is a growth in populations of species that prefer more arid zones, accompanied by a decline in populations of species associated with humid areas. This trend is evident across the entire study area except in the lower zones (mesomediterranean bioclimatic belts).*
10. *Species with more specialized ecological characteristics are gradually disappearing, while there is an observed increase in populations of generalist species. This is particularly noticeable in the supra and oromediterranean bioclimatic belts (1,400 to 2,800 meters above sea level).*
11. *In the butterfly communities of Sierra Nevada, species with preferences for more closed landscape structures are increasing their populations, while the populations of species preferring open areas are decreasing. This pattern is especially pronounced in the supra and oromediterranean bioclimatic belts.*
12. *Over the past 11 years, there has been an average phenological advancement of 4.49 days in the averaged flight date of 36 univoltine species in Sierra Nevada. This advancement occurred simultaneously with a net increase of 0.65°C in average temperature and a decrease of 93 mm in accumulated precipitation in the same study areas.*
13. *In Sierra Nevada, although 63.9% of the studied species (n=36) have advanced their peak flight, more than a third of the studied species (36.1%) have experienced a phenological delay during the studied period.*

14. *The trend in the phenology of species associated with higher elevations is more negative (higher rates of advancement) than that of species associated with lower elevations.*
15. *The phenology of 80.6% of the species is highly sensitive to temperature variations (the most common response involves a phenological advancement associated with warming), and 89.9% of the species are sensitive to precipitation (the most common response involves a phenological advancement associated with a reduction in precipitation).*
16. *Regarding its phenology, the sensitivity of Sierra Nevada butterflies to temperature and precipitation is similar, although the phenological sensitivity to temperature is somewhat higher.*
17. *Species inhabiting higher average altitudes, with lower altitudinal distribution ranges situated higher, and those with narrower distribution ranges show higher phenological sensitivity than those with opposite altitudinal distribution patterns.*
18. *Regarding the conservation of Sierra Nevada butterflies and the management of their natural habitats, it becomes necessary to encourage strategies based on increasing environmental heterogeneity. In this sense, the maintenance of traditional land uses, nature-based solutions, and the naturalization of pine plantations become particularly important. Management actions should be implemented under an adaptive management approach that focuses on improving ecosystems in terms of their ability to provide ecosystem services.*
19. *Long-term monitoring is essential to understand the dynamics of Mediterranean high-mountain ecosystems. Therefore, it is recommended to maintain and encourage the Sierra Nevada butterfly monitoring scheme. At the same time, it is necessary to complement this monitoring network with fieldwork specifically targeting endemic, unique, and/or threatened species. The latter requires extensive surveys throughout the protected area and the design and implementation of specific methodologies to provide data on the distribution, biology, and trends of this group of species.*



Aricia montensis aparece en el área de estudio entre los 1.000 y los 2.500 msnm aproximadamente, aunque su principales núcleos poblaciones han sido detectados entre los 1.720 y los 1.950 msnm.

Bibliografía

- Abraira, V. (2002) Desviación estándar y error estándar. *Semergen*, 28(11): 621-3.
- Akçakaya, H.R., Hochkirch, A., Bried, J.T. et al. (2021) Calculating population reductions of invertebrate species for IUCN Red List assessments. *Journal of Insect Conservation*, 25: 377-382. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00303-0>
- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J.A., Sabariego-Ruiz, S., Pérez-Díaz, S.D., Luelmo-Lautenchlaeger, R. & Garrido-García, J.A. (2021) Early anthropogenic change in western Mediterranean mountains (Sierra Nevada, SE Spain). *Anthropocene*, 33: 100278. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2021.100278>
- Alba-Sánchez, F., González-Hernández, A. & López-Sáez, J.A. (2019) Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada. Pp.: 67-79. En: *Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada*. Peñas, J. & Lorite, J. (Eds.). Editorial Universidad de Granada. 454 pp.
- Altermatt, F. (2010) Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1685: 1281-1287. doi: 10.1098/rspb.2009.1910. Epub 2009 Dec 23. PMID: 20031988; PMCID: PMC2842813
- Aspizua, R., Barea-Azcón, J.M., Bonet, F.J., Pérez-Luque, A.J. y Zamora, R.J. (coords.). (2012) Observatorio de Cambio Global Sierra Nevada: metodologías de seguimiento. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. 112 pp.
- Badeck, F.W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. & Sitch, S. (2004) Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162: 295-309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x>
- Balmer, O. & Erhardt, A. (2000) Consequences of succession on extensively grazed grasslands for central European butterfly communities: rethinking conservation practices. *Conservation Biology*, 14: 746-757. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98612.x>
- Barea-Azcón, J. M., Ballesteros-Duperón, E. & Moreno, D. (coords.). (2008) *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*. 4 Tomos. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, 1430 pp. ISBN: 978-84-96776-38-8.
- Barea-Azcón, J.M., Azcón-Aguilar, C., Casares, M., Donaire, F., Lorite, J., Moreno, D., Moreno, F., Palenzuela, J., Peña-Santiago, R., Rams, S., Ramos, B., Ruano, F., Sánchez, P., Tierno de Figueroa, J.M. & Tinaut, A. (2023) Elaborado un inventario sobre la biodiversidad de Sierra Nevada. *Quercus*, 443: 34-41.
- Barea-Azcón, J.M., Pérez-Luque, A.J., Olivares, F.J., Guerrero, M., Galiana-García, M., Chaves, M.D., Olvera, M. & Munguira, M.L. (2022) Butterfly diversity, richness, and density patterns in Sierra Nevada (SE Spain): Conservation implications under a global change scenario. *Insect Conservation and Diversity*, 1-14. <https://doi.org/10.1111/icad.12617>
- Barton, K. (2020) *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Machler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1-48. Doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Beck, J., McCain, C.M., Axmacher, J.C., Ashton, L.A., Bärtschi, F., Brehm, G., Choi, S.-W., Cizek, O., Colwell, R.K., Fiedler, K., Francois, C.L., Highland, S., Holloway, J.D., Intachat, J., Kadlec, T., Kitching, R.L., Maunsell, S.C., Merckx, T., Nakamura, A., Odell, E., Sang, W., Toko, P.S., Zamecnik, J., Zou, Y. & Novotny, V. (2017) Elevational species richness gradients in a hyperdiverse insect taxon: a global meta-study on geometrid moths. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 412-424. <https://doi.org/10.1111/geb.12548>.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- Beniston, M. (2006) Mountain Weather and climate: a general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562. 10.1007/s10750-005-1802-0
- Besnard, A.G., La Jeunesse, I., Pays, O. & Secondi, J. (2013) Topographic wetness index predicts the occurrence of bird species in floodplains. *Diversity and Distributions*, 19: 955-963. <https://doi.org/10.1111/ddi.12047>
- Blanca, G., Cabezudo, B., Cueto, M., Fernández López, C. & Morales Torres, C. (2009)(eds.) *Flora Vascular de Andalucía Oriental*, 4 vols. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Bohdalková, E., Toszogyova, A., Šimová, I. & Storch, D. (2021) Universality in biodiversity patterns: variation in species–temperature and species–productivity relationships reveals a prominent role of productivity in diversity gradients. *Ecography*, 44: 1366-1378. <https://doi.org/10.1111/ecog.05613>
- Bonacina, L., Fasano, F., Mezzanotte, V. & Fornaroli, R. (2023) Effects of water temperature on freshwater macroinvertebrates: a systematic review. *Biological Review*, 98: 191-221. <https://doi.org/10.1111/brv.12903>
- Bonelli, S., Casacci, L.P., Barbero, F., Cerrato, C., Dapporto, L., Sbordoni, V., Scalercio, S., Zilli, A., Battistoni, A., Teofili, C., Rondinini, C. & Balletto, E. (2018) The first red list of Italian butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, 11: 506-521. <https://doi.org/10.1111/icad.12293>
- Bonet, F.J., Aspizua, R. & Navarro, J. (2016) History of Sierra Nevada forest management: implications for adaptation to global change. Pp.: 153-156. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. & Aspizua, R. (editores). 2016. *Global Change Impacts in Sierra Nevada: Challenges for conservation*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Bonet, F.J., Pérez-Luque, A.J. & Pérez-Pérez, R. (2016) Trend analysis (2000-2014) of the snow cover by satellite (MODIS sensor). Pp.: 43-46. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. & Aspizua, R. (editores). 2016. *Global Change Impacts in Sierra Nevada: Challenges for conservation*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Börschig, C., Klein, A.M., von Wehrden, H. & Krauss, J. (2013) Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology*, 14(7): 547-554. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.09.002>.
- Brakefield, P.M. (1987) Geographical variability in, and temperature effects on, the phenology of *Maniola jurtina* and *Pyronia tithonus* (Lepidoptera, Satyrinae) in England and Wales. *Ecological Entomology*, 12: 139-148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1987.tb00993.x>
- Braunisch, V., Patthey, P. & Arlettaz, R. (2016) Where to combat shrub encroachment in alpine timberline ecosystems: combining remotely-sensed vegetation information with species habitat modelling. *PLoS ONE*, 11(10): e0164318. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164318>
- Breheny, P. & Burchett, W. (2017) Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal*, 9, 56-71.
- Brereton, T., Roy, D.B., Middlebrook, I., Botham, M. & Warren, M. (2011) The development of butterfly indicators in the United Kingdom and assessments in 2010. *Journal of Insect Conservation*, 15: 139-151. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9333-z>
- Brereton, T., Botham, M., Middlebrook, I., Randle, Z., Noble, D., Harris, S. et al. (2018) *United Kingdom Butterfly Monitoring Scheme report for 2017* [Internet]. Centre for Ecology & Hydrology & Butterfly Conservation; 2018. http://www.ukbms.org/docs/reports/2017/UKBMS%20Butterfly%20Ann%20Report%202017_Low%20Res.pdf

- Buckland, S.T., Magurran, A.E., Green, R.E. & Fewster, R.M. (2005) Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454): 243-254. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1589>
- Buckley, L.B. (2022) Temperature-sensitive development shapes insect phenological responses to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 52. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100897>
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*, 2nd ed. New York, NY: Springer.
- Calcagno, V. (2020) *glmulti: Model Selection and Multimodel Inference Made Easy*. R package version 1.0.8. <https://CRAN.R-project.org/package=glmulti>
- Cañadas, E.M., Fenu, G., Peñas, J., Lorite, J., Mattana, E. & Bacchetta, G. (2014) Hotspots within hotspots: endemic plant richness, environmental drivers, and implications for conservation. *Biological Conservation*, 170, 282-291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.007>
- Cardoso, P. & Leather, S.R. (2019) Predicting a global insect apocalypse. *Insect Conservation and Diversity*, 12: 263-267. <https://doi.org/10.1111/icad.12367>
- Caro-Miralles E. & Gutiérrez D. (2023) Butterfly population trends track vegetation encroachment but not climate warming in a Mediterranean mountain. *Biodiversity and Conservation*, <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02589-9>
- Cayuela, L. & de la Cruz, M. (2022) *Análisis de datos ecológicos en R*. Editorial Mundi-Prensa. 336 pp.
- Chase, J.M., Blowes, S.A., Knight, T.M. et al. (2020) Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, 584: 238-243. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2531-2>
- Chen, M., Parton, W.J., Hartman, M.D., Del Grosso, S.J., Smith, W.K., Knapp, A.K., Lutz, S., Derner, J.D., Tucker, C.J., Ojima, D.S., Volesky, J.D., Stephenson, M.B., Schacht, W.H., & Gao, W. (2019) Assessing precipitation, evapotranspiration, and NDVI as controls of U.S. Great Plains plant production. *Ecosphere*, 10(10):e02889. [10.1002/ecs2.2889](https://doi.org/10.1002/ecs2.2889)
- Clavero, M., Villero, D. & Brotons, L. (2011) Climate change or land use dynamics: do we know what climate change indicators indicate? *PLoS One*, 6(4). e18581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018581>
- Cohen, J.M., Lajeunesse, M.J. & Rohr, J.R. (2018) A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 8: 224-228. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3>
- Collinge, S.K., Prudic, K.L. & Oliver, J.C. (2003) Effects of local habitat characteristics and landscape context on grassland butterfly diversity. *Conservation Biology*, 17: 178-187. <http://www.jstor.org/stable/3095284>
- Colom, P., Carreras, D. & Stefanescu, C. (2019) Long-term monitoring of Menorcan butterfly populations reveals widespread insular biogeographical patterns and negative trends. *Biodiversity and Conservation*, 28: 1837-1851. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01764-1>
- Colom, P., Ninyerola, M., Pons, X., Traveset, A. & Stefanescu, C. (2022) Phenological sensitivity and seasonal variability explain climate-driven trends in Mediterranean butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. [10.1098/rspb.2022.0251](https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0251)
- Comay, O., Ben Yehuda, O., Benyamini, D., Schwartz-Tzachor, R., Pe'er, I., Melochna, T., & Pe'er, G. (2020) Analysis of monitoring data where butterflies fly year-round. *Ecological Applications*, 30(8): e02196. [10.1002/eap.2196](https://doi.org/10.1002/eap.2196)
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific, Oxford.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- Dale, V.H. (1997) The relationship between land-use change and climate change. *Ecological Applications*, 7: 753-769. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0753:TRBLUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0753:TRBLUC]2.0.CO;2)
- Davies, W.J. (2019) Multiple temperature effects on phenology and body size in wild butterflies predict a complex response to climate change. *Ecology*, 100(4): e02612. [10.1002/ecy.2612](https://doi.org/10.1002/ecy.2612)
- Dax, T., Schroll, K., Machold, I., Derszniak-Noirjean, M., Schuh, B., Gaupp-Berghausen, M. (2021) Land Abandonment in Mountain Areas of the EU: An Inevitable Side Effect of Farming Modernization and Neglected Threat to Sustainable Land Use. *Land*, 10(6): 591. <https://doi.org/10.3390/land10060591>
- de Arce, J. & Gutiérrez, D. (2011) Altitudinal trends in the phenology of butterflies in a mountainous area in central Spain. *European Journal of Entomology*, 108: 651-658. [10.14411/eje.2011.083](https://doi.org/10.14411/eje.2011.083)
- de Gabriel Hernando, M., Roa, I., Fernández-Gil, J., Jara, J., Fuertes, B., Reguera, B., & Revilla, E. (2022) Trends in weather conditions favor generalist over specialist species in rear-edge alpine bird communities. *Ecosphere*, 13(4): e3953. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3953>
- Delicado, D., Machordom, A. & Ramos, M.A. (2013) Living on the mountains: Patterns and causes of diversification in the springsnail subgenus *Pseudamnicola* (*Corrosella*) (Mollusca: Caenogastropoda: Hydrobiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(3). <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.04.022>
- Dennis, R.L.H. (1993) *Butterflies and Climate Change*. Manchester University Press.
- Dennis, E.B., Morgan, B.J.T., Brereton, T.M., Roy, D.B. & Fox, R. (2017) Using citizen science butterfly counts to predict species population trends. *Conservation Biology*, 31(6), 1350-1361.
- Dennis, E.B., Morgan, B.J.T., Freeman, S.N., Brereton, T.M. & Roy, D.B. (2016) A generalized abundance index for seasonal invertebrates. *Biometrics*, 72: 1305-1314. <https://doi.org/10.1111/biom.12506>
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Van Dyck, H. (2003) Towards a functional resource-based concept for habitat: A butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102, 417-426. <https://www.jstor.org/stable/3548046>
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47: 15-25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>
- Devictor, V., Van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisdeVries, M. & Jiguet, F. (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2, 121-124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>
- Díaz-Delgado, R. & Múcher, S. (2019) Editorial of Special Issue "Drones for Biodiversity Conservation and Ecological Monitoring". *Drones*, 3(2): 47. <https://doi.org/10.3390/drones3020047>
- Dinca, V., Dapporto, L. & Vila, R. (2011) A combined genetic-morphometric analysis unravels the complex biogeographical history of *Polyommatus icarus* and *Polyommatus celina* Common Blue butterflies. *Molecular Ecology*, 20: 3921-3935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05223.x>
- Dinca, V., Montagud, S., Talavera, G., Hernández-Roldán, J., Munguira, M.L., García-Barros, E., Hebert, P. & Vila, R. (2015) DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. *Scientific Reports*, 5: 12395. <https://doi.org/10.1038/srep12395>
- Donoso, I., Stefanescu, C., Martínez-Abraín, A. & Traveset, A. (2016) Phenological asynchrony in

