

TESIS DOCTORAL

ANTONIO PULIDO PASTOR

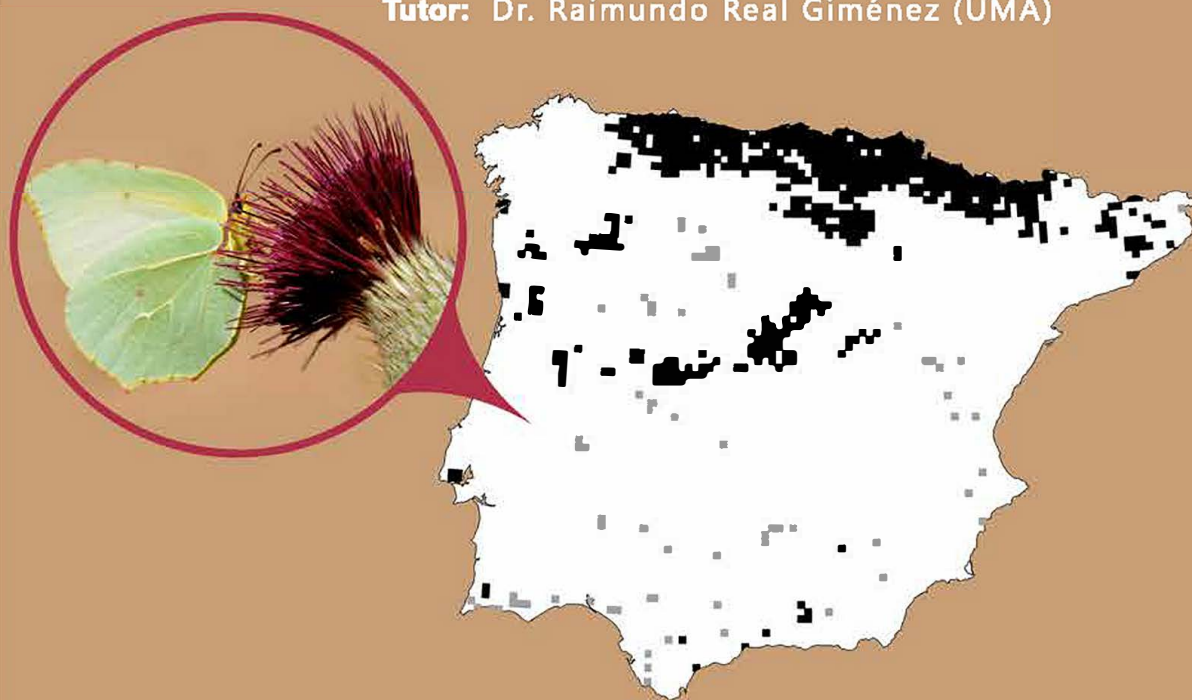
Dpto. Biología Animal. Facultad de Ciencias.

“APLICACIÓN DE LA LÓGICA DIFUSA AL ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE MARIPOSAS DIURNAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA”

PROGRAMA DE DOCTORADO
DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y MEDIO AMBIENTE
UNIVERSIDAD DE MÁLAGA. AÑO 2022

Dirección: Dra. Ana Luz Márquez (UMA)
Dr. Raimundo Real Giménez (UMA)
Dr. Enrique García-Barros Saura (UAM)


Tutor: Dr. Raimundo Real Giménez (UMA)





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Antonio Pulido Pastor

 <https://orcid.org/0000-0002-4593-1285>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Facultad de Ciencias
Departamento de Biología Animal

Memoria presentada
para optar al grado de
Doctor en Diversidad Biológica
y Medio Ambiente

Visado en Málaga Junio
de 2022

El Doctorando
Fdo.: Antonio Pulido Pastor

La Directora
Dra.: Ana Luz Márquez Moya

El Director
Dr.: Enrique García-Barros Saura

El Director
Dr.: Raimundo Real Giménez





DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR

D. ANTONIO PULIDO PASTOR

Estudiante del programa de doctorado DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y MEDIO AMBIENTE de la Universidad de Málaga, autor/a de la tesis, presentada para la obtención del título de doctor por la Universidad de Málaga, titulada: APLICACIÓN DE LA LÓGICA DIFUSA AL ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE MARIPOSAS DIURNAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA”

Realizada bajo la tutorización de DR. RAIMUNDO REAL GIMÉNEZ y dirección de DRA. ANA LUZ MÁRQUEZ MOYA; DR. ENRIQUE GARCÍA-BARROS SAURA; DR. RAIMUNDO REAL GIMÉNEZ

DECLARO QUE:

La tesis presentada es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, conforme al ordenamiento jurídico vigente (Real Decreto Legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo.

Igualmente asumo, ante a la Universidad de Málaga y ante cualquier otra instancia, la responsabilidad que pudiera derivarse en caso de plagio de contenidos en la tesis presentada, conforme al ordenamiento jurídico vigente.

En Málaga, a 13 de JUNIO de 2022

Fdo.: ANTONIO PULIDO PASTOR Doctorando/a	Fdo.: RAIMUNDO REAL GIMÉNEZ Tutor/a
Fdo.: ANA LUZ MARQUEZ MOYA Director/es de tesis	Fdo: ENRIQUE GARCÍA-BARROS SAURA Director/es de tesis

Raimundo Real Giménez, Catedrático del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, **Enrique García- Barros**, Profesor titular del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid y **Ana Luz Márquez Moya**, Profesora Sustituta Interina del el Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga

ACREDITAN QUE:

D. Antonio Pulido Pastor, doctorando en el Programa de Doctorado en Diversidad Biológica y Medio Ambiente, ha realizado, en el Departamento de Biología Animal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, las investigaciones que le han conducido a la redacción de la presente Memoria de Tesis Doctoral, titulada **“APLICACIÓN DE LA LÓGICA DIFUSA AL ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE MARIPOSAS DIURNAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA”**.

La presente memoria, que recoge los resultados obtenidos y su interpretación, reúne los requisitos necesarios para ser sometida al juicio de la Comisión correspondiente. Por tanto, como directores de la tesis, autorizamos su exposición y defensa para optar al Grado de Doctor por la Universidad de Málaga.

Además, las publicaciones que avalan la mencionada tesis no han sido utilizadas en tesis doctorales anteriores.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmamos la presente acreditación en Málaga, a 13 de junio de 2022.

Raimundo Real Giménez

Enrique García Barros

Ana Luz Márquez Moya

Tesis doctoral

**“APLICACIÓN DE LA LÓGICA DIFUSA AL ANÁLISIS DE
LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE
MARIPOSAS DIURNAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA”**

*Programa de doctorado
Diversidad Biológica y Medio ambiente
Universidad de Málaga*

*Dirección: Dra. Ana Luz Márquez (UMA),
Dr. Raimundo Real Giménez (UMA)
Dr. Enrique García-Barros Saura (UAM)*

Tutor: Dr. Raimundo Real Giménez

Málaga, 13 de junio de 2022

Fdo.: Antonio Pulido Pastor

*Dedicado a todos y cada uno de los miembros de mi familia,
astros del particular universo que me trajo hasta aquí.
A mis padres, sol y tierra, que dieron todo cuanto tuvieron,
pudieron y supieron en cada momento.
A mis hijas, que son el más allá.
A su madre, que no conoce medida en las cosas del querer.
A todas las personas bonitas de las que soy satélite,
porque me dan spin y orbital.*

AGRADECIMIENTOS

El curso de la vida, como cualquier otro río, se encuentra encajado entre dos orillas, en su caso, la de lo personal y la de lo profesional. No importa cuál sea el instante donde se fije la atención o se detenga la mirada para poner interés sobre su entorno o repasar el tránsito hasta un punto concreto, somos resultado del tránsito lineal conjugado entre ambas bandas paralelas que en administración de cauces, se llaman servidumbres de paso. Visto así y desde un prisma más matemático, como parece obligado en un trabajo como este, podría decirse que nuestra vida se define en coordenadas polares. En tal sentido, el origen está anclado claramente en el ámbito personal mientras que su módulo es ya definido por la combinación multifactorial de ambos trazos paralelos.

Desde ese punto de vista, me parece resuelta la duda en cuanto al sentido en el que repasar la trayectoria que me ha traído hasta aquí. Sobre todo, después de estas últimas semanas.

Hoy, 3 de marzo de 2019 acabo de llegar a casa después del sepelio de mi madre. Apenas 100 días le han separado de la despedida de mi padre, como si un ejercicio de lealtad al juramento conyugal se tratase. Ellos dos, en el origen de todo, con imágenes en blanco y negro que guardo muy presentes en la memoria gracias a la afición fotográfica de mi padre, se merecen el primer reconocimiento de gratitud y una de las grandes dedicatorias de cuanto uno pueda conseguir en la vida.

Revisando el reservorio emocional atribuyo gran responsabilidad a los patios de la casa familiar donde podían vegetar muchas plantas colocadas sobre macetas o parterres (arriates). Una parra, un melocotonero eran los árboles propios; un laurel, de frondoso follaje que servía de estruendoso dormitorio a muchos pajarillos, reposaba sus ramas sobre una tapia medianera. Animales de corral y alguna que otra aportación foránea que mis hermanos y yo empezamos a hacer a temprana edad, ocupaban un gallinero que se mantuvo durante largo tiempo en una de aquellas estancias abiertas.

El trasiego de plantas, tierra y animales por aquellos dominios, a manos principalmente de mi abuela es el responsable de mi afición a la Naturaleza, bien

sea confinada o libre. A ello se sumó la posición de nuestra vivienda, en la periferia urbana, a escasos cien metros de un dominio regable donde las huertas y lo salvaje entraban en simbiótica conexión accesible y deseable. También a mi padre le gustó siempre el campo. Los domingos de otoño o primavera era usual salir a comer en espacios abiertos, siendo todos muy pequeños. En verano, lo viable quedaba reducido al cobijo de una alameda y fabricar un pequeño dique de piedras sueltas donde remojar el cuerpo en las aguas del arroyo Salado (Priego de Córdoba), el principal aporte al que debió su nombre el Salsum flumen o Wadi Xax (río Guadajoz). Tampoco olvido alguna madrugada llevado entresueños a los aguaderos donde poner los espartos para cazar pajaritos, ese que fue durante un tiempo deporte depredador en este país llenando cubos de plumas y las sartenes de avecillas fritas en el entorno culinario de las casas. A mi padre debo también el flujo de caja que siempre tuve. Me permitió realizar trabajos remunerados desde muy temprana edad, cuando no era él quién los promovía, consintiendo en convertirme único administrador del saldo resultante. 925 pesetas en el año 1980 fue el precio de la Guía de aves de España y Europa (Brunn/Singer), que puedo considerar mi primer libro de tinte profesional. Sea para ellos pues, a título póstumo la gran dedicatoria de este trabajo, con la seguridad de que les hubiera hecho sentir orgullosos.



Archivo personal del autor

La otra gran ala de mi vida personal se la debo a Carmen, que me dio todo durante más de quince años. Además de una gran fe puesta en mí, su constante admiración y apoyo en cuanto planteaba o emprendía. A su lado, no me resultó complicado finalizar estudios superiores como segundo ciclo en la Universidad de Córdoba, ni dedicar multitud de horas extra al desempeño profesional. Sin ese gran paso, nunca hubiera llegado hasta aquí.

De aquellos espartos, a un entramado más leñoso que forjaría un almacén de mayor capacidad estructural. Mi orientación profesional hacia la ingeniería de montes se la debo a Nicolás Miguel Arce Jiménez, titular de la asignatura de Ciencias Naturales en primero de Bachillerato. Con él descubrí la magia de un laboratorio y el fascinante contenido de las guías Omega, auténticos condensadores de vida silvestre que además de alimentar sueños me enseñaran multitud de nociones sobre la flora y fauna del entorno más cercano. Por recomendación suya fui dirigido a la acampada fin de curso con los alumnos de tercero, a la que como remate, sólo acabé presentándome yo. Fue así como conocí a Jose Manuel García Montes, el joven profesor de Ciencias de los cursos superiores, quién a sus 26 años mostraba un dinamismo y cercanía con los alumnos nada usual por entonces. Se inició así una amistad que fue estrechándose y prolongándose en el tiempo, perdurando aún a día de hoy. De su mano, profundicé en el conocimiento del entorno natural de mi pueblo y con el "Estudio de las rapaces y bosque autóctono de Priego de Córdoba" mi amigo Carri y yo, conseguimos ganar el primer premio de Investigación Juvenil promovido por el Instituto Nacional de Investigaciones Científicas y Ecológicas (I.N.I.C.E), año 1982.

Tres años seguidos en la Escuela de Ingeniería Técnica Forestal de La Rábida (Huelva) me llevan a iniciarme profesionalmente en la Delegación Provincial de la Agencia de Medio Ambiente en Córdoba. De ese tiempo tengo que destacar las enseñanzas y consejos recibidos de parte de Juan Bautista García Terreros, funcionario del antiguo I.A.R.A y de Manuel Santana Fernández, técnico de la empresa pública Tragsa, a quién considero mi principal baluarte en lo profesional por su instrucción, aprecio y aliento en todo momento. Nadie hasta ahora como él en la dedicación al trabajo, la familia y el entorno cercano al que pueda hacer el bien. Casi cuarenta años después llevo con orgullo el seguir teniéndole como amigo.

Desde el año 1990 como técnico en el Organismo Ambiental de la Junta de Andalucía en Málaga, con distinta trayectoria en el desempeño de la profesión. Muchos años ya, muchas personas. A la mayor parte tengo que agradecer su amistad y buena sintonía, porque me hicieron crecer el interés por ayudar, así como mejorar en las carencias detectadas. A otras menos, por sus zancadillas, que, como cualquier traspie, avivan el entendimiento e impulsan hacia delante sobre la senda por la que se camina. A éstas debo el descubrimiento de mis habilidades gráficas y el haber dispuesto de tiempo y la esclerosis profesional que me hizo plantearme la opción de subir este nuevo peldaño académico trayéndome a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga.

Ser arribazón en la Biogeografía es para mí producto de las circunstancias. Cuestión estocástica fue el cambio de los patrones académicos generales como adaptación a la normativa surgida del contexto y la integración en la Unión Europea, llamado Plan Bolonia, según el cual, resultara indiferente obtener un doctorado en una u otra Universidad española por cuestiones de titulación. De ese modo, dada mi experiencia en el ámbito de la gestión cinegética al frente de la Reserva Nacional de caza de las Sierras Tejeda y Almijara me resultara atractivo el Departamento de Biología Animal de la Facultad de Ciencias de Málaga, donde uno de sus profesores estaba orientado especialmente en la materia. Pero en razón a quienes creen que el Universo es más causal que casual, pareció que mi contacto con Raimundo Real en las Jornadas sobre el Tejo y las Sierras Tejeda de Sedella (Málaga), año 2005, debió ser más lo primero que lo segundo. Así que, en proceso de consultas previas, una rápida finta por su parte me encaminó directamente al campo de la Biogeografía y las mariposas. He de hacer constar igualmente que, en mi periplo académico juvenil, el contacto con Jose Manuel García Montes me llevó a recorrer partes de la geografía andaluza en pos de la entonces *Graellsia isabellae* Graëlls y la bonita mariposa del madroño, *Charaxes jasius* L.

Así que siendo la primera vez que escuchaba hablar sobre Lógica Difusa, me encajé en la vereda temática que protagoniza esta Tesis doctoral.

Tengo que agradecer a todos los miembros del grupo de investigación de Biogeografía del Departamento su buena acogida y ayuda desinteresada en todo momento, en especial a la Dra. Ana Luz Márquez que ejerce como directora de esta Tesis, junto con el Dr. García-Barros, con quién congeniamos en la distancia y que aceptó participar como codirector de la misma. También a José Carlos Guerrero

Antúnez, doctor en Ciencias gestado en este mismo Departamento y exportado a la Universidad de La República (Montevideo) desde la que hemos conectado muy bien y me ha resultado de gran ayuda en la solución de numerosos escollos científicos o informáticos que he ido encontrando. Merece mención destacable el Dr. Real por haber tenido la habilidad de maniobra que me desviara hacia un campo nuevo de conocimiento que me está resultando sumamente enriquecedor. Es un lujo poder trabajar junto a personas de su nivel científico y personal, resultándome admirable el ejercicio de generosidad que hace anteponiendo siempre la faceta docente a la investigadora. Si bien ambas ramas tienen mucho de servicio público, la primera gana a la segunda en proyección ajena frente al curriculum personal.

No puedo dejar atrás a mucha otra gente bonita ha llenado de momentos agradables el transcurso de mi vida, cada una de ellas sabe cómo y cuándo estuvo presente haciendo mejores los momentos difíciles.

Finalmente, a mis hijas, Aurora y Alma'a, porque son el principal motor en mi vida y maestras constantes de paciencia y alegría, con el deseo de que este trabajo les sirva de referente y motivación en su vida.

A todas esas persianas, persianos y otra gente no de Persia, muchas, muchas... muchas gracias.

"APLICACIÓN DE LA LÓGICA DIFUSA
AL ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA
ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE
**MARIPOSAS DIURNAS EN LA
PENÍNSULA IBÉRICA**"

Sumario

AGRADECIMIENTOS	3
CAPÍTULO 1.- INTRODUCCIÓN.....	13
1.1.- ANTECEDENTES	13
1.2.- LAS MARIPOSAS.....	16
1.2.1.- Paleontología de los insectos	17
1.2.2.- Evolución de las mariposas.....	19
1.2.3.- Ecología de las mariposas.....	25
1.3.- HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA	29
1.3.1.- Mitología (La Naturaleza en el imaginario humano).....	31
1.3.2.- Biogeografía descriptiva	31
Biogeografía prehistórica.	32
Biogeografía antigua (greco-latina).....	33
Biogeografía medieval.....	35
Biogeografía moderna.....	41
1.3.3.- Biogeografía predictiva	47
1.4.- OBJETIVOS	49
CAPÍTULO 2.- MATERIAL Y MÉTODOS	52
2.1.- ÁREA DE ESTUDIO	52
2.2.- VARIABLES EXPLICATIVAS	56
2.3.- ESPECIES.....	57
2.4.- MODELACIÓN	60
2.4.1.- Lógica Difusa.....	60
2.4.2.- Favorabilidad.....	63
2.4.3.- Modelos de favorabilidad ambiental	67
CAPÍTULO 3.- MODELOS Y EVALUACIÓN	70
3.1.- MODELOS DE DISTRIBUCIÓN	70
3.2.- RESULTADOS.....	72
3.2.1.- Modelos de favorabilidad ambiental	72
3.2.2.- Evaluación de los modelos.....	78
3.3.- DISCUSIÓN.....	79
CAPÍTULO 4.- IDENTIFICACIÓN DE POTENCIALES ÁREAS FUENTE Y SUMIDERO PARA LAS MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	83
4.1.- ANTECEDENTES	83
4.2.- MATERIAL Y MÉTODOS	86

4.3.- RESULTADOS.....	89
4.4.- DISCUSIÓN	93
CAPÍTULO 5.- PATRONES DE METAPOBLACIÓN EN LAS MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	99
5.1.- ANTECEDENTES	99
Metapoblaciones	102
5.2.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	105
5.2.1.- Área de estudio y enfoque metodológico	105
5.2.2.- Estructura de Metapoblación.....	107
5.2.3.- Análisis de conectividad	108
5.3.- RESULTADOS.....	111
5.4.- DISCUSIÓN	116
5.4.1.- Utilidad de la Lógica Difusa para estudios de metapoblaciones.....	116
5.4.2.- Contribución para la Planificación en Conservación de biodiversidad....	119
5.4.3.- Implicaciones para una teoría corológica.....	120
CAPÍTULO 6.- MARIPOSAS DIURNAS Y ESPACIOS NATURALES PROTEGIDOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	127
6.1.- INTRODUCCIÓN	127
6.2.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	134
6.2.1.- Análisis de huecos.....	134
6.3.- RESULTADOS.....	138
6.4.- DISCUSIÓN	140
CAPÍTULO 7.- DISCUSIÓN GENERAL.....	147
1.- Biodiversidad oscura	149
2.- Demografía asociada a la calidad del hábitat.....	151
3.- Dinámica de metapoblaciones	154
Espacios naturales protegidos y conservación de la biodiversidad	159
CAPÍTULO 8.- CONCLUSIONES.....	166
CAPÍTULO 9.- BIBLIOGRAFÍA GENERAL.....	169

APÉNDICE I.- VARIABLES.....	185
APÉNDICE II.- MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	190
APÉNDICE III.- EXPRESIÓN MATEMÁTICA DE LOS MODELOS.....	196
APÉNDICE IV.- MAPAS DE FAVORABILIDAD Y F-S	217
APÉNDICE V.- EVALUACIÓN DE MODELOS.....	237
APÉNDICE VI.- ESPECIES EN METAPOBLACIÓN	252
APÉNDICE VII.- MAPAS METAPOBLACIÓN Y CONECTIVIDAD	256
APÉNDICE VIII.- ÍNDICES DE INSEGURIDAD.....	274
APÉNDICE IX.- ARTÍCULOS PUBLICADOS.....	280

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

"To be or not to be, that's the question"

~ **W. Shakespeare**, 1603 ~

CAPÍTULO 1.- INTRODUCCIÓN

1.1.- ANTECEDENTES

Empezar lo que pretende convertirse en una tesis doctoral con una frase de uno de los grandes autores de la literatura clásica mundial, que se remonta al s. XVII puede ser no menos que sorprendente. Que una frase del más famoso dramaturgo de todos los tiempos se convierta en la primera de un texto que pretende derivar de un Departamento universitario de Zoología y que además postula sobre biogeografía a buen seguro que habrá generado en el lector una extraña sensación.

"Ser o no ser", en definitiva, vivir o no vivir, puede dar por resuelto el vínculo con la biología. Pero si el verbo atributivo se conjuga en su faceta menos dinámica, el dilema existir o no existir, estar o no estar va a ser en el conjunto de este texto el gran protagonista y el responsable de su producción en tanto que resulta más fácil de relacionar con el espacio, con la geografía.

La Lógica Clásica, también llamada Lógica Aristotélica por razones fundacionales, ha sido la más usada en multitud de campos y cuestiones, llegando a condicionar de tal manera el pensamiento occidental durante los últimos dos milenios que es uno de los parámetros que más ha influido en la diferenciación entre la civilización de Occidente frente a la de Oriente.

El ser o no ser deriva en suma de la afirmación o negación que establece la lógica clásica y que en su forma más habitual se expresa como "verdadero" o "falso", dejando poco o ningún resquicio a la relatividad, a la posibilidad fuera de la dicotomía y así el estar o no estar adoptó el mismo patrón semántico y operativo. *"Nuestra visión general del mundo es lo que dificulta tanto la toma de decisiones. Desde la antigüedad, nuestro modo de ver las cosas ha estado marcado por las polaridades. Pensamos en términos de luz y oscuridad, del bien y el mal, el cielo y el*

infierno y; suponiendo que todas las monedas tengan dos caras, desarrollamos de modo inconsciente la idea de que todo lo que no sea la decisión correcta, es incorrecto. ¡Basta!" (Scheinberger, 2015)

En épocas más recientes, la digitalización que ha invadido el mundo de lo mecánico ha derivado hacia la traducción de los silogismos lógicos, la conversión del verbo en número, de modo que el binomio negación-afirmación se estableció como la bifurcación 0 - 1.

La Lógica Difusa o Lógica Borrosa (*Fuzzy logic*) es un concepto relativamente moderno que el iraní Lotfi A. Zadeh (Universidad de Berkeley, California) aplicó a mediados de los años 60 como parte de la matemática para el tratamiento de la incertidumbre con el fin de modelar la información cualitativa de forma aproximada. Zadeh se dió cuenta de lo que él llamó Principio de incompatibilidad. "*Conforme la complejidad de un sistema aumenta, nuestra capacidad para ser precisos y construir instrucciones sobre su comportamiento disminuye hasta el umbral más allá del cual, la precisión y el significado son características excluyentes*". Este principio, que se fundamenta en la idea de que los elementos sobre los que se construye el pensamiento humano no son números sino conceptos y su expresión verbal o lingüística, permite representar el comportamiento cotidiano, que se rige por una proyección lingüística cualitativa y parcial, mediante un lenguaje matemático.

Desde esta perspectiva no parece insensata su aplicación a la biogeografía, al comportamiento espacial de las especies que ocupan un territorio en tanto que la naturaleza en sí se ve afectada por ese mismo principio de incompatibilidad. Queda claro que los sistemas naturales son sistemas complejos y que cuando nos acercamos a ellos, a su estudio, hemos de articular simplificaciones que implican de por sí una evidente pérdida de precisión. Aumentar la precisión de las aproximaciones y modelos con los que se intenta explicar la realidad es siempre una constante.

Biogeografía es aquella parte de la ciencia que tiene como objeto principal explicar la distribución de los organismos vivos sobre el territorio, "*Todos los seres vivos se mueven en el espacio, y en el tiempo*" (Real, com. pers.). Hasta no hace mucho (años 90) el tratamiento habitual de la información solía procesarse a partir de datos de observación que servían para producir la correspondiente cartografía explicativa. Esos datos siempre se basaron en observaciones y registros de campo acerca de la presencia o ausencia de una determinada especie en un territorio

concreto que, para facilidades de gestión, se divide en cuadrículas geográficas (UTM) de una determinada cabida. Esta dicotomía ausencia-presencia es la que se traduce fácilmente con el par (0, 1). Ahora bien, ninguno de los valores absolutos traslada información cierta sobre la capacidad que el territorio tiene para albergar a una especie concreta y si la ausencia puede deberse a una falta de prospección, o si tanto una como otra pueden haber sido producto del azar y de una circunstancia temporal en el momento de la visita. Valga como ejemplo la observación de quién redacta de un ejemplar de gran águila africana (*Aquila pomarina*) en el municipio de Alcaucín en el año 2002 o el mucho tiempo que hubo de pasar (más de cinco años) hasta lograr el avistamiento de águila real (*Aquila chrysaetos*) en el contexto de las sierras béticas de Córdoba, de las que era bastante asiduo.

El carácter errático del comportamiento de las especies en la naturaleza le da siempre una componente estocástica que la llena de impredecibilidad real. Se distribuyen en el territorio y lo ocupan en base a su adaptación a las circunstancias particulares del mismo y al balance resultante de la competencia intraespecífica con otros congéneres. Tales circunstancias, nunca son fijas, y concretamente la región Mediterránea se caracteriza por encontrarse en una zona del globo terrestre donde la variabilidad es connatural a su historia geológica y biológica.

A partir de este tipo de consideraciones puede decirse que la Lógica Difusa es extremadamente útil para abordar el diseño de su distribución geográfica. Permite el estudio de la calidad de sus correspondientes hábitats, de la valoración de sus respectivos territorios a través de parámetros de mayor rango de amplitud o aproximación que un simple sí o no, una presencia-ausencia, mediante conceptos de aspecto cualitativo más relativos como pueden ser bueno y malo, adecuado o no adecuado, estableciendo así un amplio rango de probabilidad que es la que existe entre el todo y la nada.

En definitiva, la irrupción de la Lógica Difusa en el campo de la Biogeografía y de las Ciencias de la Naturaleza viene dada por un cambio de concepto o mejor diríase por una adaptación y adopción de los progresos matemáticos a la explicación de la realidad biológica mediante una herramienta que se muestra más adecuada a la variabilidad y relatividad de los fenómenos naturales. Supone en definitiva un nuevo modo de operar, en el que el concepto de presencia de una especie en un territorio se puede explicar mediante la adecuación de ese territorio para los requerimientos ambientales de aquella. Y el método difuso permite la

expresión de esa cualidad en términos de aproximación muy diferente a como lo hacen el sí y el no, el estar o no estar, el 1 o el 0.

Es por ello que, de un tiempo a esta parte, ya se incluye este procedimiento como metodología de estudio (Estrada, 2008; Romo, 2014a) y es muy posible que ello obligue en los años venideros a una revisión de los estudios biogeográficos realizados hasta ahora y su cartografía derivada, para expresarlos en términos de favorabilidad. Acometer dicha acción, dado lo amplio de los distintos grupos zoológicos o botánicos y su combinación con los distintos ámbitos de extensión territorial es una empresa de vastedad tal que no requiere especificación. El caso particular de los ropalóceros de la Península Ibérica es el que aquí nos ocupa, a partir de los estudios más recientes llevados a cabo (García Barros et al., 2004; Romo, 2010)

1.2.- LAS MARIPOSAS

Los lepidópteros, que incluyen a ropalóceros (diurnas) y heteroceros (nocturnas) son una de las estirpes más ricas en especies de la Tierra, comprendiendo actualmente unas 160.000 especies descritas, que pudieran llegar al medio millón total de especies (Sohn et al., 2015). Esta elevada diversidad de especies representa aproximadamente el 3% de la biota mundial existente.

Los lepidópteros desempeñan papeles fundamentales en los ecosistemas terrestres, bien a través de sus larvas como herbívoros o de sus adultos como polinizadores. Además, intervienen en los más altos niveles tróficos como alimento para otros animales. Desde un punto de vista estético muchas mariposas proporcionan una importante fuente de fascinación y belleza (Sohn et al., 2015). Estos, son los aspectos más clásicos por los que siempre han causado fascinación entre los humanos. Sin embargo, hay también otros aspectos menos visibles que las hacen también tremendamente útiles para el conocimiento de aspectos de ecología o como bioindicadores *"Las mariposas son adecuados organismos modelo ya que su ectotermia les hace sensibles a la variación climática y sus cortos plazos de generación reflejan rápidamente cambios a nivel de población"* (Wallis DeVries et al., 2011).

1.2.1.- Paleontología de los insectos

El estudio de la vida a escala de tiempos geológicos se lleva a cabo a través de los registros fósiles que han ido dejando como huellas impresas en los distintos materiales, por lo general de naturaleza litológica, en las cuencas sedimentarias de la Tierra. Por eso la parte de la ciencia que se dedica a su estudio recibe el nombre de Paleontología, cuyo origen etimológico deriva del griego "palaios" = antiguo, "onto" = ser, "logia" = tratado, estudio, ciencia, encuadrándose como una de las ramas de la Geología. Los fósiles de un sustrato, son los que datan la cronología de la serie estratigráfica en que se encuentran.

Los insectos, por su característica constitución o armazón estructural, son considerados a nivel de registro fósil como organismos de "cuerpo blando", dado que, pese a la existencia de algunas tipologías con duros exoesqueletos, como es el caso de ciertos coleópteros adultos, distan mucho de la dureza característica de las conchas y caparazones de otros organismos invertebrados, como suelen ser los moluscos, gasterópodos o crustáceos. La presencia de carbonatos en las coberturas externas de estos últimos, facilita mucho la integración de los mismos en el sustrato mineral sobre el que se depositan y la aportación de concreciones posteriores, sobre todo cuando son de naturaleza calcárea. Así pues, la probabilidad de conservación depende directamente del grado de mineralización de su exoesqueleto (Martínez-Delclòs, 1996).

Los insectos necesitan de condiciones de fosilización especiales. Otro de los factores que interviene en la abundancia de registros fósiles es la proximidad ambiental de la especie a las cuencas de sedimentación. Esto, que es algo connatural a los organismos marinos, exige para los organismos terrestres su cercanía a encharcamientos, lagos o cuencas interiores, o los depósitos de precipitado por goteo como es el caso de tobas y travertinos. En el caso de los insectos, por su poco peso, existe además un problema añadido cuando no son de vida acuática. Al caer sobre la superficie, es necesario que superen la tensión superficial y se hundan para llegar hasta el sedimento del fondo, donde podrán fosilizar (Martínez Delclòs, 1996).

El registro fósil de los insectos, al contrario de lo que podría parecer, es bastante abundante y presenta gran diversidad. El condicionamiento tan particular que

requieren sus fósiles hace que los yacimientos sean poco frecuentes, pero en aquellos, aparecen un gran número de formas y cantidad considerable. Los insectos fósiles, contrariamente a los invertebrados marinos aparecen frecuentemente muy bien conservados y completos, lo que permite comparaciones morfológicas con las formas actuales, tener una misma sistemática e incluirlos dentro de los estudios filogenéticos (Martínez Delclòs, 1996).

El material litológico fosilizante por excelencia son las rocas sedimentarias, y los yacimientos fósiles suelen encontrarse en medios muy tranquilos y pobres en oxígeno, o bien relacionados con la actividad de cianobacterias. Así, pueden hallarse insectos fosilizados en arcillas, margas, calizas, dolomías, fangos de diatomeas. Y también en rocas silíceas como el ónice (Martínez-Delclòs, 1996) o sílice (Martínez-Delclòs, 1996) o salinas en el interior de cristales de yeso (Martínez-Delclòs, 1996) y en potasas (Martínez-Delclòs, 1996). En los yacimientos de carbón del Carbonífero han aparecido la mayor parte de los primeros insectos conocidos. Aparecen pocos órdenes pero con una diversidad específica muy elevada (Martínez-Delclòs, 1996). En los depósitos de cenizas volcánicas también aparecen gran cantidad de insectos (Martínez Delclòs, 1996))

La brea, el ámbar y el copal, son sustancias orgánicas de consistencia pegajosa donde quedan atrapados los insectos. En el caso de la brea, producto derivado de la oxidación del petróleo, los principales tienen que ver con especies huésped sobre los cadáveres en descomposición de los vertebrados que quedaron atrapados en las charcas de brea que se dan en algunos lugares del mundo y que llegaron a fosilizar juntos. El ámbar y el copal, por su parte, son resinas producidas por plantas y son uno de los sustratos más versátiles, por su falta de exigencia para la conservación y en los que los insectos se conservan de manera tan excelente que incluso es posible recuperarles el ADN. Este tipo de material es el más adecuado para la conservación de insectos blandos como son los dípteros o los lepidópteros, pero está muy condicionado por el tipo de vegetación de una zona. Los grandes helechos arborescentes del ambiente tropical o macaronésico que formaron grandes masas durante la época templada del Carbonífero, carecen de vasos y de la capacidad para producir gomas o resinas.

Es así como se construye la paleohistoria de los insectos. El más antiguo insecto conocido es *Rhyniella praecursor*, un colémbolo encontrado en Escocia sobre sustrato geológico del Devónico (Martínez-Delclòs, 1996). Pocas más evidencias

hexápodos se conocen con edad anterior al Carbonífero superior. Los paleópteros de esta época representan el registro de comunidades de tierras bajas tropicales; las especies de medios montañosos son completamente desconocidas (Martínez-Delclòs, 1996). En esta época existían ocho grandes grupos de insectos. De ellos dos se extinguieron durante el Triásico. Los otros seis, efemeroideos, plecoterioideos, otpteroideos, blatoideos, hemipteroideos y endopterigotos siguen teniendo representación actual (Martínez-Delclòs, 1996). Es esta también una época de insectos de gran tamaño y de una gran diversificación específica en base a la especialización trófica. La benignidad climática del Carbonífero superior se altera sustancialmente durante el Pérmico con el establecimiento de zonas climáticas bien definidas y con importantes cambios en la flora y la entomofauna. La desaparición de las grandes Lycopoidales, de otros helechos y demás flora de preferencias lluviosas y termófilas deja paso a otras más xerófilas y resistentes al frío como las gimnospermas.

El Mesozoico trae consigo nuevos órdenes como los Diptera, Odonata, Hymenoptera, e Isoptera. Algunas familias actuales aparecen en el Jurásico y en el Cretácico la mayor parte de las familias modernas ya existían. La gran radiación de los insectos modernos se produce durante el Triásico, hace 245 m.a. y la expansión de las angiospermas durante el Cretácico inferior no la modificó sustancialmente pues la organización trófica básica de los insectos estaba ya definida 100 m.a. antes de que las angiospermas aparecieran en el registro fósil (Martínez-Delclòs, 1996). Aparte de los Protelytoptera, desde el Jurásico ningún orden de insectos se ha extinguido.

1.2.2.- Evolución de las mariposas

La paleontología de las mariposas es complicada, sobre todo por su simpleza. Su principal rasgo es la escasez de registros fósiles que permitan fundamentar una serie evolutiva concatenada y progresiva. Como ya se ha mencionado anteriormente, la fragilidad característica de los insectos es uno de los principales rasgos que dificultan su fosilización. Esto es más patente aún en el caso de los lepidópteros, de poco peso y amplia superficie, que requieren de un elemento o circunstancia tensioactiva para poder superar la barrera de la superficie en las láminas de agua de los principales lechos fosilizantes, así como condiciones muy favorables que no

dañen las delicadas estructuras anatómicas que les dan forma. De 15.000 insectos fósiles examinados por Scudder en los yacimientos del lago Florissant en Colorado, sólo 8 eran mariposas (Shields, 1976). A criterio de Sohn et al. (2015), la flotabilidad de las mariposas en los medios acuosos aumenta su tiempo de exposición y les hace más vulnerables a la predación por parte de otros organismos, lo que dificulta procesos de acúmulo en los medios lacustres. Asimismo, su capacidad de volar también ayuda a reducir la probabilidad de intercepción por medios aglutinantes como son las exudaciones vegetales.

Dada la delicada estructura anatómica de los lepidópteros, las sustancias aglutinantes son las que conservan los mejores ejemplares. El ámbar y el copal son las que se han mostrado mejor como tales ofreciendo ejemplares que se han conservado prácticamente intactos. El problema de estas sustancias es que son productos de exudación vegetal de varios tipos de plantas como las pináceas, araucariáceas y leguminosas y por tanto su potencial fosilizante está directamente asociado a la propia evolución vegetal y la coincidencia en el tiempo entre cada uno de los taxones vegetales y animales. Esto, unido a la fenomenología estocástica de la exudación hace que los fósiles de resinas sean muy escasos y sesgados además en la escala evolutiva.

Para el caso de la Península Ibérica se han revelado muy interesantes los yacimientos del Cantábrico situándolos a nivel de importancia con los de Jezzine & Baabda (Líbano), Wadi Zerka (Jordania), Isla de Wight (UK) y Golling (Austria) (M. Delclòs et al. 1999), particularmente el de Peñacerrada (Álava), que se corresponde temporalmente con el Cretáceo Inferior. Este período representa un momento muy importante en la diversificación de los insectos a causa de la radiación de las angiospermas y de la extinción de numerosos grupos antiguos (M. Delclòs et al., 1999).

Hasta estudios más recientes las cápsulas cefálicas correspondientes a larvas de microlepidópteros en ámbar canadiense del período Cretáceo eran consideradas mayoritariamente como la primera evidencia de lepidópteros antes del Terciario incluso con el descubrimiento de escamas de lepidóptero de un probable Micropterigido aparecido en ámbar que remontaba la cronología a los inicios del Cretáceo Superior del noroeste de Francia (Shields, 1976).

Con posterioridad, parece claro que el primer fósil identificado fiablemente como lepidóptero es *Archaeolepis mane* Whalley, 1985 encontrado en depósitos de

estratos de caliza del Jurásico inferior (Estrato Sinemuriano, 196.5-189.6 Ma) en Inglaterra (Sohn et al., 2015). Otros lepidópteros fósiles son conocidos desde el Jurásico medio o incluso el Triásico superior medio (215 Ma), pero la gran cantidad de material procedente de los depósitos de compresión-impresión y ámbar-copal del Cenozoico medio resultan en la noción de que los lepidópteros, son los insectos que evolucionaron más recientemente y en particular se diversificaron, quizás, en sincronía con las angiospermas. Estas propuestas, han sido basadas sobre anécdotas más que sobre aproximaciones sistemáticas a los registros fósiles de los lepidópteros que recientemente han llegado a ser factibles desde una compilación de los fósiles documentados de lepidópteros (Sohn et al., 2015)

El catálogo de Sohn et al. (2015), con 4593 especies fósiles de lepidópteros es la revisión más reciente hasta el momento (2015) frente a los aproximadamente 700 que se recogían en el primer catálogo de Kristensen & Skalski de 1998. De este nuevo catálogo la gran mayoría (92.8%) corresponde a cuerpos fósiles y el resto a trazas o huellas fósiles. Y en la fracción principal, el 92.0% está formado por ejemplares conservados en medios de compresión-impresión (52.0%) o resinas fósiles (ámbar-copal), por lo que la calidad de los mismos es bastante buena. De los 4.561 lepidópteros fósiles cuya edad es conocida abarcan un intervalo de tiempo que va desde el Jurásico inferior hasta el Holoceno, unos 195 millones de años, con dos picos de ocurrencia importantes, en el Paleoceno y en el Eoceno. Estos dos períodos geológicos abarcan aproximadamente el 80% de los fósiles de lepidópteros existentes lo que lleva a pensar que el Cenozoico o Terciario, con la aparición de las angiospermas es el gran momento de aparición y diversificación de este grupo taxonómico (aprox. 60 millones de años).

Puede entenderse que, la clasificación taxonómica de este tipo de material no es fácil. La representación de las superfamilias de lepidópteros en los registros fósiles varía considerablemente y probablemente depende de peculiaridades biológicas tales como el hábitat frecuentado, extensión del tamaño de población geográficamente delimitado, capacidad de vuelo y otros atributos relacionados principalmente con la dispersión. Incluso ya se han determinado taxonomías a nivel de superfamilia para restos encontrados en contenidos estomacales fósiles o coprolitos. En el yacimiento del Eoceno de Messel se han encontrado quirópteros con restos estomacales muy bien conservados, lepidópteros nocturnos (Haer setter et al, 1992 in Martínez-Delclòs, 1996).

También aparecen en coprolitos y como galerías y daños en hojas fosilizadas.

La representación taxonómica en los registros fósiles de los lepidópteros está sesgada hacia unas pocas superfamilias y es gradual y proporcional a su diversidad actual existente, excepto para los mejor representados Papilionoidea, lo que resulta sorprendente dado que este grupo sólo representa aproximadamente el 15% de la lepidopterofauna actual. El incremento de diversidad de las familias de lepidópteros no es lineal, a diferencia de lo que ocurre con la mayoría de los órdenes de insectos homometábolos que muestran incrementos lineales y graduales a través del tiempo. Por ello, a pesar de las recientes actualizaciones de los registros fósiles el inusual patrón evolutivo de diversidad a nivel de familia aún permanece, lo que parece relacionado con la escasa tasa de registros fósiles lepidópteros identificados a nivel de familia (Labandeira & Ross, in Sohn et al. 2015). En comparación con otros órdenes de insectos los lepidópteros muestran débiles picos de diversidad a nivel familia durante el Paleoceno (60 millones de años) y el Mioceno (23 a 5 Ma). Hay que esperar la posibilidad de que en el futuro muchos de los especímenes que aún se mantienen sin identificar al menos a nivel familia sean determinados, de forma que se puedan ir completando los huecos que hoy en día se mantienen, o bien que aparezcan nuevos registros que permitan ir añadiendo eslabones a la cadena evolutiva.

La distribución actual de mariposas relacionadas en regiones tropicales de continentes separados sugiere que su radiación ocurrió con anterioridad a la deriva continental y expansión marina, es decir antes del Jurásico Superior-Cretáceo Inferior (hace 150-100 millones de años). Los lepidópteros probablemente prosperaron en una simbiosis con las primeras flores (coevolución), dado que la mayoría de las especies actuales usan las angiospermas como plantas nutricias para sus larvas y néctar para los adultos. Los lepidópteros descienden de un común ancestro con los Tricópteros. Ambos órdenes comparten numerosas características biológicas que les coloca en el mismo superorden monofilético (Amphiesmenoptera), si bien los lepidópteros no evolucionaron de los Tricópteros dado que sus larvas difieren en ciertos caracteres fundamentales (Shields, 1976). Tras el cálculo de la diversidad a nivel de familia a partir del último compendio de lepidópteros fósiles (Sohn et al., 2015) se llega a la conclusión de que entre dos tercios y tres cuartos de la diversidad de los Amphiesmenoptera del Cretáceo y el Cenozoico ha consistido en lepidópteros.

Ninguna angiosperma es supuestamente conocida antes del Cretáceo inferior y hay una ausencia de evidencias fósiles con respecto a las formas ancestrales. Para Shields las mariposas se originaron sin duda a partir de una línea de polillas que fue el ancestro común de los Cossidae y Castniidae. La familia más primitiva es Micropterygidae, con piezas bucales masticadoras y nerviación similar a la de la más primitiva familia de Trichoptera, la Rhyacophilidae y el género *Belmontia* de Parameoptera, procedente del Pérmico superior, que se cree como el ancestro superior de Trichoptera y Lepidoptera. Este mismo autor cita otras teorías (Friese, 1970) según las que serían los Hepialioidea más que los Micropterigoidea los lepidópteros más antiguos. Otros autores posteriores no acaban por consensuar en cuanto a la época geológica en que se diferenciaron los primeros lepidópteros. Aunque parece haber acuerdo en considerar a *Archaeolepis mane* como el primer lepidóptero situado en un período de tiempo entre 196,5 y 189,6 millones de años, hay quién sitúa al grupo corona a mediados del Triásico Superior (215 Ma). Estos lepidópteros se caracterizan por la presencia de aparatos bucales masticadores sucediéndose durante el Jurásico medio para dar lugar a los Glossata que ya se caracterizan por la presencia de aparato bucal con sifón succionador siendo *Protolepis cuprealata* Kozlov 1989 la especie basal (unos 160 Ma). No hay acuerdo entre autores acerca de la diversificación de los Glossata variando los rangos cronológicos con un margen muy amplio que los mueve desde la etapa final del Mesozoico (150-80 Ma) hasta la diversificación de las angiospermas en los inicios del Cenozoico (unos 65 Ma) (Sohn et al., 2015).

Según Shields (1976) la radiación de los ropaloceros probablemente tuvo lugar con la evolución de los heteroceros, quizá en el Triásico, tal vez ocupando el nicho diurno como primitivas polillas diurnas parecidas a los Castniidae. A partir del Pérmico superior hasta el Triásico Medio, los climas áridos o semiáridos se extendieron. Las larvas de aquellas polillas se alimentaron dentro de tallos y raíces, o externamente sobre raíces enterradas, como posible respuesta a la creciente aridez. La radiación de las familias primitivas de lepidópteros parece ajustarse a un modelo de expansión en el que los continentes estaban unidos en una masa continua a uno y otro lado de lo que es hoy el Océano Pacífico, con anterioridad al Jurásico Superior (unos 150 millones de años). Aunque algunos movimientos siguieron a la ruptura continental, parece poco probable que tuviera lugar ninguna dispersión masiva posterior de la mayoría de los grupos de mariposas entre las regiones tropicales, puesto que desde las islas existentes no se manifiesta ninguna

evidencia de ello y el estrecho de Bering nunca tuvo condiciones climáticas adecuadas.

Así pues, lo único que parece claro es que, establecer consideraciones precisas acerca del origen y diversificación de los lepidópteros es bastante complicado y que una elevada proporción de su historia evolutiva permanece indetectada en los registros fósiles dado que en torno a un 78% de los mismos permanecen sin identificar pudiendo ser muchos de ellos el primer ejemplar de un linaje determinado. De igual manera las existencias fósiles son por lo general posteriores a las estimas de sus tiempos de divergencia que se obtienen mediante análisis de datación molecular por lo que aún se depende mucho de la aparición de nuevos registros fósiles que presenten la calidad suficiente para la aplicación efectiva de estas técnicas (Sohn et al., 2015).

En ausencia o ante la escasez de registros fósiles de lepidópteros, otros autores optan por definir la carrera evolutiva de este gran grupo a través del paralelismo coevolutivo con las plantas a las que hospedan o de que se nutren, sobre todo en su fase larvaria. (Ehrlich & Raven, 1964, Gómez de Aizpurúa et al., 2009). El concepto de coevolución se desarrolla originalmente al estudiar el origen y progreso de las defensas que las plantas generan frente a la herbivoría como adaptación al cambio que generan en la capacidad alimenticia del herbívoro, en este caso, la oruga, lo que lleva a fenómenos inicialmente de especialización y posteriormente de especiación. Uno de los casos más conocidos es el de los Danaidos, su adaptación a los alcaloides tóxicos de las Asclepiadáceas y su particular coloración. Las relaciones entre las plantas y los insectos son tan antiguas como variadas. Su intensidad y complejidad confieren un enorme interés a este campo de la ecología evolutiva, en el que no siempre se puede hablar de coevolución. Entre las múltiples relaciones entre plantas e insectos, podemos destacar y detallar dos: la fitofagia y la polinización, aunque hay muchas otras, como la cecidogénesis, la mirmecofilia, la dispersión de semillas o las plantas insectívoras (Gómez de Aizpurúa et al., 2009).

Pero el problema es similar al de los registros fósiles en resinas. Pese a que podrían considerárseles perfectos, los mejor conservados contienen en sí el sesgo temporal que los fija a la etapa de las plantas productoras de la exudación que se trate. Es por ello que su efectividad cronológica es muy inferior a los de compresión-impresión. En este sentido parece responderse por sí misma aquella pregunta ¿En ausencia de registros fósiles pueden los patrones descubiertos ayudar a separar la

tasa y componentes cronológicos del cambio evolutivo en ambos grupos? que Ehrlich y Raven se hacían en su publicación del año 1964. Si el aumento de existencias en los catálogos de registros fósiles y las mejoras en investigación acerca clasificación taxonómica y la cronología filogenética molecular no han sido capaces de conseguirlo, es muy dudoso que las relaciones coevolutivas entre plantas y lepidópteros puedan hacerlo. A falta de registros fósiles no es fácil reconstruir hacia atrás un camino en el que no se sabe qué dirección tomar ni que piezas ir colocando para que sirva de firme sólido sobre el que recorrer el trazado. Aproximaciones tales como *"entre aquellos grupos de mariposas que se alimentan de plantas ninguno es conocido que lo haga sobre briófitos o Psilopsida, Lycopsida o Sphenopsida, ni ninguno conocido sobre helechos, de hecho muy pocos insectos se alimentan sobre helechos en exclusiva, un hecho muy sorprendente e incluso inexplicable sin ninguna base química o mecánica evidente"* (Ehrlich & Raven, 1964), supuestamente aluden a la no confluencia evolutiva entre los insectos y los ancestros de aquellas plantas, abundantes durante el Mesozoico, lo que queda muy lejos de la precisión establecida después por Shields (1976) o Sohn et al. (2015) al estudiar los registros fósiles existentes.

1.2.3.- **Ecología de las mariposas**

La palabra ecología procede del griego "oikos" que significa hogar o patrimonio y "logos", razonamiento, argumentación, palabra que por extensión alude al estudio o tratado sobre alguna cuestión. En este sentido Ecología es pues el estudio de la residencia o de qué manera se mantiene el orden en la casa de la Naturaleza. *"La palabra ecología fue empleada por primera vez en el año 1869 por el zoólogo alemán Haeckel, pero no hizo su aparición en público hasta 1895 cuando el botánico danés Warming publicó una memoria sobre geografía vegetal ecológica. Taylor en 1936 afirmó que la Ecología es la ciencia de todas las relaciones de todos los organismos con todos sus ambientes"* (Clarke, 1980). Y más recientemente se considera que la ecología es *"el estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos"* (Krebs, 1986).

