

## SISTEMES I PROCESSOS

# Les papallones com a bioindicadores dels hàbitats a Catalunya: l'exemple dels prats de dall i les pastures del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà

Constantí Stefanescu\*, Josep Peñuelas\*\* & Iolanda Filella\*\*

Rebut: 16.01.06

Acceptat: 05.10.06

## Resum

El Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà (PNAE) és un dels espais protegits més coneguts i emblemàtics a Catalunya. Un dels seus hàbitats més localitzats i amenaçats són les anomenades *closes*, prats destinats a la producció de farratge, envoltats per canals de desguàs i bosc de ribera, inundats durant part de l'hivern i dallats periòdicament. Recentment s'ha demostrat que la comunitat vegetal més típica de les closes és la més rica del Parc i la que alberga les espècies més rares. En aquest treball s'utilitzen dades de papallones diürnes (ropalòcers), obtingudes després d'aplicar durant 17 anys la metodologia del Butterfly Monitoring Scheme, per avaluar l'interès de conservació dels principals ambients del PNAE. Les closes constitueixen l'hàbitat més valuós també per als ropalòcers. La coincidència dels resultats per a dos grups taxonòmics amplis que ocupen nivells tròfics diferents, sumada a l'alarmant regressió que han experimentat les closes en els darrers 50

anys i a la seva singularitat dins de l'àrea mediterrània, permeten considerar-les objectivament com un dels hàbitats més amenaçats del PNAE i de tot Catalunya. En una segona part del treball, s'analitzen les respostes de les papallones enfront de l'abandonament de les closes i de la seva recuperació a partir d'antics conreus intensius. Els canvis que experimenten les comunitats de ropalòcers poden passar del tot desapareguts si les anàlisis es focalitzen en indicadors generals (p. ex., riquesa específica i abundància). Contràriament, es demostra que la resposta d'algunes espècies potencialment bioindicadores pot ser molt més acusada, encara que cal conèixer la seva ecologia per poder-la interpretar correctament. En concret, es conclou que *Plebejus argus* representa la millor espècie bioindicadora d'unes condicions ambientals pròpies de les closes empordaneses tradicionals: les poblacions responen amb descensos rapidíssims quan les condicions òptimes es deterioren, i també amb augments progressius quan l'hàbitat millora. A més, es tracta d'una espècie molt sedentària que s'estructura en forma de metapoblacions, per la qual cosa el monitoratge d'una població reflecteix també les condicions del paisatge del seu entorn.

\* Butterfly Monitoring Scheme, Museu de Granollers - Ciències Naturals, Francesc Macià, 51. E-08402 Granollers, Espanya.

A/e: [canliro@teletel.ine.es](mailto:canliro@teletel.ine.es)

\*\* Unitat d'Ecofisiologia CSIC-CEAB-CREAF. CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals), Edifici C, Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona), Espanya.

MOTS CLAU: closes, interès per a la conservació, ropalòcers, *Plebejus argus*, bioindicadors, Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà, Catalunya.

## Abstract

### Butterflies as bioindicators of Catalan habitats: the case of hay meadows and pastures in the Aiguamolls de l'Empordà Natural Park

Aiguamolls de l'Empordà Natural Park is one of the most important protected wetland areas on the Mediterranean coast. In this article, butterfly assemblages were used to characterize and evaluate the conservation value of the main habitat types in this protected area. Butterfly data were obtained from a number of transects walked as part of the Catalan Butterfly Monitoring Scheme, which uses a standardized methodology for monitoring butterflies. Hay meadows flooded in winter (the so-called *closets*) appeared always as the highest ranked habitat in terms of conservation evaluation: they have more butterflies and a slight tendency to harbour more and generally rarer species. This conclusion coincides with that of previous investigations indicating that the most diverse and rare plant communities in the whole Natural Park are present in the *closets*, and highlights the importance of traditionally managed hay meadows for wildlife. However, these hay meadows are in alarming decline and have become one of the most threatened habitats in this area and the whole Mediterranean region. In a second part of the article, we analysed the responses of butterfly communities once the *closets* are abandoned or when they are recovered from former arable fields. Changes may be completely overlooked if the analyses are focussed on general patterns for the whole community (e.g. species richness and abundance). On the other hand, several individual species showed strong population trends and some of them may be considered as true bioindicators of the narrow environmental conditions associated with this kind of habitat. In particular, we suggest that *Plebejus argus* represents an excellent bioindicator of these traditionally managed hay meadows: its populations always showed dramatic decreases once the *closets* were abandoned, overgrazed or invaded by exotic weeds, and progressive increases once the quality of the meadows improved. Moreover, this highly sedentary species exists as metapopulations and, therefore, the wealth of local populations also reflects that of the surrounding landscape.

KEY WORDS: hay meadows, conservation value, butterflies, *Plebejus argus*, bioindicators, Aiguamolls de l'Empordà Natural Park, Catalunya, Mediterranean region.

## Resumen

### Las mariposas como bioindicadoras de los hábitats de Cataluña: el ejemplo de los prados de siega y los pastos en el Parc Natural de los Aiguamolls de l'Empordà

El Parque Natural de los Aiguamolls de l'Empordà (PNAE) es uno de los espacios protegidos más conocidos y emblemáticos de Cataluña. Uno de sus hábitats más localizados y amenazados son las denominadas *closets*, prados de siega destinados a la producción de forraje, rodeados de canales de desagüe e inundados durante parte del invierno. Recientemente, se ha demostrado que la comunidad vegetal más típicamente asociada con estos prados es la más rica del Parque y la que alberga las especies más raras. En este trabajo se utilizan datos de mariposas diurnas (ropalóceros), obtenidos después de aplicar durante 17 años la metodología del Butterfly Monitoring Scheme, para evaluar el interés de conservación de los principales ambientes del PNAE. Las *closets* constituyen también para los ropalóceros el hábitat más valioso. La coincidencia en los resultados obtenidos en dos grupos taxonómicos amplios y que ocupan niveles tróficos distintos, sumada a la alarmante regresión que han experimentado las *closets* en los últimos 50 años y a su singularidad en el área mediterránea, permiten considerarlas objetivamente como uno de los hábitats más amenazados del PNAE y del conjunto de Cataluña. En una segunda parte del trabajo, se analizan las respuestas de las mariposas frente al abandono de las *closets* y a su recuperación a partir de antiguos cultivos intensivos. Los cambios que experimentan las comunidades de mariposas pueden pasar del todo desapercibidos si los análisis se focalizan en indicadores generales (p. ej., riqueza específica y abundancia). Contrariamente, se demuestra que la respuesta de algunas especies potencialmente bioindicadoras puede ser muy acusada, si bien es necesario conocer su ecología para poder interpretarla correctamente. En concreto, se concluye que *Plebejus argus* representa la mejor especie bioindicadora de las peculiares condiciones ambientales propias de las *closets*: las poblaciones responden con descensos rapidísimos cuando estas condiciones se deterioran, y también con aumentos progresivos cuando el hábitat mejora. Además, se trata de una especie muy sedentaria que se estructura en forma de metapoblaciones, por lo cual el monitoreo de una población local refleja también las condiciones del paisaje de su entorno.

PALABRAS CLAVE: prados de siega, interés para la

---

conservación, ropalòceros, *Plebejus argus*, bioindicadores, Parque Natural de los Aiguamolls de l'Empordà, Catalunya.

## Introducció

### El patrimoni natural del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà

Els aiguamolls de l'Empordà representen una de les àrees més emblemàtiques i més apreciades entre els espais naturals de Catalunya. Tradicionalment, han estat molt valorats per la seva extraordinària riquesa ornitològica (Sargatal & del Hoyo, 1989), motiu principal pel qual van ser declarats com a Parc Natural el 1983 i posteriorment inclosos en la llista Ramsar de zones humides d'importància internacional.

L'interès del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà (d'ara endavant PNAE), tanmateix, va molt més enllà del grup de les aus, com així ja ho va posar de manifest l'estudi interdisciplinari promogut per la Institució Catalana d'Història Natural fa vora de vint anys i publicat en forma de monogràfics (Sargatal & Fèlix, 1989; Gosálbez *et al.*, 1994). La flora, en particular, ha estat objecte de nombroses recerques al llarg dels darrers anys (p. ex. Farràs & Velasco, 1994; Watt & Vilar, 1997; Gesti & Vilar, 1999), recentment més enfocades envers els aspectes relacionats amb la conservació i la gestió dels hàbitats (Gesti, 2000). Pel que fa a la fauna d'invertebrats, que normalment roman molt més desconeguda al nostre país, cal destacar els esforços que s'han realitzat per identificar les espècies de lepidòpters nocturns (heteròcers) típicament associades amb els ambients salabrosos i humits (Pérez De-Gregorio, 1990; Stefanescu, 1990; Stefanescu & Miralles, 1994). D'altra banda, des de l'any 1988, els lepidòpters diürns (ropalòcers) han estat objecte d'una atenció especial com a part d'un estudi de seguiment

de les seves poblacions mitjançant la metodologia del Butterfly Monitoring Scheme (abreujada BMS; Stefanescu, 1995, 2000).

### Les closos empordaneses, un hàbitat singular i amenaçat

Entre tots aquests treballs, cal esmentar la valoració que Gesti *et al.* (2003) fan sobre l'interès de conservació dels diferents hàbitats del PNAE a partir de les comunitats vegetals, en què destaca l'interès excepcional de les anomenades *closos*, un dels hàbitats més localitzats i amenaçats del Parc. Les closos tradicionals són prats destinats a la producció de farratge, típicament envoltats per canals de desguàs i bosc de ribera (principalment om, *Ulmus minor*, freixe de fulla petita, *Fraxinus angustifolia*, i roure martinenc, *Quercus humilis*), inundats durant part de l'hivern i dallats d'un a tres cops (a final de la primavera i al llarg de l'estiu) segons la productivitat de la temporada. Aquests prats mantenen una elevada humitat durant tot l'any i permeten l'establiment de la comunitat vegetal *Arrhenatheretum elatioris* Br.-Bl., 1915, que, tal com demostren Gesti *et al.* (2003), no només és la més rica i diversa de totes les comunitats vegetals del PNAE sinó que també alberga les espècies que tenen distribucions més reduïdes a Catalunya. Aquests autors han alertat de la ràpida regressió que estan patint les closos i han estimat, mitjançant fotografies aèries, que ocupaven una àrea de 136,04 ha el 1956, superfície que s'ha vist reduïda a només 26,75 ha el 2002. La causa d'aquesta regressió ha estat la conversió de les closos en conreus intensius (sobretot blat de moro, gira-sol i arròs) i l'abandonament a mesura que la ramaderia s'ha tornat més intensiva i el farratge ha estat substituït per pinso.

Desgraciadament, les dades publicades sobre la importància de les closos per a altres tàxons són molt escasses i puntuals. Stefanescu & Miralles (1994) van mostrejar durant dos

anys consecutius les comunitats d'heteròcers en tres indrets del PNAE situats a una distància creixent de la línia costanera (un salicornar, un extens canyissar i una closa tradicional) i, com els botànics, van trobar que la closa presentava la comunitat més rica en espècies, inclosos alguns tàxons rars i amb distribucions reduïdes. Les comunitats ornítiques d'un cert nombre de closes han estat objecte de seguiment en anys recents (Montràs, 2004), encara que amb l'objectiu principal de conèixer la seva importància estacional més que no pas amb la intenció de comparar el seu interès respecte d'altres hàbitats del Parc.

L'escassetat d'estudis exhaustius en relació amb les closes representa un problema important a l'hora de generalitzar sobre la rellevància d'aquest hàbitat en el context del PNAE i destinar-hi recursos per a la seva conservació. Des d'una perspectiva teòrica, això és degut a la freqüent manca de correlació en els patrons de diversitat i de raresa entre diferents grups taxonòmics, en un ampli rang d'escala espacial (p. ex., Prendergast *et al.*, 1993; Oliver *et al.*, 1998; Vanjaarsveld *et al.*, 1998; Kremen *et al.*, 2004). De fet, aquesta manca de correlació s'observa sovint entre els ropalòcers i la vegetació, tot i el fort grau d'especialització alimentària d'aquests insectes envers les plantes de què s'alimenten en la fase larval (p. ex., Hawkins & Porter, 2003; Stefanescu *et al.*, 2004). El mateix ha estat observat en comparar els patrons de diversitat en comunitats de ropalòcers i d'heteròcers (Ricketts *et al.*, 2002).

