





Heterogeneidad en las respuestas demográficas asociadas al gradiente altitudinal: el caso de las mariposas en el noreste ibérico

Andreu Ubach^{1,*} , Ferran Páramo¹ , Constantí Stefanescu¹

(1) Grup de Recerca BiBio, Museu de Ciències Naturals de Granollers, c/ Francesc Macià, 51, 08402 Granollers, España

* Autores de correspondencia: A. Ubach [ubach.andreu@gmail.com], C. Stefanescu [canliro@gmail.com]

> Recibido el 21 de enero de 2021 - Aceptado el 12 de marzo de 2021

Cómo citar: Ubach, A. Páramo, F., Stefanescu, C. 2021. Heterogeneidad en las respuestas demográficas asociadas al gradiente altitudinal: el caso de las mariposas en el noreste ibérico. *Ecosistemas* 30(1): 2148. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2148>

Heterogeneidad en las respuestas demográficas asociadas al gradiente altitudinal: el caso de las mariposas en el noreste ibérico

Resumen: Los impactos del cambio global sobre la biodiversidad muestran con frecuencia heterogeneidad de respuestas a nivel espacial. Los programas de ciencia ciudadana como el *Catalan Butterfly Monitoring Scheme* (CBMS) permiten estudiar el estado de las poblaciones de mariposas a largo plazo y en amplias escalas espaciales, y entender así los motores de cambio global que las afectan. En este trabajo se han calculado, utilizando una nueva metodología, las tendencias de un centenar de especies con los datos del CBMS para tres regiones climáticas: alpina, mediterránea húmeda y mediterránea árida. Se han comparado las tendencias de algunas especies comunes entre regiones, así como la relación de dichas tendencias con las características ecológicas de las especies. También se ha estudiado la evolución y cambios de índices ecológicos a nivel de comunidad a partir de transectos de la región alpina con series temporales largas. Los resultados muestran que en las tres regiones el porcentaje de especies en declive supera el de especies en incremento, aunque las comparaciones se han hecho mayormente con especies generalistas y probablemente subestiman el declive que pueden estar experimentando las especies raras. Para las especies comunes, las regresiones han sido más severas en la región mediterránea árida que en la región alpina. En esta última región no se ha encontrado una relación entre las tendencias poblacionales y los índices ecológicos de las especies, pero por el contrario sí se detectan cambios significativos de diferentes índices de la comunidad a nivel local, como resultado principalmente de procesos de abandono del pastoreo y el avance de especies termófilas hacia mayores altitudes.

Palabras clave: mariposas; cambio climático; cambios de hábitat; tendencias; indicadores; regiones climáticas

Heterogeneity in demographic responses associated with the altitudinal gradient: the case of butterflies in north-eastern Iberia

Abstract: The impact of global change on biodiversity often has heterogeneous responses at a spatial scale. Citizen science programs such as the Catalan Butterfly Monitoring Scheme make it possible to study butterfly responses in the long term and over wide spatial scales, which thus helps understand the drivers of global change that are affecting them. In this work a novel methodology and the CBMS data have been used to calculate trends for a hundred species from three climatic regions: Alpine, humid Mediterranean and arid Mediterranean. A comparison between regions of the trends of a number of common species was made, as well as the relationship between these trends and species' ecological characteristics. Changes in the communities at a number of long-term monitored sites were also studied in the Alpine region using several community indices. The results show that in the three regions the percentage of species in decline exceeds that of the species that are increasing. Nevertheless, these comparisons were made using a mainly generalist fraction of the fauna and probably underestimate the declines that certain rare species are suffering. In common species, declines were more severe in the arid Mediterranean region than in the Alpine region. In this latter region there was no relationship between population trends and the ecological indices of the species. Conversely, significant changes were detected in certain community indices at local level, mainly due to the abandonment of grazing and the movement of thermophilic species towards higher altitudes.

Keywords: butterflies; climate change; habitat change; trends; indicators; climatic regions

Introducción

Existen numerosas evidencias del impacto que el cambio global, con sus múltiples manifestaciones, está teniendo sobre la biodiversidad a escala global (p.e. [Dirzo et al. 2014](#); [Wagner 2020](#)). No obstante, la magnitud de este impacto en las comunidades naturales varía considerablemente a nivel espacial. Por ejemplo, en el hemisferio norte, el calentamiento global, durante las últimas dos décadas ha sido comparativamente más intenso en las latitudes altas y ello ha conllevado avances fenológicos también más mar-

cados en esas latitudes ([Post et al. 2018](#)). El cambio climático también puede influir de forma distinta en la dinámica de las especies según las poblaciones se encuentren en el centro o en los extremos del área de distribución. En general, las poblaciones situadas en los extremos son más sensibles a las variaciones climáticas ([Mills et al. 2017](#)) y, comparativamente, las tendencias suelen ser más positivas en las poblaciones que corresponden al extremo frío que las que corresponden al extremo cálido, tanto latitudinalmente como altitudinalmente ([Hampe y Petit 2005](#); [Wilson et al. 2005](#); [Franco et al. 2006](#); [Thomas 2010](#)).

A escalas más finas, los cambios en los usos del suelo - el otro gran motor del cambio global- generalmente muestran heterogeneidad, y ello puede generar mosaicos en las respuestas de la biodiversidad. Por ejemplo, los problemas derivados de la destrucción y fragmentación de los hábitats pueden paliarse en parte de un territorio a partir de diseños adecuados de zonas protegidas. Así, recientemente se ha comprobado que cerca del 50% de las especies de aves, especialmente aquellas con preferencias por los ambientes forestales, muestran tendencias poblacionales más positivas en el interior y proximidad de la red europea Natura 2000 que en áreas colindantes, pero más alejadas y no protegidas (Pellissier et al. 2020). Ese mismo trabajo, sin embargo, ponía de manifiesto que los efectos pueden variar de forma acusada según el grupo taxonómico considerado: a diferencia de lo que ocurre con las aves, las especies de mariposas diurnas se veían muy poco afectadas, un resultado que alerta de las limitaciones del diseño actual de esta red de áreas protegidas para favorecer a este grupo de insectos.

La posibilidad de detectar estas respuestas heterogéneas al cambio global se ve frecuentemente limitada por la dificultad de disponer de datos de un número suficiente de especies a escalas espaciales y temporales adecuadas. No obstante, en las últimas décadas, este problema se ha visto crecientemente solventado gracias a la consolidación de programas de monitoreo de la biodiversidad basados en la ciencia ciudadana, capaces de recabar información sobre grupos bioindicadores en áreas extensas (Pocock et al. 2018). Afortunadamente, en el ámbito ibérico se dispone de programas de seguimiento de la biodiversidad bien consolidados, por ejemplo, en el caso de las aves (Martí y Del Moral 1997; Herrando et al. 2008) y de las mariposas (Munguira et al. 2014). Para este último grupo, en particular, el programa Catalan Butterfly Monitoring Scheme está documentando, desde mediados de la década de los 90, los cambios que experimentan las comunidades de mariposas en un gran número de localidades distribuidas por Cataluña, Andorra y las Islas Baleares. Estas localidades se distribuyen en ambientes muy diversos, sometidos a distintas presiones antrópicas y a climas dispares, una situación óptima para abordar la cuestión de la heterogeneidad de las respuestas de la biodiversidad al cambio global a unas escalas espacial y temporal adecuadas.

Recientemente, para facilitar la comparación de las tendencias de las mariposas a nivel europeo a partir de datos de monitoreo, se ha desarrollado una metodología que mejora ostensiblemente las estimas poblacionales (Schmucki et al. 2016). El método produce curvas fenológicas de las especies en regiones con un clima homogéneo, asumiendo que dentro de una región climática las poblaciones de una determinada especie muestran una fenología similar. La curva fenológica patrón permite interpolar con mucha mayor fiabilidad los datos no disponibles en localidades concretas y producir así índices de abundancia más fiables. En este trabajo hemos aplicado esta metodología para explorar el nivel de coincidencia en las tendencias poblacionales de mariposas diurnas comunes en el noreste peninsular en las 2-3 últimas décadas, distinguiendo tres regiones con climas bien diferenciados, el ambiente alpino, el ambiente mediterráneo húmedo y el ambiente mediterráneo árido. Partiendo de resultados recientes que sugieren que las especies de mariposas que han sufrido regresiones más fuertes en el noreste peninsular son las que prefieren los ambientes más áridos (Herrando et al. 2019), esperamos que, en conjunto, las tendencias poblacionales en la región de montaña serán más positivas que en las dos regiones mediterráneas.