Conocer la ecología de las mariposas debe ayudar a dilucidar acerca de las variables ambientales que interfieren en su relación con el territorio y por tanto a comprender mejor el porqué de su distribución geográfica.

Tal vez uno de los caracteres más comunes de los lepidópteros es el carácter herbívoro de sus larvas. Aunque hay algunas carnívoras y otras están relacionadas de cierta forma simbiótica con las hormigas, la gran mayoría tiene una estrecha vinculación con el reino vegetal, tanto en su fase larvaria como en la adulta. Dentro de esa herbivoría se encuentran las que están altamente especializadas (monófagas) y las que no (polífagas). Sin embargo, por su capacidad de volar, los insectos tienen mayor plasticidad ecológica que las plantas con las que se relacionan. De ahí su valor como bioindicadores. Un hecho vinculado a esta mayor plasticidad es que en los escenarios de cambio, las afecciones a las plantas son distintas a las de sus huéspedes, siendo las predicciones para las mariposas más optimistas en general que para aquellas que actúan como alimento de sus larvas. Su capacidad de dispersión les permite adaptarse fácilmente a las condiciones cambiantes (Romo et al., 2014a).

Las variables no climáticas están estrechamente relacionadas con los requerimientos ambientales de las especies (Romo et al., 2014b). Factores tales como la fragmentación de hábitat (Hill et al., 2003), heterogeneidad topográfica (Heikkinen et al., 2010), actividad humana (Warren et al., 2001; Real et al., 2003; Stefanescu et al., 2004) e interacciones bióticas con otras especies (Araújo & Luoto, 2007, Romo et al., 2015) son importantes para determinar la distribución de las especies.

Influencia principal del clima. En la zona Mediterránea la altitud influye positivamente en la diversidad de mariposas (Stefanescu, 2004), salvo en las montañas muy elevadas donde se suele presentar un máximo a altitudes intermedias (McCain y Grytnes, 2010). Ello está relacionado con la disminución de la temperatura y con el aumento de la precipitación, si bien esto último puede presentar patrones diversos según el área geográfica (Körner 2007). Aunque influyen otras variables como litología (ligero efecto positivo de los suelos básicos), existe una mayor diversidad de mariposas con la altitud. La sequía estival del Mediterráneo tiene efectos adversos sobre los insectos herbívoros, produce desecación foliar y de las fuentes de néctar (Stefanescu et al., 2004). La disponibilidad de agua bajo la forma de precipitación en primavera o verano, tienen un destacable papel hasta el hecho de que la disponibilidad de agua puede suponer un factor limitante en el área mediterránea (Hawkins y Porter 2003, Stefanescu et al. 2011a). Los límites geográficos de las mariposas se relacionan mejor con las variables climáticas que con los límites de distribución de sus plantas huéspedes, lo

que sugiere que el clima y no los factores bióticos son los determinantes para la distribución de las mariposas (Stefanescu et al.; 2004).

La reacción química del suelo parece tener importancia en cuanto que determinante para distintas comunidades de plantas, así algunos autores incluyen la diferenciación entre la acidez o alcalinidad del suelo mediante la consideración de distintas escalas (Stefanescu et al., 2004; Romo, et al., 2014a).

Importancia de la dinámica de metapoblaciones para las especies sedentarias y la necesidad de mantener redes de hábitat favorable para permitir la dispersión y persistencia a largo plazo (Stefanescu et al., 2004).

La historia cultural humana puede ser dominante en el uso actual o pasado de la tierra, y su consecuencia es claramente evidente en Europa (Dover et al., 2011). El mismo proceso es apreciable cuando la gestión agrícola se pierde con consecuencias negativas para la biodiversidad. Los estudios sobre agricultura ecológica han demostrado la importancia de la heterogeneidad dentro de los paisajes para la biodiversidad. Las prácticas de cultivo y fragmentación del territorio son los factores abióticos más influyentes, que condicionan a las especies más sensibles forzando a su distribución a adoptar parámetros de metapoblación (Dover et al., 2011). En base a eso, también el tamaño y perímetro de los núcleos o parcelas tiene influencia positiva respecto a la diversidad de especies. *Plantago lanceolata* es un excelente colonizador, y por tanto indicador, de los pastizales perturbados y está generalmente negativamente asociado con gran parte de especies de mariposas, aunque algunas muestran relaciones positivas. La identificación de las variables relativas al abandono que afectan a la comunidad de lepidópteros es poco sorprendente, y generalmente parece afectar a más especies de forma positiva. Sin embargo, el abandono sin control finalmente irá en detrimento de la comunidad de mariposas (Dover et al., 2011). Por su parte Stefanescu et al., 2004 determinan que el efecto de los cultivos y desarrollo urbanístico tienen probabilidad de influir en la población de mariposas dentro de un rango de acción de 5 km. La pérdida de riqueza específica en mariposas es detectable en los paisajes altamente humanizados a pesar incluso de que sean hábitats de buena calidad para ellas. (Stefanescu et al.; 2004).

Las reacciones de las especies al paisaje y gestión son complejas e individuales. Sin embargo, los datos sugieren estrechamente que la gestión pastoral tradicional en los prados de Picos de Europa está amenazada como evidencia la respuesta de

las mariposas a los elementos del cambio de vegetación asociada con el abandono, (incluidos rejuvenecimiento y pérdida) y si esta trayectoria se mantiene provocará negativas consecuencias para la biodiversidad. (Dover et al., 2011).

Tendencia del incremento de especies con el aumento de la latitud, conclusión a la que llegan Stefanescu et al., 2004.

Reciente declive de mariposas experimentado en Europa, varios autores llegan a esta conclusión analizando la conjunción de varias situaciones y factores actuales (van Swaay & Warren, 1999), (Stefanescu 2011a), (van Swaay et al., 2013).

Importancia de la región mediterránea para la conservación de las mariposas. Un total de 131 especies fueron detectadas en el seguimiento de los transectos establecidos en su estudio. La cuenca Mediterránea ha sido ampliamente reconocida como una de las regiones biológicamente más ricas en el mundo y su entomofauna es especialmente diversa. Este patrón geográfico junto con el reciente declive general experimentado por las mariposas en Europa resalta la importancia de la región Mediterránea para la conservación de las mariposas y la necesidad de identificar aquellos factores que generan la característica elevada riqueza de especies (Stefanescu et al., 2004).

Posible influencia del aumento de agroquímicos en el campo. Pérdida de diversidad vegetal. (Dover et al., 2011).

Se calcula que un 25% de las plantas con flores son polinizadas por la acción de los lepidópteros. Por ello son indispensables e imprescindibles para el equilibrio ecológico. Además, son la dieta básica de múltiples vertebrados que se alimentan de orugas, crisálidas e imagos (Gómez de Aizpurúa, et al., 2009).

A todo ello, hay que sumar el reconocimiento actual a su importancia como organismos bioindicadores. Su carácter ectotérmico les hace sensibles a la variación climática y sus cortos ciclos de vida reflejan rápidamente cambios a nivel de población (WallisDeVries et al., 2011). Por todo ello se deduce la importancia ecológica de este grupo en la Naturaleza y se justifica la atención que se le presta en este y otros trabajos.

1.3.- HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA

"*Todos los seres vivos se mueven en el espacio y en el tiempo*". Esta que es una cita docente de quién es Tutor de este doctorando (Real, com. verbal), constituye la esencia de la Biogeografía como parte de la Ciencia. Conocer la distribución de las especies en el tiempo y en el espacio ha sido siempre algo connatural al género humano desde sus tiempos paleológicos. A nivel científico, tampoco le ha sido ajeno desde que se tiene conocimiento histórico. Las referencias documentales van mucho más allá de lo que consta en nuestros datos porque nos resultan ajenas gran parte de las hazañas culturales de las primeras civilizaciones en el continente asiático o en el africano de forma que nuestros referentes siempre estancan su ancestro en lo que conocemos como Cultura Clásica, la Greco-latina, derivada en gran medida de aquellas otras anteriores, algo que suele ser usual en la escalada progresiva del conocimiento en el género humano. Y así podemos citar a Aristóteles, Hipócrates, Estrabón, Columela, Plinio, como los referentes más antiguos en nuestro esquema ideológico que se ocuparon de plasmar cuestiones de naturaleza y territorio en los escritos que han llegado hasta nosotros. Si bien en muchos de sus textos, se aplica la palabra "Física" o "Natura" a la expresión más plausible de lo espontáneo y salvaje. Sin embargo, nos es prácticamente desconocido el contenido de la multitud de papiros y documentos que se debieron producir en el Antiguo Egipto y que a la luz de algunas cosas descubiertas uno puede hacerse una idea del volumen y alcance del saber de aquellos funcionarios del primer Estado centralizado que se conoce y de lo que debieron ser culturalmente los centros de Tebas, Menfis, Elefantina, Assuán o Alejandría (Parra, 2011).

Desde siempre el ser humano ha estado interesado por la localización de los demás seres vivos en el territorio. Sus necesidades alimenticias requerían como cazador-recolector la búsqueda de recursos a lo largo de la geografía que se presentaba ante su horizonte. Los recorridos de ida y vuelta le hubieron de llevar a ir incorporando los mejores lugares a la memoria colectiva del grupo por simple necesidad de supervivencia y garantía de facilidad en el aprovisionamiento con idea de fijar la fenología de plantas y los movimientos estacionales de los rebaños. Esto, que parece estar más claro en cuanto al significado de los animales en las culturas de la edad de piedra, posiblemente debiera ocurrir también con los enclaves de recolección de frutos silvestres.

Si bien resulta complicada la interpretación y significado de aquellos petroglifos, poco hasta ahora se ha asociado con un carácter de información rudimentaria que sirviera para situar a las manadas de caza o los lugares de recolecta respecto a referentes geográficos y también temporales. O para dejar constancia de la bondad de un entorno en cuanto a su componente natural. La manera de interpretar la distribución de los recursos biológicos sobre el territorio tuvo por tanto en sus inicios, un sentido de aprovisionamiento y por eso no se desmarca en cierto modo del interés del ser humano, de una u otra forma por la ubicación de los recursos que le son de utilidad.

No sabemos si, en los tiempos de la grafía rudimentaria, habría que considerar un conocimiento de transmisión oral o si tal vez esas inscripciones sobre la piedra eran anotaciones con sentido utilitario indicando las épocas favorables para la recolección o la caza en una particular geografía, dado el carácter nómada tanto de las piezas de caza como de los grupos humanos que las aprovechaban. Si el arte Paleolítico resulta ser hoy en día un recurso informativo sobre la paleobiología de los artiodáctilos (Guthrie, 2000), ¿por qué no habría de serlo para los autores de aquellas expresiones?

Las representaciones gráficas con contenido conceptual más antiguas que se conocen parecen ser los jeroglíficos egipcios. Si bien hasta no hace mucho la escritura cuneiforme sumeria pareció ser el inicio de la escritura, se ha descubierto que, las abreviaturas que los soldados egipcios inscribían en los márgenes de los caminos durante sus recorridos militares hacia Medio Oriente son las precursoras de las aparecidas en la región de Ur y Caldea (Parra, 2011). Las relaciones de los egipcios con la naturaleza salvaje son poco conocidas. Los referentes legendarios más difundidos son los que tienen que ver con la caza de recreo, porque la relación principal del Antiguo Egipto, el primer Estado centralizado del mundo, con la naturaleza tuvo una orientación principalmente hidrológica y agrícola, a través del gobierno de las crecidas nilóticas y su empleo para el cultivo de grano. No obstante leones, cocodrilos, hipopótamos, ibis, chacales, halcón, entre otros, tenían sentido mitológico, astronómico o divino, formando su iconografía parte de los inicios de la Historia escrita (Belmonte Avilés, 2012, McDonald, 2008).

La Biogeografía como vocablo es un compuesto de términos procedentes de la civilización greco-latina. Si bien su concepto actual no puede encontrarse hasta la ciencia moderna, no es menos cierto que la necesidad humana de localizar

geográficamente los recursos naturales más usados (la caza y la recolección de frutos) le llevó a ir dejando registros gráficos de lo que iba encontrando en las paredes rocosas de aquellos lugares por los que transitaba su nomadeo. Los riscos del Valle de Alcadia, del Campo de Gibraltar, de los Vélez, de la Serranía de Ronda o las montañas Cantábricas se convirtieron así en hitos informativos a la par que rituales. Desde este simple punto de vista etimológico podría decirse que la conexión humana entre biodiversidad y geografía ha pasado por distintas etapas históricas y prehistóricas.

1.3.1.- **Mitología (La Naturaleza en el imaginario humano)**

La capacidad de abstracción es una de las características de la mente humana. La generación de conceptos y su asociación con imágenes puede que no sea exclusiva de la mente humana, pero sólo ésta ha sido capaz de expresarlas mediante lenguaje gráfico y hablado. La biodiversidad imaginativa es tanto mental como escrita en los tiempos históricos. Desde el Antiguo Egipto se conocen referencias escritas a seres animales más o menos antropomorfizados a muchos de los cuales se les da carácter de Providencia. A casi todos ellos se les ubica en un lugar del mundo o del inframundo (Anubis, el chacal; Jepri, el escarabajo; Hathor, la vaca; Horus, el halcón; Sehmert, la leona; Sobek, el cocodrilo, Reret, la hipopótama), pero es en la literatura griega donde se encuentran los inicios de los más familiarizados con nosotros como son las sirenas, minotauro, cíclopes, dragones, hidra. Es la concepción mitológica del mundo y las relaciones del ser humano con las entonces inexplicables fuerzas de la Naturaleza. Puede que sea gratuita la mención de algo así en un texto científico, pero la referencia a ello tiene finalidad de enmarcar el contexto histórico para dejar constancia acerca de la progresión de la forma con la que el humano se ha relacionado con el resto del medio del que formaba parte y la concepción que tenía de ello.

1.3.2.- Biogeografía descriptiva

La Biogeografía descriptiva es aquella que se ajusta a patrones reales, a la narración gráfica o escrita sobre la biodiversidad existente en el medio natural con el que el humano se relaciona en cada momento de su devenir temporal, sea histórico o anterior. La búsqueda de recursos naturales y su ubicación en el marco territorial es el germen, la necesidad de conocer la distribución de los elementos del medio natural y su plasmación gráfica en materiales que sirvan para su fijación en la memoria colectiva y su transmisión a las generaciones futuras.

Biogeografía prehistórica.

También sin ningún tipo de soporte científico puede uno entrar a disertar sobre el significado de tanta petrografía como existe en época prehistórica. Mucho se ha escrito sobre arte rupestre, pero en esencia nadie ha sabido llegar a conclusiones sólidas acerca del significado real del mismo.

"Después de un siglo de investigación varias han sido las respuestas ofrecidas por los principales investigadores, el arte por el arte, el totemismo, la magia simpática, el estructuralismo, la semiótica y ahora el chamanismo. Casi todo ha sido ya propuesto, la gran mayoría de ellas han sido desechadas o superadas, otras van siendo matizadas. Esto es así porque interpretar el arte paleolítico resulta una tarea absolutamente subjetiva y generalmente indemostrable, nunca podremos conocer las motivaciones que empujaron al hombre paleolítico a crear este arte, cualquier valoración del mismo será sesgada por connotaciones culturales de las cuales somos herederos. No obstante, todas estas teorías van dejando un poso del cual nos vamos enriqueciendo día a día.....En el Paleolítico la sociedad se componía de cazadores que vivían aisladamente y con una débil cohesión social. Practicaban, además, una economía de subsistencia, es decir, no producían el alimento que consumían. La existencia giraba, por lo tanto, en torno a la obtención de alimentos. Este hecho hace suponer que el arte debía tener también una función esencialmente práctica, como es favorecer la caza, la destrucción de otros depredadores y la fecundidad de las presas cinegéticas." (Montes Gutiérrez, 2012). En un entorno de tal precariedad, no es imposible que rija el principio de utilidad, que tal vez sea el primero que debe seguirse en base a criterios de lógica vital. Teniendo en cuenta el carácter cambiante

del entorno, las migraciones de rebaños salvajes, que en el ámbito de la Península Ibérica transmutaron marcando las pautas de la trashumancia ganadera neolítica, pudieron hacer necesario dejar referencias o constancia estable acerca de las características y favorabilidad de un lugar como plaza de abastecimiento, como lugar de caza y su temporalidad. Las épocas de caza o las especies más habituales en determinadas estaciones, que se dejaban vinculadas a la posición del sol. En cualquier caso, las representaciones de petroglifos tienen cierto carácter biogeográfico al describir o dejar constancia en este caso pictórica de la biodiversidad (plantas y animales) que existía en una zona o un entorno humano.

Biogeografía antigua (greco-latina)

La Historia, esa parte de la memoria humana que se inicia con la aparición de los textos escritos, está en cierto modo sesgada. Las primeras escrituras, cuya antigüedad se debate entre las egipcias y las chinas (Parra, 2011; Buckley Ebrey, 2009), tienen carácter pictórico y se encuentran sumergidas en el ignoto acervo de civilizaciones ya perdidas, quedando a expensas de la Arqueología. Occidente se empeña desde tiempo ha en sincronizar esa memoria del rastro cultural humano con el tiempo de auge en el tramo mediterráneo que abarca entre la Península Itálica y la dispersópolis térrea que baña el Egeo. Pareciera como si todo lo relativo al ámbito greco-romano es garantía de origen y autenticidad olvidando que ante todo son los traductores y transmisores de la mucho más antigua civilización del Nilo y el hilo conductor que este río y su mar paralelo supusieron para conectar con el lejano Oriente desde milenios atrás.

Aunque el hecho arqueológico egipcio o lejanía china pueda servir como excusa lo cierto es que Occidente sólo mira con buenos ojos a lo que está escrito en griego o latín y la producción posterior que se basa en ello. Da igual que mucho de lo medieval pueda proceder de ese entorno, el hecho de estar escrito en árabe no parece merecedor de legitimidad, pese a debérsele a ello la conservación y transmisión del legado clásico. Es el caso de la obra botánica de Dioscórides, la Física y Metafísica de Aristóteles, la astronomía de Ptolomeo, los estudios de Ibn Sahl y de muchos otros. Es de suponer que ello es debido a la complejidad o inaccesibilidad que hasta el siglo XIX tuvieron los jeroglíficos egipcios o tal vez el

sometimiento por Occidente de India o China, que llevó a considerarles como culturas inferiores (Hobson, 2006).

En esos tiempos, el conocimiento en general y la ciencia en particular eran mucho más generalistas, sin la segmentación o especialización existente en la actualidad, mezclándose a veces el contenido de las ciencias con las humanidades.

Aristóteles.- (s. IV a.C). Prototipo de sabio en la Antigüedad Clásica. Es uno de los protagonistas de este trabajo doctoral por ser el creador de la Lógica Clásica, definiendo con ello una de las grandes bases del razonamiento humano.

Dioscórides.- Vivió en el siglo I de nuestra era y fue médico de los ejércitos de Nerón. Sin duda con menguados recursos económicos y con ganas de viajar para conocer las hierbas medicinales de más extensos territorios y los secretos médicos de dilatados países, se sentiría atraído por la vida castrense, que le ofrecía la posibilidad de satisfacer sus deseos. Como resultado de unos y otros escribió un tratado titulado (*Peri hyles iatrikes logoi hex*) o "Materia médica" que comprende remedios de los tres reinos de la Naturaleza, tanto animales como minerales y principalmente vegetales, de los cuales nos dio alrededor de 600 especies (Font-Quer, 1988).

Estrabón.- (64 a.C-24 d.C), Su obra Geografía consta de 17 volúmenes. Geógrafo descriptivo rechazó la obra de Eratóstenes o Hiparco por su carácter puramente astronómico o cartográfico. Esto le llevó a una despreocupación por las causas físicas de los fenómenos naturales centrándose en los aspectos humanos, la historia y los mitos para componer un retrato de las gentes y los países que estudiaba.

Gaio Plinio Segundo.- (Plinio el Viejo, 23 a 79 del s.I). Historia Natural en 37 libros, fruto de la información recogida de más de 2000 libros. En ella recopila importantes conocimientos científicos de la antigüedad que abarcan la Botánica, la Zoología, la Mineralogía, la Medicina, la Geografía, la Cosmología, la Metalurgia y la Etnografía.

Biogeografía medieval

La supuesta oscuridad del conocimiento de la que se habla para el período medieval no es tal si se atiende bien al proceso de transmisión y se juzga con plena objetividad el desarrollo de la misma. El conocimiento de las ciencias en el ámbito mediterráneo y su periferia europea no quedó coartado en el período medieval tal como se quiera hacer creer con el concepto "Renacimiento". El cambio de la nomenclatura o nominación de algunos de los centros políticos con su evolución a lo largo de los siglos es lo que induce a confusión. También el énfasis puesto en denigrar a lo andalusí por el simple hecho de haber virado su confesión monoteísta hacia la rama mesoriental que generó el Islam, o a Bizancio por ser el contrapunto de Roma. Sin embargo, el Imperio Romano de Oriente, denominado Bizancio y el de Occidente, del que tomó el relevo Al Andalus, con capital en su provincia Baetica, uno con idioma oficial el griego y otro con el árabe, fueron los dos grandes depositarios de la continuidad en las artes, las ciencias y las letras en el ámbito del Mediterráneo. Ambos legítimos sucesores del legado egipcio y eslabones imprescindibles en la cadena transmisora (Hobson, 2006; González Ferrín, 2006; Herrin, 2010).

Ibn Bassal.- Abu Abdallah Muhammad b. Ibrahim Ibn Bassal (el hijo del vendedor de cebollas o el morenito, según unos u otros autores).

Nacido en Toledo (por ello conocido con la nisba al Tulaytulí), entre el año 1048-9 y el 1058-9. Escribió un excelente tratado de agricultura (Kitab al filaha) para el que tomó únicamente los datos de su propia experiencia. De esta obra sólo se conocen dieciséis capítulos que fueron traducidos al castellano en Toledo, en tiempos del rey Alfonso X. Siendo todavía joven, emprendió un largo viaje por Oriente, por encargo del propio monarca toledano. El objetivo era traer semillas y plantas exóticas para la huerta de experimentación botánica y agronómica que se había creado en el nuevo palacio real conocido como Bustan an Na'ura (El jardín de la noria) y del que aún perviven restos arqueológicos. El itinerario del viaje se conoce por los datos que el mismo Ibn Bassal daba en su obra sobre las plantas que se cultivaban en Oriente. Tomó embarque en el puerto de Valencia desde donde se dirigió hasta Alejandría. Desde allí siguió el curso del Nilo hasta llegar a Abisina y a través del Mar Rojo cruzó Arabia, actual Irán, el Jorasán hasta llegar a las islas del Índico adquiriendo una gran experiencia botánica. Instalado en Sevilla tras la caída de Toledo en 1086, se hizo cargo de la dirección de la Huerta del Sultán

(Yannat al Sultán) convirtiéndose en el maestro indiscutible de la escuela agronómica andalusí, dando prioridad al valor de la experiencia frente a la línea teórica tradicional. Su obra principal se llamó Al-Qasd wa-l-bayan [El propósito y la demostración]. (López y López, 2009).

Al-Tignarí.- Abu 'Abdallah Muhammad b. Maki al-Murrí al-Tignarí. Nacido en la alquería de Tignar, segunda mitad del s. XI-s. XII, hoy desaparecida pero que según consta en la Ihata de Ibn al Jatib (s. XIV) se emplazaba en los alrededores de la actual Albolote. Contemporáneo de Ibn Bassal coincidió con él en Sevilla durante su período de formación. Cumpliendo el precepto islámico de la peregrinación a Meca partió hacia Oriente estableciendo simultáneamente contacto con otros centros del saber de su época. A lo largo de su obra aparecen referencias a las especies cultivadas que encuentra en su recorrido y que no eran de uso en al-Andalus. Así recorre varios lugares del norte africano y del próximo Oriente (Trípoli, Alejandría, Alepo, Damasco).

Su obra principal de carácter agrícola y naturalista es Kitab Zuhrat al-bustan wa-nuzhat al-adhan (Libro del esplendor del jardín y recreo de las mentes). Está considerada como una de las obras magnas de la ciencia agronómica andalusí y de gran influencia en la tradición posterior. A diferencia de otros tratados similares andalusíes, en este son numerosas las fuentes citadas y plenamente reconocibles, presentando referencias a Ptolomeo, Hipócrates, Galeno, Demócrito, Dioscórides, Ibn Bassal, Ibn Lunquq., entre muchos otros.(García Sánchez, 2009).

Abu-l-Jayr.- Conocido por su nisba o gentilicio al-Ixbilí o el laqab (apodo) al-Xayyar al-Ixbilí. (Sevilla, mediados del s. XI-Sevilla, principios del s. XII). Se conoce de él a través de referencias en escritos de otros autores, sabiéndose que fue contemporáneo del rey Al Mutamid. Contemporizó con otros maestros de su tiempo como Ibn Bassal o Ibn al Lunquh. Abu-l-Jayr sobresaliendo también en el botánico, a lo que alude su apodo (laqab) al Xayyar, el arboricultor o el botánico. Su paisano Ibn al Awwam le concede en su obra (Kitab al Filaha) un puesto relevante en base a "sus profundos conocimientos sobre las distintas especies y variedades de plantas habidas tanto en al Andalus como en otros países". Se sabe que viajó por el norte de África, posiblemente una vez sucedida la invasión almorávide y sometida la ciudad al imperio de aquel reino magrebí. Sus obras más importantes son Kitab al Filaha (Libro de Agricultura), Kitab al Nabat (Libro de las plantas), Umdat al tabib fi ma'rifat al nabat li kull labib (Guía básica para los médicos sobre el conocimiento

de las plantas, para cualquiera inteligente). Una mezcla de los dos anteriores, combinando la botánica con sus aplicaciones médicas. En el conjunto de su obra el autor hace gala de unos excelentes conocimientos botánicos provenientes de sus propias herborizaciones y de toda una serie de fuentes botánicas y médicas que van desde los griegos Dioscórides y Galeno hasta autores islámicos orientales y occidentales de los siglos IX al XI. (Carabaza Bravo, 2009).

Al-Idrisi.- Abu Abdullah Muhammad b. Muhammad b. Abdullah b. Idris B. Hahya B. 'Aly b. 'Ubaydullah b. 'Umar b. Idris B. Abdullah b. Al-Hasan b. Al-Hasan b. 'Aly b. Abi Talib al-Xarif al-Idrisí al-Qurtubí al-Siqillí. (Ceuta, finales s. XI-Palermo, 1164).

Considerado como el culmen de la ciencia geográfica durante la Edad Media en Occidente, también fue naturalista y poeta. Dio nombre a un programa informático de procesamiento de información geográfica (GIS) creado por la Universidad de Clark (Worcester, Massachusetts) y posteriormente denominado TerrSet.

Estudió en Córdoba y viajó por Al Andalus en sus primeros años. Después se estableció en Sicilia, en la corte del rey normando Roger II bajo cuyo mecenazgo trabajó desarrollando su labor técnica y científica. Menos viajero que otros consigue sin embargo conjuntar el mayor compendio geográfico de su tiempo que sirvió como referente contemporáneo y futuro hasta mucho tiempo después. La obra se basa en estudio de fuentes y autores de referencia, así como en un elenco de informadores que a la vista de los resultados debió ser sumamente eficiente. Entre sus referencias destacan Ptolomeo, Orosio y al-Udrí. Entre sus obras destaca Nuhzat al-muxtaq fi ijti'at al-afaq (Recreo de quién desea ardientemente recorrer el mundo). También conocida como Kitab Ruyyar (Libro de Roger) por estar dedicada al rey Roger de Sicilia. En esta obra sigue los preceptos de Ptolomeo y considera la tierra como una esfera redonda a la que divide horizontalmente en dos mitades a la altura del Ecuador. Establece rutas terrestres y marítimas en las que marca las distancias (basadas en la milla romana) y jornadas de navegación, informando también sobre puertos, atarazanas y tráfico marítimo, Uns al-muhañ wa-rawd al furayñ (Solaz de las almas y patio de las distracciones). Se trata de un libro resumido sobre rutas y reinos en la que se establece la red viaria del mundo conocido entonces y las distancias entre los puntos que marcaban esa red. Kitab al Ĥami li-sifat axtat al nabat wa-durub anwá al-mufradat min axyar wa-l-timar wa-l-usul wa-

l-azhar wa-'adá al-hayawanat wa-l-ma'adin wa-l-atar (Compendio de las propiedades de diversas plantas y varios tipos de medicamentos simples procedentes de árboles, frutos, raíces, flores, órganos de animales, minerales y aves). El dominio de al-Idrisi en el campo de la botánica y la farmacología ha quedado eclipsado en su legado histórico por su obra geográfica. Hace referencias a la obra de Dioscórides habiéndola memorizada casi en su totalidad hasta convertirla en su Corán particular. Así se convierte en uno de los principales autores para el conocimiento de la flora de diversos países durante el siglo XII. (Lirola & García Sánchez, 2009).

Ibn al Awwam.- Abu Zakariyya Yahya b. Muhammad b. Ahmad b. Al-'Awwam al Ixbilí (Sevilla, segunda mitad s. XII-Sevilla, s. XIII). Otro de los prototipos de sabios medievales con orientación a las ciencias de la naturaleza, con dominio del manejo de los animales y de las plantas. Los autores que han estudiado su obra no aclaran si se trata de un científico o uno más de los recopiladores y transmisores del conocimiento acumulado a partir de distintas fuentes de su época, por lo general de origen oriental. Su única obra conocida Kitab al Filaha (Libro de Agricultura) está considerado por algunos como un compendio resumen de la Agricultura Nabatea. Su contenido versa tanto sobre ganadería, veterinaria como de la aclimatación y cultivo de las plantas, muchas de ellas de origen asiático tales como al jurxuf (alcachofa), al badinyan (la berenjena), al ruz (arroz), al hindiya (la sandía), al qutn (el algodón), al laymun (el limonero), ar ruman (la manzana de Persia o granado), al karaz (el cerezo), al jarrub (algarrobo), al burtuqal o naranj (el naranjo), al xayar al gabira (el serbal), al zambu'a (la zamboa, lima o toronja), al mys (el almez), al isfinah (la espinaca), al silqa (la acelga), al lubya (la habichuela), al anysun (el anís), al qarwi (la alcaravea), al za'afra (el azafrán), al jayr (el alhelí), al susan (la azucena) y entre otras muchas, xayara al firsad o tut (la morera), base para el cultivo de la preciada seda. "Ninguna sentencia establezco en mi obra que yo no haya probado por la experiencia repetidas veces", cita propia que sienta el carácter científico del autor y su obra (García Sánchez, 2009; Ibn al Awwam, 1998). Resulta enormemente curioso que su obra fuese traducida en los siglos XVIII y XIX (Al Awwam, 1998), no sabemos si por una cuestión pintoresca (algo extraño estando aún vigente el Tribunal de la Inquisición) o por la utilidad práctica del texto para el conocimiento y mejora de la agronomía hispana.

Ibn al Baytar.- Abu Muhammad Abdallah b. Ahmad al Malaquí, conocido como Ibn al Baytar (el hijo del veterinario), al 'Axxab (el herborista) y al Nabatí (el

botánico). Considerado como uno de los más importantes botánicos y farmacólogos medievales nació en Málaga (actual Benalmádena) en 1180 y murió en Damasco en 1248. Estudió en Sevilla bajo las enseñanzas de los maestros botánicos de su época como 'Abdullah b. Salih, Abu-l-Hayyāy y Abu-l-Abbas al-Nabatí. A sus cuarenta años de edad sigue los pasos de su maestro al-Nabatí e inicia un viaje a Oriente del que ya no regresará a al-Andalus. Comienza en Ceuta y recorriendo la orilla sur del Mediterráneo llega a Asia Menor. Se estableció en Egipto donde su fama le hizo ganar los favores del sultán y quedarse al mecenazgo de su corte para el resto de su vida. Es más conocido en el mundo musulmán que en su país de origen donde hasta no hace mucho carecía de un monumento. Actualmente tiene dedicado un Instituto de Enseñanza Secundaria y una estatua en Benalmádena (Málaga).

Entre sus obras más importantes sobresalen *Asma' yamada wa-nabatat* (Nombres de minerales y vegetales), *Tafsir kitab Dyyasquridus* (Comentario sobre el libro de Dioscóridos), *Kitab al Yami fi l-mufradat al-adwiya wa-agdiya* (Libro de la compilación de medicamentos simples y alimentos simples). (Cabo González, 2009).

Ibn Luyun.- Abu Utzman Sa'd b. Ahmad b. Ibrahim b. Ahmad al Tuyibí, conocido como Ibn Luyun. (Almería 1282-1349). Aunque cuentan que fue un gran erudito de su tiempo se le achaca que la mayor parte de su obra tiene valor de compendio del conocimiento de su época. Sabio polifacético, autor de numerosas obras sobre los más variados temas, entre las que destaca, en relación con nuestro tema, su obra dedicada a la Agricultura y titulada *Kitab lbda al milaha wa-inha' al riyaha fi usul sina'at al filaha* (Libro del comienzo de la hermosura y de la culminación de a inteligencia acerca de los fundamentos del arte de la agricultura). Las referencias a él lo denominan como *Uryuza fi-l filaha* (Poema en metro rayaz sobre agricultura) y *Kitab al filaha* (Libro de Agricultura). Sus principales fuentes fueron los textos originales (no los resumidos que han llegado hasta nuestros días) del toledano Ibn Bassal y del granadino al-Tignarí. (García Sánchez., 2009).

Ibn Ruxd.- Abu l-Walid Muhammad b. ahmad b. Muhammad b. Ahmad b. Ahmad b. Muhammad b. Ahmad b. 'abdullah (Córdoba 1126-Marrakech 1198). Apodado al-Hafik (el nieto) para distinguirlo de su abuelo que con el mismo nombre fue un distinguido cadí de su ciudad natal. Conocido en el ámbito latino con el nombre de Abén Ruiz o Averroes. Destacado por su obra filosófica está considerado como el transmisor de la obra de Aristóteles y de otros muchos sabios griegos y

musulmanes a Occidente. Así que, en cierto modo, este nuestro trabajo, basado en disquisiciones acerca de la Lógica le debe también cierto reconocimiento.

Su producción literaria era objeto de estudio en la Universidad de la Sorbona desde su creación (1253). Se cuenta de él que sólo dejó el estudio durante dos días desde que tuvo uso de razón: el de la muerte de su padre, y el de su propia boda.

Además de filósofo, teólogo, jurista y cadí estuvo también interesado por la geografía, astronomía, ciencias naturales, matemáticas y fue un reconocido médico cuyo prestigio le llevó a asistir personalmente la salud del califa almohade. Se le atribuyen 75 títulos seguros según el índice de las mismas existente en la Biblioteca de El Escorial y que se le atribuye a uno de sus nietos. Dejamos la consulta de su larga producción a la bibliografía que se cita. "Ibn Ruxd concedió a la Lógica un interés primordial no sólo por la fascinación personal que sintió por la argumentación racional y por las estratagemas de la apodíctica, sino también por la idea que compartió con el resto de los filósofos de que la Lógica es una disciplina básica e imprescindible para todas las demás ciencias, desde las Matemáticas, la Física o la Geometría, hasta la Psicología y la Metafísica, y por ser necesaria además para las discusiones jurídicas y teológicas. (Vázquez de Benito, 2009).

Ibn Battuta.- Abu Abdullah Muhammad b. Abdullah b. Muhammad b. Ibrahim b. Muhammad b. Ibrahim bb. Yusuf al-Lawatí al Tanyawi conocido como Ibn Battuta o Xams al-Din (Tánger 1368- Magreb 1377).

Renombrado viajero de muchas y lejanas regiones del Islam y "tierras extrañas". A los veintiún años de edad emprendió su famoso viaje o Rihla que se prolongó a lo largo de veinticinco años por tierras de Asia Menor y Lejano Oriente convirtiéndose en el explorador occidental de aquellas tierras sin precedentes "Ya he cumplido, gracias a Dios, mi deseo en este mundo, que era recorrer la Tierra. Y en esto he conseguido (según creo), lo que nadie ha hecho hasta ahora." En su libro de viajes se descubre gran interés por describir con detalle cultivos agrícolas, alimentación, costumbres de lugares, descripciones de paisajes, hechos notables.

Una vez en su país pone en marcha la redacción para dejar constancia de su largo periplo que queda plasmado en Tuhfan al muzzar fi gara'ib al-amsar wa-a'ya'ib al-asfar (Tesoro de curiosos sobre cosas peregrinas de las ciudades y las maravillas de los viajes), más conocido como Rihla Ibn Battuta. Posteriormente, cumple similar misión llegando por el sur hasta el país de los Shongay, actual Mali, recorriendo el

entorno del Sahel sahariano. Son los tiempos en que también anduvieron por allí el toledano Aly ibn Ziyad al Kutí (generador de la saga Kati) o el arquitecto granadino Abu Ishaq al Saheli, constructor de la gran mezquita de Tombuctú. (Martín Castellanos, 2009).

Aunque carece de los aportes científicos de otros autores previos de los aquí relacionados, la figura de Ibn Battuta se muestra como un elemento conector entre las tierras conocidas de su mundo y el círculo de influencia Mediterráneo dejando clara que la comunicación entre ellas era más que posible y usual no ya en ese tiempo sino incluso muy anterior. La globalización del mundo conocido es un hecho que comienza al menos a finales del s. V con la recuperación del camello y la ruta de la seda asiática, si bien el textil chino ya era un preciado material conocido en la metrópoli de Roma durante la época de esplendor imperial (Hobson, 2006). El trasiego de conocimientos se ha debido principalmente a las rutas de comunicación para el comercio que ya funcionaron durante todo ese tiempo y son las principales vías de culturización frente a la creencia de que los drásticos cambios culturales que se aprecian a lo largo de la Historia son debidos a grandes movimientos de población y consecuencia de invasiones y conquistas (Bosch et al., 2003). Que sin embargo ocurre lo contrario queda patente cuando se tiene en cuenta lo acaecido con los visigodos en su aproximación a Roma (siglo V), normandos en la toma de Barbastro (año 1064), la conquista de Sicilia por éstos (año 1071), su invasión de Bizancio (año 1208), mongoles en la conquista de Bagdad (año 1248) o los turcos con la toma de Constantinopla (año 1453).

Biogeografía moderna

Los primeros viajes transoceánicos de los que se tiene constancia son los de los escandinavos. Con el asalto a la abadía de Lindisfarne en el año 796 se da comienzo al período vikingo, esa época de los noruegos y su producción danesa que recorrerá el Atlántico a partir de ese período y que acabará dominando militarmente Europa tras su consolidación en el condado de Normandía en el s. XI. Si cruzar la Europa terrestre a lo largo de sus ríos o recorrer la costa suratlántica europea y africana a bordo de sus barcos fue toda una proeza, recorrer el brumoso y bravío Atlántico norte hasta las costas de Groenlandia o la Península de Labrador (Vinland) ha de considerarse como algo descomunal propio sólo de gente ajena a su tiempo. Cuatro

siglos de ocupación y conocimiento del gran islote ártico y su vecina costa americana debieron aportar muchos datos a la Península Escandinava en su relación filial y comercial con aquellos asentados allende la mar oceánica (Diamond, 2005).

Con posterioridad, sin que tampoco exista constancia documental ni registros claros constatados, hay quien piensa que la flota imperial china circunnavegó el globo terrestre durante tres años a partir de 1421 (Menzies, 2004). En opinión de este autor, los chinos recorrieron globalmente el mundo antes que cualquier otra cultura, recolectando datos de todo tipo, principalmente cartográfico, que sirvieron después para el lanzamiento al mar de las flotas europeas. Los registros obtenidos fueron destruidos al coincidir su llegada a puerto de partida con la ascensión al poder de la dinastía Ming (1424) que optó por el aislacionismo internacional. Habla Menzies de la superioridad naval China frente a la europea de la época, que queda reflejada después por Hobson (2006) cuando se refiere al desastre militar de la flota portuguesa en 1522 o que mientras en 1588 los buques ingleses más grandes desplazaban apenas 400 toneladas, los juncos chinos desplazaban mucho antes más de 3000.

Sin embargo, la aventura atlántica europea más productiva se inició a mediados del s. XV por los portugueses con el reinado de Juan I. A final del siglo, se produce la asomada de Castilla al Atlántico transoceánico con la llegada de Colón a las costas del Caribe en 1492 y con ello se inicia el periplo de expansión europea que reportará grandes intereses y generará amplios horizontes de investigación.

El asentamiento de europeos al otro lado del Atlántico viene a suponer un nuevo aporte a la Ciencia, la Técnica y el modo de vida en un calibre similar a como ya sucediera con Asia a partir sobre todo de los siglos VI-VIII. Una nueva revolución agraria, que en este caso es más bilateral con intercambios agronómicos y pecuarios en ambos sentidos (papa, tomate, pimiento, maíz, tabaco, quina, cacao, caña de azúcar, índigo, pavo, desde aquella parte y algodón, arroz, trigo, vacuno, equino, faisán, etc, desde esta otra), tuvo lugar durante los siglos de asentamiento de la colonización sirviendo de base posteriormente con la intensificación de las explotaciones para la prosperidad económica de la industria europea (algodón, tabaco, azúcar, maderas nobles, medicina). El aprovechamiento de tales recursos exigía el conocimiento de la gran despensa recién invadida y los aprovisionamientos que contenía. Se produce así el gran despegue de la Ciencia europea salvo en el caso de la Península Ibérica y Bizancio, cuya tradición y potencia no había decaído

hasta entonces, según se ha hecho referencia en el apartado anterior, siendo precisamente los grandes conectores de Europa con la gran fuente de conocimiento generado en el Próximo y Lejano Oriente.

El abordaje americano tiene tres protagonistas principales y un invitado de excepción. Portugal, el primero en llegar, Castilla y Reino Unido de la Gran Bretaña son los tres ganadores. Francia, hubo de conformarse con un amargo empate en su ancestral antagonismo con los británicos reduciéndose su influencia a la fría esquina del Québec. Y junto a expediciones militares, aparecen como acompañantes técnicos, sabios o científicos de la época que van recopilando y estudiando material en una imparable carrera de aportes para la Ciencia. La Geobotánica y la Zoogeografía son los nombres con los que se relacionan biodiversidad y su distribución territorial a fin de facilitar tanto su localización como una comprensión de sus formas de vida y posibles aplicaciones en otros lugares de la Tierra. Puede decirse que se trata ya de la Ciencia Biogeográfica en el sentido actualmente conocido. *"Los viajes de exploración se convirtieron en el centro de intereses públicos, políticos y comerciales de las elites europeas. Ambiciosos proyectos de exploración a países lejanos fueron un esfuerzo común de los imperios europeos. La historia natural constituiría una forma de apropiación y jugaría un papel central en las políticas de Estado"* (Nieto Olarte, 2003). Otros autores prefieren enfocar el asunto desde otro punto de vista y seguir el hilo argumental establecido al respecto por el Estamento Oficial, en este caso el español, que las considera como *"el principal testigo de la contribución histórica de los españoles a la civilización universal y de su capacidad creativa contemporánea"* (Ley 16/1985 de 25 de junio del Patrimonio Histórico Español, in Blanco Fernández de Caleyá, 1995).

Seguir leyendo la aportación de esa misma autora desdice por si misma tal aseveración al dejar bien patente "la capacidad creativa de la época" produciendo tal vez más amargura que orgullo comprobar cómo el entusiasmo y afán investigador de muchas personas se disuelve ante la apatía e inoperancia administrativa de los gestores políticos de la época (con la honrosa excepción del reinado de Carlos III). Curiosamente, cualquier parecido con la realidad actual, pudiera causar más pena aún al poder encontrar muchos paralelismos. Frente a ello, el esfuerzo y entrega de aquellos hombres (y seguramente mujeres) por encima de cotas que siempre acaban superando los límites del deber, debe reconocerse y honrarse en los supuestos de que contribuyó al aumento del conocimiento sobre

el mundo natural y facilitó el alcance de ámbitos globales como la Ecología, la Climatología, la Fitosociología, la Farmacología, en etapas posteriores.

El artículo de esta autora resulta de enorme interés para comprender el trascendente alcance y valor de la gran gesta científica española intercontinental durante los tres siglos que precedieron al XIX. Asimismo, ofrece una magnífica calibración del nivel de mala gestión de los datos y corrupción a la que llegó la situación para deprecio del prestigio hispano.

Expedición botánica al virreinato de Nueva España. Dirigida por el médico especializado en botánica Francisco Hernández de Toledo, (1571-1577). Su trabajo produjo una obra que se agrupó en diecisiete tomos, que no se llegaron a publicar antes de su muerte en 1587 al estimar la Corona que era de un alto coste.

Expedición de 1735 a la Real Audiencia de Quito, promovida por la Academia de Ciencias en Paris. Dirigida por Pierre Bouguer tenía como objetivo primero medir un grado de meridiano terrestre en las inmediaciones del ecuador con fines eminentemente geográficos para comprobar las investigaciones acerca de la forma del Planeta. Debido a desavenencias entre sus miembros, Charles Marie de La Condamine se separó de ellos y organizó por su cuenta una expedición al Amazonas en la que descubre el curare, el caucho y el árbol de la quina.

Expedición de Límites al Orinoco (1753-1761), comandada por José de Iturriaga y en la que participaba el botánico sueco Pehr Löfling, discípulo directo del insigne Karl Linnaeus (Linneo). La muerte de Löfling en 1756 dos años después de su llegada a América frustró los planes. Linneo consigue el material y publica el *Iter Hispanicum*, donde hay descritas unas 1300 especies españolas, incluidas algunas procedentes de aquella expedición.

Expedición Botánica al Virreinato de Perú y Chile (1777-1788), promovida por Francia, pero en esta ocasión dirigida por españoles. Participaron Hipólito Ruiz y José Pavón como botánicos y el francés Joseph Dombey. Su trabajo acabó siendo publicado a principios del s. XIX (1798-1802) como *Flora Peruviana y Chilensis*, donde se aportan más de 1.600 nuevas especies.

La posguerra contra Francia y el azaroso gobierno de Fernando VII sumen a este país en una grave crisis a comienzos del s. XIX. La guerra causa estragos en el país, a todos los niveles. Desaparece el trabajo de Rojas Clemente por el sur peninsular, depositado en Sevilla.

Cuenta la autora cómo desaparecen los fondos para la publicación de flora y Pavón pone en venta mucho del material a su alcance. De ese modo, según la autora llegan a manos de científicos europeos (Lambert, Moricand, Webb) miles de ejemplares que otros autores incorporaron a la Ciencia bajo sus auspicios.

Otras expediciones que produjeron material nuevo para la ciencia fueron el de Celestino Mutis (Expedición a Nueva Granada, 1783-1808), de Martínez de Sessé y José Mociño (Real Expedición de Nueva España, 1787-1803), la Expedición Malaspina, que exploró la costa del Pacífico, así como Australia y Filipinas (1789-1794). En esta expedición participaron dos botánicos, el francés Luis Néé posteriormente nacionalizado español y el germano Tadeo Haenke. El material de este último quedó inmovilizado a su llegada en el puerto de Cádiz. Siendo descubierto después de su muerte, fue comprado en 1821 por el Museo Nacional Checo de Praga, donde reposa actualmente esa colección. Cabe citar además una expedición a Cuba, Real Expedición de Guantánamo (1796-1802) dirigida por el Conde de Mopox y herborizada por Baltasar M. Boldo, y el Viaje de Juan de Cuéllar a Filipinas (1785-1806) contratado por la Real Compañía de Filipinas y cuyo herbario, enviado a Madrid, se encuentra en paradero desconocido (Blanco Fernández de Caleyá, 1995). Es así como la Ciencia Española contribuyó a la Biogeografía de un modo que ahora parece ser mérito de otros.

Humboldt.- Wilhelm Heinrich Alexander Freiherr von Humboldt (Berlín 1769-1859). Considerado "padre de la geografía moderna" y naturalista de excepción de polivalencia extraordinaria que no volvió a repetirse tras su desaparición. Especialista en etnografía, antropología, física, zoología, climatología, oceanografía, astronomía, geografía, geología, botánica y humanismo. Recorrió Sudamérica, Centroamérica y Norteamérica, habiéndose entrevistado con el botánico español José Celestino Mutis y con el presidente de los Estados Unidos Thomas Jefferson. (Canal-Soler, 2015).

También viajó por Rusia, atravesando el continente asiático hasta llegar a la frontera con China. Desarrolló las bases de la geografía física, la geofísica y la sismología. Estableció que no puede haber conocimiento científico sin experimentación verificable.

Su producción bibliográfica es extensa, con mayor fortuna que la que tuvieron sus homólogos españoles contemporáneos y de la que ya se ha hecho breve referencia anteriormente.

Sus dos obras principales son:

- *Le Voyage aux regions equinoxiales du Nouveau Continent.*(1799–1804). Consta de treinta volúmenes de los que es coautor su amigo Aimé Bonpland, que le acompañó en sus viajes por América.
- *Kosmos* (1845-1858). Descripción gráfica del mundo que había estudiado y observado durante casi medio siglo.

Darwin.- Charles Robert Darwin (Inglaterra, 1809-1882). Cuentan de él que desde pequeño era aficionado a la Naturaleza y al coleccionismo. Su padre, médico y hombre de negocios pretendió que uno de sus hijos menores siguiera sus pasos en la ciencia hipocrática y le envió a la Universidad de Edimburgo. Parece que el joven Darwin no era muy receptivo al manejo de cadáveres y tratamiento de enfermos con capacidad de queja, así que acabó dejándolos de lado y fichando por el Christ's College de Cambridge para orientarse como pastor anglicano. Su formación en Teología así como sus afectos por la Naturaleza le llevaron a leer las teorías sobre filosofía natural de la época. También leyó la obra recién publicada de Humboldt quedando fascinado por la envergadura de la misma y la descripción de sus viajes. Aprendió sobre Botánica y Geología siendo en ésta un versado especialista.

En 1831 recibió una propuesta para embarcarse como naturalista sin retribución en la expedición a bordo del *Beagle*, para cartografiar las costas de Sudamérica. De ese modo pasó cinco años recorriendo el mundo por vía marítima a través del Atlántico Sur, Costa Pacífica americana, Australia, Océano Indico, Madagascar, Brasil y retorno a Inglaterra. De gran capacidad observadora hizo multitud de anotaciones y recogió numerosas muestras con las que procesó la producción de su obra original una vez regresado a su país. Famosas son sus anotaciones y disquisiciones sobre las diferencias de los pinzones en las Islas Galápagos (Darwin, 1988). Su obra principal *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural o la preservación de las razas en la lucha por la supervivencia* (1859). Sus estudios y su obra, aunque causaron mucha controversia inicialmente y tardaron en ser aceptadas, son la base de la teoría de la evolución y tal vez marcaron el despegue definitivo entre la Ciencia y Creencia (Teología), siendo tal vez el primer y más claro caso de no haber encontrado persecución directa, condena herética ni destrucción de su obra. Curiosamente fue amigo de Walter

Drawbridge Crick, abuelo paterno de Francis Crick, codescubridor de la estructura molecular del ADN en 1953.

