





Cambios en el paisaje, características del hábitat y uso de éste por *Parnassius apollo* en Sierra Nevada (España)

Juan Gabriel Martínez^{1,*} , Emilio Ayerbe¹, Alberto Tinaut¹ 

(1) Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Avenida Fuentenueva s/n, 18071, Granada, España.

* Autor de correspondencia: Juan Gabriel Martínez [jgmartin@ugr.es]

> Recibido el 31 de enero de 2023 - Aceptado el 03 de mayo de 2023

Como citar: Martínez, J.G., Ayerbe, E., Tinaut, A. 2023. Cambios en el paisaje, características del hábitat y uso de éste por *Parnassius apollo* en Sierra Nevada (España). *Ecosistemas* 32(2): 2525. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2525>

Cambios en el paisaje, características del hábitat y uso de éste por *Parnassius apollo* en Sierra Nevada (España)

Resumen: Cambios en el paisaje, características del hábitat y uso de éste por parte de *Parnassius apollo* en Sierra Nevada (España). Se ha mostrado recientemente que las poblaciones de *Parnassius apollo* en Sierra Nevada muestran signos de reducción del flujo génico, en particular entre la zona Oriental y Occidental del macizo montañoso. En este trabajo mostramos que las apolo no utilizan en la actualidad la zona de conexión natural entre ambas áreas, el Puerto de la Ragua, a pesar de ser un lugar tradicional de presencia de la especie, lo que podría explicar la diferenciación genética entre poblaciones occidentales y orientales. Se muestra además que la disponibilidad de plantas nutricias para larvas y adultos es menor en las cotas más bajas del Puerto, y se discuten los factores que podrían explicar la desaparición de la especie de la zona

Palabras clave: *Parnassius apollo*; Sierra Nevada; uso del hábitat

Landscape changes, habitat characteristics and use by *Parnassius apollo* in Sierra Nevada (Spain)

Abstract: Landscape changes, habitat characteristics and use by *Parnassius apollo* in Sierra Nevada (Spain). There are some evidences of limited gene flow between *Parnassius apollo* populations in Sierra Nevada, in particular between the west and east side of the mountain range. Here we show that apollo butterflies do not use nowadays the area of Puerto de la Ragua, a mountain pass that separates west and east populations, despite being an area where butterflies were very abundant in the past. The absence of butterflies in the area would explain the previously found genetic differentiation between west and east areas. We also show that the availability of larval host plant and adult nectar sources is smaller at the lowest altitude in the area, and discuss which factors might explain the disappearance of the species from this area.

Keywords: habitat use; *Parnassius apollo*; Sierra Nevada

Introducción

Uno de los principales factores de amenaza para la conservación de especies es la destrucción y fragmentación de los hábitats, al generar poblaciones más pequeñas, con mayor riesgo de extinción debido a factores demográficos o a la pérdida de diversidad genética por deriva (Lande 1988; O'Grady et al. 2004; Spielman et al. 2004; Melbourne y Hasting 2008; Kyriazis et al. 2021); la fragmentación además puede disminuir la conectividad y el flujo génico, pudiendo retroalimentar los procesos de disminución de los tamaños poblacionales, pérdida de diversidad genética y diferenciación genética entre poblaciones (Fahrig 2003; Keyghobadi et al. 2005b; Apodaca et al. 2012; Johansson et al. 2013), procesos que pueden evitarse e incluso revertirse con la recuperación del flujo génico entre poblaciones (Frankham 2015; Willi et al. 2022).

A pesar de sus frecuentemente elevados tamaños poblacionales, los insectos no escapan a estos procesos de reducción de abundancia como consecuencia de la pérdida, fragmentación y cambios del uso de los hábitats (Seibold et al. 2019), y en algunos grupos como las mariposas están tendencias están bien documentadas (Warren et al. 2021). En los Lepidópteros las tendencias negativas son más acusadas en taxones especialistas en hábitats

concretos, como las especies asociadas a las zonas de montaña o a paisajes rurales, cuyas condiciones están cambiando rápidamente como consecuencia de los cambios en los usos del hábitat y en el clima (Stefanescu et al. 2011; Melero et al. 2016; Habel et al. 2020; Warren et al. 2021). Por ejemplo, los relictos glaciales (mariposas y otras especies) de la alta montaña mediterránea están limitados en su distribución altitudinal, con pocas opciones de cambiar su rango en altura o latitud, lo que puede suponer una disminución en el tamaño de las áreas que ocupan y en su abundancia (Wilson et al. 2007; Pöyry et al. 2009).

La mariposa apolo (*Parnassius apollo*) es una especie Paleártica cuyas poblaciones en el Sur de Europa están restringidas a las zonas altas de macizos montañosos (Todisco et al. 2010). Muchas de estas poblaciones está sufriendo fenómenos de regresión asociados a causas diversas (van Swaay et al. 2010; Schmeller et al. 2011; Martínez et al. 2018). En Sierra Nevada se encuentran las poblaciones más al Sur de la especie, en prados de montaña situados entre los 1800 y 2700 metros de altitud (Olivares et al. 2011; González-Megías et al. 2015). Recientemente se ha detectado un patrón de diferenciación genética entre localidades cercanas (Mira et al. 2017) que se asume que es debido a una restricción reciente en el flujo génico debido a distintos tipos de barreras. Una de las principales discontinui-

dades genéticas se aprecia entre la zona oriental y occidental del macizo, separadas geográficamente por el paso de montaña denominado Puerto de la Ragua (Fig. 1). Este puerto está situado a 2041 metros de altitud, en una zona en la que en las apolo eran abundantes hasta finales del siglo pasado (Gomariz-Cerezo 1993; González-Megías et al. 2015), pero raras en la actualidad. La zona puede actuar como un barrera para la dispersión de las mariposas como consecuencia de la pérdida del hábitat típico de las apolo (prados, matorrales y zonas abiertas por encima de los 1800 metros de altitud, Olivares et al. 2011; Jubete et al. 2019) en la zona, que fue intensamente reforestada con pinos en los años 60 y 70 (ver área de estudio

y Fig. 1), de forma que el hábitat apropiado para las apolo queda reducido a dos franjas estrechas que actúan como cortafuegos y conectan las áreas abiertas de matorral de alta montaña situadas a mayor altitud. Además de ello, la zona está atravesada por una carretera y se construyó una estación recreativa. Aunque los cortafuegos a ambos lados de la carretera pueden actuar como áreas de dispersión y conexión entre las zonas abiertas situadas a mayor altitud, como se ha demostrado en sistemas similares (Oki et al. 2021), se desconoce la intensidad con la que las apolos usan estas zonas y si cruzan de un lado a otro del puerto usando los cortafuegos y áreas abiertas a ambos lados de la carretera.