En un segundo análisis hemos intentado relacionar las tendencias poblacionales con características ecológicas de las especies. Para ello, utilizamos cuatro medidas del nicho ecológico, dos de las cuales están relacionadas con las preferencias de hábitat de los adultos, y dos con el nicho climático de las especies. Ambos tipos de medidas han sido identificadas como predictores de las tendencias generales en estudios anteriores (Stefanescu et al. 2011b; Melero et al. 2016; Herrando et al. 2019; Ubach et al. 2020).

Además de las tendencias poblacionales, el monitoreo a largo plazo en localidades fijas proporciona la posibilidad de explorar los cambios que se producen a nivel de comunidad. Para ello se pueden calcular fácilmente varios índices de comunidad basados en las estimas de nicho de las especies, ponderadas según su abundancia, y estudiar qué aspectos ecológicos son más relevantes en los cambios recientemente observados (Devictor et al. 2012). En este contexto, en un tercer análisis nos hemos centrado en unas pocas comunidades de áreas de montaña, que han sido monitorizadas regularmente en períodos de al menos 14 años, para identificar las tendencias más importantes que han tenido lugar.

Material y métodos

Área de estudio y muestreo de mariposas

Para este trabajo se han utilizado los datos del programa de seguimiento Catalan Butterfly Monitoring Scheme (CBMS). En este programa de ciencia ciudadana se obtienen datos de la abundancia de las poblaciones de mariposas mediante conteos realizados en transectos fijos. La metodología de muestreo es común a la de otros programas similares en países europeos, y se basa en la desarrollada originalmente en el Reino Unido (Pollard y Yates 1993). Los conteos de mariposas adultas se llevan a cabo a lo largo de itinerarios, generalmente de 1.5-2 km de longitud, considerando únicamente una franja de 5 x 5 m (2.5 m a ambos lados y 5 m enfrente del investigador) mientras se progresa a un ritmo constante. El itinerario está dividido en un número variable de secciones, que se corresponden con distintos tipos de hábitats. Idealmente, los censos se repiten un total de 30 semanas, desde la primera de marzo hasta la última de setiembre, siempre y cuando las condiciones meteorológicas sean adecuadas y permitan la actividad normal de las mariposas.

El CBMS se inició en 1994, y hasta 2020 se han obtenido datos de 188 especies de mariposas, en 185 itinerarios o estaciones de muestreo distribuidas por el conjunto de Cataluña, Andorra e Islas Baleares (Fig. 1). Las series temporales varían según la localidad, con un 40% de las estaciones con datos de 10 o más años. Para más información sobre el CBMS, se puede consultar <http://www.catalanbms.org>.

Análisis de datos

Cálculo de tendencias poblacionales

Los niveles poblacionales anuales de las especies se han estimado mediante índices de abundancia calculados a partir de la suma de los conteos en cada itinerario. Para la estimación de los conteos de semanas no muestreadas se ha ajustado una curva de vuelo a partir de los conteos de diferentes itinerarios de una región climática determinada mediante un GAM regional (Schmucki et al. 2016). Esto consiste en ajustar un modelo general aditivo a los conteos de una especie en función de su fenología en los distintos itinerarios dentro de una región climática. La curva fenológica resultante, adaptada según la abundancia de la especie en cada localidad, permite entonces estimar los índices de abundancia a nivel local. En una segunda fase, se utiliza un GLM para generar un índice anual regional colapsando los índices locales de las localidades donde hay poblaciones viables de la especie en un solo valor por año. El modelo corrige el sesgo de que algunos itinerarios dispongan de más datos que otros repartiendo el peso de los datos locales según el porcentaje de curva fenológica muestreada en cada localidad. También estima indirectamente el valor de años que no tienen suficientes datos para cumplir el umbral establecido. Posteriormente, se ajusta un modelo lineal para calcular la tendencia temporal de este índice anual, añadiendo unos intervalos de confianza del 95% a partir de un método *bootstrap*, que repite hasta 500 veces los cálculos con submuestras aleatorias de los datos. El paquete estadístico en R para realizar estos cálculos se puede descargar en Schmucki et al. (2021).

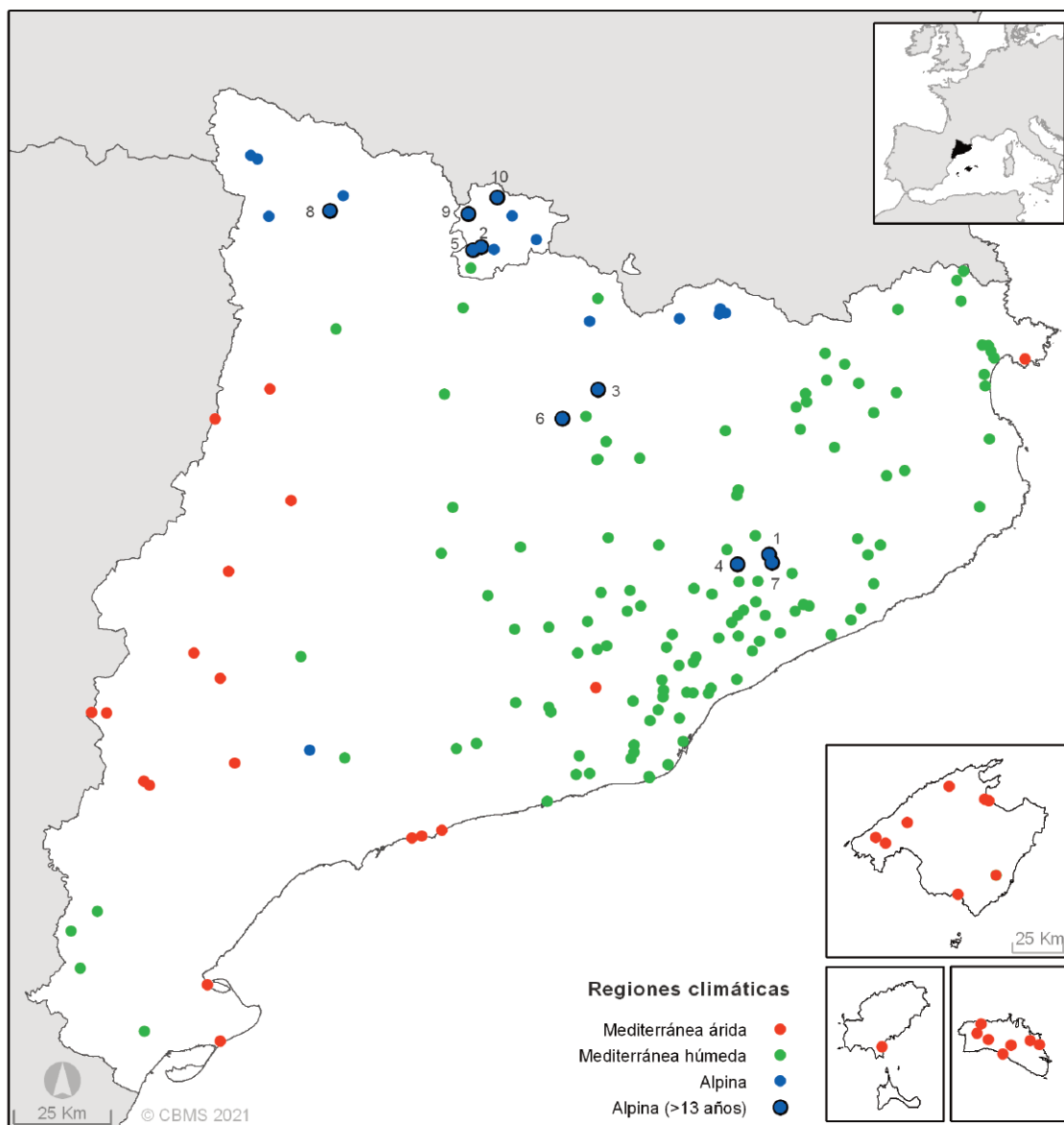


Figura 1. Mapa de la región estudiada con los itinerarios presentes en la red CBMS desde el inicio del proyecto. El color es indicativo de la pertenencia de un itinerario a una de las tres regiones climáticas estudiadas (azul: alpina, verde: mediterránea húmeda, rojo: mediterránea árida). Los 10 itinerarios de la región alpina con más de 13 años de datos se encuentran numerados.