Wallace.- Alfred Russel Wallace (Gales, 1823-Inglaterra 1913). Naturalista, explorador, geógrafo, antropólogo y biólogo británico. No se le reconocen estudios académicos reglados, pero aprendió agrimensura y construcción y llegó a trabajar como maestro enseñando dibujo, cartografía y agrimensura. Acabó contratado como ingeniero civil en una compañía privada. Hasta que en 1848 empezó sus viajes por el mundo.

Descubridor de la llamada "línea de Wallace" en Indonesia, con un claro sentido biogeográfico, está considerado como el padre de la biogeografía moderna y de las tesis del impacto de las actividades humanas sobre el medio ambiente. También se le considera coautor de la teoría de la evolución a través de la selección natural junto con Charles Darwin. También se le considera como autor de la llamada "Ley de Sarawak" según la cual "cada especie ha existido coincidiendo en el espacio y en el tiempo con especies estrechamente relacionadas". Wallace creó además los fundamentos para el establecimiento de las regiones zoogeográficas. Asimismo, resumió todas las familias y géneros conocidos de animales superiores y listó todas las distribuciones geográficas conocidas. Llevó a cabo muchos estudios sobre la geografía de islas y la relación de los factores climáticos con la distribución de su flora y su fauna (Larson, 2004). Se le atribuyen 22 libros y unos 750 escritos menores, muchos de ellos (más de 500 en revistas científica). Entre sus obras destacan: Contribuciones a la teoría de la Selección Natural (1870), Distribución geográfica de los animales (1876), Biología de Islas (1880).

1.3.3.- Biogeografía predictiva

Frente a todo el acervo pasado, las nuevas técnicas del momento referentes a cartografía, procesado de datos, información geográfica, así como el avance de la matemática hace posible otro enfoque de muchos aspectos y ramas del conocimiento, sobre todo del técnico y científico. La Biogeografía descriptiva, precisa de la observación directa para establecer la relación entre el espacio geográfico y la biodiversidad que alberga. Ello exige el empleo de recursos para costear la visita a los lugares y la recolección de datos. Pese a ello, la falta de datos en una cuadrícula de muestreo no es sinónimo de ausencia de una especie en la

misma puesto que puede ser debida a la no coincidencia en la interacción observador-objetivo en el momento de la visita.

Pese a que los medios tecnológicos son impresionantes y nada comparables a los de incluso épocas recientes, la economía nunca es un factor ajeno a la planificación y gestión de los recursos de tipo que sean, entre otras cosas debido a que la economía y presupuestos de los Estados se dirigen prioritariamente a la satisfacción de necesidades inmediatas (Infraestructuras, Educación, Sanidad, Ejército). En el campo que tratamos, el estudio, seguimiento, la programación de objetivos, siempre exigen la optimización de los esfuerzos que en ello se invierten, tanto de tipo material como humano. Disponer de herramientas que permitan la rentabilización de esfuerzos y por tanto de la inversión que supone el despliegue de ellos ha sido siempre uno de los objetivos primordiales del desarrollo técnico y científico de la Humanidad. En la actualidad, la investigación matemática tiene mucha proyección hacia la automatización y la sistematización. El cálculo avanzado, el estadístico tienen gran orientación hacia el campo de la informática dado que resuelven problemas complejos o procesan ingentes cantidades de datos a gran velocidad. Y las Ciencias de la Naturaleza no son ajenas a ello. Lo que si llamará la atención de quién escuche hablar por primera vez sobre el tema es que la Lógica Difusa (*Fuzzy Logic*), pese a remontarse ya al año 1965 pueda ser de aplicación al campo de la Biogeografía. Y esta es la línea de algunos científicos actuales que desarrollan su labor en ese ámbito de estudio. Esta alternativa a la Lógica clásica también es conocida con el nombre de Lógica oscura o borrosa y desde esta otra acepción es más fácil entender la conexión si se sabe de la existencia de una Biogeografía oscura, esa que no se muestra y que no resulta fácil conocer en virtud de la dificultad inherente al muestreo de campo en algunas situaciones o tipología de organismos. La conexión entre ambas lleva tiempo establecida y ha sido adoptada como herramienta de base en los estudios que se llevan a cabo en el Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias de Málaga, en cuyo seno se ha gestado esta Tesis Doctoral.

En el caso presente, las mariposas diurnas, el conocimiento de sus particulares demografías, su carácter sedentario o migratorio, son aspectos poco fáciles de manejar con la suficiente precisión exigida desde algunas teorías o conceptos para establecer criterios que permitan estudiar adecuadamente sus poblaciones y su relación con el territorio. Es por eso que se ha elegido este grupo zoológico para abordar su biogeografía desde un punto de vista alternativo al clásico. El poder

elaborar conjeturas y su desarrollo científico de forma independiente de la observación o descripción encuadran a esta otra forma dentro de lo que puede llamarse Biogeografía predictiva. Un concepto como la favorabilidad de las condiciones que presenta un territorio para una especie determinada, encierra en sí mismo una alta carga sobre la proyección futura de una población (persistencia) y despeja dudas acerca de la conveniencia de incidir en cuestiones tales como la mayor o menor necesidad de protección para la conservación de la especie que se trate sobre ese territorio.

En resumen, el ser humano ha estado vinculado a la Naturaleza desde siempre al ser un elemento de ella y estar interrelacionado con los demás elementos en el entorno geográfico donde se desenvuelve. Por ello no ha sido nunca ajeno al interés por los componentes de la biodiversidad que le era cercana o que a medida que progresaba su capacidad de desplazamiento, podía acceder a ella.

Dada la continuidad de las distintas civilizaciones y su continua progresión, nunca se perdió el Conocimiento y en todas sus facetas hubo progresión y desarrollo. Nunca existió un parón en ese afán por conocer y en el avance de la Ciencia y la Técnica. Es por ello poco adecuado hablar de un Renacimiento en la Ciencia o en la Técnica. Sólo en la iconografía artística hubo una recuperación de los cánones clásicos en la representación de la figura humana (abandono de la iconoclastia, cambios en el ideario religioso) pero en lo demás, existe una cadena progresiva de transmisión del conocimiento que fluye principalmente desde lejano oriente (China, India) a través de sus más relevantes centros de difusión a occidente como fueron Persia y Egipto, sin desmerecer a los sabios que en esta parte del mundo surgieron y participaron también en el florecimiento del saber.

1.4.- **OBJETIVOS**

El presente trabajo tiene como objetivo general aplicar la lógica difusa (*Fuzzy Logic*) a un análisis en profundidad de la estructura espacial de los ropalóceros de la Península Ibérica. Los objetivos específicos de investigación inicialmente establecidos han sido:

1.- Elaborar modelos ambientales descriptivos de las distribuciones de las mariposas diurnas de la Península Ibérica en base a la favorabilidad del territorio para las mismas.

2.- Aplicar los operadores de lógica difusa al análisis de la estructura espacial de las distribuciones de las mariposas ibéricas para revelar la complejidad interna de las mismas.

2.1 Analizar la utilidad de los modelos de favorabilidad y de los operadores de lógica difusa para hacer funcional la teoría de Fuentes y Sumideros (Source-Sink) a una escala biogeográfica y para múltiples especies.

- Analizar las variaciones en la favorabilidad ambiental de una especie dentro de su rango de distribución.
- Identificar las áreas fuente y sumidero para cada especie y para el conjunto de todas las especies.
- Aplicaciones en los planes de conservación de las especies.

2.2. Analizar la utilidad de los modelos de favorabilidad y de los operadores de lógica difusa para identificar estructura metapoblacional de las especies.

- Detectar áreas favorables ocupadas o desocupadas (núcleos metapoblacionales)
- Identificar los patrones de conectividad entre los núcleos de una metapoblación.

3. Analizar en qué medida la Red de Espacios Naturales Protegidos (Natura 2000) protege la diversidad de mariposa ibéricas.

CAPÍTULO 2

MATERIAL Y MÉTODOS

CAPÍTULO 2.- MATERIAL Y MÉTODOS

2.1.- ÁREA DE ESTUDIO

El ámbito de trabajo de este estudio ha sido la Península Ibérica, área que tiene identidad biogeográfica propia. Es la más occidental de las penínsulas europeas y con sus aproximadamente 623.000 km², la más grande de las tres que forman parte del litoral Mediterráneo. Está compuesta por dos países, Portugal y España, cada uno con territorios de ultramar que pese a ser cercanos como Azores, Islas Baleares o las Comunidades Autónomas de Ceuta y Melilla pertenecen a regiones biogeográficas distintas, por lo que no se tienen en cuenta en este trabajo. Esta área comprende 6040 cuadrículas de 10x10 km² en la retícula de la Universal Transverse Mercator (UTM). Se aplicarán conceptos de Lógica Difusa a la Biogeografía usando como grupo biológico las mariposas diurnas de dicho territorio, basándose para ello en la publicación del Atlas de mariposas diurnas de la Península ibérica e Islas Baleares (García Barros et al., 2004) de la Sociedad Entomológica Aragonesa.

La Península Ibérica se sitúa entre dos grandes masas de agua de características muy diferentes, el Mar Mediterráneo en la fachada de su mitad oriental y el Océano Atlántico en la occidental. El primero es una cuenca interior limitada por los continentes africano y euroasiático, con aproximadamente unos 2,5 millones de km² y unos 46.000 km de litoral. El segundo, con unos 106 millones de km² y unos 112.000 km de costa, es una de las grandes masas de agua del Planeta. Ambos se encuentran conectados de forma natural por el Estrecho de Gibraltar, de apenas 14 km. de longitud provocando la sensación de que el Mediterráneo sea un lago central, "Mare Nostrum" para los latinos y "al bahr al abyad al mutawasit" (el mar blanco central) para su población arabófona. El Mediterráneo presenta unos 35g/l de salinidad frente a los 12 g/l del Atlántico. Eso le da mayor densidad. También la temperatura mediterránea es mayor, tanto por cuestiones de latitud promedio como por menor tamaño y reducida circulación del agua. Un fenómeno curioso es la del déficit hídrico de la cuenca mediterránea, que no compensa con sus aportes fluviales la pérdida diaria por evaporación de modo que ese déficit asciende a 140 mm de columna de agua. Dicha diferencia es compensada con la entrada de agua atlántica, que diariamente produce una ola que recorre la superficie del mar de

Alborán dando lugar a un fenómeno curioso que localmente se conoce en Málaga como “la ola del Melillero”.

La posición de la Península Ibérica entre estas dos grandes masas de agua, además de su latitud y posición respecto a los cinturones de presión atmosférica genera particularidades climáticas. Aproximadamente el 20% de su superficie, situada en la cornisa norte y noroeste presenta condiciones de clima Atlántico. En ella es normal la ausencia de largos períodos de sequía que pudieran provocar fenómenos de stress ambiental por esa causa. El territorio restante presenta clima típicamente Mediterráneo, tanto más acusado cuanto más se aleja del ámbito oceánico del gran Atlántico. Lo característico de esta área es una sucesión estacional con tres meses de sequía que coinciden con la punta térmica anual durante el estío. El volumen anual de precipitación en la zona Atlántica supera normalmente los 1000 mm de promedio mientras que en la Mediterránea raramente supera los 600 mm. Consecuencia de ello es que la vegetación entra en stress hídrico o en parada vegetativa durante la estación seca mediterránea siendo incapaz de aprovechar adecuadamente todo el potencial energético que el Sol proporciona. No ocurre igual en el ámbito Atlántico donde muchas plantas verdean o florecen durante la época estival. Ello provoca condiciones de disponibilidad trófica para los organismos que practican la herbivoría, entre ellas, las mariposas, ofreciendo disponibilidad forrajera para sus larvas y de néctar para sus imagos.

La Península Ibérica tiene una altitud media de 670 m, una de las mayores de Europa, si bien la cifra está bastante alejada de otros países como Andorra, 1996 m, Suiza con sus 1350 m, Austria con 910 m y también de otros caucásicos como Georgia, 1432 m, que ahora tienen consideración europea. Su relieve es acentuado con montañas que se elevan por lo general desde el poniente hasta el levante. Este incremento altitudinal se conjuga con la mayor lejanía al origen de las borrascas atlánticas, lo que hace que el gradiente pluviométrico descienda con la longitud geográfica, sobre todo en términos de frecuencia pudiendo darse el caso de elevados registros de precipitación en la zona oriental debido a fenómenos de intensidad en situaciones de gota fría.

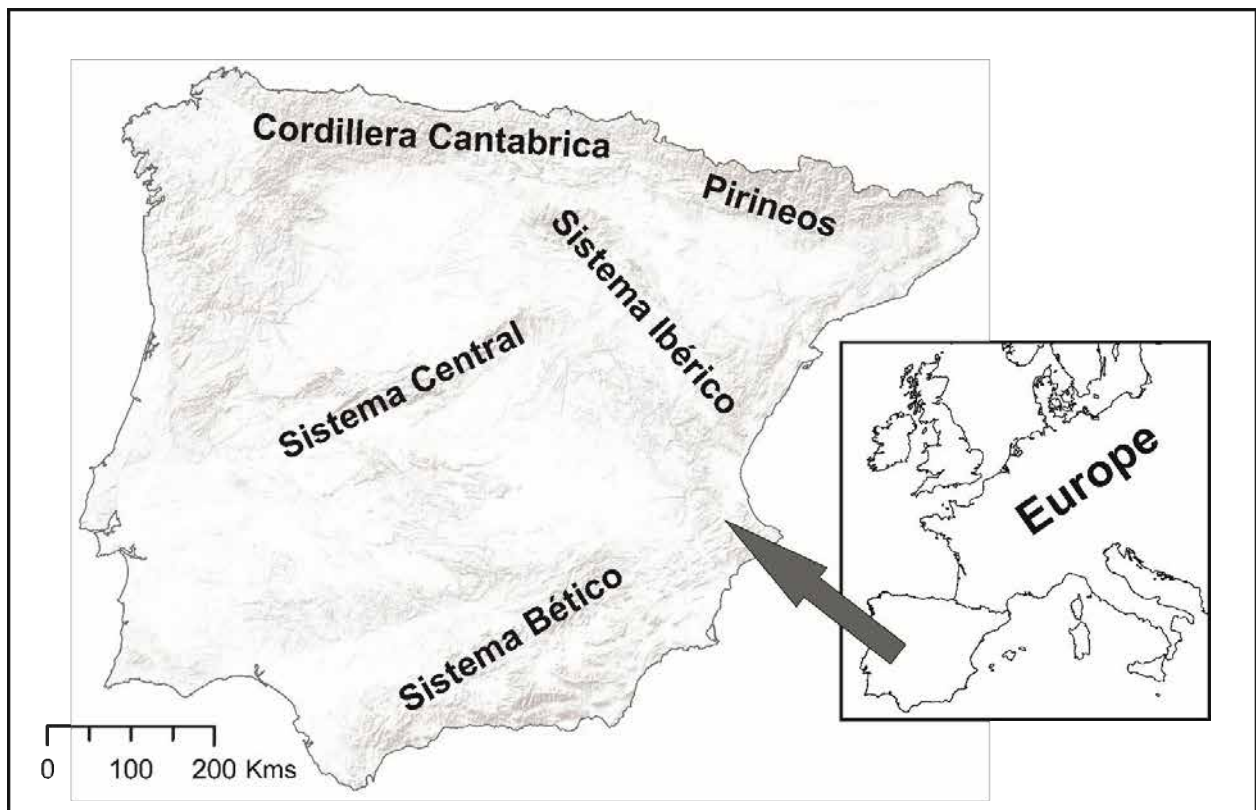


Fig. 2.1.- Situación de la Península Ibérica en el conjunto europeo con indicación de sus principales sistemas montañosos

Los principales sistemas montañosos peninsulares se encuentran aislados entre si, con depresiones interiores donde la altitud y las condiciones climáticas son bastante diferentes, por lo que provocan fenómenos de aislamiento y generan en ellas ciertas condiciones de endemidad. Por ese mismo fenómeno, la cadena montañosa de Pirineos, que le sirve de límite político con Europa, establece también una marcada delimitación con el resto del continente (Fig. 2.1). La diferencia con Francia, de unos 370 m de altitud media ya es clara. Esa disposición aislada da lugar a las distintas cuencas hidrográficas por las que vierten las precipitaciones en su camino hasta el mar. La ubicación periférica de algunos de los principales macizos montañosos (Cordillera Cantábrica, Pirineos, Sistema Bético) da lugar a cuencas hidrográficas pequeñas, donde sus cursos fluviales tienen poco recorrido y suelen marcar bastante pendiente longitudinal media dada su proximidad a las zonas de baja altitud. Es así en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica y en la sur del Sistema Bético. Por su parte, Pirineos, tiene un carácter medio al no ser tan litoral. Vierte sus aguas en el río Ebro, contribuyendo así a que este sea el más caudaloso de toda la Península. Los ríos son eficaces corredores ecológicos. Su pendiente

longitudinal progresiva y la general homogeneidad de los bosques riparios convierten sus orillas en adecuados pasillos de hábitat que facilitan la progresión de la biodiversidad a lo largo de ellas. Sin embargo, no se encuentra oficialmente reconocido este hecho y no hay ningún río declarado como tal en España. Sólo la Red Natura ha declarado como espacios naturales protegidos algunos tramos de ríos en función de la conectividad ecológica que proporcionan, (excepto el parque natural del Tajo Internacional) estableciendo la importancia de los mismos para la conservación de ciertas especies fluviales y los hábitats riparios que les son característicos (casos del 92A0, alisedas, saucedas, olmedas, choperas y 92D0, tarayales y adelfares). Sin embargo, la conectividad ecológica es una de los argumentos a los que se ha recurrido cuando se ha querido recuperar el patrimonio diluido de las vías pecuarias y ponerlo en valor actualmente. Parece claro que, dada la mayor variabilidad ecológica de sus recorridos, no es comparable al caso de las vías fluviales. El río Tajo, en ese sentido tiene una gran importancia conectiva en el contexto peninsular. Abierta su boca hacia poniente en el gran estuario Atlántico de Lisboa su valle funciona como un canal que se adentra a lo largo de más de mil kilómetros hasta llegar a la Serranía de Cuenca, una montaña con características medias con respecto a lo que es el conjunto de las demás que flanquean el curso fluvial (Sistema central, Montes de Toledo, Serra da Estrela). Tiene además la importancia de conectar las dos principales entidades políticas de la Península (España y Portugal) y de facilitar la incursión de las borrascas atlánticas a lo largo de su valle.

Las montañas españolas, son de altitud mediana, salvo las zonas de altas cumbres pirenaicas o de la Cordillera Bética que superan los 3000 m de altitud, bastante alejado de las máximas cotas del continente europeo, sobre todo después de que el monte Elbrus (5642 m) haya dejado atrás al Mont Blanc (4810 m) que clásicamente fue considerada como la cumbre más alta de Europa. Tanto unas como otras, en sus respectivos rangos de latitud permiten que en el suelo ibérico se puedan encontrar todos los pisos bioclimáticos de las regiones Eurosiberiana y Mediterránea (Rivas-Martínez, 1987). Por otra parte, el efecto Foëhn que genera la altitud con la humedad atmosférica produce una acción barrera para las precipitaciones, dando lugar a zonas de sombra pluviométrica que originan áreas esteparias o subdesérticas en las depresiones contiguas. La combinación de todos estos elementos determina por tanto un amplio espectro de posibilidades que explica el hecho de los altos índices de biodiversidad ibérica.

Todo esto fundamenta el hecho de que sea considerada como una unidad biogeográfica independiente por sí misma.

2.2.- VARIABLES EXPLICATIVAS

Se han usado un número elevado de variables, espaciales, ambientales y humanas, así como sus posibles combinaciones en la medida en que se ha previsto su posible influencia sobre la biología y distribución de las mariposas diurnas. Como variables explicativas se han considerado de tipo climático, físicas o topográficas, antrópicas (distancia a grandes ciudades, distancia a autopistas) y litológicas considerando que todas pueden tener influencia a nivel del modelado ecológico de una especie. De ese modo, se ha seleccionado un total de 92 variables: 70 climáticas, 6 topográficas, 10 litológicas, 4 de actividad humana y 2 de situación espacial. Estas variables han sido seleccionadas tanto por su accesibilidad para la escala de trabajo como por su aparente poder predictivo en relación con las especies tratadas. Se han considerado variables climáticas y topográficas porque son los principales factores determinantes de la riqueza de especies en mariposas diurnas (Stefanescu et al., 2004). Las variables litológicas son potencialmente relevantes a causa de su implicación en la composición florística del territorio dado el carácter herbívoro y a veces monofágico de las mariposas en su estado larvario. Las variables de actividad humana se han considerado importantes debido a la alta capacidad que el ser humano tiene para modificar el entorno natural (Stefanescu et al., 2004, Stefanescu et al., 2011a). Por otra parte, las variables que describen la estructuración espacial de las especies permiten inferir los posibles roles de la dinámica de la población, las capacidades de dispersión y los eventos históricos sobre las distribuciones de especies (Legendre, 1993; Real, et al., 2003; Storch, et al., 2003; Estrada, et al., 2016). La ubicación espacial también condiciona las variables climáticas (Márquez, et al., 2004), por lo que el verdadero efecto del clima debe evaluarse en el contexto de las influencias espaciales tanto en la distribución de las especies como en el clima. Con todas ellas se ha procedido a la generación de modelos matemáticos basados en probabilidad logística con los que obtener la Favorabilidad del territorio para cada especie en concreto. Las variables se han seleccionado según su potencial predictivo, la relación de las mismas y su clave nominativa se muestra en la tabla I del Apéndice I.

Las variables climáticas se han obtenido de la Agencia Española de Meteorología (AEMET) adscrita en su día al Ministerio de Medio Ambiente y con la última actualización del momento correspondiente al año 2011. La situación espacial se ha obtenido del Instituto Geográfico Nacional (I.G.N.) con datos actualizados al año 1999, las variables topográficas se obtuvieron del U.S. Geological Survey con datos de 1996. El índice de componente topográfica hidrológicamente condicionado (CTI) se obtuvo de Hydroshed, del US Geological Survey. Las litológicas del Instituto Geológico y Minero de España (I.G.M.E.) con datos actualizados al 2015.

Las variables de actividad humana se obtuvieron de los Datos de Referencia Espaciales de Andalucía (D.R.E.A.) que publica el Instituto de Estadística y Cartografía de Andalucía, con actualización correspondiente al año 2013. Algunas de ellas (densidad de población humana en el año 2000, HPd, se obtuvo del Oak National Ridge Laboratory de Estados Unidos.

No se han considerado variables de tipo alimenticio (plantas nutricias) dados los hábitos polífagos que presentan la mayoría de las especies si bien algunas son marcadamente monófagas (*Zerynthia rumina* sobre *Aristolochia*) y otras que se tuvieron siempre por tales, han resultado ser estenófagas, con un reducido espectro nutricional (*Charaxes jasius* sobre *Arbutus*, *Annona*, *Sterculia*). En un tratamiento amplio de especies como ha sido el presente, se ha optado por no incluir este aspecto, si bien podría ser objeto de una aproximación más precisa en un tratamiento específico de este reducido tipo de especies.

2.3.- ESPECIES

La base de referencia (García-Barros et al, 2004) incluye 230 especies que ha sido revisada por los autores para ajustar una lista definitiva de trabajo en base a los conflictos e indeterminaciones que se han podido resolver a lo largo de estos años desde su publicación, en cuanto a nomenclatura se refiere (García-Barros, com. pers.). Por otra parte, no se han tenido en cuenta aquellas especies que son de distribución confusa por posibles citas erróneas o, como es el caso de *Gegenes pumilio* Hoffmannsegg 1804 que no se encuentran en el medio natural de la Península Ibérica, ámbito biogeográfico de este trabajo, pero si en Islas Baleares

(España). Es por lo que finalmente la lista de trabajo resultante ha sido de 222 especies, incluyendo algunas de carácter claramente exótico claramente importadas (*Cacycerus marshalli*) y otras cuya forma de llegada a la Península Ibérica no es conocida (*Danaus plexippus*, *Vanessa virginiensis*), existiendo incertidumbre acerca de si la arribada ha podido ser consecuencia de sus hábitos migratorios. La lista de especies incluidas en este estudio se muestra en el Apéndice II. Esta cifra viene a ser un poco más de la mitad (58%) de la lista asumida para el total europeo, unas 380 especies (Higgins, 1980), de las que al menos 112 (casi el 30%) son endémicas. Las mariposas diurnas de la Península Ibérica pertenecen a la superfamilia Papilionidea e incluye las familias Hesperidae, Pieridae, Papilionidae, Nymphalidae y Lycaenidae.

La familia **Hesperiidae**, presenta en sus 29 especies ibéricas ejemplares cuyos imagos son de mediano a pequeño tamaño, de aspecto compacto con cabeza relativamente grande y escasa diferenciación de tamaño entre tórax y abdomen. Su coloración es parduzca o grisácea, de aspecto críptico en muchas de ellas al que se le llama "ajedrezado", pudiendo confundirse a primera vista con especies de lepidópteros nocturnos (polillas). Este aspecto un poco distinto ha llevado a algunos autores (Richard & Davis, 1984) a considerarlas dentro de una superfamilia independiente, superfamilia Hesperioidea. Como caracteres diferenciales marcan sus antenas dilatadas en el ápice hasta formar una clava gradual que a menudo finaliza en un gancho con bases distanciadas. Las separan por tanto de la superfamilia Papilionoidea donde se integran las demás mariposas diurnas ibéricas. Estas tienen antenas finas con abrupta clava, su cuerpo es más esbelto, cabeza proporcionalmente pequeña y no hay patrón regular de coloración, que puede ir desde tonos pardos homogéneos (*Satyrium sp.*, *M. jurtina*) hasta polícromos (*Z. rumina*, *N. polychloros*, *A. io*, *Apatura sp.*, *Melitaea sp.*, etc.)

La familia **Pieridae** se caracteriza porque sus imagos tienen el ala posterior con dos nerviaciones anales. Sus colores son de color pálido, que va del blanco (*Pieris sp.*) al amarillo intenso o parduzco (*C. crocea*). Sus larvas son de color verdoso, con velloso marcada y suelen estar vinculadas a la familia botánica de las Brassicáceas (Crucíferas), aunque otras a especies variadas como *Rhamnus sp.* y leguminosas. Veintitrés (23) taxones de esta familia forman parte de la entomofauna ibérica.

La familia **Papilionidae** es la más pequeña de todas, con 5 especies en el ámbito peninsular considerado, pese a ser una extensa familia de mariposas predominantemente tropicales (Richard & Davies, 1984). Son especies de

morfología variable, aunque dentro de ellas se puedan considerar algunas de las más polícromas y llamativas tal que *P. machaon*, *I. feisthamelli*, *Z. rumina*, *P. apollo*, todas ellas además de tamaño relativamente grande. Suele ser habitual la presencia de extensiones caudales en sus alas posteriores. En el caso de *P. machaon* estas sirven para conocerla por su nombre vulgar como "mariposa cola de golondrina". Sus larvas son lisas, raramente pilosas (gen. *Hyphonephele*) y suelen estar provistas de tubérculos dorsales carnosos o de una prominencia elevada en el 4º segmento. Presentan osmaterio, un apéndice glandular de aspecto tuberculoso y retráctil que sirve para defensa disuasoria al excretar sustancias fétidas.

La familia **Lycaenidae** se encuentra representada por 69 especies en la Península Ibérica. Se caracteriza porque sus ejemplares masculinos tienen los tarsos más o menos cortos y faltan ambas uñas o una sola (Richard & Davies, 1984). Sus imagos son de tamaño mediano o reducido, con coloración por lo general vistosa con reflejos metálicos, muchas de ellas con lúcidos tonos azules y otras de pardo claro a oscuro en la parte anterior mientras que la posterior raramente es homogénea, sino que se encuentra ornada por una sucesión punteada de manchas ocelares que sirve como principal carácter distintivo para las distintas especies. También presentan cercos de escamas blancas en el contorno de los ojos. Todas sus patas son funcionales y se emplean para andar. Frecuente dimorfismo sexual en cuanto a coloración y tamaño, hembras menos vistosas. Larvas por lo general pequeñas, poco llamativas y rechonchas, muchas con hábitos mirmecófilos, que van desde la dependencia nodriza hasta la depredación de huevos y larvas.

La familia **Nymphalidae** es la que predomina entre las mariposas y una de las mayores de todos los Lepidoptera, con unas 5000 especies descritas. También es la más extensa entre las mariposas ibéricas, con 96 especies. En sus imagos, las patas anteriores, en ambos sexos son de reducido tamaño, usualmente plegadas sobre el tórax y funcionalmente impotentes, no sirven para el desplazamiento (Richard & Davies, 1984). Su morfología es variada, tanto de tamaño como de cromatismo, a veces con ciertos patrones según los grupos (caso de los tonos pardo oscuros en los Satyrinae) pero otras veces muy variados, sobre todo en el grupo Nymphalinae que es el más extenso de todos y que presenta morfologías tan variadas como las que hay desde las cripticas *Hyphonephele* hasta las vistosas *Apatura*, *Araschnia*, *Melitaea* o *Charaxes*. Entre ellas se encuentran también mariposas muy viajeras, unas de origen exótico, como el género *Danaus*, cuyo hábito migrador no ha sido comprobado aún en la Península Ibérica y otras como las del género *Vanessa*. V.

atalanta (almirante rojo) tiene una migración de media longitud moviéndose entre el sur de la Península Ibérica y el centro de Europa a lo largo del año para pasar el verano en el norte y el invierno en el sur. Por su parte, *V. cardui* (mariposa de los cardos o painted lady) está considerada como la mariposa de mayor capacidad viajera al haberse comprobado sus movimientos anuales desde el Sahel africano, hasta Escandinavia (Talavera & Vila, 2016). Quién suscribe estas líneas pudo comprobar los hábitos gregarios de la especie al modo en que lo hace *D. plexippus* sobre árboles en el desierto iraní (Kharanaq) durante la primavera del año 2019, posiblemente como previo a uno de estos movimientos desde una zona que pudiera servir igualmente como zona refugio para la especie en un extremo alejado de la ruta africana, pero de características similares. Algo que está por comprobar dada la ausencia de referencias bibliográficas al respecto.

Con excepción de algunos miembros de la familia Pieridae (*Pieris sp.*), pese a la alimentación fitófaga de la práctica totalidad de las mariposas diurnas durante su fase larvaria, resultan inocuas para los intereses de las prácticas agrícolas o ganaderas por parte humana. Más bien al contrario, estas actividades antrópicas alteran el medio con distinta intensidad y si bien se han establecido ya ciertas relaciones adaptativas (prados de montaña, herbazales ruderales, jardinería, selvicultura), las modificaciones bruscas y la introducción de la química de síntesis en las actividades humanas está influyendo mucho en la pérdida de biodiversidad. El caso de las mariposas no es ajeno a ello (Dover et al., 2011).

Los datos de presencia-ausencia para las 222 especies peninsulares se obtuvieron a partir de la base de datos original usada para el Atlas de distribución de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e Islas Baleares (García-Barros et al., 2004) actualizada por los autores.

2.4.- MODELACIÓN

2.4.1.- Lógica Difusa

Aristóteles, a quién se atribuyen muchos estudios y nociones primarias acerca de la Naturaleza (Física) y lo trascendente (Metafísica) fue también el principal conformador de lo que ha sido el pensamiento occidental a través de su estudio

del logos (el razonamiento). La Lógica Clásica o aristotélica es una proyección de su Metafísica al Pensamiento. En función de ella, las cosas han dejado poco espacio para lo relativo, lo parcial, lo gradualmente posible, puesto que entre el Ser y el no Ser (Nada) no establecía otra diferenciación y así el razonamiento de occidente se ha mantenido durante algo más de dos milenios confeccionando silogismos bipolares que saltaban de lo verdadero a lo falso y viceversa. En cuestiones de ciencia, este tipo de planteamientos han servido, por ejemplo, para la elaboración de las dicotomías en la identificación de especies, para el estudio de la probabilidad o más modernamente para las bifurcaciones digitales de la tecnología electrónica mediante su expresión numeral a través de las cifras 0 y 1. El razonamiento verbal clásico se trasladó como pensamiento matemático al fundamento de los automatismos y el procesado electrónico.

A mediados de los años 60, esa década prodigiosa de revoluciones musicales, culturales y sociales, la Lógica Clásica es asaltada por la Lógica Difusa o Borrosa (*Fuzzy Logic*), establecida por el ingeniero iraní Lotfi Zadeh, de la Universidad de Berkeley (California). Su base consiste en evitar el carácter discreto de los silogismos para conferirles una maleabilidad que no resulta posible bajo la definición rígida del 0 y el 1, del verdadero o falso. Vino a ser como introducir la función continua en el seno de la vieja Matemática Discreta o colocar el standby entre el on y el off de un interruptor.

Su necesidad viene derivada del intento de aplicar el pensamiento humano a la automatización de mecanismos y así la bipolaridad entre el todo y la nada es rellenada con un gradiente que da cabida a lo relativo, dentro de lo posible. *"La Lógica Difusa proporciona un mecanismo de inferencia que permite simular los procedimientos de razonamiento humano en sistemas basados en el conocimiento. La teoría de la Lógica Difusa proporciona un marco matemático que permite modelar la incertidumbre de los procesos cognitivos humanos de forma que pueda ser tratable por un computador."* (González Morcillo, 2011). *"El ser humano posee grandes habilidades para comunicar su experiencia empleando reglas lingüísticas vagas. La lógica convencional no es adecuada para procesar este tipo de reglas. Queda claro que el conocimiento experto presenta, a menudo, características de vaguedad e imprecisión, debido a tres razones principales:*

1. **Pereza:** *Obtener una lista completa de todas las variables que intervienen en el dominio del problema puede ser demasiado trabajo. Además, como el mundo real*

es no determinista, hay veces que no es posible establecer completamente todas las variables del entorno.

2.- **Ignorancia Teórica:** En la que no existe una lista completa de factores a tener en cuenta para el dominio del problema.

3.- **Ignorancia Práctica:** Incluso conociendo todas las variables, puede ser difícil obtener todas las variables, puede ser difícil obtener datos concretos asociados para su estudio. Además, esta información puede estar incompleta, e incluso ser errónea.

Esta incertidumbre en el modelado de conocimiento experto existe en multitud de disciplinas. Básicamente, la Lógica Difusa es una lógica multivaluada que permite representar matemáticamente la incertidumbre y la vaguedad, proporcionando herramientas formales para su tratamiento.... La lógica difusa permite trabajar atendiendo a criterios de significado y no de precisión" (González Morcillo, 2011)

Los conceptos empleados en Lógica Difusa y Probabilidad están relacionados, pero son totalmente diferentes. La Probabilidad representa información sobre frecuencia de ocurrencias (prevalencia) relativas a un suceso determinado sobre el total de sucesos posibles (Canavos, 1995). Por su parte, el grado de pertenencia difuso representa las similitudes de un suceso con respecto a otro en tanto que las propiedades de los mismos no están definidas de forma precisa. Los conceptos pueden adquirir un grado cualquiera de veracidad dentro de un conjunto de valores que oscilan entre dos extremos, la verdad absoluta y la falsedad total. En base a esta imprecisión o falta de definición se le dio este nombre de Difusa o Borrosa. Por tanto, la Lógica Difusa permite tratar información imprecisa, en conjuntos difusos que se combinan en reglas para definir acciones.

Aunque la Lógica Difusa es conocida con este nombre desde que Zadeh la nominó así, la idea que le subyace y sus orígenes se remontan al menos hasta 2.500 años atrás. Platón ya trabajó con grados de pertenencia y el mismísimo Aristóteles consideró que había ciertos grados de veracidad y falsedad. La Lógica Clásica y la teoría clásica de conjuntos pueden ser considerados como una particularización de la Lógica Difusa y los conjuntos borrosos. El 1 y el 0 (estar o no estar) son valores particulares (extremos) de un conjunto difuso.

La Lógica Difusa se ajusta también mucho mejor a la matemática moderna de funciones continuas que la clásica, basada en la discretización de sus valores. Conceptos como bien, mal, regular, no confieren un valor absoluto, sino que pueden

quedar dentro de determinado rango de límites o márgenes, que a su vez pueden ser variables en función de según qué circunstancias. De esta forma se permite aplicar la matemática al carácter cualitativo del lenguaje humano. Del mismo modo las aproximaciones que se dan en la Naturaleza salvaje, gradientes, pueden encontrar una mejor base para la adecuación a su representación y modulación a través de la Matemática.

2.4.2.- **Favorabilidad**

El concepto de favorabilidad es un término relativo y por ello difuso, tanto en cuanto permite una gradación. Ya Laplace en su tiempo estableció el término "caso favorable" al establecer su Teoría de la Probabilidad si bien desde otro punto de vista significativo. En su caso, la favorabilidad se aplica a la materialización real de un evento dentro del abanico de posibilidades que tiene de suceder. Desde el punto de vista considerado en este trabajo, el sentido de la favorabilidad sigue la línea de que los factores o circunstancias que condicionan una situación posibilitem en mayor o menor grado su concreción. Este concepto encuentra una gran aplicación en Biogeografía y enriquece enormemente la metodología habitual de trabajo, basada tradicionalmente en la confección de mapas sustentados en relaciones de presencia-ausencia para las especies a estudiar. Entre otras cuestiones, explica el porqué de la distribución de las especies en el territorio y ayuda enormemente a racionalizar el trabajo y dirigir los esfuerzos de prospección o gestión. De este modo, la existencia de una especie en un territorio puede ser explicada en base a determinadas cuestiones, parámetros o variables que son las que conforman el patrón más o menos gradual de su distribución en el territorio y que por eso se le conoce como el nombre de "modelo". En definitiva, no deja de ser una pauta de relación y analizar consecuentemente la misma nos lleva a comprender la adecuación de una presencia o ausencia en un determinado lugar con su estabilidad en un territorio establecido para la especie que se trate. Este tipo de cuestiones está resultando de gran utilidad tanto en la precisión de planes de reintroducción de especies como en la adecuación de las planificaciones y políticas de protección de territorios (*Gap analysis*).

En este caso concreto el grupo filogenético elegido para su análisis es el de los lepidópteros diurnos (*Ropalocera*). Las mariposas, dependen en gran medida de las

condiciones climáticas y de sus plantas nutricias. Por su extrema sensibilidad (algo connatural a los insectos), su período vital complejo y capacidad para el vuelo, se pueden considerar como unos magníficos bioindicadores (Romo et al., 2014a). Durante su fase larvaria pasan su vida de forma más o menos sedentaria, siéndoles casi imposible acometer grandes desplazamientos. Por ello los progenitores han de seleccionar cuidadosamente los lugares de puesta y prever en cierta medida la prosperidad de sus estadios juveniles tras la eclosión. Los imagos, sin embargo, pueden llegar a recorrer grandes distancias (*D. plexippus*, *V. cardui*, *V. atalanta*) por lo que son capaces de evitar perturbaciones o desplazarse de una zona si detectan cambios y síntomas de hostilidad ambiental en el territorio.

Por otra parte, el análisis desde el punto de vista de la favorabilidad de los territorios resulta muy adecuado para su aplicación a cuestiones de cambio, que están en primera línea hoy en día y entran dentro de los planes de acción prioritaria en las políticas ambientales de los países más industrializados. Relacionar los elementos bióticos de un territorio con las variables ambientales es convertir a aquellos en indicadores de estas, y viceversa. Si se conoce la influencia de la variabilidad ambiental sobre una especie en un territorio, se facilita la capacidad de predecir la evolución futura de su presencia o ausencia en el mismo. Los cambios ambientales no tienen por qué implicar la extinción de una especie, pero sí provocan desplazamientos en las mismas, generando a fin de cuentas efectos locales de pérdida que pueden acarrear consecuencias ecológicas y/o económicas de mayor o menor relevancia. En definitiva, son perturbaciones ecológicas frente a las cuales se genera respuesta de adecuación a la nueva situación.

El procesado matemático de la Función de Favorabilidad ambiental (Real, et al., 2006) se lleva a cabo a partir de la regresión logística, que es una de las funciones más utilizadas en el análisis estadístico de grandes series de datos en aras de establecer la correlación mutua existente entre ellos o la ausencia de la misma. Existen otros modos de aproximación al carácter difuso de la Función de Favorabilidad, como son los árboles de regresión múltiple, pero en los trabajos llevados a cabo, es la regresión logística la que ofrece mejores valores de aproximación a la realidad ecológica de la misma (Real, com. pers.).

Aproximación teórica (Real et al., 2006)

El modelo de regresión logística tiene la expresión matemática

$$P = \frac{e^y}{1+e^y} \quad (1)$$

donde P es la probabilidad de que ocurra un evento, e es la base del logaritmo natural o neperiano e y es una ecuación lineal de la forma

$$y = \alpha + \beta_1x_1 + \beta_2x_2 + \beta_3x_3 + \dots + \beta_nx_n \quad (2)$$

donde α es una constante y $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \dots, \beta_n$ son los coeficientes de las n variables predictivas x_1, x_2, \dots, x_n . Esta ecuación lineal es el logit o log de la probabilidad

$$y = \ln\left(\frac{P}{1-P}\right) \quad (3)$$

en el modelo logístico inductivo, la ecuación (3) es el logaritmo natural de la probabilidad de que ocurra un suceso dividida por la probabilidad de que no ocurra.

Las probabilidades inferidas usando la regresión logística están compuestas de dos elementos: la probabilidad aleatoria de la presencia, que es dada por la proporción de presencias dentro de la serie de datos y la modificación de esta probabilidad causada por los valores de las variables predictivas. El uso deductivo de la regresión logística en modelación trata principalmente con este segundo elemento, como su objetivo es a menudo deducir la probabilidad de presencia fuera de la muestra de población (p.e. en una parte no muestreada del territorio o en una escala de resolución más fina) sólo en relación con los valores de las variables predictivas, sin asumir ninguna proporción de presencias de antemano. Se podría por tanto eliminar el primer componente de la ecuación, lo que puede lograrse restando de la ecuación (2) el valor de y que corresponde a la expectativa aleatoria de presencias (p.e. para la prevalencia específica en el territorio estudiado). Este valor es, de acuerdo con (3) $\ln(\text{Pr}/1 - \text{Pr})$, donde Pr es la razón de presencia (número de presencias dividido por el número de casos) en la muestra, lo que también puede ser escrito como $\ln(n_1/n_0)$ donde n_1 es el número de presencias y n_0 el de ausencias.

El valor resultante de la nueva función logística es una medida de la favorabilidad ambiental para las especies, ya que indica cómo las probabilidades de presencia difieren respecto de las esperadas aleatoriamente.

La estimación de α en la ecuación (2) difiere de la de los coeficientes β en que incluye el término $\ln(n_1/n_0)$, que es independiente de las variables predictivas (Hosmer y Lemeshow 1989, p. 19). Esta es la máxima probabilidad estimada de α para un modelo sin variables predictivas incluido en la ecuación (2) o sin efectos covariables ($\beta_i = 0$; para todo i). De este modo, α puede ser expresada como $\alpha_0 + \alpha_1$, donde $\alpha_0 = \ln(n_1/n_0)$ y α_1 es estimada iterativamente de acuerdo con valores de las variables predictivas. Por lo tanto, la ecuación (4) se puede escribir como

$$y = \ln\left(\frac{n_1}{n_0}\right) + \alpha_1 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \dots + \beta_n x_n \quad (4)$$

donde $\ln(n_1/n_0)$ es constante mediante el procedimiento de estimación iterativa, y α_1 y β_1 son los coeficientes estimados iterativamente. Cuando la regresión logística es usada sobre muestras con diferentes ratios de presencia/ausencia, la diferencia entre sus términos α es debida principalmente a α_0 . El término $\ln(n_1/n_0)$ vincula la ecuación (4) con la muestra analizada tal que las probabilidades obtenidas son sólo aplicables a la misma muestra a partir de la cual se hizo la inferencia inductiva. Un modelo de favorabilidad no debe estar condicionado por la ratio presencia/ausencia en la muestra, por lo que α_0 debe eliminarse a posteriori, por ejemplo, tras el procedimiento de regresión, de forma que la expresión de la ecuación lineal (5) quedaría como

$$y' = \alpha_1 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \dots + \beta_n x_n = y - \ln\left(\frac{n_1}{n_0}\right) \quad (5)$$

que será el logit del modelo de favorabilidad.

A partir de las ecuaciones (1), (3) y (5), se puede obtener la expresión matemática de la Función de Favorabilidad a partir de los valores de probabilidad de la regresión logística

$$F = \frac{e^{y'}}{1+e^{y'}} = \frac{e^{(\ln\frac{P}{1-P} - \ln\frac{n_1}{n_0})}}{1+e^{(\ln\frac{P}{1-P} - \ln\frac{n_1}{n_0})}} = 1 - \frac{1}{1+e^{(\ln\frac{P}{1-P} - \ln\frac{n_1}{n_0})}}$$

o de otra

$$F = \frac{\frac{P}{(1-P)}}{\frac{n_1 + \frac{P}{(1-P)}}{n_0 + \frac{P}{(1-P)}}} = \frac{e^y}{\frac{n_1 + e^y}{n_0 + e^y}}$$

De este modo, cuando el número de presencias iguala al número de ausencias, $F = P$; si el número de presencias es inferior al de ausencias, $F > P$; y si, por el contrario, son las presencias mayores que las ausencias, $F < P$. El umbral ambiental $F = 0.5$ corresponde con la prevalencia de especie promediada sobre la muestra completa, p. ej, la cantidad "esperada" bajo igual favorabilidad en cualquier punto. Este procedimiento resulta equivalente a la asignación del valor $F = 0.5$ a las condiciones ambientales con las que P es igual a la proporción de presencias en la muestra estudiada. De este modo, el valor de 0.5 siempre corresponderá al mismo umbral ambiental cualquiera que sea la proporción de presencias en la muestra.

2.4.3. Modelos de favorabilidad ambiental

Se han generado los modelos de cada una de las especies para obtener su distribución en base a la favorabilidad del territorio y las variables ambientales y usos humanos que las condicionan. La modelación se ha realizado utilizando como unidades geográficas las cuadrículas UTM 10x10 km² de la Península Ibérica. Los valores medios de las variables para cada una de las cuadrículas UTM se incorporaron, junto con los datos de presencia/ausencia de cada especie, a una base de datos.

Los procedimientos estadísticos necesarios para llevar a cabo la modelación se han realizado usando el programa de software libre R (R Core Team 2012). Para obtener las probabilidades de presencia de las especies, se aplicó una regresión logística múltiple por pasos hacia adelante condicional de la presencia/ausencia sobre las variables ambientales cuya influencia sobre la distribución de las especies queremos conocer. De las variables ambientales disponibles, se seleccionaron únicamente aquellas que resultaron significativas bajo una tasa de descubrimiento falso de $q < 0.05$, evitando el incremento del error tipo I provocado como consecuencia del elevado número de variables utilizadas en los análisis.

A partir de ahí se utilizó la Función de Favorabilidad (Real et al., 2006) que ha permitido obtener un valor de favorabilidad eco-geográfica para cada cuadrícula y

para cada especie, a partir de las probabilidades de presencia generadas anteriormente con la regresión logística y la prevalencia de cada especie en el área analizada. Debido a las propiedades de esta función, los valores de favorabilidad obtenidos son independientes de la relación inicial de presencias y ausencias, por lo que reflejan exclusivamente la influencia del ambiente sobre las especies.

Como Sistema de Información Geográfica, se ha optado por la utilización del también programa de software libre Quantum GIS (Qgis). Se han elaborado mapas en los que se representan las clases de favorabilidad de cada cuadrícula UTM para cada una de las especies. Las variables que resultaron significativas, se agruparon en factores climático, espacial, humano, topográfico o de suelo. A partir de la distribución actual de las especies y de la función que la explica, se han usado para hacer manejable la teoría de Fuentes y Sumideros (Pulliam, 1998) aplicable a la regulación de poblaciones.

Además, con estos modelos se puede realizar un análisis de huecos (*Gap analysis*) en la cobertura de la biodiversidad respecto a redes de espacios protegidos, como la red Natura 2000 actualmente trazada en Andalucía, para comprobar si estas cubrirán las zonas más apropiadas para la conservación de las especies de mariposas en el futuro.

CAPÍTULO 3

MODELOS Y EVALUACIÓN

En este capítulo se basa el artículo:

Pulido-Pastor, A., Márquez, A.L., García-Barros, E. y Real (2018) *Identification of potential source and sink areas for butterflies on the Iberian Peninsula. Insect Conservation and Diversity*, 11: 479–492

CAPÍTULO 3.- MODELOS Y EVALUACIÓN.

Un modelo, en el ámbito científico, es la expresión en lenguaje matemático de la tendencia o patrón de comportamiento a lo largo del tiempo de un fenómeno físico o de alguno de los aspectos que rigen el desarrollo de un organismo biológico en base a parámetros variables. Estos son conocidos a partir de una base de datos estadística, con la intención de describir su funcionamiento (modelos explicativos) o inferir su posible proyección futura (modelos predictivos).

En el ámbito de este estudio la modelación ha tenido como objetivo establecer la relación entre una serie de variables independientes de carácter físico (geográficas, climatológicas, geológicas) y humano con la distribución territorial de las mariposas diurnas presentes en la Península Ibérica. El desarrollo ha sido enfocado desde el punto de vista de la Lógica Difusa habiéndose elegido para ello como variable dependiente la Función de Favorabilidad (Real et al., 2006).

3.1.- MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Tal como se ha planteado en capítulos anteriores, y en base a la convicción de que la aproximación a la realidad biogeográfica desde una óptica difusa puede favorecer la investigación y el estudio de una forma práctica y predictiva distinta y posiblemente más adecuada que los métodos tradicionalmente utilizados para ello, se ha procedido a la construcción de un modelo para cada especie de mariposa aplicando la siguiente Función de Favorabilidad (Real et al., 2006; Acevedo & Real, 2012):

$$F = \frac{\frac{P}{1-P}}{\left(\frac{n_1}{n_0} + \frac{P}{1-P}\right)}$$

donde F es la favorabilidad ambiental, P es la probabilidad de ocurrencia, obtenida mediante regresión logística, y n_1 y n_0 son el número de presencias y ausencias de la especie en el conjunto de datos, respectivamente. La Función de Favorabilidad refleja el grado (entre 0 y 1) al cual los valores de probabilidad locales difieren de los

esperados según la prevalencia de la especie, donde $F = 0.5$ corresponde a un valor de probabilidad local igual a la prevalencia de la especie en la Península Ibérica. La probabilidad depende tanto de la respuesta de la especie a las variables predictoras como de la prevalencia general de la especie (Cramer, 1999), mientras que los valores de favorabilidad solo reflejan la respuesta de la especie a aquellas variables (Real et al., 2006; Acevedo & Real, 2012). En otras palabras, la probabilidad de aparición de una especie en un lugar se ve afectada tanto por la prevalencia general de la especie como por el grado en que las condiciones locales favorecen la aparición de la especie. La favorabilidad es solo esta segunda parte. Una alta probabilidad de presencia podría corresponder a una baja favorabilidad si la prevalencia es aún mayor. Una ubicación es favorable solo si la probabilidad en esa ubicación es mayor que la prevalencia de la especie.