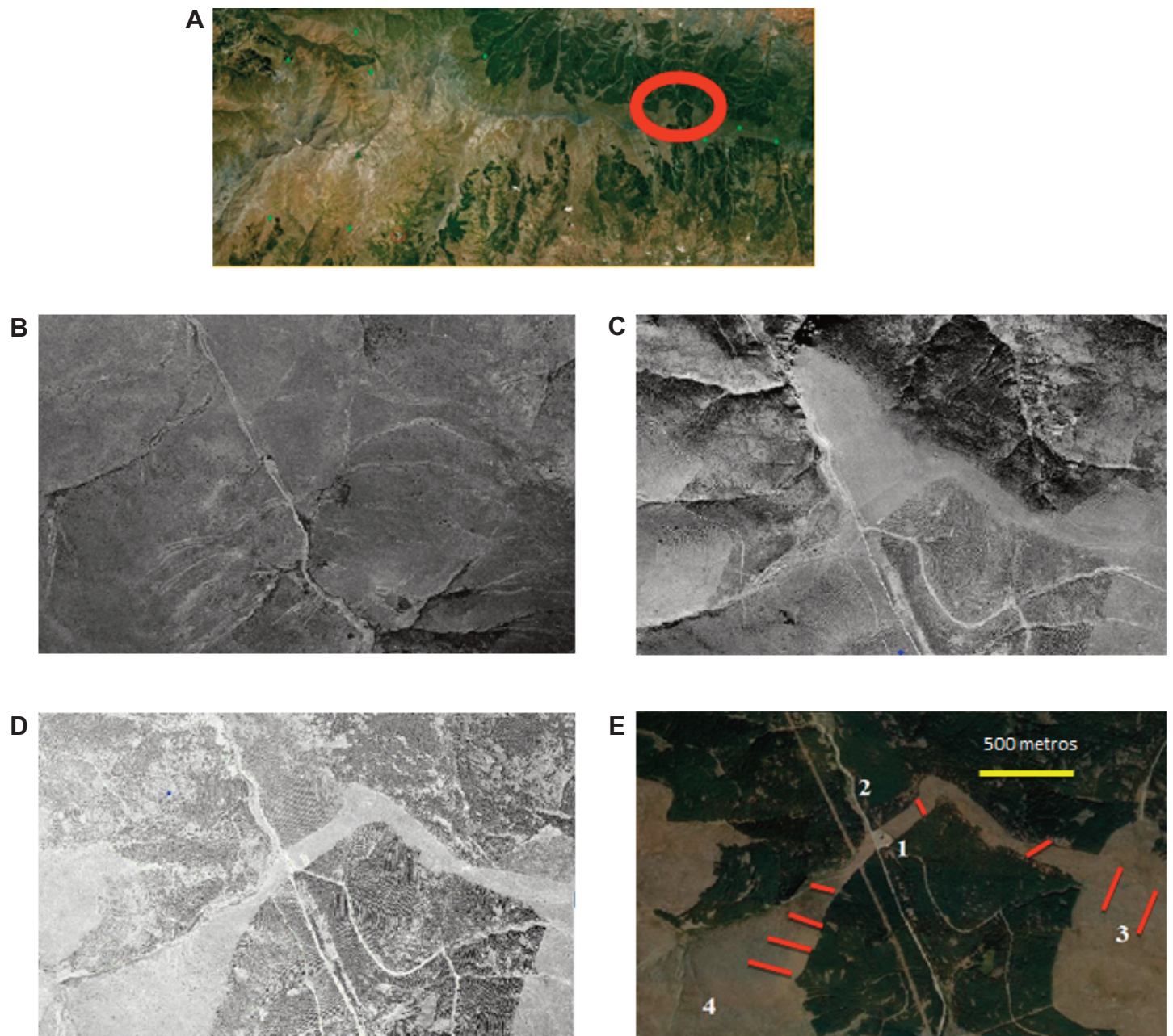


Figura 1. Zona de estudio y evolución del paisaje. **A:** Imagen de Sierra Nevada tomada de Google Earth que muestra la situación del Puerto de la Ragua. **B, C y D:** evolución histórica del paisaje reflejada en las fotografías aéreas de los Vuelos Americanos (1956-1957), Interministerial (1973-1986) y Nacional (1980-1986) realizados a lo largo de la segunda mitad del siglo XX y que se han obtenido de la Fototeca del Instituto Geográfico Nacional (<https://fototeca.cnig.es/fototeca>). **E:** imagen tomada de Google Earth en la que se señalan la estación recreativa (1), la carretera A-337 (2) y donde se aprecian claramente los dos cortafuegos que conectan las zonas abiertas de la ladera del Chullo en el este (3) y del Morrón del Hornillo en el oeste (4). En esta imagen se muestran además las localizaciones aproximadas de los transectos lineales (líneas rojas). Las fotografías muestran la evolución de las masas forestales de pinos, visibles en **C, D y E** en una zona que a finales de los años 50 estaba deforestada y ocupada principalmente por matorrales y pastizales de alta montaña.

Figure 1. Temporal evolution of landscape in the study area. **A:** Present day picture taken from Google Earth showing the location of Puerto de la Ragua in Sierra Nevada. **B, C and D:** aerial photographs taken in 1956-1957, 1973-1985 and 1980-1986, obtained from the Instituto Geográfico Nacional (<https://fototeca.cnig.es/fototeca>). **E:** present day picture taken from Google Earth that shows the recreation station (1), the A-337 road (2), the firebreaks that connect open meadows in the East (Chullo, 3) and West (Morrón del Hornillo, 4) areas, and the location of lineal transects in red lines. Pictures show the evolution of pine forests (**C, D, E**) in an area of high mountain meadows during the fifties (**B**).

El objetivo de este trabajo es determinar si las apolo utilizan las áreas adyacentes a la carretera y los cortafuegos para dispersarse, alimentarse o poner huevos, y si las características del hábitat son diferentes en estas zonas con respecto a altitudes superiores. Estos datos son importantes para entender la dinámica de la especie en Sierra Nevada y plantear posibles medidas de gestión de la especie para evitar la desconexión total de las poblaciones orientales y occidentales. Si la diferenciación genética entre las poblaciones occidental y oriental es consecuencia de la falta de dispersión de individuos entre ambas zonas, esperamos no encontrar adultos de apolo volando en las inmediaciones de la carretera, ni cruzando de un lado a otro. Si el patrón es debido a que las apolo ya no usan estas áreas, esperamos encontrar una abundancia menor de larvas y adultos en las zonas bajas, cercanas a la carretera, y en las zonas de cortafuegos con respecto a las áreas abiertas a mayor altitud. Por otro lado, si estas áreas son de peor calidad para su uso por parte de las apolo esperaríamos encontrar una menor abundancia de la planta nutricia para las larvas (*Sedum amplexicaule*) y de plantas con flores disponibles para la alimentación de los adultos durante la época de vuelo en las zonas bajas y en el cortafuegos que en las zonas abiertas más altas.

Métodos

Área de estudio

EL estudio se llevó a cabo en las inmediaciones del Puerto de la Ragua (Granada, MGRS 30S 497330 4107514), que separa las zonas occidental y oriental de Sierra Nevada, en las inmediaciones de los límites entre las provincias de Granada y Almería. La zona fue intensamente reforestada en los años 60 y 70 del siglo XX (con *Pinus silvestris* principalmente, Arias Abellán 1981; Mesa Garrido 2019). Las fotografías aéreas tomadas en las décadas previas y posteriores a los años 60 del siglo XX muestran el paso de una zona fundamentalmente abierta y sin árboles, a un área con un importante desarrollo de la masa de coníferas en la actualidad (Fig. 1, ver también Olivencia et al. 2015), en la que el hábitat en principio propicio para *Parnassius apollo* estaría reducido a los cortafuegos, que se extienden desde la carretera hasta aproximadamente los 2200 metros de altitud (Fig. 1); ambas franjas de terreno a ambos lados de la carretera interrumpen la continuidad de los pinares, y podrían servir de conexión entre las áreas abiertas a mayor altitud de ambos lados de la carretera (por encima de los 2250 metros, Fig. 1E, zonas 3 (ladera del Chullo) y 4 (ladera del Morrón del Hornillo) donde las apolo son abundantes y han sido muestreadas en el pasado (años 2007-2011, Mira et al. 2017). En la zona hay además infraestructuras; la carretera A-337, que conecta las vertientes Norte y Sur de Sierra Nevada, es un antiguo camino carretero asfaltado y mejorado en la década de los 60 del siglo XX que atraviesa la zona de estudio en su cota más baja (2000 metros). A esta altura la carretera coincide con el inicio de los cortafuegos y hay una importante zona aclarada de vegetación a ambos lados de ésta, en particular en el lado Este, donde en los años 90 se construyó una estación recreativa.