### **Els ropalòcers com a bioindicadors de les closes empordaneses**

Les comunitats de ropalòcers del PNAE han estat estudiades des del 1988 dins el marc del projecte del Catalan Butterfly Monitoring

Scheme o CBMS (Stefanescu, 2000). Aquest projecte aplica la metodologia estandaritzada del BMS, consistent en la realització de recomptes visuals dels exemplars adults de ropalòcers dins d'una franja imaginària de 5 m per davant i 2,5 m als costats de l'observador, al llarg d'un itinerari fix dividit en diferents seccions; els recomptes es duen a terme amb periodicitat setmanal (des del març fins al setembre, en el cas del CBMS), sempre que les condicions meteorològiques siguin favorables per a l'activitat de les papallones. Originalment, la metodologia del BMS es va dissenyar per estimar quantitativament i de manera senzilla els canvis en les poblacions dels ropalòcers. Amb aquest objectiu, al final de cada temporada es calcula, per a cada espècie, un índex anual d'abundància basat en la suma dels recomptes setmanals, que representa una mesura relativa de la mida poblacional absoluta en aquella localitat. L'índex anual d'abundància es pot calcular tant per al conjunt de l'itinerari com per a cadascuna de les seccions que el componen (vegeu Pollard & Yates, 1993, per a més detalls).

En el cas del PNAE, els comptatges s'han fet en sis itineraris (figura 1), que inclouen una mostra representativa dels principals hàbitats de la zona: prats de diferents tipus (closes tradicionals, pastures i camps d'alfals), camins envoltats per recs de desguàs i bosc de ribera amb diferent estat de conservació, bardisses, vegetació helofítica i conreus intensius. L'existència d'aquest extens conjunt de dades ha permès avaluar, de forma independent a la de Gesti *et al.* (2003), la importància de les closes per als ropalòcers (Stefanescu *et al.*, 2005), i també analitzar la resposta d'aquests insectes tant quan les closes són abandonades com quan són recuperades a partir de conreus intensius. Seguidament s'exposen els resultats d'aquests estudis i es discuteix la seva implicació en la gestió d'aquest espai natural.

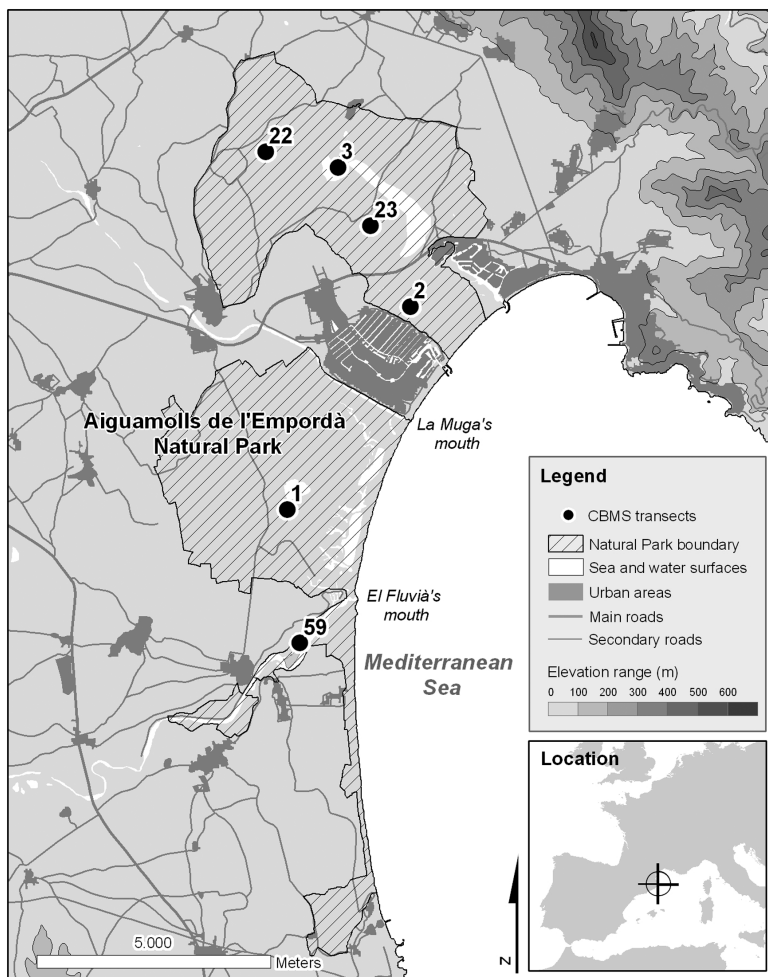


FIGURA 1. Mapa del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà amb la localització de les sis estacions del CBMS que van aportar dades en aquest estudi: 1 – el Cortalet; 2 – La Rubina; 3 – Vilaüt; 22 – Closes del l'Ullal; 23 – Closes del Tec; 59 – Mig de Dos Rius.

## Interès de les closes per a les comunitats de ropalòcers

### *Comunitats de papallones i hàbitats*

L'associació entre les comunitats de ropalòcers i els diferents hàbitats es va analitzar a partir de les dades recollides a les diferents seccions dels itineraris. D'acord amb la metodologia general del BMS, els itineraris estan dividits en un nombre determinat de seccions

coincidentes amb canvis aparents de la vegetació, és a dir, amb hàbitats discrets. En concret, es van considerar 46 seccions que es van caracteritzar semiquantitativament d'acord amb la cobertura de les comunitats vegetals dominants. Aquestes comunitats es van agrupar en les grans unitats fisiognòmiques que conformen els principals hàbitats del PNAE esmentats més amunt, i es van calcular les següents variables per a cada secció: cobertura relativa

de prats, cobertura relativa de bosc de ribera i cobertura relativa de bardisses. A més, es van incloure dues variables dicotòmiques: absència o presència de pastura al prat, per precisar si els prats corresponien a pastures; i absència o presència de conreus intensius al costat de la ruta de cens, per indicar quan una secció formava part, fonamentalment, d'un ambient agrícola. Les dades de vegetació es van extreure de la base de dades general del CBMS, que inclou informació detallada sobre el percentatge de cobertura de les comunitats vegetals (classificades seguint els criteris marcats a la cartografia dels hàbitats a Catalunya promoguda pel Departament de Medi Ambient i Habitatge) al llarg dels transsectes.

Pel fet que tres de les sis estacions només es van mantenir actives durant una temporada (la Rubina: 1988; Vilaüt: 1989; Closes de l'Ullal: 1996), prèviament a les anàlisis es va seleccionar un únic any de dades de cadascun dels itineraris; en el cas de les Closes del Tec es va seleccionar l'any 1997, quan els prats mostrejats encara no havien estat abandonats (vegeu apartat 2.1), mentre que en el Cortalet i Mig de Dos Rius es va seleccionar l'any coincident amb la caracterització de les comunitats vegetals (2000 i 2002, respectivament). A més, es van afegir dades de 1988 per a sis seccions del Cortalet que inclouen hàbitats actualment desapareguts a la zona. Per a cada secció es va calcular l'abundància de papallones per 100 m de transsecte.

L'existència d'una correlació entre els hàbitats i les comunitats de papallones es va investigar amb un test de Mantel, que comparava la matriu de similituds dels hàbitats (les 46 seccions) calculada a partir de les variables ambientals, amb la matriu de similituds calculada a partir de la composició faunística. La forta correlació trobada ( $r = 0,61$ ,  $P = 0,003$ ) indica que les seccions més semblants entre si pels seus hàbitats també són més semblants pel que fa a la composició de la fauna de ropalò-

cers. Molt possiblement aquesta coincidència no s'explica únicament per la presència dels recursos tròfics que necessiten les larves dels ropalòcers: un hàbitat apropiat ofereix també altres menes de recursos, com ara fonts de nèctar per als adults, llocs apropiats per a la hibernació, característiques adequades per a una eficient termoregulació, etc. (Shreeve *et al.*, 2001; Dennis *et al.*, 2003).

### *Espècies indicadores*

Després de comprovar que existeix una correlació entre els hàbitats i les comunitats de papallones, es va aplicar una anàlisi de components principals (PCA) per identificar cada espècie amb unes poques característiques bàsiques dels hàbitats. Es van utilitzar matrius tant quantitatives (abundància de les espècies a cada secció) com qualitatives (presència o absència de les espècies a cada secció), i considerant totes les espècies detectades als censos o només les més comunes (definides arbitràriament com les que tenen una abundància major o igual a 1 exemplar/100 m i són presents en almenys 3 seccions). Els resultats van ser molt similars amb totes aquestes matrius, i aquí només es mostren els obtinguts amb dades quantitatives per al grup de les espècies comunes.

El PCA va permetre identificar un eix principal al llarg del qual s'ordenen les diferents espècies de papallones i les variables paisatgístiques considerades (figura 2). Aquest eix té una clara interpretació biològica i correspon a un gradient entre les seccions dominades per bosc de ribera i bardisses (amb valors negatius) i les que consisteixen en diferents tipus de prats (valors positius). Els conreus intensius apareixen amb valors negatius perquè, per raons pràctiques, el transsecte passava sempre per les vorades dels conreus i aquestes eren dominades per bosc de ribera i bardisses. Les 27 espècies de papallones també s'ordenen al llarg d'aquest eix principal, tot indicant

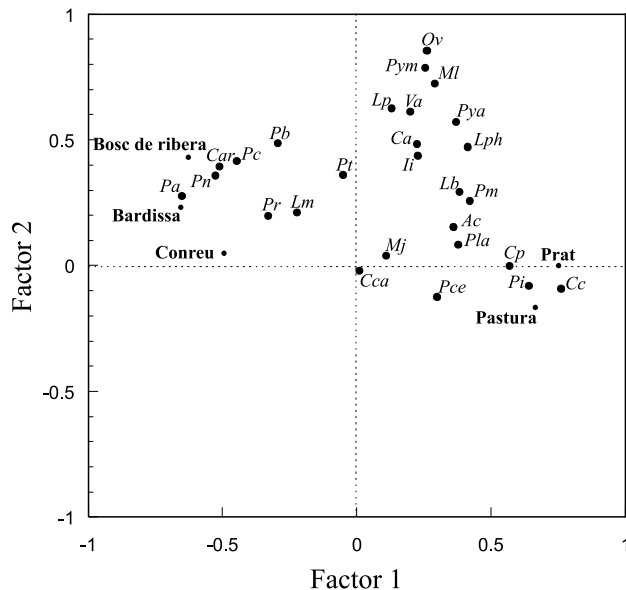


FIGURA 2. Espècies de papallones i distribució de les variables dels hàbitats d'acord amb els primers dos eixos de l'anàlisi PCA. Abreviació per a les espècies: *Ac*, *Aricia cramera*; *Ca*, *Carcharodus alceae*; *Car*, *Celastrina argiolus*; *Cp*, *Coenonympha pamphilus*; *Cc*, *Colias crocea*; *Cca*, *Cynthia cardui*; *Ii*, *Inachis io*; *Lb*, *Lampides boeticus*; *Lm*, *Lasiommata megera*; *Lp*, *Leptotes pirithous*; *Lph*, *Lycaena phlaeas*; *Mj*, *Maniola jurtina*; *Ml*, *Melanargia lachesis*; *Ov*, *Ochlodes venata*; *Pm*, *Papilio machaon*; *Pa*, *Pararge aegeria*; *Par*, *Plebejus argus*; *Pb*, *Pieris brassicae*; *Pn*, *Pieris napi*; *Pr*, *Pieris rapae*; *Pc*, *Polygonia c-album*; *Pi*, *Polyommatus icarus*; *Pya*, *Pyrgus armoricanus*; *Pym*, *Pyrgus malvoides*; *Pce*, *Pyronia cecilia*; *Pt*, *Pyronia tithonus*; *Va*, *Vanessa atalanta*.

la seva preferència per una situació més o menys extrema. Per exemple, *Pararge aegeria*, *Pieris napi*, *Celastrina argiolus* i *Polygonia c-album* s'identifiquen inequívocament com a papallones pròpies de bosc de ribera i bardisses i representen les espècies més tolerants d'una situació ombrívola i tancada. Per contra, *Colias crocea*, *Polyommatus icarus*, *Coenonympha pamphilus* i *Plebejus argus* s'associen molt clarament amb els espais oberts. L'ordenació també suggereix que hi ha nombroses espècies amb una preferència general per les zones obertes (valors positius) que, tanmateix, troben l'òptim en els hàbitats amb característiques intermèdies (p. ex., prats amb presència important de bardisses o de petites masses forestals). Segurament, això reflecteix el valor d'aquests elements com a llocs de recer quan fa vent, llocs protegits per

a l'ovoposició, etc. (Dover *et al.*, 1997; Quin & Burel, 2002).