Los modelos se han construido sobre la presencia/ausencia de la especie en cuadrículas UTM de $10 \times 10 \text{ km}^2$ de la Península Ibérica y en base a las variables predictoras (Capítulo 2.2). El número de variables, especialmente entre las climáticas fue grande y muchas de ellas han mostrado altos valores de correlación entre sí. En este caso, la colinealidad es solo una preocupación en términos de redundancia de variables, porque los modelos se aplicaron para describir las cualidades de los datos observados y, en consecuencia, se mantuvo constante (Dormann et al., 2013). Se ha realizado una selección de variables en tres pasos. En primer lugar, para cada modelo se ha controlado el aumento en el error de tipo I debido al número de variables consideradas al evaluar la tasa de descubrimiento falso, FDR (Benjamini & Hochberg, 1995), aceptando las variables que fueron significativas en una regresión logística univariante bajo un FDR de $q < 0.05$. En segundo lugar, se ha realizado una regresión logística múltiple paso a paso hacia adelante y hacia atrás sobre las variables que se conservaron en la prueba FDR, para producir modelos cada vez más complejos e informativos, utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar el modelo que mejor equilibre la información y la parsimonia. Se evita así la inclusión de variables redundantes (Akaike, 1974). Sin embargo, a veces algunos coeficientes para variables retenidas en estos modelos no son significativos de acuerdo con los valores de z debido a la multicolinealidad con las otras variables retenidas (por ejemplo, Crawley, 2007, p.442, Barbosa & Real, 2010, 2012). En consecuencia, se ha utilizado la función ModelTrim del paquete R FuzzySim (Barbosa, 2015; Barbosa, 2016) para eliminar variables automáticamente hasta que

todos los coeficientes restantes para las variables fueron significativos, lo que arrojó el modelo final.

A cada modelo le ha sido evaluado su poder de clasificación mediante el cálculo de su tasa de clasificación correcta (CCR), sensibilidad, especificidad (Fielding & Bell, 1997), tasa de infrapredicción (UPR), tasa de sobrepredicción (OPR) (Barbosa et al., 2013) y su kappa de Cohen (Cohen, 1960), utilizando el valor de Favorabilidad de $F = 0.5$ como umbral de clasificación. La capacidad de discriminación de los modelos se evaluó utilizando el área bajo la curva de la Característica Operativa del Receptor (AUC, del inglés Area Under the Curve) (Lobo et al., 2008), que se calcula a lo largo de todos los umbrales de favorabilidad posibles. La calibración del modelo se evaluó usando el índice de calibración de Hosmer & Lemeshow (HL) usando 10 intervalos de probabilidad (Hosmer & Lemeshow, 2000).

Todos los análisis se realizaron con el programa estadístico de software libre R, versión 2.15.2 (R Core Team 2012) con los paquetes FuzzySim (Barbosa, 2015, Barbosa, 2016) y ModEvA (Barbosa et al., 2015). Específicamente, usamos las funciones, multGLM, modelTrim y StepByStep de fuzzySim, y multModEv de modEvA.

3.2.- RESULTADOS

3.2.1. Modelos de favorabilidad ambiental

Se ha obtenido un modelo significativo de favorabilidad ambiental para cada especie de mariposa. Todas las variables predictivas se seleccionaron para al menos uno de los modelos de favorabilidad. Han resultado un promedio de 21 variables predictivas por modelo. De todas, las que se repiten con mayor frecuencia son las siguientes: Rango de altitud (AR), Evapotranspiración media anual real (AET), días con precipitación > 0.1 mm en primavera (DP01Spr), Longitud (LONG), Latitud (LAT), densidad de población humana (HPd) con porcentajes que oscilan entre el 45 y el 75 %. En consecuencia, los factores más representados en los modelos de favorabilidad son la topografía, el clima, el espacio y la actividad humana (Véase tabla II del Apéndice I). La relación de AR con la distribución de la especie fue

siempre positiva (100% de los casos), lo que indica que los valores más altos de AR fueron más favorables para todas las especies que incluyeron esta variable en el modelo. Las relaciones con las distribuciones también fueron en su mayoría positivas para AET (98% de los casos), DP01Spr (98%) y HPd (99%).

La litología ha sido el factor menos representado en los modelos de favorabilidad, siendo la presencia de roca calcárea (Calc) y de roca silíceo (Sil) las variables que se han seleccionado en más de un 25% de los modelos (Véase tabla II del Apéndice I).

Los modelos matemáticos de favorabilidad para cada mariposa se presentan en el Apéndice III y los modelos cartográficos correspondientes en el Apéndice IV, donde las figuras de la letra (a) corresponden con el mapa de favorabilidad de cada una de las 222 especies consideradas. A nivel gráfico, sobre la base cartográfica se ha representado la distribución territorial de la favorabilidad ambiental agrupada en tres intervalos: $F \geq 0.8$; $0.8 < F < 0.2$; $F \leq 0.2$. Para hacer más fácil su reproducción gráfica, se ha empleado para la representación una escala de grises, de menor a mayor tono a medida que aumentan los valores de favorabilidad.

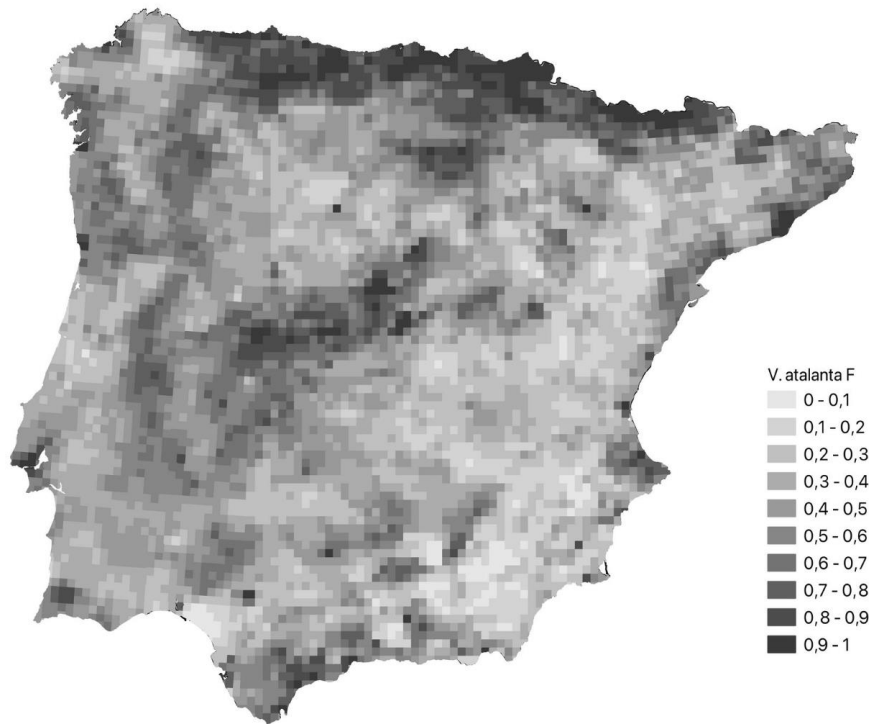


Fig. 3.1.- Mapa de favorabilidad ambiental de *Vanessa atalanta*. La escala de grises representa diez niveles

porcentuales graduados entre 0 y 1.

Como ejemplo representativo de los 222 modelos de favorabilidad obtenidos para las mariposas se destacan los de una especie generalista, *V. atalanta* (Fig. 3.1), una especie estenófaga, *C. jasius* (Fig. 3.2) y una especie de área restringida y monófaga, *T. theophrastus* (Fig.3.3).

V. atalanta, una especie generalista, con hábitos migratorios entre el sur y el centro europeo. En su espectro de plantas nutricias destaca la particularidad de incluir especies ruderales como los cardos y las ortigas, que son muy comunes, dándole posibilidad de no encontrar dificultades nutricias en muchas zonas. Las 29 variables que incluidas en su modelo de favorabilidad se muestran en la tabla 3.1.

Tabla 3.1- Variables ambientales incluidas en el modelo de Favorabilidad ambiental de *Vanessa atalanta* con sus coeficientes, errores estándar (EE), valores del estadístico Z. El código de las variables como en la tabla I del Apéndice I.

Variable	Coefficiente	EE	Z
Cte	-1.967	2.370	-0.830
PSpr	0.013	0.002	8.000
HPd	0.0012	0.000	6.424
AR	0.0018	0.000	11.119
AET	0.0023	0.000	6.231
PWin	-0.0065	0.001	-4.711
Sil	0.548	0.092	5.962
Dhi	-0.015	0.003	-5.830
DP01Win	0.130	0.026	5.097
TJul	-2.120	0.607	-3.494
SIDWin	-3.364	0.600	-5.604
SIDAut	8.904	1.313	6.782
TNAut	0.331	0.149	2.220
SISAut	-9.334	1.361	-6.864
TSpr	-1.458	0.231	-6.319
TAnn	1.549	0.363	4.269
DTn0Aut	0.095	0.016	5.810
DP01Aut	-0.133	0.031	-4.340
Gyp	-0.494	0.199	-2.491
TxJul	1.626	0.497	3.272
DTx25Aut	-0.033	0.010	-3.148
PGrav	0.502	0.208	2.411
U100	-0.0029	0.001	-2.196
DP10Win	-0.131	0.033	-3.933
SISSpr	1.173	0.459	2.556
Clay	0.162	0.078	2.091

TSum	2.192	0.689	3.183
TxSum	-1.575	0.565	-2.790
DP30Win	0.137	0.068	2.022
DTn0Sum	0.452	0.203	2.222

Las primeras variables que entran en el modelo describen el patrón general de favorabilidad y se corresponden tanto con el clima [precipitación en primavera (PSpr), evapotranspiración real (AET), precipitación en invierno (PWin)], como con la actividad humana [densidad de población (HPd), distancia a autopistas (Dhi)], la topografía [rango de altitud (AR)] y la litología [presencia de roca silíceo (Sil)]. En este caso la variable con más peso en el modelo sería AR que presenta el valor absoluto del estadístico Z más alto (Tabla 1). La precipitación de primavera (PSpr) y la precipitación en invierno (PWin) es posible que estén relacionadas con el interés de *V. atalanta* por las especies ruderales y nitrófilas como plantas nutricias y el desarrollo de estas en lugares de humedad durante el invierno y la primavera en la mayor parte del territorio considerado que tiene clima mediterráneo. Por otra parte, la presencia de esta mariposa es más abundante en la parte silíceo de la Península Ibérica que en la parte caliza. El resto de variables del modelo perfilan el patrón general que describen las variables indicadas anteriormente.



Fig. 3.2.- Mapa de Favorabilidad ambiental de *Charaxes jasio*. La escala de grises representa diez niveles

graduados porcentualmente entre 0 y 1.

C. jasius, por su parte, es una especie estenófaga, clásicamente vinculada al madroño (*Arbutus unedo* L.) si bien parece que, dada su reminiscencia tropical ello pudiera ser una particularidad derivada de la era Terciaria. Descubrir su afinidad también por la hoja del chirimoyo (*Annona cherimola* Mill.) (Muñoz Sarios, 2003) o del árbol botella (*Brachychiton populneus* Schott & Endl.) (Monasterio com. pers.) lleva a pensar que puede tener tendencia a especies de flora tropical o macaronésica. En base a ello, no es fácil determinar si este hecho influye en su distribución preferente por zonas de temperaturas suaves o es una simple consecuencia de la reducida cohorte de plantas con las que se alimenta, propias de climatología suave. Las 22 variables incluidas en el modelo de favorabilidad de *C. jasius* se muestran en la tabla 3.2.

Tabla 3.2.- Variables ambientales incluidas en el modelo de Favorabilidad ambiental de *Charaxes jasius* con sus coeficientes, errores estándar (EE), valores del estadístico Z. El código de las variables como en la tabla I del Apéndice I.

Variable	Coficiente	EE	Z
Cte.	4.631	6.367	0.727
AET	0.0031	0.00057	5.460
LONG	0.779	0.074	10.483
DP30Win	0.240	0.103	2.331
SIL	0.381	0.169	2.260
HPd	0.000803	0.00013	6.324
A	-0.0058	0.00058	-10.014
AR	0.0017	0.00046	3.581
DP1Sum	-0.262	0.058	-4.505
SIDWin	0.000023	4.300	-0.182
SIDAut	-0.168	2.130	-7.911
SID	0.515	4.580	11.238
SISWin	0.302	5.055	5.973
SIS	-0.489	5.930	-8.232
PAut	-0.024	0.0047	-5.130
U500	0.0039	0.0012	3.162
SIDSpr	-0.222	2.850	-7.812
SISSpr	0.256	3.790	6.746
Slop	0.160	0.057	2.833
PAnn	0.0085	0.0016	5.285
DP01Win	0.058	0.026	2.254
DTn0Win	0.036	0.0086	4.149
TxAnn	-0.314	0.076	-4.154

Para *C. jasius* las variables que describen el patrón de favorabilidad más general se corresponden con el clima [evapotranspiración real, (AET), días con precipitación

de más de 30mm en invierno (DP30Win)], con el factor espacial [longitud (LONG)], con la litología [presencias de rocas silíceas (SIL)], con la actividad humana [densidad de población (HPd)] y con la topografía [altitud(A)] y rango de elevación (AR). En este caso la variable con más peso en el modelo no es de las que describen el patrón general sino de las que lo perfilan, la radiación solar directa (SID), que presenta el mayor valor del estadístico Z (tabla 3.2).

Las variables que más influyen principalmente son la evapotranspiración media y la longitud geográfica, esta con signo positivo, que la llevaría hacia preferencias atlánticas en lugar de mediterráneas. Puede que en ello tenga que ver una cuestión litológica dado que la zona de influencia atlántica es más silíceas que la mediterránea y en ella es mucho más abundante la presencia del madroño por una cuestión edáfica relativa a calidad y humedad de suelo.

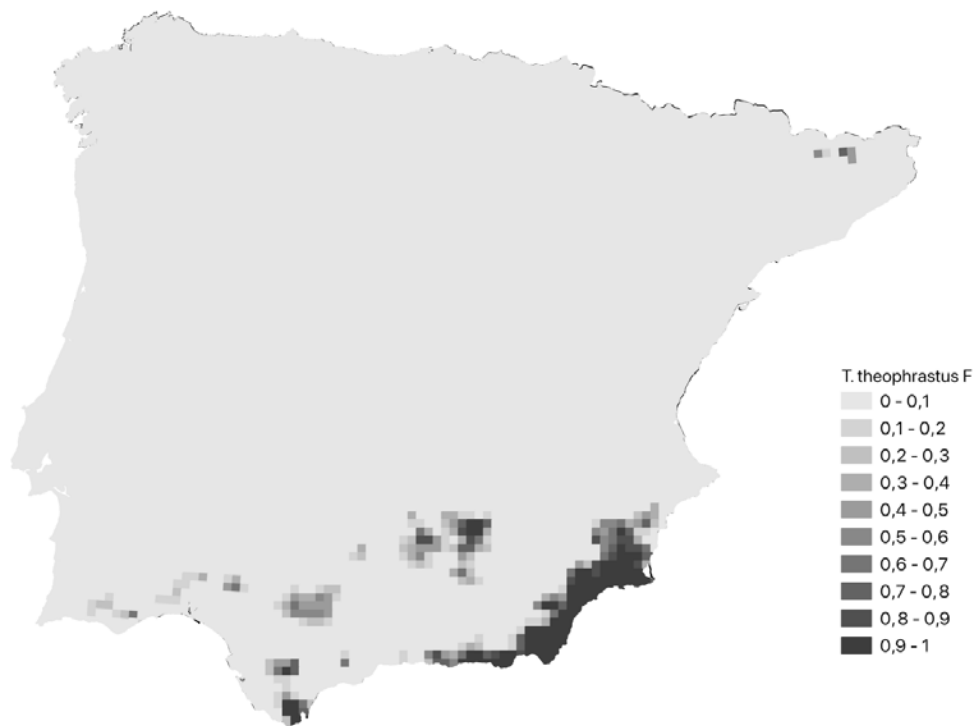


Fig. 3.3.- Mapa de Favorabilidad ambiental de *Tarucus theophrastus*. La escala de grises representa diez niveles de Favorabilidad graduados en porcentaje de 0 a 1.

Para el caso de *T. theophrastus*, nos encontramos con que se trata de una especie reducida al sureste ibérico. Inicialmente debido a que se trata de una especie monófaga vinculada al azufaifo (*Ziziphus lotus* (L.) Lam.), aunque muestra

zonas de alta favorabilidad en cuadrículas de ámbito más occidental donde no aparece espontáneamente esa planta. Existen citas para las cuadrículas orientales de la provincia de Málaga donde el arto (*Maytenus senegalensis* Lam.), el oroval (*Whitania frutescens* Pauqy) y el clima, de tendencia al piso Inframediterráneo, establecen algunos paralelismos con la región del sureste. Las diez variables ambientales que configuran el modelo de favorabilidad para esta especie se muestran en la tabla 3.3.

Tabla 3.3.- Variables ambientales incluidas en el modelo de Favorabilidad ambiental de *Tarucus theophrastus* con sus coeficientes, errores estándar (EE), valores del estadístico Z. El código de las variables como en la tabla I del Apéndice I.

Variable	Coficiente	EE.	Z
Cte.	-329.915	85.682	-3.850
PET	0.033	0.014	2.342
U500	0.035	0.012	2.855
DP10Aut	-3.747	1.139	-3.291
PSum	0.233	0.057	4.089
DP10Win	1.658	0.604	2.740
TnWin	1.726	0.420	4.118
SISWin	50.743	13.065	3.884
SID	-70.334	16.405	-4.288
SISSum	49.127	13.463	3.649
DTx25Aut	0.240	0.084	2.872

Para esta especie el patrón de favorabilidad está relacionado con dos factores, el clima y la actividad humana. Ambos participan en la descripción más general del patrón de favorabilidad, el clima a través de la evapotranspiración potencial (PET) y la actividad humana con la distancia a grandes núcleos urbanos (U500). Sin embargo, la variable con más peso en el modelo es la radiación solar directa (SID) que es la que tiene el valor del estadístico Z mayor en valor absoluto.

3.2.2.- Evaluación de los modelos

El apéndice V muestra los criterios de evaluación para el modelo de favorabilidad de cada mariposa. Todos los modelos tenían al menos valores de discriminación aceptables; la discriminación se consideró aceptable ($0,7 \leq AUC < 0,8$) para 31 especies, como excelente ($0,8 \leq AUC < 0,9$) para 51 especies y como excepcional ($AUC \geq 0,9$) para 139 especies, según las categorías propuestas por

Hosmer y Lemeshow (1989). La mayoría de los modelos de favorabilidad (161) estaba bien calibrados de acuerdo con la prueba de bondad de ajuste de Hosmer y Lemeshow, mostrando pocas diferencias significativas entre las frecuencias observadas y las esperadas de las presencias de especies a lo largo del gradiente de probabilidad. El poder de clasificación de los modelos también fue aceptable con la mayoría de los modelos de favorabilidad con el valor Kappa de Cohen superior a 0.2 y CCR superior a 0.7.

Tabla 3.4.- Evaluación del poder de clasificación, discriminación y bondad de ajuste para *Vanessa atalanta*, *Charaxes jasius* y *Tarucus theophrastus*. Criterios de clasificación: Tasa de Clasificación Correcta (CCR), sensibilidad (Sensi.), Especificidad (Specif.), tasa de infra predicción (UPR), tasa de sobre predicción (OPR) e índice Kappa de Cohen, usando el valor de favorabilidad de $F = 0.5$ como umbral de clasificación. Capacidad de discriminación: Área Bajo la Curva ROC (AUC). Bondad de ajuste: Índice de calibración de Hosmer & Lemeshow (HL), χ^2 : Chi cuadrado, p : significación.

Especie	Clasificación					kappa	Discriminación AUC	Bondad de ajuste H-L	
	CCR	Sensi.	Specif.	UPR	OPR			χ^2	p
<i>V. atalanta</i>	0.711	0.653	0.730	0.132	0.564	0.327	0.759	23.587	0.0027
<i>C. jasius</i>	0.791	0.785	0.792	0.020	0.779	0.265	0.881	4.067	0.8510
<i>T. theophrastus</i>	0.977	1.000	0.977	0.000	0.834	0.279	0.997	7.998	0.4337

En la tabla 3.4 se muestran los valores de los criterios de evaluación del poder de clasificación, discriminación y bondad de ajuste para los modelos destacados (*V. atalanta*, *C. jasius* y *T. theophrastus*). Los modelos de favorabilidad de las tres especies presentan una capacidad de clasificación aceptable, con valores de Kappa mayores de 0.25 y CCR mayor de 0.7. El poder de clasificación es excelente para *T. theophrastus* y aceptable en las otras dos especies. Sin embargo, el modelo de *V. atalanta* fue uno de los pocos que no está bien calibrado, presentando diferencias significativas entre lo esperado y lo observado según la bondad de ajuste de Hosmer y Lemeshow.

3.3. DISCUSIÓN

La relación positiva del rango de altitud (AR) con la mayoría de las distribuciones de mariposas indica que las áreas montañosas desempeñan actualmente un papel importante para la mayoría de las especies (Apéndice I, Tabla

II). Esto concuerda con el patrón general encontrado por Van Swaay et al. (2010) en el sur de Europa. Es difícil saber si esta tendencia se debe a una preferencia por las montañas (flora, humedad, temperatura) o si es un sustituto de los efectos negativos que los asentamientos humanos y las carreteras, más frecuentes en las zonas de menor relieve, pueden causar en las mariposas. Habiéndose construido los modelos con una amplia mayoría de variables de tipo ecológico, parece sensato inclinarse por la primera premisa.

Con respecto al clima, los efectos generalmente positivos de los días con precipitación > 0.1 mm en primavera (DP01Spr) y la evapotranspiración real (AET) indican una mayor favorabilidad para las mariposas diurnas en áreas con muchos días de precipitación ligera de primavera y disponibilidad simultánea de agua y energía. Los días con temperatura máxima $\geq 25^{\circ}\text{C}$ en primavera también tienen una representación relevante en los modelos, siendo significativos para alrededor del 40% de las especies. La relación de las altas temperaturas de primavera, sin embargo, es negativa en el 95.40% de estos modelos, lo que indica un efecto desfavorable. Esto puede explicar riqueza de especies en las latitudes más altas de España o la baja riqueza de especies en áreas donde la sequía de verano es dominante como es el sureste peninsular (Martín & Gurrea, 1990; Stefanescu et al., 2004).

El efecto de la actividad humana en el patrón general es complejo. Variables como densidad de población humana (HPd), distancia a la autovía más cercana (Dhi) o distancia a ciudades con más de 500,000 habitantes (U500) estuvieron presentes en muchos modelos (HPd: 107; Dhi: 87; U500: 82). Sin embargo, las relaciones fueron negativas en 94.25% de los casos para Dhi, así como en 94% para U500, mientras que fueron positivas en prácticamente todos los casos con HPd (99%). En otras palabras, las áreas más cercanas a las autopistas y las grandes ciudades y con una mayor densidad de población humana tienden a favorecer la presencia de muchas mariposas.

Esto parece indicar que la perturbación y la degradación del hábitat producidas por la actividad humana no tienen un efecto perjudicial sobre las mariposas en general, al menos en la escala de resolución utilizada en este trabajo, salvo el restringir la distribución de muchas especies a las montañas, que en la mayoría los modelos ya fueron contabilizados por el rango de elevación. La naturaleza exacta de esta compleja interrelación de la actividad humana, las montañas y las distribuciones de mariposas debe ser resuelta sobre una base específica de especie,

que no se ha llevado a cabo en este trabajo. La hipótesis de partida ha sido que la perturbación inducida por el hombre debería conducir principalmente a una disminución de la favorabilidad, excepto quizás para algunas especies que podrían estar relacionadas con cultivos o botánica ornamental (como, por ejemplo: *P. brassicae*, *P. rapae*, *P. napi*, *C. marshalli*, *D. plexippus*). Sin embargo, se ha encontrado que la actividad humana y la densidad de población están relacionadas positivamente con otros grupos, como las aves (Luck et al., 2010) y con la biodiversidad en general (Luck, 2007). En la Península Ibérica, este patrón podría reflejar la escala relativamente tosca del enfoque inicial, así como la tendencia de la presencia humana a ser más escasa en áreas de poca favorabilidad de mariposas fuera de las montañas, particularmente en las dos Mesetas ibéricas divididas por la Cordillera Central (Fig. 2.1.). También podría haber un efecto positivo de la densidad de población y la actividad en la densidad de registro (Pautasso, 2007).

Esto apunta por tanto a que la distribución del territorio de las mariposas ibéricas preferentemente en zonas montañosas se encuentra más vinculado a factores ambientales que a los de origen antrópico. Estos modelos son asimismo una base para indagar en la complejidad de los rangos de distribución de las mariposas ibéricas.

CAPÍTULO 4

IDENTIFICACIÓN DE POTENCIALES ÁREAS FUENTE Y SUMIDERO PARA LAS MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

En este capítulo se basa el artículo

Pulido-Pastor, A., Márquez, A.L., García-Barros, E. y Real (2018) *Identification of potential source and sink areas for butterflies on the Iberian Peninsula. Insect Conservation and Diversity*, 11: 479–492

CAPÍTULO 4.- IDENTIFICACIÓN DE POTENCIALES ÁREAS FUENTE Y SUMIDERO PARA LAS MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

4.1.- ANTECEDENTES

Este capítulo se corresponde con uno de los grandes objetivos planteados en el plan de investigación para esta Tesis Doctoral: “Elaborar mapas descriptivos de la distribución de las mariposas diurnas de la Península Ibérica en base a la favorabilidad del territorio para las mismas usando conceptos de Lógica Difusa”. Este capítulo está publicado en el artículo “Identification of potential source and sink areas for butterflies on the Iberian Peninsula” en *Insect Conservation and Diversity* (2018), 11, 479–492, que se presenta completo en el Apéndice IX.

A los insectos, aunque son uno de los grupos que presentan mayor riqueza de especies, hasta hace poco no se les ha prestado mucha atención desde el punto de vista de la conservación. Son buenos indicadores de los cambios ambientales y por tanto deberían ser usados con más frecuencia en programas de seguimiento medioambiental (Franzén & Johannesson, 2007; Brereton et al., 2011). Concretamente, las mariposas diurnas se han usado con frecuencia durante las últimas décadas para ilustrar cambios destacados en sus distribuciones (Maes & van Dyck, 2001; Stefanescu et al., 2009; Mattila et al., 2011). Tienen un importante papel ecológico en la naturaleza debido a algunos aspectos particulares de su biología: las larvas son herbívoras y tienen una movilidad limitada, que las hace vulnerables a la depredación. En cambio, los adultos tienen la capacidad de volar, lo que les permite dispersarse y alimentarse del néctar de las flores (de ahí que actúen como polinizadores de las plantas). Además, soportan un amplio rango de insectos parasitoides específicos, que merecen ser conservados por derecho propio (Van Swaay et al., 2010). Por todo esto las mariposas son un grupo de diagnóstico importante como indicador de la calidad de los ecosistemas, transformación del hábitat y también, en los últimos años, como evidencia de la respuesta de las

especies al cambio climático (Settele et al., 2008; Stefanescu et al., 2011b; Romo et al., 2014a).

De las mariposas europeas se conoce bien varios aspectos de su biología y ecología, desde aspectos taxonómicos a las complejas relaciones ambientales que determinan sus rangos de distribución, ecología o riqueza de especies (Habel et al., 2005; Schmitt et al., 2007; Settele et al., 2008; Dincă et al., 2013). La Península Ibérica es una de las áreas de Europa con mayor riqueza de mariposas (Van Swaay et al., 2010). Las distribuciones de las mariposas ibéricas se conocen bastante bien (Romo et al., 2006) aunque algunas áreas aún no están bien muestreadas (Romo & García-Barros, 2005). Algunos estudios se han centrado en la ecología de las mariposas ibéricas (Stefanescu et al., 2009), en sus patrones de riqueza (Stefanescu et al., 2004; Romo et al., 2007; Stefanescu et al., 2011b) o en modelos de distribución de algunas especies (Romo et al., 2014a). Hasta el momento ningún estudio ha modelado los rangos de distribución de todas las mariposas ibéricas.

Un elemento esencial tanto en biogeografía como en biología de la conservación es comprender los factores que determinan los rangos de distribución de los organismos y sus dinámicas temporales (Braby et al., 2014). Por tanto, el análisis dinámico de la distribución geográfica se convierte en relevante en la identificación de los procesos que subyacen a cualquier cambio en sus territorios de distribución. Esto incluye la consideración de la complejidad interna del rango de distribución, con diferentes áreas que actúan como fuentes o sumideros (Pulliam, 1988), en lugar de un rango estable y homogéneo. Así, modelar la distribución de especies se usa cada vez más no solo para determinar su rango de distribución sino, para evaluar los diferentes grados de favorabilidad en distintas partes del mismo (Real et al., 2006, 2010; Estrada et al., 2008; Schröder et al., 2009; Barbosa & Real, 2010, 2012; Romo et al., 2015). Nuevas herramientas permiten calcular expresiones matemáticas que definen concretamente los parámetros y las variables que afectan a los procesos biogeográficos en la naturaleza. Entre ellas está la Función de Favorabilidad, que se puede obtener a partir de la probabilidad mediante una modificación que tiene en cuenta la prevalencia y, por tanto, es independiente de la proporción de presencias en los datos (Real et al., 2006; Acevedo & Real, 2012).

Tanto la probabilidad como la favorabilidad varían de forma continua entre 0 y 1, pero difieren en un aspecto fundamental. La probabilidad de ocurrencia encaja en la Lógica Clásica, ya que la probabilidad de que suceda un evento no implica que

pueda ocurrir parcialmente, pero el evento es más o menos probable que ocurra, dependiendo de su prevalencia (común o raro) y del grado en que las condiciones le favorezcan. En la Lógica Clásica el evento ocurre o no. En nuestro caso, una especie se presenta o no en una localidad, sin situación intermedia, sea cual sea el valor de probabilidad. Sin embargo, la favorabilidad es un concepto de Lógica Difusa, ya que la favorabilidad para un evento es siempre parcial porque las condiciones para que ocurra son favorables en un cierto grado. La clave no es si el evento ocurrirá o no, sino en qué medida las condiciones favorecen su ocurrencia. En nuestro caso, el grado en que los territorios y las condiciones en ellos son favorables para la existencia de la especie es una importante y matizada característica de los mismos. Es posible pasar de probabilidad a favorabilidad y viceversa, aunque representen sistemas lógicos diferentes (Clásico y Difuso, respectivamente).

La Lógica Difusa es inherente a la teoría de conjuntos difusos (Zadeh, 1965) y escapa de la naturaleza discreta de verdadero o falso de los silogismos. Emergió como una necesidad para adaptar el lenguaje humano a los mecanismos de automatización contemporáneos. Su aplicación fuera de la ingeniería mecánica es escasa y poco conocida, aunque una perspectiva de Lógica Difusa es particularmente útil en el procesado de datos ambientales y ecológicos (Salski, 2006).

Por otro lado, el concepto de favorabilidad puede ser útil a la hora de hacer operativo a escala biogeográfica el concepto de dinámica fuente-sumidero. En el medio ambiente actual, altamente fragmentado y perturbado por la actividad humana, la vida silvestre se distribuye de forma heterogénea, en diversos fragmentos de hábitat con diferente intensidad. En este estudio, consideramos que tales zonas representan fuentes o sumideros dependiendo de las condiciones que ofrecen para la persistencia de una especie concreta (Pulliam, 1988; Boughton, 1999). Pulliam (1988) definió las fuentes como áreas con crecimiento positivo de la población y los sumideros como aquellas áreas con demografía negativa. Este concepto se basa en las tasas locales de nacimiento y muerte que son difíciles de valorar a escala local y casi imposible a escala biogeográfica. La asunción de que la variación geográfica de la favorabilidad ambiental de las mariposas puede estar relacionada con las tasas locales de nacimiento y muerte hace que la dinámica de fuente-sumidero sea operativa a escala biogeográfica. La favorabilidad ambiental puede no reflejar la demografía, y por tanto no reflejar las fuentes y los sumideros,

pero esto podría mitigarse restringiendo la asunción a condiciones altamente favorables o desfavorables, usándolas como un indicador operativo para las fuentes y los sumideros.

La característica fundamental de los sistemas fuente-sumidero es un flujo sostenido de organismos que salen de áreas favorables (fuentes) y llegan a otras desfavorables (sumideros). Los sumideros pueden persistir por mucho tiempo si reciben regularmente inmigrantes desde las áreas fuente. Esto podría tener una gran importancia en las estrategias de conservación. (Dias, 1996; Boughton, 2000; Muñoz et al., 2005; Gervasi et al., 2015). Por ejemplo, las áreas fuente podrían ser fundamentales para garantizar la persistencia de especies amenazadas o en peligro (Muñoz et al., 2005). Incluso las áreas sumidero pueden contribuir a la dinámica regional de la población de algunas especies facilitando la dispersión entre áreas fuente (Bush et al., 2012). Además, preservar los procesos que unen fuentes con sumideros es fundamental para mantener o mejorar la sostenibilidad de las poblaciones.

Los objetivos de este capítulo son: (I) identificar el patrón de fuente-sumidero para cada mariposa en el área de estudio, y (II) sintetizar esos patrones por familia y para todas las especies juntas. Esto puede ser útil cuando se lleven a cabo medidas de conservación ya que proporciona una interpretación biogeográfica dinámica de los papeles que representan las diferentes partes del rango de distribución de cada especie.

4.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

En el capítulo 3 se ha descrito la metodología para la obtención y evaluación de los modelos de favorabilidad para cada una de las 222 mariposas ibéricas.

La dinámica fuente-sumidero se deriva de la existencia de áreas favorables y desfavorables en los rangos de distribución de las mariposas (Pulliam, 1988; Muñoz et al., 2005). Los valores de favorabilidad (F) se clasificaron en tres rangos: bajo ($F \leq 0.2$), medio ($0.2 < F < 0.8$) y alto ($F \geq 0.8$). La elección de los valores umbral se debe a que los valores de favorabilidad tienden a asintotizarse hacia el valor 0 por debajo del valor de 0,2 y tienden a asintotizarse hacia el valor 1 por encima del valor 0,8, siempre respecto a la función lineal logit. Estos rangos de favorabilidad junto con la

presencia de la especie se usaron para identificar las fuentes y sumideros en el área de distribución de cada mariposa. Véase cómo la Fig. 4.1. muestra la distribución de la favorabilidad para *V. atalanta*, apreciándose claramente que es general, mostrando una gran amplitud ecológica. En la Fig 4.2. se muestra la de *C. jasius*, con una distribución de su favorabilidad restringida a zonas más termófilas, asociadas a una de sus plantas nutricias como es el madroño (*Arbutus unedo* L.). En la Fig. 4.3. aparece representado el territorio favorable para *T. theophrastus*, una especie restringida al sureste en la Península Ibérica, vinculada a los artales como hábitat y zona de alimentación para sus larvas.

Consideramos como fuente aquellas áreas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) donde la especie está presente, y como sumidero aquellas áreas con baja favorabilidad ($F \leq 0.2$) en las que la especie también está presente. Para cada cuadrícula de $10 \times 10 \text{ km}^2$ registramos su consideración como fuente o sumidero para cada especie.

Dado que la favorabilidad se calcula en relación con la prevalencia de la especie en el área de estudio, es una unidad equivalente útil para comparar y combinar modelos de diferentes especies. Esto no se puede hacer sobre la base de los valores de probabilidad, por ejemplo, porque estos son más altos en las especies comunes que en las raras, por lo que los valores de las primeras prevalecerían sobre los de las segundas. Por lo tanto, agregamos los valores de favorabilidad para cada familia y para todas las mariposas juntas. De esta forma, se ha obtenido un patrón general de fuente-sumidero para las mariposas ibéricas diurnas. Los mapas resultantes se procesaron utilizando la interfaz gráfica de Quantum GIS 2.8.4 (QGIS Development Team, 2015).

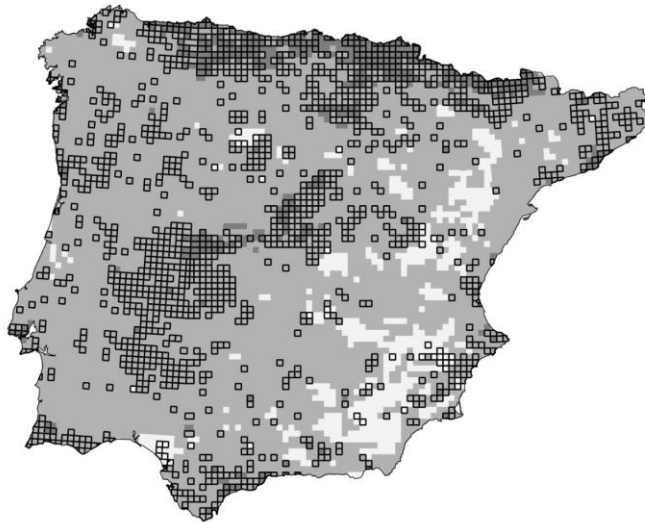


Fig. 4.1.- Mapa de favorabilidad ambiental de *Vanessa atalanta* y presencias. La escala de grises representa tres niveles de favorabilidad: baja (gris claro, $F \leq 0.2$), media (gris intermedio, $0.2 < F < 0.8$), alta (gris oscuro, $F \geq 0.8$). Las cuadrículas huecas señalan aquellas con presencia detectada de la especie.

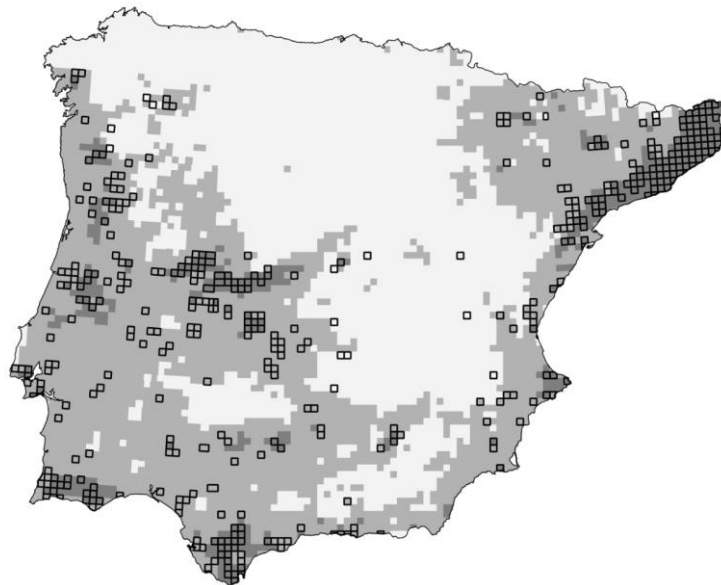


Fig. 4.2.- Mapa de favorabilidad ambiental de *Charaxes jasius* y presencias. La escala de grises representa tres niveles de favorabilidad: baja (gris claro, $F \leq 0.2$), media (gris intermedio, $0.2 < F < 0.8$), alta (gris oscuro, $F \geq 0.8$). Las cuadrículas huecas señalan aquellas con presencia detectada de la especie.

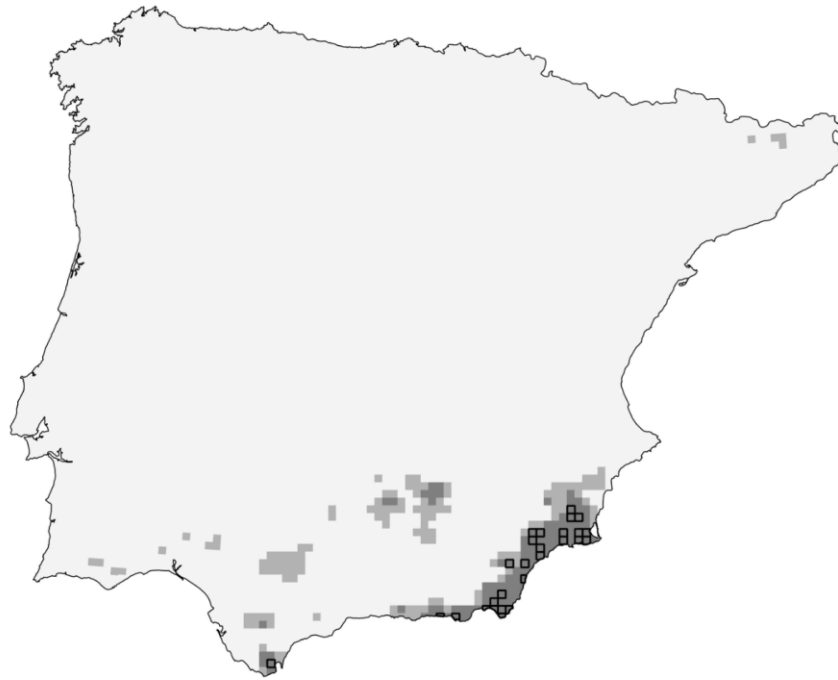


Fig. 4.3.- Mapa de favorabilidad ambiental de *Tarucus theophrastus* y presencias. La escala de grises representa tres niveles de favorabilidad: baja (gris claro, $F \leq 0.2$), media (gris intermedio, $0.2 < F < 0.8$), alta (gris oscuro, $F \geq 0.8$). Las cuadrículas huecas representan aquellas con presencia constatada de la especie.

4.3.- RESULTADOS

En el Apéndice IV se muestra el mapa de favorabilidad (a) y el mapa fuente-sumidero (b) para cada especie de mariposa. Estos mapas presentan una complejidad interna del rango de distribución de especies que no se aprecia en los mapas de presencia/ausencia. Por ejemplo, para *I. podalirius*, una de las mariposas europeas más grandes que se encuentra diseminada por toda la Península Ibérica (Fig. 4.4a, b), encontramos dos áreas fuente principales separadas por un área de sumidero (Fig. 4.4c).

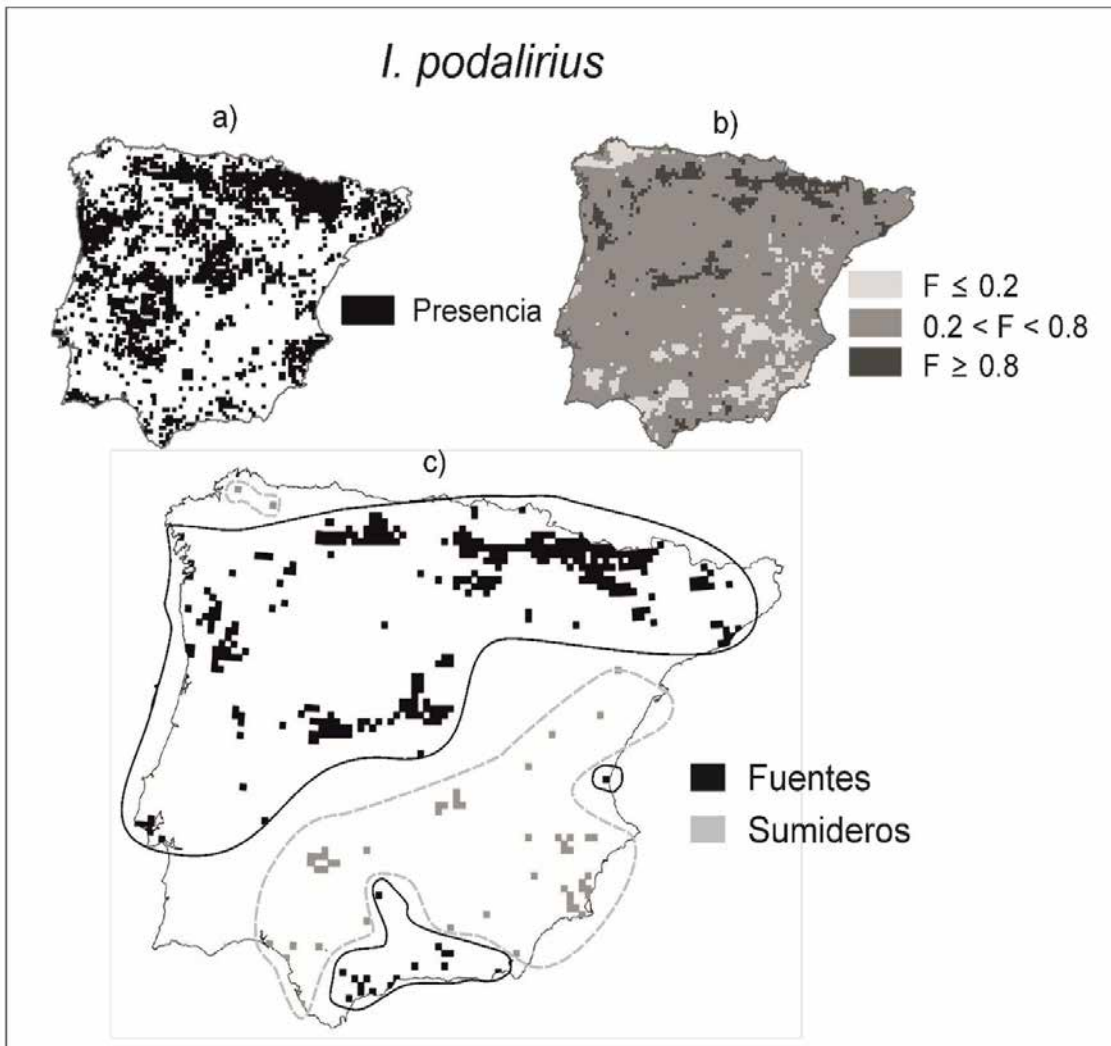


Fig. 4.4.- (a) Mapa de distribución, (b) favorabilidad y (c) Mapa de áreas fuente y sumidero para *I. podalirius*. Fuente: una cuadrícula donde la mariposa está presente y con favorabilidad ambiental muy alta ($F \geq 0.8$). Sumidero: una cuadrícula donde la especie está presente y con favorabilidad ambiental muy baja ($F \leq 0.2$).

La Fig. 4.5 muestra las fuentes y sumideros acumulados para todas las mariposas ibéricas. Las áreas fuente para las mariposas ibéricas se concentran en el norte de la península, principalmente en las cadenas montañosas (Cordillera Cantábrica, Pirineos y Cordillera Central). Las áreas sumidero están más dispersas por toda la Península, aunque se puede observar cierta concentración de sumideros en el este peninsular (provincias de Alicante y Murcia) y en la parte suroeste (Parque Nacional de Doñana). La dinámica fuente-sumidero para las familias de mariposas (*Hesperiidae*, *Papilionidae*, *Pieridae*, *Nymphalidae* y *Lycaenidae*) fue similar al patrón general descrito anteriormente para todas las mariposas, lo que hace que dicho patrón sea muy consistente (Fig. 4.6).

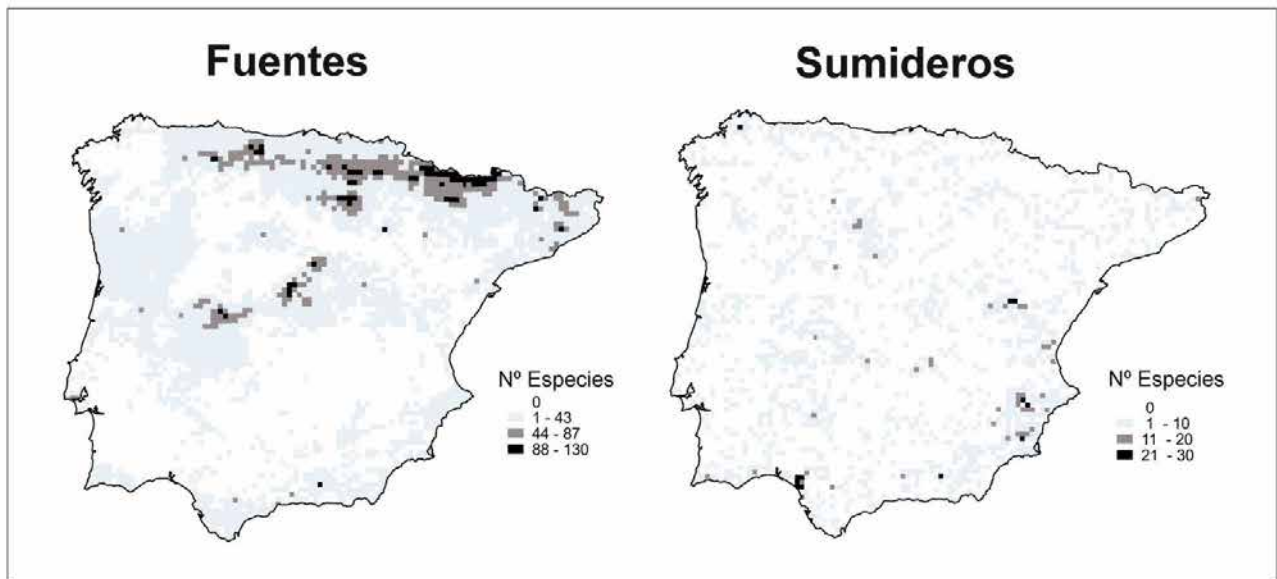


Fig. 4.5.- Áreas fuentes y sumideros para todas las mariposas. Fuente: una cuadrícula donde la mariposa está presente y con Favorabilidad ambiental muy alta ($F \geq 0.8$). Sumidero: una cuadrícula donde la especie está presente y con Favorabilidad ambiental muy baja ($F \leq 0.2$). El tono más oscuro simboliza que las cuadrículas actúan como fuente o sumidero para un mayor número de especies, respectivamente.