- plant–butterfly interactions associated with climate: a community-wide perspective. *Oikos*, 125: 1434–1444. <https://doi.org/10.1111/oik.03053>
- Dowle, M. & Srinivasan, A. (2021) <https://CRAN.R-project.org/package=data.table>
- Duarte, C.M. (Coord.) (2006) *Cambio global: Impacto de la actividad humana sobre el sistema tierra*. CSIC, Madrid, 166 pp.
- Dullinger, S., Dirnböck, T. & Grabherr, G. (2003) Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 35(4): 434–441. <https://www.jstor.org/stable/1552344>
- Dunn, O.P. & Winkler, D.W. (2010) Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. Pp.: 113–128. En: *Effects of climate change on birds*. Møller, A.P., Fiedler, W. & Berthold, P. (eds.). Oxford U.P. 321 pp.
- Eglington, S.M., Brereton, T.M., Tayleur, C.M. et al. (2015) Patterns and causes of covariation in bird and butterfly community structure. *Landscape Ecology*, 30: 1461–1472. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0199-z>
- Esteban-Parra, M.J., García-Valdecasas Ojeda, M., Peinó-Calero, E., Romero-Jiménez, E., Yeste, P., Roca-Casanovas, J.J., Rodríguez-Brito, A., Gámiz-Fortis, S.R. & Castro-Díez, Y. (2022) Climate variability and trends. Pp.: 193–212. En: Zamora R. & Oliva M., eds. *The Landscape of Sierra Nevada: A unique laboratory of global processes*. Springer, 421 pp.
- Evers, C.R., Wardropper, C.B., Branoff, B., Granek, E.F., Hirsch, S.L. Link, T.E., Olivero-Lora, S. & Wilson, C. (2018) The ecosystem services and biodiversity of novel ecosystems: A literature review. *Global Ecology and Conservation*, 13. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.e00362>.
- Fernández-Montes, S. & Rodrigo, F.S. (2015) Trends in surface air temperatures, precipitation and combined indices in the southeastern Iberian Peninsula (1970–2007). *Climate Research*, 63: 43–60. <https://doi.org/10.3354/cr01287>
- Flousek, J., Telenský, T., Hanzelka, J. & Reif, J. (2015) Population trends of central European montane birds provide evidence for adverse impacts of climate change on high-altitude species. *PLoS One*, 10: e0139465.
- Forister, M.L. & Shapiro, A.M. (2003) Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global Change Biology*, 9: 1130–1135. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00643.x>
- Fox, R., Dennis, E.B., Purdy, K.M., Middlebrook, I., Roy, D.B., Noble, D.G., Botham, M.S. & Bourn, N.A.D. (2023) *The state of the UK's butterflies 2022*. Butterfly Conservation, Wareham, UK, 27 pp.
- Gallou, A., Baillet, Y., Ficetola, G.F. & Després, L. (2017) Elevational gradient and human effects on butterfly species richness in the French Alps. *Ecology and Evolution*, 7: 3672–3681. <https://doi.org/10.1002/ece3.2803>
- García-Barros, E., Munguira, M.L., Cano, J.M., Benito, H.R., García-Pereira, P. & Masó, A. (2004) Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 1, 372.
- García-Barros, E., Munguira, M.L., Stefanescu, C. & Vives-Moreno, A. (2013) *Lepidoptera: Papilionoidea*. Fauna Iberica (vol. 37). Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). 1.213 pp.
- García, D., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. (1999) Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation*, 87(2), 215–220. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00059-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00059-7)
- Gómez-Vadillo, M., Mingarro, M., Ursul, G. & Wilson, R.J. (2022) Assessing climate change exposure

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- for the adaptation of conservation management: the importance of scale in mountain landscapes. *Land*, 11(11): 2052. <https://doi.org/10.3390/land11112052>
- Gordo, O. & Sanz, J.J. (2006) Climate change and bird phenology: a long-term study in the Iberian Peninsula. *Global Change Biology*, 12: 1993-2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01178.x>
- Gordo, O. & Sanz, J.J. (2010) Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16: 1082-1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02084.x>
- Gordo, O. & Sanz, J.J. (2015) Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, 146_ 484-495. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0240-z>
- Guo, Q., Kelt, D., Sun, Z., Liu, H., Hu, L., Ren, H. & Wen, J. (2013) Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 3: 3007. <https://doi.org/10.1038/srep03007>
- Guralnick, R.P., Campbell, L.P. & Belitz, M.W. (2023) Weather anomalies more important than climate means in driving insect phenology. *Communications Biology*, 6: 1-9. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04873-4>
- Gutiérrez, D. & Menéndez, R. (1995) Distribution and abundance of butterflies in a mountain area in the North Iberian Peninsula. *Ecography*, 18(3), 209-216. <https://www.jstor.org/stable/3682801>
- Gutiérrez, D. & Menéndez, R. (1998) Phenology of butterflies along an altitudinal gradient in northern Spain. *Journal of Zoology*, 244: 249-264. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00029.x>
- Gutiérrez, D. & Wilson, R.J. (2020) Intra- and interspecific variation in the responses of insect phenology to climate. *Journal of Animal Ecology*, 90: 248-259. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13348>
- Hällfors, M.H., Pöyry, J., Heliölä, J., Kohonen, I., Kuussaari, M., Leinonen, R., Schmucki, R., Sihvonen, P. & Saastamoinen, M. (2021) Combining range and phenology shifts offers a winning strategy for boreal Lepidoptera. *Ecology Letters*, 24: 1619-1632. <https://doi.org/10.1111/ele.13774>
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrn, T., Goulson, D. & Kroon, H. (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One*, 12(10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hartig, F. (2020) *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. R package version 0.3.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Harvey, J.A., Tougeron, K., Gols, R., H., Robin, Abarca, M., Abram, P.K., Basset, Y., et al. (2022) Scientists Warning on Climate Change and Insects. *Ecological Monographs*, 93(1): e1553. <https://doi.org/10.1002/ecm.1553>
- Heiberger, R. M. & Holland, B. (2015) *Statistical Analysis and Data Display*. Springer New York.
- Herrando, S., Titeux, N., Brotons, L., Anton, M., Ubach, A., Villero, D., García-Barros, E., Munguira, M.L., Godinho, C. & Stefanescu, C. (2019) Contrasting impacts of precipitation on Mediterranean birds and butterflies. *Scientific Reports*, 9: 5680. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42171-4>
- Herrera, C.M. (2019) Complex long-term dynamics of pollinator abundance in undisturbed Mediterranean montane habitats over two decades. *Ecological Monographs*, 89(1): e01338. [10.1002/ecm.1338](https://doi.org/10.1002/ecm.1338)
- Hijmans R.J. (2023) *raster: Geographic Data Analysis and Modeling*. R package version 3.6-21. <https://raster.org/raster>.

- Hijmans, R.J. (2022) *Terra: Spatial Data Analysis*. <https://rspatial.org/terra/>.
- Hill, G.M., Kawahara, A.Y., Daniels, J.C., Bateman, C.C. & Scheffers, B.R. (2021) Climate change effects on animal ecology: butterflies and moths as a case study. *Biological Reviews*, 96: 2113-2126. <https://doi.org/10.1111/brv.12746>
- Hill, J.K., Hughes, C.L., Dytham, C. & Searle, J.B. (2006) Genetic diversity in butterflies: Interactive effects of habitat fragmentation and climate-driven range expansion. *Biology Letters*, 2(1): 152-154. doi: 10.1098/rsbl.2005.0401. PMID: 17148351; PMCID: PMC1617171.
- Hódar, J.A. & Zamora, R. (2004) Herbivory and climatic warming: A Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation*, 13: 493-500. 10.1023/B:BIOC.0000009495.95589.a7
- Hopkins, A.D. (1920) The Bioclimatic Law. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 10: 3-40.
- Hoveka, L.N., van der Bank, M. & Davies, T. J. (2022) Winners and losers in a changing climate: How will protected areas conserve red list species under climate change? *Diversity and Distributions*, 28: 782-792. <https://doi.org/10.1111/ddi.13488>
- Hsieh, T. C., Ma, K. & Chao, A. (2016) iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Illán, J., Gutierrez, D., Díez, S. & Wilson, R. (2012) Elevational trends in butterfly phenology: Implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, 37. 10.1111/j.1365-2311.2012.01345.x.
- IPCC (2021) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu y B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- Jacobs, P., Beever, E., Carbutt, C., Foggin, M., Juffe-Bignoli, D., Martin, M. & Sayre, R. (2021) *Identification of Global Priorities for New Mountain Protected and Conserved Areas*. the IUCN-WCPA Mountain Specialist Group. 49 pp.
- Jetz, W., McPherson, J.M. & Guralnick, R.P. (2012) Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(3), 151-159. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.007>
- Jiménez-Moreno, G., García-Alix, A., R. Scott, A., Ramos-román, MJ., Camuera, J., Mesa-Fernández, J.M., Toney, J.L., Jiménez-Espejo, F.J., Carrión, J.S., López-Avilés, A., Rodrigo-Gámiz, M. & Webster, C.E. (2022) Reconstruction of past environment and climate using wetland sediment records from the Sierra Nevada. Pp.: 95-114. En: Zamora R. & Oliva M., eds. *The Landscape of Sierra Nevada: A unique laboratory of global processes*. Springer, 421 pp.
- Jiménez-Olivencia, Y., Porcel-Rodríguez, L., Caballero-Calvo, A. & Bonet, F.J. (2016) Land-use changes in Sierra Nevada over the last 50 years. Pp.: 56-58. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. & Aspizua, R. (editores). 2016. *Global Change Impacts in Sierra Nevada: Challenges for conservation*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Jones-Walters, L. & Civic, K. (2013) European protected areas: Past, present and future. *Journal for Nature Conservation*, 21(2), 122-124. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.006>
- Jordano, D., Retamosa, E. C., & Haeger, J. F. (1991) Factors Facilitating the Continued Presence of *Colotis evagore* (Klug, 1829) in Southern Spain. *Journal of Biogeography*, 18(6): 637-646. <https://www.jstor.org/stable/2845545>

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- Jubete, F. (2020) *Seguimiento de lepidópteros en la Red de Parques Nacionales de España. Informe anual 2016*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. 30 pp.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecological Letters*, 9: 1237-1244. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x>
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. & Kessler, M. (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kingsolver, J.G. & Buckley, L.B. (2018) How do phenology, plasticity, and evolution determine the fitness consequences of climate change for montane butterflies? *Evolutionary Applications*, 11: 1231-1244. <https://doi.org/10.1111/eva.12618>
- Kopecký, M., Macek, M. & Wild, J. (2021) Topographic Wetness Index calculation guidelines based on measured soil moisture and plant species composition. *Science of The Total Environment*, 757, 143785. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143785>
- Körner, C. (2000) Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 513-514. [10.1016/S0169-5347\(00\)02004-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02004-8)
- Körner, C. (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Körner, C. (2022) A global framework of mountain ecology. *Nepalese Journal of Zoology*, 6: 42-44. [10.3126/njz.v6iS1.50503](https://doi.org/10.3126/njz.v6iS1.50503).
- Körner, C. (2004) Mountain Biodiversity, Its Causes and Function. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33: 11-17. <https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.11>
- Körner, C., & Spehn, E.M. (2002) *Mountain biodiversity: a global assessment*. Boca Raton: Parthenon Pub. Group.
- Körner, C., Paulsen, J. & Spehn, E.M. (2011) A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, 121: 73-78. <https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13: 597-605. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>
- Kühn, E., Musche, M., Harpke, A., Feldmann, R., Wiemers, M & Settele, J. (2020) *Tagfalter-Monitoring Deutschland: Jahresauswertung 2019*. 38: 6-40.
- Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E. & Rolando, A. (2004) Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*, 41: 294-304. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00893.x>
- Lewandowski, E.J. & Oberhauser, K.S. (2017) Butterfly citizen scientists in the United States increase their engagement in conservation. *Biological Conservation*, 208, 106-112. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.07.029>
- Lieth, H. (1974) *Phenology and seasonality modelling*. Berlin, Germany: Springer
- Lomolino, M.V. (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3-13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Witthaker, R.J. & Brown, J.H. (2010) *Biogeography*. Sunderland, M.A.:

Sinauer Associates.

- Lorite, J. (2016) An updated checklist of the vascular flora of Sierra Nevada (SE Spain). *Phytotaxa*, 261(1), 1-57. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.1.1>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M.S. & Indrajeet Patil, P. (2021) performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- MacArthur, R.H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York.
- Macgregor, C.J., Thomas, C.D., Roy, D.B. et al. (2019) Climate-induced phenology shifts linked to range expansions in species with multiple reproductive cycles per year. *Nature Communication*, 10: 4455. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12479-w>
- Makowski, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., & Lüdecke, D. (2019) Methods and Algorithms for Correlation Analysis in R. *Journal of Open Source Software*, 5(51), 2306. <https://doi.org/10.21105/joss.02306>
- Mann, H.B. (1945) Non-parametric tests against trend. *Econometrica*, 13(3): 245-259.
- Manzano, S., Carrión, J.S., López-Merino, L., Jiménez-Moreno, G., Toney, J.L., Armstrong, H., Anderson, R.S., García-Alix, A., Guerrero Pérez, J.L. & Sánchez-Mata, D. (2019) A palaeoecological approach to understanding the past and present of Sierra Nevada, a Southwestern European biodiversity hotspot. *Global and Planetary Change*, 175, 238-250. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.02.006>
- Mari, A., Plazio, E., Paradiso, F., Dapporto, L., Scalercio, S., Sevilleja, C. & Bonelli, S., (2021) *Annual Report 2020. Italian Butterfly Monitoring Scheme*. Report ITBMS.001.
- McCain, C.M. (2009) Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 346-360. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x>
- McCain, C.M. & Grytnes J.A. (2010) *Elevational gradients in species richness*. Encyclopedia of life sciences, 1-10.
- McCoy, E. (1990) The Distribution of Insects along Elevational Gradients. *Oikos*, 58(3): 313-322. <https://www.jstor.org/stable/3545222>
- McLeod, A. (2022) *Kendall: Kendall Rank Correlation and Mann-Kendall Trend Test*. R package version 2.2.1, <<https://CRAN.R-project.org/package=Kendall>>.
- Médail, F. & Quézél, P. (1999) Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology*, 13(6): 1510-1513. <http://www.jstor.org/stable/2641976>
- Médail, F. & Diadema, K. (2009) Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36(7): 1333-1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Melero, Y., Stefanescu, C. & Pino, J. (2016). General declines in Mediterranean butterflies over the last two decades are modulated by species traits. *Biological Conservation*, 201: 336-342. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.029>
- Menzel, A., Yuan, Y., Matiu, M., Sparks, T., Scheifinger, H., Gehrig, R. & Estrella, N. (2020) Climate change fingerprints in recent European plant phenology. *Global Change Biology*, 26: 2599-2612. <https://doi.org/10.1111/gcb.15000>
- Middlebrook, I., Botham, M.S., Foster, S., Fox, R., Harris, S., Lowe, M., Peck, K., Randle, Z., Robinson A., & Roy, D.B. (2021) *United Kingdom Butterfly Monitoring Scheme report for 2020*. UK Centre for

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- Ecology y Hydrology, Butterfly Conservation, British Trust for Ornithology and Joint Nature Conservation Committee.
- Mingarro, M., Cancela, J.P., Burón-Ugarte, A., García-Barros, E., Munguira, M.L., Romo, H. & Wilson, R.J. (2021) Butterfly communities track climatic variation over space but not time in the Iberian Peninsula. *Insect Conservation and Diversity*, 14: 647-660. <https://doi.org/10.1111/icad.12498>
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Goettsch Mittermeier, C., Lamoreux, J. & da Fonseca G.A.B. (2004) Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX, Mexico City
- Molero-Mesa, J., Pérez Raya, F., López Nieto, J.M., El Aallali, A. & Hita Fernández, J.A. (2001) *Cartografía y evaluación de la vegetación del Parque Natural de Sierra Nevada [Mapping and assessment of the vegetation of the Sierra Nevada Nature Reserve]*. Department of the Environment. Regional Government of Andalusia.
- Molino, J-F. & Sabatier, D. (2001) Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 294: 1702-1704. DOI:10.1126/science.1060284
- Montoya, J.M. & Raffaelli, D. (2010) Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549): 2013-2018. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0114>
- Mora, A., Wilby, A. & Menéndez, R. (2022) Abandonment of cultural landscapes: butterfly communities track the advance of forest over grasslands. *Journal of Insect Conservation*, 26: 85-96. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00365-0>
- Mora, A., Wilby, A. & Menéndez, R. (2023) South European mountain butterflies at a high risk from land abandonment and amplified effects of climate change. *Insect Conservation and Diversity*, 1-15. Available from: <https://doi.org/10.1111/icad.12676>
- Moreno-Benítez, J.M., Castilla-Calvo, M. & Ripoll, J. (2012) *Agrodiaetus violetae*: nuevas localidades para las provincias de Málaga, Granada y Jaén (Andalucía, España). *Archivos Entomológicos*, 7: 115-118.
- Moussus, J.P., Julliard, R. & Jiguet, F. (2010) Featuring 10 phenological estimators using simulated data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 140-150. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00020.x>
- Munguira, M., García-Barros, E. & Martín-Cano, J. (2009) Butterfly herbivory and larval ecology. Pp.: 43-54. En: *Ecology of butterflies in Europe*. Settele, J. et al. (eds.). 513 pp.
- Munguira, M.L., Barea-Azcón, J.M., Castro-Cobo, S., García-Barros, E., Miteva, S., Olivares, J. & Romo, H. (2017) Ecology and recovery plans for the four Spanish endangered endemic butterfly species. *Journal of Insect Conservation*, 21, 423-437. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9949-8>
- Myers, N., Mittermeier, R.A. Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- New, T.R., Pyle, R.M., Thomas, J.A., Thomas, C.D. & Hammond, P.C. (1995) Butterfly conservation management. *Annual Review of Entomology*, 40: 57-83.
- Nieto-Sánchez, S., Gutiérrez, D., & Wilson, R.J. (2015) Long-term change and spatial variation in butterfly communities over an elevational gradient: Driven by climate, buffered by habitat. *Diversity and Distributions*, 21: 950-961. <https://doi.org/10.1111/ddi.12316>
- Nogués-Bravo D., Araújo M.B., Errea M. & Martínez-Rica J. (2007) Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*, 17: 420-428.