#### Valor de conservació dels diferents hàbitats

Seguidament es va aplicar una anàlisi *cluster* a la matriu d'abundància de les papallones. D'aquesta manera, va ser possible distingir agrupacions de seccions que es comporten com a hàbitats uniformes per als ropalòcers, i comparar el seu valor de conservació a partir de criteris objectius (*cf.* Usher, 1986). En concret, es van seleccionar com a criteris la riquesa d'espècies, l'abundància i la raresa. La raresa es va definir en dues escales espacials diferents: a) l'escala local (dins el PNAE), considerant les 46 seccions seleccionades en aquest estudi, i b) l'escala regional, considerant les 54 estacions del CBMS dins l'ambient mediterrani. Es va calcular un índex de

rarena com el complementari del percentatge d'aparició d'una espècie a les 46 seccions o a les 54 estacions del CBMS, i aquest índex assolí valors compresos entre 0 (per a una espècie molt comuna present en totes les seccions o estacions) i 98 (per a una espècie molt rara que només apareix en una secció o una estació).

L'anàlisi *cluster* va confirmar els resultats previs alhora que va permetre identificar ambients diferenciats, associats amb una fauna de rojalòcers ben característica (figura 3). L'anàlisi distingeix dos grups principals, un consistent en seccions dominades per bosc de ribera i bardisses, i l'altre consistent en seccions que representen diferents tipus de prats. Aquests dos grans grups es poden subdividir en diverses categories, que es corresponen amb unitats fisiognòmiques discretes:

— A1: camins i marges de conreus envoltats per bosc de ribera i bardisses

- A2: bosc obert amb presència de petites extensions herbàcies i ecotons de prat/bosc
- B1: closos tradicionals (dallades 1-3 cops/any i no pasturades)
- B2: camps d'alfals tradicionals, dallats 2-3 cops/any
- B3: pastures i prats de dall també utilitzats per a la pastura

La figura 4 compara el valor de conservació d'aquestes unitats, considerades aquí com a hàbitats netament diferenciats i representatius del conjunt del PNAE. Cal destacar que les closos tradicionals apareixen sempre com l'hàbitat més valuós: tenen una major abundància de papallones, més espècies i espècies més rares (tant si hom utilitza l'índex de raresa local com el de raresa regional). A l'extrem oposat apareixen els boscos i les bardisses, que al PNAE constitueixen els hàbitats menys interessants per als rojalòcers.

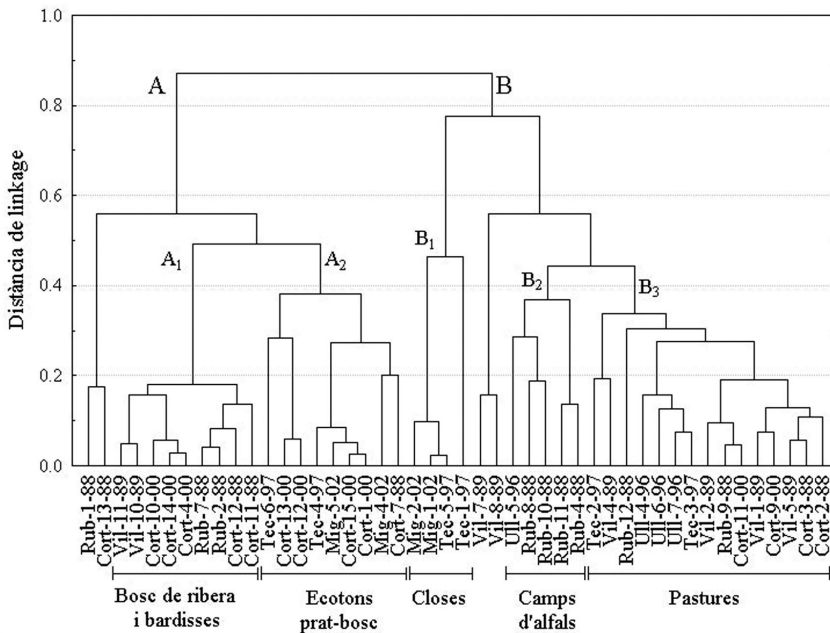


FIGURA 3. Dendrograma basat en una anàlisi de *cluster* sobre les 46 seccions de sis estacions del CBMS i 27 espècies de rojalòcers. La similitud entre les seccions es va calcular segons la «distància de linkage» i l'agrupació amb l'algoritme UPGMA. A: hàbitats dominats per bosc de ribera i bardisses. B: hàbitats dominats per prats i espais oberts (vegeu el text per a més detalls).



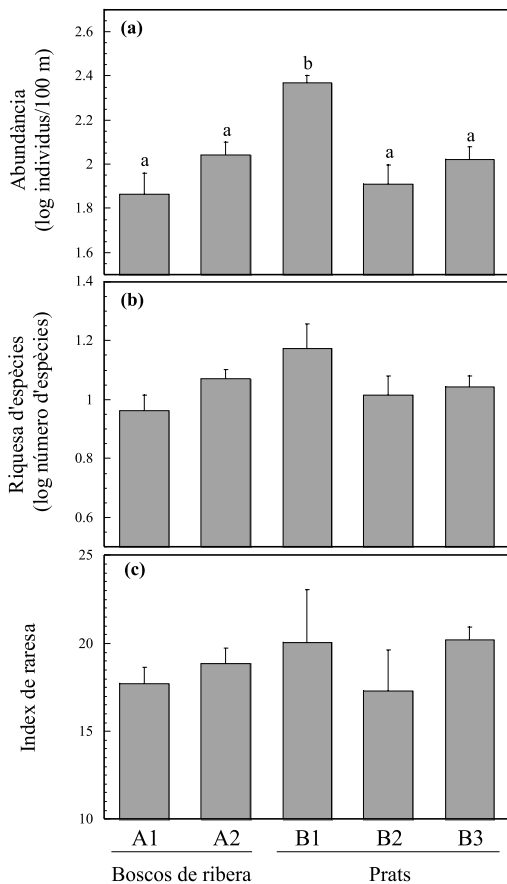


FIGURA 4. Mitjana  $\pm$  ES per als criteris d'avaluació de l'interès de conservació dels diferents hàbitats. (a) Abundància de papallones; (b) riquesa d'espècies (espècies ocasionals excloses), i (c) raresa (a escala regional). Vegeu el text i la figura 3 per a la definició dels hàbitats i de l'índex de raresa. Les diferents lletres indiquen diferències significatives entre els grups ( $P < 0,05$ ).

## Conclusions

Els nostres resultats coincideixen plenament amb els de Gesti *et al.* (2003), que van basar la seva avaluació en les plantes superiors. Per a les papallones diürnes les closos també constitueixen l'hàbitat més valuós del PNAE, ja que ofereixen una abundant quantitat de fonts de nèctar per als adults així com una sèrie de recursos clau per a les larves (p.

ex., diverses espècies de lleguminoses). Aquestes condicions òptimes, que es tradueixen en unes comunitats molt riques de ropalòcers, desapareixen en els prats pasturats, on l'abundància i la diversitat de papallones es veu sensiblement reduïda (figura 4).

L'especial interès de les closos per a dos grups taxonòmics amplis i que ocupen nivells tròfics diferents a l'ecosistema, sumat a l'alarmant regressió que han experimentat (i encara experimenten) en la darrera meitat de segle, permeten considerar-les objectivament com l'hàbitat més amenaçat i un dels més valuosos del PNAE. El seu valor encara és més gran en un context més ampli, ja que constitueixen un hàbitat molt singular dins de l'àrea mediterrània.

Paradoxalment, la declaració de la zona com a Parc Natural no només no ha servit per evitar la desaparició d'aquest hàbitat, sinó que, fins i tot, ha coincidit amb una acceleració del procés regressiu: Gesti *et al.* (2003) han estimat que un 80 % de les closos s'han perdut en els darrers 50 anys, i que almenys un 60 % han desaparegut des que la zona va ser protegida legalment el 1983. Això s'explica per dues raons principals. En primer lloc, perquè una part molt important de la superfície del PNAE és de propietat privada i això en dificulta una gestió adequada. I en segon lloc, perquè les closos han deixat de ser rendibles per a l'agricultor, i han estat abandonades o convertides en conreus intensius. Tot aquest seguit de circumstàncies fa replantejar urgentment el tipus de gestió que s'ha fet fins ara al PNAE en relació amb les closos. Encara que ja figuren com a hàbitat de màxima prioritat de conservació en el Pla Especial del Parc (actualment en redacció), per assegurar-ne una conservació efectiva és essencial que s'incloguin dins les mesures agroambientals promogudes pels governs espanyol i català i per la CEE, que s'han d'aprovar el 2007.

## Canvis de les comunitats de ropalòcers en relació amb l'abandonament i recuperació de prats

L'exemple anterior ha permès comprovar que el CBMS proporciona informació molt detallada en relació amb la composició de les comunitats de ropalòcers, i que aquesta informació pot ser rellevant en la gestió dels hàbitats i la biodiversitat. A un nivell més fi, les dades també es poden utilitzar per identificar les preferències d'hàbitat d'espècies concretes i pronosticar quina serà la seva resposta poblacional envers les alteracions dels ecosistemes. Aquest és, precisament, un dels usos tradicionalment reconeguts en les anomenades *espècies bioindicadores* (Gregory *et al.*, 2005) i és també un dels objectius del CBMS.

El concepte d'espècie bioindicadora no està exempt, però, d'un cert nombre de problemes. Per exemple, no totes les espècies d'un grup taxonòmic tenen el mateix poder bioindicador i, per tant, per fer-ne un ús raonable caldrà escollir les que responguin adequadament al fenomen que estem estudiant i en l'escala espacial que ens interessa (*cf.* Gregory *et al.*, 2005). La situació ideal és aquella en què es pot establir una relació causal clara entre un factor ambiental que afecta l'hàbitat i una resposta poblacional determinada del bioindicador. Si hom aconsegueix establir aquest lligam, el concepte d'espècie bioindicadora té una gran aplicabilitat en la gestió posterior de l'hàbitat, ja que permet diagnosticar amb rapidesa i fiabilitat els canvis que experimenta a partir del seguiment del bioindicador (*cf.* Hilty & Merelender, 2000).

A continuació es presenten dos estudis que aprofundeixen en el concepte d'espècie bioindicadora i la seva aplicació en la gestió dels prats i les closos del PNAE. Es parteix de la informació detallada a l'apartat 1.2 que, com a primera aproximació, permet identificar el caràcter bioindicador dels ropalòcers d'acord amb la seva preferència per ambients més o menys tancats, i que es pot utilitzar per

pronosticar la direcció dels canvis poblacionals en resposta a alteracions concretes dels hàbitats. Les prediccions s'apliquen a dues situacions en certa manera oposades. El primer cas es refereix als canvis faunístics que es produeixen quan un prat de dall o una pastura és abandonada, i la successió de les comunitats vegetals comporta un tancament progressiu de l'hàbitat. El segon cas se centra en els processos que s'esdevenen quan un conreu intensiu és reconvertit en pastura o prat de dall. Els dos exemples il·lustren la utilitat del concepte d'espècie bioindicadora, però alhora posen en relleu que l'èxit del seu ús passa per un bon coneixement de l'ecologia de l'espècie en qüestió i la disponibilitat de dades prou precises sobre els canvis dels hàbitats i el tipus de gestió de què són objecte.