Figure 1. Map of the study region with all the itineraries in the CBMS network since the beginning of the project. The colour indicates the climatic region of each itinerary (blue: alpine, green: Mediterranean – humid, red: Mediterranean – arid). The 10 itineraries from the alpine region with >13 years of data are numbered.

En el presente trabajo se han diferenciado tres regiones climáticas en las cuales se ha aplicado la técnica del GAM regional. Estas regiones se han establecido utilizando un umbral de 21DDG (número de horas por año en que se supera una temperatura de 21°C; datos proporcionados por el Servei Meteorològic de Catalunya) y corresponden mayoritariamente con las clasificadas por Metzger et al. (2013) como: (1) región alpina ($\leq 0-150$ DDG), (2) región mediterránea húmeda (entre 150-400 DDG), (3) región mediterránea árida (≥ 400 DDG). El número de estaciones del CBMS disponibles para cada una de las regiones es, respectivamente, 24, 123 y 33 (Fig. 1).

Se han establecido unos criterios mínimos para estimar la tendencia de una especie en una región. El índice anual de abundancia solo se ha calculado cuando para la especie se tienen datos para un mínimo de cinco poblaciones con dos o más conteos positivos, es decir, la especie ha aparecido al menos dos semanas esa temporada. Además, la tendencia temporal solo se ha calculado en especies con series de cuatro o más índices anuales. De acuerdo con estos criterios, se han podido calcular las tendencias de 58 especies en la región alpina, 89 en la

región mediterránea húmeda y 21 en la región mediterránea árida (Tabla A1).

Comparación de tendencias entre regiones climáticas

Se han utilizado modelos lineales mixtos (LMM) para comprobar si existen diferencias en los valores de las tendencias poblacionales entre regiones. En estos modelos la variable dependiente es la magnitud de la tendencia poblacional de una especie, es decir, la pendiente de la tendencia obtenida con el modelo lineal (ver apartado anterior), la región es un factor fijo, y la especie es un factor aleatorio. En este análisis se han seleccionado aquellas especies con series temporales de un mínimo de 10 años. Este criterio es mucho más conservador que el de los cuatro años utilizados en el cálculo de tendencias poblacionales (ver apartado anterior) y, por tanto, reduce el número de especies que pueden compararse entre regiones. De este modo, las tendencias corresponden a segmentos temporales suficientemente amplios y representativos de la situación en las dos últimas décadas. Las comparaciones se han hecho por pares de regiones (tres modelos en total). Para los modelos LMM se ha utilizado el paquete *lme4* en RStudio versión 1.3.1.

Tendencias poblacionales y características ecológicas de las especies

Para relacionar las tendencias regionales con las características ecológicas de las especies, se han utilizado cuatro indicadores del nicho ecológico, dos relacionados con el clima (STI y SPI), y dos con el hábitat (SSI y TAO).

El STI (*Species Temperature Index*) corresponde al promedio de la temperatura media anual que experimenta la especie en el conjunto de su distribución ibérica (según datos actualizados de [García-Barros et al. 2004](#)). El SPI (*Species Precipitation Index*) es un índice equivalente para la precipitación anual acumulada. Para más detalles sobre el cálculo de estos índices, véase [Herrando et al. 2019](#).

El índice TAO sitúa la preferencia de una especie a lo largo de un gradiente que va desde ambientes cerrados (forestales) a ambientes abiertos (prados). El índice se calcula a partir de datos de la densidad de las especies en las secciones de los itinerarios del CBMS, previamente clasificadas como “abiertas” o “cerradas” en función de las comunidades vegetales dominantes. La metodología de cálculo de este índice, que queda acotado entre -1 (para una especie totalmente forestal) y +1 (para una especie totalmente ligada a ambientes abiertos) se describe en [Ubach et al. 2020](#).

El SSI (*Species Specialization Index*) estima el grado de especialización de una especie respecto al uso de los diferentes tipos de hábitat. Se calcula a partir de la distribución de la densidad de los adultos en las secciones de los itinerarios del CBMS, previamente asignadas a 19 categorías de hábitat según la adaptación del código Corine a las comunidades vegetales de Cataluña ([Carreras et al. 2015](#)). 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 (aunque con los datos del CBMS, los máximos especialistas no superan nunca un valor de 4).

Para relacionar las tendencias poblacionales con estos indicadores se han construido modelos lineales en cada región, siendo la variable dependiente la tendencia de la especie en esa región, y los predictores los cuatro índices de nicho. En los modelos también se han incluido las interacciones bivariantes entre las variables climáticas y las de hábitat. Sin embargo, debido a la alta colinealidad entre el SPI y STI (-0.81 en la región alpina, -0.68 en la región mediterránea húmeda, -0.47 en la región mediterránea árida, mediante la correlación de Pearson), se ha optado por realizar modelos utilizando las dos variables de hábitat solo con el STI o con el SPI. Previamente a la modelización, las variables se han escalado debido a su diferente magnitud de valores utilizando la función “scale” de R.

Indicadores de comunidad

Se han seleccionado 10 itinerarios de la región alpina con 14 o más años de seguimiento como muestra de las tendencias eco-

lógicas que han mostrado las comunidades de montaña en las dos últimas décadas. Se han utilizado los mismos cuatro indicadores específicos del nicho ecológico (SSI, TAO, STI, SPI) para derivar los correspondientes indicadores de comunidad. El índice de comunidad de un año y lugar concreto se resume como la suma de los índices específicos multiplicados por el índice de abundancia relativa de la especie (calculado con el GAM regional), dividida por la suma de todas las abundancias. De acuerdo con los criterios mínimos establecidos, para un determinado año las especies que han aparecido en un solo conteo se han excluido de la comunidad al ser consideradas como ocasionales. En estos cálculos, las abundancias relativas se han transformado con una raíz cuadrada para minimizar las diferencias de densidad que existen entre las distintas especies. Los análisis sin esta transformación proporcionan, sin embargo, resultados cualitativamente similares. Posteriormente, se ha contrastado con un modelo lineal si existen cambios significativos en la evolución de los índices de comunidad, que representan entonces los factores principales de cambio a nivel local. Este método ha sido ampliamente utilizado en trabajos previos, por ejemplo, para poner de manifiesto cómo las comunidades europeas de mariposas y aves han pasado a estar progresivamente dominadas por especies más termófilas ([Devictor et al. 2012](#)) o por especies más generalistas ([Le Viol et al. 2012](#)) a causa del cambio global.

Resultados

Se ha calculado la tendencia (series temporales de cuatro o más años) para un total de 105 especies de mariposas, aunque el número varía fuertemente según la región ([Tabla 1](#)). En la región mediterránea húmeda, con más itinerarios ([Fig. 1](#)), se han estimado tendencias para 89 especies y a partir de series temporales generalmente de más de dos décadas. Debido a la alta diversidad lepidopterológica, en la región de montaña se han estimado más del doble de tendencias (58) que en la región mediterránea árida (21), si bien las series anuales son similares en ambas regiones (aproximadamente unos 15 años de media).

Independientemente de la región, las especies con regresiones poblacionales (tendencias negativas significativas) son mucho más frecuentes que las especies con aumentos (tendencias positivas significativas). Las tendencias estables ocupan una posición intermedia. Alrededor de un tercio de las tendencias son inciertas en las dos regiones mediterráneas, siendo este número notablemente más elevado en la región alpina (59%). Esta proporción tan alta se debe a un número todavía bajo de itinerarios combinado con series anuales relativamente cortas en esta región ([Tabla A1](#)).

La comparación de las tendencias entre regiones se ha limitado a las especies con series anuales de por lo menos 10 años. De éstas, las que más han aumentado son *Pararge aegeria* y *Lysandra bellargus* en la región alpina, *Gonepteryx cleopatra* y *Brintesia circe* en la región mediterránea húmeda, y *Celastrina argiolus* en la re-

Tabla 1. Resultado general de las tendencias calculadas para las tres regiones climáticas, con los porcentajes de cada una de las categorías proporcionadas por el software rBMS.