<https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.11.007>

- Nogués-Bravo, D., Araújo, M., Romdal, T. & Rahbek, C. (2008) Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453: 216-219. <https://doi.org/10.1038/nature06812>
- Numa, C., van Swaay, C., Wynhoff, I., Wiemers, M., Barrios, V., Allen, D., Sayer, C., López Munguira, M., Balletto, E., Benyamini, D., Beshkov, S., Bonelli, S., Caruana, R., Dapporto, L., Franeta, F., Garcia-Pereira, Karaçetin, E., Katbeh-Bader, A., Maes, D., Micevski, N., Miller, R., Monteiro, E., Moulai, R., Nieto, A., Pamperis, L., Pe'er, G., Power, A., Šašik, M., Thompson, K., Tzirkalli, E., Verovnik, R., Warren, M. & Welch, H. (2016) *The status and distribution of Mediterranean butterflies*. IUCN, Malaga, Spain. x + 32 pp.
- Obregon, R., Sánchez, J.M. & Benavente, A. (2023). *Atlas de las mariposas diurnas de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas*. Blanca Ediciones. 320 pp.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P. McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L. Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olivares, F.J., Barea-Azcón, J.M., Pérez-López, F.J., Tinaut, J.A. & Henares, I. (2012) *Mariposas diurnas de Sierra Nevada*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Oliver, S. (2019) First record of *Azanus ubaldus* (Stoll, 1782) in mainland Europe (Lepidoptera: Lycaenidae). *BV news*, 8 (108): 70-74.
- Oliver, T.H., Marshall, H., Morecroft, M., Brereton, T., Prudhomme, C. & Huntingford, C. (2015) Interacting effects of climate change and habitat fragmentation on drought-sensitive butterflies. *Nature Climate Change*, 5, 941-945. <https://doi.org/10.1038/nclimate2746>
- Oliver, T.H. & Morecroft, M.D. (2014) Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. *WIREs Climate Change*, 5: 317-335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Pannekoek, J. & Van Strien, A. (2005) *TRIM 3 manual (TRends and Indices for Monitoring data)*. Statistics Netherlands.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review on Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 637-669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Payne, D., Spehn, E.M., Snethlage, M. & Fischer, M. (2017) Opportunities for research on mountain biodiversity under global change. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 29, 40-47. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2017.11.001>
- Pearce, E.A. et al. (2023) Substantial light woodland and open vegetation characterized the temperate forest biome before *Homo sapiens*. *Science Advances*, 9. DOI:10.1126/sciadv.adi9135
- Pebesma, E. & Bivand, R. (2023) *Spatial Data Science: With Applications in R (1st ed.)*. Chapman and Hall/CRC. 314 pp.
- Pedro, S. & Rami, S. (2008) *Mediterranean Mountains in a Changing World: Guidelines for developing action plans*. Malaga, Spain: IUCN Centre for Mediterranean Cooperation. xii+88 pp.
- Peng, J., Manevski, K. Kørup, K., Larsen, R., Zhou, Z. & Andersen, M.N. (2021) Environmental constraints to net primary productivity at northern latitudes: A study across scales of radiation interception and biomass production of potato. *International Journal of Applied Earth Obser-*

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- vation and Geoinformation, 94. 10.1016/j.jag.2020.102232
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas, P. (2002) Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8: 531-544. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00489.x>
- Peñuelas, J., Rutishauser, T. & Filella, I. (2009) Phenology Feedbacks on Climate Change. *Science*, 324: 887-888. DOI:10.1126/science.1173004
- Pérez-Luque, A.J., Bonet-García, F.J. & Zamora-Rodríguez, R. (2019) *Map of Ecosystems Types in Sierra Nevada mountain (southern Spain)*. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.910176>
- Pérez-Luque, A.J., Pérez-Pérez, R. & Bonet, F.J. (2016) Climate change over the last 50 years in Sierra Nevada. Pp.: 24-26. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. & Aspizua, R. (editores). 2016. *Global Change Impacts in Sierra Nevada: Challenges for conservation*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Pérez-Luque, A.J.; Barea-Azcón, J.M.; Aspizua, R.; Cano-Manuel, F.J. & Zamora, R. (2021) *Los robledales de Sierra Nevada: Valoración de servicios ecosistémicos y recomendaciones de gestión*. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible. Junta de Andalucía. 112 pp.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M. & Sexton, J.O. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution and protection. *Science*, 344,1246752. DOI:10.1126/science.1246752
- Phillimore, A., Hadfield, J., Jones, O. & Smithers, R. (2010) Differences in spawning date between populations of common frog reveal local adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107. 8292-7. 10.1073/pnas.0913792107.
- Platania, L., Menchetti, M., Dinca, V., Corbella, C., Kay-Lavelle, I., Vila, R., Wiemers, M., Schweiger, O. & Dappporto, L. (2020) Assigning occurrence data to cryptic taxa improves climatic niche assessments: Biodecrypt, a new tool tested on European butterflies. *Global Ecology y Biogeography*, 29: 1852-1865. <https://doi.org/10.1111/geb.13154>
- Plummer, K.E., Dadam, D., Brereton, T., Dennis, E.B., Massimino, D., Risely, K. et al. (2023). Trends in butterfly populations in UK gardens-New evidence from citizen science monitoring. *Insect Conservation and Diversity*, 1-13. Available from: <https://doi.org/10.1111/icad.12645>
- Pohlert, T. (2020) *trend: Non-Parametric Trend Tests and Change-Point Detection*. R package version 1.1.4, <https://CRAN.R-project.org/package=trend>
- Pollard, E. & Yates, T.J. (1994) *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman & Hall, London.
- Polo, M.J., Herrero, J., Miralles, A., Pimentel, R., Moñino, A., Pérez-Palazón, M.J., Aguilar, C. & Losada, M.A. (2022) Snow dynamics, hydrology and erosion. Pp. 149-164. En: Zamora, R. & Oliva, M. 2022. *The landscape of Sierra Nevada: a unique laboratory of global processes in Spain*. Springer, Switzerland. 421 pp.
- Porter, K. (1982) Basking behavior in larvae of the butterfly *Euphydryas aurinia*. *Oikos*, 38: 308-312. <https://www.jstor.org/stable/3544670>
- Posledovich, D., Toftegaard, T., Wiklund, C., Ehrlén, J. & Gotthard, K. (2018) Phenological synchrony between a butterfly and its host plants: Experimental test of effects of spring temperature. *Journal of Animal Ecology*, 87: 150-161. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12770>
- Pöyry, J., Lindgren, S., Salminen, J. & Kuussaari, M. (2005) Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biological Conservation*, 122(3): 465-478. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.09.007>
- Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Kuussaari, M. & Saarinen, K. (2009) Species traits explain re-

- cent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology*, 15: 732-743. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01789.x>
- R Core Team (2020) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team (2022) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Radchuk, V., Turlure, C. & Schtickzelle, N. (2013) Each life stage matters: the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 82: 275-285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02029.x>
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Colwell, R.K., Dalsgaard, B., Holt, B.G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R.J. & Fjeldså, J. (2019) Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity?. *Science*, 365 (6458): 1108-1113. DOI: 10.1126/science.aax014
- Regato, P. & Rami, S. (2008) *Mediterranean Mountains in a Changing World: Guidelines for developing action plans*. Malaga, Spain: IUCN Centre for Mediterranean Cooperation. xii+88 pp.
- Rist, L., Felton, A., Samuelsson, L., Sandström, C. & Rosvall, O. (2013) A New Paradigm for Adaptive Management. *Ecology and Society*, 18(4). <http://www.jstor.org/stable/26269449>.
- Rivas-Martínez, S. (1991) *Bioclimatic belts of West Europe (relations between bioclimate and plant ecosystems)*. Proc. Eur. School Climate Nat. Hazards Course (Arles, 1990). 225-246. Strasbourg.
- Rivas-Martínez, S., Penas, Á., del Río, S., Díaz González, T.E. & Rivas-Sáenz, S. (2017) Bioclimatology of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. En: Loidi, J. (eds) *The Vegetation of the Iberian Peninsula. Plant and Vegetation*, vol 12. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-54784-8_2
- Rixen, C., Wipf, S., Rumpf, S.B., Giejsztowt, J., Millen, J., Morgan, J. W., Nicotra, A.B., Venn, S., Zong, S., Dickinson, K.J., Freschet, G.T., Kurzböck, C., Li, J., Pan, H., Pfund, B., Quaglia, E., Su, X., Wang, W., Wang, X., Yin, H. & Deslippe, J.R. (2022) Intraspecific trait variation in alpine plants relates to their elevational distribution. *Journal of Ecology*, 110, 860–875. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13848>
- Robledo-Arnuncio, J.J., Navascués, M. González, S.C. & Gil, L. (2009) Introgresión genética en las poblaciones relictas de *Pinus sylvestris* L. var *nevadensis* del Parque Nacional de Sierra Nevada. Pp.: 97-105. En: *Proyectos de investigación en Parques Nacionales: 2005-2008*. Madrid.
- Rohde, K. (1999) Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: A review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography*, 22, 593-613. <https://www.jstor.org/stable/3683314>
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Roth, T., Plattner, M. & Amrhein, V. (2014) Plants, Birds and Butterflies: Short-Term Responses of Species Communities to Climate Warming Vary by Taxon and with Altitude. *PLoS ONE*, 9(1): e82490. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082490>
- Roy, D.B. & Sparks, T.H. (2000) Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, 6: 407-416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x>
- Roy, D.B., Bourn, N., Collins, S., Dennis, E.B., Schmucki, R., Settele, J., Sevilleja, C.G, Van Swaay, C.A.M. & Wynhoff, I. (2020) *Assessing Butterflies in Europe: Executive Summary*. Butterfly Conservation Europe.
- Roy, D.B., Oliver, T.H., Botham, M.S., Beckmann, B., Brereton, T., Dennis, R.L.H., Harrower, C., Phillimore, A.B. & Thomas, J.A. (2015) Similarities in butterfly emergence dates among popula-

- tions suggest local adaptation to climate. *Global Change Biology*, 21: 3313-3322. <https://doi.org/10.1111/gcb.12920>
- Sáinz-Bariáin, M., Fajardo-Merlo, M.C. & Zamora-Muñoz, C. (2016) Changes in composition and abundance of benthic invertebrate communities. Pp.: 73-76. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. & Aspizua, R. (editores). 2016. *Global Change Impacts in Sierra Nevada: Challenges for conservation*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Sanjuán, Y., Arnáez, J., Beguería, S. et al. (2018) Woody plant encroachment following grazing abandonment in the subalpine belt: a case study in northern Spain. *Regional Environmental Change*, 18: 1103-1115. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1245-y>
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K.A.G. (2019) Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232: 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sanders, N.J. (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25, 25-32. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250104.x>
- Saunders, M.E., Janes, J.K. & O'Hanlon, J.C. (2020) Moving On from the Insect Apocalypse Narrative: Engaging with Evidence-Based Insect Conservation. *BioScience*, 70(1): 80-89. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz143>
- Silvestro, D., Gorla, S., Sterner, T. et al. (2022) Improving biodiversity protection through artificial intelligence. *Nature Sustainability*, 5, 415-424. <https://doi.org/10.1038/s41893-022-00851-6>
- Schmucki, R., Harrower, C.A. & Dennis E.B. (2022) *rbms: Computing generalised abundance indices for butterfly monitoring count data*. R package version 1.1.3. <https://github.com/RetoSchmucki/rbms>
- Schmucki, R., Pe'er, G., Roy, D.B., Stefanescu, C., Van Swaay, C.A.M., Oliver, T.H., Kuussaari, M., Van Strien, A.J., Ries, L., Settele, J., Musche, M., Carnicer, J., Schweiger, O., Brereton, T.M., Harpke, A., Heliölä, J., Kühn, E. & Julliard, R. (2016) A regionally informed abundance index for supporting integrative analyses across butterfly monitoring schemes. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 501-510. doi: 10.1111/1365-2664.12561
- Schowalter, T.D. (2016) *Insect ecology: an ecosystem approach*, 4th ed.; Elsevier/Academic: San Diego, CA, USA.
- Schweiger, O., Harpke, A., Wiemers, M. & Settele, J. (2014) CLIMBER: Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe. *ZooKeys*, 367: 65-84.
- Seddon, N., Smith, A., Smith, P., Key, I., Chausson, A., Girardin, C., House, J., Srivastava, S. & Turner, B. (2021) Getting the message right on nature-based solutions to climate change. *Global Change Biology*, 27: 1518-1546. <https://doi.org/10.1111/gcb.15113>
- Sen, P.K. (1968) Estimates of the regression coefficient based on Kendall's tau. *Journal of the American Statistical Association*, 63: 1379-1389.
- Sevilleja, C.G., Arce, J.I. de, Barea-Azcón, J.M., Cancela, J.P., Fernández Zamudio, R., González, S., Gutiérrez, D., Jubete, F., Marco, A., Mora, A., Redondo, M.S., Romo, H. & Munguira, M.L. (2022) *Informe anual 2021 del Programa de Seguimiento de Mariposas BMS España*.
- Sevilleja, C.G., Collins, S., Warren, M.S., Wynhoff, I., Van Swaay, C.A.M., Dennis, E.B., Schmucki, R., Barea-Azcon, J.M., Bonelli, S., Bourn, N., Cassar, L.F., de Arce Crespo, J.I., Dziekanska, I., Faltynek Fric, Z., Kolev, Z., Krenn, H., Lehner, D., Monteiro, E., Munguira, M.L., Ozden, O., Pavlicko, A., Pendl, M., Rudisser, J., Sasic, M., Sielezniew, M., Settele, J., Szabadfalvi, A., Teixeira, S.M., Tzirkalli, E. & Roy, D.B. (2020) *European Butterfly Monitoring Scheme (eBMS): network development*. Technical report. Wageningen, The Netherlands, Butterfly Conservation Europe, 61pp. (Assessing Butterflies in Europe).

- Silva, V., Catry, F.X., Fernandes, P.M. Rego, F.C., Paes, P., Nunes, L. Caperta, A.D., Sérgio, C., & Bugalho, M.N. (2019) Effects of grazing on plant composition, conservation status and ecosystem services of Natura 2000 shrub-grassland habitat types. *Biodiversity and Conservation*, 28, 1205-1224. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01718-7>
- Singer, M.C. & Parmesan, C. (2010) Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 3161-3176. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0144>
- Singh, J. S. (2002) The biodiversity crisis: A multifaceted review. *Current Science*, 82(6): 638-647. <http://www.jstor.org/stable/24106689>
- Spehn, E. (2012) Mountain biodiversity. *Plant Ecology & Diversity*, 4: 40-43. [10.1080/17550874.2012.698660](https://doi.org/10.1080/17550874.2012.698660)
- Stefanescu, C., Penuelas, J & Filella, I. (2003) Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, 9: 1494-1506. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00682.x>
- Stefanescu, C. & Ubach, A. (2020). Estat de la xarxa del Butterfly Monitoring Scheme a Catalunya, Andorra i Balears els anys 2017 i 2018. *Cynthia, butlletí del Butterfly Monitoring Scheme a Catalunya*. 2020: 15: 3-10.
- Stefanescu, C., Carnicer, J. & Peñuelas, J. (2011) Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterflies: the negative synergistic forces of climate and habitat change. *Ecography*, 34: 353-363. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06264.x>
- Stefanescu, C., Peñuelas, J. & Filella, I. (2003) Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, 9: 1494-1506. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00682.x>
- Stefanescu, C., Peñuelas, J. & Filella, I. (2009) Rapid changes in butterfly communities following the abandonment of grasslands: a case study. *Insect Conservation and Diversity*, 2: 261-269. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2009.00063.x>
- Stefanescu, C., Torre, I., Jubany, J. & Páramo, F. (2011) Recent trends in butterfly populations from north-east Spain and Andorra in the light of habitat and climate change. *Journal of Insect Conservation*, 15. 83-93. [10.1007/s10841-010-9325-z](https://doi.org/10.1007/s10841-010-9325-z)
- Steinbauer, K., Lamprecht, A., Winkler, M., Di Cecco, V., Fasching, V., Ghosn, D., Maringer, A., Remoundou, I., Suen, M., Stanisci, A., Venn, S. & Pauli, H. (2022) Recent changes in high-mountain plant community functional composition in contrasting climate regimes. *Science of The Total Environment*, 829: 154541. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154541>
- Suggitt, A.J., Wilson, R.J., Isaac, N.J.B., Beale, C.M., Auffret, A.G., August, T. et al. (2018) Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, 8, 713-717. DOI: [10.1038/s41558-018-0231-9](https://doi.org/10.1038/s41558-018-0231-9)
- Suri, M. & Hofierka, J. (2004) A new GIS-based solar radiation model and its application to photovoltaic assessments. *Transactions in GIS*, 8: 175-190. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9671.2004.00174.x>
- Szewczyk, T. & McCain, C.M. (2016) A systematic review of global drivers of ant elevational diversity. *PLoS ONE*, 11(5), e0155404.
- Taberlet, P. & Cheddadi, R. (2002) Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science*, 297(5589). <https://doi.org/10.1126/science.297.5589.2009>
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K.E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., Curtis, R. & Goodger, B. (2001) The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*:

- Biological Sciences, 268(1478): 1791-1796. <http://doi.org/10.1098/rspb.2001.1693>
- Thornton, P.K., Ericksen, P.J., Herrero, M. & Challinor, A.J. (2014) Climate variability and vulnerability to climate change: a review. *Global Change Biology*, 20: 3313-3328. <https://doi.org/10.1111/gcb.12581>
- Tinaut, A., Sandoval Cortés, P.J., Aguayo Becerra, D., Ruano Díaz, F. & Tierno de Figueroa, J.M. (2022). Checklist of the arthropod fauna of the Sierra Nevada Mountain range (Almería and Granada, Spain). Version 2.7. Dept. of Zoology, Faculty of Science, University of Granada. Checklist dataset <https://doi.org/10.15470/nt5nsx> accessed via GBIF.org on 2023-11-03.
- Tol, R. (2018) The economic impacts of climate change. *Review of Environmental Economics and Policy*, 12(1): 4-25. <http://hdl.handle.net/10.1093/reep/rex027>
- Trivedi, M.R., Berry, P.M., Morecroft, M.D. & Dawson, T.P. (2008) Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. *Global Change Biology*, 14: 1089-1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01553.x>
- Ubach, A., Páramo, F. & Stefanescu, C. (2021) Heterogeneidad en las respuestas demográficas asociadas al gra-diente altitudinal: el caso de las mariposas en el noreste ibérico. *Ecosistemas*, 30(1), 2148. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2148>
- Ubach, A., Páramo, F., Gutiérrez, C. & Stefanescu, C. (2020) Vegetation encroachment drives changes in the composition of butterfly assemblages and species loss in Mediterranean ecosystems. *Insect Conservation and Diversity*, 13: 151-161. <https://doi.org/10.1111/icad.12397>
- Ubach, A. (2022) *Facing global change drivers: how do Mediterranean butterflies respond?*. Tesi doctoral. Museu de Ciències Naturals de Granollers (MCNG). Universitat de Barcelona.
- Ubach, A., Páramo, F., Prohom, M. & Stefanescu, C. (2022) Weather and butterfly responses: a framework for understanding population dynamics in terms of species' life-cycles and extreme climatic events. *Oecologia*, 199: 427-439. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05188-7>
- Uhl, B., Wölfling, M. & Bässler, C. (2022) Mediterranean moth diversity is sensitive to increasing temperatures and drought under climate change. *Scientific Reports*, 12: 14473. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18770-z>
- van der Sluijs, J.P. (2020) Insect decline, an emerging global environmental risk. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 46: 39-42. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2020.08.012>
- Van Nouhuys, S. & Lei, G. (2004) Parasitoid-host metapopulation dynamics: the Causes and consequences of phenological asynchrony. *Journal of Animal Ecology*, 73(3): 526-535. <http://www.jstor.org/stable/3505663>
- Van Nouhuys, S., & Hanski, I. (2005) Metacommunities of butterflies, their host plants, and their parasitoids. In: *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*, 99-121.
- Van Strien, A.J., Van Swaay, C.A.M., Van Strien-Van Liempt, W.T.F.H., Poot, M.J.M. & WallisDeVries, M.F. (2019) Over a century of data reveal more than 80% decline in butterflies in the Netherlands. *Biological Conservation*, 234: 116-122. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.023>
- Van Swaay, C.A.M et al. (2010) *European Red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Van Swaay, C.A.M., Bos-Groenendijk, G.I., Van Grunsven, R.H.A., Kok, J., Huskens, K., Van Deijk, J.R., et al. (2017) *Vlinders en libellen geteld: Jaarverslag 2017* [Internet]. De Vlinderstichting, Wageningen; 2018. Report No.: Rapport VS2018.006. <https://assets.vlinderstichting.nl/docs/6d51f174-b497-4777-b84a-362e344c3528.pdf>
- Van Swaay, C.A.M., Bos-Groenendijk, G.I., Van Grunsven, R., Van Deijk, J.R., Stip, A., De Vries, H.H., Kok, J.M., Huskens, K., Veling, K., Van't Bosch, J. & Poot, M.J.M. (2021) *Vlinders, libellen en hom-*

- mels geteld. Jaarverslag 2020. Rapport VS2021.002, De Vlinderstichting, Wageningen.*
- Van Swaay, C.A.M., Dennis, E.B., Schmucki, R., Sevilleja, C.G., Åström, S., et al. (2022) *European Grassland Butterfly Indicator 1990-2020 Technical report*. Butterfly Conservation Europe & SPRING/eBMS (www.butterfly-monitoring.net) & Vlinderstichting report VS2022.039.
- Vaughan, R. (1955) A note on the birds of the Sierra Nevada, South Spain. *Ibis*, 97: 159.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Vicente-Serrano, S.M. & Cuadrat, J.M. (2007) North Atlantic oscillation control of droughts in north-east Spain: evaluation since 1600 A.D. *Climatic Change*, 85, 357-379. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9285-9>
- Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, C.M. et al. (2022) The great acceleration of plant phenological shifts. *Nature Climate Change*, 12, 300-302. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01283-y>
- Vitasse, Y., Signarbieux, C. & Fu, Y.H. (2018) Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 115(5): 1004-1008. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717342115>
- Wagner, D.L., Grames, E.M., Forister, M.L., Berenbaum, M.R. & Stopak, D. (2021) Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, 2: e2023989118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>
- Wallis De Vries, M.F. & Van Swaay, C.A.M. (2006) Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global Change Biology*, 12: 1620-1626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01202.x>
- Warren, M.S., Maes, D., Van Swaay, C.A.M., Goffart, P., Van Dyck, H., Bourn, N.A.D., Wynhoff, I., Hoare, D. & Ellis, S. (2021) The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118 (2). <https://doi.org/10.1073/pnas.2002551117>
- Wenninger, E.J. & Inouye, R.S. (2008) Insect community response to plant diversity and productivity in a sagebrush-steppe ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 72(1), 24-33. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.04.005>
- Wepprich, T., Adrion, J.R., Ries, L., Wiedmann, J. & Haddad, N.M. (2019) Butterfly abundance declines over 20 years of systematic monitoring in Ohio, USA. *PLoS ONE*, 14(7): e0216270. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216270>
- Wickham, H. (2007) Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software*, 21(12): 1-20. <http://www.jstatsoft.org/v21/i12/>.
- Wickham, H. (2011) The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software*, 40(1): 1-29. <https://www.jstatsoft.org/v40/i01/>.
- Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wickham, H. & Bryan, J. (2022) *readxl: Read Excel Files*. <https://readxl.tidyverse.org>, <https://github.com/tidyverse/readxl>.
- Wickham, H. & Girlich, M. (2022) *tidyr: Tidy Messy Data*. <https://tidyr.tidyverse.org>, <https://github.com/tidyverse/tidyr>.
- Wickham, H. & Henry, L. (2023) *purrr: Functional Programming Tools*. <https://purrr.tidyverse.org/>, <https://github.com/tidyverse/purrr>.

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Golemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V. & Yutani, H. (2019) Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wickham, H., François, R., Henry, L. & Müller, K. (2022) *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. <https://dplyr.tidyverse.org>, <https://github.com/tidyverse/dplyr>.
- Wiemers, M., Balletto, E., Dinca, V., Fric, Z.F., Lamas, G., Lukhtanov, V., Munguira, M.L., van Swaay, C.A.M., Vila, R., Vliegthart, A., Wahlberg, N. & Verovnik, R. (2018) An updated checklist of the European Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *ZooKeys*, 811: 9-45. <https://doi.org/10.3897/zookeys.811.28712>
- Willson, R.J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., Martínez, D., Agudo, R. & Montserrat, V.J. (2005) Changes to the elevation limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology letters*, 8: 1138-1146. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00824.x. PMID: 21352437
- Wood, S.N. (2017) *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd edition). Chapman and Hall/CRC.
- Zamora, R. & Oliva, M., eds. (2022) *The Landscape of Sierra Nevada: A unique laboratory of global processes*. Springer, 421 pp.
- Zamora, R. & Barea-Azcón, J.M. (2015) Long-term changes in mountain passerine bird communities in the Sierra Nevada (southern Spain): A 30-year case study. *Ardeola*, 62(1): 3-18. Doi: 10.13157/arla.62.1.2015.3
- Zamora, R., Barea-Azcón, J.M., Pérez-Luque, A.J., García, D., Aspízu, R. & Cano-Manuel, F.J. (2022) *Los enebrales de la alta montaña de Sierra Nevada: conservación y restauración*. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible (Junta de Andalucía)-Universidad de Granada. 89 pp.
- Zamora, R., Hódar, J.A., Pérez-Luque, A.J. & Barea-Azcón, J.M. (2022) Responses of animal populations and communities to climate change and land-use shifts. Pp.: 193-212. En: Zamora R. & Oliva M., eds. *The Landscape of Sierra Nevada: A unique laboratory of global processes*. Springer, 421 pp.
- Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. & Aspízu, R. (editores). (2016) *Global Change Impacts in Sierra Nevada: challenges for conservation*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía. 208 pp.
- Zettlemoyer, M.A., Wilson, J.E. & DeMarche, M.L. (2022) Estimating phenological sensitivity in contemporary vs. historical data sets: Effects of climate resolution and spatial scale. *American Journal of Botany*, 109(12): 1981-1990. doi: 10.1002/ajb2.16087. Epub 2022 Nov 2. PMID: 36321486.
- Zografou, K., Andrea, G., Wilson, R., John, H., George, A. & Vassiliki, K. (2019) Butterfly phenology in Mediterranean mountains using space-for-time substitution. *Ecology and Evolution*, 10. 10.1002/ece3.5951
- Zografou, K., Kati, V., Grill, A., Wilson, R.J., Tzirkally, E.L., Pamperis, L.N. & Halley, J.M. (2014) Signals of climate change in butterfly communities in a Mediterranean protected area. *PLoS One*, 9, e87245. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0087245>
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M. & Leno, E.N. (2013) *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R*. Highland Statistics Ltd., Newburgh.



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis doctoral está dedicada a mis padres (José Miguel y Charo) y a los amores de mi vida: Elena y mis hijos (Elena y Marco).

No puedo sino más que comenzar este apartado de agradecimiento con una mención muy especial a dos personas que han sido absolutamente cruciales en la realización de esta tesis: Javier Olivares y Antonio Pérez. Javier es geólogo de formación, maestro de profesión y biólogo de vocación. No titubeo ni un segundo al decir que no conozco a nadie que atesore mayores conocimientos acerca de las mariposas de estas montañas. De su mano comencé esta fascinante andadura. Es un hombre pausado, de mirada sabia y atenta a los detalles que nos permite entrever la naturaleza y de pulso inquebrantable cuando manipula una mariposa (y también cuando sujeta su cámara de fotos). He de confesar que me resulta frustrante ver el resultado de sus fotos cuando ha sido el mismo ejemplar el que hemos fotografiado simultáneamente. Con el tiempo he aprendido a convivir con dicha frustración, reconociendo que hay seres superiores en diferentes facetas de la vida cuya virtuosidad es una bendición, pues no es más que un acicate en el largo y fascinante camino del aprendizaje. Conocí a Javier allá por el año 2006, aunque antes ya había leído sus seminales aportaciones sobre *Pseudochazara williamsi* (por entonces *P. hippolitte*) y sobre *Euchloe bazae*. Todos tenemos ejemplos de personas con las que rápidamente conectas de una forma especial y este sin duda es uno de los que en mi caso me vienen a la mente de forma inmediata. Esa conexión ha sido muy fructífera para los dos, aunque posiblemente más para mí, pues seguidamente comenzamos a escribir el libro de las mariposas de Sierra Nevada y con posterioridad hemos completado lo que a mi juicio son grandes aportaciones al estudio y a la gestión de este grupo de organismos. Javier, ha sido siempre conmigo increíblemente generoso en cuanto a su capacidad de compartir sus conocimientos de forma entusiasta. Antonio, por su parte, es un virtuoso del dato y un sabio de la bioinformática, además de una persona buena y generosa. Siempre he envidiado su

destreza a la hora de organizar y analizar los datos. Se pierde mucho tiempo en esto y se acumulan numerosos errores si no se siguen los procedimientos adecuados. Antonio me ha inspirado, me ha animado y me ha enseñado a seguir dichos procedimientos, guiándome en el complejo manejo del software estadístico *r* y ayudándome sin condiciones siempre que le he necesitado. Esta tesis no sería ni muchísimo menos lo que considero que es de no ser por la participación de Antonio y por ello admito como injusto el que no sea codirector de la misma. Javier y Antonio, vuestra participación en esta tesis doctoral será imposible de olvidar para mí.

Desde diciembre del año 2001 tengo el orgullo de trabajar en la Agencia de Medio Ambiente y Agua (por aquellos entonces se llamaba egmasa) para la Consejería con materia en política ambiental de la Junta de Andalucía. Esta Consejería ha cambiado en varias ocasiones de nombre y a día de hoy se denomina como Consejería de Sostenibilidad, Medio Ambiente y Economía Azul. En esta casa he trabajado codo con codo con personas increíbles. Gente extremadamente preparada y con una capacidad de trabajo asombrosa. Empecé trabajando con Manolo Chiroso y no tengo ninguna duda al considerarlo mi maestro en el ámbito de la gestión medioambiental. Una persona sosegada y con las ideas muy claras que sabía cómo impregnar de ese sosiego mi quehacer diario en unos tiempos en los que la juventud no me permitía gestionar según que asuntos con la madurez necesaria. De Manolo podría escribir muchas más líneas, pero no es el objeto de este apartado de agradecimientos. Solo mis compañeros de trabajo por aquel entonces (Elena Ballesteros y Marcos Moleón) y yo somos conscientes del nivel de agradecimiento y admiración que le proferimos. En esa Delegación Provincial de la Consejería de Medio Ambiente de aquellos entonces conocí también a José María Iruita, otra persona templada y coherente que nos ayudó más de lo que quizá él sepa. José María me abrió la puerta al mundo de la conservación de los invertebrados y juntos fuimos pioneros a la hora de poner en valor la importancia de este grupo de animales en el ámbito de las políticas conservacionistas en Andalucía. En aquella época también conocí a mi compañero de la Agencia, amigo y maestro, Diego Moreno. Si trabajas con Diego te das cuenta de la importancia con mayúsculas de ser metódico y riguroso. Procuero que esos conceptos impregnen mi día a día. De la mano de Diego tuve la oportunidad de experimentar grandes avances en lo que refiere al método y al rigor durante la coordinación del Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía. Volviendo a la Delegación Provincial de La Consejería con responsabilidad en materia gestión medioambiental, no quiero ni puedo olvidarme de otros compañeros como Milagros Menendez, Jesús del Río, Borja Nebot o Paco Aranda, entre otros de los ahora me estoy olvidando de forma involuntaria. Con Milagros y con Jesús continué trabajando a día de hoy, y muy agusto, por cierto, al igual que los hago con Almudena Cano (antigua compañera de egmasa y actual directora conservadora del Parque Natural de la Sierra de Baza).

Años más tarde, en el 2008, comencé a trabajar en Sierra Nevada, en donde me encontré con un equipo cuyas capacidades estoy lejos de ser capaz de describir. Allí estaba Javier Sánchez (director del Parque por aquellos entonces), Ignacio Henares

(conservador del Parque en aquellos años), Javier Cano, Javier Navarro, José Enrique Granados y Blanca Ramos. Hasta hace muy poco he trabajado muy estrechamente con Blanca y con Javier Cano y aún sigo trabajando de forma asidua con José Enrique. Mi más sincero agradecimiento a todos ellos. El director del Parque Nacional y Parque Natural de Sierra Nevada desde el año 2019 es Francisco de Asís Muñoz, a quien también estoy muy agradecido. Fran ha apoyado desde el día en que fue nombrado esta iniciativa de seguimiento de mariposas, entendiendo que la conservación de lo más pequeño es esencial en la gestión de un espacio como Sierra Nevada. Además, su apoyo a esta tesis se traduce en una autorización para el uso de datos por la cual le estoy enormemente agradecido. Este permiso incluye entre sus condicionantes la obligatoriedad de dar traslado al personal del Parque de todos sus resultados, lo cual estoy deseando hacer. También Lina Pérez (actual conservadora del Parque) ha continuado ofreciendo su apoyo, por lo cual le estoy igualmente agradecido. No quiero dejar de mencionar aquí a Miguel Ángel Puga, Rocío García, Amparo Puente, Sara Cordón y a Leticia Carrillo. Más allá del equipo de gestión del Parque de Sierra Nevada y de los técnicos del área de conservación, en esa casa me he topado con un equipo humano excepcional. Entre el equipo de uso público quiero mencionar a José Manuel Castilla, Antonio Ramos, María Villa, Carmen Cabrera, Javier Planas, Raquel Monterubio, Ángel Romero y a Miguel Fernández (gerente del parque). Entre los Agentes de Medio Ambiente no puedo dejar de acordarme de Fanny Archila, Pablo Galdo, Andrés López, Carlos Gómez, Carmen Pulido, Cristina Deben, Isacio Hernández, Verónica Bueno, Pedro Sánchez, Fran C. Parody y a su coordinador, Juan Reyes. Todos ellos son excelentes profesionales y personas de una calidad extraordinaria. Quiero concluir mi agradecimiento a los compañeros del parque con una mención muy especial a Nati Jiménez, siempre dispuesta a ayudar, siempre resolutiva y siempre con una sonrisa capaz de alegrarte la mañana.