Especie de estudio

Las apolo son mariposas relativamente grandes, univoltinas, típicas de praderas frías, y con una distribución amplia por el Paleártico, que en el Sur de Europa aparecen asociadas a pastizales y matorrales de alta montaña (Todisco et al. 2010). En Sierra Nevada aparecen entre los 1800 y 2500 metros, aunque se puedan observar en ocasiones individuos por encima de ésta altitud. Las orugas pasan el invierno en los huevos, que eclosionan en primavera (Abril-Mayo), y se alimentan fundamentalmente de crasuláceas del género *Sedum* y *Sempervivum*. En Sierra Nevada se alimentan casi exclusivamente de *Sedum amplexicaule* (Olivares et al. 2011, comunicación personal). Los adultos vuelan entre finales de junio y principios de agosto, dependiendo de la altitud y del año (Barea-

Azcón 2015), y se alimentan de las flores de varias especies de plantas, con mucha frecuencia en tomillos (*Thymus sp.*) y *Jurinea humilis*, pero también se las ve alimentarse de *Carduus sp.*, *Armeria sp.*, *Hormatophylla spinosa*, *Jasione montana*, *Anthyllis sp.* e incluso de las plantas nutricias de las larvas, *Sedum amplexicaule* (Baz 2002; Martínez et al. datos sin publicar)

Muestreos de larvas y adultos

Se realizaron muestreos tanto de larvas como de adultos para determinar si los cortafuegos son utilizados por los adultos como áreas de paso o alimentación y/o por las hembras para poner huevos, asumiendo que la presencia de larvas implica que las hembras ponen huevos en la zona. Hemos realizado tres tipos de muestreo de larvas y adultos:

- Observaciones de vuelo de adultos en las zonas aclaradas de la parte más baja (2000 metros, Fig. 1E, área 1) junto a la carretera y la estación recreativa. En los años 2018, 2019 y 2020 se recorrió esta zona durante dos horas aproximadamente, en 9 días en las siguientes fechas: los días 3, 11, y 28 de julio de 2018, los días 18, 25 y 27 de junio de 2019 y los días 23, 25, y 29 de junio de 2020, fechas en las que las apolo habían sido detectadas volando en altitudes similares en otra zona de Sierra Nevada (Loma de la Cuna de los Cuartos y Loma de Papeles, Güejar Sierra).
- Transectos para determinar la presencia/ausencia de larvas en la zona de estudio. Se realizaron 8 transectos lineales de 200 metros que atravesaban la zona de estudio (Fig. 1E), 4 transectos en cada lado (este/oeste), situados a 2050, 2150, 2200 y 2250 metros de altitud, en los años 2018 y 2019. En cada transecto se muestrearon 20 cuadrados de 50 x 50 centímetros situados cada 10 metros a lo largo del transecto, en los que se determinó la presencia/ausencia de larvas. Se estimó la frecuencia de larvas en cada transecto como el número de cuadrados en los que detectamos una larva. La zona se visitó cada semana a partir de mediados de mayo en los años 2018 y 2019, y los transectos se realizaron cuando se detectaron larvas de cuarta o quinta edad a la misma altitud en otras zonas de Sierra Nevada (Lomas de la Cuna de los Cuartos y Papeles), los días 1, 4, 6 y 12 de junio de 2018 y los días 10, 22, 24 y 31 de mayo de 2019.
- Transectos para determinar la presencia/ausencia de adultos. Se realizaron los mismos transectos en los años 2018, 2019 y 2020. Debido a la escasez de individuos detectados, solamente se anotó la presencia/ausencia de la especie en los transectos, en los que se recorrieron los 200 metros a baja velocidad y además se realizó una parada a mitad de transecto de 30 minutos para intentar detectar individuos y contabilizarlos. La zona se visitó semanalmente desde mediados de junio hasta mediados de julio, y los transectos se realizaron en los días en los que se podían observar apolos volando en otras zonas de altitud similar, los días 3, 11, y 28 de julio de 2018, los días 18, 25 y 27 de junio de 2019 y los días 23, 25, y 29 de junio de 2020.

Muestreos de vegetación

Se muestreó la abundancia relativa de la planta nutricia de las larvas, *Sedum amplexicaule*, y de plantas con flores susceptibles de ser usadas por los adultos como fuentes de néctar a lo largo de los 8 transectos. Para caracterizar la abundancia de *Sedum* se contabilizó su presencia en los cuadrados de 50 x 50 cm en los que se censaron las larvas en 2019 y 2020. Cada cuadrado estaba dividido en 25 cuadrantes de 5 x 5 cm, y en cada uno de ellos se determinó en cuantos cuadrantes aparecían pies de planta de *Sedum*. Para caracterizar la abundancia de plantas con flores, en 2020 se usaron los mismos transectos, estableciendo 20 puntos de muestreo (uno cada 10 metros), en los que se contabilizó el número de flores y de especies diferentes de plantas con flores en un área de 1.5 metros alrededor del punto de muestreo.

Análisis estadísticos

Abundancia de larvas. Se analizó el efecto de la altitud sobre la abundancia de larvas mediante un modelo lineal generalizado (GLM) en Statistica (Statsoft Inc. 2007) en el que la variable dependiente fue el número de cuadrados con presencia de larvas y las variables predictoras fueron altitud, zona (Este/Oeste) y año. Para cada transecto se consideraron dos muestreos, los de los dos días en los que se detectaron larvas activas en cada temporada (4 y 6 de Junio de 2018 y 22 y 24 de Mayo de 2019). El tamaño de muestra fue de 320 cuadrados muestreados cada año (40 en cada transecto).

Muestreos de vegetación. Se analizó el efecto de la altitud sobre la abundancia relativa de *Sedum amplexicaule* mediante un GLM en el que la variable dependiente fue el número de cuadrantes con *Sedum* en cada punto de muestreo, y las variables predictoras fueron el año, la zona y altitud. Para cada altitud en cada zona se usaron los datos de un solo día de muestreo en cada año, uno de los dos días en los que se censaron larvas en la zona (160 cuadrados cada año, 20 por transecto). Se incluyó la interacción entre zona y altitud puesto que ambas variables resultaron significativas. Para explorar el efecto de la altitud sobre la abundancia relativa de flores y la riqueza específica de plantas con flores se utilizaron los mismos análisis, y el tamaño de muestra fue el mismo (160 puntos de muestreo, 20 por transecto).

Resultados

Presencia y abundancia de larvas y adultos

Las larvas de apolo fueron detectadas en los transectos en dos de los 4 días de muestreo (4 y 6 de Junio de 2018 y 22 y 24 de

Mayo de 2019). Los análisis muestran que la altitud explica significativamente la abundancia relativa de las larvas ($F=24.68$, $p<0.01$), que no se detectaron en las cotas más bajas, y fueron más abundantes al subir en altitud (Fig. 2); ni año ni zona fueron significativos ($p>0.05$ en ambos casos).