Table 1. General results of population trends for the three climatic regions, with the percentages of trend categories given by the rBMS software.

Región climática	Alpina	Mediterránea húmeda	Mediterránea árida
Nº Especies	58	89	21
Nº Años serie	13.88±5.54	22.84±5.41	16.71±5.54
% especies regresión	22.41	31.46	28.57
% especies incremento	3.45	2.24	14.29
% especies estable	15.51	30.33	23.81
% especies incierta	58.63	35.95	33.33

gión mediterránea árida. Entre las que han disminuido más fuertemente se encuentran *Satyrus actaea* en la región alpina, *Aporia crategi*, *Euphydryas aurinia*, *Glaucopsyche melanops*, *Melanargia occitanica* y *Erynnis tages* en la región mediterránea húmeda, y *Pontia daplidice*, *Callophrys rubi* y *Aricia cramera* en la región mediterránea árida. En la **Tabla A1** se encuentran las tendencias de todas las especies calculadas por cada región con el valor multiplicativo de la tasa de cambio anual.

La magnitud de las tendencias poblacionales no difiere significativamente entre las regiones alpina y mediterránea húmeda para las 35 especies comparadas ($P=0.66$), ni tampoco entre las regiones mediterráneas húmeda y árida para las 17 especies comparadas ($P=0.429$). Por el contrario, las tendencias sí son significativamente más negativas en la región mediterránea árida respecto a la región alpina ($P=0.002$), si bien la comparación se basa solamente en 10 especies.

Los modelos estadísticos a partir de los indicadores específicos se realizaron por separado con el STI y el SPI debido a la alta colinealidad entre ambos (**Tabla 2**). En la región alpina, ninguno de los índices de nicho, ni sus interacciones, tienen poder predictivo sobre la magnitud de la tendencia poblacional. En cambio, sí se observan relaciones significativas en las regiones mediterráneas. En la región húmeda el índice TAO es altamente significativo en el modelo que incluye el SPI, indicando que las especies con mayor preferencia por ambientes abiertos son las que tienen una tendencia más negativa. En este modelo, la interacción entre TAO y SPI indica, además, que las tendencias más positivas se observan para la combinación de especies que prefieren ambientes cerrados y relativamente secos. Tanto en el modelo que utiliza el STI como el que utiliza el SPI, aparecen efectos significativos de la interacción entre el TAO y el índice de especialización de hábitat (SSI), que se interpreta como una tendencia más fuertemente negativa en las especies que prefieren los ambientes abiertos y además son marcadamente especialistas.

A pesar del bajo número de especies, en los modelos de la región mediterránea árida aparecen muchos factores significativos. Las especies especialistas (altos valores de SSI) son las que muestran tendencias poblacionales más negativas, tanto con el STI como con el SPI. Además, el SSI interacciona con ambos factores climáticos en sus respectivos modelos, indicando que las especies generalistas asociadas con un índice pluviométrico bajo o un índice térmico alto tienen un mayor declive poblacional. Aun así, para comprender esta aparente contradicción hay que notar que para esta región no disponemos de datos de tendencias de auténticos especialistas, siendo el valor máximo de SSI de solo 1.20 (para *Leptotes pirithous*), lo cual limita la interpretación de estos resultados. El modelo con STI apunta a otras relaciones significativas con los indicadores de hábitat y climáticos. Las especies con preferencia por ambientes abiertos y las más termófilas muestran tendencias más negativas. Además, se observa una interacción significativa entre los índices TAO y STI que indica declives poblacionales más fuertes en especies asociadas a espacios abiertos y con menor índice térmico.

Los índices de comunidad en los 10 itinerarios monitorizados entre 14-27 años en la zona de montaña muestran numerosas tendencias significativas (**Tabla 3**). Las dos relaciones más extendidas son la disminución del índice TAOc y el aumento del índice térmico (CTI), ambas observadas en el 60% de los itinerarios (**Fig. 2**). En el primer caso, la tendencia negativa refleja un dominio progresivo de las especies que prefieren los ambientes forestales en detrimento de las especies propias de ambientes abiertos (**Fig. 2a**), mientras que en el segundo caso se observa una tendencia a un mayor predominio de las especies más termófilas (**Fig. 2b**). Además, en el 40% de los itinerarios también se observa un cambio significativo en el nivel de especialización de hábitat, siempre hacia un aumento relativo de las especies más generalistas (tendencia negativa del CSI). El índice CPI muestra solo tres relaciones significativas, y además con signos opuestos según los itinerarios.

Tabla 2. Resultado de los modelos lineales generalizados para explicar qué indicadores específicos predicen la magnitud de las tendencias poblacionales en cada una de las tres regiones bioclimáticas. SSI: índice específico de especialización de hábitat, TAO: índice específico de preferencia por ambientes cerrados-abiertos, STI: índice específico de preferencia térmica, SPI: índice específico de preferencia pluviométrica. Se realizaron dos análisis por separado con STI y SPI debido a la alta colinealidad entre estas dos variables.

Table 2. Results of the generalized linear models examining species indicators that predict the magnitude of population trends in all three climatic regions. SSI: species specialization index. TAO: species index for open-closed habitat preference, STI: species temperature index, SPI: species precipitation index. Two models were made separately with STI and SPI given the high collinearity between both variables.

	Alpina(58 spp.)		M. húmeda (89 spp.)		M. árida (21 spp.)	
	Coefficiente	p-valor	Coefficiente	p-valor	Coefficiente	p-valor
Modelos con SPI						
SSI	0.334	0.169	-2.46e-1	0.38	-12.04	0.04**
TAO	-0.747	0.325	-9.68e-1	6.09e-5***	2.871	0.208
SPI	0.001	0.170	-3.39e-4	0.406	-0.009	0.077
SSI:TAO	0.107	0.351	3.36e-1	0.016*	2.39	0.012*
SSI:SPI	-0.001	0.064	7.66e-5	0.827	0.017	0.005**
TAO:SPI	0.001	0.362	9.14e-4	0.003**	-0.006	0.057
Modelos con STI						
SSI	0.089	0.713	-0.309	0.229	-39.16	0.001**
TAO	0.685	0.345	0.208	0.630	-13.95	0.001**
STI	0.021	0.531	0.006	0.802	-3.12	0.001***
SSI:TAO	0.059	0.619	0.356	0.007**	0.20	0.832
SSI:STI	-0.016	0.434	0.008	0.699	3.04	0.001**
TAO:STI	-0.057	0.298	-0.044	0.164	1.06	0.005**

Tabla 3. Direcciones de cambio en 10 comunidades de mariposas de montaña monitorizadas entre 14-27 años. Se han aplicado modelos lineales entre los distintos índices de comunidad (calculados a partir de los correspondientes índices específicos) y los años de monitoreo para el índice de especialización (CSI), abierto-cerrado (TAOC), térmico (CTI) y pluviométrico (CPI). El sentido de la flecha indica la dirección de cambio y el número de flechas indica el nivel de significación (↑: $P < 0.05$, ↑↑: $P < 0.01$, ↑↑↑: $P < 0.001$).

Table 3. Changes of 10 mountain butterfly communities monitored between 14-27 years. Linear models were applied to different community indices (calculated from the corresponding species indices) and monitoring years for the specialization index (CSI), open-closed index (TAOC), temperature index (CTI) and precipitation index (CPI). Arrow directions indicate the direction of the change, while the number of arrows corresponds to the significance level (↑: $P < 0.05$, ↑↑: $P < 0.01$, ↑↑↑: $P < 0.001$).