Mis compañeros y amigos de la Agencia de Medio Ambiente y Agua, a los que admiro, siempre han sido un gran apoyo. Me gustaría empezar por el coordinador del equipo de biodiversidad de la provincia de Granada, Ignacio Maldonado. Ignacio ha sido desde su inicio una pieza esencial en el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada y, por ende, en la compilación de datos sobre las comunidades de mariposas diurnas. Entre estos compañeros y amigos no puedo ni quiero dejar de mencionar a Mariano Guerrero (Nano), Emilio González, José Miguel Muñoz, Monica Martínez, Cristina Sánchez, Cristina Bollullos, Teresa Carreto, Antonio Veredas, Juande Rodríguez, Miguel Galiana, M^a. del Carmen Fajardo (Mariky), Ernesto Sofos, Rogelio López (Roger), Jesús Bautista, Joaquín Pérez (Juaco), Francis Donaire, Miguel Arrufat, Irene Ballesta, y Javi Martín (Jaramer). Con Jaramer, Nano y con Roger tengo una gran deuda y es que con ellos he tenido la impagable experiencia de trabajar mano a mano en un marco de honestidad, motivación, compañerismo y amistad. No es fácil encontrar compañeros así. Miguel, Emilio y Mariky han recogido muchos de los datos aquí mostrados. También quiero expresar mi agradecimiento a Alex Megias, Nuria Viqueira, Fran Lucena y José Manuel Ortega, mis compañeros del CREA (Centro de Recuperación de Especies Amenazadas). Finalmente, guardo una mención especial para mi compañera y amiga

Rut Aspizua, quien ha conseguido convertir muchos momentos de trabajo codo con codo un compendio de experiencias sumamente agradables.

En general, en la Agencia de Medio Ambiente hay personas con una cualificación extraordinaria y con muchas de ellas he tenido la suerte de trabajar de forma muy estrecha. Vaya mi agradecimiento a Jorge Alcaina, Inma Tenorio, Magdalena Vara, JR Garrido, Matias de las Heras, Chemi Ramirez, Mariano Corzo, Quique Ávila, Elias Dana, Juan García, Antonio Ruíz, Joaquín Vela y a mi queridísimo Antonio de la Linde.

En los seguimientos de campo que forman la base de esta tesis han participado numerosos alumnos en prácticas, la mayor parte de ellos procedentes de la Universidad de Granada. Muchas gracias a Alejandro López, Nauzet Acosta, Gonzalo Díez, Mariola Silvestre, Vanessa Joglar, Adrià Miralles, Sofía Capellán, Rubén Viera, Endika Blanco, Manuel Castel, Pedro Solera, Cristina Pérez, Adaia Cid, Ainhoa Muñoz, Beatriz Moya, Helena Ruiz, Antonio Luis García, Elsa Sendra y María Luisa Campón.

Como aparece explicado en alguna parte de esta tesis doctoral. El Observatorio de Cambio Global en el marco del cual se ha desarrollado buena parte de esta tesis doctoral es una iniciativa conjunta de la Junta de Andalucía y de la Universidad de Granada. La coordinación científica de este Observatorio recae en un equipo científico y técnico con sede en el Instituto Interuniversitario de Investigación del Sistema Tierra (IIsta). Este equipo está liderado por el Profesor Regino Zamora a quien reservo un lugar especial en este apartado de agradecimientos por su confianza en mi y el apoyo que siempre me ha ofrecido. Además, también quiero expresar mi agradecimiento a Ricardo Moreno, a Andrea Ros y a Manolo Merino. Ramón Pérez, Antonio Pérez y Curro Bonet hace tiempo que no trabajan allí, pero estuvieron en los inicios del Observatorio y son parte importante de lo que ahora mismo es.

Esta tesis doctoral jamás hubiera sido posible sin la participación desinteresada de muchos voluntarios que han dedicado parte de su tiempo libre a salir al campo a contar mariposas y con los que he compartido motivación y fantásticas ilusiones. Me gustaría hacer una mención especial a Lola Chaves, Miguel Olvera, Beatriz Quijada, Vicente Agustín, Enriqueta Martos, Anita Beijer, Javier Olivares, José Manuel Casares y Juanma Escribano.

A mis queridos amigos de la red catalana de seguimiento de mariposas (Catalan BMS), Constantí Stefanescu y Andreu Ubach, que me han ayudado sobremedida y de los que he tenido la oportunidad de aprender sobre el análisis de las tendencias poblacionales de las mariposas diurnas y sobre un buen volumen de cosas más. He tenido a los mejores maestros. A Pau Colom por asesorar sobre cuestiones estadísticas relativas al análisis de la sensibilidad fenológica de las mariposas de Sierra Nevada.

Gracias a Mike Pentice, Nigel Bourn, Sam Ellis, Simon Spencer y Neil Thomson, miembros de *Butterfly Conservation UK* y de su *European Interest Group* por su amabilidad y su generosidad. Sin su ayuda económica no podría haber asistido a algunas de las últimas ediciones de los simposios internacionales para la conservación de las mariposas que organizan. Allí he tenido la oportunidad de conocer gente extraordinaria y

muy interesante y también de dar a conocer lo que sabemos sobre las mariposas de Sierra Nevada. Gracias por vuestra admiración hacia Sierra Nevada y sus mariposas y por hacerme partícipes de tan interesantes conversaciones mientras disfrutábamos de una pinta (o a menudo varias) al concluir las sesiones. Igualmente estoy en deuda con los amigos de *Butterfly Conservation Europe*, Chris Van Swaay, Irma Wynhoff, Martin Warren y Cristina Sevilleja, entre otros, también me han facilitado la asistencia a eventos de enorme interés para mí y me han hecho partícipe de actividades clave en formación profesional y en lo que respecta al desarrollo de mi tesis doctoral.

Tampoco puedo dejar de mencionar a mis amigos de SOCEME (Sociedad para la Conservación y el Estudio de las Mariposas en España): Saba González, Cristina Sevilleja, Amparo Mora, Juan Pablo Cancela, M. Sol Redondo, David Gutiérrez, Rocío Fernández, Juan Gallego, Nacho de Arce y Miguel Munguira. Cuando la capacidad de trabajo y la alta cualificación se juntan, nada puede salir mal y por ello le auguro un gran futuro a esta Sociedad tan necesaria para la conservación de los lepidópteros en nuestro país. Los compañeros y amigos de la Junta Directiva de SOCEME han sido de gran ayuda y fuente de inspiración para no pocos puntos de esta tesis. Concretamente, la ayuda de Amparo ha sido esencial para analizar los datos en clave de indicadores a nivel de comunidad. Vaya hacia ellos mi más sincero y cariñoso agradecimiento.

Quiero expresar también mi agradecimiento a dos grandes amigos: Francisco Bruno Navarro (Pipo) y José María Gil (el Indio). Pipo es un sabio para prácticamente todo lo relacionado con la historia natural. Auna el conocimiento profundo y reposado de la gente del campo (con quienes se mimetiza a las mil maravillas) con la sabiduría del científico. Charlar con él es inspirador y una ventana con vistas inigualables a la compleja y poliédrica historia de las sierras del sudeste ibérico. Algo parecido le pasa al Indio. Otro sabio y gran maestro. Es una persona más amable de lo que aparenta, que en materia de gestión medioambiental acostumbra a '*poner los puntos sobre las íes*', acertando en una proporción considerable de las ocasiones. También quiero aprovechar para mencionar a M. Carmen García y a José Ramón Guzman, ya que son personas de cuyas inspiradoras trayectorias y enseñanzas procuro empaparme en mi quehacer cotidiano.

Otra persona a quien quiero expresar mi agradecimiento es Alberto Tinaut, un gran referente en el estudio de la entomología de Sierra Nevada de quien he tenido y continúo teniendo la suerte de aprender. Si me gustan tanto los insectos en buena parte es culpa suya.

Paco Chiclana ha sido mi tutor por parte de la Universidad de Granada durante la realización de esta tesis doctoral y en estos años ha atendido a numerosas peticiones y consultas con rapidez y con toda la amabilidad que le caracteriza. Muchas gracias Paco.

A mi amigo Manolín Jaime, que ha ayudado a siluetear la mariposa apolo que aparece en la portada y que me ha enseñado lo poco que sé del programa Adobe InDesign, con el que he maquetado esta tesis.

Miguel Munguira accedió a dirigir esta tesis a sabiendas de que podía ser un proceso largo. Miguel me ha dirigido con rigor pero con cariño y tengo la satisfactoria sensación de que hemos hecho esto entre amigos. Tengo que decir que jamás me ha presionado, aunque en algún momento seguro que ganas no le han faltado.

A todas las personas a las que he citado previamente (y a algunas otras que seguramente he olvidado), os llevo en un lugar especial de mi corazón, sin embargo, quiero concluir este apartado con una mención muy especial a las personas más importantes de mi vida: mi familia. Tengo una familia grande y maravillosa con la que me siento en deuda por todo lo que me han aportado. Me encantaría mencionar a mis abuelos, a todos mis tíos, a mis hermanos y a mis sobrinos, pero sois muchos y ya sabéis que os agradezco vuestro apoyo constante aunque no os cite implícitamente aquí. Permittedme, sin embargo, que me detenga para referirme a mis padres. Mis padres han sido unos científicos brillantes y con reconocimiento internacional a los que profeso una profundísima admiración. Me enorgullezco también de haberme embebido de ese ambiente en el que me han educado en donde ha imperado el culto al conocimiento y el amor a la ciencia. Yo no me dedico a la ciencia, sino a la gestión medioambiental, pero soy un acérrimo convencido de que no es posible conservar la biodiversidad, los recursos naturales y las áreas protegidas sin el rigor del científico. Los perfiles profesionales híbridos, que consiguen establecer vasos comunicantes entre los complejos mundos de la gestión y la investigación son complemente esenciales en el escenario de cambio global en el que nos hayamos inmersos. Esto también lo he aprendido de mi padre, que fue un gestor formidable, como demostró durante años al frente de la Estación Experimental del Zaidín (CSIC), y que durante su prolífica carrera también estuvo implicado en numerosos proyectos de investigación en colaboración con la administración medioambiental y los equipos de gestión de algunos parques naturales, contribuyendo a conectar la ciencia con la conservación de los recursos naturales. Si mi admiración hacia la trayectoria profesional mis padres es grande, tal y como queda patente a través de los renglones precedentes, nada tiene que ver con mi fascinación por ellos a nivel personal. Como padres y como personas.

No puedo acabar sin escribir unas líneas para mi pequeña familia: Elena y mis hijos (Elena y Marco) son parte importante, por no decir imprescindible, de esta tesis doctoral. Les he robado demasiado tiempo y soy consciente de que no va a ser posible recuperar esos momentos perdidos. Gracias por entenderme y por apoyarme sin límites y sin condiciones. No es fácil de explicar, pero casi todo lo que hago, lo hago por vosotros.



Granada a 19 de diciembre de 2023

ANEXOS



- Anexo 1. Listado de todas las especies citadas en Sierra Nevada. Para las especies que han sido contactadas en el transcurso de la realización de los transectos se incluye el número de individuos para cada sitio, el número de transectos con observaciones y el rango altitudinal en el que se sitúan los transectos con observaciones. Todos los contactos de *Polyommatus icarus* o de *Polyommatus celina* han sido incluidos como *Polyommatus icarus/celina*. La correspondencia entre los códigos y los nombres de los transectos se puede comprobar en la tabla 4.1 del capítulo 4.

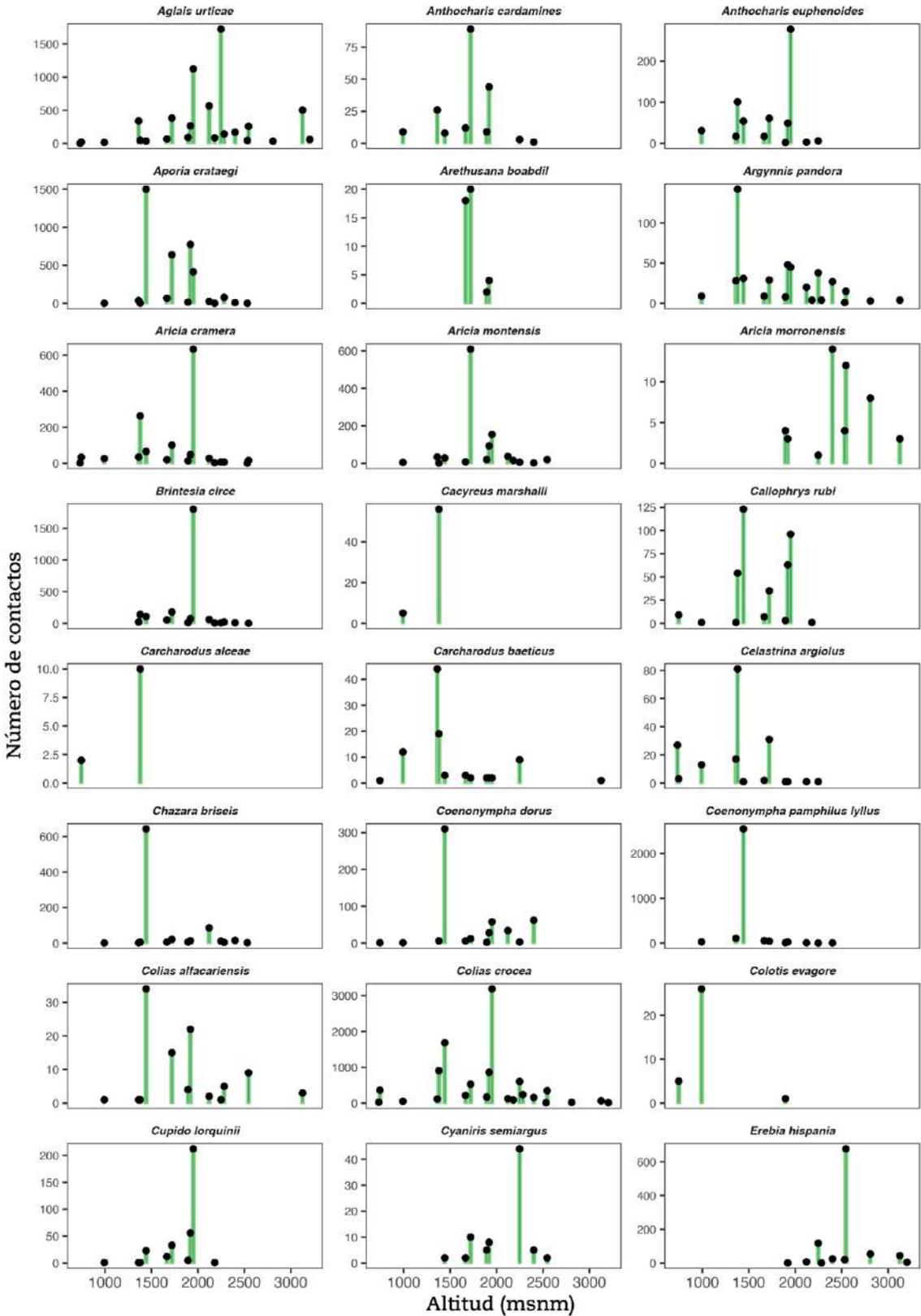
Especie	AC	BSJ	BSJ	CO	CAR	CAT	CAU	DU	FA	LP	LS	PA	PB	MV	PI	PRA	PU	DI	SA	TU	N transectos	elev_min	elev_max
<i>Aglais urticae</i>	501	337	256	1.723	59	67	33	1.124	14	1	141	168	566	264	45	90	35	381	85	20	21	732	3.203
<i>Agrades zullichii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Anthocharis cardamines</i>	0	26	0	3	0	17	0	278	31	0	0	1	0	44	0	9	8	89	0	0	9	992	2.400
<i>Anthocharis euphenoides</i>	0	17	0	6	0	17	0	278	31	0	0	0	3	49	101	2	54	61	0	0	11	992	2.248
<i>Aporia crataegi</i>	0	36	0	0	0	68	0	413	1	0	78	10	26	774	3	16	1.500	639	1	0	14	992	2.532
<i>Arethusa boabdil</i>	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2	0	20	0	0	4	1.666	1.919
<i>Argynnis pandora</i>	4	28	15	38	0	9	3	45	9	0	4	27	20	48	142	8	31	29	4	0	18	992	3.126
<i>Aricia cramera</i>	0	35	16	7	0	20	0	633	27	2	7	0	28	48	263	14	66	101	3	34	17	732	2.545
<i>Aricia montensis</i>	0	34	20	6	0	8	0	154	5	0	0	2	37	93	1	20	29	609	15	0	14	992	2.545
<i>Aricia morronensis</i>	3	0	12	1	0	0	0	8	0	0	0	14	0	3	0	4	0	0	0	0	8	1.894	3.126
<i>Azanus ubaldus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Brintesia circe</i>	0	21	1	7	0	53	0	1.802	0	0	20	9	61	73	138	11	108	178	5	0	14	1.362	2.545
<i>Cacyreus marshalli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	56	0	0	0	0	0	2	992	1.379
<i>Calophrys avis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Callophrys rubi</i>	0	1	0	0	0	7	0	96	1	0	0	0	0	63	54	3	123	35	1	9	11	745	2.180
<i>Carcharodus alceae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	2	2	745	1.379
<i>Carcharodus baeticus</i>	1	44	0	9	0	3	0	2	12	0	0	0	0	2	19	2	3	2	0	1	12	745	3.126
<i>Carcharodus lavatherae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Carcharodus tripolinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Celastrina argiolus</i>	0	17	0	1	0	2	0	0	13	27	0	0	1	1	81	1	1	31	0	3	12	732	2.248
<i>Chazara briseis</i>	0	2	0	11	0	6	0	0	1	0	4	15	86	13	5	6	643	21	0	0	13	992	2.532
<i>Coenonympha dorus</i>	0	0	0	3	0	6	0	58	1	0	0	62	34	28	6	2	310	12	0	1	12	745	2.400
<i>Coenonympha pamphilus</i>	0	106	0	2	0	54	0	0	28	0	0	5	8	26	0	9	2547	42	0	0	10	992	2.400
<i>Colias alfacariensis</i>	3	1	9	1	0	0	0	0	1	0	5	0	2	22	1	4	34	15	0	0	12	992	3.126
<i>Colias crocea</i>	65	114	345	602	11	215	20	3.190	51	25	238	157	123	860	905	168	1.685	528	87	361	21	732	3.203
<i>Colotis evagore</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	3	745	1.894
<i>Cupido lorquini</i>	0	1	0	0	0	12	0	212	1	0	0	0	0	56	1	5	23	33	1	0	10	992	2.180
<i>Gyaniris semiargus</i>	0	0	2	44	0	2	0	0	0	0	0	5	0	8	0	5	2	10	0	0	8	1.442	2.545
<i>Erebia hispania</i>	44	0	676	118	5	0	54	0	0	0	1	25	7	1	0	0	0	0	0	0	10	1.919	3.203
<i>Erynnis tages</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	3	1.442	1.919
<i>Euchloe belemia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Euchloe belemia</i>	0	2	0	1	0	0	0	98	2	1	4	9	4	10	14	7	7	2	0	7	14	732	2.400
<i>Euchloe tagis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Euchloe tagis</i>	0	44	0	0	0	97	0	191	26	0	0	0	0	2.011	6	15	97	2.407	0	0	9	992	1.950
<i>Euphydryas aurinia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Euphydryas desfontainii</i>	0	1	0	5	0	2	0	1	0	0	0	0	0	107	0	6	2	18	2	0	9	1.362	2.248
<i>Fabriciana adippe</i>	0	9	47	163	0	1	1	71	1	0	223	93	46	113	0	3	0	112	3	0	14	992	2.808
<i>Fabriciana niobe</i>	0	34	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	2	90	5	4	545	0	0	7	1.362	1.919
<i>Favonius quercus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	9	3	732	1.442
<i>Gegenes nostradamus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	745	992
<i>Glaucopsyche alexis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	745	2.400
<i>Glaucopsyche melanops</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	17	0	0	1	7	3	4	1	5	4	0	3	11	745	2.400
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	1	18	1	12	0	7	0	65	18	0	1	5	15	18	99	2	63	35	2	0	16	992	3.126