Los adultos no se observaron volando en la zona más baja del área de estudio (zona 1, 2000 metros), solo en contadas ocasiones en los transectos de 2150 y 2200 metros, y comenzaban a ser algo más abundantes en el transecto más alto (2250 metros, Fig. 3).

Abundancia de plantas nutricias

La abundancia relativa de *Sedum amplexicaule* aumentó con la altitud ($F=128.82$, $p<0.01$), y varió entre zonas ($F=26.03$, $p<0.01$), pero no entre años ($p>0.05$). La interacción zona*altitud también resultó significativa ($F=16.08$, $p<0.01$). La planta nutricia de las larvas fue mucho más abundante por encima de los 2200 metros, especialmente en el área Oeste (ladera del Hornillo), mientras que su abundancia resultó similar en las cotas bajas de ambas áreas; en cualquier caso en ambas zonas se aprecia un aumento significativo de la abundancia de *Sedum* con la altitud (Fig. 4).

Con respecto a las plantas con flores, se observó un aumento con la altitud en el número de flores abiertas disponibles para libar ($F=42.50$, $p<0.01$), que fueron además más abundantes en la zona Oeste ($F=5.86$, $p=0.01$), siendo además las diferencias entre las dos zonas dependientes de la altitud (interacción zona*altitud significativa, $F=6.39$, $p=0.01$, Fig. 5A). El número de especies diferentes de plantas con flores encontradas por punto de muestreo también varió con la altitud ($F=41.05$, $p<0.01$), pero no resultaron significativas ni la zona ni la interacción zona*altitud ($p>0.05$ en ambos casos, Fig. 5B).

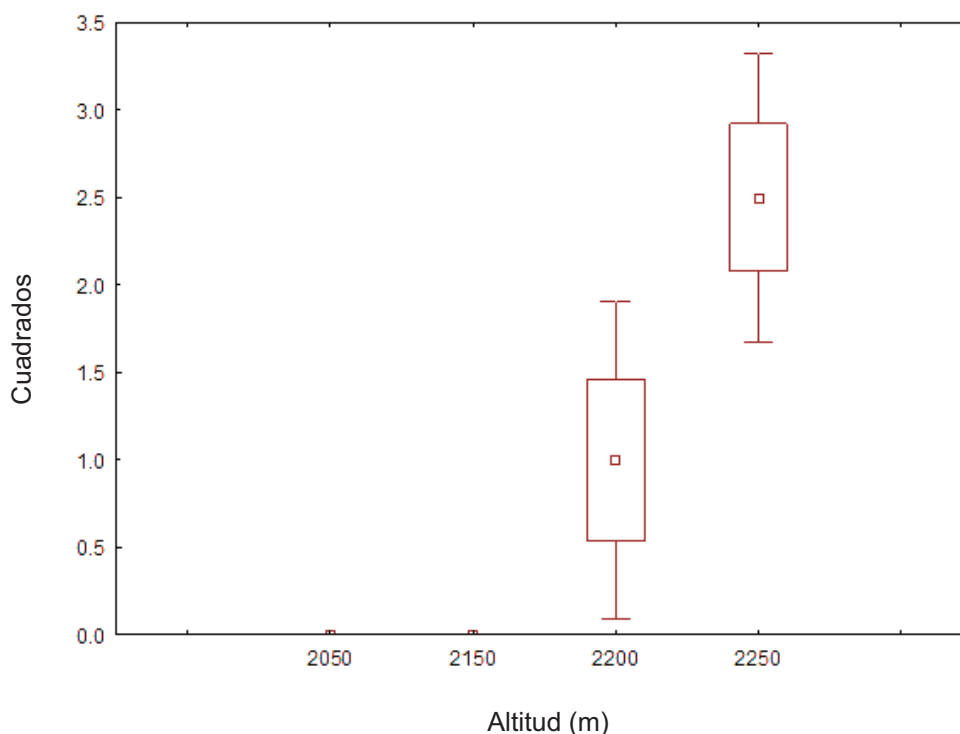


Figura 2. Frecuencia (media de cuadrados con presencia) de larvas de *P. apollo* en las 4 altitudes muestreadas. Los puntos representan la media, las cajas el error estándar y las barras de error 1.96 veces el error estándar.

Figure 2. Larvae frequency (mean number of sample points with presence) in the 4 altitudes sampled. Mean (dots), standard error (boxes) and 1.96*SE (whiskers) are shown.

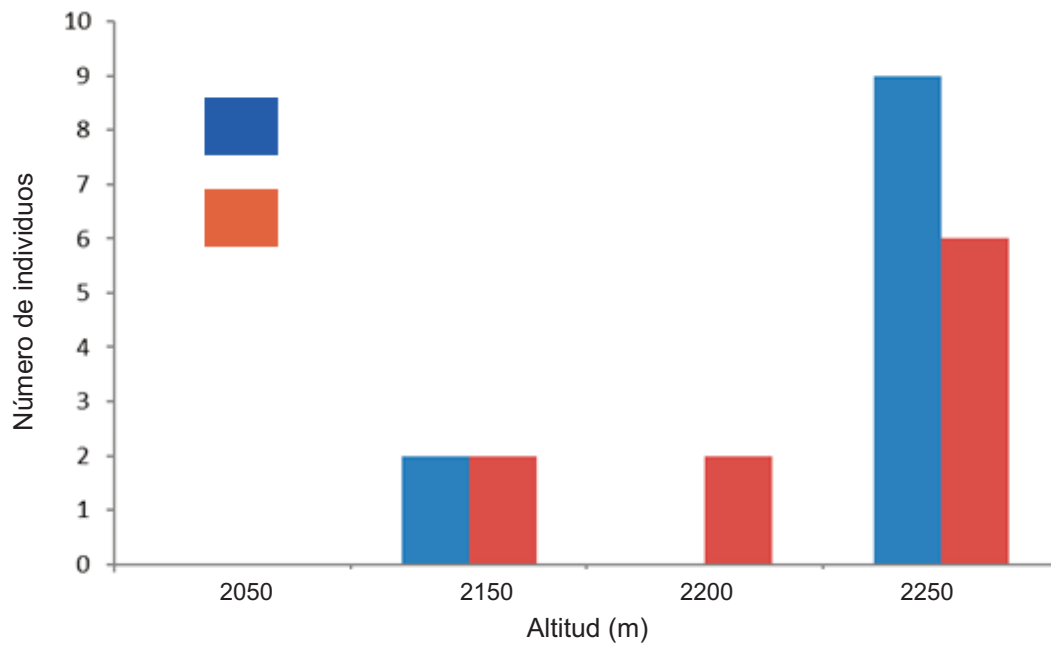


Figura 3. Número de adultos detectados en cada uno de los transectos realizados a 4 altitudes diferentes en las dos zonas de estudio (Este y Oeste).

Figure 3. Number of adult butterflies detected in each transect in both areas (East and West).