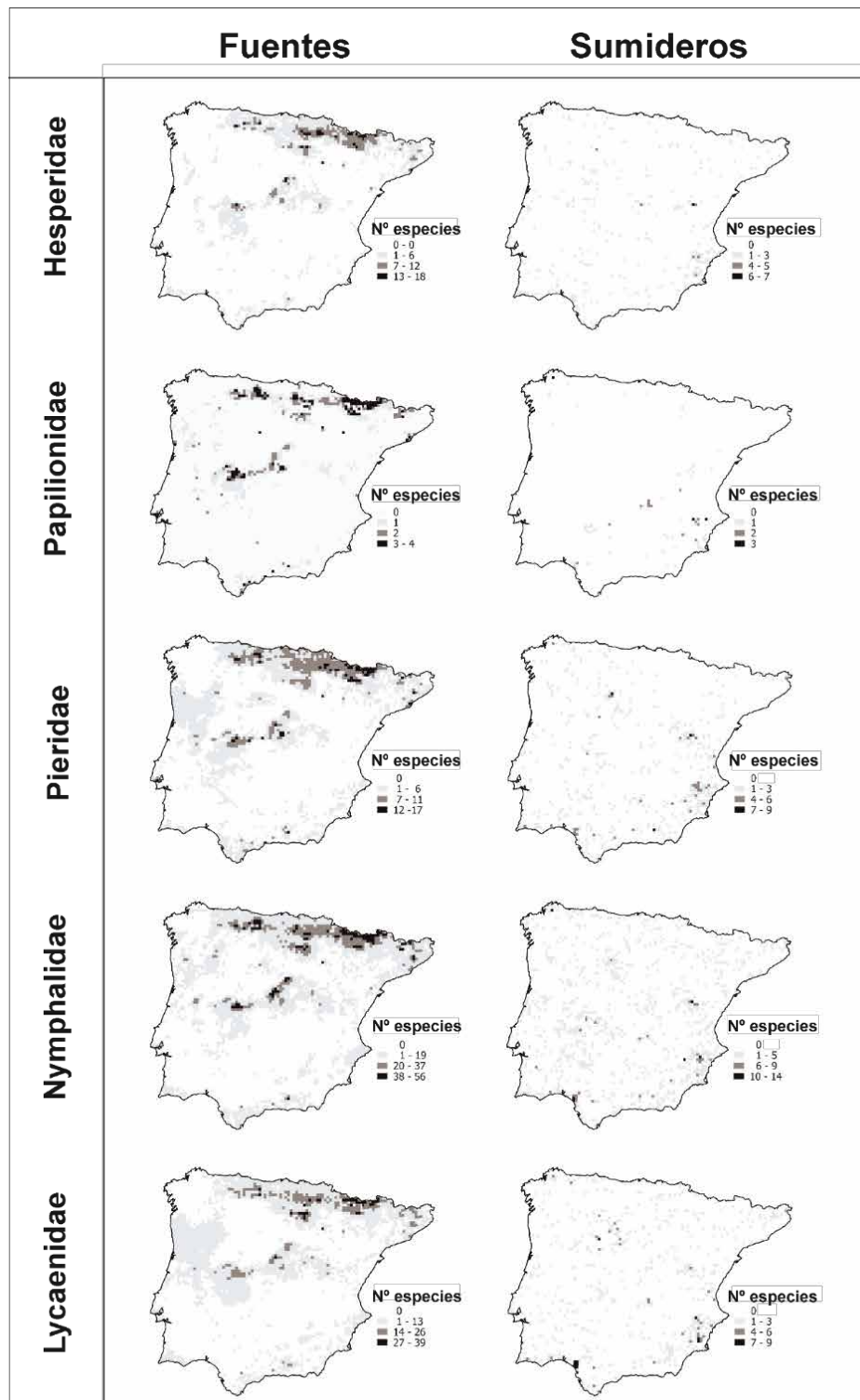


Fig. 4.6.- Áreas fuentes y sumideros para cada familia de mariposas (*Hesperiidae*, *Papilionidae*, *Pieridae*, *Nymphalidae* and *Lycaenidae*). Fuente: una cuadrícula donde la mariposa está presente y con favorabilidad ambiental muy alta ($F \geq 0.8$). Sumidero: una cuadrícula donde la especie está presente y con favorabilidad ambiental muy baja ($F \leq 0.2$). El tono más oscuro representa que la cuadrícula actúa como fuente o sumidero, respectivamente para un mayor número de especies.

4.4.- DISCUSIÓN

El estudio llevado a cabo revela la complejidad interna de los rangos de distribución de mariposas en función de la relación entre las variables ambientales y la intensidad de presencia de la especie (Real et al., 2017). Esta relación se describe en términos de favorabilidad ambiental para la ocurrencia de la especie, que hipotetizamos que estaba relacionada con su demografía. Las tasas de natalidad y mortalidad no están disponibles para las mariposas en ninguna localidad, y menos aún a escalas grandes. Muñoz et al. (2005) demostraron que la favorabilidad ambiental está relacionada con la densidad de la especie. A escala local, la densidad de la especie no está siempre relacionada con el crecimiento local de la población, razón por la que el concepto de sumidero incluye localidades con alta densidad (por su alta inmigración) pero con un crecimiento demográfico negativo. Por consiguiente, la densidad local de la especie puede ocultar la calidad del hábitat (Van Horne, 1983).

Aunque el crecimiento poblacional representa el criterio para evaluar la calidad del hábitat y considerarlo como un núcleo fuente (Kreuzer & Huntly 2003), en la escala de variación territorial considerada (Península Ibérica) y de resolución (100 km²), las áreas altamente favorables y desfavorables constituyen un indicador razonable de la variación geográfica en la demografía de las especies. Muñoz et al., (2015) demostraron que la favorabilidad ambiental está más relacionada que la probabilidad de presencia con la densidad de especies, lo que a escala geográfica probablemente esté vinculado con la demografía de la especie, incluso si a escala local la densidad del animal puede menospreciar la calidad del hábitat (Van Horne, 1983). Sobre múltiples localidades ocupadas, las características de hábitat de alta calidad deben aparecer con frecuencia, ya que favorecen la ocupación, y es probable que aparezcan en una Función de Favorabilidad, mientras que los sumideros suelen carecer de características compartidas de hábitat y, por lo tanto, es poco probable que afecten significativamente una Función de Favorabilidad. Por lo tanto, a la gran escala usada aquí (más de 6040 cuadrículas de 100 km² cada una), la favorabilidad para la presencia probablemente esté relacionada con los factores que afectan a la demografía de la especie. Es decir, aunque el crecimiento de la población representa el criterio para valorar la calidad del hábitat (Kreuzer & Huntly, 2003), a la escala de variación (Península Ibérica) y resolución (100 km²) que abarca este estudio, áreas

altamente favorables y desfavorables constituyen un indicador razonable de datos no disponibles sobre la variación geográfica en la demografía de las especies.

La aplicación de la teoría fuente-sumidero a estos patrones de favorabilidad tiene el potencial de hacer dicha teoría operativa a escala biogeográfica, mejorando la comprensión de la complejidad interna de las distribuciones de las especies. Según la teoría de la dinámica de fuente-sumidero, las poblaciones de las áreas sumideros son regularmente soportadas por la inmigración desde las poblaciones de áreas fuente cercanas. (Pulliam, 1988; Boughton, 1999). En consecuencia, un deterioro ambiental en las áreas fuente de estas especies podría causar extinciones locales en las áreas sumidero, lo que llevaría a problemas de conservación para la especie. Por lo tanto, las áreas fuente deben ser territorios clave para los planes de seguimiento y conservación. Resulta pues que este tipo de análisis biogeográfico es una herramienta práctica para orientar la aplicación de esfuerzos de conservación efectivos para cada especie (Donker & Krebs, 2012).

Por otro lado, Loreau et al. (2013) destacaron la importancia de considerar conjuntamente las dinámicas fuente-sumidero para especies múltiples en la planificación de la conservación para preservar los servicios ecosistémicos. Consideramos esta aproximación para todas las especies de mariposas en el área de estudio, mostrando un patrón general de áreas fuente relacionadas con zonas montañosas en la Península Ibérica y sumideros más dispersos en todo el territorio, como puede verse en las Figuras 4.5 y 4.6. La favorabilidad es también un concepto clave en este sentido. Acevedo & Real (2012) resaltaron que los resultados de idoneidad de técnicas de modelado como ENFA (Hirzel et al., 2002) o MaxEnt (Phillips et al., 2006) producen valores idiosincrásicos que clasifican los sitios locales según su capacidad para contener la especie, pero no son equivalentes y, por lo tanto, no son comparables para diferentes especies, territorios o, en general, diferentes conjuntos de datos. Por ejemplo, los umbrales para establecer áreas adecuadas y no adecuadas con estas técnicas se deben establecer de una manera específica para la especie y, aun así, no habría garantía de que los umbrales sean equivalentes.

Los sistemas montañosos son actualmente bastante importantes para las mariposas ibéricas, ya que concentran la mayoría de las fuentes (Figuras 4.5 y 4.6). Algunas cordilleras ibéricas (Pirineo Central, Cordillera Cantábrica, Cordillera Central, Cordillera Bética) incluyen la mayor riqueza de especies de mariposas en el área de

estudio. Las especies de mariposas amenazadas también se concentran en las zonas de montaña (Romo et al., 2007). Los abejorros también tienden a ser más diversos en las cadenas montañosas ibéricas (Penado et al., 2016). Este patrón no es común, sin embargo, para otros grupos, especialmente para los vertebrados, que se encuentran principalmente en otras áreas de la Península Ibérica (López-López et al., 2011; Martins et al., 2014) y de Europa (Assunção-Albuquerque et al., 2012), ni para otros invertebrados ibéricos como los escarabajos acuáticos (Guarechi et al., 2015). Además, al analizar la distribución potencial de las especies de mariposas enumeradas en la Directiva de Hábitats (Directiva 92/43/CEE del Consejo sobre la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres), Romo et al. (2014b) encontraron que los rangos predichos para todas estas especies se concentraron en los Pirineos, la Cordillera Cantábrica y el Sistema Ibérico. Esto solo difiere de nuestros resultados en que encontramos que la Cordillera Central es un área fuente más importante que la parte sur del Sistema Ibérico.

En cuanto a los sumideros, muestran la importancia de las provincias de Alicante y Murcia, que funcionan como zonas de sumidero concentradas en la parte oriental del área de estudio, y el Parque Nacional de Doñana, que concentra las zonas de sumidero en la parte suroeste (Figuras 4.5 y 4.6). Los resultados con respecto a la concentración de sumideros en el este de la Península Ibérica están de acuerdo con Romo et al. (2014b), quienes también consideraron que la Península Ibérica era precaria para las mariposas. Sin embargo, la mayoría de las cuadrículas sumidero están dispersas por toda la Península Ibérica.

En este estudio, la presencia de una especie en cada cuadrícula se combinó con su nivel de favorabilidad (alto, bajo) para identificarlas como potenciales áreas fuente o sumidero. Por lo tanto, se puede considerar un buen complemento del Atlas de mariposas ibéricas (García-Barros et al., 2004) que servirá para orientar mejor los esfuerzos futuros para buscar nuevos territorios y tiene el potencial de influir en los programas de conservación (Boughton, 2000). Esto tiene consecuencias directas en la planificación territorial desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad. Para cualquier especie, los esfuerzos se deberían dirigir a preservar las condiciones actuales en las áreas fuente, donde la conservación está teóricamente garantizada, así como a mejorar las condiciones en los sumideros, donde las circunstancias locales parecen no garantizar la persistencia de la especie.

Las estrategias de conservación de las mariposas en las áreas fuente deberían enfocarse en la preservación preferentemente, porque ya son favorables. En un área fuente, las características ambientales intrínsecas permiten la presencia de una especie y su mantenimiento a lo largo del tiempo. Sin embargo, en un área sumidero, el enfoque de conservación no debería ser la preservación sino la restauración, para mejorar esas áreas desfavorables, lo que podría reducir sus tasas de mortalidad (Vandermeer et al., 2010; Heinrichs et al., 2015). También se debe aplicar un enfoque de conservación para facilitar la dispersión desde las áreas fuentes a las áreas sumidero (Pulliam, 1988; Furrer & Pasinelli, 2016), ya que las fuentes en gran parte mantienen los sumideros, que desaparecerían sin inmigración (Thomas et al., 1996; Boughton, 1999, Timus et al., 2016).

Los mapas de distribución tienden a ocultar estos patrones. La posibilidad de llegar a un sumidero desde un territorio fuente puede generar un patrón de presencia continua en el sumidero que depende tanto de la frecuencia de llegada de nuevos individuos como de la permanencia en el sumidero de quienes ya lo ocupan. La superposición entre estos dos procesos puede enmascarar el efecto de los factores ambientales, dando la apariencia a simple vista de estabilidad en la población. Sin embargo, esta aproximación permitió extraer del atlas de distribución un patrón que era, de hecho, parte de la biodiversidad oscura (Mokany & Paini, 2011, Pärtel et al., 2011, Real et al., 2017) de la región. Pärtel et al. (2011) llamaron diversidad oscura (Dark Diversity) al conjunto de especies que están ausentes de una comunidad pero que tienen potencial para habitar según las condiciones ecológicas. Mokany & Paini (2011) sugirieron que la diversidad oscura de una localidad podría calcularse a partir del cociente entre la suma de las probabilidades de especies no presentes allí, y la suma de las probabilidades de todas las especies presentes en la región en general. Real et al. (2017) propusieron que todas las especies, hayan sido o no observadas, pueden entenderse en términos de favorabilidad (en lugar de probabilidad) para que se encuentren en cada ubicación, y que la favorabilidad local de cada especie es su contribución a la "biodiversidad potencial" de la ubicación. La diferencia entre la contribución de cada especie a la biodiversidad potencial de un lugar (el valor de favorabilidad local) y su contribución a la biodiversidad observada (presencia = 1 o ausencia = 0) da la contribución de cada especie a la biodiversidad oscura de la ubicación. Aplicamos aquí este concepto a las presencias observadas, al considerar la favorabilidad de que la especie esté presente además del hecho de que se observó allí, así se saca a

luz un complejo patrón de posibles fuentes y sumideros. Esto confirmó que la favorabilidad para la presencia de la especie refleja su distribución mejor que el registro de presencia y ausencia previamente observadas (Real et al., 2017). En resumen, este análisis biogeográfico reveló mucho más de lo que podría apreciarse únicamente a partir de la observación directa de los mapas de presencia/ausencia disponibles.

Con el nivel de conocimiento que se tiene, esta aplicación de la teoría de fuente-sumidero a los patrones de favorabilidad debería hacerse con precaución porque la conexión entre favorabilidad ambiental y el crecimiento demográfico es razonable, aunque hipotético y falta una confirmación directa en el campo. La identificación de las áreas fuente y sumidero reales siempre requerirá trabajo de campo. Los resultados muestran que esta aproximación es útil para generar hipótesis sobre fuentes y sumideros operativos a escala biogeográfica, con el potencial de ser herramientas claves para los planes e iniciativas de conservación de la biodiversidad a gran escala.

CAPÍTULO 5

PATRONES DE METAPOBLACIÓN EN LAS MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.

En este capítulo se basa el artículo:

Pulido-Pastor, A., Márquez, A.L., Guerrero, J.C., García-Barros, E. y Real (2021)

Metapopulation patterns of Iberian butterflies revealed by fuzzy logic. Insects, 12: 392

CAPÍTULO 5.- PATRONES DE METAPOBLACIÓN EN LAS MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.

5.1.- ANTECEDENTES

Este capítulo se corresponde con uno de los grandes objetivos planteados en el plan de investigación para esta Tesis Doctoral: *"Elaborar mapas descriptivos de la distribución de las mariposas diurnas de la Península Ibérica en base a la favorabilidad del territorio para las mismas usando conceptos de Lógica Difusa"*. Este capítulo está publicado en el artículo *"Metapopulation Patterns of Iberian Butterflies Revealed by Fuzzy Logic"* en *Insect* (2021), 12, 392, que se presenta completo en el Apéndice IX.

Las poblaciones de muchas especies pueden estar fragmentadas por procesos de extinción local derivados de ciertos fenómenos naturales estocásticos: depredación, agotamiento de recursos, enfermedades, clima adverso, incendios u otras perturbaciones (Rodríguez Martínez, 2010). En consecuencia, la continuidad de sus territorios a menudo se rompe, lo que resulta en un patrón espacial segmentado en parches más o menos extensos (Fernández-Chacón et al., 2014). Además, la presencia del ser humano penetra en todo el mundo, modificando y separando los rangos de distribución de muchas especies. Cuando una especie se encuentra en parcelas tan fragmentadas y existe cierto nivel de conectividad entre ellas, su patrón de distribución constituye una metapoblación, entendiéndola como una población de poblaciones (Levins, 1970).

El concepto de metapoblación tiene distintas definiciones. Puede describirse como una población organizada espacialmente en subpoblaciones más o menos conectadas por canales migratorios (Begon et al., 2006, Rodríguez Martínez, 2010); una población estructurada espacialmente que persiste en el tiempo, como un conjunto de poblaciones locales con escasa dispersión entre ellos (van Nouhuys, 2016), o como una población fragmentada en una serie de rodales, incrustados en una matriz territorial donde la presencia de las especies es menos favorable, manteniéndose mutuamente a través de la migración de individuos (Hanski, 2011).

Comprender la ecología de las metapoblaciones es importante para la ciencia de la conservación de la biodiversidad y ha sido ampliamente estudiado en las últimas décadas (Hanski, 1982; Pulliam, 1988; Dias, 1996, Fernández-Chacón et al., 2014). La mayoría de los autores están interesados en la persistencia de la metapoblación en su conjunto a lo largo del tiempo. Se centraron principalmente en el tamaño de las parcelas (núcleos de población local) y la distancia entre ellas (conectividad/ aislamiento), pero también analizaron el papel de las características de los hábitats de parches y matrices (Fernández-Chacón et al, 2014). El tamaño de la parcela se considera principalmente relacionado con los procesos de extinción estocástica. Las características de los hábitats matriciales se relacionan, junto con la distancia entre parches, con la conectividad. Los procesos de emigración-inmigración permiten la recolonización de parcelas de hábitat actualmente desocupadas pero adecuadas (Hanski & Thomas, 1994, Moilanen & Hanski, 1998), contribuyendo así a la persistencia de toda la metapoblación. Todo esto se conoce como Dinámica de Metapoblaciones (Hanski, 1989). Los conceptos clave son los de tamaño de parches favorables y conectividad entre ellos, y ambos conceptos son difusos, lo que naturalmente exige la aplicación de la teoría de conjuntos difusos (Zadeh, 1965) y la posterior Lógica Difusa a ellos. La teoría de conjuntos difusos y el uso de algunos conceptos difusos como favorabilidad (Real et al., 2006), se han utilizado previamente en estudios biogeográficos (Chamorro et al., 2020; Carmona & Pärtel, 2021).

Las mariposas han experimentado un cambio notable en la distribución de especies durante las últimas décadas, incluida la fragmentación del área de distribución de muchas especies (Maes & Van Dyck 2001; Stefanescu et al. 2009; Mattila et al. 2011). Las orugas tienen un papel en el mantenimiento de patrones fragmentados debido a su limitada movilidad, mientras que las mariposas adultas tienen la capacidad de volar, pudiendo dispersarse. Esto las convierte en un grupo indicador de la calidad del ecosistema, la transformación del hábitat y de las respuestas de las especies al cambio climático y la modificación del uso de la tierra (Stefanescu et al., 2011a; Romo et al., 2014b).

La Península Ibérica es una de las zonas más ricas en especies de mariposas de Europa (Van Swaay et al., 2010). La distribución de las mariposas ibéricas es bien conocida en general (Romo et al., 2006), aunque algunas áreas no han sido muestreadas suficientemente (Romo & García-Barros, 2005). Se han realizado estudios biogeográficos de mariposas ibéricas enfocados en tendencias geográficas

de riqueza de especies (Stefanescu et al., 2004, Romo et al., 2007, Stefanescu et al., 2011a), modelado de distribución para varias especies (Romo et al., 2014a) y el análisis de la dinámica fuente-sumidero (Pulido-Pastor et al., 2018). Sin embargo, la estructura de la metapoblación de las especies de mariposas ibéricas sigue siendo poco conocida.

El objetivo de este trabajo fue evaluar la teoría de conjuntos difusos como una herramienta para revelar las áreas favorables, ocupadas o desocupadas, para las especies y así manifestar patrones de metapoblación de especies ocultas. Se han utilizado las mariposas ibéricas diurnas como caso de estudio. También utilizamos operadores de Lógica Difusa para identificar el patrón de conectividad entre parches favorables, que contribuyen a los procesos de migración y dinámicas de recolonización. En este capítulo se ha probado la aplicabilidad de la Lógica Difusa para evaluar operativamente la dinámica de la metapoblación en vastos territorios.

A partir de los modelos de distribución obtenidos en el capítulo 3 se puede analizar el ámbito territorial potencial para una determinada especie. En el capítulo anterior se ha visto que el análisis de los datos corrobora el hecho de que las montañas actúan como territorios de alta favorabilidad para los lepidópteros diurnos ibéricos, por lo que pueden ser considerados como potenciales áreas fuente. La representación cartográfica de estos núcleos muestra claramente su dispersión aislada en el seno de la matriz territorial del conjunto geográfico en estudio. En el caso de las montañas, las propias condiciones de relieve (factor altitud en los modelos) generan la distribución fragmentada, dada la discontinuidad geográfica que existe entre los principales macizos montañosos (Véase Fig. 2.1). Esto es un hecho que ocurre con algunos otros organismos y se refleja, por ejemplo, en el alto grado de endemidad que presenta la flora en las montañas béticas (Boissier, 1839).

Por tanto, la distribución de las mariposas diurnas en la Península Ibérica presenta de forma natural una fragmentación que es de tipo estructural provocada por el isleo altitudinal que configura el relieve peninsular. Resulta lógico pensar también, dada la modificación que la antropización hace de las condiciones naturales para la biodiversidad, que las mariposas, en uno u otro sentido estén de forma positiva (jardinería, agricultura, ganadería) o negativa (pérdida de biodiversidad vegetal, uso de agroquímicos,..) influidas por la actividad humana y se vean afectadas por la fragmentación que esta genera en el medio natural.

Así pues, el estudio de la favorabilidad ambiental realizado en este trabajo, en el que se han incluido como variables algunos elementos indicativos de la acción humana y su alteración sobre el territorio (grandes ciudades, grandes vías de comunicación) ha servido para detectar el alcance de tal fragmentación en las poblaciones respectivas de cada una de las especies, el carácter favorable o no de las mismas, así como desvelar aquellas zonas que por ser desconocida la presencia de individuos no se han tenido en cuenta hasta el momento como posibles territorios potenciales para la población que se trate. Tal vez sea esta una de las principales aportaciones de este trabajo y por el que se insiste en resaltar el concepto de Biogeografía Oscura (Pulido-Pastor et al.; 2018). Se entiende como tal el concepto de Dark Diversity acuñado por Pärtel et al., 2011, según el cual se corresponde con aquella fracción de la biodiversidad potencial que es capaz de albergar una zona o lugar, pero que en un momento dado no forma parte de la cohorte de especies presente (aspecto que se acerca también a la concepción cuántica de los ecosistemas). Se abre paso así la importancia de las áreas desocupadas dentro del territorio posible o real para una especie, hasta el punto de hacer relevante su consideración.

La ausencia de especies en un territorio concreto puede derivar de la ausencia de hábitat adecuado, procesos de extinción local, de movimientos migratorios o simplemente de una falta de detección en las prospecciones realizadas.

Metapoblaciones

Una metapoblación es *"una población estructurada espacialmente que persiste en el tiempo como un conjunto de poblaciones locales con dispersión limitada entre ellas"* (van Nohouys, 2009). *"Metapoblaciones son sistemas de poblaciones locales conectadas por la dispersión de los individuos"* (Hanski & Gilpin, 1991). El término fue acuñado por Levins en 1970 para describir una población de poblaciones como una abstracción del concepto de población a más alto nivel (Hanski & Gilpin, 1991) mientras estudiaba un problema de plagas.

En cierto modo, el postulado de Levins presenta aparente analogía con la biogeografía de islas desarrollada por MacArthur & Wilson en el año 1967 (MacArthur & Wilson, 1967; Hanski & Gilpin, 1991). Sin embargo, la biogeografía de islas se aplica para predecir el número de especies en las islas, mientras que la

teoría de metapoblaciones predice la persistencia de distintas poblaciones de una misma especie que se encuentran en núcleos o parcelas separadas entre sí. Aunque el planteamiento de Levins pudiera considerarse una generalización del de MacArthur & Wilson al tratar sobre territorios cualesquiera asimilando islas a las parcelas o fragmentos de población en que se subdivide la repartición geográfica de una especie sobre un territorio, los objetivos de ambas teorías son bien distintos. En ambas se plantea la cuestión de la colonización-extinción con la matización de que en la teoría de islas se parte de una masa continental desproporcionadamente más grande, que se considera estable y de la que depende ampliamente la fluctuación sobre la comunidad aislada. En el caso de Levins la dinámica de fluctuaciones se mantiene, pero es más interactiva y puede trasladarse a cualquier territorio donde diferentes núcleos poblacionales locales se encuentran separados en el ámbito de una matriz que puede ser más o menos permeable y facilitar el flujo de población entre ellas. En el caso de la primera, el número de especies que pueden llegar a instalarse en una isla relacionada con un continente es su objetivo. En el segundo, la dinámica de la metapoblación, en base a sus procesos de colonización-extinción y la persistencia de la especie en general, es la principal preocupación.

A causa de esto, la ecología de metapoblaciones es un asunto importante en la gestión de la biodiversidad. Consecuentemente, en las últimas décadas varios científicos han dedicado su trabajo al estudio de metapoblaciones (Hanski, 1982; Pulliam, 1988; Dias, 1996, Vandermeer & Carvajal, 2001; Fernández-Chacón et al., 2014). El interés común sigue siendo la persistencia de la metapoblación en su conjunto a lo largo del tiempo. El enfoque inicial de estos ha sido el tamaño de las parcelas y la distancia entre ellas (aislamiento) y más recientemente también, las características de hábitat en las parcelas y la matriz que las separa (Vandermeer & Carvajal, 2001; Fernández-Chacón et al, 2014). El tamaño de parcela está relacionado con los procesos de extinción estocástica. El aislamiento, por su parte, está vinculado a los procesos de emigración-inmigración que permite la recolonización de las parcelas desocupadas con "hábitat adecuado" (Hanski & Thomas, 1994), contribuyendo a la persistencia de la metapoblación en su conjunto. Es lo que se conoce como Dinámica de Metapoblaciones (Hanski, 1989).

Tanto las dinámica fuente-sumidero (Pulliam, 1988) como la metapoblacional de una especie son procesos fundamentales que conforman la complejidad interna de su rango de distribución. Para su análisis una de las herramientas usadas son los

modelos de distribución espacial, que permiten distinguir la favorabilidad para la presencia de la especie en diferentes partes de su distribución territorial (Real et al., 2006, 2010; Estrada et al., 2008; Schröder et al., 2009; Barbosa & Real, 2010, 2012; Romo et al., 2015).

Pulido-Pastor et al. (2018) desarrollaron un método basado en la Función de Favorabilidad (Real et al., 2006; Acevedo & Real, 2012) para hacer operativa a escala biogeográfica las dinámicas fuente-sumidero para las mariposas que se ha aplicado también a la dinámica metapoblacional de cada especie. Ésta se basa en el intercambio de individuos entre las poblaciones locales de una especie (Hanski & Gilpin, 1991). Siendo imposible valorar tal dispersión a escala biogeográfica puede asumirse que está relacionada con la variación geográfica de la favorabilidad ambiental para la especie. De ese modo, si entre las poblaciones locales existe una zona muy favorable, su persistencia en el tiempo será mayor porque se facilitará la conectividad entre dichas poblaciones locales, así como los procesos de inmigración. Por el contrario, si la favorabilidad es muy baja su persistencia en el tiempo se verá dificultada por la baja conectividad entre ellas. Esto puede tener importantes consecuencias en las estrategias de conservación de la especie (Hanski 1996), o en por el contrario en su deseable extinción como puede ser el caso de una plaga.

El objetivo de este capítulo es identificar qué mariposas presentan una estructura metapoblacional a la escala considerada y determinar la conectividad entre las parcelas que componen el conjunto. Dado que Hanski (1998, p. 47) hace equivalente las parcelas que forman parte de una metapoblación con aquellas en las que las condiciones son favorables, estén ocupadas o no, en este capítulo se ha procedido a la determinación de las áreas de población local a partir del criterio de alta favorabilidad ($F \geq 0.8$) independientemente de que la presencia de la especie esté constatada (parcela ocupada) o no (parcela desocupada) para cada una de esas cuadrículas. El conjunto de todas ellas, en el caso de cada especie, concreta el territorio de su metapoblación en la Península Ibérica.

5.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

5.2.1.- Área de estudio y enfoque metodológico

Al tratarse de un derivado del capítulo 3, los fundamentos técnicos y metodológicos son los mismos que en aquel. La Función de Favorabilidad se ha proyectado sobre el territorio de la Península Ibérica representando cartográficamente la zonificación resultante al establecer las dos categorías definidas, favorabilidad alta: $F \geq 0.8$; favorabilidad media: $0.2 < F < 0.8$

Para los objetivos de este capítulo se ha concedido atención especial a las zonas de favorabilidad alta donde no hay constatada presencia de la especie. Tales territorios no pueden tener la consideración de núcleos o áreas fuente por razones obvias, al no apreciarse población actual. No obstante, se desconoce si la ausencia como dato sobre una cuadrícula se debe a un valor constatado o a una falta de prospección sobre el territorio, lo que ya plantea una primera necesidad de revisar ese aspecto y profundizar en el conocimiento del territorio si la falta de datos deriva del trabajo de campo.

En el primer caso queda de manifiesto su imposibilidad de emitir propágulos y en el segundo, se presenta como zona de alto interés a investigar. Esta última circunstancia favorece la optimización de los esfuerzos de prospección en territorios donde no existen presencias confirmadas.

Por su parte, los territorios de favorabilidad intermedia se sitúan en la matriz general pudiendo funcionar como conectores entre núcleos isla o incluso entre sumideros, posibilitando el flujo migratorio entre ellos y los procesos de recolonización en casos de graves crisis demográficas.

Así pues, se considera que las cuadrículas con alta favorabilidad, $F \geq 0.8$ pertenecen a la metapoblación de una especie esté o no constatada su presencia en ellas (Hanski, 1998). Unas y otras tienen la consideración de "parcelas ocupadas" y "parcelas desocupadas".

Las zonas intermedias presentan un papel variable que dependerá del valor que en cada caso adquiera la Función de Favorabilidad. Es posible estudiarlas de forma particular para una especie dada en una zona concreta o el territorio entre dos

núcleos que pertenezcan a la metapoblación (núcleos isla o poblaciones locales) como búsqueda de conectividad.

El análisis de ese territorio intermedio donde se encajan las diferentes islas o núcleos de una metapoblación concreta ha sido abordado en este capítulo considerando que se trata de una aportación poco usual y un enfoque distinto al tradicional en el estudio de metapoblaciones (Levins, 1969; Hanski, 1996; Van Nouhouys, 2016).

Ello ha sido posible tanto por el empleo de técnicas difusas en las que basar la concepción metodológica como por la existencia actualmente de herramientas tal que los Sistemas de información geográfica (GIS), con los que el manejo de grandes bases de datos y su procesamiento informático permite rapidez de cálculo y su proyección sobre la representación del territorio (mapas).

Con el programa Qgis como sistema de información geográfica y sus bases de procesamiento (GRASS) se empezó a indagar sobre el proceso llamado "Cálculo de costes". Esta función (*r.cost*) es un método de computabilidad aplicable a cartografía en formato rasterizado (mallas matriciales de datos) mediante la cual se analiza una matriz interterritorial con el objetivo de encontrar las rutas más favorables entre dos o más puntos en función de una variable de interés.

Como criterio técnico se trata de un análisis de fricción o rugosidad del territorio intermedio entre dos puntos en función de la variable que se considere. El concepto "coste" surge a partir de un enfoque económico o energético partiendo de una orientación de mínimos que suele ser siempre el caso.

Desde el enfoque de esta Tesis la variable de cálculo es la favorabilidad en el seno de la matriz entre núcleos poblados, y el objeto de búsqueda será la ruta que puede permitir o facilitar la conexión entre dos núcleos isla (máxima favorabilidad). En nuestro caso, el valor de la variable, a lo que se llama "fricción" desde el punto de vista del SIG, a nivel conceptual es un valor inverso al de favorabilidad. A mayor favorabilidad, menor fricción, menor resistencia al paso a través de la matriz. Ello se traduce en mayor conectividad o facilidad de conexión. Por tanto, para el cálculo ha sido necesario obtener los valores complementarios a los de favorabilidad en cada punto. Se ha necesitado conocer la "desfavorabilidad" para obtener sus mínimos.

La conectividad ha sido uno de los elementos de estudio principales en la ecología de metapoblaciones hasta el momento, en tanto facilita la persistencia de

las islas de población local o las condena a su extinción en más o menos plazo al determinar el proceso de recolonización por migraciones (Hanski, 1988). Esta conectividad ha sido expresada clásicamente como función directa de la distancia que separa dos núcleos de población (Hanski, 2004). En este sentido hay que señalar que un coste, desde cualquiera de los puntos de vista que se considere en un sentido geográfico, es un elemento donde la distancia también es un factor relevante, al igual que en otro tipo de ámbitos, lo es el tiempo (Hanski, 1998).

Siguiendo este proceso, se confeccionaron previamente los mapas de coste para las especies en estudio utilizando la favorabilidad como variable principal. Aparecieron entonces resultados extraños que no se correspondían con una acertada aplicación o interpretación del concepto. Puesto que la distancia es un elemento introducido en el proceso, y que el concepto favorabilidad es inverso al de fricción, se pensó que ha de ser a través de su complementaria la mejor forma de enfocar este problema. Fue así como se repitió de nuevo el proceso con el uso del valor 1-F como variable de cálculo en la fricción de la matriz territorial. Desde este punto de vista, la concordancia conceptual se encuentra más en consonancia con una relación proporcional causa-efecto. A su vez, la conectividad del territorio, es un valor inverso al de resistencia o adversidad (a menor fricción, bajos valores de 1-F, mayor conectividad). Con este cambio de foco se generaron resultados más coherentes.

Se ha considerado que una especie presenta una estructura metapoblacional cuando la relación entre el número de presencias en zonas de alta favorabilidad ($F \geq 0.8$) y el número de presencias totales es mayor de 0.5 y estas zonas de alta favorabilidad aparecen fragmentadas (Apéndice VI).

5.2.2.- Estructura de Metapoblación

Después de obtener para cada especie el gradiente de favorabilidad (F) a lo largo de la Península Ibérica, la serie de cuadrículas contiguas con valores de alta favorabilidad ($F \geq 0.8$) fueron consideradas parcelas "favorables". Al superponer cada mapa de favorabilidad ambiental sobre otro conteniendo los datos de presencia en la cuadrícula respectiva se revelaron las parcelas favorables ocupadas y vacías, puesto que las áreas favorables desocupadas deben ser consideradas en un análisis de dinámica metapoblacional (Hanski & Thomas, 1994). Cuando están

fragmentadas, esas parcelas representan la estructura metapoblacional de la especie. Este proceso permitió incluir el territorio potencial completo para cada especie, detectando aquellas cuadrículas favorables, que siendo desconocida su presencia, permanecen ocultas a primera vista. De este modo, se obtuvo uno de los dos factores considerados clásicamente por la literatura en el estudio de metapoblaciones, las parcelas de población local (Hanski, 1991). Se ha considerado que la distribución de una especie tiene estructura de metapoblación cuando las áreas favorables estaban fragmentadas (Levins, 1970) y la proporción de presencias en áreas de alta favorabilidad es mayor de 0.5 (más del 50% de superficie ocupada). De este modo, las especies generalistas (muy extendidas) o muy endémicas (restringidas a territorios muy concretos) se han evitado.

El supuesto de metapoblación no se cumple en los siguientes casos:

- 1.- Cuando las parcelas son de tamaño tan desproporcionado que la mayor de ellas actúa como masa continental y los procesos de extinción-recolonización afectan sólo a las parcelas más pequeñas.
- 2.- Cuando las parcelas están tan próximas entre sí que los individuos se mueven libremente entre ellas sin que se resienta por el efecto de fraccionamiento (la distancia entre núcleos, d , tiende a 0).
- 3.- Si las parcelas se encuentran tan distantes que no existe posibilidad de conexión entre ellas (d tiende a infinito), (Real, 2001).

5.2.3. - Análisis de conectividad

Ya se ha visto en el capítulo anterior la utilidad de la metodología y la representación cartográfica de la Función de Favorabilidad (FF) así como el análisis derivado de la misma detectando las potenciales áreas fuente y sumidero para cada especie. De modo similar se ha elaborado la cartografía correspondiente al territorio potencial que puede abarcar de forma favorable cada una de las especies ($F \geq 0.8$).

Tal como se viene comentando a lo largo de esta Tesis, la Función de Favorabilidad es un concepto difuso (Real et al., 2006). Resulta del procesamiento en conjunto de las variables ambientales más relevantes o incluso algunas otras que pudieran tener influencia destacable, a juicio de quién ejecuta el análisis. El proceso incluye simultáneamente los datos de presencia-ausencia de la especie. Con todo

ello, el territorio se caracteriza al poder asignar valores a la adecuación del mismo para que una especie prospere o no en él.

Como se ha visto hasta el momento, los valores de mayor interés son los que resultan de una favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) o baja ($F \leq 0.2$). Los primeros se asimilan al concepto Fuente y los segundos al de Sumidero según criterios ya establecidos (Pulliam, 1988).

Llegados a este punto se muestra interesante dirigir la mirada hacia el territorio donde la favorabilidad tiene valores intermedios ($0.2 < F < 0.8$). Que separe o conecte aquellas, que facilite más o menos la progresión de una especie a través de él, será cuestión asimismo de los valores que adquiera respectivamente en cada uno la Función de Favorabilidad.

Algunos de los trabajos relativos a dinámica de metapoblaciones que se han consultado (Hanski & Gilpin, 1991; Hanski, 1998; Van Nouhouys, 2016) parecen mostrar como sintonía común la dificultad para manejar el territorio intermedio entre núcleos poblados. Se restringen en la totalidad de los casos a manejar el concepto de distancia entre parcelas como elemento de dificultad que los individuos deben salvar para pasar de una a otra. También los tamaños de las parcelas y la fracción ocupada de las mismas por la población existente en cada una son valores que se operan resultando en una expresión matemática que tiene como finalidad principal establecer un modelo predictivo acerca de la viabilidad de la población, basada principalmente en su capacidad para emitir o recibir individuos o sus propágulos. Otros autores (Vandermeer & Carvajal, 2001; Fernández-Chacón, 2014) hacen consideraciones acerca de la importancia de la calidad en el territorio de la matriz intermedia que separa los núcleos de población. Sin embargo, también lo hacen sin prosperar en concreción alguna.

En análisis SIG este concepto de calidad se valora como dificultad de tránsito entre territorios y recibe el nombre de fricción (Olaya, 2006).

De modo esquemático podría decirse que da un índice de la rugosidad del territorio o valor relativo con el que una función o variable determinada incide sobre el punto que se quiera analizar y se relaciona con otros puntos del territorio intermedio. El término "fricción" empleado alude de forma imaginaria a la idea de resistencia al paso desde un punto, ubicación o parcela origen hasta otra final. Al

proceso de análisis se le conoce como "estudio de costes" (Olaya, 2006) asumiendo que se genera un gasto en el desplazamiento desde uno a otro punto.

Por regla general el estudio de costes es una relación proporcional con el factor considerado, y en tanto que es una suma, se trata de una proporcionalidad directa. Por tanto, a mayor distancia, mayor coste. Sirva como ilustrativo el ejemplo del cálculo de una ruta para desplazamiento entre dos puntos donde el factor de fricción considerado es la pendiente en tanto que influye o bien en el esfuerzo físico o en el consumo de combustible a emplear. Calcular la ruta con menor coste es el fin buscado, es un estudio de mínimos.

En el caso de la función F , el elemento de interés son los valores de la propia función que se proyectan sobre cada punto del territorio. El cálculo u objetivo es la obtención directa dado que lo interesante es la ruta o camino más favorable que conecta dos parcelas entre sí (valor de conectividad). Por tanto, se trata de un proceso de maximización.

Queda claro que el concepto favorabilidad es inverso al de resistencia o fricción. Dado que el coste es un proceso de proporcionalidad directa, y un estudio de mínimos, para encontrar la mejor conectividad, hay que usar la función inversa. En nuestro caso se obtiene a partir del complementario de F , que es $1-F$.

Resulta fácil entender la idea en cuanto queda claro que los puntos del territorio de la matriz intermedia difícilmente tendrán un único valor (heterogeneidad del medio). También resulta fácilmente asimilable el concepto de fricción (minimización) como inverso al de conectividad (maximización).

El procedimiento ha permitido analizar y obtener cartográficamente la mínima fricción ($1-F$) entre las áreas de población favorable de la metapoblación para cada especie.

El cálculo se ha realizado a través de la función $r.cost$ del SIG ($r.cost$ full para GRASS 6.0 y $r.cost.point$ para GRASS 7.0). En él se incorpora de forma implícita el valor de la distancia que separa las áreas de interés en el análisis. El proceso se lleva a cabo mediante suma de los valores numéricos que tienen asignados cada uno de los píxeles o cuadrículas de una malla raster. Con carácter previo hay que haber pasado cada uno de los mapas por la función "alineal raster" a fin de eliminar los valores 0 que aparecen fuera del mapa y convertirlos en "Null" o "No data" de modo que no influyan en el cálculo.

Por definición, el coste de pasar de una cuadrícula o pixel a otra contigua tiene dos formas de cálculo. Bien se toma la distancia ortogonal al borde para pasar de una a otra o bien se toma la diagonal que conecta ambas cuadrículas contiguas. En el primero de los casos, el valor del coste es el promedio entre los valores de la variable asignados a cada una de las cuadrículas contiguas o bien, en el segundo, se introduce un factor $\sqrt{2}$.

Así pues, por razones obvias, la fricción o coste de una variable aumenta con la distancia geográfica que media entre dos zonas, en tanto que resulta de una función proporcional a la misma. Sin embargo, el concepto favorabilidad, ha de seguir un proceso inverso al de fricción o resistencia. La distancia a partir de un punto o zona de favorabilidad alta influye de manera negativa en el territorio de su contorno. Concuere así con lo establecido en las fórmulas o modelos de cálculo para estudios de dinámica en metapoblaciones (Hanski, 1998; Levins, 1969).

El coste de pasar de un punto favorable a otro es la suma de los valores de la variable de cálculo (1-F) a cada una de las cuadrículas contiguas. Dicho paso se calcula usando un patrón de conexión "salto de caballo" que considera como vecindad, a efectos de cálculo, las cuadrículas contiguas según el movimiento del caballo en ajedrez. Esos valores fueron convertidos en valores de conectividad (entre 0 y 1) mediante el cómputo en cada cuadrícula:

$$\text{Conectividad} = 1 - [(\text{coste} - \text{coste mínimo}) / (\text{coste máximo} - \text{coste mínimo})]$$

5.3.- RESULTADOS

De las 222 especies estudiadas 21 no presentaron una estructura metapoblacional porque sus áreas favorables ($F \geq 0.8$) no estaban fragmentadas. Estas especies son: *Agriades glandon*, *Araschnia levana*, *Aricia nicias*, *Boloria dia*, *B. euphrosyne*, *B. napaea*, *Cupido argiades*, *Colotis evagore*, *Erebia gorgone*, *E. oeme*, *E. pandrose*, *E. rondoui*, *Heteropterus morpheus*, *Lasiommata petropolitana*, *Minois dryas*, *Melanargia galathea*, *Pontia callidice*, *Polyommatus fulgens*, *Pyrgus cacaliae*, *Parnassius mnemosyne*, y *Satyrium ferula*. Se trata de especies endémicas o de núcleo relíctico.

El listado de las 126 especies que tienen una estructura metapoblacional está en el Apéndice VI. Las 75 especies restantes, a pesar de presentar áreas favorables fragmentadas, no se consideró que tuviesen una estructura metapoblacional porque la proporción de presencias en las áreas favorables era menor de 0.5.

En el apéndice VII se muestran cartografiados los gradientes de conectividad para todas las especies con estructura metapoblacional. A continuación, como ejemplo, se describe en detalle la estructura espacial y su gradiente de conectividad para tres especies *Argynnis adippe*, *Brenthis ino*, y *Phengaris alcon* (Figs. 5.1-5.3). En la figura 5.1.A se muestra las cuadrículas muy favorables para *A. adippe*, incluyendo tanto las que tienen presencias constatada como aquellas donde la presencia de la especie no ha sido confirmada. El afloramiento de estas cuadrículas adicionales, desocupadas, puede ayudar a entender la dinámica de metapoblaciones para cada especie. Se hacen más visibles las posibilidades para los eventos de colonización-extinción que puedan darse en cualquiera de ellas, al ponerse de manifiesto la calidad del territorio circundante. Por regla general aquellas sin presencia conocida (en gris) se distribuyen como una faja perimetral a la zona considerada emisora (en negro), pudiendo tener consideración en cierto modo de zona tampón o amortiguadora entre el núcleo fuente y las zonas de favorabilidad baja o intermedia que las rodean (Fig. 5.1A).

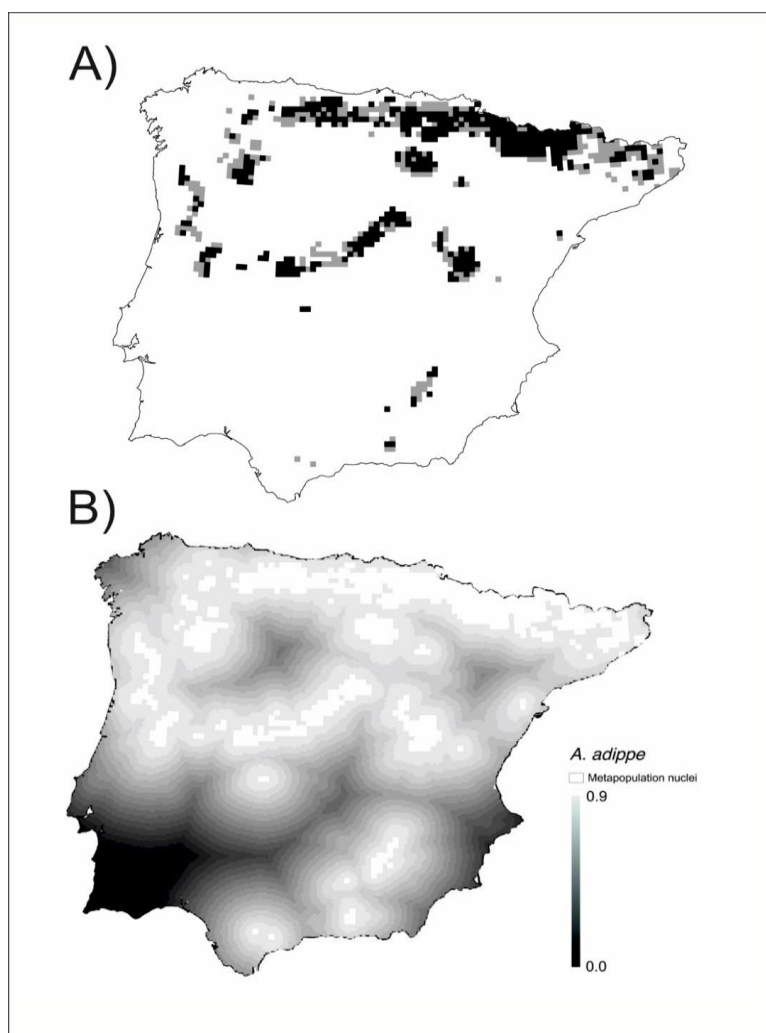


Fig. 5.1- A) Núcleos metapoblacionales de *Argynnis adippe*. En negro, las cuadrículas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) y presencias registradas, en gris aquellas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) y presencia no detectada. B) Gradiente de conectividad entre los núcleos metapoblacionales (parcelas blancas). La matriz ha sido graduada en una escala de dieciocho valores de conectividad con un rango 0.05 cada uno (escala de grises).

La agregación de las áreas favorables ocupadas y desocupadas conforman los núcleos de población local o islas de la metapoblación. En el caso de *A. adippe* aparece un núcleo principal en el norte y varios núcleos más pequeños dispersos por el resto de la Península. El gradiente de conectividad entre los núcleos metapoblacionales se muestra en la figura 5.1.B, donde en blanco se representan los núcleos de la metapoblación y en una escala de grises los distintos niveles de conectividad entre ellos. Se puede comprobar la clara preferencia de *A. adippe* por las zonas de alta montaña (altitud > 1000) ya que los núcleos metapoblacionales se corresponden con cadenas montañosas conectados entre sí por puentes de conectividad alta (en gris claro), mientras las zonas bajas actúan como depresiones

de conectividad (en gris oscuro-negro). Los núcleos del sur están claramente aislados de los del norte y también entre ellos por áreas con conectividad baja.

Parecido es el caso de *B. ino*, pero restringido a la mitad septentrional peninsular (Figura 5.2). Hay un núcleo principal y varios núcleos en las proximidades con una conectividad entre ellos alta (Fig. 5.2.B). Este tipo de estructura metapoblacional se conoce como isla-continente, de acuerdo con (Hanski & Thomas, 1994).

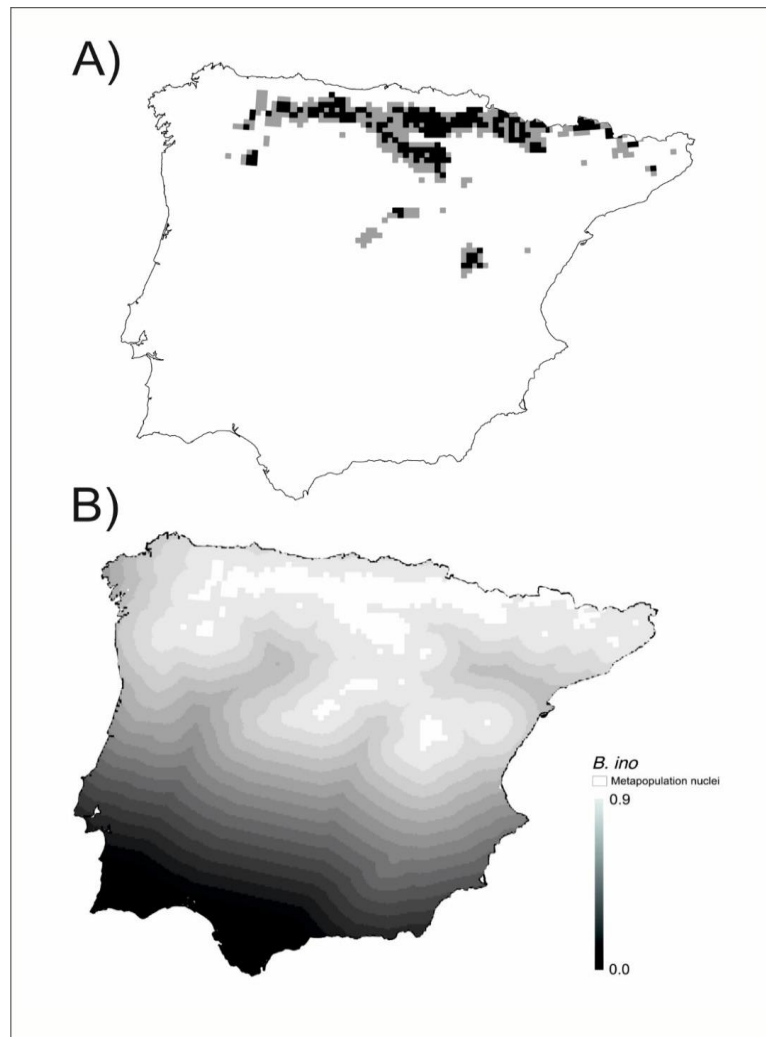


Fig. 5.2- A) Núcleos metapoblacionales de *Brenthis ino*. En negro, las cuadrículas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) y presencias registradas, en gris aquellas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) y presencia no detectada. B) Gradiente de conectividad entre los núcleos metapoblacionales (parcelas blancas). La matriz ha sido graduada en una escala de dieciocho valores de conectividad con un rango 0.05 cada uno (escala de grises).