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

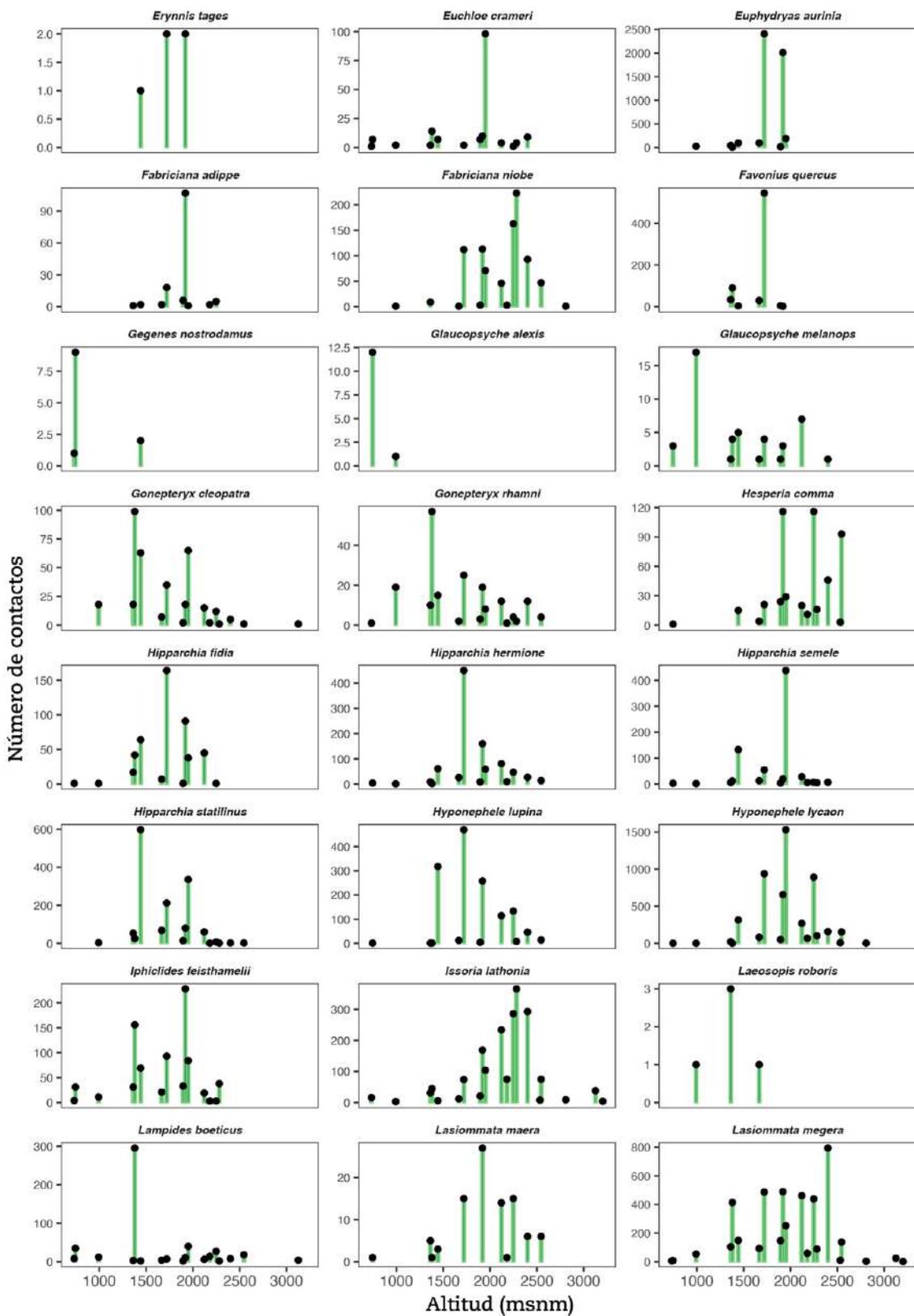
Especie	AC	BSJ	BOSJ	CO	CAR	CAT	CAU	DU	FA	LP	LS	PA	PB	MV	PI	PRA	PU	DI	SA	TU	N	transectos	elev_min	elev_max
<i>Gonepteryx rhamni</i>	0	10	4	4	0	2	0	8	19	1	2	12	12	19	57	3	15	25	1	0	16	732	2.545	
<i>Hesperia comma</i>	0	0	93	116	0	4	0	29	0	0	16	46	20	116	0	24	15	21	11	1	14	745	2.545	
<i>Hipparchia fidia</i>	0	17	0	1	0	7	0	38	1	1	0	45	91	42	1	64	164	0	0	12	12	732	2.248	
<i>Hipparchia hermione</i>	0	9	14	47	0	26	0	59	1	0	0	27	81	160	2	9	61	450	10	4	15	745	2.545	
<i>Hipparchia semele</i>	0	6	0	7	0	13	0	438	2	0	5	7	28	20	12	4	133	55	6	3	15	745	2.400	
<i>Hipparchia statilinus</i>	0	53	2	7	0	68	0	336	3	0	1	2	60	80	25	14	598	212	1	0	15	992	2.545	
<i>Hyponephele lupina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Hyponephele lycaon</i>	0	22	167	1.025	0	94	3	1.532	1	0	110	204	383	914	2	54	633	1408	68	2	18	745	2.545	
<i>Iolana debilitata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Iphiclidides feisthamelii</i>	0	31	0	3	0	21	0	84	11	4	38	0	19	228	156	33	69	93	3	31	15	732	2.282	
<i>Issoria lathonia</i>	38	31	75	286	4	12	9	104	3	16	366	293	234	169	45	21	6	74	75	0	20	732	3.203	
<i>Kretania hesperica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Laeosopis roboris</i>	0	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	992	1.666	
<i>Lampides boeticus</i>	4	3	18	27	0	4	0	40	12	8	2	8	6	11	295	2	2	7	14	35	18	732	3.126	
<i>Lasionmata maera</i>	0	5	6	15	0	0	0	0	0	0	0	6	14	27	1	0	3	15	1	1	11	745	2.545	
<i>Lastommata megera</i>	25	104	137	439	1	93	3	252	54	6	89	794	461	490	414	147	149	487	59	8	21	732	3.203	
<i>Leptodes sinapis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	2	1.379	2.248	
<i>Leptotes pirithous</i>	0	4	0	1	0	1	0	432	4	29	0	0	1	2	1241	0	5	8	1	41	13	732	2.248	
<i>Libythea celtis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	5	992	1.894	
<i>Lycaena alciphron</i>	0	8	69	205	0	9	3	265	0	0	12	487	224	88	0	95	0	158	4	0	14	1.362	2.808	
<i>Lycaena phlaeas</i>	1	228	45	168	1	36	0	347	21	0	8	86	221	238	319	9	58	314	10	18	19	745	3.203	
<i>Lysandra albicans</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	11	0	9	1	1	20	0	8	1.442	2.400	
<i>Lysandra bellargus</i>	0	1	0	1	0	0	0	105	0	0	0	0	4	4	0	1	3	3	1	4	9	745	2.248	
<i>Maniola jurtina</i>	0	19	2	8	0	26	0	7	4	0	0	9	20	21	529	7	909	19	6	28	15	745	2.545	
<i>Melanargia ines</i>	0	19	0	0	0	0	0	0	8	0	0	109	26	0	12	1	7	9	0	0	8	992	2.400	
<i>Melanargia lachesis</i>	1	289	4	108	0	462	0	3.059	4	0	8	112	7	2.413	155	209	1.063	3.100	33	1	17	745	3.126	
<i>Melanargia occitanica</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	418	82	0	2	2	2	0	3	0	8	1.362	2.400	
<i>Melitaea athalia</i>	0	4	6	74	0	15	0	32	0	0	0	0	0	5	2	4	17	55	0	0	10	1.362	2.545	
<i>Melitaea detone</i>	0	51	2	5	0	12	0	17	14	0	0	7	1	12	1.385	4	32	47	1	0	14	992	2.545	
<i>Melitaea didyma</i>	0	6	0	2	0	5	0	20	11	0	0	27	0	45	0	24	1	137	11	0	11	992	2.400	
<i>Melitaea parthenoides</i>	0	0	49	72	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	4	1.666	2.545	
<i>Melitaea phoebe</i>	0	60	3	63	0	8	0	10	38	0	0	1	5	30	9	22	148	114	1	1	15	745	2.545	
<i>Melitaea pseudomata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Melitaea trivia</i>	0	15	2	15	0	6	0	0	0	0	0	206	10	0	56	2	23	10	0	10	10	1.362	2.545	
<i>Muschampia proto</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	5	3	1	15	3	1	0	8	8	1.379	2.180	
<i>Nymphalis polychloros</i>	0	15	1	2	0	12	0	1	2	0	0	1	0	8	27	0	15	90	2	2	13	745	2.545	
<i>Ochlodes sylvanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	3	745	1.950	
<i>Papilio machaon</i>	0	3	0	1	0	1	0	0	3	1	0	100	20	7	79	29	3	8	3	18	14	732	2.400	
<i>Pararge aegeria</i>	0	19	1	0	0	2	0	891	174	1.426	0	3	0	20	631	3	44	129	1	144	14	732	2.545	
<i>Parnassius apollo</i>	1	0	32	919	0	1	86	1	0	0	1.288	468	789	19	0	1	0	5	2	0	14	1666	3.126	
<i>Pieris brassicae</i>	3	3	1	2	1	3	0	302	24	18	0	0	1	16	360	2	2	32	2	52	18	732	3.203	
<i>Pieris manii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	

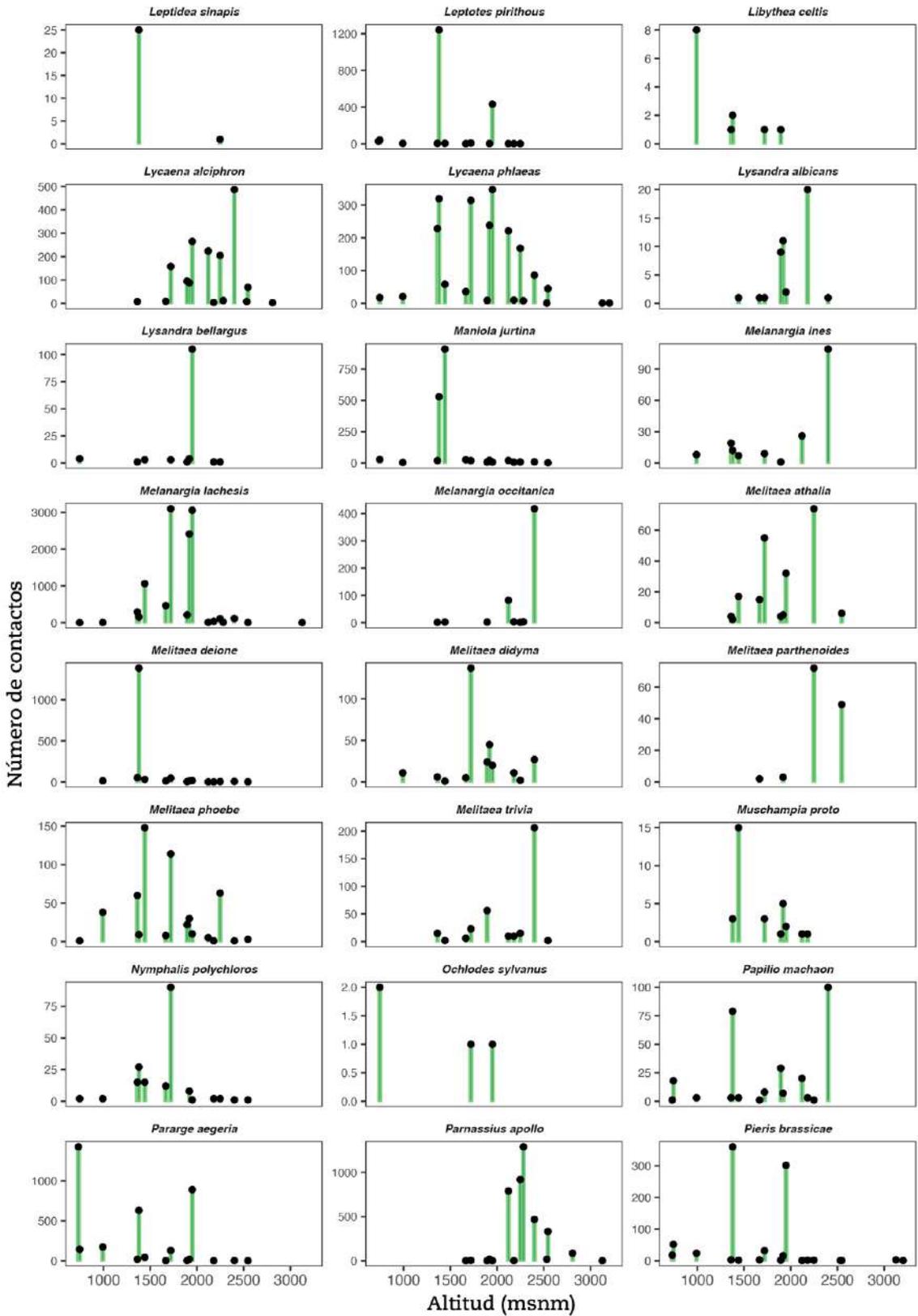
Especie	AC	BSJ	BOSJ	CO	CAR	CAT	CAU	DU	FA	LP	LS	PA	PB	MV	PI	PRA	PU	DI	SA	TU	N transectos	elev min	elev max
<i>Pteris napi</i>	0	11	0	19	0	0	0	455	21	4	0	0	0	241	24	9	0	99	3	26	11	732	2.248
<i>Pteris rapae</i>	5	232	49	598	0	77	1	3.264	281	346	75	116	117	1.210	14.62	90	131	1.054	62	1709	20	732	3.126
<i>Plebejus argus</i>	0	161	12	122	0	257	0	526	0	0	137	1	20	805	1	170	34	428	0	0	13	1.362	2.545
<i>Plebejus tidus</i>	2	1	45	816	1	2	3	680	0	0	3.083	44	110	353	0	8	3	165	7	0	16	1.362	3.203
<i>Polygona c-album</i>	0	5	1	2	0	1	0	19	2	0	0	0	0	3	16	0	1	2	3	0	11	992	2.545
<i>Polyommatus amandus</i>	0	19	0	1	0	0	0	200	0	0	2	0	0	8	0	0	0	88	0	0	6	1.362	2.282
<i>Polyommatus cellia</i>	0	71	118	108	0	59	0	665	85	7	37	5	37	185	233	69	774	200	4	82	18	732	2.545
<i>Polyommatus escheri</i>	0	0	337	26	0	0	2	107	0	0	5	0	0	108	2	3	1	21	1	0	12	1.379	2.808
<i>Polyommatus golgus</i>	3	0	345	35	0	0	15	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	8	1.919	3.126
<i>Polyommatus icarus/celina</i>	0	91	356	303	0	66	0	1.166	125	17	87	13	64	434	1.057	110	1.299	275	9	226	18	732	2.545
<i>Polyommatus nivescens</i>	0	1	0	4	1	15	0	244	3	0	0	1	0	81	0	18	32	26	10	0	12	992	3.203
<i>Polyommatus thersites</i>	0	0	19	1	0	0	0	6	4	1	2	0	2	10	0	3	15	48	1	2	13	732	2.545
<i>Polyommatus violetae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pontia daplidice</i>	26	42	94	286	1	26	10	589	41	2	211	124	117	107	369	32	115	119	21	119	21	732	3.203
<i>Pseudochazara mercurius</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	6	7	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2.282	2.545
<i>Pseudophilotes abencerragus</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	6	0	0	5	5	745	2.121
<i>Pseudophilotes panoptes</i>	0	2	0	6	0	1	0	23	0	0	1	0	1	0	2	0	69	3	0	9	10	745	2.282
<i>Pyrgus alveus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pyrgus carthami</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pyrgus cirsii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pyrgus malvoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pyrgus onopordi</i>	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	13	5	0	6	3	0	0	7	992	2.248
<i>Pyrgus serratulae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pyronia bathseba</i>	0	182	0	2	0	31	0	0	37	1	0	0	25	27	17	11	170	27	0	19	12	732	2.248
<i>Pyronia cecilia</i>	0	3	0	0	0	0	0	96	0	20	0	7	4	0	0	3	23	7	0	92	9	732	2.400
<i>Pyronia tithonus</i>	0	4	0	0	0	3	0	1160	0	20	0	0	0	63	45	205	18	1	27	10	732	2.180	
<i>Satyrium esculi</i>	0	1	0	1	0	2	0	36	0	0	0	0	4	11	218	0	6	7	0	0	9	1.362	2.248
<i>Satyrium spini</i>	0	0	1	8	0	1	0	5	0	0	1	1	1	13	9	4	177	27	0	0	11	1.379	2.545
<i>Satyrus actaea</i>	73	8	815	1.278	16	13	16	2.833	1	1	2.788	2.630	464	175	1	56	61	192	155	0	20	732	3.203
<i>Speyeria aglaja</i>	0	0	17	62	0	0	0	9	0	0	3	0	0	64	0	1	0	9	1	0	8	1.720	2.545
<i>Spialia rosae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Spialia sertorius</i>	0	2	0	4	0	0	0	17	5	0	2	0	2	3	9	8	27	5	0	1	12	745	2.282
<i>Thymelicus acteon</i>	0	27	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	1	6	745	2.248
<i>Thymelicus lineola</i>	0	15	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	3	0	21	21	1	2	9	745	2.180
<i>Thymelicus sylvestris</i>	0	172	0	12	0	27	0	536	3	0	0	0	1	20	56	23	826	203	0	2	12	745	2.248
<i>Tomates ballus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	0	0	0	1	1.442	1.442
<i>Vanessa atalanta</i>	0	6	3	17	0	0	0	18	8	11	6	4	5	25	22	0	8	31	2	11	16	732	2.545
<i>Vanessa cardui</i>	76	19	271	183	8	21	16	175	5	5	115	423	149	241	152	33	118	136	152	141	21	732	3.203
<i>Zegris eupheme</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Zerynthia rumina</i>	0	10	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	2	212	0	26	5	0	1	7	745	1.919
<i>Zizeeria knysna</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	3	745	2.248