### *Closos i pastures abandonades*

L'itinerari de les Closos del Tec va ser escollit l'any 1997 com un dels millors exponents de closos tradicionals de tot el PNAE, amb una fauna de ropalòcers especialment rica. Tanmateix, a partir de mitjan 1998, cinc de les sis seccions de l'itinerari es van abandonar (dues closos tradicionals i tres prats de dall també pasturats), i es va iniciar un procés molt dinàmic de successió de les comunitats vegetals, amb la invasió per part d'arbres de ribera i bardisses i un progressiu tancament de l'hàbitat. Tot el procés va ser rapidíssim i va comportar un canvi espectacular i paral·lel de les comunitats de papallones. Sortosament, la gestió activa (pastura a l'hivern, i dall a final de primavera) va continuar inalterada a la secció 6 de l'itinerari, que es va convertir, doncs, en una mena de «control» en el que podríem considerar un experiment natural sobre els efectes del canvi de la vegetació en la fauna de papallones.

### Canvis de l'hàbitat

Els canvis que van patir les seccions abandonades van ser rapidíssims, encara que no

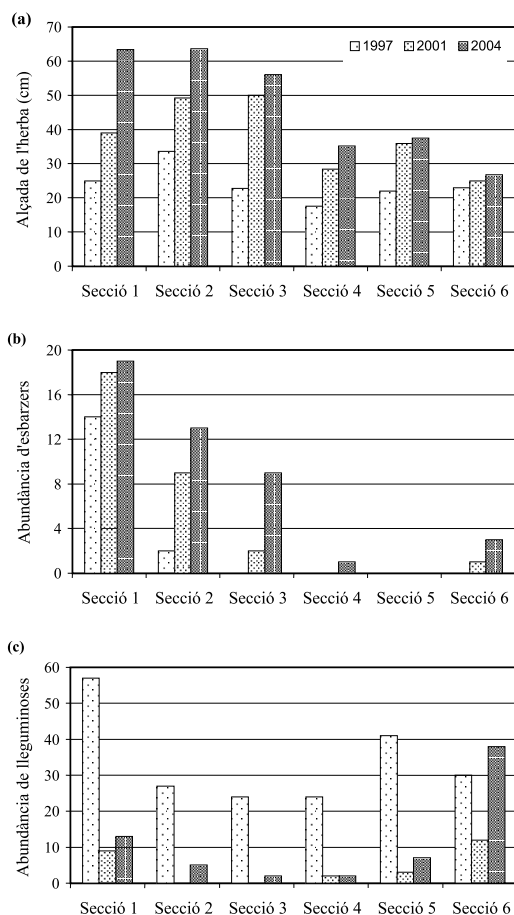


FIGURA 5. Canvis en la vegetació a l'itinerari de les Closes del Tec, després de ser dallades per darrer cop el juny de 1998. (a) alçada de l'herba (mesurada amb un disc de Boorman el mes de juny); (b) abundància de bardisses (*Rubus ulmifolius* i *Rubus caesius*), i (c) abundància de lleguminoses, calculades a partir d'un índex que combina mesures semiquantitatives en tres moments de la primavera (inici, mig i final) i en dos moments de l'estiu (principi i final).

del tot homogenis (figura 5). Aquests canvis es van avaluar a partir de diferents mesures fetes sobre la vegetació i l'estructura de l'hàbitat, en tres moments del procés de successió de les comunitats vegetals (1997, 2001 i 2004). En primer lloc, es va estimar l'alçada de l'herba durant el mes de juny (en el moment del seu màxim creixement) utilitzant un

disc de Boorman (Stewart *et al.*, 2001). En cada secció es van prendre 100 mesures, al llarg de la ruta de cens. A part, es va estimar de manera semiquantitativa l'abundància relativa dels esbarzers (*Rubus ulmifolius* i *R. caesius*) i del conjunt de les lleguminoses (*Lathyrus aphaca*, *L. hirsutus*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium arvensis*, *T. fragiferum*, *T. pratense*, *T. repens*, *Medicago lupulina*, *M. polymorpha*, *M. sativa*, *Melilotus indica*, *Vicia hirsuta* i *V. sativa*). Aquestes estimes es van fer en cinc ocasions al llarg de la temporada (inici, meitat i final de primavera, inici i final d'estiu), i posteriorment es va calcular un índex d'abundància per temporada sumant els valors mensuals. El grup de les lleguminoses es va escollir per l'abundància i diversitat amb què apareixen a les comunitats vegetals associades a les closos empordaneses (Gesti *et al.*, 2003). A més, constitueixen una part molt important dels recursos tròfics d'un bon nombre d'espècies de ropolòcers (vegeu més endavant).

Els canvis observats van ser els següents: (a) en les seccions abandonades hi va haver un fort increment de l'alçada de l'herba (test de Kruskal-Wallis:  $P < 0,001$  en tots els casos), principalment per la gran expansió de gramínies de fulla ampla com *Festuca arundinacea* i *Dactylis glomerata* (figura 5a) des que els prats van ser dallats per darrer cop (el juny de 1998). Aquestes gramínies són altament competitives i donen lloc a grans acúmul de matèria orgànica que triga molt a descompondre's (*cf.* Pollard *et al.*, 1998). (b) Les seccions 1-4 van ser progressivament envaïdes per bardisses (seccions 1-3, figura 5b) i per arbres de ribera (freixes: a partir del 1999 a la secció 1, i a partir de 2003 a les seccions 2 i 3; àlbers: a partir del 1999 a la secció 4). Aquests canvis van anar acompanyats d'una reducció progressiva de la superfície ocupada pels prats, cada cop més limitada a taques isolades. (c) Les plantes de la família de les lle-

guminoses van experimentar una regressió espectacular a totes les seccions abandonades (figura 5c). A diferència de les poblacions d'altres espècies que es van fer més abundants després del cessament del dall (p. ex., els cards *Cirsium arvense* i *C. vulgare*, o la menta borda *Mentha suaveolens*), les poblacions de lleguminoses es van reduir fins a pràcticament desaparèixer, ja que van ser desplaçades per altres espècies amb una major capacitat competitiva. A la secció 5 els canvis van ser menys acusats, perquè en aquesta closa el sòl és més salí i la freqüència d'inundació és més alta: l'alçada de l'herba va augmentar significativament només entre el 1997 i el 2001, i durant tot el període no hi va haver una invasió per part d'arbres o bardisses; en canvi, s'hi van establir un canyissar (*Phragmites australis*) poc dens i grans extensions de la crucífera *Brassica nigra*.

La situació a la secció 6, l'única que es va continuar gestionant activament, va ser ben diferent. L'alçada de l'herba es va mantenir estable al llarg de tot el període (test de Kruskal-Wallis:  $P > 0,05$ ; figura 5a). Sorprenentment, però, es va observar una lleugera colonització per part de bardisses i oscil·lacions importants en la quantitat de lleguminoses (figura 5a, b). Aquestes variacions cal atribuir-les a les diferents condicions climatològiques al llarg de l'estudi, amb un període de sequera perllongada entre 1999-2001 (que es va reflectir en el baix nombre de flors el 2001), i una primavera excepcionalment plujosa el 2004 (que va donar lloc a una gran florida el 2004).

#### Canvis en la fauna de ropalòcers

##### — Tendències poblacionals

Les dades del CBMS es van utilitzar per investigar els canvis en les poblacions de les 29 espècies de ropalòcers més comunes a les Closes del Tec (taula 1). Per a cada espècie i cadascuna de les seccions on era present, es

van calcular les tendències en l'abundància a partir d'una regressió lineal entre el logaritme de l'índex anual d'abundància + 1 en la secció (variable dependent) i els anys (variable independent). Com que les poblacions de papallones tendeixen a fluctuar sincrònicament en àmbit regional a causa de factors climàtics (Pollard, 1991), per a cada espècie es van comparar també aquestes tendències locals amb la tendència observada pel conjunt de Catalunya (Stefanescu, 2000). Aquesta tendència regional no es va calcular en quatre espècies (*Plebejus argus*, *Melitaea cinxia*, *Pyrgus malvoides* i *Pyrgus armoricanus*), pel baix nombre d'estacions del CBMS on apareixen. Seguidament, es va fer una regressió entre els índexs de les Closes del Tec (variable dependent) i l'índex regional (variable independent). Les tendències locals en relació amb la tendència regional es van calcular utilitzant els residus obtinguts amb aquesta regressió (cf. Pollard *et al.*, 1998).

La proporció de tendències significatives (positives o negatives) va ser més gran a les seccions abandonades que no pas a la secció 6 (taula 1; test G:  $P = 0,03$ ), la qual cosa indica que la successió de les comunitats vegetals va estar acompanyada per canvis poblacionals més forts dels ropalòcers. Quan les anàlisis es fan amb les tendències relatives a les tendències regionals s'obté un resultat molt semblant (test G:  $P = 0,01$ ). El descens en la significació estadística en aquest darrer cas s'explica per la reducció de la mida mostral (les quatre espècies en què no es van poder calcular les tendències regionals van mostrar totes fortes tendències locals). Aquesta coincidència en els resultats indica que les tendències poblacionals a les Closes del Tec van ser causades principalment pels canvis als hàbitats.

El signe concret de la tendència poblacional depèn, lògicament, de l'espècie en qüestió. A la figura 6 s'han representat les tendències de cada espècie (calculades com la mitjana a les

TAULA 1. Espècies de ropalòcers utilitzades per investigar les tendències poblacionals a l'itinerari de les Closes del Tec (1997-2004). Només es mostren les tendències locals (calculades com el pendent de la recta de regressió entre el logaritme de l'índex anual d'abundància + 1 en la secció [variable dependent] i els anys [variable independent]); les tendències relatives a les tendències regionals són molt similars. Les columnes tercera i quarta mostren el número de seccions abandonades en les quals es van detectar tendències significatives per a cada espècie. Les columnes setena i vuitena mostren si la tendència d'una espècie va ser significativa o no en l'única secció no abandonada. L'asterisc indica que l'espècie no es va detectar a la secció 6.