Itinerario	Mapa	Altitud	Años	CSI	TAOC	CTI	CPI
El Puig	1	1030	27	↓↓	↓↓↓	↑	
Rec del Solà	2	1103	14		↓↓	↑	
Nou de Berguedà	3	1124	18	↓↓	↓↓↓		↑↑
Pla de la Calma	4	1193	24	↓		↑↑	↓↓
Enclar	5	1208	15		↓		
Campllong	6	1288	18		↓↓↓	↑	
Turó de l'Home	7	1656	14			↑	
Sant Maurici	8	1702	17	↓	↓↓	↑	↓
Comapedrosa	9	1782	15				
Sorteny	10	1946	15				

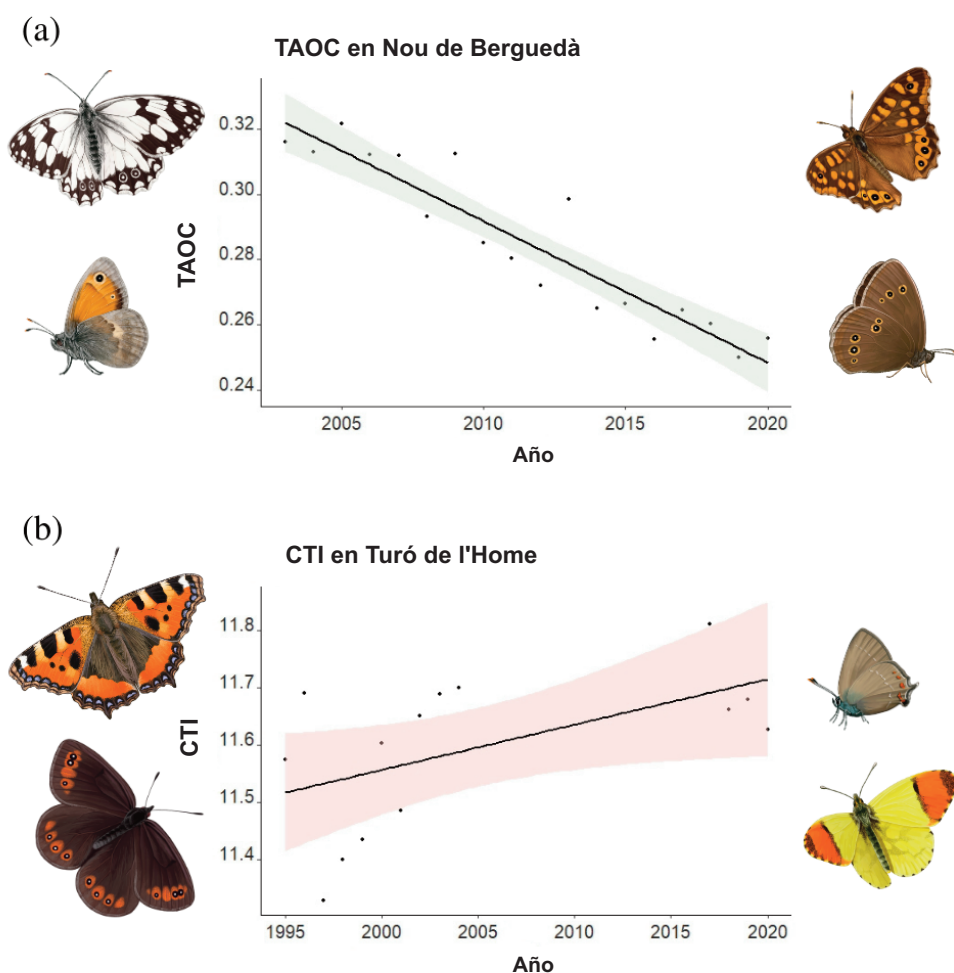


Figura 2. Evolución de los índices de comunidad en las últimas dos décadas, ilustrativos de los diferentes motores de cambio. (a) En La Nou de Berguedà (1124 m), en el Prepirineo, se observa una disminución significativa del índice abierto-cerrado (TAOC), y una progresiva sustitución de especies de ambientes abiertos (*Melanargia lachesis* (TAO=0,458), *Coenonympha pamphilus* (TAO=0,657)) por otras de ambientes cerrados (*Aphantopus hyperanthus* (TAO=0,219), *Pararge aegeria*, (TAO=-0,416)). (b) En el Turó de l'Home (1656 m), en la cima del Montseny, se observa una tendencia regresiva de especies montanas (*Aglais urticae* (STI=10,51), *Erebia meolans* (STI=8,73)) y un aumento en las poblaciones de especies termófilas (*Satyrrium esculi* (STI=12,94), *Anthocharis euphenoides* (STI=11,88)).

Figure 2. Community index trends in the two recent decades illustrating different drivers of global change. (a) Nou de Berguedà (1124 m), Prepyrenees: A significant TAOC decline and a progressive substitution of open space species (Iberian marbled white, *Melanargia lachesis* (TAO=0.458), small heath, *Coenonympha pamphilus* (TAO=0.657) by more forest-preferring species (ringlet, *Aphantopus hyperanthus* (TAO=0.219), speckled wood *Pararge aegeria*, (TAO=-0.416)). (b) Turó de l'Home (1656 m), Montseny summit: an observed regression of montane species (small tortoiseshell, *Aglais urticae* (STI=10.51), piedmont ringlet, *Erebia meolans* (STI=8.73)) and an increase on the thermophilic species (false ilex hairstreak, *Satyrrium esculi* (STI=12.94), Provence orange tip, *Anthocharis euphenoides* (STI=11.88)).

Discusión

En este trabajo hemos utilizado datos del programa de seguimiento CBMS para comprobar si existen diferencias en las tendencias poblacionales recientes de las mariposas diurnas en tres regiones climáticas del noreste peninsular. A partir de la herramienta analítica que propone el GAM regional y su implementación en un paquete estadístico de libre acceso (Schmucki et al. 2016; 2019), hemos podido mejorar las estimas de las abundancias anuales en las localidades de muestreo y, posteriormente, calcular tendencias poblacionales ajustadas a regiones que presentan condiciones climáticas homogéneas. Este aspecto supone una mejora importante respecto a cálculos anteriores en los que las tendencias se estimaban para todo el conjunto del noreste peninsular, sin valorar la posibilidad de que las tendencias específicas varíen en ambientes tan distintos como la alta montaña o los ecosistemas mediterráneos áridos. Como contrapartida, esta división implica reducir la muestra disponible en cada región y, en último término, reducir el número de tendencias que pueden calcularse.

Los resultados coinciden con las estimas previas generales al mostrar un porcentaje mucho mayor de especies en regresión que de especies en aumento (Stefanescu et al. 2011b; Melero et al. 2016). Este predominio en las tendencias negativas es una constante en estudios que evalúan la situación reciente de los insectos, y de las mariposas en particular (Thomas 2016; Sánchez-Bayo y Wickhuys 2019; Wagner 2020; Seibold et al. 2020), y es una muestra clara del impacto mayoritariamente negativo que supone el cambio global sobre este grupo. No obstante, en nuestros análisis, la relación entre especies en regresión y en aumento, varía acusadamente según la región climática. Así, en la región mediterránea árida se detectan el doble de especies en regresión que especies en aumento, pero esta proporción aumenta hasta 6 y 14 veces más en la región alpina y mediterránea húmeda respectivamente. Con toda probabilidad, la disparidad de valores es, en buena parte, un artefacto relacionado con las limitaciones del muestreo. La región mediterránea húmeda, la más extensa y habitada, tiene una mayor concentración de itinerarios del CBMS. Gracias a ello, se pueden calcular tendencias poblacionales para muchas más especies que en las otras dos regiones, incluyendo las de mariposas más raras y de carácter más especialista que son, justamente, las que acusan más rápidamente los efectos negativos del cambio global y muestran tendencias regresivas más evidentes (p.e. Warren et al. 2001; Ekroos et al. 2010; Eskildsen et al. 2015; Habel et al. 2019). En las otras dos regiones, el número más limitado de itinerarios significa que las tendencias solo se pueden calcular para las especies más generalistas, ampliamente distribuidas. Este es un aspecto importante a tener en cuenta cuando se evalúan los resultados que proporcionan programas de monitoreo, sobre todo cuando éstos se basan en pocos puntos de muestreo; en estos casos, es muy posible que tiendan a subestimar la pérdida de biodiversidad por el sesgo hacia el componente más generalista del grupo estudiado.