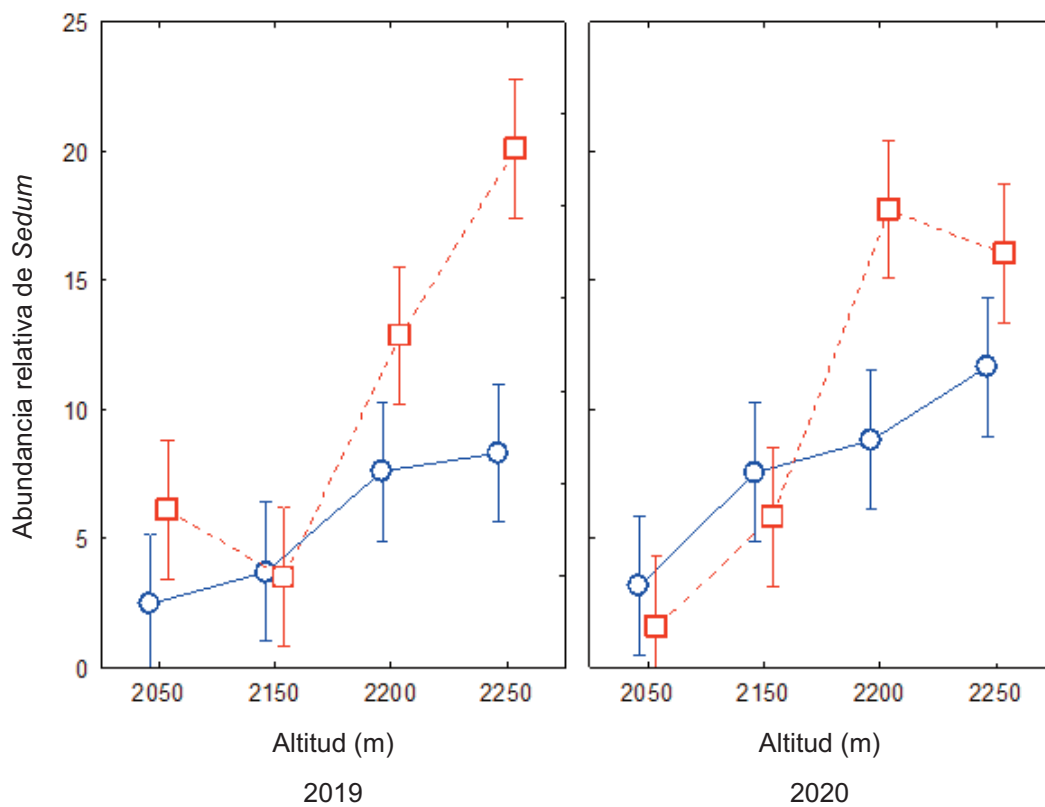


Figura 4. Abundancia relativa (número de cuadrantes por cuadrado de 50 x 50 cm) de *Sedum amplexicaule* (las barra verticales representan los intervalos de confianza) en los años 2019 y 2020, en las 4 altitudes y en las dos zonas de estudio (en cuadrados la zona Oeste y en círculos la zona Este).

Figure 4. Relative abundance (number of quadrants in each 50 x 50 cm sample point) of *Sedum amplexicaule* (vertical bars denote 0.95 confidence intervals) at the four altitudes in 2019 and 2020, in both study areas (squares, West area, circles, East area).

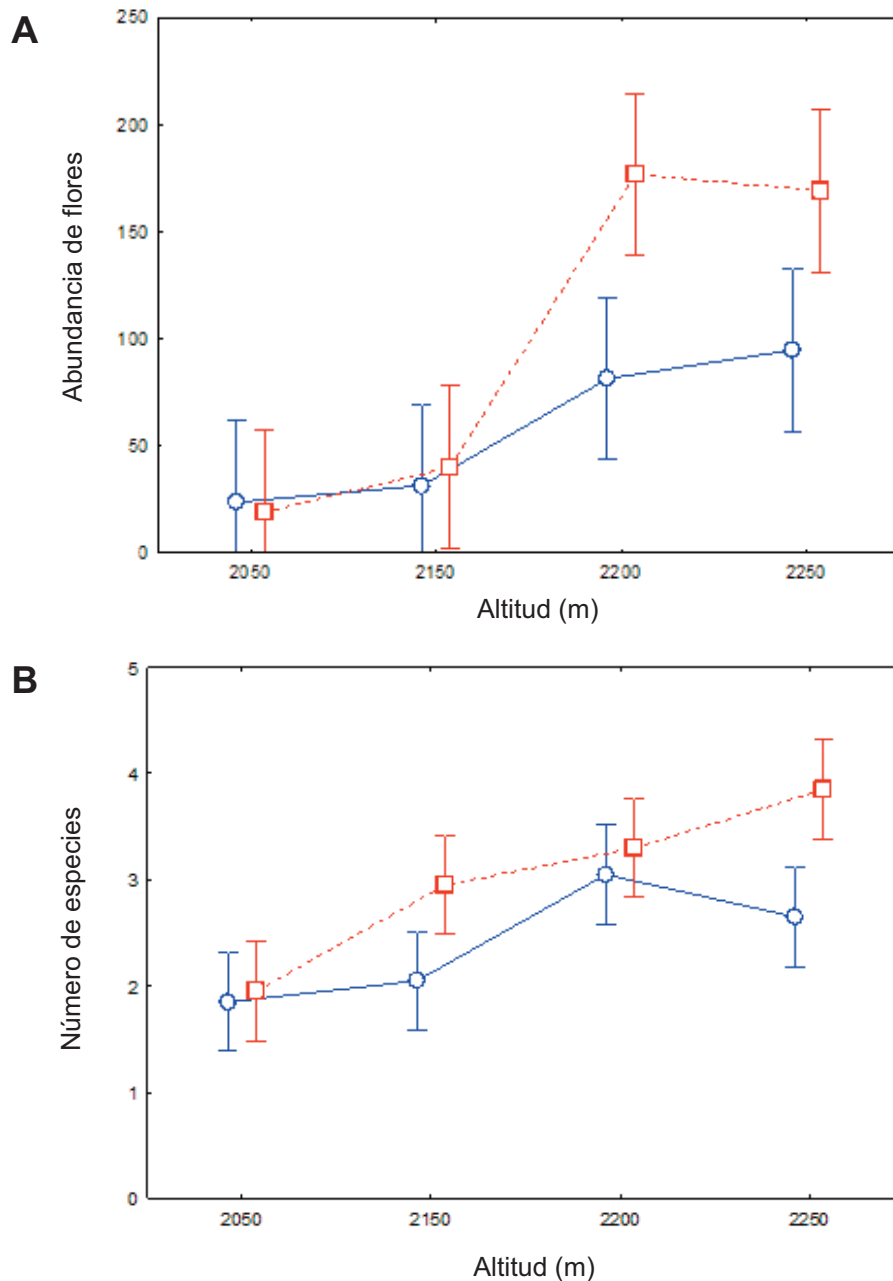


Figura 5. Abundancia (las barra verticales representan los intervalos de confianza) de flores (A) y número de especies de plantas con flores (B) en las 4 altitudes en las dos zonas de estudio (cuadrados la zona Oeste y círculos la Este).

Figure 5. Abundance (vertical bars denote 0.95 confidence intervals) of flowers (A) and specific richness of plants with flowers (B) in the four altitudes considered in both study areas areas (squares, West area, circles, East area).

Discusión

Los resultados sugieren que las apolo ya no usan (o usan escasamente) el área inmediatamente adyacente al Puerto de la Ragua, ni como lugar de paso, ya que no se detectaron adultos a 2000 metros de altitud, ni como zona de alimentación o desplazamiento, puesto que no se detectaron mariposas por debajo de los 2150 metros. Tampoco parece que la zona sea usada para poner huevos por parte de las hembras, ya que las larvas solo se detectaron a partir de 2200 metros de altura. Es poco probable que estas larvas eclosionaran a menor altitud y luego se desplazaran, ya que deberíamos entonces haber detectado algunos ejemplares más abajo en los muestreos. Además, se obtuvieron solo unas pocas observaciones de adultos por debajo de esa altitud. En su conjunto los datos sugieren que en la zona adyacente al Puerto de la Ragua las apolo solo son abundantes por encima de los 2200 metros de altura.