	Seccions 1-5		Tendències significatives		Secció 6		Tendències significatives	
	Tendència ± SE		Augment	Descens	Tendència ± SE		Augment	Descens
Papilionidae								
<i>Papilio machaon</i>	-0,01	0,03	1	—	0,07	0,04	—	—
Pieridae								
<i>Pieris brassicae</i>	-0,03	0,07	—	—	0,01	0,07	—	—
<i>Pieris rapae</i>	0,10	0,04	2	—	0,12	0,02	1	—
<i>Pieris napi</i>	0,03	0,02	2	—	0,05	0,03	—	—
<i>Colias crocea</i>	-0,13	0,06	—	2	0,00	0,03	—	—
Lycaenidae								
<i>Lycaena phlaeas</i>	-0,06	0,05	—	—	-0,03	0,03	—	—
<i>Lampides boeticus</i>	-0,03	0,04	—	1	0,03	0,03	—	—
<i>Leptotes pirithous</i>	-0,02	0,04	—	—	0,05	0,03	—	—
<i>Celastrina argiolus</i>	0,03	0,04	—	—	0,04	0,05	—	—
<i>Plebejus argus</i>	-0,22	0,06	—	4	0,28	0,03	1	—
<i>Aricia cramera</i>	0,05	0,06	—	—	0,13	0,06	—	—
<i>Polyommatus icarus</i>	-0,11	0,05	—	3	0,15	0,07	—	—
Nymphalidae Nymphalinae								
<i>Inachis io</i>	0,01	0,04	—	—	-0,01	0,03	—	—
<i>Vanessa atalanta</i>	0,02	0,03	—	—	0,02	0,05	—	—
<i>Cynthia cardui</i>	0,09	0,05	2	—	0,07	0,04	—	—
<i>Polygonia c-album</i>	0,01	0,04	—	—	-0,01	0,04	—	—
<i>Melitaea cinxia</i>	-0,04	0,03	—	1	0,00	0,02	—	—
Nymphalidae Satyrinae								
<i>Melanargia lachesis</i>	0,15	0,04	4	—	0,05	0,03	—	—
<i>Maniola jurtina</i>	0,08	0,05	2	—	0,02	0,06	—	—
<i>Pyronia tithonus</i>	0,22	0,05	5	—	0,04	0,05	—	—
<i>Pyronia cecilia</i>	0,14	0,05	4	—	0,01	0,03	—	—
<i>Coenonympha pamphilus</i>	-0,02	0,05	—	—	-0,01	0,04	—	—
<i>Pararge aegeria</i>	0,07	0,03	2	—	-0,06	0,05	—	—
<i>Lasiommata megera</i>	0,00	0,06	—	—	-0,03	0,05	—	—
Hesperiidae								
<i>Pyrgus malvoides</i>	0,07	0,05	1	—	0,14	0,07	—	—
<i>Pyrgus armoricanus</i>	-0,06	0,04	—	1	0,10	0,03	1	—
<i>Carcharodus alceae*</i>	-0,01	0,13	—	1	—	—	—	—
<i>Thymelicus acteon</i>	0,07	0,03	2	—	0,00	0,03	—	—
<i>Ochlodes venata</i>	0,03	0,02	2	—	-0,03	0,03	—	—
Total tendències significatives			<b>29</b>	<b>13</b>			<b>3</b>	<b>0</b>

cinc seccions abandonades), en relació amb la posició que ocupen a l'eix principal del PCA que separa els ambients boscosos dels ambients oberts (cf. figura 2). Previsiblement, les espècies típiques de prats, situades a la part més positiva de l'eix, haurien de davallar a mesura que els hàbitats es van tancant per causa de la successió vegetal i, per tant, haurien de mostrar tendències poblacionals amb

signe negatiu; en canvi, les espècies típiques d'ambients boscosos i bardisses, situades a l'extrem més negatiu de l'eix, haurien de mostrar tendències positives. Aquesta predicció s'hauria de traduir, gràficament, en una correlació negativa entre les coordenades de les espècies al primer eix del PCA i els valors de les tendències poblacionals a les seccions abandonades, tal com es confirma estadística-

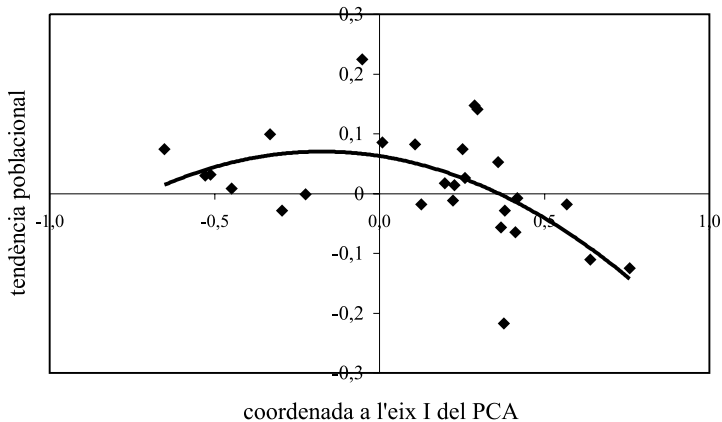


FIGURA 6. Tendència poblacional de les 29 espècies de ropalòcers estudiades al conjunt de seccions abandonades de l'itinerari de les Closes del Tec (1997-2004). Les coordenades de les espècies a l'eix  $x$  són les mateixes que a la figura 2, mentre que les coordenades a l'eix  $y$  mostren les tendències poblacionals relatives a les tendències regionals (vegeu el text per a més detalls). La funció de la relació curvilínia ajustada a les dades és:  $y = -0,2446x^2 + 0,0853x + 0,0629$  ( $r = 0,55$ ,  $P < 0,002$ ).

ment (tendències absolutes:  $r = -0,39$ ,  $P = 0,042$ ,  $n = 27$ ; tendències relatives a les tendències regionals:  $r = -0,43$ ,  $P = 0,035$ ,  $n = 24$ ). Per contra, també previsiblement, la correlació desapareix en el cas de la secció 6 (tendències absolutes:  $r = 0,27$ ,  $P = 0,18$ ,  $n = 26$ ; tendències relatives:  $r = 0,20$ ,  $P = 0,36$ ,  $n = 23$ ), on l'hàbitat es va mantenir sense canvis importants. Aquestes dades s'ajusten encara millor a una relació curvilínia (figura 6;  $r = 0,55$ ,  $P < 0,002$ ), un fet previsible tenint en compte que la successió de les comunitats vegetals es trobava encara en una etapa primerenca i que al final de l'estudi els hàbitats representaven una situació intermèdia entre els prats i el bosc de ribera o les bardisses. En aquest sentit, és interessant constatar que les espècies que van experimentar augments més marcats són les que ocupen posicions intermèdies a l'eix principal, és a dir, les que prefereixen ambients amb característiques mixtes de prats i boscos.

És possible que les diferències en les tendències poblacionals als prats abandonats responguin, en darrer terme, a certes particularitats en l'ecologia de les espècies. Per exemple, el signe de la tendència podria estar condicionat pel

grau d'especialització alimentària (Lawton, 1995) o pel tipus de recurs tròfic (Dennis *et al.*, 2004). Per investigar aquesta possibilitat s'han agrupat les espècies segons una sèrie de característiques, s'han distingit en cada cas diverses categories i s'han comparat, mitjançant ANOVA, les tendències poblacionals entre les categories. Les característiques ecològiques, amb les seves respectives categories, són: filiació taxonòmica (família/subfamília: Pieridae, Lycaenidae, Nymphalinae, Satyrinae i Hesperiiidae), plantes nutrícies (gramínies, lleguminoses i altres plantes herbàcies; *cf.* taula 2), especialització alimentària (espècies monòfagues, oligòfagues i polífagues), fase en què es produeix la hibernació (larva, pupa o adult), voltinisme (espècies univoltines, bivoltines i polivoltines) i capacitat dispersiva (en una escala qualitativa, des de 0 fins a 4). La categoria que li correspon a cada espècie es pot consultar a Stefanescu *et al.* (2005).

Tret de l'especialització alimentària i de la fase en què es produeix la hibernació, la resta de les característiques ecològiques expliquen part de la variació en les tendències poblacionals: filiació taxonòmica ( $F = 2,29$ ,  $P = 0,04$ ),

TAULA 2. Plantes nutrícies utilitzades al PNAE per les 29 espècies de ropalòcers estudiades (segons dades inèdites de C. Stefanescu). L'interrogant indica les plantes més probables, en el cas d'espècies en què les femelles no fixen els ous directament sobre la planta nutrícia sinó que els deixen caure entre la vegetació, o bé en el cas d'identificacions no confirmades.

<i>Plantes nutrícies</i>	
<b>Papilionidae</b>	
<i>Papilio machaon</i>	<i>Ruta graveolens, Foeniculum vulgare, Daucus carota, Pastinaca sativa</i>
<b>Pieridae</b>	
<i>Pieris brassicae</i>	<i>Brassica nigra, Lepidium draba, Diplotaxis eruroides</i>
<i>Pieris rapae</i>	<i>Brassica nigra, Lepidium draba, Sisymbrium officinale, Coronopus squamosus, Diplotaxis eruroides</i>
<i>Pieris napi</i>	<i>Brassica nigra, Lepidium draba, Coronopus squamosus</i>
<i>Colias crocea</i>	<i>Lotus corniculatus, Trifolium pratense, T. fragiferum, Medicago sativa, M. lupulina, M. polymorpha</i>
<b>Lycaenidae</b>	
<i>Lycaena phlaeas</i>	<i>Rumex crispus, R. pulcher</i>
<i>Lampides boeticus</i>	<i>Medicago sativa, Trifolium pratense, Lotus corniculatus, Plantago coronopus, Conyza sumatrensis</i>
<i>Leptotes pirithous</i>	<i>Lythrum salicaria, Medicago sativa, Melilotus alba, Trifolium pratense</i>
<i>Celastrina argiolus</i>	<i>Rubus ulmifolius, Hedera helix, Humulus lupulus, Lythrum salicaria</i>
<i>Plebejus argus</i>	<i>Lotus corniculatus, Limonium vulgare</i>
<i>Aricia cramera</i>	<i>Geranium dissectum, Conyza sumatrensis</i>
<i>Polyommatus icarus</i>	<i>Medicago sativa, M. lupulina, M. arabica, Trifolium pratense, T. repens, T. fragiferum, Lotus corniculatus, Dorycnium pentaphyllum, Melilotus indica</i>
<b>Nymphalidae Nymphalinae</b>	
<i>Inachis io</i>	<i>Urtica dioica</i>
<i>Vanessa atalanta</i>	<i>Urtica dioica, U. urens, Parietaria officinalis</i>
<i>Cynthia cardui</i>	<i>Cirsium arvense, C. vulgare, Galactites tomentosa, Silybum marianum, Arctium minus, Filago pyramidalis, Malva sylvestris, Althaea officinalis</i>
<i>Polygonia c-album</i>	<i>Ulmus minor, Urtica dioica, Humulus lupulus</i>
<i>Melitaea cinxia</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
<b>Nymphalidae Satyrinae</b>	
<i>Melanargia lachesis</i>	<i>Festuca arundinacea (?), Brachypodium phoenicoides (?)</i>
<i>Maniola jurtina</i>	<i>Dactylis glomerata (?), Festuca arundinacea (?)</i>
<i>Pyronia tithonus</i>	<i>Dactylis glomerata (?), Festuca arundinacea (?)</i>
<i>Pyronia cecilia</i>	<i>Brachypodium retusum</i>
<i>Coenonympha pamphilus</i>	
<i>Pararge aegeria</i>	<i>Dactylis glomerata, Poa trivialis, Cynodon dactylon (?)</i>
<i>Lasiommata megera</i>	
<b>Hesperiidae</b>	
<i>Pyrgus malvoides</i>	<i>Rubus ulmifolius, Rubus caesius, Potentilla reptans, Agrimonia eupatoria</i>
<i>Pyrgus armoricanus</i>	<i>Potentilla reptans</i>
<i>Carcharodus alceae</i>	<i>Malva sylvestris, Althaea officinalis, Abutilon theophrasti</i>
<i>Thymelicus acteon</i>	<i>Brachypodium phoenicoides (?)</i>
<i>Ochlodes venata</i>	<i>Dactylis glomerata, Cynodon dactylon (?)</i>

plantes nutrícies ( $F = 14,91$ ,  $P < 0,001$ ), voltinisme ( $F = 8,05$ ,  $P = 0,002$ ) i capacitat dispersiva ( $F = 4,91$ ,  $P = 0,01$ ). No és possible interpretar separatament aquests trets ecològics perquè estan fortament correlacionats entre si (p. ex., el tipus de recurs tròfic té un fort component filogenètic: Ehrlich & Raven, 1964; Janz & Nylin, 1998). Tanmateix, la forta significació de l'ANOVA que compara les

diferents categories de plantes nutrícies, juntament amb la informació sobre els canvis de la vegetació a les cinc seccions abandonades, sembla que indiquen que aquest tret és el principal responsable de la magnitud de les tendències poblacionals. En concret, les espècies que s'alimenten de gramínies (Satyrinae i alguns Hesperiidae) van mostrar les tendències més positives —en paral·lel al gran aug-

ment que van experimentar *Dactylis glomerata* i *Festuca arundinacea*; figura 5a—, mentre que les que ho fan de lleguminoses (alguns licènids i *Colias crocea*) van mostrar les tendències més negatives —en paral·lel al col·lapse en les poblacions de les lleguminoses; figura 5c—.