A pesar de estas limitaciones, cuando la comparación de las tendencias poblacionales se restringe a especies compartidas entre regiones climáticas y, además, con series anuales largas, se obtienen resultados interesantes que parcialmente confirman nuestras predicciones. Concretamente, se observa una diferencia significativa en las tendencias entre las dos regiones más extremas, siendo las de la región mediterránea árida más negativas que las de la región alpina. En un trabajo reciente con datos del CBMS, Herrando et al. (2019) encontraron un patrón general según el cual las especies con preferencia por ambientes más áridos han sufrido declives más fuertes que las de ambientes húmedos en las dos últimas décadas. Los autores especulaban que la razón más probable de ello es el impacto negativo del cambio climático (especialmente la creciente frecuencia de los episodios de sequía) sobre la supervivencia de los estadios inmaduros de los lepidópteros que habitan las zonas más cálidas y secas. En el presente análisis, este patrón interespecífico se refuerza a nivel intraespecífico, de manera que dentro de una especie las poblaciones que

ocupan los ambientes más áridos son también las que han experimentado una regresión más acusada. Esta situación, de hecho, ya se había puesto de manifiesto en el caso de *Pieris napi* (Carnicer et al. 2019), si bien esta especie no aparece entre las incluidas en la comparación entre la región alpina y la mediterránea árida por su rareza en esta última. Nuestra comparación se basa en tan solo 10 especies, todas ellas muy comunes (Tabla A1) pero, aun así, la diferencia es muy apreciable. El conjunto de las poblaciones de la zona árida tiene una tasa multiplicativa de cambio anual inferior a 1 (media±SD: 0.973±0.025), que denota un declive, y que contrasta con la tendencia a un ligero aumento en la zona alpina (1.004±0.0232). Estos resultados están en la línea del trabajo de Stefanescu et al. (2011a), que ya apuntaban a una regresión de las especies generalistas en los ambientes más áridos del noreste peninsular a causa del calentamiento global combinado con la intensificación agrícola.

El intento de identificar características del nicho ecológico de las especies que explique la magnitud de las tendencias ha tenido un éxito variable según la región climática. Los índices utilizados no tienen poder predictivo en la región alpina, pero sí en cambio en las regiones mediterráneas. En éstas, se pone de manifiesto que las especies asociadas a los ambientes más abiertos, especialmente las más especialistas, sufren declives más acusados. Tal como hemos apuntado en ocasiones anteriores, el abandono del pastoreo en extensas áreas de nuestra geografía está afectando muy marcadamente a los especialistas de prados (Herrando et al. 2016), un proceso que también se observa en otras regiones de la Europa meridional (Slancarova et al. 2016) y que en último término comporta extinciones locales (Ubach et al. 2020). Los modelos indican, además, que los cambios relacionados con los usos del suelo interactúan con el cambio climático y aceleran el declive en las poblaciones que ocupan los ecosistemas mediterráneos (véase Stefanescu et al. 2011a; Herrando et al. 2019). La ausencia de relaciones significativas en la región alpina sugiere, nuevamente, que la afectación negativa de este conjunto de factores sobre la fauna de mariposas es menor. No obstante, ello no significa que esos mismos factores no estén actuando también en las zonas de montaña. Precisamente, el análisis de los cambios a nivel de comunidad en 10 localidades de montaña monitorizadas por períodos de 1-2 décadas muestra inequívocamente como la composición está variando en relación con los procesos del cambio global.

Al trabajar con toda la comunidad es posible utilizar información de todas las especies, incluidas las que no son suficientemente comunes para estimar tendencias poblacionales. En este sentido, los cálculos a nivel de comunidad permiten detectar patrones en la zona alpina que no quedaban reflejados en el análisis anterior, como por ejemplo las consecuencias del abandono del pastoreo y el avance de especies termófilas hacia mayores altitudes. Por ejemplo, la tendencia del índice TAO hacia valores más negativos en más de la mitad de los casos estudiados muestra el aumento relativo de las especies asociadas al bosque y matorral en detrimento de las típicas de prados. Esta tendencia es muy general en el noreste peninsular y, como ya hemos comentado, es consecuencia del abandono del pastoreo extensivo y un aumento progresivo de las masas forestales, bien documentado por Cervera et al. (2019). Estos autores identifican, además, la altitud como un factor que favorece la velocidad de este proceso, puesto que es en las zonas de montaña donde el éxodo rural ha sido más intenso y rápido. Los itinerarios de Campllong y la Nou de Berguedà, situados en el Prepirineo, representan ejemplos excelentes de esta problemática (Fig. 2a). En estos ambientes, encontramos numerosas especies propias de ecosistemas abiertos en declive local, como *Melanargia lachesis*, *Coenonympha glycerion*, *Coenonympha pamphilus* o *Plebejus argus*. Las especies en incremento son típicamente forestales, como *Pararge aegeria*, *Limnitis camilla*, *Polygonia c-album* o *Aphantopus hyperantus*.

El calentamiento global también actúa como un motor de cambio en las comunidades de mariposas de las montañas, tal como ha sido demostrado en varios estudios y se deriva de nuestros

datos. A nivel ibérico, el desplazamiento de especies más termófilas hacia mayores altitudes ha sido bien estudiado y documentado en la Sierra de Guadarrama para un período de más de cuatro décadas, con métodos diversos incluido el cálculo del CTI (Wilson et al. 2005, 2007; Nieto-Sánchez et al. 2015). En el Mediterráneo oriental, Zografou et al. (2014) también han constatado aumentos del CTI en comunidades de mariposas para un período más corto de 15 años, en un área montañosa de Grecia de altitud moderada (un máximo de 650 m).

En el presente trabajo, 6 de las 10 comunidades seleccionadas han experimentado aumentos del CTI en los últimos 14-27 años, que se asocian con el éxito creciente de las especies termófilas en zonas de montaña. Un ejemplo evidente lo proporciona el macizo del Montseny, que con sus 1712 m destaca como el punto más alto del prelitoral catalán, y donde diversas especies de ambientes mediterráneos están colonizando las partes altas del macizo en detrimento de aquellas con preferencia por ambientes más fríos (véase también Peñuelas et al. 2007). Los datos del CBMS muestran como mariposas como *Argynnis aglaja*, *Lycaena alciphron* o *Cyaniris semiargus* -especies típicas de montaña-, se encuentran en declive en El Puig (a 1030 m), mientras que *Erebia meolans* o *Aglais urticae*, que mantienen pequeñas poblaciones en las zonas culminares, han disminuido significativamente en el itinerario del Turó de l'Home (1656 m). En este punto culminante, se han registrado hasta tres nuevas especies en los tres últimos años, todas ellas provenientes de zonas bajas de la montaña (*Brintesia circe*, *Limenitis reducta*, y *Pyronia bathseba*). Además, especies mediterráneas como *Anthocharis euphenoides* o *Satyrrium esculi* se encuentran estables o en incremento en estas localidades. Nuestros resultados contrastan con los de Devictor et al. (2012), que no detectaron un descenso global del CTI en los datos del CBMS. Sin embargo, en ese trabajo se descartaron los itinerarios situados por encima de 1000 m, un factor que podría haber contribuido a ese resultado. Además, los casi diez años transcurridos desde entonces pueden perfectamente haber supuesto cambios adicionales del CTI.

En definitiva, en este estudio aportamos evidencias de que los cambios negativos que experimentan las mariposas en las montañas del noreste peninsular en relación con el cambio global por ahora están siendo menos severos que los que se registran en los ambientes mediterráneos áridos. Sin embargo, las comparaciones entre regiones climáticas se basan mayoritariamente en la fracción más generalista de la fauna, y ello muy posiblemente subestima las regresiones que podrían estar experimentando muchas especies raras. De hecho, los efectos previsibles del cambio climático y del paisaje se detectan muy claramente en las comunidades de mariposas de montaña cuando se analizan las tendencias en varios índices de la comunidad durante las últimas dos décadas.

Contribución de los autores

Andreu Ubach: Conceptualización, Análisis de datos, Redacción. Ferrán Páramo: SIG, Gestión de la Base de Datos. Constantí Stefanescu: Conceptualización, Redacción, Supervisión.

Agradecimientos

Agradecer principalmente a todos los voluntarios y voluntarias que contribuyen en la red Catalan Butterfly Monitoring Scheme y BMSAnd cada año. El CBMS está financiado por el Departament de Territori i Sostenibilitat de la Generalitat de Catalunya, la Diputació de Barcelona y otros patrocinadores locales, y coordinado por el Museu de Ciències Naturals de Granollers. El BMSAnd está coordinado por el CENMA y el MCNG y patrocinado por el Govern d'Andorra. El Servei Meteorològic de Catalunya ha proporcionado datos climáticos de las estaciones meteorológicas de su red de seguimiento. Agradecer también a Martí Franch por las ilustraciones de mariposas de la Figura 2.