- Anexo 2. Distribución de los contactos registrados entre 2008 y 2023 en el gradiente altitudinal. Todos los contactos de *Polyommatus icarus* o de *Polyommatus celina* han sido incluidos como *Polyommatus icarus*.

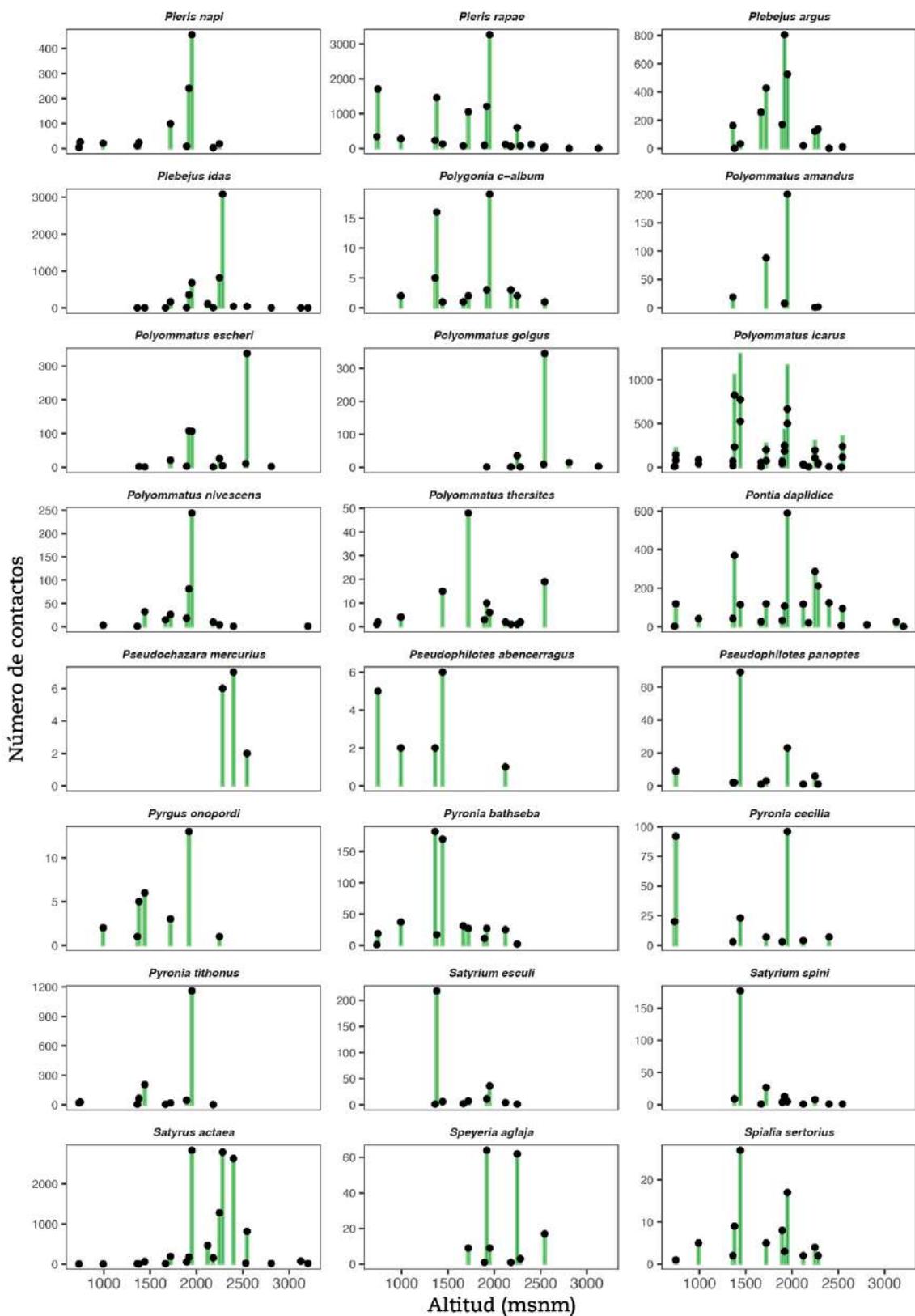


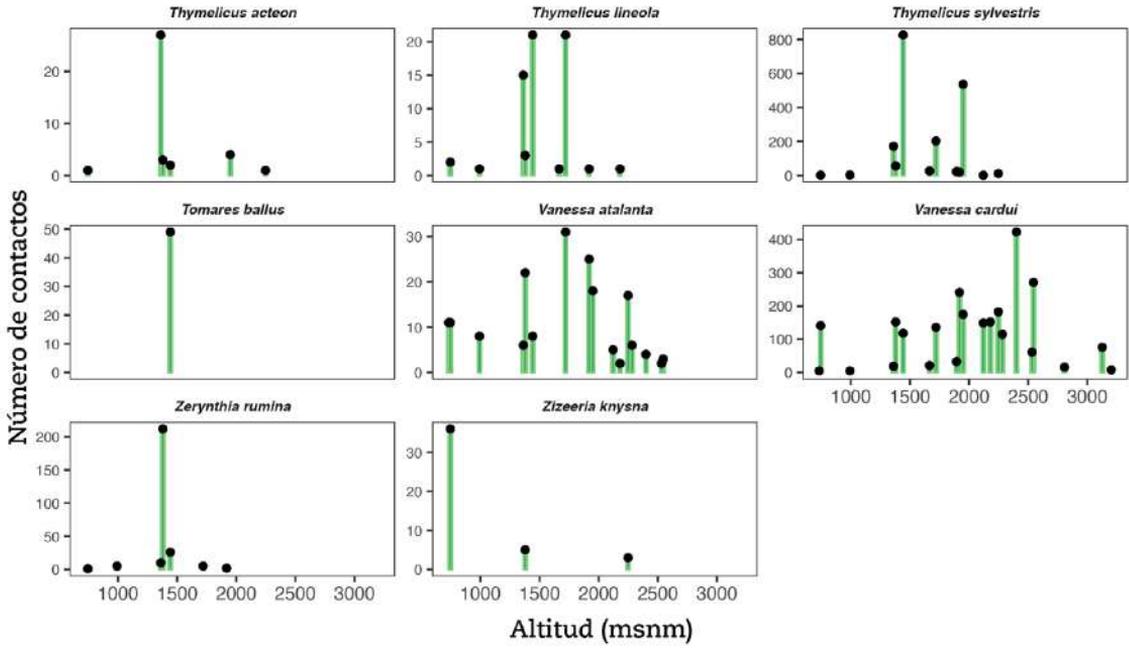
Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada





Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada





- Anexo 3. Valores de STI, SPI, SSI y TAO para cada especie. Más detalles en el capítulo 8.

Especie	STI	SPI	SSI	TAO	Especie	STI	SPI	SSI	TAO	Especie	STI	SPI	SSI	TAO
<i>Aglais urticae</i>	10,61	908	0,88	0,45	<i>Hesperia comma</i>	9,94	881	1,13	0,48	<i>Pieris brassicae</i>	13,5	806	1,02	0,34
<i>Anthocharis cardamines</i>	11,58	879	1,79	-0,03	<i>Hipparchia fidia</i>	13	695	1,24	0,2	<i>Pieris napi</i>	11,72	862	1,02	0,05
<i>Anthocharis euphenoides</i>	12,12	695	1,25	0,12	<i>Hipparchia hermione</i>	10,94	862	1,27	0,11	<i>Pieris rapae</i>	13,33	773	0,84	0,28
<i>Aporia crataegi</i>	11,1	804	1,39	0,45	<i>Hipparchia semele</i>	11,59	770	1,19	0,2	<i>Plebejus argus</i>	10,64	876	1,25	0,64
<i>Arethusana boabdil</i>	10,65	872	2,61	0,51	<i>Hipparchia statilinus</i>	12,45	743	1,31	0,31	<i>Plebejus idas</i>	8,73	953	2,05	0,83
<i>Argynnis pandora</i>	12,67	725	1,04	0,61	<i>Hyponephele lycaon</i>	10,39	813	1,13	0,87	<i>Polygona c-album</i>	11,54	857	1,27	-0,05
<i>Aricia cramera</i>	13,53	705	0,86	0,5	<i>Iphiclides feisthamelii</i>	12,79	777	0,88	0,44	<i>Polyommatus amandus</i>	9,35	892	2,05	0,56
<i>Aricia montensis</i>	10,01	904	1,34	0,86	<i>Issoria lathonia</i>	11,89	793	1,05	0,48	<i>Polyommatus celina</i>	15,66	617		0,66
<i>Aricia morronensis</i>	8,94	841	2,45		<i>Laeosopis roboris</i>	11,66	847	2,48	0,31	<i>Polyommatus escheri</i>	10,66	784	1,23	0,46
<i>Brintesia circe</i>	11,52	757	1,35	0,44	<i>Lampides boeticus</i>	12,85	770	0,81	0,5	<i>Polyommatus golgus</i>	8,35	579	2,07	0,76
<i>Cacyreus marshalli</i>	14,65	753		0,5	<i>Lasiommata maera</i>	10,91	917	1,66	0,23	<i>Polyommatus icarus</i>	12,86	756	0,85	0,6
<i>Callophrys rubi</i>	12,82	760	1,45	0,37	<i>Lasiommata megera</i>	13,11	739	0,75	0,12	<i>Polyommatus nivescens</i>	11,76	567	1,42	
<i>Carcharodus alceae</i>	13,17	750		0,63	<i>Leptidea sinapis</i>	11,98	882		-0,1	<i>Polyommatus thersites</i>	11,14	751	1,38	0,65
<i>Carcharodus baeticus</i>	13,67	629	2	0,75	<i>Leptotes pirithous</i>	13,71	818	1,58	0,5	<i>Pontia daplidice</i>	13,49	690	0,65	0,61
<i>Celastrina argiolus</i>	12,78	837	1,68	0,06	<i>Libythea celtis</i>	12,71	765	2,85	0,17	<i>Pseudochazara mercurius</i>	9,84	488	2,44	
<i>Chazara briseis</i>	11,48	676	1,36	0,64	<i>Lycena alciphron</i>	10,21	886	1,22	0,66	<i>Pseudophilotes abencerragus</i>	14,81	551	3,06	
<i>Coenonympha dorus</i>	12,2	733	1,3	0,35	<i>Lycena phlaeas</i>	13,39	730	1,01	0,52	<i>Pseudophilotes panoptes</i>	12,42	669	1,61	0,48
<i>Coenonympha pamphilus</i>	12,85	788	1,89	0,65	<i>Lysandra albicans</i>	11,71	671	2,1	0,61	<i>Pyrgus onopordi</i>	11,81	722	2,61	
<i>Colias alfarcariensis</i>	11,22	743	1,66	0,55	<i>Lysandra bellargus</i>	12,26	736	1,88	0,26	<i>Pyronia bathseba</i>	12,7	673	1,32	-0,01
<i>Colias crocea</i>	13,15	772	0,96	0,6	<i>Maniola jurtina</i>	13,05	757	1,88	0,42	<i>Pyronia cecilia</i>	14,23	650	1,50	0,49
<i>Colotis evagore</i>	16,41	441			<i>Melanargia ines</i>	14,85	602	1,46		<i>Pyronia tithonus</i>	11,68	824	1,20	0,21
<i>Cupido lorquini</i>	14,56	644	1,35		<i>Melanargia lachesis</i>	11,68	740	1,3	0,45	<i>Satyrus esculii</i>	13,19	741	1,56	0,23
<i>Cyaniris semiargus</i>	9,66	873	1,88	0,48	<i>Melanargia occitanica</i>	13,31	611	2,14	0,71	<i>Satyrus spini</i>	11,83	796	1,39	0,44
<i>Erebia hispania</i>	7,81	562	2,07	0,63	<i>Melitaea celadussa</i>	9,9	960	1,26	0,45	<i>Satyrus actaea</i>	10,82	737	1,12	0,71
<i>Erynnis tages</i>	11,05	920		0,6	<i>Melitaea deione</i>	11,09	922	2,09	0,5	<i>Speyeria aglaja</i>	9,73	925	2,63	0,34
<i>Euchloe crameri</i>	13,66	687	1,04	0,25	<i>Melitaea didyma</i>	11,19	758	1,61	0,7	<i>Spialia sertorius</i>	12,36	777	1,47	0,54
<i>Euphydryas aurinia</i>	11,8	876	1,7		<i>Melitaea parthenoides</i>	9,74	979	2,25	0,6	<i>Thymelicus acteon</i>	12,9	780	3,61	0,39
<i>Fabriciana adippe</i>	10,34	928	1,74	0,32	<i>Melitaea phoebe</i>	11,79	753	1,06	0,75	<i>Thymelicus lineola</i>	11,38	776	1,77	0,48
<i>Fabriciana niobe</i>	10,65	796	1,21	0,95	<i>Melitaea trivia</i>	10,84	859	1,69	0,81	<i>Thymelicus sylvestris</i>	12,04	805	1,39	0,42
<i>Favonius quercus</i>	12,23	784	3,03		<i>Muschampia proto</i>	13,66	597	2,79	0,47	<i>Tomares ballus</i>	14,79	605		0,71
<i>Gegeneus nostradamus</i>	16,12	534		0,54	<i>Nymphalis polychloros</i>	12,4	786	1,4	0,05	<i>Vanessa atalanta</i>	13,12	802	0,71	0,13
<i>Glaucopsyche atlexis</i>	11,63	750		0,39	<i>Ochlodes sylvanus</i>	10,64	991		0,40	<i>Vanessa cardui</i>	13,16	739	0,79	0,54
<i>Glaucopsyche melanops</i>	13,31	728	1,97	0,46	<i>Papilio machaon</i>	13,34	730	1,08	0,52	<i>Zerynthia rumina</i>	13,9	689	2,33	0,45
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	13,29	740	1,17	0,16	<i>Paraige aegeria</i>	13,31	821	1,66	-0,42	<i>Zizeeria knysna</i>	16,12	616		
<i>Gonepteryx rhamni</i>	11,63	892	1,16	0,07	<i>Parnassius apollo</i>	8,38	906	1,8	0,73					

- Anexo 4. Tabla resumen de los modelos seleccionados para el cálculo de la sensibilidad fenológica. Más detalles en el capítulo 9.