— El cas de les espècies bioindicadores de la qualitat dels prats

Si ens centrem en les quatre espècies més estretament associades amb els ambients oberts (*Plebejus argus*, *Polyommatus icarus*, *Colias crocea* i *Coenonympha pamphilus*), que són les que *a priori* haurien d'actuar com a millors bioindicadores de la qualitat dels prats, trobem diferències interessants en les respostes poblacionals (figura 7). Totes quatre mostren davallades poblacionals en les seccions abandonades, però la tendència només és significativa en les tres primeres (taula 1), les quals comencen a davallar clarament a partir del primer any en què els prats es van

deixar de dallar (1999). A *C. crocea* i *P. icarus* la davallada afecta bàsicament els dos primers anys d'abandonament, però a partir d'aquest moment els nivells poblacionals sembla que s'estabilitzen i oscil·len només lleugerament al voltant del que podria ser una nova capacitat de càrrega més baixa de l'hàbitat. En *P. argus* la tendència negativa és molt més acusada i, encara que no es pot apreciar a la figura 7, culmina amb l'extinció de totes les poblacions inicials (a les seccions 1-4, l'any 2000; a la secció 5, l'any 2002); de fet, els pocs exemplars que es detecten en els darrers anys corresponen, molt possiblement, a individus en dispersió procedents de la nova població establerta a la secció 6 (vegeu més avall). La situació és molt diferent en *C. pamphilus*, ja que aquesta espècie només experimenta una davallada apreciable (contrària a la tendència regional i per tant atribuïble a les condicions locals) el darrer any de seguiment. Així, doncs, sembla que l'abandonament dels prats no té efectes negatius sobre

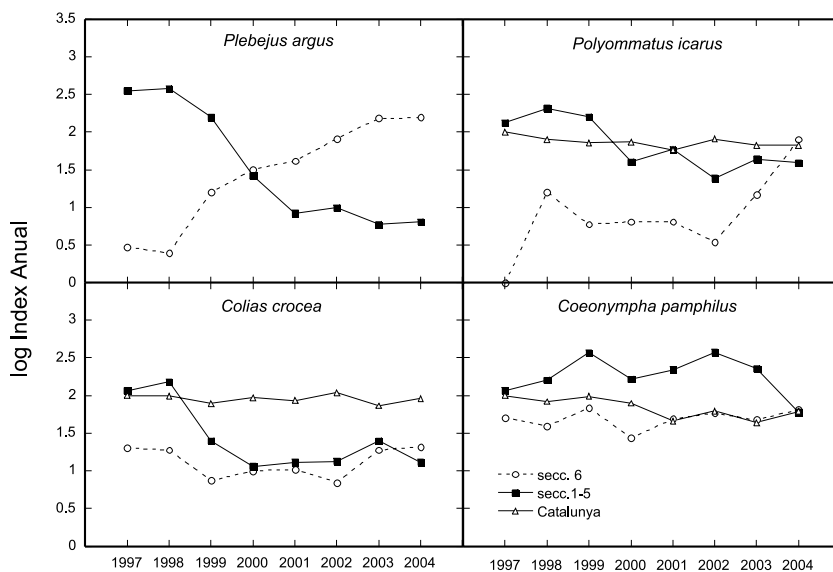


FIGURA 7. Evolució de les poblacions de quatre espècies de ropalòcers als prats abandonats (seccions 1-5) i al prat dallat anualment (secció 6) de l'itinerari de les Closes del Tec, comparada amb la tendència al conjunt de Catalunya.



---

l'espècie fins a una etapa molt més avançada de la successió, un aspecte que caldria confirmar amb noves dades procedents d'altres localitats.

Les respostes poblacionals a la secció 6 també contrasten marcadament entre aquestes espècies. *C. crocea* i *C. pamphilus* es mantenen estables al llarg de tot el període, mentre que *P. argus* experimenta una tendència molt positiva (figura 7, taula 1). El cas de *P. icarus* és menys clar; encara que la gràfica suggereix un augment evident, la tendència no arriba a ser significativa (taula 1), conclusió aquesta que queda plenament reforçada pel baix valor observat el 2005 (dades no mostrades).

L'augment de *P. argus* a la secció 6, paral·lel al descens a les seccions abandonades, es pot explicar satisfactòriament en el context de la teoria de metapoblacions, que en bona part es fonamenta en estudis empírics centrats en aquesta espècie (Thomas, 1991; Thomas & Harrison, 1992; Hanski & Thomas, 1994). D'acord amb el model metapoblacional, *P. argus* s'estructura sobre el territori com un seguit de poblacions que ocupen una fracció variable de les taques d'hàbitat favorables (en aquest cas, els prats de dall actius). La distribució dels comptatges de *P. argus* a l'itinerari de les Closes del Tec suggereix que durant el 1997 i el 1998 no hi havia cap població establerta a la secció 6, tot i constituir una taca d'hàbitat favorable. La colonització d'aquesta secció va ser molt possiblement afavorida per la dispersió forçosa d'un major nombre d'exemplars de les seccions 1-5, quan els prats van ser abandonats i la qualitat de l'hàbitat va disminuir ràpidament. La nova població hauria anat augmentant en anys posteriors fins a assolir el nivell que permet la capacitat de càrrega de l'hàbitat (cf. Pollard *et al.*, 1997). En aquest sistema de prats, la secció 6 sembla que ha actuat, doncs, com un refugi per a un cert nombre d'exemplars de les poblacions en regressió. Si la secció 6 hagués

estat massa allunyada de les closes abandonades, aquest episodi de colonització no hauria estat possible (la capacitat dispersiva de *P. argus* molt rarament supera el centenar de metres; Gutiérrez *et al.*, 2004) i la metapoblació hauria desaparegut completament seguint l'extinció de les poblacions inicials.

El model anterior no és aplicable en el cas de *C. crocea* i *P. icarus*, perquè aquestes papallones tenen una capacitat dispersiva molt superior a la de *P. argus* (cf. Stefanescu *et al.*, 2005) i perceben el territori a una escala molt més gran. Això els permet ocupar simultàniament totes les taques d'hàbitat en una àrea extensa, i assolir anualment en cada taca un nivell poblacional proporcional a la capacitat de càrrega de l'hàbitat. En aquest context, seria molt improbable que la secció 6, que ofereix unes condicions favorables per a totes dues, no hagués estat ocupada abans de la disminució de les poblacions en els prats abandonats. De fet, l'abundància de *C. crocea* i *P. icarus* en aquesta secció ha fluctuat d'una manera força similar (figura 7), molt possiblement depenent de la disponibilitat d'uns recursos tròfics coincidents en ambdues espècies (cf. taula 2).

— Canvis globals en les comunitats de ropalòcers

Els canvis en l'estructura global de la comunitat de ropalòcers es van analitzar a partir de tres criteris habituals als estudis de caire conservacionista: la riquesa d'espècies, l'abundància i la raresa (cf. apartat 1.3). Únicament en el cas de la secció 1 —que juntament amb la secció 5 representava el millor exemple de closa tradicional a l'inici del seguiment— es van detectar tendències significatives en dos d'aquests paràmetres: la riquesa específica i l'índex de raresa en una escala regional van disminuir al llarg del període ( $F = 4,24$ ,  $P = 0,08$ , i  $F = 9,57$ ,  $P = 0,02$ , respectivament) (figura 8). Aquesta secció va ser la que va patir

uns canvis més dràstics en l'hàbitat, a conseqüència de la rapidesa amb què va es va produir la successió de les comunitats vegetals (figura 5).

### Closes i pastures recuperades

Una de les prioritats del PNAE és reconvertir els conreus intensius que hi ha en aquest espai protegit en prats i pastures, l'interès dels quals és molt més gran des d'un punt de vista de conservació (apartat 1.3).

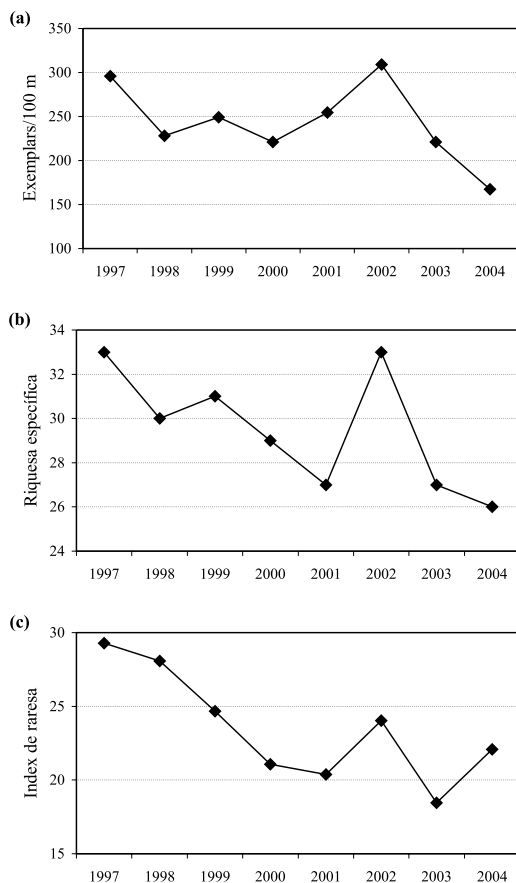


FIGURA 8. Tendències en tres paràmetres de la comunitat de rojalòcers de la secció 1 de l'itinerari de les Closes del Tec durant el període 1997-2004. (a) Abundància; (b) riquesa específica, i (c) raresa (escala regional).

Precisament, aquesta reconversió ha tingut lloc en quatre seccions de l'itinerari del CBMS del Cortalet durant el període d'estudi, la qual cosa ha permès analitzar la resposta de les comunitats de rojalòcers i comprovar, entre altres coses, com la recuperació i la millora de l'hàbitat han estat acompanyades per la colonització i l'augment de les poblacions de les espècies bioindicadores d'aquests ambients.

### Canvis de l'hàbitat

Els canvis en la gestió d'aquestes quatre seccions a partir del 1994 estan esquematitzats a la figura 9. Prèviament a aquesta data, les seccions 9 i 11 havien estat conreades amb blat de moro fins al 1989, però a partir del 1990 el PNAE es va fer càrrec de la seva gestió i, després de sembrar-hi una barreja similar a la que es pot trobar a les closes empordaneses, les va utilitzar durant els primers anys com a pastures per als ramats de vaques marineres, cavalls i mules del Parc. Els ramats ocupaven els prats gran part de la primavera i l'estiu, i això va desembocar en una situació crítica amb sobrepastura i unes comunitats vegetals molt empobrides i dominades per unes poques espècies oportunistes com *Aster squamatus*. A la secció 9, la pressió de pastura es va reduir sensiblement a partir del 1997 i la qualitat del prat va augmentar considerablement, però durant el 2001-2002 es va abandonar i va tornar a ser envaïda per *A. squamatus*. A partir del 2003 es va reprendre la gestió, en aquest cas el dall. Des d'aleshores, la pastura s'ha limitat als mesos d'hivern (amb una baixa pressió), i el prat s'ha dallat a final de cada primavera. La secció 11 va combinar baixa pressió de pastura i dall a final de primavera durant el 1996-1997, i pastura exclusivament durant el 1998-1999. A partir del 2000 es va gestionar com un prat de dall. La qualitat de l'hàbitat va augmentar progressivament al llarg de tot el període, va ser cada cop menor l'impacte d'*A. squamatus* i es van desenvolupar

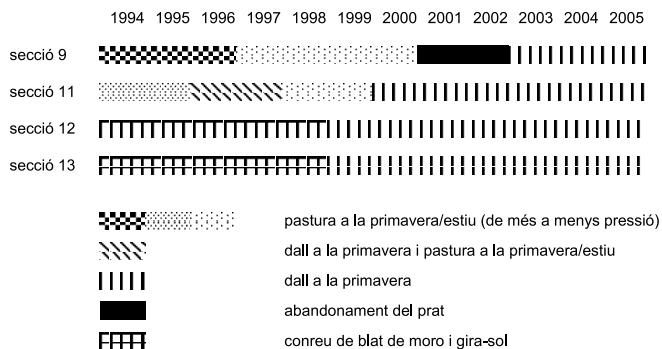


FIGURA 9. Representació esquemàtica dels canvis en la gestió en quatre seccions de l'itinerari del Cortalet (1994-2005), reconvertides en pastures i prats de dall.

par comunitats vegetals molt riques en lleguminoses (sobretot *Lotus corniculatus* i *Trifolium* spp.). Encara que no s'han fet inventaris recents, les comunitats vegetals presents s'aproximen a les descrites per Gesti *et al.* (2003) com a típiques de les closes, si bé possiblement en representen una versió empobrida.