Referencias

- Carnicer, J., Stefanescu, C., Vives-Inglá, M., López, C., Cortizas, S., Wheat, C., et al. 2019. Phenotypic biomarkers of climatic impacts on declining insect populations: a key role for decadal drought, thermal buffering and amplification effects and host plant dynamics. *Journal of Animal Ecology* 88: 376-391.
- Carreras, J., Ferré, A., Vigo, J. (eds) 2015. *Manual dels hàbitats de Catalunya: catàleg dels hàbitats naturals reconeguts en el territori català d'acord amb els criteris establerts pel "CORINE biotopes manual" de la Unió Europea*. Departament de Territori i Sostenibilitat. Generalitat de Catalunya, Barcelona, Cataluña. Disponible en: <http://www.ub.edu/geo-veg/cat/ManualCORINE.php>
- Cervera, T., Pino, J., Marull, J., Padró, R., Tello, E. 2019. Understanding the long-term dynamics of forest transition: From deforestation to afforestation in a Mediterranean landscape (Catalonia, 1868-2005). *Land Use Policy* 80: 318-331.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., et al. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2: 121-124.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- Ekroos, J., Heliölä, J., Kuussaari, M. 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47: 459-467.
- Eskildsen, A., Carvalheiro, L.G., Kissling, W.D., Biesmeijer, J.C., Schweiger, O., Hoyer, T.T. 2015. Ecological specialization matters: long-term trends in butterfly species richness and assemblage composition depend on multiple functional traits. *Diversity and Distributions* 21: 792-802.
- Franco, M.A., Hill, J.K., Kitschke, C., Collingham, Y.C., Roy, D.B., Fox, R., Huntley, B., Thomas, C.D. 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range margins. *Global Change Biology* 12: 1545-1553.
- García-Barros, E., Munguira, M.L., Martín Cano, J., Romo Benito, H., García-Pereira, P., Maravalhas, E.S. 2004. Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 11: 1-228.
- Habel, J.C., Trusch, R., Schmitt, T., Ochse, M., Ulrich, W., 2019. Long-term large-scale decline in relative abundance of butterfly and burnet moth species across south-western Germany. *Scientific Reports* 9:14921.
- Hampe, A., Petit, R.J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- Herrando, S., Brotons, L., Anton, M., Páramo, F., Villero, D., Titeux, N., Quesada, J., Stefanescu, C. 2016. Assessing impacts of land abandonment on Mediterranean biodiversity using indicators based on bird and butterfly monitoring data. *Environmental Conservation* 43: 69-78.
- Herrando, S., Brotons, L., Estrada, J., Pedrocchi, V. 2008. The Catalan Common Bird Survey (SOCC): a tool to estimate species population numbers. *Revista Catalana d'Ornitologia* 24: 138-146.
- Herrando, S., Titeux, N., Brotons, L., Anton, M., Ubach, A., Villero, D., et al. 2019. Contrasting impacts of precipitation on Mediterranean birds and butterflies. *Scientific Reports* 9: 5680.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9: 1237-1244.
- Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindström, A., Pearce-Higgins, J.W., et al. 2012. More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna. *Biology Letters* 8: 780-782.
- Martí, R., Del Moral, J.C. 1997. Seguimiento de aves comunes: Programa Sacre. *La Garcilla* 98: 38-41.
- 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.
- Metzger, M.J., Bunce, R.G.H., Jongman, R.H.G., Sayre, R., Trabucchi, A., Zomer, R. 2013. A high-resolution bioclimate map of the world: a unifying framework for global biodiversity research and monitoring. *Global Ecology and Biogeography* 22: 630-638.
- Mills, S.C., Oliver, T.H., Bradbury, R.B., Gregory, R.D., Brereton, T., Kühn, E., et al. 2017. European butterfly populations vary in sensitivity to weather across their geographical ranges. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1374-1385.

- Munguira, M.L., Stefanescu, C., van Swaay, C.A.M., Barea-Azón, J.M., Escobés, R., Jubete, F., et al. 2014. Redes de seguimiento de mariposas en España y Europa. *Quercus* 335: 28-37.
- 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.
- Pellissier, V., Schmucki, R., Pe'er, G., Aunins, A., Brereton, T.M., Brotons, L., et al. 2020. Effects of Natura 2000 on nontarget bird and butterfly species based on citizen science data. *Conservation Biology* 34(3): 666-676.
- Peñuelas, J., Ogaya, R., Boada, M., Jump, A.S. 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30: 829-837.
- Pocock, M.J.O. Chandler, M., Bonney, R., Thornhill, I., Albin, A., August, T., et al. 2018. A vision for global biodiversity monitoring with citizen science. *Advances in Ecological Research* 59: 169-223.
- Pollard, E., Yates, T.J. 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman and Hall, London, Reino Unido.
- Post, E., Steinman, B.A., Mann, M.E. 2018. Acceleration of phenological advance and warming with latitude over the past century. *Scientific Reports* 8:3927.
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8-27.
- Schmucki, R., Pe'er, G., Roy, D.B., Stefanescu, C., Van Swaay, C.A.M., Oliver, T.H., et al. 2016. A regionally informed abundance index for supporting integrative analyses across butterfly monitoring schemes. *Journal of Applied Ecology* 53: 501-510.
- Schmucki, R., Harrower, C.A., Dennis, E.B. 2021. rbms: Computing generalised abundance indices for butterfly monitoring count data. R package version 1.1.0. Disponible en: <https://github.com/RetoSchmucki/rbms>
- Seibold, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarli, D., et al. 2020. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574: 671-674.
- Slancarova, J., Bartonova, A., Zapletal, M., Kotilinek, M., Fric, Z.F., Micevski, N., et al. 2016. Life history traits reflect changes in Mediterranean butterfly communities due to forest encroachment. *PLoS ONE* 11(3)
- Stefanescu, C., Carnicer, J., Peñuelas, J. 2011a. Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterfly: the negative synergistic forces of climate and habitat change. *Ecography* 34: 353-363.
- Stefanescu, C., Torre, I., Jubany, J., Páramo, F. 2011b. 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.
- Thomas, C.D. 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* 16: 488-495.
- Thomas, J.A. 2016. Butterfly communities under threat. *Science* 353: 216-218.
- 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.
- Wagner, D. 2020. Insect declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology* 65: 457-480.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., et al. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65-69.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., Monserrat, V.J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8: 1138-1146.
- 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: 1873-1887.
- 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.

Apéndice

Tabla A1. Tendencias de las especies calculadas en cada región climática. Se indica para cada especie cuál es la serie temporal disponible y cuál es la tasa multiplicativa de cambio anual. Se indican varias categorías en la tendencia poblacional, según la clasificación que proporciona el software rBMS.

Table A1. Species trends calculated in each climatic region. It is indicated for each species the available time series and the multiplicative rate of annual change. Several categories are indicated in the population trend, according to the classification provided by the rBMS software.