P. alcon tiene una interesante estructura de metapoblación debido a que las áreas favorables desocupadas (color gris) son bastante más grandes que las áreas favorables ocupadas (color negro), prediciendo un territorio muy superior al constatado actualmente (Fig. 5.3A). El área de alta favorabilidad que aparece en el sur (Fig. 5.3B), se encuentra desocupada y su colonización será difícil debido a que la conectividad con otros núcleos es muy baja (< 0.1).

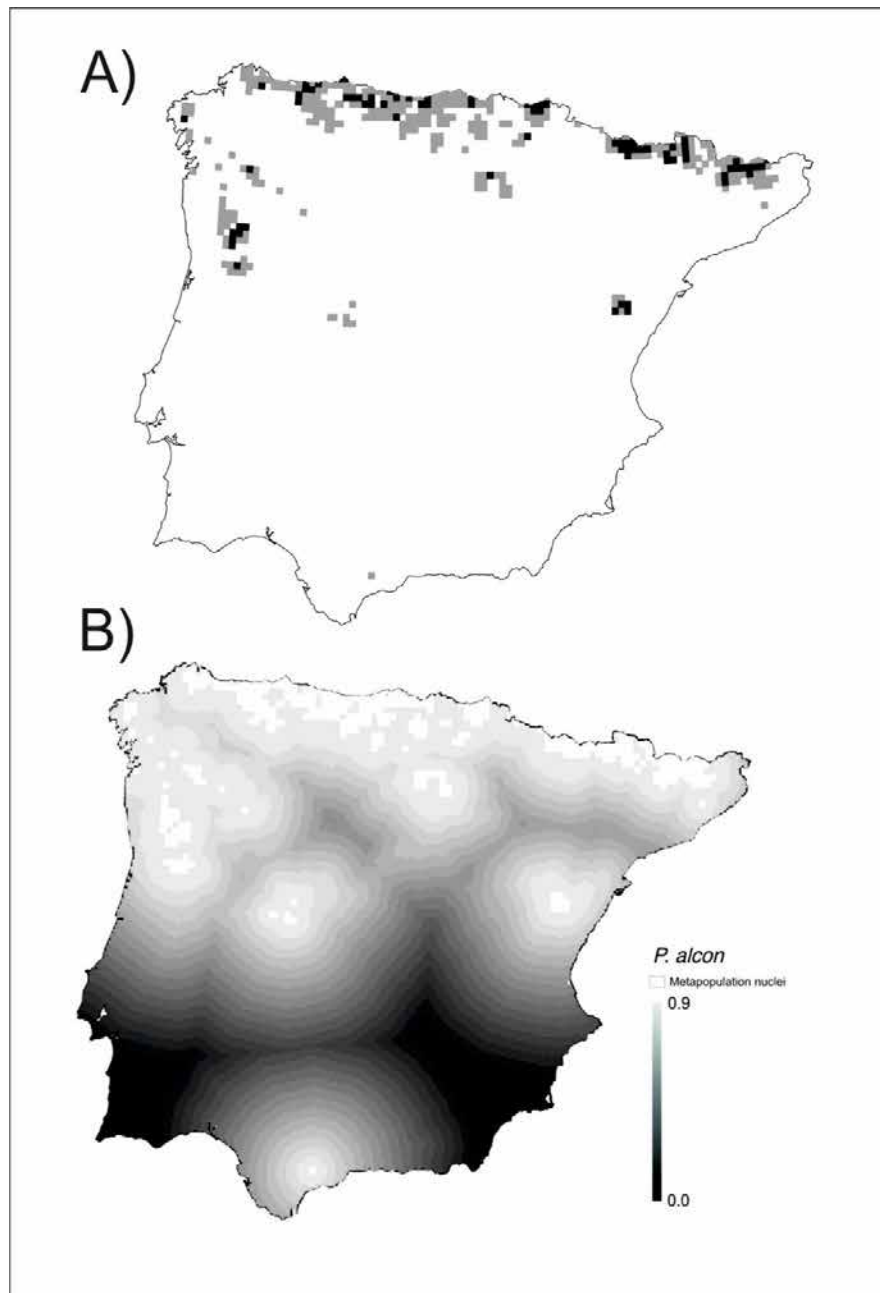


Fig. 5.3. A) Núcleos metapoblacionales de *Phengaris alcon*. En negro, las cuadrículas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) y presencias registradas, en gris aquellas con favorabilidad alta ($F \geq 0.8$) y presencia no detectada. B) Gradiente de

conectividad entre los núcleos metapoblacionales (parcelas blancas). La matriz ha sido graduada en una escala de dieciocho valores de conectividad con un rango 0.05 cada uno (escala de grises).

Las estructuras metapoblacionales son únicas para cada especie, aunque se han encontrado algunas similitudes en especies con ciertos paralelismos o afinidades geográficas, como es el caso de las especies con preferencia por la alta montaña. La mayoría de las especies estudiadas presenta una estructura de metapoblación del tipo isla-continente en la que los núcleos de la metapoblación no están drásticamente aislados, dado que la conectividad entre ellos es generalmente alta, > 0.7 (ver Apéndice VII). Esto significa que, si uno de esos núcleos más pequeños desaparece, por cualquier razón, podría ser recolonizado con individuos desde la parcela principal. Otra estructura de metapoblación repetida es la compuesta por núcleos de diferentes tamaños dispersos entre sí y sin uno que pueda considerarse principal. En este caso, la posibilidad de colonización entre los diferentes núcleos podría ser más difícil debido a que la conectividad con algunos núcleos es muy baja (< 0.1).

5.4.- DISCUSIÓN

5.4.1.- Utilidad de la Lógica Difusa para estudios de metapoblaciones.

Los resultados obtenidos sirven una vez más para poner de manifiesto la utilidad de esta metodología, destacando las zonas de favorabilidad alta para cada una de las especies tratadas. Se descubre así otro aspecto más en la biogeografía de las mariposas ibéricas, en cuanto muchas de las cuadrículas territoriales aptas para cada una de ellas no se habían alumbrado hasta el momento. Ello porque los territorios considerados han estado basados únicamente en las presencias detectadas.

"Una metapoblación es una población organizada espacialmente en subpoblaciones más o menos conectadas por canales migratorios" (Rodríguez Martínez, 2010), o dicho de otro modo, "una población espacialmente estructurada que persiste en el tiempo como un conjunto de poblaciones locales con dispersión limitada entre ellas" (van Nouhouys, 2016). En definitiva, se trata de una población que se presenta territorialmente fragmentada en una serie de parcelas o islas insertas en el conjunto de una matriz territorial donde no se constata la presencia

de la especie considerada y que se retroalimentan entre sí con un proceso interactivo de carácter migratorio.

El estudio de la dinámica de metapoblaciones en Ecología se ha abordado clásicamente a partir del tamaño de estas parcelas o núcleos y de la distancia que las separa en tanto que la conectividad entre ellas pueda incidir en los procesos de extinción y colonización entre parcelas ocupadas y desocupadas mediante procesos de emigración-inmigración entre las mismas. Como consecuencia, es la estabilidad del conjunto la principal preocupación y la finalidad de su estudio se orienta a la búsqueda de un estado de equilibrio que permita la persistencia de la población mayoritaria (Hanski, 1994; Hanski, 2011) o no, cuando se trata del caso de poblaciones indeseables (Levins, 1969).

La mayor parte de los análisis efectuados al respecto ha sido la búsqueda de ese estado de equilibrio y de una herramienta que permita describir la dinámica de interacción entre áreas de población local de cara a predecir la viabilidad de su persistencia. Ello se ha hecho hasta el momento a partir de factores tales como el área de las parcelas, la fracción ocupada y la distancia que las separa entre sí. En estudios de concreción se han incluido también factores ambientales como son las plantas nutricias (Hanski, 2011) y calidad del biotopo. En cierto modo, la consideración de elementos de este tipo cobra sentido en cuanto se vincula a la calidad del territorio conectivo que media entre los núcleos aislados entre sí.

El alumbramiento de la biodiversidad oscura permite la aproximación al tema a través del uso de la Función de Favorabilidad que da lugar a la visibilización de territorios no considerados donde la viabilidad de las especies es posible desde el punto de vista de las variables ambientales que se manejan. Se ponen de relieve también así muchos de los puentes que conectan o aproximan las parcelas visibles por la metodología tradicional. Son territorios que se deben considerar como pertenecientes al conjunto de la metapoblación, bajo la noción de parcelas desocupadas.

El enfoque que se presenta en esta Tesis posibilita evaluar la calidad de la matriz territorial entre parcelas haciendo factible el conocimiento sobre las condiciones conectivas entre aquellas de alta favorabilidad.

Los factores clásicamente utilizados para la evaluación de metapoblaciones hasta ahora no se cuestionan, ofreciendo una nueva interpretación o enfoque dado

que el conocimiento de la favorabilidad en el seno del territorio conectivo sugiere las posibilidades para la supervivencia fuera de los lugares de presencia conocida. Por otra parte, queda relativizado el factor distancia al ponerse de manifiesto que esta no influye desde un punto de vista meramente cuantitativo. El carácter cualitativo por incluir la "rugosidad" o fricción de la matriz que separa los núcleos poblados así lo condiciona. El resultado isotrópico o anisotrópico dependerá de las diferencias existentes entre las cuadrículas del recorrido total.

Todo esto, permite utilizar la metodología propuesta en esta Tesis como herramienta de biogeografía predictiva, pudiendo servir para el estudio de metapoblaciones en situaciones cuando el conocimiento de la demografía poblacional no resulte posible u operativo. Es el caso de la escala geográfica utilizada en el presente trabajo (Península Ibérica) o de una gran serie de datos (222 especies).

Las técnicas de modelación basadas en valores de probabilidad, por ejemplo, por aplicación de resultados de regresión logística directamente, podrían hacer esto también, pero, como ya se ha comentado, la probabilidad es afectada por la prevalencia de la especie (n.º de presencias) siendo más alta para especies de amplia distribución que para aquellas con distribución más restringida, independientemente de la calidad del territorio (Real, Barbosa, Vargas, 2006; Acevedo & Real, 2012).

Para representar un análisis comparativo con una variedad de especies, es necesario usar una herramienta común que compute la capacidad del territorio para mantener a todas las especies. La Lógica Difusa proporciona la noción de favorabilidad, que es esta idea común, en un modo operativo. Al igual que en el capítulo 4, donde se identificaron zonas fuente y sumidero para las mariposas ibéricas usando como herramienta la FF, en este caso se han ajustado el tamaño de los núcleos de metapoblación (mediante identificación y adición de las zonas desocupadas) y la conectividad entre ellos.

Para la mayoría de las mariposas, el este y suroeste de la Península Ibérica se han revelado como áreas con muy baja conectividad entre sus núcleos de población. Esas áreas son abundantes en territorios sumidero (ver Pulido-Pastor et al., 2018), lo que destaca la relación entre la teoría de metapoblaciones y la teoría fuente-sumidero y cómo la modelación con Lógica Difusa puede ser útil para la aproximación de ambas.

5.4.2.- Contribución para la Planificación en conservación de biodiversidad

No se puede concretar si este otro enfoque del estudio de metapoblaciones cambiará o no los planteamientos con los que se han estudiado hasta ahora estas cuestiones dado que en ninguno de los consultados se habla sobre una forma distinta de conocer las parcelas desocupadas que la meramente histórica. En general, dependen de la base de datos sobre presencias constatadas.

Con este nuevo punto de vista también se modifica el criterio de distancia entre los núcleos habitados. Dado que la visibilización de zonas oscuras (desocupadas) aumenta el tamaño de los núcleos territoriales, cambian por tanto la extensión del núcleo local, la proporción de superficie ocupada y reduce la distancia efectiva entre núcleos o parches de población (Carter & Prince, 1981; Hanski, 1991).

El concepto euclídeo de distancia geográfica ha de sustituirse por el de distancia anisotrópica dado que la fricción o su inversa, la conectividad, no son funciones directas de aquella sino que se ven influida por las características cualitativas que afectan a la variable considerada en la matriz que separa a los núcleos poblacionales.

La FF es una herramienta para modelar la distribución de especies que permite considerar los diferentes roles de cada parte del territorio de distribución de la especie (Real, Barbosa, Vargas, 2006; Barbosa & Real, 2012; Romo, Silvestre, Munguira, 2015). Toda la información que aporta puede tener carácter relevante desde el punto de vista de la gestión del territorio y la conservación de la biodiversidad sirviendo como herramienta con que justificar la protección de nuevas áreas (a priori desocupadas), la modificación de contornos (tamaño de los núcleos de población) o la desafectación de algunas otras protegidas (sumideros) en base a la importancia que puedan desempeñar en cada caso y circunstancia concreta. Evidentemente todo ello influye en el manejo de los recursos de cualquier tipo que puedan dedicarse en planificación o gestión de la biodiversidad.

La localización de los valores de favorabilidad en la matriz interterritorial permite un método cualitativo de evaluar las cuadrículas que la conforman más allá de la presencia-ausencia de plantas huésped para las larvas generalmente usado en estudios de población de mariposas, como Fernández-Chacón et al. (2014) recomendaron.

Conocido el valor de F en cada cuadrícula se establece un gradiente de favorabilidad a lo largo de la matriz que separa a los núcleos de población. Esto hará, con carácter general, más fácil entender los procesos demográficos y la dinámica que se genera en el seno de una metapoblación cualquiera al identificar la potencialidad ambiental del territorio conectivo. Este tipo de estudios se representa muy bien hoy en día mediante el análisis cartográfico a través de modelos digitales del terreno (MDT) y su manejo con sistemas de información geográfica (SIG).

Como "*la ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia*" (Cristoffer & Peres, 2003), para cualquier especie una cuadrícula vacía o en blanco puede representar bien una ausencia verdadera o una presencia no confirmada. Esta distinción es importante en términos de conservación de especies incluso si ambos tipos de áreas merecen ser preservadas. Rojas et al., (2001) propusieron que la probable área de distribución de una especie debería incluir las áreas de favorabilidad mayor o igual de 0.8 (equivalentes a aquellas con probabilidades mayores que 4:1 usadas en su estudio) contiguas a las áreas con presencia confirmada.

Usando este criterio se pueden distinguir las cuadrículas con presencia probable de la especie no confirmada, de las cuadrículas favorables probablemente desocupadas. Es posible modificar sutilmente el criterio de tales autores para los estudios de metapoblación mediante la consideración como probablemente ocupadas aquellas cuadrículas que forman parte de una serie contigua con al menos una presencia confirmada. Esto implica que las parcelas con al menos una cuadrícula confirmada son consideradas ocupadas en su totalidad, y que las parcelas favorables desocupadas son aquellas cuadrículas favorables contiguas con presencia no confirmada (Figs. 5.1A, 5.2A. y 5.3A).

5.4.3.- Implicaciones para una teoría corológica.

Las parcelas favorables desocupadas son críticas para comprender la dinámica de metapoblaciones de cada especie (Fernández-Chacón et al., 2014) y pueden ser desveladas por la modelación biogeográfica tal como la que se ha usado aquí. Por otra parte, la dinámica colonización-extinción que ocurre en cualquier especie puede llegar a visibilizarse también después del proceso de modelación, como resultado de la rugosidad o fricción del territorio entre parcelas ocupadas. Además,

el tamaño de parcela o núcleo llega a estar mejor estimado con la agregación de las parcelas no ocupadas.

Todo ello forma parte de la biodiversidad oscura del territorio analizado (Real, et al., 2017). La biodiversidad oscura es parte de la diversidad oscura (Pärtel et al.; 2011; Mokany & Paini, 2011). Mientras que la diversidad oscura se refiere a todas las especies potenciales en un territorio donde no están actualmente presentes, la biodiversidad oscura se refiere al grado con el cual el entorno local interactúa con la especie para su atracción o para filtrar individuos, dirigiendo por tanto los patrones de biodiversidad observada (Pulido-Pastor et al., 2018).

El concepto de biodiversidad oscura permite una nueva aproximación a la comprensión de la dinámica de poblaciones a través de la Función de Favorabilidad, dando como resultado la percepción de territorios ocultos donde la viabilidad de la especie es posible dadas sus características ambientales. Algunos de esos territorios pueden ser parcelas vacantes, pero sin embargo deben ser consideradas como pertenecientes a la metapoblación. Al mismo tiempo, la FF destaca los puentes que conectan los diferentes núcleos de la metapoblación (Figs. 5.1B - 5.3A y 5.4).

Las parcelas dentro de los ecosistemas terrestres no están inmersas en una matriz hostil homogénea (Fernández-Chacón et al.; 2014; Vandermeer & Carvajal, 2001; Prevedello & Viera, 2010), "*The matrix matters*" (Ricketts, 2001), y por tanto es imprescindible comprender sus características (Baum et al., 2004; Haynes et al., 2007). Esta aproximación ha permitido evaluar la calidad de la matriz territorial entre parcelas de metapoblación mediante la cuantificación de patrones de conectividad.

Hay situaciones, en las que se repite, o resulta aproximado, el patrón gráfico que se expresa en el mapa. Esto se ha podido apreciar en el caso de algunos géneros (*Argynnis*, *Melitaea*) o en el de algunas especies con marcada distribución geográfica, lo que lleva a inducir que se trata de una consecuencia derivada de preferencias ecológicas similares o de escasa diferenciación (especies del cuadrante noreste o de la Montaña Cantábrica).

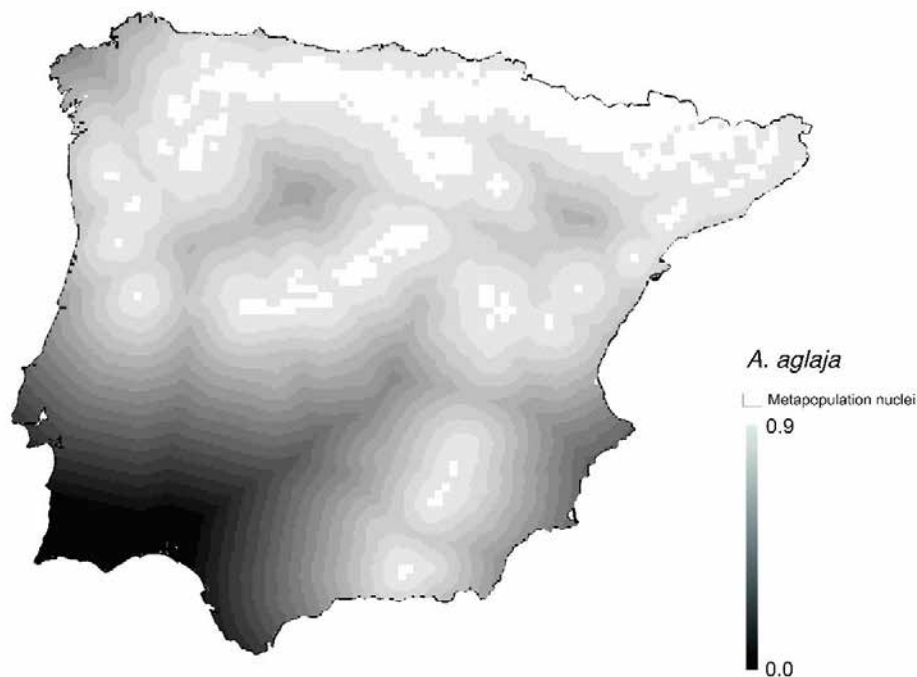


Fig. 5.4.- Núcleos metapoblacionales de *Argynnis aglaja*. Gradiente de conectividad entre los núcleos metapoblacionales (parcela blancas). La matriz ha sido graduada en una escala de dieciocho valores de conectividad con un rango 0.05 cada uno (escala de grises).

En la gran mayoría de los mapas obtenidos, queda patente la dominancia de sumideros en el Levante y Suroeste peninsular que ya se puso de manifiesto en el capítulo 4. Aparecen como zonas de tendencia a una conectividad muy baja tal como puede verse en el caso de las dos especies de *Argynnis* que muestran las figuras 5.1B y 5.4.

La favorabilidad de la matriz intermedia queda representada a modo de ondas cuya intensidad se degrada a medida que se alejan del núcleo de población local que les sirve como centro de difusión. Se cartografían así las posibles zonas de expansión o transición con un reflejo orientativo sobre la potencialidad de la misma y la posible supervivencia. Las figuras resultantes simulan la geometría fractal de la Naturaleza (Mandelbrot, 2009). Si bien a la escala presentada da un aspecto pixelado (construcción cuadrangular de Koch), puede intuirse que, a medida que se desciende en la amplitud de territorio y se aumenta el grano de resolución o grado de definición esa geometría es mucho más fraccionada (fractus).

Esta cartografía alumbraba también la sensación de que los territorios no son definidos y estancos, sino que tienen opciones de fluctuación entre las zonas de periferia donde la favorabilidad transita por niveles intermedios. La permanencia en

ellos de un posible inmigrante depende así de condiciones flotantes entre los valores extremos de las variables de cálculo (estocasticidad ambiental). En este sentido, los movimientos migratorios y la posibilidad de pervivencia de los propágulos queda reflejada de una forma gráfica más intuitiva que con una simple fórmula matemática función de la distancia y del tamaño de la población emisora.

En una línea algo diferente cabe tratar el concepto de umbral epidémico, establecido como herramienta para explicar los límites de la distribución biogeográfica (Carter & Prince, 1981). Estos autores consideran que la expansión de las semillas de plantas puede ser asimilable a la expansión de las enfermedades infecciosas y que el modelo epidémico determinístico que le da sustento puede ser usado para describir la ocupación de nuevos sitios. En él se habla de parcelas ocupadas y parcelas ocupables en la distribución de una especie con estructura de metapoblación desde un punto de vista diferente al clásico, que está más basado en rodales con poblaciones extintas (Hanski, 1998). En el modelo de umbral epidémico se definen como parámetros los siguientes:

x, el número de sitios susceptibles o parcelas ocupables en las que una especie podría vivir.

y, la cantidad de sitios "infectivos" o parcelas ocupadas desde las que la especie podría emitir propágulos.

β , tasa de infección o propagación, dependiente del número de propágulos emitidos por una parcela infectiva, eficiencia en la dispersión de los mismos y la probabilidad de establecimiento en los sitios susceptibles.

γ , tasa de remoción, dependiente de la duración de tiempo que los sitios infectivos permanecen ocupados.

En este sentido la biodiversidad oscura que se pone de manifiesto con estudios como el presente, los sitios susceptibles pueden asimilarse como parcelas ocupables, mientras que los sitios infectivos o propagadores (parcelas ocupadas) son asimilables en nuestro caso a las parcelas con presencia detectada y alta favorabilidad (Pulido-Pastor et al., 2018).

La tasa efectiva de dispersión (β) que se considera en el modelo puede ser equivalente para el caso que nos ocupa a la capacidad de emitir propágulos de una parcela. Esta coincide con la potencialidad que tenga un núcleo fuente para generar

individuos emigradores, eficiencia en llegar a una parcela desocupada y la viabilidad de los mismos una vez establecidos en ella.

Por su parte, la tasa de remoción (γ) que consideran estos autores sólo afecta a los núcleos infectivos, es decir, se puede considerar como un parámetro que sólo actúa en único sentido (salida), salvo que al quedar ocupado un sitio susceptible, pase a tener la consideración de sitio propagador y su tasa de emisión contribuya a la relación biyectiva con el núcleo al que debe su colonización, estableciéndose una conexión bilateral entre ambos que afecte negativamente a la extinción en la parcela parental. Desde ese punto de vista, parece más complicado su cálculo y se desconoce si estaba contemplado como posibilidad por parte de los autores.

En nuestro caso, lo relevante de este modelo es la demarcación clara de parcelas ocupadas y ocupables, así como la tasa de emisión desde las primeras a las segundas. Parece que un modelo epidemiológico no es muy asimilable al de una metapoblación con elementos de biodiversidad en la que se pretende la conservación o viabilidad del conjunto, procurando que la conectividad entre parcelas isla sea la mayor posible, como garante de la estabilidad total. Aquel otro, parece tener como objetivo deseable que el paso del proceso sea más bien el contrario, con una tendencia a minimizar tiempos. En este sentido, encuentra más relación con la orientación por la que Levins (1969) se fijó en las poblaciones fragmentadas y la supervivencia de los distintos núcleos de población a los que, en caso de una plaga, se tiende a querer eliminar (erradicación).

Esta teoría sí que guarda cierta semejanza con lo expuesto en este capítulo acerca de metapoblaciones y la dinámica de las parcelas ocupadas y desocupadas cuando en aquellas se dan valores altos de la Función de Favorabilidad ($F \geq 0.8$). No obstante, las parcelas desocupadas donde la Función de Favorabilidad presenta altos valores adquieren capacidad potencial de emitir propágulos o ejemplares al ser colonizadas dado que, los factores le son propicios. Pasan así a convertirse de sitios susceptibles en sitios infectivos, creándose así un flujo bidireccional que tiende a estabilizar el sistema. Este criterio propagador parece más práctico que el concepto Fuente (Pulliam, 1988) dado que no establece una vinculación sobre la tasa demográfica neta de la población que se considera, sino simplemente su carácter emisor. Consecuentemente es más aplicable al caso de especies migradoras, que se mueven estacionalmente y que según fases de su ciclo vital ocupan o desocupan unos u otros territorios como movimiento traslacional independiente a

su saldo demográfico neto. Valga como ejemplo el caso de las grandes migraciones estacionales de ungulados en la sabana africana donde la tasa demográfica sólo es positiva en el territorio donde se producen los partos sincronizados. El resto del territorio que ocupan a lo largo del año sólo presenta balance en decesos. Sin embargo, la pérdida de calidad del sitio de forma temporal (agotamiento forrajero) en uno u otro lugar obliga a su salida, ya que de lo contrario generaría efectos perniciosos en la población con un saldo demográfico claramente negativo.

También puede resultar más coherente hablar de zonas emisoras o necesarias para el tránsito (stepped-stones) en el caso de mariposas viajeras como es el caso de *V. cardui*, que se mueve anualmente a lo largo del año entre latitudes del Sahel africano y la Península escandinava. Esta especie da lugar a varias generaciones a lo largo de su trayecto sin que resulte operativo, de momento, comprobar las tasas demográficas efectivas en cada una de las parcelas por las que transita (Stefanescu et al., 2011; Stefanescu et al., 2012; Talavera & Vila, 2016). En casos como estos, las zonas favorables, ocupadas o no, son necesarias para la conservación a largo plazo de una especie, de ahí la importancia de su alumbramiento, conocimiento y protección.

Por su parte, las parcelas ocupadas con valores bajos de favorabilidad ($F \leq 0.2$), establecerían un flujo unidireccional acorde con la función sumidero a que se han asimilado (Pulliam, 1988), contribuirían claramente al aumento en la tasa de remoción de los sitios infectivos (γ), al intervenir negativamente en el tiempo de ocupación de aquellos, que parece más concordante con el planteamiento temporal que suele caracterizar a los procesos epidémicos.

Puede concluirse por tanto que la Lógica Difusa ofrece una nueva interpretación o soporte a través del conocimiento de los valores de favorabilidad dentro del territorio puesto que orienta sobre las probabilidades de supervivencia fuera de las parcelas de presencia conocida y es independiente de la dualidad presencia/ausencia de la especie (prevalencia). Todo esto permite proponer la metodología usada en esta Tesis como herramienta biogeográfica útil para el estudio de metapoblaciones en situaciones donde el conocimiento de la demografía de la población no resulta posible u operativo. Esto puede facilitar la comprensión de procesos demográficos y la dinámica generada dentro de cualquier metapoblación mediante la identificación del potencial ambiental o las parcelas de población y la conectividad espacial a escala biogeográfica.

CAPÍTULO 6

**MARIPOSAS DIURNAS Y
ESPACIOS NATURALES
PROTEGIDOS EN LA PENÍNSULA
IBÉRICA**

CAPÍTULO 6.- LAS MARIPOSAS DIURNAS Y LOS ESPACIOS NATURALES PROTEGIDOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

6.1.- INTRODUCCIÓN

La política de espacios naturales protegidos tiene su punto de inicio en la creación del Parque Nacional de Yellowstone el año 1872 en los Estados Unidos de América, el primer Parque Nacional declarado en todo el mundo. Los logros en materia de conservación conseguidos en aquel enorme territorio y la visibilización social llegada a nuestros días a través de una innumerable cantidad de documentos videográficos lleva a pensar así. Igualmente, el hecho de que una nación moderna establezca una declaración institucional a nivel parlamentario le confiere mayor credibilidad al hecho, sobre todo tratándose del que actualmente es considerado por muchos como el país más avanzado del mundo y paradigma de muchos ámbitos del desarrollo social.

Sin embargo, en su finalidad inicial, los parques nacionales no se pueden considerar como elementos de protección de la biodiversidad ni de sus ciclos naturales. El caso de Yellowstone, como posteriormente los de otros que le sucedieron en el resto del mundo, tenía una finalidad de promoción y conocimiento de la zona con fines turísticos. Ni siquiera con la finalidad de desarrollo rural que prima en la declaración de muchos de nuestros espacios protegidos actuales, dada la escasa implantación humana existente por entonces en el entorno del espacio, cuando apenas estaba completada la colonización del Far West pocos años después de finalizar la Guerra de Secesión. Aquello fue la consecuencia directa del descubrimiento de una concatenación de parajes sobresalientes dominados por la efervescencia superficial de la enorme caldera subterránea que se descubriría con posterioridad. La persecución hasta su extinción, tanto del elemento humano autóctono como de grandes depredadores, lobos, pumas, osos y sus efectos en cascada trófica descubiertos tras su reciente reposición (Ripple & Beschta, 2015; Beschta & Ripple, 2019) constatan que el concepto "protegido" estaba más encaminado al contenedor físico y su paisaje que al contenido biológico y sus procesos. A diferencia de los ecosistemas Mediterráneos, de larga tradición

antropizada, los del oeste americano tenían una dinámica mucho más natural. La eliminación de las manadas de ungulados salvajes (bisonte, berrendo), de su depredador apical más efectivo (lobo) y la construcción de carreteras y otras infraestructuras para la invasión de visitantes contradice claramente los más básicos principios de conservación de la biodiversidad.

No obstante, se creó un marco reglado que mantuvo intactos la mayoría de sistemas en superficie y un banco de pruebas perfecto para la experimentación a medida que la ciencia de la Biología y la Ecología fueron progresando. Por decirlo de otra manera, primó el concepto "parque" en su noción más básica del aspecto recreativo general al entorno urbano.

En el caso de España sucede algo parecido. La declaración de los primeros parques nacionales, Montaña de Covadonga y Parque Nacional de Ordesa-Monte Perdido en 1918, promovidos por el marqués de Villaviciosa de Asturias (Pedro José Pidal y Bernaldo de Quirós), bajo el amparo de la figura del Rey, tenían como objeto la salvaguarda y toma de medidas eficientes para la protección del rebeco (*Rupicapra rupicapra* L.) en el primero y de la cabra montés (*Capra pyrenaica* Schinz) en el segundo. Ambas, especies cinegéticas amenazadas en su día por las necesidades alimentarias y el furtivismo consecuente de las mismas entre la población general. Estos espacios, en sus primeros tiempos funcionaron más como cotos reales, al modo de la montaña de Gredos, que como espacios de protección de hábitats o especies.

El texto de la Ley de Parques Nacionales de 1916, además de escueto, resulta enormemente sorprendente y esclarecedor: *"Son Parques Nacionales, para los efectos de esta Ley, aquellos sitios o parajes excepcionalmente pintorescos, forestales o agrestes del territorio nacional, que el Estado consagra, declarándoles tales, con el exclusivo objeto de favorecer su acceso mediante vías de comunicación adecuadas y de respetar y hacer que se respete la belleza natural de sus paisajes, la riqueza de su fauna y de su flora y las particularidades geológicas o hidrológicas que encierren, evitando de este modo, con la mayor eficacia, todo acto de destrucción, deterioro o desfiguración por la mano del hombre"*. El primer objetivo es la dotación de vías adecuadas para su acceso. No se declara ninguno más hasta la década de los años 50.

Testimonios de su gestión son las prácticas de manejo de los ecosistemas, y sobre todo el mantenimiento de la actividad cinegética en ellos durante tiempo, así

como la aplicación de medidas persecutorias a los grandes depredadores hasta acabar con la presencia de lobo, oso o incluso la subespecie de cabra montés del Pirineo en fechas recientes (año 2000).

Estos espacios no fueron ajenos a la acción de las Juntas Provinciales de Extinción de Animales Dañosos (1956) ni a las prácticas de colocación de cebos envenenados promovidas por la propia Administración hasta el año 1974. El Torcal de Antequera, declarado Sitio de Interés Nacional en 1929 no resultó inmune a la instalación de industrias extractivas de la piedra que desfiguraron notablemente su singular geomorfología.

La muerte de un lobo que participaba en un programa de investigación (al que se le conocía como Lobo Marley), por parte de personal adscrito a la Administración, en el Parque nacional de Picos de Europa el año 2012, es también notorio signo de que la gestión en los Parques Nacionales sigue sin ser la más adecuada en tiempos actuales. Indicios de igual o mayor calibre son la continuidad de la Reserva Regional de Caza en el seno de ese mismo Parque Nacional tras su ampliación a territorios de León, en la que se pone precio al depredador apical de sus ecosistemas, la prórroga de la moratoria de caza establecida en la creación del Parque Nacional de Cabañeros o la exclusión de la finca "La Nava de San Luis" en la propuesta de futuro Parque Nacional Sierra de las Nieves pese a ser la más completa y representativa de todo el conjunto.

Otros problemas incluidos en la gestión de los Parques Nacionales es la prohibición de aprovechamientos comerciales, restringidos, inexplicablemente de forma exclusiva a la caza o a la madera, cuando no al aprovechamiento de pastos o de corcho. Ello dificulta o a veces impide la adecuada adaptación de sistemas que proceden de medios transformados por la mano del hombre durante siglos anteriores y cuya modificación se puede acelerar también de forma artificial. Cabe citar aquí el caso de las masas de pinar artificial existentes en el Parque Nacional de Sierra Nevada que se encuentran sin manejo de ningún tipo desde la declaración del mismo en el año 1999 abocadas al colapso natural. Esta falta de manejo las lleva a un retraso de decenios en el establecimiento de una masa natural, dada la carencia de fondos para la gestión del medio natural que se viene apreciando en las Administraciones Públicas al no entenderse como prioritaria.

Trabas de este tipo, llevaron a la necesidad de financiación de un proyecto de 400.000 euros de presupuesto para la intervención sobre la población de cabra

montés afectada por sarna durante el quinquenio 2000-2005. Ello podría haber sido asumido por aficionados a la caza bien de forma gratuita, o bien con tasas accesibles que como poco hubieran costado los gastos de personal necesarios para el buen control de la actividad por parte del Organismo gestor (Organismo Autónomo de Parques Nacionales del Ministerio de Medio Ambiente).

Sin embargo, tal vez la carencia principal, desde un punto de vista de la conservación de los ecosistemas, que es uno de sus objetivos principales expuestos en las respectivas leyes de creación, resulta ser la ausencia de restitución de las cadenas tróficas. Si la recuperación del oso ha tenido cierto protagonismo durante los últimos veinte años, no ocurre igual con el caso del lobo, pese a que se trata de una especie extinta en el territorio de muchos parques nacionales, pero con referencias históricas conocidas y no tan lejanas en el tiempo (caso de Sierra Nevada, Monfragüe, Pirineos o Cabañeros).

La proliferación reciente de jabalíes hace resaltar tremendamente esta carencia habiendo generado desequilibrios fuertes con capacidad de desestabilización y la destrucción de sistemas o merma de especies (roedores, lagomorfos, reptiles, insectos, anfibios, aves) en gran escala dada la habilidad omnívora de los suidos así como su potente capacidad reproductiva.

Esta es una acepción que no queda advertida por ninguno de quienes atribuyen a los espacios naturales protegidos la capacidad de salvaguarda o "paraguas" para las especies (Morán-López et al., 2019). Suponer un estado ideal en gestión y conservación a tales espacios obvia alternativas donde la conservación pudiese estar mejor lograda en base a la existencia de normativa general para la protección de especies sobre todo el territorio nacional y la existencia de ciertos niveles cercanos a lo prístino al margen de aquellos espacios (caso de los montes públicos).

Todo ello lleva a pensar que la finalidad de los espacios naturales protegidos es la de generar un sello de prestigio a los territorios marginales que por su escasa rentabilidad en los aprovechamientos de los recursos naturales que pueden generar, se intentan traspasar del Sector Primario al Sector Terciario por la vía de los servicios, canalizados principalmente a través del turismo. El caso de las estaciones de esquí y su exclusión de los espacios naturales en los que están insertos o próximos, es un claro ejemplo de ello. Las interferencias de la intensa presencia humana con la vida silvestre, son otra muestra de ello. Notorio es el caso de la distribución del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Zion (EE.UU.) en función de la presión

turística y sus consecuencias derivadas en cascada trófica como otro ejemplo más (Ripple et al. 2010).

Una de las últimas incongruencias legales declaradas por el Gobierno de España en materia de espacios naturales protegidos ha sido la expresada en el Catálogo de Especies Exóticas Invasoras (Real decreto 630/2013, de 2 de agosto), creado por la Ley 42/2007 de 13 de diciembre del Patrimonio Natural y la Biodiversidad (PNB) para seguir permitiendo el manejo de algunas especies que, pese a sus graves implicaciones ecológicas, resultaban de claro efecto en la alteración de los ecosistemas ibéricos.

Si en dicho Catálogo la no inclusión de partida de especies como el eucalipto (*Eucalytus sp.*) o el muflón (*Ovis orientalis musimon*) ya dejaba trazas de su carácter, la inclusión de la Disposición Adicional Quinta para permitir de forma discrecional el mantenimiento de actividades como la explotación comercial de algunas especies, ante las protestas presentadas por el Gobierno de la Junta de Andalucía en el caso del cangrejo rojo (*Procambarus clarkii*) o de la Federación de caza con el arruí (*Ammotragus lervia*) son una muestra clara de que la prioridad NO es mantener la salud o el equilibrio natural de los ecosistemas silvestres. El cangrejo rojo presenta una gran difusión en el ámbito del Parque Nacional de Doñana y además de entenderse inasumible su erradicación, mantiene una industria alimentaria asociada que se ha convertido de interés en la comarca de la marisma sevillana. El arruí, por su parte, tiene ya implantada una tradición cinegética en la región de Murcia, precisamente derivada de su expansión desde su introducción en la Sierra de Espuña (actualmente declarada como Parque Natural). Contravenir esa situación implica indemnizaciones económicas por limitación de derechos así como un notorio malestar social.

Disposición adicional quinta. Disposiciones específicas para el cangrejo rojo (Procambarus clarkii) y el arruí (Ammotragus lervia).

- 1.** *Este real decreto no será de aplicación a la comercialización de cangrejo rojo destinados a la industria alimentaria, de acuerdo con el artículo 1.2 del presente real decreto, que se regirán por la correspondiente normativa en materia de sanidad y consumo. En este supuesto las comunidades autónomas y ciudades de Ceuta y Melilla definirán el ámbito geográfico donde se autorice la extracción de esta especie con destino a la industria alimentaria.*

2. *En las áreas de introducción autorizada del arruí, realizadas con anterioridad a la entrada en vigor de la Ley 42/2007, de 13 de diciembre, y de expansión natural delimitadas cartográficamente en Castilla-La Mancha, Comunidad Valenciana, Andalucía y Extremadura, y en las que sea de aplicación la Disposición Transitoria Segunda, será obligatoria la elaboración de normas, planes o estrategias para su gestión, control y erradicación.*

Los primeros espacios naturales protegidos en España no tienen la figura de "Parque Nacional" o figura asimilable. Son los espacios incluidos en el "*Catálogo de los Montes y demás terrenos forestales exceptuados de la desamortización por razones de Utilidad Pública*" y su declaración se remonta a mediados del s. XIX (Real Orden de 30 de septiembre de 1859). Surgió como prevención por parte del Ministerio de Fomento a la Ley de Desamortización de bienes públicos elaborada por el ministerio de Hacienda. Se exceptuaban de su venta y paso a manos privadas los montes de pinos, enebros, sabinas, robles, quejigos, cualesquiera que sean sus especies, su método de beneficio y la localidad donde se hallaren. Se declaraban de dudosa venta y sujetos a un previo reconocimiento los encinares y alcornocales. Se podían finalmente enajenar fresnedas, olmedas, alamedas, saucedas, tarayales, retamares, tomillares, jarales y demás montes no comprendidos en las dos clases anteriores.

Esto fue consecuencia del anterior estatus "Montes de Marina", que son el reflejo borbónico en España de la misma iniciativa promovida en la Francia del siglo XVII por el ministro Colbert para fomento de los aprovechamientos en método de "monte alto" con la finalidad de producir madera por su valor estratégico para la construcción naval. La Marina, que siempre fue un gran elemento de dominio y prosperidad, experimentó una enorme trascendencia a partir del desarrollo de la navegación atlántica en el siglo anterior (Bauer, 1980; Gómez Mendoza, 1992). En este caso, los montes quedaron asegurados de la deforestación frente a la tala intensiva o el carboneo, con los beneficios indirectos asociados a hidrología y biodiversidad que ello supone, pero orientados en algunas ocasiones a una labor productiva al margen de su evolución natural.

Tal vez por eso la protección más efectiva del medio natural (montes) y de los hábitats que lo conforman, ha sido la implantación de los combustibles fósiles a

partir de los años 60 en nuestro país como fuente de energía, dejando en desuso la biomasa con fines combustibles. A tal efecto pueden contrastarse los resultados del Inventario Forestal Nacional durante los últimos sesenta años. Pero esta, no es una protección reglada.

En modo paralelo, la protección de especies, resulta mucho más eficiente a partir de medidas específicas para las mismas, así como el progresivo abandono de la caza como provisión necesaria para la supervivencia (pieles, carne) o en su acepción recreativa. En el caso español, el primer paso en fechas recientes proviene de la supresión de las Juntas Provinciales para la extinción de animales dañinos, así como el abandono de prácticas oficiales o promoción del uso de cebos envenenados pasando a su prohibición y dura persecución.

Que los espacios naturales protegidos no son garantía de nada queda más que patente en la recientemente implantada Red Natura 2000 (RN2000) en España, donde los planes de gestión requeridos y aprobados con carácter previo a la declaración como Zonas de Especial Conservación (Z.E.C) de sus anteriores Lugares de Importancia Comunitaria (L.I.C) son meramente documentos pantalla basados en una colección de objetivos y recomendaciones carentes de normativa aplicable o coercitiva que pueda limitar actuaciones dado que no poseen rango normativo ni estructura definida como en el caso de los Planes de Ordenación de Recursos Naturales o Planes Rectores de Uso y Gestión. En aquel caso, ni siquiera la conectividad ecológica, objetivo razón de ser de la Red, se encuentra regulada de forma que pueda articularse su garantía frente a actuaciones o intervenciones que la pongan en riesgo o la coarten, como pueden ser los extensos cercados de terrenos.

Tal vez su desarrollo parta de la premisa de que la palabra "protección" es una garantía para la conservación de hábitats o especies. Pero ello ni es exclusivo de los espacios protegidos ni estos, como se ha visto, son aseguradores frente al empuje de la actividad económica. Estrada et al. (2008), encontraron que la diversidad en mamíferos dentro de la Red de Parques Nacionales de España era inferior en 2015 a la calculada para el año 2002.

Pese a todo ello hay quién considera que *"el establecimiento de sistemas de áreas protegidas es la aproximación más común para prevenir la pérdida de biodiversidad y es la base principal de las actuales políticas de conservación. Consecuentemente evaluar cuánta biodiversidad esté representada por las áreas*

protegidas es uno de los principales asuntos en Biología de la Conservación" (D'Amen et al, 2013, Sánchez-Fernández & Abellán, 2015, Estrada, 2018). Treinta y cinco años de experiencia profesional en la cercanía de ese ámbito me llevan a diferir respecto a tales criterios. Por tanto, definiría el objetivo de este capítulo como evaluar en qué medida los espacios protegidos pueden coincidir con la distribución territorial de la diversidad de mariposas en la Península Ibérica y cuáles serían las áreas con alta diversidad de mariposas que quedarían sin tal cobertura.

6.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

6.2.1.- Análisis de huecos (*Gap Analysis*)

Uno de los métodos más utilizados para evaluar la diversidad que pueden albergar los espacios protegidos es el análisis de huecos o *gap analysis* (D'Amen et al, 2013, Estrada, 2018). Consiste en superponer las distribuciones de las especies que se quieran evaluar con la cartografía de las áreas protegidas, detectando el porcentaje de solape entre ambas (Scott et al., 1993; Jennigs, 2000). Se hacen visibles así los territorios que quedan fuera del rango de los espacios protegidos, a los que se les da el nombre de huecos.

El término "huevo" no tiene por tanto más implicación que la falta de coincidencia entre la determinada calificación administrativa de una zona y el territorio favorable (ocupado o no) perteneciente a la distribución de una especie. Para quienes creen en la coincidencia entre el concepto "protegido" y la calificación administrativa que se viene aplicando a determinados espacios rurales requeridos de promoción, aquel término significa "inseguridad" para una especie concreta con respecto a la persistencia de su población en el territorio que se considere. En ninguno de los autores consultados hasta la fecha aparecen referencias a la persecución de especies, destrucción de hábitats o hábitos nocivos promovidos desde la propia Administración gestora (envenenamiento indiscriminado) en los territorios calificados incluso con el nivel más alto. Téngase en cuenta por ejemplo que, en el caso de España, la declaración del Parque Nacional de Doñana (1969) es anterior a la prohibición oficial del uso de cebos envenenados (año 1983). *"Entre 1979 y 2010 (período de conservación y control racional) se ha constatado en España una tendencia creciente del número de eventos de envenenamiento y del número de individuos afectados. A pesar de la prohibición definitiva del uso de cebos*

envenenados en 1983 a través de una circular interna del ICONA, acabándose así con una medida de gestión legalmente fomentada" (Márquez, 2015).

Díaz-Gómez et al. (2013) propusieron el índice de inseguridad (*Insecurity Index*) como una medida de la cobertura de las especies por los espacios protegidos para su uso en análisis de huecos. El índice de inseguridad se fundamenta en la Lógica Difusa porque la cobertura de un espacio protegido sobre un área puede ser un concepto difuso. Las cuadrículas en que se divide un territorio para su estudio (en nuestro caso de 10*10 km²) pueden estar afectadas de forma nula, total o parcial por el marco administrativo que supone el estatus de protección. Es decir, cabe el rango completo de opciones que existe entre 0 y 1, tal como establece el marco de trabajo de la Lógica Difusa que se viene siguiendo en esta Tesis doctoral. A partir de la combinación del concepto difuso de la cobertura de protección con el también borroso de la favorabilidad (Real et al.; 2006), los autores definen el Índice de Inseguridad para cada especie en cada cuadrícula mediante la siguiente expresión:

$$I_{ij} = F_{ij} - (F_{ij} * P_j)$$

donde I_{ij} es el índice de inseguridad para una especie cualquiera i en una cuadrícula cualquiera j , F_{ij} es el valor de la Función de Favorabilidad para la especie i en la cuadrícula j y P_j es el porcentaje de cobertura de la cuadrícula j por el área protegida que se considere. El Índice por tanto es un valor del estatus de protección que recae sobre las cuadrículas con altos valores de favorabilidad. A menor cobertura de la protección sobre una cuadrícula, mayor es el valor del índice de inseguridad de esa cuadrícula. A mayor superficie protegida, mayor seguridad.

El Índice de Inseguridad para la especie i en toda el área de estudio viene dado por:

$$I_i = \frac{\sum_{j=1}^n I_{ij}}{\sum_{j=1}^n F_{ij}}$$

El índice engloba por tanto el aspecto ambiental, a través del valor de la favorabilidad y el aspecto territorial mediante el porcentaje protegido en el territorio de una unidad de análisis (cuadrícula 10*10 km²). Al ser su valor obtenido a partir de parámetros de carácter borroso o difuso, le da el mismo carácter. Por otra parte, la intervención de la Función de Favorabilidad desvincula estos valores del factor presencia (prevalencia). Como ya se dijo en el capítulo 2, la Función de Favorabilidad refleja el grado (entre 0 y 1) con el que los valores de probabilidad locales difieren de los esperados en base a la prevalencia de la especie ($F = 0.5$

corresponde con valores de probabilidad = prevalencia). Los valores de probabilidad dependen tanto de la respuesta de una especie a los predictores como a la prevalencia general de la especie. Sin embargo, los valores de la Función de Favorabilidad solo derivan de la respuesta de la especie a aquellos factores. Esta desvinculación de los valores de presencia observada remarca a su vez el hecho de que el análisis es independiente de la distribución instantánea de una especie y se centra en la de sus áreas favorables, ocupadas o desocupadas. Esto es útil desde el punto de vista de la independencia de los muestreos o cartografía de especies existentes y marca el camino a seguir en estrategias de conservación a largo plazo, al menos en tanto se mantengan los valores ambientales que marcan la favorabilidad de los territorios bajo análisis. Podría darse el caso de un bajo valor del índice de inseguridad (o alto de su complementario, el índice de seguridad S_{ij}) en un territorio de alta favorabilidad y presencia no conocida (área desocupada). Entra así dentro del ámbito de la Diversidad Oscura, en el sentido de Mokany & Paini (2011), Pärtel (2014) o la Biodiversidad Potencial de Real et al. (2017).

A partir de estas premisas, se procedió a calcular el índice de inseguridad de cada una de las especies de ropalóceros de la Península Ibérica con respecto al marco de protección que establece la RN2000. Para ello se usó la capa digital (shapefile) de los espacios de dicha red ecológica obtenida desde la web oficial de la Agencia de Medioambiente de la Unión Europea (European Environment Agency, <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/natura-12>). De ella se extrajeron los espacios naturales protegidos pertenecientes a la Península Ibérica (Fig. 6.1). Con sus datos georreferenciados a cuadrículas UTM se pudo averiguar el porcentaje de superficie protegida (P_j) en cada una de las cuadrículas $10 \times 10 \text{ km}^2$ de la Península. Los valores de la Función de Favorabilidad derivan de la metodología descrita en el capítulo 2 y de los resultados de los modelos (Capítulo 3, Apéndice III y Apéndice IV). La obtención del Índice de Inseguridad es directa mediante la expresión de cálculo antes indicada. Su complementaria ($1 - I_{ix}$) recibe el nombre de Índice de Seguridad, cuyo concepto, como valor de solape entre las áreas protegidas y las áreas de alta favorabilidad para una especie, tal vez sea más fácilmente comprensible.