Les seccions 12 i 13 van ser conreades amb blat de moro i gira-sol fins al 1998 inclòs. L'any 1999 es van reconvertir en prats de dall, i s'hi va sembrar una barreja dominada per *Trifolium pratense*. Aquesta lleguminosa va fer florides espectaculars l'any 1999 i primavera del 2000, però després va desaparèixer quasi totalment com a conseqüència de la greu sequera que va afectar la zona. Entre el 2001-2005 els prats van ser dominats per les graminies típiques de les closes empordaneses (p. ex., *Festuca arundinacea* i *Dactylis glomerata*), però també van patir invasions periòdiques de plantes oportunistes com *Aster squamatus* i *Conyza sumatrensis*. Des de la pràctica desaparició de *T. pratense*, la presència de lleguminoses ha restat gairebé testimonial, per la qual cosa es pot considerar que aquests prats de dall alberguen unes comunitats vegetals molt simplificades i molt més empobrides que les que caracteritzen les closes madures.

### Canvis en la fauna de ropolòcers

#### — Resposta de les espècies bioindicadores als diferents tipus de gestió

Les quatre espècies considerades com a bioindicadores potencials dels prats al PNAE (*cf.* apartat 2.1) van respondre de forma molt diversa a les diferents pautes de gestió (figura 10). *P. argus* va ser incapaç de colonitzar les seccions 9 i 11 mentre hi va haver una elevada pressió de pastura, tot i existir una població estable a una distància inferior a 100 m. Quan aquesta pressió va disminuir i les comunitats vegetals es van tornar més complexes, *P. argus* va colonitzar immediatament ambdues seccions i va anar consolidant poblacions cada cop més importants. A la secció 11, aquest procés va ser continuat i es va veure molt afavorit per la substitució de la pastura pel dall, que al llarg dels anys ha comportat un augment en la capacitat de càrrega d'aquest hàbitat. La rapidesa amb què *P. argus* davalla quan la gestió de l'hàbitat no és l'adequada queda perfectament palesa amb la població de la secció 9. Durant el període 2001-2002, el prat es va abandonar, va tornar a ser envaït per *A. squamatus*, i en només un any *P. argus* es va extingir completament. L'espècie va tornar a colonitzar el prat i a establir-hi una població molt nombrosa així que es va introduir de nou

el dall, l'any 2003. *P. argus* tampoc no ha estat capaç de colonitzar i establir-se a les seccions 12 i 13 després de set anys de reconversió dels conreus intensius en prats de dall. La causa ha estat, amb tota probabilitat, la baixa qualitat dels hàbitats per la insuficient densitat de la planta nàrtica principal, *L. corniculatus*.

A diferència de *P. argus*, *P. icarus* es va poder establir amb èxit a les seccions 9 i 11 mentre eren sobrepasturades; de fet, fins i tot va assolir densitats més elevades aleshores que quan les dallades regulars van substituir la pastura i van permetre el desenvolupament d'unes comunitats vegetals més complexes. En canvi, encara que d'una manera menys dràstica que *P. argus*, també es va veure negativament afectada per l'abandonament dels

prats. *P. icarus* tampoc no va ser capaç d'establir-se a les seccions 12 i 13 mentre van ser ocupades per conreus intensius (1994-1998), però, en contrast amb *P. argus*, va colonitzar-les immediatament en ser transformades en prats de dall. Les poblacions van augmentar sobtadament els dos primers anys (1999-2000), quan *Trifolium pratense* (una planta nàrtica habitual) era molt abundant; després, sembla que s'han estabilitzat al voltant d'uns nivells netament inferiors.

El cas de *C. crocea* és gairebé idèntic al de *P. icarus*: tolera prats sota un ampli rang de condicions, colonitza els hàbitats favorables amb gran rapidesa i es veu afectada negativament i immediata quan els prats són abandonats. Tanmateix, a causa de la seva mobilitat extrema (es tracta d'una espècie amb poblaci-

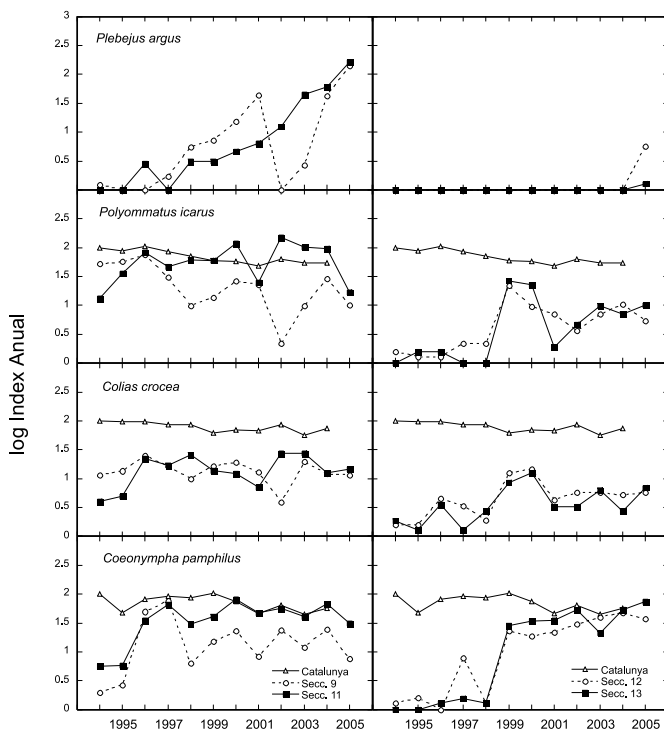


FIGURA 10. Evolució de les poblacions de quatre espècies de ropalòcers en quatre seccions de l'itinerari del Cortalet, que en el decurs de l'estudi han passat de ser ocupades per conreus intensius a ser ocupades per pastures i prats de dall.

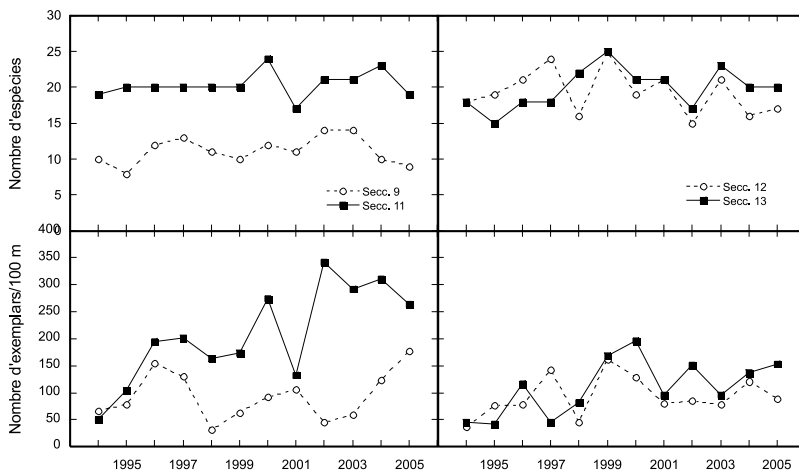


FIGURA 11. Tendències en dos paràmetres (abundància i riquesa específica) en les comunitats de rojalòcers de les seccions de l'itinerari del Cortalet que van ser reconvertides en pastures i prats de dall al llarg de l'estudi.

ons obertes i marcadament migradora), es detecta amb més assiduïtat que no pas *P. icarus* als conreus intensius i en altres ambients desfavorables (C. Stefanescu, obs. pers.).

Finalment, *C. pamphilus* respon molt menys acusadament a les alteracions dels hàbitats que les altres espècies. Si bé tampoc va ser capaç d'establir-se als conreus intensius, va mantenir poblacions estables en prats de dall i pastures sotmesos a unes condicions molt variades, fins i tot quan van ser abandonats (com queda ben palès per l'absència d'una davallada a la secció 9 els anys 2000-2001). Les dades també destaquen dos aspectes interessants de l'ecologia de *C. pamphilus*. En primer lloc, la rapidesa amb què és capaç d'establir-se i incrementar l'abundància als hàbitats favorables (p. ex., als conreus intensius reconvertits en prats, o quan desapareix la sobrepastura). En segon lloc, la tendència que tenen les poblacions a fluctuar de manera sincrònica, a causa de la influència del clima. En concret, sembla aparent una influència negativa de les primaveres i estius calorosos i secs (p. ex., 2001, 2003 i 2005) i una influència positiva quan es donen unes condicions inverses (p. ex., 2002 i 2004).

— Canvis globals en les comunitats de rojalòcers

En la majoria dels casos, els canvis en la gestió no es van traduir en tendències clares respecte a l'abundància i la riquesa específica de les comunitats de rojalòcers (figura 11). El nombre d'espècies no va variar significativament en cap secció al llarg del període, ni tan sols en les que eren conreus intensius al començament del seguiment. L'abundància sí que va augmentar a les seccions 11 ( $F = 19,57$ ,  $P < 0,01$ ) i 13 ( $F = 8,77$ ,  $P < 0,04$ ), però a causa de tendències poblacionals d'espècies individuals (*P. argus* a la secció 11, i *C. pamphilus* a la secció 13) i no pas d'una resposta en el conjunt de les comunitats.

### Conclusions

Els exemples anteriors han servit per posar en relleu els profunds canvis que manifesten les comunitats de rojalòcers del PNAE quan els prats on viuen són alterats per l'aplicació de diferents mesures de gestió. Un primer aspecte important que es desprèn de les dades és que aquests canvis poden passar del tot desapercebuts si les anàlisis es focalitzen en indi-

cadors generals que caracteritzen la comunitat, en comptes de centrar-se en la resposta d'espècies concretes. Així, en la majoria dels prats abandonats o recuperats no s'han detectat tendències significatives en paràmetres tradicionalment utilitzats com a indicadors de l'estat de l'ecosistema, com ara la riquesa d'espècies o l'abundància. Tanmateix, concloure que la comunitat de ropalòcers s'ha mantingut estable i s'ha vist poc afectada pels canvis de l'hàbitat seria completament erroni. De fet, una anàlisi duta a terme en àmbit específic mostra l'existència de respostes molt acusades en moltes de les espècies, respostes que es poden relacionar directament amb els canvis ambientals. En aquest sentit, les dades corroboren la utilitat del concepte d'espècies bioindicadores i la molt major resolució que ofereixen aquestes en comparació dels indicadors de caire més general. Aquesta conclusió també es desprèn d'altres estudis similars que han investigat l'evolució de les comunitats de ropalòcers en prats abandonats (p. ex., Steffan-Dewenter & Tschardt, 1997; Sanford, 2002).

En relació amb el concepte d'espècies bioindicadores, un segon aspecte important que cal destacar és que dins d'un caràcter bioindicador general i comú per a un cert grup d'organismes (p. ex., una preferència marcada pels hàbitats oberts, com ara prats), podem trobar respostes poblacionals molt diferents enfront dels mateixos canvis ambientals segons les característiques ecològiques de cada espècie. En particular, factors com ara el tipus de recursos tròfics i la capacitat dispersiva condicionaran, en gran mesura, la magnitud i la velocitat de les respostes. En els nostres exemples s'ha pogut comprovar com les prediccions generals sobre els canvis poblacionals es compleixen, però també com apareixen una sèrie de discrepàncies que només poden ser interpretades correctament a partir d'un bon coneixement de l'ecologia de les papallones. Així mateix, també s'ha comprovat que aquest objectiu es pot assolir molt més fàcil-

ment si hom disposa de dades addicionals sobre les espècies bioindicadores en un ampli rang de situacions (p. ex., quan el mateix tipus d'hàbitat es veu sotmès a diferents tipus de gestió).