Las distancias de desplazamiento de las apolo pueden ser muy largas, pero los trabajos de captura/recaptura realizados con la es-

pecie muestran que en general los animales son recapturados más frecuentemente a unos pocos centenares de metros de distancia. Por ejemplo, Brommer y Fred (1999) registraron distancias de recaptura cuya mediana fue 260 metros, aunque el máximo llegó a los 1840 metros; en otro área de Sierra Nevada, sin discontinuidades aparentes en el hábitat, el Alto del Chorrillo, nuestro equipo registró distancias de recaptura similares, aunque algo más bajas, con una media de 152 metros (rango 7 a 811, el 92% de las recapturas estuvieron por debajo de los 400 metros, Martínez et al. datos sin publicar). La movilidad de la mayoría de los individuos podría no alcanzar las distancias necesarias para poder cruzar de un lado del Puerto al otro desde las zonas que son utilizadas por los adultos, pero no podemos descartar una pequeña cantidad de individuos lo hagan debido a las limitaciones del tipo de datos que manejamos, ya que ni siquiera un trabajo de marcaje/captura/recaptura garantizaría la detección de desplazamientos rápidos y ocasionales; a pesar de ello las zonas por las que debería de ocurrir este desplazamiento parecen poco utilizadas por la especie.

Esta zona de Sierra Nevada era un lugar donde la especie era abundante y fácil de observar hasta los años 90 del siglo XX, a altitudes incluso por debajo de los 2000 metros (Tinaut, comunicación personal; Gomariz-Cerezo 1993; González-Megías et al. 2015). Hacia principios de este siglo ya era difícil de ver, y su rareza actual se podría explicar de varias formas. La desaparición de muchas poblaciones meridionales y de altitudes más bajas (por ejemplo las de la Sierra de Gádor o de los Filabres en Almería, Martínez et al. 2018) se ha interpretado como una consecuencia del cambio climático, que debido al aumento de temperaturas conllevaría la subida en altitud de estas poblaciones, una tendencia en común con otras especies de mariposas e insectos (González-Megías et al. 2015). Aunque hay muchas áreas de Sierra Nevada en las que la especie es muy abundante entre los 1900 y los 2000 metros, el Puerto de la Ragua se encuentra en la parte oriental y más árida de Sierra Nevada, donde se ha registrado una tendencia a que la nieve desaparezca cada vez más temprano y a un menor número de días con nieve (Zamora et al. 2015). La cobertura de nieve en otoño-invierno es uno de los factores que explican los cambios de abundancia en las poblaciones de *Parnassius smintheus* (Roland et al. 2021), probablemente debido a que la nieve puede proteger a los huevos de las apolo de temperaturas extremas y de la desecación durante el invierno, además de influir positivamente en la abundancia de plantas nutricias durante la primavera. Otra explicación para la ausencia de la especie estaría basada en una menor calidad del hábitat en la zona de estudio. La calidad del hábitat, en términos de abundancia de plantas nutricias para las larvas y los adultos, es fundamental en la dinámica de poblaciones de las apolo (Fred y Brommer 2003; Fred et al. 2006; Gutiérrez et al. 2013). Los análisis muestran que tanto la abundancia de *Sedum amplexicuale* como la abundancia y riqueza de plantas con flores mostraron una tendencia altitudinal, y aunque hay plantas disponibles en las zonas más bajas, excepto en el área inmediatamente adyacente a la carretera, son mucho más abundantes por encima de los 2200 metros (Figs. 5A y 5B). Esto sugiere que el hábitat por debajo de los 2200 metros de altitud podría ser de peor calidad para la especie.

Otra variable de importancia para la persistencia de las apolo y otras especies de *Parnassius* es el tamaño de las praderas o parches de hábitat, de forma que los parches más pequeños presentan poblaciones de menor tamaño que además tienen menos probabilidades de persistir (Fred y Brommer 2003; Roland et al. 2021). El tamaño de las áreas disponibles para las apolo se ha reducido drásticamente en los últimos 50 años en la zona (Fig. 1), debido a la reforestación en las laderas del Chullo y el Hornillo, a ambos lados de la carretera. Las fotos aéreas muestran que aunque en la década de los 70 del siglo xx el hábitat apropiado para la especie conectaba de forma más o menos continua ambos lados de la carretera, a finales de los 80 buena parte de la zona estaba cubierta por pinos con la excepción de los dos cortafuegos. Las apolo evitan las masas forestales, por lo que los pinares de repoblación deben de haber funcionado como una barrera para su desplazamiento de Este a Oeste una vez alcanzaron suficiente porte, reduciendo el área disponible para las mariposas a las estrechas franjas de los cortafuegos. El tamaño de los parches disponibles para las mariposas por debajo de los 2200 metros se ha visto por lo tanto alterado en las últimas décadas. En *Parnassius smintheus* el crecimiento de los bosques de coníferas en Alberta, Canada, redujo el tamaño de los parches apropiados disponibles para la especie durante el siglo XX y esto afectó a la conectividad entre poblaciones de diferentes parches (Roland et al. 2000). Algo similar parece haber ocurrido en el entorno del Puerto de la Ragua.

No obstante, los cortafuegos podrían actuar como corredores entre las zonas de matorral más amplias a ambos lados por encima de los 2200 metros, y permitir el intercambio de individuos entre las poblaciones de las laderas del Chullo y el Hornillo. Muchas mariposas utilizan corredores más o menos estrechos entre áreas propicias siempre que estos corredores sean de suficiente calidad, en términos de disponibilidad de flores, y que esta es particularmente importante para especies especialistas (Habel et al. 2020). Incluso en hábitats muy cerrados como los bosques de coníferas, los corredores estre-

chos, como las franjas aclaradas debajo de las torres de alta tensión y líneas eléctricas, son un hábitat apropiado para la persistencia de especies de mariposas de zonas abiertas (Oki et al. 2021). Por ello, los dos cortafuegos de la zona de estudio podrían, en teoría, servir de corredores entre las dos áreas a ambos lados de la carretera. Nuestros resultados sugieren que esto no es así. Puesto que la calidad del hábitat en los corredores es importante para su uso por las mariposas (Habel et al. 2020), y nuestros resultados muestran una menor disponibilidad tanto de *Sedum* como de plantas con flores en los transectos de las cotas más bajas, que corresponden con los cortafuegos (Fig. 1), una explicación a la falta de uso de las zonas bajas es una baja calidad para las apolos. La menor disponibilidad de recursos en las zonas más bajas está probablemente asociada a la gestión humana de esas áreas cuya principal función es la de dificultar la propagación de incendios, por lo que se mantienen lo más aclaradas posible. Es probable que el ser hábitats subóptimos, por su tamaño y disponibilidad de recursos, haya influido en la desaparición progresiva de la especie de estas áreas. Las mariposas en ambientes fragmentados pueden invertir mucha más energía en el desplazamiento (y menos en reproducción) que aquellas que viven en hábitats más continuos (Stevens et al. 2012), por lo que se ha sugerido que los parches de hábitat de peor calidad, como corredores de distintos tipos, podrían disminuir la viabilidad de las poblaciones locales (Fernández et al. 2016), ya que, en líneas generales, se ha mostrado que los hábitats de mala calidad son más proclives a la extinción local (por ejemplo, Suhonen et al. 2010).