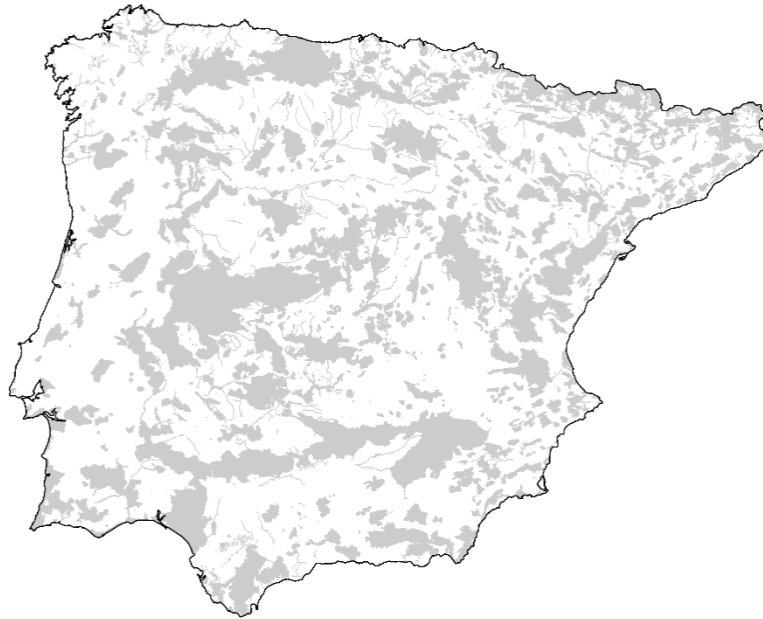


Fig. 6.1.- Espacios protegidos por la Red Natura 2000 considerados en el estudio.

El Índice de Inseguridad General (Overall Insecurity Index) se obtiene como cociente entre la suma de todos los valores para las cuadrículas del índice de inseguridad de una especie y la suma de todos los valores de la favorabilidad en las cuadrículas del área que se considera (en este caso, la Península Ibérica). Su complementario es el Índice de Seguridad General (Overall Security Index). A partir de este último, se obtiene la Representatividad (R) de la especie dentro del contexto de las áreas protegidas mediante el cociente entre aquel y la ratio de territorio objetivo cubierto por la red de áreas protegidas (Estrada & Real, 2018), en este caso la Red Natura 2000, cuyo coeficiente es de 0.2589.

$$R = (1 - I_i) * S_T / S_p$$

Donde S_T es la superficie total del territorio estudiado y S_p es la superficie protegida en ese territorio.

El valor obtenido da una idea del porcentaje de áreas favorables de una especie cubierta por la red de áreas protegidas (RN2000 en este caso) en relación con el porcentaje de superficie de estudio (Península Ibérica) cubierta por la misma red. Para las especies con valores de R mayores que 1 la cobertura de la Red Natura 2000 será superior a lo esperado por azar, dado que el porcentaje de áreas favorable

para dicha especie incluida en la red Natura 2000 es mayor que el porcentaje del territorio ibérico protegido (Estrada & Real, 2018).

Para determinar si la Representatividad de las áreas favorables en los espacios protegidos por la Red Natura 2000 es significativamente diferente de lo esperado por una distribución al azar de los espacios protegidos se realiza un modelo nulo (Sánchez-Fernández & Abellán, 2015). Se distribuyeron al azar por el área de estudio las cuadrículas cubiertas por la Red Natura 2000 y se calculó el Índice de Inseguridad y el Índice de Seguridad General. Se repitió el proceso 20 veces. Este proceso permite identificar las especies cuyas áreas favorables están mejor representadas en los espacios protegidos y cuales están peor protegidas (Estrada & Real, 2018).

6.3.- RESULTADOS

A partir de la proporción de territorio peninsular cubierto por la Red Natura 2000 (0.2589), se obtuvieron los Índices de Inseguridad para cada una de las 222 especies de mariposas diurnas de la Península Ibérica. Con estos valores se obtuvieron asimismo los respectivos Índices de Seguridad (su complementario) y los valores de Representatividad.

Al conjunto se le aplicó una serie de aleatorización de 20 repeticiones. Los resultados obtenidos se muestran en el Apéndice VIII.

Como puede observarse, la mayoría de las especies se encuentran con representatividad superior a 1 y el promedio de todos los valores es de 1,335. Esto quiere decir que la cobertura de los espacios naturales protegidos considerados (Red ecológica europea Natura 2000) sobre los territorios de alta favorabilidad para las mariposas de la Península Ibérica supera el porcentaje de territorio protegido en el marco superficial considerado. Muchos de los valores, superan el valor 1,5. De todo el conjunto, 12 valores son mayores de 2 y 13 menores que 1. La gran mayoría por tanto se encuentra en el intervalo entre 1 y 2 (Apéndice VIII). De las 13 especies con representatividad menor de 1 sólo *Euchloe bazae* es una especie catalogada en peligro de extinción en el catálogo español de especies amenazadas (Orden TEC/596/2019, de 8 de abril, por la que se modifica el anexo del Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas).

La Figura 6.2 muestra como gran parte de sus áreas favorables quedan fuera de los espacios protegidos por la Red Natura 2000.

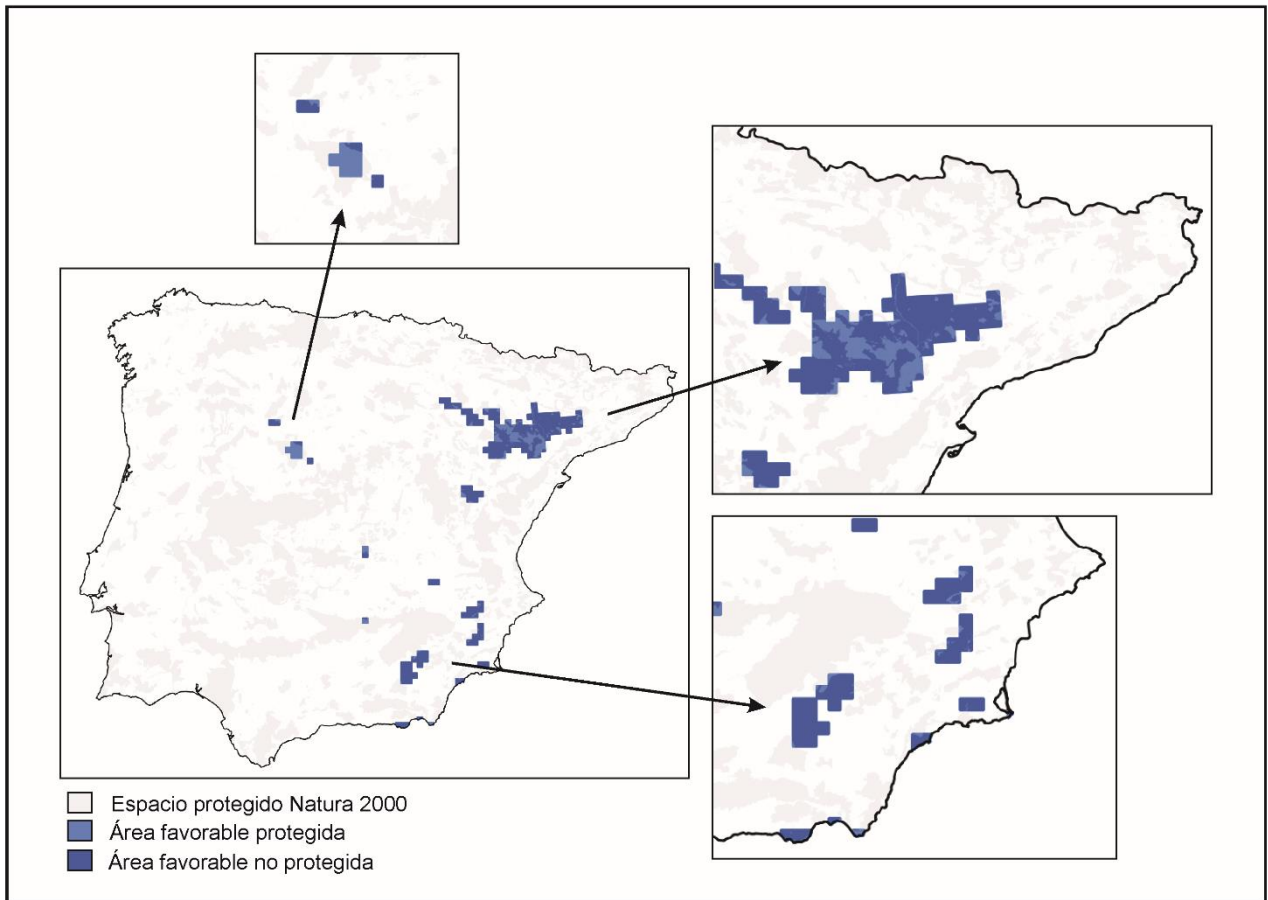


Figura 6.2.- Áreas favorables para *Euchloe bazae* protegidas y no protegidas por la red Natura 2000

Aparecen 12 especies con alta representatividad (≥ 2). Entre ellas no se encuentra conexión aparente dado que pertenecen a familias distintas (4 Lycaenidae, 5 Nymphalidae, 1 Pieridae, 1 Hesperidae, 1 Papilionidae). Sin embargo, todas tienen una distribución reducida vinculada a la alta montaña, principalmente Pirineos y Montaña Cantábrica. Dos de estas especies *Lopinga achine*, *Parnassius mnemosyne* están catalogadas como de interés especial y *Polyommatus golgus* están catalogada en peligro de extinción en el Real Decreto 139/2011. La Figura 6.3 muestra como los espacios protegidos por la Red Natura 2000 se solapan en gran parte con las áreas favorables de *P. golgus*.

La mayoría de las especies con alta representatividad tienen una distribución compacta, no presentando estructura de metapoblación salvo en el caso de las dos especies del género *Erebia* (ver Apéndice VII).

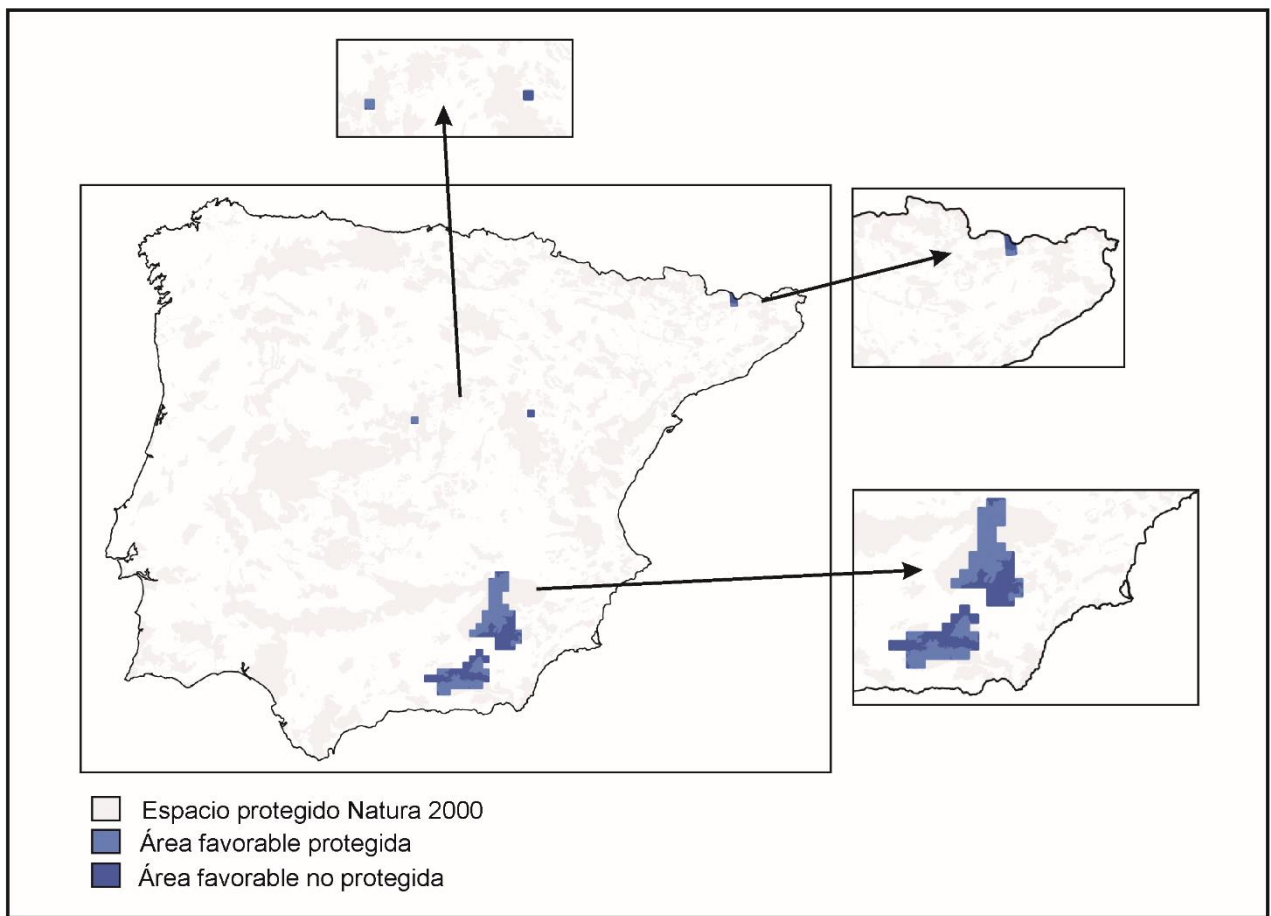


Figura 6.3.- Áreas favorables para *Polyommatus golgus* protegidas y no protegidas por la red Natura 2000.

6.4.- DISCUSIÓN

En base a los resultados obtenidos, la práctica totalidad de las mariposas diurnas de la Península Ibérica se encuentran bien cubiertas por algún tipo de espacio natural protegido. En este caso se ha usado la Red Natura 2000 (RN2000), cuyos espacios tienen desde el año 2016 la consideración de Zonas de Especial Conservación. La excepción es *E. bazae*, una especie en peligro de extinción, cuyas áreas favorables no están apenas protegidas por esta red (Apéndice IV, Figura 6.2.). Ya en Romo et al. (2007) se demostró que *E. bazae* quedaba fuera de la red de espacios ibéricos protegidos, aunque el número de espacios considerados era bastante más reducido que el considerado en el presente estudio (ver Fig 6.2). Para

otras especies como *B. napaea*, *V. virginiensis*, *Lycaena helle*, *Satyrrium pruni*, *P. cacaliae*, *Pyrgus cinarae* y *Pyrgus sidae*, que quedaban excluidas de las áreas protegidas en décadas anteriores, en el presente ha mejorado su grado de cobertura por la Red Natura 2000 (Carrión & López Munguira 2002, Romo et al. 2007).

La RN2000, siendo la de más reciente declaración, es también la más extensa en cada uno de los países miembros de la Unión Europea. En el caso español engloba a los de otras categorías previamente declarados por el gobierno nacional o los regionales. Así pues, es la más extensa y global. Esta premisa es una de las circunstancias que favorecen la amplia cobertura dada por esta Red a los territorios favorables para la mayoría de las mariposas ibéricas. No siempre se ha dado esta situación, en trabajos previos sobre la protección de la Red Natura 2000 para invertebrados amenazados en España, que incluía, varias especies de mariposas, se concluía que solo el 23% de dichas especies estaba preservadas por las áreas protegidas, cuando se exigía que el 95% de cada cuadrícula de 10*10 de su distribución estuviese dentro del área de reserva. Cuando se exigía que solo el 50% de la cuadrícula estuviese dentro del área de reserva entonces el 68% de especies estaban preservadas (Hernández-Manrique et al, 2012).

La amplia extensión de la Red Natura 2000, con un 25% sobre el territorio peninsular, es muy superior a la extensión ocupada por cualquier otra red de espacios naturales protegidos (Red de Parques Nacionales, Redes de Espacios Naturales Protegidos Regionales), teniendo en cuenta además que en estas últimas se incluyen espacios como los Monumentos Naturales o los Parques Periurbanos, que no están especialmente enfocados a la conservación de la biodiversidad, aunque su montante total es escaso. Estudios centrados en redes de espacios naturales protegidos más pequeñas (parques nacionales) generan valores de inseguridad más elevados (Estrada & Real, 2018), cuestión que no resulta extraña dado que la conservación de la biodiversidad en general ha mejorado en los últimos tiempos debido a un aumento de la concienciación general, así como el crecimiento de la superficie forestal nacional según revela el Inventario Forestal Nacional (IFN) del Ministerio:

(<https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventario-forestal-nacional/index.aspx>).

Por otra parte, la superficie total de Parques Nacionales es escasa en el conjunto nacional dado que su número además de pequeño (16) incluye territorios a veces no muy extensos, como es el caso de los asentados en territorio insular que además se encuentran en una Región Biogeográfica distinta a la que es objeto de estudio.

Curiosamente, en nuestros resultados apareció como altamente desfavorable, con carácter de sumidero, una zona del cuadrante suroeste peninsular, coincidente con las marismas del río Guadalquivir, donde se encuentra uno de los Parques Nacionales más famosos de todo el conjunto peninsular. Ciertamente, en este caso no tiene relación con el objeto tratado, dado que sólo se está considerando el solape entre espacios protegidos y áreas de alta favorabilidad para las mariposas, con lo que dicho espacio emblemático no sería objeto de coincidencia. Debe tenerse en cuenta que en las variables predictoras que se consideraron para nuestro trabajo, no se incluían las de hábitat o plantas nutricias, por lo que una zona de marisma, de gran inestabilidad anual en base a su carácter inundable, y gran especialización por el carácter halófilo de su vegetación, no tenía por qué ser detectada. Así pues, este área marginal para los usos humanos, también lo es para las mariposas ibéricas, debido a variables ambientales en las que no se incluyen las características intrínsecas de hábitat sino las genéricas de clima, topografía, litología y antrópicas ya mencionadas (Véase Tabla I, Apéndice I). El carácter de gran humedal en aquel área puede ser también un condicionante además del meramente climático.

Algo parecido, pero en carácter inverso ocurre con *Agrides zullichii*, especie endémica de Sierra Nevada en la que no aparece estructura de metapoblación a la escala considerada. Sin embargo, pese a su reducida población se han manifestado muchas zonas de alta favorabilidad en la alta montaña del levante, centro y norte peninsular (ver Apéndice VII). Barea-Azcón et al.; 2014 marcan una clara cuestión de escala dentro de la montaña de Sierra Nevada (Granada) que escapa por su mayor resolución a la usada en este trabajo (10*10 km²) pero que es debida sobre todo a la particularidad de una relación larva-planta nutricia que depende estrechamente de las particularidades dadas para el asentamiento de la planta hospedante (*Androsace vitaliana nevadensis*) en la que parecen afectar tanto cuestiones climáticas vinculadas a una combinación altitud-latitud que son únicas en la Península Ibérica así como a particularidades mineralógicas del sustrato (ausencia de clorita) que hacen extremadamente singular las características de esta población de lepidópteros. El caso es comparable al detectado para *Z. rumina* en el País Vasco,

donde falta su planta nutricia y en la que no se presenta la especie pese a presentarse cuadrículas favorables bajo los parámetros ambientales considerados en el estudio efectuado.

En los resultados obtenidos se detecta como circunstancia curiosa que las especies exóticas en la Península Ibérica (*C. marshalli*, *D. chrysippus*, *D. plexippus*, *V. virginensis*) han resultado en numerosas de las repeticiones efectuadas con índice de seguridad aleatorio menor que el real (Apéndice VI). En la mayoría de ellas incluso en la práctica totalidad de las repeticiones que se hicieron (20). Coincide también que, en la mayoría de ellas, el valor de su Representatividad es menor que 1 o ligeramente superior. Tales especies son menos frecuentes en los territorios de montaña y, salvo *C. marshalli*, tienen afinidades por los climas suaves de la proximidad litoral.

Para el resto de especies con valores de representatividad en torno a 1 no hay patrón diferenciable. La mayoría son de la familia Pieridae (*C. evagore*, *E. bazae*, *Euchloe belemia*, *Euchloe tagis*, *Zegris eupheme*) y HesperIIDae (*Gegenes nostrodamus*, *H. morpheus*, *Carcharodus tripolinus*), otras son Nymphalidae (*Chazara prieuri*, *Melitaea aetherie*, *Melanargia occitanica*) y sólo una de la familia Lycaenidae (*Zizeeria knysna*).

En el caso de la familia Pieridae podría pensarse que la mayoría de esas especies tienen en común el no estar asociadas a montañas. Muy vinculada a la familia botánica Brassicaceae, presenta géneros como *Diplotaxis*, *Raphanus*, *Eruca*, *Moricandia*, *Biscutella*, *Lobularia*, que suelen prosperar en ámbitos termófilos de las zonas bajas, lo que puede ser causa de su mayor presencia o detectabilidad en zonas no montañosas. Los ninfálidos y hespéridos señalados sí que se encuentran en zonas de montaña y *Z. knysna* es muy típica de la franja litoral, frecuente en jardines.

Como norma general las áreas protegidas suelen estar relegadas a zonas de montaña, donde por su litología, pendiente y relieve siempre fueron adversas al uso agrícola y a los grandes asentamientos urbanos. Como ya se ha visto a lo largo de este trabajo, bien por datos ajenos (Stefanescu et al., 2004) o propios (Pulido-Pastor et al., 2018), las montañas son las zonas con mayor favorabilidad y riqueza para las mariposas ibéricas. Sin embargo, el Índice de Seguridad General de la mayoría de las mariposas queda mayoritariamente por debajo de 0,5 (Apéndice VIII). Eso quiere decir que gran parte de su territorio favorable se encuentra al margen de las áreas

con esa calificación. Las especies con índice de seguridad mayor de 0.5 son especies con distribuciones bastante restringidas a zonas montañosas que suelen estar cubiertas por la Red Natura 2000 y es por ello que presentan los valores de representatividad más altos (Apéndice VIII).

Prácticamente todos los espacios montañosos de la Península Ibérica (Cordillera Bética, Sierra Morena, Sistema Central, Sistema Ibérico, Pirineos, Cordillera Cantábrica, Macizo Galaico, Serra da Estrela, Serra de Mamede) se encuentran parcial o totalmente incluidos en la RN2000, cosa que no sucede con otras categorías de espacios naturales protegidos, por lo que los cálculos de índice de inseguridad dan valores mucho más bajos (Díaz Gómez et al., 2013; Estrada & Real, 2018).

Cabe añadir que, en la mayor parte de los casos, la protección de la biodiversidad es más intrínseca a la conservación de los hábitats que le son favorables o adecuados. En base a ello nace la Red Natura 2000, cuyo principio generador es la serie de Hábitats de Interés Comunitario (HIC) y la red de Lugares de Importancia Comunitaria (LIC) surgida para garantizar un estado de conservación favorable de cuantos así se consideraron, bajo el hilo conductor de la conectividad ecológica. La consolidación de tales lugares como Zonas de Especial Conservación es lo que da forma a la actual Red Ecológica Natura 2000, de la Unión Europea. No obstante, la presencia de esos hábitats no es exclusiva de tal Red ni la cobertura de la misma es garantía del manejo que se hace de ellos en pro de su salvaguarda. Por otra parte, la falta de concreción y carácter reglamentario de sus Planes de Gestión, favorecen la vaguedad de los conceptos y el amplio margen para la laxitud a la hora de controlar actuaciones que alteran los hábitats naturales.

Prácticas consentidas como el cerramiento indiscriminado de amplios territorios con fines de aislamiento de megafauna dificultan o impiden la conectividad ecológica que se tiene por fin principal en la RN2000. Tales acciones se llevan a cabo principalmente con fines cinegéticos a los que no rehúsa la propia Administración gestora de los espacios o montes públicos (Valquemado, El Lugar Nuevo, Contadero-Selladores, Caballeras-Las Monteras, Navas-Berrocal). En este sentido destacan los espacios RN2000 de Sierra Morena, Montes de Toledo o los Parques Nacionales de Monfragüe y Cabañeros.

Los usos rurales tradicionales (selvicultura, ganadería, agricultura) han sido procesos coevolutivos con las especies de la biodiversidad asociadas a ellas y la

pérdida de aquellos, de forma rápida y notoria, incide negativamente en la rarefacción de las mariposas ibéricas (Dover et al., 2011).

"The matrix matters" (Rickets, 2001), es el concepto esencial (Hawkins and Porter, 2003; Fernández-Chacón et al.; 2014). Prácticas como los cambios de uso, de cultivo, conceptos como "mala hierba" o "combustible fino muerto" que llevan a la eliminación de vegetación herbácea o arbustiva (gramíneas, leguminosas, urticáceas, umbelíferas, labiadas y otras) por razones de competencia agrícola, incendios forestales o simplemente estéticas, acaban reduciendo sensiblemente la superficie disponible de recurso natural "libre de insecticida" en márgenes de áreas cultivadas, caminos, zonas ruderales, pastizales, cortafuegos y otras zonas donde aquellas vegetan de forma espontánea habiendo estado siempre disponibles para la libre disposición herbívora de la fauna silvestre, entre ella las mariposas. Estos usos no son exclusivos de los espacios naturales protegidos, sino que a veces son más promovidos y consistentes fuera de ellos por lo que el mantenimiento de los hábitats agro-silvo-pastorales es una de las principales garantías en la prosperidad de muchas especies de la biodiversidad mediterránea, en concreto, de las mariposas (Dover et al.; 2011). Es por ello que es preferible considerar el Índice de Seguridad, como un indicador de solape, en espera de cada caso particular y tal vez de una conciencia conservacionista que aún no se encuentra plenamente instaurada en los estamentos responsables de la gestión en los espacios naturales protegidos.

Esta es la visión particular que se tiene desde un punto de vista de la gestión después de más de treinta años prestando servicio en el seno de la Administración Pública en el ámbito de la gestión de espacios naturales y biodiversidad.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL

CAPÍTULO 7.- DISCUSIÓN GENERAL

Que el ser humano es muy distinto en cuanto a sus relaciones con el medio del que proviene es un hecho evidente que no requiere discusión. En ningún otro se puede diferenciar su producción (artificio) de los ciclos y ritmos naturales. Parece claro que esta característica se establece con la aparición de las primeras herramientas y utensilios (*Homo habilis*). Sin embargo, pese a quedar claro en la cadena evolutiva el progreso del cerebro homínido en cuanto a tamaño y posición en el conjunto anatómico, permanece indeterminado el desarrollo de su actividad y del ejercicio de la abstracción o razonamiento como elemento distintivo que supone la diferenciación cualitativa con relación a otros seres vivos.

El despegue del desarraigo entre lo artificial y lo natural debiera considerarse a partir del momento en que el homínido tiene posibilidad de sortear la mortalidad asociada a la estocasticidad ambiental. De esa forma puede modificar la tasa de crecimiento vegetativo de su población y escapar progresivamente de la regulación natural de sus comunidades. Aquella habilidad instrumental que le permitió una progresiva capacidad transformadora del medio, a veces incluso de forma potente, como fue la organización y ejecución de partidas de caza sobre grandes rebaños, puede establecerse como hito para marcar su menor grado de dependencia de los ciclos naturales.

El uso de útiles aumenta su sofisticación depredadora, la preparación de pieles para abrigo y la acumulación de reservas con las que enfrentarse a la incertidumbre. El posterior manejo del fuego incrementó aquella divergencia con el entorno de forma considerable. El manejo de la temperatura ambiental próxima y colectiva, convirtió la oscura y húmeda cueva en cálido e iluminado hogar. El uso del fuego por el género *Homo* está datado en torno a 1,5 millones de años (Sevilla, 2008), si bien la producción controlada del mismo parece fecharse en torno al medio millón.

Pese a la progresiva independencia de los ritmos naturales que el ser humano ha ido consiguiendo a lo largo del tiempo, no ha dejado de estar presente la necesidad de volver sus ojos a ella con objeto de aprovechar los recursos disponibles en su seno o, en tiempos actuales, de procurar la persistencia de los mismos. De este modo, la necesidad de encontrar la relación entre la biodiversidad

y su localización geográfica ha pasado por distintas etapas llegando a día de hoy como la ciencia de la Biogeografía.

Consecuencia de tan largo proceso de interacción entre lo antrópico y lo silvestre es la dificultad de encontrar un sistema natural en este Planeta que, de forma directa o indirecta, no se encuentre alterado o influido por la acción humana (Sevilla, 2008). De la conciencia de ello, y del riesgo que para la persistencia de hábitats y especies supone, surgió la Biología de la Conservación, como parte de la Gestión de Recursos Naturales. En la misma se ha pasado por distintas etapas a medida que el conocimiento de las especies y sus relaciones ecológicas ha ido progresando en el tiempo.

La tendencia actual en la gestión es la generación de modelos que permitan estimar de forma predictiva el comportamiento de un sistema determinado a fin de tomar decisiones en el momento presente. Tales esquemas de funcionamiento pueden ser de cualquier tipo, pero junto a su eficiencia o valor de cálculo es deseable la sencillez en su manejo y su carácter intuitivo.

En ese contexto se ha desarrollado esta Tesis doctoral. En el transcurso de la misma se ha abordado una nueva metodología basada en criterios borrosos o difusos con la principal finalidad de ofrecer operatividad a enfoques clásicos de la Biogeografía y la Ecología. En ella ha quedado expuesto un proceso que va desde el conocimiento de la distribución reciente de las mariposas diurnas en la Península Ibérica (García-Barros et al., 2004) hasta la detección de zonas favorables para cada una de las especies, pese a que su presencia en ellas no es conocida, y la facilidad de conectividad ecológica entre ellas.

Los modelos obtenidos aquí, mediante aplicación de conceptos pertenecientes a Lógica Difusa, marcan diferencias metodológicas notables con la forma operativa tradicional basada en la teoría de la Probabilidad. Ésta con sus valores extremos 0 y 1 tiene buena aplicación para aquellos campos dominados por la bipolaridad dicotómica. La tecnología informática es tal vez el ámbito más claramente definido a ese respecto.

Coetáneamente al desarrollo informático, se estableció el fundamento de la Lógica Difusa (Zadeh, 1964) para facilitar el tratamiento matemático y la programación en aspectos no tan claramente duales y en concreto para poder trabajar con ámbitos de conceptualización amplia. En palabras más técnicas, adaptar las matemáticas a la vaguedad o imprecisión del lenguaje humano.

Esto ha permitido aplicar el concepto "favorabilidad" al análisis de la distribución espacial a partir de la función del mismo nombre (Real et al.; 2006). Este concepto presenta como ventaja operativa la de superar el inconveniente de la prevalencia de la especie (razón presencia/ausencia) en cada una de las cuadrículas que se han utilizado como unidad de territorio (UTM 10*10 km²), algo que no es posible si se basan los cálculos en el concepto de probabilidad dado que la prevalencia de una especie es intrínseca al mismo. De ese modo se obtienen territorios "potenciales" para la especie frente a los territorios "actuales" que ofrecen las cartografías de distribución efectuadas en base a prospección. Esta metodología transforma la Biogeografía clásica en Biogeografía predictiva.

Es una metodología de trabajo usual en Fitosociología, dado que los mapas de vegetación real suelen distar mucho de los de vegetación potencial. En esencia la metodología de trabajo es la misma que se ha usado aquí. Evaluar los factores ambientales que propician la existencia de determinados elementos de biodiversidad y que por regla general no obligan a coincidir con las presentes en un momento dado por la afección de determinadas circunstancias. La metodología fitosociológica es mucho más antigua que la aquí aplicada y no se guía por modelos matemáticos sino por variables climáticas con horquillas de valores para los que se ha comprobado la favorabilidad de los mismos de cara a la existencia de determinadas especies de flora. Ello no es óbice para que la cartografía anterior sea revisada conforme a patrones de modelación matemática más acordes con las herramientas actuales de procesado de datos y su representación cartográfica.

Los modelos matemáticos posibilitan aproximaciones más precisas, así como evaluar la calibración de los mismos en base a distintos índices normalizados. Se ha generado así una herramienta de utilidad con aplicación directa a tres formas de trabajo en Biología de la Conservación.

1.- Biodiversidad oscura

En primer lugar, se ha generado una proyección sobre la cartografía existente de las mariposas diurnas ibéricas. Se ha partido del proceso descriptivo que ha llevado al asiento de los resultados de prospección haciendo constar las presencias detectadas sobre el territorio dividido en cuadrículas UTM de 10*10 km². A partir de ella se ha puesto en marcha una fase predictiva basada en la Función de Favorabilidad (Real et al., 2006) obtenida a partir de una modificación de la ecuación

de regresión logística. La primera presenta concreción dicotómica entre el sí y el no, la presencia o la ausencia. Su representación cartográfica genera mapas discretizados. La segunda está dotada de relativismo e inconcreción a través de un término tal que "puede ser" y encaja valores entre el sí y el no. Permite asignar valor numérico a ese concepto no conciso que en este caso se llama "Favorabilidad". Por ser un término "borroso" entra dentro del espectro con que habitualmente se expresan el lenguaje y el pensamiento humano y para el cual se definió en su día la Lógica Difusa (Zadeh, 1964). Su representación gráfica genera el mapa de una función continua frente a la representación discretizada que supone la cartografía descriptiva basada en la bipolaridad presencia/ausencia.

No existe colisión entre estos dos planteamientos. A la clásica Biogeografía descriptiva se agrega el enfoque predictivo. El contraste entre ambas permite aumentar el grado de conocimiento y la relación entre las poblaciones conocidas y el resto del territorio. La detección o alumbramiento de zonas favorables para la especie, en las que la presencia de la misma no está constatada, lleva en primera instancia a su consideración como herramienta de gestión. Se facilita tanto el diseño y presupuesto de nuevas prospecciones como la detección de necesidades relativas a la protección de un territorio en función de la vulnerabilidad de la especie. Esto puede generar huecos (gaps) y sugerir la ampliación de zonas protegidas existentes o bien excesos, con territorios de escasa utilidad en la dinámica territorial, sugiriendo la modificación de límites en aras de evitar sobreesfuerzo de trabajo, coste económico o de rechazo social.

Habiéndose gestado esta Tesis Doctoral en la matriz departamental de la Universidad de Málaga bajo la tutela del grupo de investigación de Biogeografía, Diversidad y Conservación que encabeza el Dr. Real resulta ineludible acudir a su argumentario científico sobre las características operativas de la Función de Favorabilidad. En ese sentido, cabe citar aquí los planteamientos establecidos acerca de ésta como herramienta para manejo de la Diversidad Oscura (Pärtel et al., 2011; Mokany and Paini, 2011) y la construcción de modelos de distribución de especies en una asimilación de tales con la ecuación de onda para una partícula en Mecánica Cuántica (Real et al., 2017).

Real et al. (2017) se decantan por la visión de la distribución de las poblaciones como una cuestión no determinística dado que la misma depende de un criterio multifactorial altamente aleatorio y difícilmente manejable o previsible. En ese sentido, la Función de Favorabilidad establecería un ámbito potencial para la

distribución de las especies. Por su parte, la concreción definida por las presencias detectadas en un ámbito territorial sería *"meramente una instantánea de las localizaciones de los organismos en el momento exacto en que fueron observados"*.

En esta dialéctica puede establecerse cierto paralelismo con el ya generado en el ámbito de la Geobotánica o de la Biogeografía Vegetal y la Fitosociología. Por un lado, se elaboraron los Mapas de Series de la Vegetación de España (Rivas Martínez, 1987), correspondientes a la vegetación potencial que puede asentarse sobre un terreno en función de los factores ambientales que la determinan (climáticos y edáficos). Por otro el Mapa Forestal de España, en sus distintas etapas históricas MFE400 (Ceballos, 1966) MFE200 (Ruiz de la Torre, 1995), MFE50 (Ruiz de la Torre, 2006) en los que aparecen la expresión vegetal del momento, o lo que en gestión forestal suele llamarse comúnmente "el estado real" de los montes, o del Inventario Forestal Nacional. El contraste entre una cartografía y otra ofrece en la mayoría de los casos grandes diferencias si bien, al estudiar la serie de sucesivas etapas para el MFE o la progresión del IFN se pueden apreciar cómo la sucesión natural ha ido en algunos casos aproximando las situaciones reales a las establecidas como potenciales por la cartografía de vegetación climática.

Así pues, toda especie tiene una probabilidad de estar en cualquier lugar, $P > 0$ (Real et al., 2017), pero configurándose un territorio en el que las proporciones entre F y P irán variando a medida que el territorio de alta favorabilidad (territorio potencial) vaya siendo incorporados al mapa de presencias detectadas (estado real) con lo que, al aumentar la prevalencia en el número de presencias, incrementará el valor de la probabilidad de detección P. Todo ello, con permiso de la genética y la mutación cromosómica, según la cual, siempre será desconocido el valor adaptativo de un ejemplar en un momento y lugar concretos. Siguiendo una clásica expresión de mi madre *"los bichos..., son bichos"*.

2.- Demografía asociada a la calidad del hábitat (Fuente-Sumidero)

En el año 1988, Ronald Pulliam estableció que la dispersión desde los hábitats fuente pueden mantener grandes poblaciones sumidero y que tal dispersión puede ser evolutivamente estable. En suma, es una valoración o aplicación desde un punto de vista demográfico de la teoría inicialmente establecida sobre una población distribuida en núcleos separados o subpoblaciones y entre las cuales se dan

intercambios de individuos mediante emigración-inmigración entre ellas (Levins, 1969).

Pulliam considera que una población está en equilibrio ecológico cuando el número de individuos no cambia con el tiempo, cumpliéndose que el balance nacimiento-inmigración-deceso-emigración ("bide" por sus siglas en inglés) es cero. A partir de esta condición establece como núcleo o hábitat fuente aquel en el que $n > d$ y $e > i$ y núcleo o hábitat sumidero aquel en el que $n < d$ y $e < i$. Los estudios demográficos necesarios para ello requieren censos frecuentes que ofrezcan resultados de la mayor precisión posible acerca de variables implicadas. Precisa además estimaciones de supervivencia por clases de edad, la diferenciación entre sitios disponibles de cría, la proporción de individuos flotantes y cuáles de ellos se exportan o importan en un núcleo de población.

Tal vez para el caso de aves coloniales puede quedar claro el parámetro "sitios de cría", entendiendo estos como aquellos lugares donde es posible "por simples cuestiones de espacio" instalar físicamente un nido. Sin embargo, en especies como grandes herbívoros o el que nos ocupa entre los insectos, no es ese un término tan limitante como pueda ser la disponibilidad de recurso alimentario. Parece pues evidente que, según especie y escala de trabajo, la obtención de tales datos puede resultar además de costosa, impracticable.

Como ha quedado expuesto en el capítulo 4, la metodología que se propone, basada en la Función de Favorabilidad, puede convertirse en una herramienta que haga operativa la aplicación de aquellos conceptos ya que los aborda desde una perspectiva más manejable (Pulido-Pastor et al., 2018). Básicamente se trata de redefinir los criterios o generar nuevas asunciones estableciendo como base que la dinámica demográfica de una población resulta de complicado conocimiento. (Pulliam, 1988) establece que una zona sumidero puede incluso formar parte de una población permanente, dependiente estrechamente del flujo inmigratorio que proceda de un núcleo fuente. Aquí, con un interés preferente sobre las aplicaciones en Biología de la Conservación, el concepto difuso de favorabilidad nos lleva a utilizar otros también borrosos como son los de estabilidad e inestabilidad, hasta ahora no empleados en la bibliografía consultada.

Una zona favorable es una zona estable para el progreso de una especie y una zona desfavorable será una zona inestable para la conservación de la misma. Las tasas demográficas siempre son variables debido a la estocasticidad intrínseca de

los procesos naturales (fenomenología meteorológica, disponibilidad de alimento, edad reproductora, fertilidad, viabilidad de la prole, predación,...) y así mismo los flujos migratorios tampoco resultan fácilmente determinables en función de los factores que pueden influir sobre ellos (distancia, pérdidas, conectividad, circunstancias ambientales,...).

De hecho, en la misma publicación que se cita (Pulliam, 1988) el autor establece que *"los hábitats sumidero pueden contener poblaciones muy amplias a pesar del hecho obvio de que la población sumidero desaparecería eventualmente sin una inmigración continua"*, reconociendo así el carácter inestable de las mismas. Asimismo, al tratar sobre conservación de especies considera que *"las decisiones de gestión de población basadas sobre estudios en hábitats sumidero podrían llevar a resultados indeseables"*. Es por ello que desde una perspectiva de conservación se considera desde aquí poner la atención sobre la estabilidad de una zona de cara a centrar en ella el interés y esfuerzos dedicados a conservación. Habrá años o temporadas en que tal zona estable se comporte como fuente, al emitir propágulos si la demografía es excedente y años en los que no o incluso su demografía pueda resultar eventualmente deficitaria (aleatoriedad de las perturbaciones).

Hay que hacer notar también el caso de especies que migran constantemente a lo largo de un extenso territorio en función de los recursos disponibles. Ocurre en grandes mamíferos y también en el caso de mariposas (*Danaus, Vanessa*). En casos como estos, las zonas favorables pueden no presentar valores demográficos, pero sí actuar como zonas de escala. Por su necesidad en el ciclo conjunto deben tenerse en cuenta desde un punto de vista de la conservación.

Ocurre algo similar con las zonas inestables, con conducta usual de sumidero, puede que en ocasiones aparenten ser estables en cuanto a su demografía o tal vez simplemente se comporten en la mayoría de las ocasiones como escalones intermedios entre otras zonas (stepped-stones).

En base a ello, se propuso asimilar las zonas estables (alta favorabilidad ambiental, $F \geq 0,8$) con presencia constatada al concepto de fuente. Krebs (1986), afirmando que *"Una población situada en un entorno favorable comenzará a aumentar su número"*, dejó escrita sentencia en ese mismo sentido. Análogamente, las zonas inestables (baja favorabilidad ambiental, $F \leq 0,2$) con presencia constatada se han asimilado al concepto de sumidero en el sentido establecido por Pulliam (Pulido-Pastor et al., 2018).

3.- Dinámica de metapoblaciones

Los viajes transoceánicos iniciados en el siglo XV por los europeos suelen considerarse el punto de partida para el despegue de la Ciencia moderna y el conocimiento de la biodiversidad mundial a escala global con un nivel hasta entonces no alcanzado. El salto al Pacífico y el armazón de islas allí existente sentó los pilares para los postulados de Wallace y Darwin sobre la Teoría de la Evolución, pudiendo considerarse también como las bases de la moderna Biogeografía de islas. Casi un siglo después (1967) McArthur & Wilson establecieron una Teoría para la misma, útil para explicar los procesos de colonización desde un continente productor de propágulos hasta una serie de islas de cabida determinada y situadas a distancias variables.

Aunque el hombre lleva interactuando con su medio y la biodiversidad que le concierne desde siempre, ha habido etapas en las que su capacidad o potencia modificadora del mismo se ha visto aumentada en progresión como poco, geométrica. La habilidad para fabricar herramientas ha sido tal vez su baza principal. Aparte de esta, sólo el manejo del fuego parece equiparable, al menos hasta la aparición de las máquinas modernas basadas en los gases de combustión. No obstante, la alteración del paisaje en Las Médulas, Riotinto, Nerva (España) o Massada (Israel) en tiempos de Roma con enormes movimientos de tierra son muestra de la capacidad de la tecnología mecánica o hidráulica desde al menos dos milenios atrás. Las magnas construcciones megalíticas de Egipto y las canteras necesarias para ello, se remontan incluso mucho más atrás.

En definitiva, el medio natural se encuentra desviado de su potencialidad natural por distinto tipo de perturbaciones, siendo las de carácter antrópico, cuando no las más potentes, sí las más persistentes. Ello lleva a lo que se conoce como fraccionamiento de los hábitats y a la segregación territorial de las poblaciones de biodiversidad como consecuencia. Se generan así parches o parcelas de población separadas entre sí, pero con un comportamiento diferente respecto a la biogeografía de islas en tanto que se establece una dinámica distinta a la que genera un continente o masa principal emisora. La mayor igualdad interactiva entre unos núcleos y otros es su principal característica, presentando una dinámica en la que los fenómenos de emigración-inmigración entre los mismos son los que caracterizan la persistencia a largo plazo del conjunto poblacional.

Levins (1969) fue el primero en establecer un modelo matemático para expresar esta dinámica de ida y vuelta que permitiera establecer visos acerca de la viabilidad de una población, al tener que tratar con la incidencia de una plaga agrícola. Un año después, Levins (1970) acuñó el término Metapoblación considerándolo como una población de poblaciones.

La teoría sobre metapoblaciones ha ido progresando desde entonces. En un principio se habla de recolonización, considerando por tanto que la población de una parcela puede quedar extinta temporalmente. Así pues, se requiere conocimiento previo de la presencia de una especie en un núcleo territorial determinado para su determinación como parcela vacía o núcleo de posible recolonización, "*La ausencia de especies puede ser también reflejo de extinciones locales, que son del mayor interés para los conservacionistas de la naturaleza*" (Pärtel et al., 2011).

En la bibliografía consultada, no se hace mención a los motivos que han provocado la descolonización del territorio ni tampoco la persistencia de factores que pudieran haber sido su causa. Esa dinámica poblacional en plagas de insectos encaja muy bien con el enfoque epidémico que algunos han usado para explicar la expansión a nuevos lugares y los límites de la distribución (Carter & Prince, 1981). Es una de las primeras publicaciones en las que aparece el concepto de sitios vacíos (*unoccupied sites*) en los que la población es capaz de prosperar una vez que llega a ellos. Una zona desocupada y susceptible (*susceptible site*) es una zona del área potencial. Este es el concepto de zonas de alta favorabilidad en los que la presencia no constatada lleva a considerarlas desocupadas y como territorio propio de la especie dada la potencialidad para su establecimiento y desarrollo en él.

La Teoría de Metapoblaciones tuvo bastante aceptación desde el primer planteamiento de Levins y ha sido desarrollada desde entonces por varios autores. Destaca especialmente Ilka Hanski con numerosas publicaciones, a muchas de las cuales se ha hecho referencia a lo largo de este trabajo. La Teoría de Metapoblaciones se diferencia de la de Islas en la existencia en esta de un gran núcleo principal emisor al que se considera como *mainland* o continente y que surte de inmigrantes a los núcleos isla o satélite. A diferencia de él, la de Metapoblaciones tiende a considerar una interacción mutua entre núcleos aislados, que no depende tanto de las diferencias en tamaño como de la dinámica de población recíproca que se establezca entre ellos. En sus propias palabras, "*la biogeografía de islas está relacionada con la cantidad de muchas especies ocupando una serie de islas, o hábitat*

isla, mientras que la dinámica de metapoblaciones es básicamente sobre muchas poblaciones de una misma especie. Mientras la biogeografía de islas asume una fuente de colonizadores, (un continente) las metapoblaciones tienen que hacerlo con la dispersión entre las poblaciones locales" (Hanski, 1989).

Así, considera como pilares base la proporción de población en cada núcleo, su capacidad emisora y la distancia entre núcleos como un indicativo de la posible conectividad entre ellos. De ese modo, la población en su conjunto actúa como un todo y tiene fuertes implicaciones en conservación. Hasta el momento, parece ser la mejor adaptación a la biología de la conservación para su encaje en la progresiva transformación y fragmentación de los hábitats que se viene produciendo en la distribución de las especies. *"Una metapoblación puede sólo persistir si, cuando es pequeña, la tasa de establecimiento de nuevas poblaciones excede a la tasa de extinciones locales" (Hanski, 1989).*

Casi diez años después de esta, aparece otra publicación (Hanski, 1998) en la que se destaca la importancia de las áreas no ocupadas para la conservación de especies. *"Una metapoblación clásica persiste como una población ordinaria de individuos, en un balance entre "muertes" (extinciones locales) y "nacimientos" (establecimiento de nuevas poblaciones en sitios no ocupados). En este respecto, la ecología de metapoblaciones comparte conceptos similares con la epidemiología; los individuos susceptibles e infectados representan parcelas vacías y ocupadas para los parásitos. Algunos resultados clave son esencialmente los mismos", "los gestores deberían empapar el mensaje clave de la dinámica de metapoblaciones clásica: los fragmentos de hábitat corrientemente desocupados pueden ser críticos para la persistencia a largo plazo".*

El trasfondo conceptual del criterio "inocupado" por parte de Hanski y otros autores (Levins, 1969; Carter & Prince, 1981) es distinto al que se considera aquí. Por lo general, vinculan las parcelas o núcleos vacíos a la dinámica colonización-extinción basando las mismas en el conocimiento previo de la historia local de cada núcleo. Es decir, se consideran núcleos vacíos aquellos que se han conocido ocupados en otro tiempo y que han llegado a despoblarse. Se les considera así como territorios potenciales, en tanto que una vez albergaron ejemplares de la especie en consideración. No se encuentra sin embargo en ninguno de ellos referencias a una potencialidad basada en otros parámetros. Es por tanto también, un proceso descriptivo o narrativo. Frente a esto, la propuesta que se hace aquí se proyecta desde un punto de vista analítico y predictivo. No se conoce la historia de

la parcela o cuadrícula. La ausencia de población se aproxima más a un valor "sin datos" que a un valor "cero". No obstante, Hanski (1989) ya hablaba de condiciones favorables y territorios no ocupados, dejando en el aire el modo de su definición o localización.

Algo similar ocurre con la Diversidad oscura (Pärtel et al., 2011), (Mokany & Paini, 2011). El primero, acuña el concepto "Dark diversity" como el número de especies que pueden ocupar potencialmente una zona debido a condiciones ecológicas particulares adecuadas (población potencial) y que en un momento dado no se encuentran o detectan allí (población local). La diversidad oscura se calcula como la diferencia entre la población potencial y la población local. Como ejemplo clarificador podría servir el marco de referencia ya citado que componen el mapa de vegetación potencial y el mapa del estado real (mapa forestal) de un sitio concreto. La diversidad oscura estaría formada por la serie de especies que no se detectan en un instante concreto (afinidad también con la aproximación de la biodiversidad a la teoría cuántica de las partículas). Esto, que es un postulado de amplia inconcreción, generó la aportación de Mokany & Paini (2011) ofreciendo una definición matemática al mismo. Para ello, propusieron medir la participación de cada una de las especies que forman el grupo potencial de especies en la región a través de su probabilidad de habitar una localidad específica. A partir de la suma total de cada uno de los tipos (todas, presentes, ausentes) resulta posible cuantificar la diversidad oscura y la ratio presentes/ausentes. *"La utilidad de la diversidad oscura a largo plazo, tanto para cuestiones ecológicas teóricas y aplicadas permanece poco clara, incluso esta nueva perspectiva sobre las especies ausentes es merecedora de una más amplia consideración y exploración"* (Mokany & Paini, 2011).