Sensibilidad fenológica con respecto a la temperatura

Especie	Model	effect	estimate	std_error	statistic	p_value	nobs	sigma	loglik	AIC	BIC	REMLcrit	df_residual	R2m	R2c
<i>Anthocharis cardamines</i>	Oct_preNov_pre	fixed	9,17	2,50	3,66	0	44	10,74	-71,35	150,71	154,69	142,71	16	0,41	0,42
<i>Anthocharis euphenoides</i>	MarAprMay	fixed	-3,19	1,45	-2,21	0	44	10,30	-161,41	330,82	337,95	322,82	40	0,10	0,10
<i>Aporia crataegi</i>	MarAprMay	fixed	-5,14	0,57	-9,04	0	51	4,26	-144,57	297,15	304,87	289,15	47	0,62	0,62
<i>Arctusana arethusa</i>	AprMayJun	fixed	-3,66	0,67	-5,45	0	6	2,15	-10,80	29,60	28,77	21,60	2	0,86	0,86
<i>Argynnis pandora</i>	AprMayJun	fixed	-14,12	2,23	-6,34	0	60	23,36	-269,46	546,91	555,29	538,91	56	0,40	0,40
<i>Aricia montensis</i>	FebMarApr	fixed	-11,96	2,46	-4,85	0	42	14,85	-168,35	344,71	351,66	336,71	55	0,36	0,34
<i>Brintesia circe</i>	Dec_preJan	fixed	-8,76	1,61	-5,44	0	59	14,19	-236,30	480,61	488,92	472,61	55	0,34	0,34
<i>Chazara briseis</i>	MayJun	fixed	-10,01	1,14	-8,75	0	23	10,00	-81,88	171,76	176,30	163,76	19	0,78	0,78
<i>Coenonympha dorus</i>	AprMayJun	fixed	-4,63	0,82	-5,67	0	24	3,69	-63,02	134,04	138,76	126,04	20	0,58	0,58
<i>Cupido lorquini</i>	Dec_preJan	fixed	7,14	0,80	8,93	0	22	4,71	-63,21	134,43	138,79	126,43	18	0,78	0,80
<i>Erebia hispania</i>	MayJun	fixed	-4,45	0,80	-5,58	0	26	7,56	-86,47	180,94	185,98	172,94	22	0,56	0,56
<i>Euphydryas aurinia</i>	AprMayJun	fixed	-4,96	0,62	-8,04	0	48	4,33	-136,54	281,07	288,56	273,07	44	0,58	0,58
<i>Fabriciana adippe</i>	Oct_preNov_preDec_pre	fixed	-20,04	19,18	-1,05	0	8	11,14	-23,47	54,95	55,26	46,95	4	0,13	0,13
<i>Fabriciana niobe</i>	AprMayJun	fixed	-5,16	0,93	-5,52	0	53	8,15	-183,51	375,01	382,89	367,01	49	0,37	0,37
<i>Hesperia comma</i>	JunJul	fixed	-2,91	0,49	-5,93	0	44	3,95	-121,22	250,44	257,58	242,44	40	0,45	0,45
<i>Hipparchia fidia</i>	AprMayJun	fixed	-4,50	0,61	-7,42	0	32	4,59	-92,99	193,98	199,84	185,98	28	0,62	0,65
<i>Hipparchia hermione</i>	Apr	fixed	5,14	0,59	8,76	0	57	6,92	-188,89	385,78	393,95	377,78	53	0,58	0,58
<i>Hipparchia semele</i>	Oct_pre	fixed	12,17	1,38	8,82	0	36	10,22	-131,07	270,14	276,47	262,14	32	0,69	0,69
<i>Hipparchia statilinus</i>	FebMarApr	fixed	-4,00	0,97	-4,15	0	57	8,14	-197,52	403,04	411,21	395,04	53	0,24	0,24
<i>Hyponephele lycan</i>	Mar	fixed	-5,26	0,26	-20,40	0	81	2,72	-195,70	399,39	408,97	391,39	77	0,84	0,84
<i>Lycaena alciphron</i>	FebMar	fixed	-4,33	0,52	-8,32	0	72	6,61	-236,25	480,49	489,60	472,49	68	0,49	0,49
<i>Maniola jurtina</i>	JanFebMar	fixed	14,30	4,18	3,42	0	39	22,97	-172,01	352,01	358,66	344,01	35	0,24	0,24
<i>Melanargia ines</i>	FebMarApr	fixed	-15,86	4,03	-3,94	0	12	8,10	-38,69	85,38	87,32	77,38	8	0,55	0,72
<i>Melanargia lachesis</i>	AprMayJun	fixed	-4,05	0,32	-12,57	0	87	3,23	-224,77	457,54	467,40	449,54	83	0,65	0,65
<i>Melanargia occitanica</i>	MarAprMay	fixed	-7,93	2,89	-2,74	0	17	9,15	-57,05	122,10	125,44	114,10	13	0,32	0,32
<i>Melitaea athalia</i>	Mar	fixed	-6,88	1,57	-4,39	0	13	6,52	-38,94	85,87	88,13	77,87	9	0,62	0,62
<i>Melitaea deione</i>	JanFebMar	fixed	-6,16	3,48	-1,77	0	36	17,86	-149,69	307,37	313,71	299,37	32	0,08	0,08
<i>Melitaea didyma</i>	AprMay	fixed	-3,05	1,06	-2,89	0	15	5,65	-44,00	96,00	98,83	88,00	11	0,37	0,37
<i>Melitaea parthenoides</i>	MarApr	fixed	-3,43	1,67	-2,05	0	9	5,93	-24,75	57,51	58,29	49,51	5	0,35	0,35
<i>Melitaea phoebe</i>	Apr	fixed	-6,93	1,09	-6,33	0	42	12,17	-161,01	330,01	336,97	322,01	38	0,49	0,49
<i>Melitaea trivialis</i>	JanFeb	fixed	7,69	2,14	3,59	0	21	11,20	-77,49	162,97	167,15	154,97	17	0,35	0,48
<i>Parnassius apollo</i>	Jan	fixed	6,37	0,95	6,70	0	62	5,63	-192,68	395,35	401,86	385,35	58	0,42	0,42
<i>Plebejus argus</i>	AprMayJun	fixed	-5,60	0,47	-11,82	0	62	4,04	-173,12	354,24	362,75	346,24	58	0,70	0,70
<i>Plebejus idas</i>	May	fixed	-3,00	0,20	-14,99	0	50	2,68	-120,07	248,13	255,78	240,13	46	0,82	0,82
<i>Polyommatus amandus</i>	AprMayJun	fixed	-3,91	0,92	-4,26	0	20	4,57	-55,98	119,97	123,95	111,97	16	0,49	0,49
<i>Polyommatus escheri</i>	MarAprMay	fixed	-5,10	1,20	-4,24	0	29	7,36	-95,69	199,38	204,85	191,38	25	0,39	0,39
<i>Polyommatus golgus</i>	FebMarApr	fixed	-5,40	1,64	-3,29	0	7	4,28	-16,30	40,61	40,39	32,61	3	0,64	0,64
<i>Polyommatus nivescens</i>	May	fixed	-3,87	0,99	-3,89	0	28	9,62	-99,70	207,41	212,74	199,41	24	0,36	0,36
<i>Pyronia bathseba</i>	MarAprMay	fixed	-6,88	1,04	-6,61	0	42	6,74	-136,83	281,66	288,61	273,66	38	0,52	0,52
<i>Pyronia cecilia</i>	May	fixed	-7,24	2,40	-3,01	0	13	17,13	-50,10	108,21	110,47	100,21	9	0,43	0,43

Conservación de las mariposas diurnas de Sierra Nevada

Especie	Model	effect	estimate	std.error	statistic	p_value	nobs	sigma	logLik	AIC	BIC	REMLcrit	df_residual	R2m	R2c
<i>Pyronia tithonus</i>	Dec_pre	fixed	-2,34	0,71	-3,28	0	35	8,04	-119,83	247,66	253,88	239,66	31	0,24	0,24
<i>Satyrium esculi</i>	MarApr	fixed	-3,16	0,88	-3,60	0	16	3,55	-42,93	93,87	96,96	85,87	12	0,24	0,73
<i>Satyrium spini</i>	Jan	fixed	-5,96	2,75	-2,17	0	15	9,08	-49,68	107,35	110,19	99,35	11	0,25	0,25
<i>Satyrus actaea</i>	MayJun	fixed	-3,51	0,27	-13,15	0	107	4,96	-322,45	652,90	663,59	644,90	103	0,62	0,62
<i>Speyeria aglaja</i>	JanFebMar	fixed	-7,39	2,36	-3,14	0	10	8,47	-30,92	69,84	71,05	61,84	6	0,52	0,53
<i>Thymelicus sylvestris</i>	Jan	fixed	6,08	1,03	5,93	0	39	5,56	-121,94	251,88	258,53	243,88	35	0,44	0,54

Sensibilidad fenológica con respecto a la precipitación

Especie	Model	effect	estimate	std.error	statistic	p_value	nobs	sigma	logLik	AIC	BIC	REMLcrit	df_residual	R2m	R2c
<i>Anthocharis cardamines</i>	Oct_pre	fixed	-0,25	0,06	-4,12	0	20	10,25	-74,07	156,13	160,12	148,13	16	0,47	0,47
<i>Anthocharis ephrenoides</i>	Nov_preDec_preJan	fixed	0,28	0,06	4,69	0	44	8,81	-157,89	323,77	330,91	315,77	40	0,34	0,34
<i>Aporia crataegi</i>	MarAprMay	fixed	0,23	0,03	8,70	0	51	4,37	-148,81	305,62	313,35	297,62	47	0,60	0,60
<i>Arethusa arethusa</i>	Jul	fixed	1,24	0,69	1,79	0,07	6	4,64	-14,88	37,77	36,93	29,77	2	0,36	0,49
<i>Argynnis pandora</i>	Oct_pre	fixed	0,54	0,06	9,27	0	60	19,30	-261,82	531,64	540,02	523,64	56	0,59	0,59
<i>Aricia montensis</i>	Jul	fixed	5,15	0,98	5,24	0	42	14,42	-168,05	344,09	351,04	336,09	38	0,40	0,40
<i>Brintesia circe</i>	JunJul	fixed	1,54	0,33	4,68	0	59	14,87	-240,59	489,18	497,49	481,18	55	0,27	0,27
<i>Chazara briseis</i>	JanFeb	fixed	0,34	0,04	7,96	0	23	10,50	-87,39	182,79	187,33	174,79	19	0,71	0,76
<i>Coenonympha dorus</i>	MarAprMay	fixed	0,19	0,06	3,38	0	24	4,69	-71,21	150,43	155,14	142,43	20	0,33	0,33
<i>Cupido lorquini</i>	Nov_preDec_preJan	fixed	-0,46	0,08	-5,43	0	22	6,75	-72,71	153,42	157,78	145,42	18	0,58	0,59
<i>Erebia hispania</i>	JanFebMar	fixed	0,28	0,05	5,52	0	26	7,61	-89,37	186,74	191,77	178,74	22	0,55	0,55
<i>Euphydryas aurinia</i>	JanFeb	fixed	0,07	0,02	4,21	0	48	5,70	-153,09	314,19	321,67	306,19	44	0,27	0,27
<i>Fabriciana adippe</i>	Apr	fixed	-0,80	0,13	-6,39	0	8	4,33	-21,90	51,79	52,11	43,79	4	0,85	0,85
<i>Fabriciana niobe</i>	MarAprMay	fixed	0,24	0,04	5,96	0	53	7,91	-185,11	378,22	386,10	370,22	49	0,41	0,41
<i>Hesperia comma</i>	JanFeb	fixed	0,11	0,01	8,26	0	44	3,30	-117,21	242,42	249,55	234,42	40	0,61	0,61
<i>Hipparchia fida</i>	JanFeb	fixed	0,12	0,02	6,36	0	32	5,13	-99,01	206,03	211,89	198,03	28	0,57	0,57
<i>Hipparchia hermione</i>	Dec_preJanFeb	fixed	0,49	0,04	13,25	0	57	5,23	-175,99	359,98	368,15	351,98	53	0,76	0,76
<i>Hipparchia semele</i>	Dec_pre	fixed	0,59	0,09	6,37	0	36	12,51	-140,87	289,74	296,07	281,74	32	0,54	0,54
<i>Hipparchia statilinus</i>	Jul	fixed	3,22	0,36	8,85	0	57	5,99	-181,32	370,64	378,81	362,64	53	0,58	0,58
<i>Hyponphele lycan</i>	FebMarApr	fixed	0,23	0,02	11,89	0	81	4,08	-230,66	469,32	478,90	461,32	77	0,64	0,64
<i>Lycena alciphron</i>	JanFeb	fixed	0,15	0,01	9,77	0	72	6,07	-233,67	475,35	484,46	467,35	68	0,57	0,57
<i>Maniola jurtina</i>	MarAprMay	fixed	0,55	0,16	3,45	0	39	22,93	-175,20	358,40	365,06	350,40	35	0,24	0,24
<i>Melanargia ines</i>	JanFebMar	fixed	1,04	0,28	3,74	0	12	10,19	-42,48	92,97	94,91	84,97	8	0,56	0,58
<i>Melanargia lachesis</i>	JanFebMar	fixed	0,14	0,01	9,85	0	87	3,73	-240,34	488,67	498,54	480,67	83	0,53	0,53
<i>Melanargia occitanica</i>	MarAprMay	fixed	0,52	0,06	8,94	0	17	4,45	-49,45	106,90	110,23	98,90	13	0,83	0,83
<i>Melitaea athalia</i>	FebMarApr	fixed	0,38	0,11	3,51	0	13	6,91	-43,63	95,25	97,51	87,25	9	0,45	0,62
<i>Melitaea deione</i>	Apr	fixed	-0,89	0,10	-8,54	0	36	10,52	-134,67	277,35	283,68	269,35	32	0,68	0,68
<i>Melitaea didyma</i>	FebMarApr	fixed	0,12	0,07	1,78	0,07	15	6,49	-48,69	105,38	108,22	97,38	11	0,19	0,19
<i>Melitaea parthenoides</i>	AprMayJun	fixed	0,49	0,17	2,86	0	9	5,10	-25,83	59,66	60,45	51,66	5	0,50	0,50
<i>Melitaea phoebe</i>	AprMay	fixed	0,36	0,06	5,99	0	42	12,51	-165,04	338,07	345,02	330,07	38	0,47	0,47
<i>Melitaea trivia</i>	Feb	fixed	-0,26	0,07	-3,94	0	21	10,31	-80,36	168,73	172,91	160,73	17	0,35	0,57
<i>Parnassius apollo</i>	AprMayJun	fixed	0,47	0,08	6,14	0	62	5,83	-197,36	402,71	411,22	394,71	58	0,38	0,38

Especie	Model	effect	estimate	std_error	statistic	p_value	nobs	sigma	logLik	AIC	BIC	REMLcrit	df_residual	R2m	R2c
<i>Plebejus argus</i>	MarAprMay	fixed	0,21	0,03	7,21	0	62	5,40	-193,59	395,17	403,68	387,17	58	0,46	0,46
<i>Plebejus idas</i>	JanFebMar	fixed	0,16	0,01	12,93	0	50	3,02	-128,65	265,30	272,95	257,30	46	0,77	0,77
<i>Polymimmatus amandus</i>	Jan	fixed	0,16	0,04	4,56	0	20	4,41	-58,57	125,14	129,12	117,14	16	0,52	0,52
<i>Polymimmatus escheri</i>	MarAprMay	fixed	0,23	0,06	4,05	0	29	7,49	-99,24	206,48	211,95	198,48	25	0,37	0,37
<i>Polymimmatus golgus</i>	Dec_pre/JanFeb	fixed	-0,41	0,05	-8,95	0	7	1,83	-14,89	37,79	37,57	29,79	3	0,92	0,93
<i>Polymimmatus nivescens</i>	Oct_pre	fixed	0,15	0,05	3,12	0	28	10,34	-104,62	217,24	222,57	209,24	24	0,26	0,26
<i>Pyronia bathseba</i>	MarAprMay	fixed	0,26	0,05	5,24	0	42	7,51	-144,31	296,62	303,57	288,62	38	0,40	0,40
<i>Pyronia cecilia</i>	Oct_preNov_preDec_pre	fixed	0,48	0,20	2,38	0,02	13	16,72	-53,02	114,04	116,30	106,04	9	0,29	0,44
<i>Pyronia tithonus</i>	JanFebMar	fixed	0,21	0,05	4,46	0	35	7,32	-119,30	246,60	252,82	238,60	31	0,37	0,37
<i>Satyrrium esculi</i>	MarAprMay	fixed	0,10	0,05	2,14	0,03	16	4,89	-48,21	104,42	107,51	96,42	12	0,23	0,25
<i>Satyrrium spini</i>	AprMayJun	fixed	-0,62	0,17	-3,63	0	15	7,47	-49,72	107,45	110,28	99,45	11	0,48	0,48
<i>Satyrus actaea</i>	JanFebMar	fixed	0,22	0,01	23,17	0	107	3,27	-281,46	570,91	581,61	562,91	103	0,84	0,84
<i>Speyeria aglaja</i>	Oct_preNov_preDec_pre	fixed	0,37	0,04	10,59	0	10	3,28	-26,54	61,09	62,30	53,09	6	0,93	0,93
<i>Thymelicus sylvestris</i>	MarAprMay	fixed	0,25	0,04	6,98	0	39	5,36	-121,48	250,97	257,62	242,97	35	0,56	0,56
<i>Zerynthia rumina</i>	JanFebMar	fixed	0,39	0,09	4,46	0	16	10,22	-58,56	125,13	128,22	117,13	12	0,57	0,57



UNIVERSIDAD DE GRANADA