Especie	Región alpina			Región mediterránea húmeda			Región mediterránea árida		
	Años	% cambio	Tendencia	Años	% cambio	Tendencia	Años	% cambio	Tendencia
<i>Aglais io</i>	15	1.009	Incierta	26	1.003	Estable			
<i>Aglais urticae</i>	18	0.971	Incierta						
<i>Anthocharis cardamines</i>	15	0.994	Estable	27	1.002	Estable			
<i>Anthocharis euphenoides</i>				24	0.969	Regresión moderada			
<i>Apatura ilia</i>				15	0.954	Incierta			
<i>Aphantopus hyperanthus</i>	5	0.835	Regresión fuerte						
<i>Aporia crataegi</i>	22	0.960	Regresión moderada	21	0.897	Regresión fuerte			
<i>Araschnia levana</i>				7	0.532	Regresión fuerte			
<i>Argynnis adippe</i>	15	0.965	Incierta						
<i>Argynnis aglaja</i>	18	0.973	Incierta						
<i>Argynnis paphia</i>	18	0.945	Incierta	27	1.007	Estable			
<i>Aricia agestis</i>	17	0.960	Incierta	21	0.963	Regresión moderada			
<i>Aricia cramera</i>				24	0.982	Estable	18	0.931	Regresión moderada
<i>Boloria dia</i>	18	0.971	Incierta	26	1.025	Incierta			
<i>Boloria euphrosyne</i>	15	0.972	Incierta						
<i>Brenthis daphne</i>				11	0.835	Regresión fuerte			
<i>Brintesia circe</i>	17	1.000	Incierta	27	1.016	Incremento moderado			
<i>Cacyreus marshalli</i>				24	0.942	Regresión moderada			
<i>Callophrys rubi</i>	15	1.039	Incierta	27	0.952	Regresión moderada	19	0.947	Regresión moderada
<i>Carcharodus alceae</i>				27	0.999	Estable			
<i>Celastrina argiolus</i>	4	0.696	Regresión fuerte	27	0.990	Estable	15	1.136	Incremento moderado
<i>Charaxes jasius</i>				27	0.992	Estable			
<i>Coenonympha arcania</i>	17	1.002	Estable	27	0.956	Incierta			
<i>Coenonympha dorus</i>				21	0.964	Regresión moderada			
<i>Coenonympha pamphilus</i>	18	0.942	Regresión moderada	27	0.966	Regresión moderada	5	1.233	Incremento fuerte
<i>Colias alfacariensis</i>	6	1.070	Incierta	21	0.954	Incierta			
<i>Colias croceus</i>	22	0.992	Estable	27	1.005	Estable	20	0.964	Incierta
<i>Cupido argiades</i>				13	0.981	Regresión moderada			
<i>Cupido minimus</i>	7	0.908	Regresión moderada	10	0.829	Regresión fuerte			
<i>Cupido osiris</i>				11	0.912	Regresión fuerte			
<i>Cyaniris semiargus</i>	7	0.908	Incierta						
<i>Erebia meolans</i>	15	0.974	Incierta						
<i>Erebia neoridas</i>	14	0.972	Incierta						
<i>Erynnis tages</i>				21	0.901	Regresión fuerte			
<i>Euchloe crameri</i>				27	1.023	Incierta			
<i>Euphydryas aurinia</i>				27	0.906	Regresión fuerte			
<i>Glaucopsyche alexis</i>				21	0.931	Incierta			
<i>Glaucopsyche melanops</i>				24	0.879	Regresión fuerte			
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	4	0.694	Regresión fuerte	27	1.047	Incremento moderado	20	0.978	Incierta
<i>Gonepteryx rhamni</i>	22	0.990	Estable	27	1.016	Estable			
<i>Hipparchia fagi</i>				20	1.016	Incierta			
<i>Hipparchia fidia</i>				24	0.964	Regresión moderada	4	0.802	Incierta
<i>Hipparchia hermione</i>	5	0.875	Regresión fuerte						
<i>Hipparchia semele</i>				20	1.023	Incierta			
<i>Hipparchia statilinus</i>				26	0.953	Incierta			
<i>Iphiclides feisthamelii</i>	17	0.990	Estable	27	0.982	Regresión moderada			
<i>Issoria lathonia</i>	22	1.000	Estable	27	1.010	Estable			
<i>Lampides boeticus</i>	6	0.942	Incierta	27	0.979	Estable			
<i>Lasiommata maera</i>	5	0.875	Regresión fuerte						

Continuación Tabla A1.

Table 1 continuation.

Especie	Región alpina			Región mediterránea húmeda			Región mediterránea árida		
	Años	% cambio	Tendencia	Años	% cambio	Tendencia	Años	% cambio	Tendencia
<i>Lasiommata megera</i>	22	0.989	Incierta	27	1.002	Estable	20	0.953	Regresión moderada
<i>Leptidea sinapis</i>	17	0.980	Regresión moderada	27	0.963	Regresión moderada			
<i>Leptotes pirithous</i>				27	1.008	Estable	6	1.973	Incremento fuerte
<i>Libythea celtis</i>				21	1.042	Incierta			
<i>Limenitis camilla</i>				15	0.975	Incierta			
<i>Limenitis reducta</i>				27	0.978	Regresión moderada			
<i>Lycaena phlaeas</i>	9	0.985	Incierta	27	0.983	Estable	17	0.923	Incierta
<i>Lycaena tityrus</i>	7	0.848	Regresión moderada						
<i>Lycaena virgaureae</i>	8	1.026	Incierta						
<i>Lysandra bellargus</i>	15	1.074	Incremento moderado	24	1.027	Incierta			
<i>Lysandra coridon</i>	15	0.974	Incierta	13	0.964	Incierta			
<i>Maniola jurtina</i>	17	1.019	Incierta	27	1.008	Estable	18	0.984	Incierta
<i>Melanargia lachesis</i>	22	1.003	Incierta	27	0.948	Regresión moderada			
<i>Melanargia occitanica</i>				21	0.877	Regresión fuerte			
<i>Melitaea cinxia</i>	14	0.986	Incierta	20	0.950	Incierta			
<i>Melitaea deione</i>				25	0.984	Incierta			
<i>Melitaea didyma</i>	12	0.938	Regresión moderada	26	1.013	Estable			
<i>Melitaea parthenoides</i>	4	0.868	Incierta						
<i>Melitaea phoebe</i>	15	0.897	Incierta	24	0.968	Incierta			
<i>Melitaea trivialis</i>				11	1.103	Incierta			
<i>Neozephyrus quercus</i>				25	1.048	Incierta			
<i>Nymphalis antiopa</i>				20	0.930	Regresión moderada			
<i>Nymphalis polychloros</i>				19	0.944	Incierta			
<i>Ochlodes sylvanus</i>	11	0.981	Incierta	27	0.969	Incierta			
<i>Papilio machaon</i>	5	0.992	Incierta	27	0.977	Regresión moderada	20	1.012	Estable
<i>Pararge aegeria</i>	18	1.031	Incremento moderado	27	0.993	Estable	20	1.009	Estable
<i>Pieris napi</i>	15	1.056	Incierta	27	0.984	Estable			
<i>Pieris rapae</i>	17	0.993	Estable	27	1.013	Estable	20	0.990	Estable
<i>Pieris brassicae</i>	22	1.017	Incierta	27	0.989	Estable	20	1.006	Estable
<i>Plebejus argus</i>				21	1.093	Incierta			
<i>Polygonia c-album</i>	15	1.002	Incierta	27	1.000	Estable			
<i>Polyommatus celina</i>							9	1.100	Incierta
<i>Polyommatus escheri</i>				21	0.941	Regresión moderada			
<i>Polyommatus hispana</i>				24	0.984	Estable			
<i>Polyommatus icarus</i>	17	0.992	Estable	27	0.987	Estable	20	0.956	Regresión moderada
<i>Polyommatus thersites</i>				20	0.945	Regresión moderada			
<i>Pontia daplidice</i>				27	0.983	Estable	20	0.973	Regresión moderada
<i>Pseudophilotes panoptes</i>				24	0.964	Incierta			
<i>Pyrgus armoricanus</i>				11	1.098	Incierta			
<i>Pyrgus malvoides</i>				26	1.005	Incierta			
<i>Pyronia bathseba</i>				27	0.985	Estable			
<i>Pyronia cecilia</i>				27	0.934	Regresión moderada	20	0.958	Incierta
<i>Pyronia tithonus</i>	15	0.973	Incierta	27	0.948	Regresión moderada			
<i>Satyrium acaciae</i>	7	0.908	Incierta	12	0.972	Incierta			
<i>Satyrium esculi</i>	14	0.944	Incierta	27	1.022	Incierta			
<i>Satyrium ilicis</i>				10	1.032	Incierta			
<i>Satyrium spini</i>				15	0.977	Incierta			
<i>Satyrium actaea</i>	15	0.898	Regresión fuerte						
<i>Spialia sertorius</i>				20	0.992	Incierta			
<i>Thymelicus acteon</i>	7	0.936	Regresión moderada	27	0.990	Estable			
<i>Thymelicus lineola</i>	15	0.976	Incierta						
<i>Thymelicus sylvestris</i>				19	0.965	Incierta			
<i>Tomares ballus</i>				15	0.973	Incierta			
<i>Vanessa atalanta</i>	15	1.005	Estable	27	0.990	Estable	20	0.985	Estable
<i>Vanessa cardui</i>	21	0.961	Incierta	27	0.974	Regresión moderada	20	0.936	Regresión moderada
<i>Zerynthia rumina</i>				20	0.976	Incierta			