Després de valorar tota aquesta informació, es pot concloure que *Plebejus argus* representa la millor espècie bioindicadora de les condicions d'hàbitat pròpies de les closes empordaneses tradicionals. A partir de sèries de dades independents s'ha pogut comprovar repetidament com *P. argus* respon amb descensos poblacionals marcadíssims i rapidíssims quan aquestes condicions òptimes es veuen alterades, i també amb augments poblacionals progressius quan l'hàbitat millora. És molt possible que, tal com prediu la teoria (cf. Lawton, 1995), aquesta gran sensibilitat estigui relacionada amb la forta especialització ecològica de l'espècie, com per exemple l'establiment de relacions de mirmecofilia obligada amb *Lasius niger* (Jordano & Thomas, 1992; Jordano *et al.*, 1992; Gutiérrez *et al.*, 2004). D'altra banda, cal remarcar que les poblacions de *P. argus* assoleixen densitats molt altes en els hàbitats idonis i això permet monitorar-les amb facilitat i fiabilitat. Finalment, aquesta espècie és molt sedentària i s'estructura en forma de metapoblacions, per la qual cosa la persistència d'una població local es veu molt compromesa a llarg termini en ambients excessivament fragmentats; des d'aquesta perspectiva, el monitoratge d'una població reflecteix també les condicions del paisatge del seu entorn.

Altres espècies com *Polyommatus icarus* i *Colias crocea* també responen amb rapidesa davant l'abandonament dels prats, però toleren un rang molt més ampli de mesures de gestió. A més, totes dues són espècies amb una gran mobilitat (sobretot *C. crocea*) i, per tant, molt menys sensibles al fenomen de la fragmentació dels hàbitats. En general, cal considerar-les com a excel·lents bioindicadores dels ambients associats als espais oberts, però cal tenir present que són capaces d'ocu-

par hàbitats molt diversos a part de les closes. Les nostres anàlisis mostren també com *Coenonympha pamphilus*, una espècie molt típica de prats, és poc sensible a l'abandonament de les closes i a la degradació de les comunitats vegetals. En aquest sentit cal descartar aquesta espècie com un bon bioindicador de l'estat de salut de les closes empordaneses.

## Agraïments

Al llarg de tots aquests anys de seguiment del CBMS al PNAE hem rebut el suport incondicional d'Antoni Arrizabalaga, Francesc Diego, Josep Espigulé, Francesc Giró, Salvador Grau, Eduard Marqués, Marta Miralles, Sergi Romero i Jordi Sargatal. Molt particularment, Francesc Giró ens va proposar començar aquest estudi al PNAE i Eduard Marqués ens va ajudar a descobrir les closes empordaneses. Susan Watt i Cèsar Gutiérrez van cartografiar la vegetació dels diferents transsectes i atendre sempre els nostres dubtes. També restem molt agraïts a tot el personal que treballa al Parc per la seva amabilitat i ajuda en situacions diverses. En Jordi Jubany, Lluç Julià, Ferran Páramo i Jordi Viader han col·laborat molt activament en diverses tasques essencials per al funcionament del projecte. El Butterfly Monitoring Scheme a Catalunya rep el suport del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya. Finalment, volem agrair els comentaris crítics de Paco Lloret, que van contribuir a millorar el treball.

## Bibliografia

DENNIS, R. L. H.; HODGSON, J. G.; GRENYER, R.; SHREEVE, T. G. & ROY, D. B. 2004. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecol. Entom.*, 29: 12-26.  
 DENNIS, R. L. H.; SHREEVE, T. G. & VAN DYCK, H. 2003. Towards a functional resource-based

concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102: 417-425.  
 DOVER, J. W.; SPARKS, T. H. & GRETOREX-DAVIES, J. N. 1997. The importance of shelter for butterflies in open landscapes. *J. Insect Conserv.*, 1: 89-97.  
 EHRLICH, P. R. & RAVEN, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.  
 FARRÀS, A. & VELASCO, E. 1994. Les comunitats vegetals de les zones humides de l'Alt Empordà. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 13: 167-228.  
 GESTI, J. 2000. El poblament vegetal dels aiguamolls de l'Empordà: efectes de la creació del Parc Natural sobre la vegetació i propostes per a una gestió dels hàbitats. Universitat de Girona. Tesi doctoral.  
 GESTI, J.; MERCADAL, G. & VILAR, L. 2003. La biodiversidad de los prados de siega de los Aiguamolls de l'Alt Empordà (Girona). In: *XIX Jornadas de Fitosociología-Congreso de la Federación Internacional de Fitosociología, Biodiversidad y Gestión del Territorio*. La Laguna, Tenerife.  
 GESTI, J. & VILAR, L. 1999. Caracterització florística de la plana litoral de l'Alt Empordà. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 67: 45-57.  
 GOSÁLBEZ, J.; SERRA, J. & VELASCO, E. (ed.) 1994. *Els sistemes naturals dels aiguamolls de l'Empordà*. Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural, 13. Barcelona.  
 GREGORY, R. D.; VAN STRIEN, A.; VORISEK, P.; GMELIG MEYLING, A. W.; NOBLE, D. G.; FOPPEN, R. P. B. & GIBBONS, D. W. 2005. Developing indicators for European birds. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 360: 269-288.  
 GUTIÉRREZ, D.; SEYMOUR, A. S.; FERNÁNDEZ, P.; FERNÁNDEZ HAEGER, J. & JORDANO, D. 2004. Estructura espacial y dispersión en las poblaciones de mariposas: modelos y experimentos con *Plebejus argus* en Doñana. In: *Ecología insular* (J. M. Fernández-Palacios & C. Morici. Ed.). Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET)-Cabilido Insular de la Palma. p. 147-179.  
 HANSKI, I. & THOMAS, C. D. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biol. Conserv.*, 68: 167-180.  
 HAWKINS, B. A. & PORTER, E. 2003. Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *Amer. Nat.*, 161: 40-49.  
 HILTY, J. & MERELENDER, A. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biol. Conserv.*, 92: 185-197.  
 JANZ, N. & NYLIN, S. 1998. Butterflies and plants: a phylogenetic study. *Evolution*, 52: 486-502.  
 JORDANO, D.; RODRÍGUEZ, J.; THOMAS, C. D. & FERNÁNDEZ-HAEGER, J. 1992. The distribution and density of a lycaenid butterfly in relation to *Lasius* ants. *Oecologia*, 91: 439-446.  
 JORDANO, D. & THOMAS, C. D. 1992. Specificity of an ant-lycaenid interaction. *Oecologia*, 91: 431-438.

- KREMEN, C.; LEES, D. C. & FAY, J. P. 2004. Butterflies and conservation planning in Madagascar: from pattern to practice. In: *Butterflies. Ecology and evolution taking flight* (C. L. Boggs, W. B. Watt & P. R. Ehrlich. Ed.). The University of Chicago Press. Chicago. p. 517-540.
- LAWTON, J. H. 1995. Population dynamic principles. In: *Extinction rates* (J. H. Lawton & R. M. May. Ed.). Oxford University Press. Oxford. p. 147-163
- MONTRÀS, T. 2004. *Les closes del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà: la comunitat d'ocells passeriformes entre els anys 1993-1996*. Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà. Generalitat de Catalunya. Castelló d'Empúries. Informe inèdit.
- OLIVER, I. A.; BEATTIE, J. & YORK, A. 1998. Spatial fidelity of plant, vertebrate, and invertebrate assemblages in multiple-use forest in eastern Australia. *Conserv. Biol.*, 12: 822-835.
- OUIN, A. & BUREL, F. 2002. Influence of herbaceous elements in butterfly diversity in hedgerow agricultural landscapes. *Agric., Ecosyst. & Envir.*, 93: 45-53.
- PÉREZ DE-GREGORIO, J. J. 1990. Els macroheteròcers dels aiguamolls de l'Empordà (Lepidoptera: Macroheterocera). *Treb. Soc. Cat. Lep.*, 10(1989): 7-25.
- POLLARD, E. 1991. Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly populations. *Oikos*, 60: 7-10.
- POLLARD, E.; ROTHERY, P. & YATES, T. J. 1997. Annual growth rates in newly established populations of the butterfly *Pararge aegeria*. *Ecol. Entom.*, 21: 365-369.
- POLLARD, E. & YATES, T. 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman and Hall. Londres.
- POLLARD, E.; WOIWOD, I. P.; GREATORREX-DAVIES, J. N.; YATES, T. J. & WELCH, R. C. 1998. The spread of coarse grasses and changes in numbers of Lepidoptera in a woodland nature reserve. *Biol. Conserv.*, 84: 17-24.
- PRENDERGAST, J. R., QUINN, R. M., LAWTON, J. H. & EVERSHAM, B. C. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365: 335-337.
- RICKETTS, T. H.; DAILY, G. C. & EHRLICH, P. R. 2002. Does butterfly diversity predict moth diversity? Testing a popular indicator taxon at local scales. *Biol. Conserv.*, 103: 361-370.
- SANFORD, M. P. 2002. Effects of successional old fields on butterfly richness and abundance in agricultural landscapes. *The Great Lakes Entomol.*, 35: 193-207.
- SARGATAL, J. & FÈLIX, J. 1989. *Els aiguamolls de l'Empordà: Aspectes ecològics, històrics i socials*. Quadern dels Indiketes. Figueres.
- SARGATAL, J. & HOYO, J. DEL 1989. *Els ocells del Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà*. Lynx Edicions. Barcelona.
- SHREEVE, T. G.; DENNIS, R. L. H.; ROY, D. B. & MOSS, D. 2001. An ecological classification of British butterflies: Ecological attributes and biotope occupancy. *J. Insect Conserv.*, 5: 145-161.
- STEFANESCU, C. 1990. Estrategias ecológicas en las poblaciones de ropalóceros y noctuidos de los Aiguamolls de l'Empordà (NE Cataluña) (Lep.: Rhopalocera, Noctuidae). *Treb. Soc. Cat. Lep.*, 10(1989): 45-63.
- STEFANESCU, C. 1995. Papallones diürnes del Parc. *El Bruel*, 11: 8-10.
- STEFANESCU, C. 2000. El Butterfly Monitoring Scheme en Cataluña: los primeros cinco años. *Treb. Soc. Cat. Lep.*, 15: 5-48.
- STEFANESCU, C.; HERRANDO, S. & PÁRAMO, F. 2004. Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *J. Biogeogr.*, 31: 905-915.
- STEFANESCU, C. & MIRALLES, M. 1994. Macroheterocera assemblages and indicator species in relation to plant associations in a Spanish wetland area. *Quad. Staz. Ecol. civ. Mus. St. nat. Ferrara*, 6: 81-102.
- STEFANESCU, C.; PEÑUELAS, J. & FILELLA, I. 2005. Butterflies highlight the conservation value of hay meadows highly threatened by land-use changes in a protected Mediterranean area. *Biol. Conserv.*, 126: 234-246.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia*, 109: 294-302.
- STEWART, K. E. J., BOURN, N. A. D. & THOMAS, J. A. 2001. An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *J. Appl. Ecol.*, 38: 1148-1154.
- THOMAS, C. D. 1991. Spatial and temporal variability in a butterfly population. *Oecologia*, 87: 577-580.
- THOMAS, C. D. & HARRISON, S. 1992. Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *J. Anim. Ecol.*, 61: 437-446.
- USHER, M. B. 1986. *Wildlife conservation evaluation*. Chapman and Hall. Londres.
- VANJAARSVELD, A. S.; FREITAG, C. S. L.; MULLER, C.; KOCH, S.; HULL, H.; BELLAMY, C.; KRUGER, M.; ENDRODYOUNGA, S.; MANSELL, M. W. & SCHOLTZ, C. H. 1998. Biodiversity assessment and conservation strategies. *Science*, 279: 2106-2108.
- WATT, S. & VILAR, L. 1997. A comparative study of the vegetation at Aiguamolls de l'Empordà wetlands (N.E. Iberian Peninsula). *Scientia gerundensis*, 23: 109-154.