La ausencia de la especie en algunos de nuestros muestreos se podría explicar de otras formas. Una de ellas es que nuestros muestreos no estuvieran bien diseñados temporalmente, si se ha producido en los últimos años un desplazamiento fenológico de la especie en la zona. El desplazamiento fenológico es una respuesta al cambio en las temperaturas, que permitiría usar la misma zona ajustando el periodo de actividad de larvas y adultos. El adelantamiento de las fechas de vuelo se ha puesto de manifiesto en algunas mariposas de la península ibérica (Stefanescu et al. 2003), y las apolo de Sierra Nevada vuelan antes cuando los meses de Mayo son más cálidos (Barea-Azcón et al. 2015). Debido al aumento general de la temperatura en Sierra Nevada (Zamora et al. 2015) es esperable un adelanto fenológico de la especie. Sin embargo nuestros muestreos se realizaron siempre antes, durante y después de las fechas de detección de larvas y adultos en otras zonas a la misma altitud en Sierra Nevada, de forma que es poco probable que no se hubiera detectado la especie cuando estaba presente. Las larvas de apolo tienen una coloración muy llamativa, y llegan a alcanzar un tamaño de varios centímetros, por lo que es poco probable no detectarlas cuando están presentes en un área.

Por lo tanto, creemos que nuestros datos señalan a la práctica desaparición de la especie en el entorno del Puerto de la Ragua, por debajo de los 2200 metros. La ausencia de las apolo de las áreas muestreadas ayuda a entender la diferenciación genética detectada entre las poblaciones occidentales y orientales (Mira et al. 2017). Aunque las mariposas en general, y las apolo en particular, pueden llevar a cabo vuelos largos, que en teoría les permitirían cubrir sin problemas distancias como la que separa las dos zonas utilizadas por la especie en nuestra área de estudio, es razonable asumir que si las características del hábitat no son apropiadas para ellas, esta distancia suponga una barrera efectiva. Cuando las características del hábitat son realmente adversas, pocos kilómetros son suficientes para generar discontinuidades genéticas (Scalercio et al. 2020). La subida en altitud de la línea de límite del bosque es uno de los fenómenos que amenaza la conservación de algunas especies alpinas, como las *Parnassius*, al reducir la superficie de praderas abiertas disponibles, con consecuencias potenciales para el flujo génico entre subpoblaciones y su probabilidad de supervivencia (Roland y Matter 2007). En *Parnassius*, la cantidad de bosque en el hábitat es una de las principales variables que predicen el movimiento de los individuos y la tasa de flujo génico (Roland et al. 2000; Keyghobadi et al. 2005a). Aunque en este caso la subida del límite del bosque se haya producido por una intervención en el hábitat, parece probable que pueda tener consecuencias similares.

Se podría plantear como medida de gestión que pudiera favorecer el uso de la zona por las apolo la realización de claros de los pinares en los bordes de los cortafuegos, una actividad que se está realizando ya en muchas zonas del Parque y que se considera una medida de gestión apropiada en muchas áreas (Bonet et al. 2015; Azpirua et al. 2015). Si las áreas de cortafuegos se ensancharan y se favoreciera una mayor abundancia de *Sedum* y plantas con flores quizás las mariposas que vuelan por encima de los 2200 metros podrían utilizar con más intensidad esas áreas. Otra medida de gestión sencilla para la especie podría ser favorecer las plantas nutricias en las zonas inmediatamente adyacentes a la carretera (zona 1, Fig. 1E), que son en la actualidad áreas casi completamente desprovistas de plantas. Finalmente, se podría plantear la posibilidad de reforzar el flujo génico entre las zonas Oriental y Occidental mediante la captura y traslado entre zonas de algunos individuos durante un período de algunos años acompañada de una monitorización de la variabilidad genética de las poblaciones a ambos lados del Puerto.

Conclusiones

El uso de la zona más baja del Puerto de la Ragua y los cortafuegos por parte de las apolo para dispersarse, alimentarse o poner huevos parece ser muy limitado, si no nulo, y la presencia de la especie es en cualquier caso mucho más probable en las zonas abiertas de mayor altitud. Esto dificulta el intercambio de individuos entre las poblaciones occidentales y orientales, y podría estar detrás de la diferenciación genética entre ambos sectores. Algunas de las características del hábitat son diferentes en las zonas más bajas situadas en los cortafuegos con respecto a las zonas de matorral a altitudes superiores, en concreto, la abundancia de la planta nutricia para las larvas y la abundancia de fuentes de néctar para los adultos. Esto sugiere que las zonas más bajas son de peor calidad para la especie, y permite plantear posibles medidas de gestión de la especie para evitar la desconexión total de las poblaciones orientales y occidentales.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento al Parque Nacional de Sierra Nevada por permitirnos trabajar dentro del Parque. Gracias a Merche Molina y a Marta Precioso por su ayuda con la redacción de algunas secciones. Los autores contaron con los permisos pertinentes de la Junta de Andalucía y el Parque Nacional de Sierra Nevada para llevar a cabo este trabajo. Este trabajo se realizó sin ningún tipo de financiación.

Contribución de los autores

Juan Gabriel Martínez: Análisis formal, Conceptualización, Curaduría de datos, Investigación, Metodología, Redacción – borrador original, Redacción – revisión y edición. Emilio Ayerbe: Curaduría de datos, Investigación. Alberto Tinaut: Conceptualización, Investigación, Metodología, Redacción – borrador original.

Referencias

- Apodaca, J.J., Rissler, L.J., Godwin, J.C. 2012. Population structure and gene flow in a heavily disturbed habitat: implications for the management of the imperilled Red Hills salamander (*Phaeognathus hubrichti*). *Conservation Genetics* 13(4), 913–923. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0340-3>
- Arias Abellán, J. 1981. La repoblación forestal en la vertiente norte de Sierra Nevada. *Cuadernos Geográficos* 11, 283–305.
- Azpirua, R., Bonet, F.J., Zamora, R., Lopez-Onieva, M.R. 2015. Naturalización de pinares de repoblación: preparando el bosque para el cambio. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M., Azpirua, R. (eds) *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*, pp 118–120. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía, Granada, España.
- Baz, A. 2002. Nectar plant sources for the threatened Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L. 1758) in populations of central Spain. *Biological Conservation* 103(3), 277–282. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00138-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00138-0)
- Barea-Azcón, J.M. 2015. Fenología de mariposas diurnas en Sierra Nevada. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M., Azpirua, R. (eds) *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*, pp 118–120. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía, Granada, España.
- Bonet, F.J., Azpirua, R., Navarro, J. 2015. Historia reciente de la gestión forestal en Sierra Nevada: implicaciones para la adaptación al cambio climático. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M., Azpirua, R. (eds) *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*, pp 118–120. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía, Granada, España.
- Brommer, J.E., Fred, M. 1999. Movement of the Apollo butterfly *Parnassius apollo* related to host plant and nectar plant patches. *Ecological Entomology* 24, 1215–131.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/132419>
- Fernández, P., Rodríguez, A., Obregón, R., de Haro, S., Jordano, D., Fernández-Haeger, J. 2016. Fine scale movements of the butterfly *Plebejus argus* in a heterogeneous natural landscape as revealed by GPS tracking. *Journal of Insect Behavior* 29, 80–98.
- Frankham, R. 2015. Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Molecular Ecology* 24(11), 2610–2618. <https://doi.org/10.1111/mec.13139>
- Fred, M.S., Brommer, J.E. 2003. Influence of habitat quality and patch size on occupancy and persistence in two populations of the Apollo butterfly (*Parnassius apollo*). *Journal of Insect Conservation* 7(2), 85–98. <https://doi.org/10.1023/A:1025522603446>
- Fred, M.S., O'Hara, R.B., Brommer, J.E. 2006. Consequences of the spatial configuration of resources for the distribution and dynamics of the endangered *Parnassius apollo* butterfly. *Biological Conservation* 130(2), 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.012>
- Gomariz-Cerezo, G. 1993. Aportación al conocimiento de la distribución y abundancia de *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) en Sierra Nevada (España meridional) (Lepidoptera: Papilionidae). *SHILAP* 21(82), 71–79.
- González-Megías A., Menéndez R., Tinaut A. 2015. Cambio en los rangos altitudinales de insectos en Sierra Nevada: evidencias del cambio climático. En: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M., Aspizua, R. (eds.) *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*, pp 118–120. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía, Granada, España.
- Gutiérrez, D., Harcourt, J., Díez, S.B., Gutiérrez Illán, J., Wilson, R.J. 2013. Models of presence-absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo*. *Landscape Ecology* 28(3), 401–413. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9847-3>
- Habel, J.C., Ulrich, W., Schmitt, T. 2019. Butterflies in corridors: quality matters for specialists. *Insect Conservation and Diversity* 13, 91–98. <https://doi.org/10.1111/icad.12386>
- Johansson, H., Stoks, R., Nilsson-Örtman, V., Ingvarsson, P. K., Johansson, F. 2013. Large-scale patterns in genetic variation, gene flow and differentiation in five species of European Coenagrionid damselfly provide mixed support for the central-marginal hypothesis. *Ecography* 36(6), 744–755. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00064.x>
- Jubete, F., Barea-Azcón, J.M., Escobés, R., Galante, E., Gómez-Calmaestra, R., Manceñido, D.C., Martínez, J.G., et al. 2019. *Bases técnicas para la conservación de los Lepidópteros amenazados en España*. Asociación de Naturalistas Palentinos. Palencia, España.
- Keyghobadi, N., Roland, J., Matter, S. F., Strobeck, C. 2005a. Among- and within-patch components of genetic diversity respond at different rates to habitat fragmentation: an empirical demonstration. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272(1562), 553–560. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2976>

- Keyghobadi, N., Roland, J., Strobeck, C. 2005b. Genetic differentiation and gene flow among populations of the alpine butterfly, *Parnassius smintheus*, vary with landscape connectivity. *Molecular Ecology* 14(7), 1897–1909. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02563.x>
- Kyriazis, C.C., Wayne, R.K., Lohmueller, K.E. 2021. Strongly deleterious mutations are a primary determinant of extinction risk due to inbreeding depression. *Evolution Letters* 5(1), 33–47. <https://doi.org/10.1002/evl3.209>
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241, 1455–1460. <https://doi.org/10.1126/science.3420403>
- Martínez, J.G., Mira, O., Sánchez-Prieto, C.B., Barea-Azcón, J.M., Tinaut, A. 2018. Population size and genetic variability of a relict population of an endangered butterfly, *Parnassius apollo filabricus*. *Insect Conservation and Diversity* 11(3), 294–304. <https://doi.org/10.1111/icad.12276>
- Melbourne, B.A., Hastings, A. 2008. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature* 454, 100–103.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.029>
- Mesa Garrido, M.Á. 2019. Reforestación, silvicultura e incendios forestales en la dinámica del paisaje del Espacio Natural de Sierra Nevada (1881–2018). *Investigaciones Geográficas* 71, 209–234. <https://doi.org/10.14198/ingeo2019.71.10>
- Mira, Ó., Sánchez-Prieto, C.B., Dawson, D.A., Burke, T., Tinaut, A., Martínez, J.G. 2017. *Parnassius apollo nevadensis*: identification of recent population structure and source–sink dynamics. *Conservation Genetics* 18(4), 837–851. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0931-0>
- O’Grady, J.J., Reed, D.H., Brook, B.W., Frankham, R. 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation* 118(4), 513–520. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.002>
- Oki, K., Soga, M., Amano, T., Koike, S. 2021. Power line corridors in conifer plantations as important habitats for butterflies. *Journal of Insect Conservation* 25(5–6), 829–840. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00343-6>
- Olivares, F., Barea-Azcón, J.M., Pérez-López, F.J., Tinaut, A., Henares, I. 2011. *Las mariposas diurnas de Sierra Nevada*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Olivencia, Y.J., Rodríguez, L.P., Calvo, A.C. 2015. Medio siglo en la evolución de los paisajes naturales y agrarios de Sierra Nevada (España). *Boletín de La Asociación de Geógrafos Españoles* 68, 205–232. <https://doi.org/10.21138/bage.1859>
- Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Kuussaari, M., Saarinen, K. 2009. Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology* 15, 732–743. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01789.x>
- Roland, J., Matter, S.F. 2007. Encroaching forests decouple alpine butterfly population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(34), 13702–13704. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705511104>
- Roland, J., Keyghobadi, N., Fownes, S. 2000. Alpine *Parnassius* Butterfly Dispersal - Effects of Landscape and Population-Size. *Ecology* 81, 1642–1653.
- Roland, J., Filazzola, A., Matter, S.F. 2021. Spatial variation in early-winter snow cover determines local dynamics in a network of alpine butterfly populations. *Ecography* 44, 334–343. <https://doi.org/10.1111/ecog.04083>
- Scalercio, S., Cini, A., Menchetti, M., Vodá, R., Bonelli, S., Bordoni, A., Casacci, L.P., et al. 2020. How long is 3 km for a butterfly? Ecological constraints and functional traits explain high mitochondrial genetic diversity between Sicily and the Italian Peninsula. *Journal of Animal Ecology* 89, 2013–2026. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13196>
- Schmeller, D.S., Dolek, M., Geyer, A., Settele, J., Brandl, R. 2011. The effect of conservation efforts on morphological asymmetry in a butterfly population. *Journal for Nature Conservation* 19, 161–165. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2010.11.002>
- Seibold, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarli, D., Ammer, C., et al. 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574(7780), 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Spielman, D., Brook, B.W., Frankham, R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101(42), 15261–15264.
- 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(3), 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>
- Stevens, V.M., Trochet, A., Van Dyck, H., Clobert, J., Baguette, M. 2012. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters* 15, 74–86.
- Suhonen, J., Hilli-Lukkarinen, M., Korkeamäki, E., Kuitunen, M., Kullas, J., Penttinen, J., Salmela, J. 2010. Local extinction of dragonfly and damselfly populations in low- and high-quality habitat patches. *Conservation Biology* 24(4), 1148–1153. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01504.x>
- Todisco, V., Gratton, P., Cesaroni, D., Sbordoni, V. 2010. Phylogeography of *Parnassius apollo*: Hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader. *Biological Journal of the Linnean Society* 101, 169–183.
- van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., Munguira, M.L., Sasic, M., Settele, J., et al. 2010. *European Red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg City, Luxembourg.
- Warren, M.S., Maes, D., van Swaay, C.A.M., Goffart, P., Van Dyck, H., Bourn, N.A.D., Wynhoff, I., et al. 2021. The decline of butterflies in Europe: problems, significance, and possible solutions. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 118, 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002551117>
- Willi, Y., Kristensen, T.N., Sgro, C.M., Weeks, A.R., Orsted, M., Hoffmann, A.A. 2022. Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 119, e2105076119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2105076119>
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Monserrat, V.J. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13(9), 1873–1887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x>
- Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet-García, F.J., Barea-Azcón, J.M., Aspizua, R. 2015. *La huella del Cambio Global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*. *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía, Granada, España.