Como puede apreciarse, se constata la importancia de lo no visible. En el ámbito de la aproximación cuántica ya referida, vendría a ser el ámbito general que responde a la ecuación de onda de una partícula o especie y que queda fuera de la concreción que la hace visible en un momento dado por el hecho que la fija en un espacio y tiempo concretos.

La propuesta que se hace desde esta Tesis Doctoral es el uso de la Función de Favorabilidad (Real et al. 2006) para hacer prácticas todas estas cuestiones. Partiendo de la base de que un territorio favorable es un lugar adecuado para el desarrollo de una especie (Krebs, 1986) su alumbramiento encierra un carácter predictivo que lleva a establecer el territorio potencial para la misma. En este sentido resulta equiparable al concepto establecido por Pärtel et al., 2011 sobre Diversidad

oscura, sirviendo como herramienta para el cálculo de la misma sobre un territorio dado en el que se conocen los factores ambientales que pueden afectar a la misma. No obstante, dichos autores asumen que "Dark diversity" es un conjunto de especies de presencia potencial en un territorio donde no se hayan detectado en un momento preciso. Desde aquí se transforma ese concepto en el de territorios desocupados, donde la especie tiene condiciones favorables para prosperar. De igual modo, la metodología que aquí se presenta pone de manifiesto los sitios favorables no ocupados a los que hace referencia Hanski (1998) y cuyo cálculo o modo de obtención no deja definidos.

Respecto a otros postulados de este autor, como el de Función Incidencia (Hanski, 1991) o el de Dinámica de metapoblaciones de una especie simple (Hanski, 1991) donde se consideran procesos de extinción-colonización entre parcelas ocupadas y desocupadas, la proporción poblacional de los territorios ocupados y la distancia que media entre ellos, desde el punto de vista que se expone aquí, se modifica el carácter de algunas de esas premisas o se aportan conceptos nuevos.

El término "desocupado" generalmente asumido, deriva de la extinción de población existente en uno de los núcleos o islas de la metapoblación debido a la acción de los distintos procesos estocásticos inherentes a la misma. Ello supone el conocimiento de la historia pasada del territorio, lo que a veces resulta posible, y otras no, por simple falta de datos. Desde el punto de vista que supone la Función de Favorabilidad, la localización de las parcelas desocupadas es independiente de la historia pasada y se ajusta a aquellos terrenos de alta favorabilidad donde la especie no ha sido detectada. Dado el postulado de que la especie ha de prosperar allí una vez asentada sobre él (Krebs, 1986; Pulido-Pastor et al., 2018), se asume que la ausencia de datos puede ser debida bien a una situación coyuntural transitoria, bien a una falta de prospección o por último a una asincronía entre prospección y presencia. Algo que encaja muy bien en el sentido de la mecánica cuántica aplicada a la Biogeografía ya aludido.

En cuanto al concepto de proporción superficial en la parcela ocupada, se considera desde aquí que es una apreciación un tanto estática de la biología de las especies, sobre todo si en el caso de especies animales se trata, o especialmente de las mariposas como es el caso. Encontrar a *Vanessa cardui* L., en grandes cantidades en el monte Genalgandúa (Jubrique, Málaga) durante el mes de marzo 2017, es un claro indicio de su paso migratorio desde la vecina África, dada la proximidad del Estrecho de Gibraltar. Considerado desde un punto de vista estático o más

determinístico podría servir para marcar la presencia de la especie en el lugar si la visita al mismo fuese tan puntual como suelen hacerlo algunos censos o campañas de recolección. Ello arrojaría también números de censo seguramente con un sesgo al alza bastante considerable.

Valga ello como ejemplo del comportamiento no determinístico de la biodiversidad y de la dificultad de caracterización de los sistemas naturales en condiciones reales alejadas de los modelos y ensayos de campo. En un sistema abierto de relaciones recíprocas emigración-inmigración hay que suponer flujo constante y reversible de individuos. Lo que en un momento dado actúa como receptor, puede convertirse en emisor y viceversa. La aleatoriedad del comportamiento en los flujos no depende solo de la demografía o saturación de una parcela. El nomadeo pastoral o depredatorio por ejemplo altera ese tipo de premisas. Ello complica mucho el estudio de las dinámicas poblacionales. Conocer por tanto la favorabilidad de un núcleo o parcela de territorio permite fijar o descartar la misma como territorio potencial para la especie al margen de su dinámica demográfica o de flujos migratorios.

Por último, desde nuestro punto de vista, también se trastoca el concepto de distancia entre núcleos isla. Desde el planteamiento que aquí se propone, el afloramiento de parcelas no ocupadas, aumenta la superficie de los núcleos de población cuando son colindantes con otras ocupadas, reduciendo en ese caso la densidad poblacional del núcleo conjunto en términos de superficie. Por otra parte, también reduce las distancias de separación entre núcleos de población.

Pero lo que consideramos más destacado es el cambio de concepto, debiendo abandonarse el criterio de distancia euclídea y adoptar el de distancia anisótropa, dependiente de la calidad o fricción de la matriz interterritorial que las separa. Esto incide directamente en las ecuaciones de flujo y también en el concepto de conectividad ecológica entre poblaciones locales.

Espacios naturales protegidos y conservación de la biodiversidad

La declaración de espacios naturales bajo el calificativo de "protegidos" es una tendencia política que se considera iniciada en 1872 con la declaración del Parque Nacional de Yellowstone en los EE.UU. de América.

A nivel de España, es en 1916, con la declaración del Parque Nacional de la Montaña de Covadonga cuando se emula una decisión como aquella. Pese a lo que

muchos creen, aquellas actuaciones tuvieron más un enfoque más cercano al concepto de Parque que al de reserva para la biodiversidad. Claro en ese sentido son sus fines de creación orientados a la promoción de territorios marginales y la atracción de visitas turísticas para su conocimiento y disfrute (los geysers, la caza, el paisaje) y, sobre todo, la necesidad de poblar territorios marginales. En su gestión, el trato a la fauna silvestre, con la persecución-extinción de algunos de sus valores sobresalientes (osos, lobos, pumas) o la promoción de otros (grandes herbívoros de interés cinegético) contribuyeron a generar estados caóticos en sus ecosistemas que un siglo más tarde son más que patentes y reconocidos (Ripple et al., 2010; Beschta & Ripple, 2019).

En el caso español destaca el Dr. José Antonio Valverde como promotor de la protección de la biodiversidad en el entorno de los años 60. Su pensamiento se magnifica con la voz del Dr. Rodríguez de la Fuente, cuya capacidad divulgativa tuvo el carácter de fenómeno social. Entre sus logros, además de la declaración de varios parques nacionales, como Daimiel o Doñana se encuentran el cese del uso de la estricnina para cebos envenenados, la supresión de las Juntas Provinciales de Extinción de Animales Dañinos y la primera Ley de protección de especies de flora y fauna en España y la Ley de Espacios Naturales Protegidos durante la década de 1970.

Poco se ha escrito y menos gente sabe acerca de la repercusión del ferrocarril sobre la actividad en la montaña. La producción de traviesas de madera para el ente público RENFE llevó a la organización del Servicio de Explotaciones Forestales de la RENFE, quién organizó el aprovechamiento maderero de numerosos montes en lugares tan reconocidos hoy como Sierras de Cazorla y Segura, Serranía de Cuenca o la mismísima Sierra del Real en Málaga (Cruz Aguilar, 1994). La modificación constructiva que hizo uso del hormigón en lugar de la madera para las traviesas de ferrocarril llevó al colapso de aquel aprovechamiento y su transmisión en cadena a los sitios rurales que dependían de ello a finales de los años 70. Este nuevo empuje acrecentaba la ya profunda crisis de la montaña por la intensa diáspora poblacional experimentada hacia los entornos urbanos durante los años 60 y 70.

La distribución de competencias a nivel de Comunidad Autónoma llevó a la proliferación de políticas de promoción rural, siendo Andalucía con la declaración de los Parques Naturales Sierra de Grazalema y Sierras de Cazorla-Segura y las Villas en 1985 una de las pioneras.

El objetivo principal de tales iniciativas no era natural, sino de promoción territorial buscando crear marcas de calidad capaces de atraer el caudal urbano como recurso turístico, al menos fluctuante, de nuevo a la montaña. Ello cristaliza a finales de esa década en la Ley 2/89 de 18 de julio, de Espacios Naturales Protegidos en Andalucía, y a nivel nacional en la Ley 2/89 de 27 de marzo de Conservación de la Naturaleza y Espacios Protegidos.

A ese respecto, escribe Cruz Aguilar (1994) *"La conservación de la naturaleza y el ecologismo de salón, el turismo popular: La conservación de la naturaleza y actividades recreativas, son necesidades sentidas, en las sociedades modernas, por las poblaciones urbanas y cuya realización práctica va a suponer una nueva carga, sin compensación justa, que recaerá sobre los hombros de los montañeses.....La declaración de una zona como parque natural puede ser uno de los pasos más eficaces para su degradación,.....A partir de la constitución del Parque de Segura, Cazorla y Las Villas han ardido unas 5000 hectáreas arboladas, Monfragüe sufrió un incendio que destruyó 4000 hectáreas. En agosto de 1991 un incendio arrasó 9000 hectáreas en la Serranía de Ronda, afectando al Parque Natural Sierra de las Nieves. En septiembre de ese año ardían 700 hectáreas en el Parque Natural Sierra de Espuña. En septiembre de 1992 un incendio al parecer intencionado, destruyó en el parque natural de Grazalema 800 hectáreas y costó cinco víctimas. En octubre de 1993 un incendio afectó a 8000 hectáreas en Huétor-Santillán... Hágase una estadística de las destrucciones anteriores al establecimiento del parque y se comprobará cómo difícilmente se hubiera podido superar la destrucción dejando en la situación anterior o simplemente desprotegidas. Sólo una candidez irreal puede seguir proponiendo la ampliación de espacios protegidos sin modificar las pautas de actuación respecto de ellos. "*

Frente a la intención de promoción territorial existe la tendencia a creer en el calificativo "protegido" como una garantía de salvaguarda para los valores de biodiversidad incluidos en un espacio territorial. De ahí derivan los estudios de "análisis de huecos" (*gap analysis*) que generan cifras en torno a los valores de biodiversidad de aquellas áreas y su solape con la distribución de determinadas especies o grupos objetivo. De sus resultados derivan conclusiones acerca de lo relativamente protegida que se encuentra un taxón, grupo o conjunto de ellos, proponiendo modificaciones de diseño o la creación de áreas nuevas (Hernández-Manrique et al. 2012, D'Amen et al., 2013, Rosso et al., 2018).

Se obvian así circunstancias como la protección intrínseca que tiene un taxón determinado en virtud de una norma que así lo establece (Ley 42/2007 de 13 de diciembre del Patrimonio Natural y Biodiversidad, con su Catálogo de Especies Amenazadas, Ley 8/2003 de 28 de octubre de la Flora y Fauna silvestres en Andalucía), independientemente del lugar donde se encuentre. Se obvian asimismo los programas específicos de recuperación de especies que por su movilidad puedan asentarse después sobre cualquier otro espacio (caso del lince ibérico, del águila pescadora, de la avutarda, del águila imperial ibérica, de aves necrófagas, del pinsapo, etc.). Se obvia también la circunstancia de que una especie puede encontrarse más en garantía de supervivencia sobre un hábitat o entorno adecuado que sobre un espacio natural que no lo contenga y que pueda estar asociada a un uso tradicional determinado (caso de los pastizales para *Phengaris nausithous* y otros Lycaenidae).

Se obvia igualmente la existencia de terrenos demaniales (Montes de Utilidad Pública, Dominio Público Hidráulico, Vías Pecuarias, Zona de Protección Marítimo-Terrestre, Dominio Público Viario), cuya gestión recae directamente sobre la Administración competente permitiendo la gestión concreta y particular que sea necesaria en cada caso (*Limoniun malacitanum*, *Lutra lutra*, *Margaritifera auricularia*, *Salaria fluviatilis*, *Squalius palaciosi*, *P. alcon*, etc.). Por el contrario, se sobrevalora el calificativo "protegido" para los espacios naturales.

Actualmente la política de conservación de la biodiversidad en España se regula a partir de la Ley 42/2007 de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad como transposición nacional de la Directiva 43/92 CEE del Consejo de la Unión Europea y las respectivas normativas periféricas emanadas de las competencias en la materia por parte de las distintas Comunidades Autónomas. En tales normativas, para el caso de la RN2000 el objetivo principal es garantizar la conectividad ecológica entre territorios y un "estado de conservación favorable" de los hábitats y especies que se declaran objeto acogidos a dicha normativa.

Como se viene diciendo, el término "favorable" es un concepto encuadrado dentro del ámbito borroso al que alude la Lógica Difusa. Por tanto, no existe concreción y como se ha visto a lo largo de esta Tesis, sus valores en términos relativos van desde mayor que cero (> 0) hasta menor o igual que uno (≤ 1).

En ninguno de los trabajos consultados sobre este tipo de análisis (Estrada & Real, 2018, Rosso et al.; 2018) se ha encontrado alusión a medidas concretas de

conservación sobre las especies cuya conservación se supone que garantizan. Hay que decir, que, al menos en el caso de Andalucía, las zonas RN2000 tienen unos Planes de Gestión muy laxos (salvo aquellos que coinciden con antiguos espacios naturales protegidos procedentes de la Ley 2/89 y que poseen normativa específica como P.O.R.N y/o P.R.U.G). En dichos Planes de Gestión, el lenguaje sigue siendo difuso, con términos tales como "se observará", "se procurará", encuadrados en Prioridades y Objetivos, pero sin medidas concretas.

Más bien en tendencia contraria, los errores de gestión con respecto a determinadas especies, caso del lobo con disparidad de criterio con el río Duero como referencia, (hasta el pasado día 24 de septiembre 2021 en que fue incluido en el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial), o del jabalí en que su proliferación y carácter omnívoro ejerce presión descontrolada sobre multitud de especies, causan efectos ecológicos persistentes que no se valoran y se producen en espacios naturales de cualquier tipo de catalogación, pudiendo dejar sin efecto las medidas particulares enfocadas a la conservación de especies concretas (urogallo, avutarda, perdiz, corzo, micromamíferos terrestres, anfibios, insectos).

El caso de los efectos indirectos como es el agotamiento de acuíferos tiene particular relevancia y es de interés en el caso de la conservación de humedales (Doñana, Tablas de Daimiel) cuyos valores en biodiversidad se ven afectados por actuaciones periféricas que parecen no estar resueltas años después de ser detectadas.

Por todo ello, concuerdo más con ciertas conclusiones expresadas por Rosso et al., 2018 como que *"Aunque la mayoría de las áreas de interés para la conservación de especies endémicas están dentro de áreas protegidas, esto no es una garantía para su supervivencia a largo plazo, dado que las medidas de gestión en áreas protegidas y Zonas de Especial Conservación están principalmente dirigidas hacia la conservación de los hábitats y/o especies por las cuales han sido declaradas....La RN2000 proporciona cobertura efectiva de la fauna endémica estudiada. Sin embargo, los planes de gestión dentro de los espacios deberían considerar medidas efectivas para garantizar la conservación de esas especies"*.

Por tanto, considero que sería más adecuado centrarse en el estudio de objetivos y logros reales de conservación o sus medidas prácticas teniendo por cierto que, la falta de conectividad ecológica que imponen los cercados de amplia

extensión con fines cinegéticos y prácticas de ganadería (alimentación suplementaria) o el mantenimiento de pirámides tróficas desequilibradas son motivo suficiente para desconfiar en el cumplimiento efectivo de los fines pretendidos que garanticen la conservación de los valores de biodiversidad y sus procesos. Obviar las especies clave en el funcionamiento de un ecosistema es un error. *"Una sola especie en los niveles tróficos más altos podría controlar la composición de especies al nivel de sus presas. El término especie clave fue aplicado para convenir el sentido de que un solo consumidor, cuando es eliminado iniciaría un colapso del conjunto presa local a partir de una mezcla de especies hacia una posición monodominante de una especie competitivamente superior"* (Paine 2010).

Al igual que en su día se entendió que no era viable proteger una especie sin conservar su medio o su hábitat habrá de llegarse a la conclusión de que los ecosistemas no se pueden proteger a medias y que el ser humano no resulta, a veces, suficiente para lograr las dinámicas naturales propias de ecosistemas en equilibrio. Leer *Trophic Cascades* (Terborg & Estes, 2010) me lleva a pensar que en estas latitudes aún resta mucha formación en algunos cuadros gestores de la biodiversidad. Ni que decir tiene de la población general y sus representantes políticos.

Los ecosistemas son estructuras dinámicas que se encuentran en estado de cambio constante, y las especies que viven en ellos dependen del nivel de conservación del hábitat, así como de su capacidad de colonizar nuevas áreas en función de las tasas de dispersión (Hernández-Manrique et al. 2012). Si se pretende una conservación efectiva de la biodiversidad se requiere por tanto garantizar el mantenimiento de procesos naturales (redes tróficas, conservación de suelos), más allá de la nominación o establecimiento de escenarios en los que el resultado es más teórico y virtual que efectivo.

Tales procesos pudieran ser independientes de la intervención humana, porque lo natural excluye el concepto de artificial. Es el marco teórico en las figuras de Parque Nacional y Reserva Natural, que sin embargo, nunca llega a aplicarse realmente.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES

CAPÍTULO 8.- CONCLUSIONES

Finalizado todo el proceso deductivo y expositivo que ha quedado de manifiesto a lo largo de los capítulos anteriores llega el momento de terminar el mismo con el resumen de las ideas principales que se exponen a continuación a modo de conclusiones. En general se concluye de esta Tesis que la biogeografía puede hacer visibles potencialidades ocultas de distribución de las especies (biodiversidad oscura) con técnicas de lógica difusa, haciendo así operativos conceptos clásicos de distribución y dinámica de poblaciones (favorabilidad, rugosidad, conectividad) difícilmente operativos hasta la fecha de otro modo. Esto se deriva de las siguientes conclusiones específicas:

- 1.- La Función de Favorabilidad es una herramienta útil para obtener modelos de distribución de especies de mariposas diurnas que permitan englobar las condiciones ambientales que las condicionan. Esta función ha permitido mostrar que las mariposas ibéricas presentan patrones de distribución con una complejidad que no se deriva de la mera observación de los mapas de distribución.
- 2.- La aplicación de los patrones de favorabilidad ambiental a la teoría Fuente-Sumidero tiene el potencial de hacer dicha teoría operativa a escala biogeográfica, mejorando la comprensión de la complejidad interna de las distribuciones de las especies.
- 3.- Las zonas de alta favorabilidad ($F \geq 0,8$) ocupadas por la especie son asimilables a territorios fuente, mientras que las zonas de baja favorabilidad ($F \leq 0,2$) ocupadas se pueden asimilar a territorios sumideros.
- 4.- La mayoría de las zonas fuente de las mariposas ibéricas se encuentran en zonas montañosas y los sumideros se concentran principalmente en el levante y el suroeste ibérico.
- 5.- La Función de Favorabilidad también es aplicable al estudio de metapoblaciones. Permite diferenciar los núcleos poblacionales ($F \geq 0,8$) tanto ocupados como no ocupados. Los territorios de alta favorabilidad ($F \geq 0,8$) desocupados deben considerarse parte de los núcleos locales de una

metapoblación. Esto supone un aumento de tamaño en los mismos y una disminución en la distancia de separación entre núcleos respecto a la consideración clásica en Dinámica de metapoblaciones.

6.- El 57% de las mariposas diurnas en la Península Ibérica presentan estructura espacial metapoblacional a la escala biogeográfica considerada.

7.- La Función de Favorabilidad, al ser continua para todo el territorio, permite conocer sus valores en cada unidad de superficie. Al margen de los núcleos locales de la metapoblación, presenta valores variables ($0 < F < 0.8$) que permiten conocer aspectos cualitativos de la matriz interterritorial entre núcleos y atender la cuestión de que "la matriz importa".

8.- Conocidos los valores de la matriz interterritorial (F y su complementaria, 1-F) es posible elaborar un estudio de la conectividad entre los núcleos de población aplicando la herramienta "cálculo de costes" de un Sistema de Información Geográfica. El conocimiento cualitativo del territorio cambia el concepto clásico de distancia en el estudio de conectividad, que deja de ser euclídea y pasa a ser anisótropa.

9.- Los espacios naturales protegidos en la Península Ibérica recogen bien las zonas favorables para la mayoría de las especies de mariposas diurnas. La ampliación de la Red Natura 2000 ha supuesto que especies que con anterioridad quedaban excluidas de las áreas protegidas ahora tengan cobertura.

10 La mayoría de las especies de mariposas ibéricas se encuentra bien representada dentro de la Red ecológica europea Natura 2000 (RN2000). El valor de la representatividad para la mayoría de ellas es superior a 1 (1,335). Sólo 12 especies tienen una representatividad muy alta (≥ 2); estas especies presentan distribuciones compactas de reducido rango, asociadas a territorios de alta montaña. Con valores de representatividad menor que 1 se encuentra un total de 13 especies.

CAPÍTULO 9

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

CAPÍTULO 9.- BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Acevedo, P., Real, R. (2012).- Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99, 515–522.
- Assunção-Albuquerque, M.J.T., Rey-Benayas, J.M., Rodríguez, M. A., Albuquerque, F.S. (2012).- Geographic patterns of vertebrate diversity and identification of relevant areas for conservation in Europe. *Animal Biodiversity and Conservation*, 35, 1–11.
- AEMET (2011).- Datos climáticos de España. Actualización correspondiente a 2011.
- Akaike, H. (1974).- A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716–723.
- Al Awwam, Ibn, Abu Zakariyya (1988).- *Kitab al Filaha*. Edición facsimil de la traducción de Jose A. Banqueri en 1082. Clásicos Agrarios. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Akçakaya, H.R., Mills, G., Doncaster, C.P. (2006).- The role of metapopulations in conservation. *Macdonald/Key Topics in Conservation Biology* 14051122498_4_005
- Aranda Almansa, J.; Fernández Marrón, J.L.; Jiménez González, J.; Morilla García, F. (2000).- *Fundamentos de Lógica Matemática*. Primera reimpression. Cap. V: Lógica Difusa. pp.: 229-311. Editorial Sanz y Torres. Madrid
- Araújo, M.B., Luoto M. (2007).- The importance of biotic interactions for modelling species, distributions under climate change. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 743–753
- Bauer Manderscheid, E. (1980).- *Los montes en la historia de España*. Servicio de Publicaciones Agrarias. Ministerio de Agricultura. Madrid
- Barbosa, A.M. (2015).- FuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 853–858.
- Barbosa, A.M. (2016).- FuzzySim: Fuzzy similarity in species distributions. R package version 1.7/r79. <<https://R-Forge.R-project.org/projects/fuzzysim/>>
- Barbosa, A.M., Real, R. (2010).- Favourable areas for expansion and reintroduction of Iberian lynx accounting for distribution trends and genetic diversity of the European rabbit. *Wildlife Biology in Practice*, 6, 34–47.
- Barbosa, A.M., Real, R. (2012).- Applying fuzzy logic to comparative distribution modelling: a case study with two sympatric amphibians. *The Scientific World Journal*, 2012, 428206.
- Barbosa, A.M., Brown, J.A., Jiménez-Valverde, A., Real, R. (2014).- modEvA – model

- evaluation and analysis. R package version.
<https://modtools.wordpress.com/packages/modeva>
- Barbosa, A.M., Real, R., Muñoz, A.R., Brown, J.A. (2013).- New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19, 1333–1338.
- Barea-Azcón, J. M.; Benito, B. M.; Olivares, F. J.; Ruiz, H.; Martín, J.; García, A. L.; López, R. (2014).- Distribution and conservation of the relictic interaction between the butterfly *Agriades zullichi* and its larval foodplant (*Androsace vitaliana nevadensis*). *Biodivers Conserv* 23: 927-944.
- Baum, K.A.; Haynes, K.J.; Dilleuth, F.P.; Cronin, J.T. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 2004, 85, 2671–2676, doi:10.1890/04-0500.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*; Blackwell Publishing Ltd: Oxford, UK, 2006; ISBN 978-1-405-11117-1.
- Beschta, R.L., Ripple, W. (2019).- Can large carnivores change streams via trophic cascade?. *Ecohydrology*, 12, e2048
- Belmonte Avilés, J. A. (2012).- *Pirámides, Templos y Estrellas, Astronomía, y Arqueología en el Antiguo Egipto*. Editorial Crítica. Serie Mayor. Barcelona
- Benjamini, Y., Hochberg, Y. (1995).- Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society*, 57, 289–300.
- Birks, H. J. B. (1989).- Holocene isochrone maps and patterns of tree-spreading in the British Isles. *Journal of Biogeography*, 16, 503-540
- Blanco Fernández de Caleyá, P. (1995).- *Los herbarios de las expediciones científicas al Nuevo Mundo*. Asclepio, Vol XLVII-2
- Boissier, E. (1839).- *Viaje botánico al sur de España durante el año 1837*. Fundación Caja de Granada, Universidad de Málaga. Colección Sierra Nevada y la Alpujarra n.º 13. Granada 1995
- Bosch, E.; Calafell, F.; Plaza, S.; Pérez-Lezaun, A.; Comas, D.; Bertranpetit, J. (2003).- *Genética e historia de las poblaciones del norte de África y de la península Ibérica*. Investigación y Ciencia. Febrero 2003
- Boughton, D.A. (1999).- Empirical evidence for complex source-sink dynamics with alternative states in a butterfly metapopulation. *Ecology*, 80, 2727–2739.
- Boughton, D.A. (2000).- The dispersal system of a butterfly: a test of source-sink theory suggests the intermediate-scale hypothesis. *The American Naturalist*, 156, 131–144.

- Braby, M.F., Bertelsmeier, C., Sanderson, C., Thistleton, B.M. (2014) Spatial distribution and range expansion of the Tawny Coster butterfly, *Acraea terpsicore* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Nymphalidae), in South-East Asia and Australia. *Insect Conservation and Diversity*, 7, 132–143.
- Brereton, T., Roy, D.B., Middlebrook, I., Botham, M., Warren, M. (2011) The development of butterfly indicators in the United Kingdom and assessments in 2010. *Journal of Insect Conservation*, 15, 139-151.
- Brunn, B; Singer, P. (1979).- Guía de las aves de España y de Europa, desde el Atlántico hasta los montes Urales. Ediciones Omega. Barcelona
- Buckley Ebrey, P. (2009).- Historia de China. La esfera de los libros, Madrid
- Bush, E.R., Buesching, C.D., Slade, E.M., Macdonald, D.W. (2012) Woodland recovery after suppression of deer: cascade effects for small mammals, wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Myodes glareolus*). *PLoS ONE*, 7, e31404.
- Cabo González, A.M. (2009).- Ibn al Baytar, in Enciclopedia de la Cultura Andalusí, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vílchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- Canal-Soler, J. (2015).- Humboldt, el naturalista que redescubrió América. *Historia National Geographic*, 132, 10-14.
- Canavos, G.C. (1995).- Probabilidad y Estadística, Aplicaciones y Método. Editorial McGraw Hill. Méjico.
- Carabaza Bravo, J.M. (2009).- Abu-l-Jayr, in Enciclopedia de la Cultura Andalusí, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vílchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- Carrión, J., López-Munguira, M.L. (2002) Conservación de mariposas diurnas en los parques protegidos de España peninsular. *Ecología*, 16, 287–302.
- Carter, R.N. y Prince, S.D. (1981).- Epidemic models used to explain biogeographical distributional limits. *Nature*, 293, 644-645.
- Clarke, G.L. (1980).- Elementos de Ecología. Editorial Omega. Barcelona
- Ceballos, L. (1966).- Mapa Forestal de España 1:400.000. Ministerio de Agricultura, Dirección General de Montes, Caza y Pesca fluvial. Madrid
- Carmona, C.P.; P rtel, M. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2021, 30, 316–326, doi:10.1111/geb.13203.
- Chamorro, D.; Real, R.; Muñoz, A.R. Fuzzy sets allow gaging the extent and rate of species range shift due to climate change. *Sci. Rep.* 2020, 10, 16272.
- Cohen, J. (1960).- A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and*

- Psychological Measurement, 41, 687–699.
- Cramer, J.S. (1999).- Predictive performance of binary logit model in unbalanced samples. *Journal Royal Statistical Society D*, 48, 85–94.
- Crawley, M.J. (2007).- *The R Book*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Cristoffer, C.; Peres, C.A. Elephants versus butterflies: The ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *J. Biogeogr.* 2003, 30, 1357–1380, doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00926.x.
- Cruz Aguilar, E. (1994).- *La destrucción de los montes (Claves histórico-jurídicas)*. Servicio de Publicaciones. Facultad de Derecho. Universidad Complutense. Madrid
- D’Amen, M., Bombi, P., Campanaro, A., Zapponi, L., Bologna, M.A, Mason, F. (2013) Protected areas and insect conservation: questioning the effectiveness of Natura 2000 network for saproxylic beetles in Italy. *Animal Conservation*, 16, 370–378.
- Darwin, C. (1988).- *El origen de las especies*. Editorial Espasa Libros. Madrid
- Dennis, R.L.H.; Williams, W.R., Shreeve, T.G. (1998).- Faunal structures among european butterflies: evolutionary implications of bias for geography, endemism and taxonomic affiliation. *Ecography*, 21, 181-203
- Dennis, R.L.H.; Williams, W; Shreeve, T.G. (1998).- *Ecography*, 21, 181-203.
- Diamond, J. (2005).- *Colapso, por qué unas sociedades perduran y otras desaparecen*. Editorial Debate. Barcelona
- Dias, P.C. (1996).- Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 326-330.
- Díaz Gómez, D.L.; Toxopeus, A.G.; Groen, T.A., Muñoz, A.R.; Skidmore, A.K.; Real, R. (2013).- Measuring the Insecurity Index of species in networks of protected areas using species distribution modeling and fuzzy logic: The case of raptors in Andalusia. *Ecological Indicator,s* 26, 174–182
- Dincă, V., Runquist, M., Nilsson, M., Vila, R. (2013) Dispersal, fragmentation, and isolation shape the phylogeography of the European lineages of *Polyommatus (Agrodiaetus) ripartii* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 817–829.
- Donker, S.A., Krebs, C.J. (2012).- Evidence for source-sink dynamics in a regional population of arctic ground squirrels (*Urocitellus parryii plesius*). *Wildlife Research*, 39, 163–170.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carre, G., Garcia Marquez, J.R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S. (2013).- Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating

their performance. *Ecography*, 36, 027–046.

- Dover, J.W.; Rescia, A.; Fungariño, S.; Fairburn, J.; Carey, J.; Lunt, P.; Arnot, C.; Dennis, R.L.H.; Dover, C. J. (2011).- Land-use, environment, and their impact on butterfly populations in a monotonous pastoral landscape: individual species distribution and abundance. *Journal Insect Conservation*, 15, 207-220
- Erhlich, P.R.; Raven, P.H. (1964).- Butterflies and plant: A Study in coevolution. *Evolution*, 18, 586-608.
- Estrada Acedo, A. (2008).- Evaluación de las Redes de espacios naturales protegidos en Andalucía mediante el uso de modelos de distribución de vertebrados. Tesis doctoral. Universidad de Málaga
- Estrada, A.; Real, R.; Vargas, J.M. (2008).- Using crisp and fuzzy modelling to identify favourability hotspots useful to perform gap analysis. *Biodiversity and Conservation* 17, 857–871.
- Estrada, A., Delgado, M.P., Arroyo, B., Traba, J., Morales, M.B. (2016).- Forecasting large-scale habitat suitability of European bustards under climate change: the role of environmental and geographic variables. *PLoS ONE*, 11, e0149810.
- Estrada A.; Real, R.; Vargas, J.M. (2011).- Assessing coincidence between priority conservation areas for vertebrate groups in a Mediterranean hotspot. *Biological Conservation* 144 (2011) 1120–1129
- Estrada, A. & Real, R. (2018).- Assessment of the National Park network of mainland Spain by the Insecurity Index of vertebrate species. *PLoS ONE*, 13, e0197496.
- Estrada, A.; Márcia Barbosa, A.; Real, R. (2018).- Changes in potential mammal diversity in national parks and their implications for conservation. *Current Zoology* 64(6), 671-679
- European Environment Agency (2019).- Página web de la Agencia Europea de Medio Ambiente
<https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/natura-11/natura-2000-spatial-data/natura-2000-shapefile-1>
- Fernández-Chacón, A.; Stefanescu, C.; Genovart, M.; Nichols, J.D.; Hines, J.E.; P. ramo, F.; Turco, M.; Oro, D. (2014).- Determinants of extinction-colonization dynamics in Mediterranean butterflies: The role of landscape, climate and local habitat features. *J. Anim. Ecol.* 2014, 83, 276–285
- Fielding, A.H., Bell, J.F. (1997).- A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Font-Quer, P. (1988).- *Plantas Medicinales, el Dioscórides renovado*, 11ª edición.

Editorial Labor. Barcelona.

- Friese, G. (1970).- Zur Phylogene der älteren Teilgruppen der Lepipoteren. *Wandersammlun Deutscher Entomologen* 80, 203-222.
- Franzén, M., Johannesson, M. (2007) Predicting extinction risk of butterflies and moths (Macrolepidoptera) from distribution patterns and species characteristics. *Journal of Insect Conservation*, 11, 367–390.
- Furrer, R.D., Pasinelli, G. (2016).- Empirical evidence for source–sink populations: a review on occurrence, assessments and implications. *Biological Reviews*, 91, 782–795.
- García-Barros, E; Martín, J.; Munguira, M.L.; Viejo, J.L. (1998).- Relación entre espacios protegidos y la diversidad de la fauna de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea et Hesperioidea) en la comunidad de Madrid: Una evaluación. *Ecología*, 12, 423-439
- García-Barros, E. (2003).- Mariposas diurnas endémicas de la región paleártica occidental: patrones de distribución y su análisis mediante parsimonia (Lepidoptera, Papilionoidea). *Graellsia*, 59, 233-258
- García-Barros, E.; Munguira, 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 & Hesperioidea). Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa.
- García Sánchez, E. (2009).- Al-Tignari; Ibn Luyun; Ibn al Awwam; in *Enciclopedia de la Cultura Andalusí*, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vilchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- Gervasi, V., Broseth, H., Nilsen, E.B., Ellegren, H., Flagstad, O., Linnell, J.D.C. (2015) Compensatory immigration counteracts contrasting conservation strategies of wolverines (*Gulo gulo*) within Scandinavia. *Biological Conservation*, 191, 632-639.
- Gómez de Aizpurúa, C.; González Granados, J., Viejo, J.L. (2009).- Reserva Natural el Regajal-Mar de Ontígola. Mariposas y sus biotopos (IV). Comunidad de Madrid
- Gómez Mendoza, J. (1992).- *Ciencia y Política de los montes españoles (1848-1936)*. ICONA, Ministerio de Agricultura y Pesca. Madrid
- González Ferrín, E. (2006).- *Historia General de Al-Andalus*. Editorial Almuzara. Córdoba
- González Morcillo, C. (2011).- *Lógica Difusa, una introducción práctica*. Escuela Superior de Informática. Universidad de Castilla-La Mancha
- GRASS Development Team, (2017).- *Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software, Version 7.2*. Open Source Geospatial Foundation. <https://grass.osgeo.org>
- Guareschi, S., Bilton, D.T., Velasco, J., Millan, A., Abellan, P. (2015).- How well do

- protected area networks support taxonomic and functional diversity in non-target taxa? The case of Iberian freshwaters. *Biological Conservation*, 187, 134–144.
- Guthrie, R. D. (2000).- Paleolithic Art as a Resource in Artiodactyl Paleobiology. Pp. 96-127 in *Antelopes, Deer, and Relatives, Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematic, and Conservation*. Elisabeth S. Vrba and George B. Schaller eds. Yale University Press.
- Habel, J.C., Schmitt, T., Müller, P. (2005) The fourth paradigm pattern of post-glacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyrinae, Lepidoptera). *Journal of Biogeography*, 32, 1489–1497.
- Haeckel, E. (1868).- *Natürliche Schöpfungs-geschichte*. Verlag von Georg Reimer. Berlin
- Hanski, I. (1982).- Dynamis of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210-221
- Hanski, I. (1989).- Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? *TREE*, 4: 113-114.
- Hanski, I; Gilpin, M. (1991).- Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3-16.
- Hanski, I. (1991).- Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 17-38.
- Hanski, I. (1994).- A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63, 151-162.
- Hanski, I. (1998).- Metapopulation dynamics. *Nature*, 36, 41-49.
- Hanski, I. (2011).- Eco-evolutionary spatial dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *PNAS*, 108, 14397-14404.
- Hanski, I.; Singer, M.C. (2001).- Extinction-Colonization Dynamics and Host-Plant Choice in Butterfly Metapopulations. *The American Naturalist*, 158, 341-353.
- Hawkins, B.A.; and Porter, E. E. (2003).- Does the Herbivory Diversity Dependes on Plant Diversity? The Case of Californian Butterflies. *The American Naturalist*, 16: (1) 40-49
- Heikkinen, R. et al. (2010).- Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria. *Biodivers. Conserv.* 19: 695-723
- Haynes, K.J.; Dilleuth, F.P.; Anderson, B.J.; Hakes, A.S.; Jackson, H.B.; Elizabeth Jackson, S.; Cronin, J.T. Landscape context outweighs local habitat quality in its effects on herbivore dispersal and distribution. *Oecologia* 2007, 151, 431–441, doi:10.1007/s00442-006-0600-3.
- Heinrichs, J.A., Lawler, J.J., Schumaker, N.H., Wilsey, C.B., Bender, D.J. (2015).- Divergence

- in sink contributions to population persistence. *Conservation Biology*, 29, 1674–1683.
- Hernández-Manrique, O.L., Numa, C., Verdú, J.R., Galante, E., Lobo, J.M. (2012) Current protected sites do not allow the representation of endangered invertebrates: the Spanish case. *Insect Conservation and Diversity*, 5, 414–421.
- Herrin, J. (2010).- Bizancio, el imperio que hizo posible la Europa moderna. Editorial Debate, 2ª edición. Barcelona.
- Higgins, L.G.; Riley, N. D. (1980).- Guía de campo de las mariposas de España y Europa. Editorial Omega, Barcelona.
- Hill, J.K. et al. (2003).- Modelling present and potential future ranges of European butterflies using climate response surfaces. - In: Bos, C. et al. (eds) , *Butterflies, ecology and evolution taking flight*. The Univ. of Chicago Press, pp. 149-167
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D., Perrin, N. (2002).- Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83, 2027–2036.
- Hobson, J.M. (2006).- Los orígenes orientales de la civilización de occidente. Colección Libros de Historia. Editorial Crítica. Barcelona
- Hosmer, DW., Lemeshow, S. (1989).- *Applied logistic regression*. John Wiley and Sons, Inc. New York, p.19 and 147.
- Jennings, M.D. (2000).- Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology* 15, 5-20.
- Körner, C. (2007).- The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol*. 22: 569-574
- Kosko (1986).- Fuzzy cognitive maps. *Int. J. Man-Machine Studies* 24, 65-75
- Krebs, C. J. (1986).- *Ecología: El análisis experimental de la distribución y abundancia*. Editorial Pirámide. Madrid.
- Kreuzer, M.P., Huntly, N.J. (2003).- Habitat-specific demography: evidence for source-sink population structure in a mammal, the pika. *Oecologia*, 134, 343–349.
- Larson, E. J. (2004).- *Evolution: The Remarkable History of Scientific Theory*. Modern Library
- Legendre, P. (1993).- Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Levins, R. (1969).- Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237–240.
- Levins, R. (1970).- Extinction. *Lectures in Mathematics in the Life Sciences*, 2, 75-107

- Lirola, J.; Sánchez, E. (2009).- Al-Idrisi, in Enciclopedia de la Cultura Andalusí, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vílchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- López y López, A. C. (2009).- Ibn Bassal, in Enciclopedia de la Cultura Andalusí, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vílchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- Lopez-Lopez, P., Maiorano, L., Falcucci, A., Barba, E., Boitani, L. (2011).- Hotspots of species richness, threat and endemism for terrestrial vertebrates in SW Europe. *Acta Oecologica*, 37, 399–412.
- Loreau, M., Daufresne, T., Gonzalez, A., Gravel, D., Guichard, F., Leroux, S.J., Loeuille, N., Massol, F., Mouquet, N. (2013).- Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. *Biological Reviews*, 88, 365–379.
- Luck, G.W. (2007).- A review of the relationships between human population density and biodiversity. *Biological Reviews*, 82, 607–645.
- Luck, G.W., Smallbone, L., McDonald, S., Duffy, D. (2010).- What drives the positive correlation between human population density and bird species richness in Australia? *Global Ecology and Biogeography*, 19, 673–683.
- Maes, D., & van Dyck, H. (2001) Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario? *Biological Conservation*, 99, 263–276.
- Mandelbrot, B. B. (2009).- *La Geometría Fractal de la Naturaleza*. 3ª edición. Colección Metatemas. TusQuets editores. Barcelona
- Marquez, A.L., Real, R., Vargas, J.M. (2004).- Dependence of broad-scale geographical variation in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 295–304.
- Márquez, A.L., Real, R.; Olivero, J.; Estrada, A. (2011).- Combining climate with other influential factors for modelling impact of climate change on species distribution. *Climatic Change*, 108, 135-157
- Márquez Cañas, C. (2015).- El control de depredadores en España: análisis histórico, incidencia actual del uso de cebos envenenados y perspectivas de futuro. Tesis doctoral. Universidad de Málaga <https://riuma.uma.es/xmlui/handle/10630/10014>
- Martín Castellanos, A.J. (2009).- Ibn Batutta, in Enciclopedia de la Cultura Andalusí, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vílchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- Martín, J. & Gurrea, P. (1990).- The peninsular effect in Iberian Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 17, 85-96
- Martínez-Delclòs, X. (1996).- El registro fósil de los insectos. *Boletín de la Asociación*

Española de Entomología 20, 9-30.

- Martínez-Delclòs, X., Arillo, A; Ortuño, V.; Peñalver, E. (1999).- El ámbar del Cretácico Inferior de Peñacerrada (Álava, España) *Temas Geológicos Mineros ITGE*. vol. 26. Madrid.
- Martínez González, M.A.; Sánchez-Villegas, Al; Toledo Atucha, E.; Faulin Fajardo, J. (2014).- *Bioestadística amigable 3ª edición*. Editorial Elsevier. Barcelona
- Martins, I.S., Proenca, V., Pereira, H.M. (2014).- The unusual suspect: land use is a key predictor of biodiversity patterns in the Iberian Peninsula. *Acta Oecologica*, 61, 41–50.
- Mattila, N., Kaitala, V., Komonen, A., P€aivinen, J., Kotiaho, J.S. (2011) Ecological correlates of distribution change and range shift in butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 239–246.
- McArthur, R.H., Wilson, E.O. (1967).- *The Theory of Island Biogeography*. Princenton: Princenton University Press.
- McCain, C. M. and Grytnes, J.A. (2010).- Elevational Gradients in Species Richness. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons Ltd. Chichester.
- McDonald, A. (2008).- *Aprende a escribir jeroglíficos*. Ediciones Oniro. Barcelona
- Menzies, G. (2004).- *1421, el año en que China descubrió el mundo*. 4ª edición. Editorial Grijalbo. Barcelona.
- Moilanen, A.; Hanski, I. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 1998, 7, 2503–2515.
- Mokany, K., Paini, D.R. (2011).- Dark diversity: adding the grey. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 264–265.
- Montes Gutiérrez, R. (2012).- *Teorías interpretativas del arte rupestre*. *Tiempo y Sociedad*, 9, 5-22.
- Morán-López, R.; Cortés Gañán, E.; Uceda Tolosa, O. & Sánchez Guzmán, J.M. (2019).- The umbrella effect of Natura 2000 annex species spreads over multiple taxonomic groups, conservation attributes and organizational levels. *Animal conservation* 2020 v.23 n°4 pp. 407-419
- Muñoz, A.R., Real, R., Barbosa, A.M., Vargas, J.M. (2005).- Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distributions*, 11, 477–486.
- Muñoz, A.R., Jimenez-Valverde, A., Marquez, A.L., Moleon, M., Real, R. (2015).- Environmental favourability as a cost-efficient tool to estimate carrying capacity. *Diversity and Distributions*, 21, 1388–1400.
- Muñoz Sariot, M. G. (2003).- *Planta nutricia de Charaxes jasio* (Linnaeus, 1767) en la

- costa granadina (España) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 33, 275.
- Nieto Olarte, M. (2003).- Historia Natural y apropiación del Nuevo Mundo en la Ilustración española. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 32, 417-429.
- Olaya, V. (2014).- Sistemas de Información Geográfica. Libro libre disponible en web <http://volaya.github.io/libro-sig/index.html>
- Paine, R.T. (2010).- Food Chain Dynamics and Trophic Cascades in Intertidal Habitats. *Trophic Cascades*. pp. 21-35. Island Press. Washington.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M. (2011).- Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 124–128.
- Parra Ortiz, J.M. (2011).- La historia empieza en Egipto, eso ya existía en los tiempos de los faraones. Editorial Crítica. Barcelona
- Pautasso, M. (2007).- Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecology Letters*, 10, 16–24.
- Penado, A., Rebelo, H., Goulson, D. (2016).- Spatial distribution modelling reveals climatically suitable areas for bumblebees in undersampled parts of the Iberian Peninsula. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 391–401.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. (2006).- Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Prevedello, J.A.; Vieira, M.V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodivers. Conserv.* 2010, 19, 1205–1223, doi:10.1007/s10531-009-9750-z.
- Pulido-Pastor, A.; Márquez, A. L.; García-Barros, E.; Real, R. (2018).- Identification of potential source and sink areas for butterflies on the Iberian Peninsula. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 479-492.
- Pulliam, H.R. (1988).- Sources, sinks and population regulation. *The American Naturalist*, 132, 652-661.
- QGIS Development Team (2015).- QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <<http://www.qgis.org/>> 10th January 2009.
- R Development Core Team (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.rproject.org/>> 10th January 2009.
- Real, R. (2001).- Memoria del proyecto docente. Biodiversidad y Conservación Animal. Zoogeografía. Dpto. de Biología Animal. Universidad de Málaga.
- Real, R., Barbosa, M., Porrás, D., Kin, M.S., Marquez, A.L., Guerrero, J.C., Palomo, L.J., Justo, E.R., Vargas, J.M. (2003).- Relative importance of environment, human activity and

- spatial situation in determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. *Journal of Biogeography*, 30, 939–947.
- Real, R., Barbosa A.M., Vargas, J.M. (2006).- Obtaining environmental favourability function from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 13,237-245.
- Real, R.; Márquez, A.L.; Olivero, J.; Estrada, A. (2010).- Species distribution models in climate change scenarios are not useful yet for informing emission policy planning: an uncertainty assessment using fuzzy logic. *Ecography*, 33, 304-324
- Real, R., Barbosa, A.M., Bull, J.W. (2017).- Species distributions, Quantum theory, and the enhancement of biodiversity measures. *Systematic Biology*, 66, 453–462.
- Richard, O.W. & Davies, R.G. (1984).- *Tratado de Entomología Imms. Tomo II. Clasificación y Biología*. Editorial Omega. Barcelona.
- Ricketts, T. H. (2001).- The matrix matters: Effective isolation in Fragmented Landscapes. *The American Naturalist*, 158, 87-99
- Ripple, W J.; Rooney, Th. P., Beschta, R. L. (2010).- Large Predators, Deer, and Trophic Cascades in Boreal and Temperate Ecosystems. *Trophic Cascades*. pp. 141-162. Island Press. Washington.
- Ripple, W., Beschta, R.L. (2015).- Trophic cascades in Yellowstone: The first after 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145, 205-213
- Rivas-Martínez, S. (1987a).- *Nociones sobre Fitosociología, Biogeografía y Bioclimatología. La Vegetación de España*. Publicaciones de la Universidad de Alcalá. Colección Aula Abierta. Peinado Lorca, Rivas-Martínez eds.
- Rivas Martínez, S. (1987b).- *Mapa de las Series de Vegetación de España*. I.CO.NA. Madrid
- Rodríguez, J.; Jordano, D. and Fernandez Haeger, J. (1994).- Spatial Heterogeneity in a Butterfly-Host Plant Interaction. *Journal of Animal Ecology* , Vol. 63, Nº. 1, pp. 31-38
- Rodríguez Martínez, J. (2010).- *Ecología*, 2ª ed. Editorial Pirámide. Madrid
- Rojas, A.B.; Cotilla, I.; Palomo, J.; Real, R. Determinación de las áreas probables de distribución de los mamíferos terrestres en la provincia de Málaga. *Galemys* 2001, 13, 217–229
- Romero, D., Olivero, J., Brito, J.C., Real, R. (2016).- Comparison of approaches to combine species distribution models based on different sets of predictors. *Ecography*, 39, 561-571.
- Romo, H. (2007).- *Diversidad geográfica de las mariposas ibero-baleares*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

- Romo, H., & García-Barros, E. (2005) Distribución e intensidad de los estudios faunísticos sobre mariposas diurnas en la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Graellsia*, 61, 37–50.
- Romo, H., García-Barros, E., Lobo, J.M. (2006) Identifying recorder-induced geographic bias in an Iberian butterfly database. *Ecography*, 29, 873–885.
- Romo, H., Munguira, M.L., García-Barros, E. (2007) Area selection for the conservation of butterflies in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Animal Biodiversity and Conservation*, 30, 7–27.
- Romo H.; García-Barros, E. (2010).- Biogeographic regions of the Iberian Peninsula: butterflies as biogeographical indicators *Journal of Zoology*, 282: 180–190.
- Romo, H.; García Barros, E.; Márquez, A.L.; Moreno, J.C.; Real, R. (2014a).- Effects of climate change on the distribution on ecologically interacting species: butterflies and their main food plants in Spain. *Ecography*, 37, 1063-1072.
- Romo, H., Camero, E., Garcia Barros, E., Munguira, M.L., Martín Cano, J. (2014b).- Recorded and potential distributions on the Iberian Peninsula of species of Lepidoptera listed in the Habitats Directive. *European Journal of Entomology*, 111, 407–415.
- Romo, H., Silvestre, M., Munguira, M.L. (2015) Potential distribution models and the effect of climatic change on the distribution of *Phengaris nausithous* considering its food plant and host ants. *Journal of Insect Conservation*, 19, 1101–1118.
- Rosso, A.; Aragon, P.; Acevedo, F.; Doadrio, I.; Garcia-Barros, E.; Lobo, J.M.; Munguira, M. L.; Monserrat, V. J., Palomo, J.; Pleguezuelos, J.M.; Romo, H.; Triviño, V.; Sanchez-Fernandez, D. (2018).- Effectiveness of the Natura 2000 network in protecting Iberian endemic fauna. *Animal Conservation* 21: 262–271
- Ruiz de la Torre, J. (1990).- Mapa Forestal de España 1:200.000, Memoria General. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid
- Ruiz de la Torre, J. (2006).- Mapa Forestal de España 1:50.000. Ministerio de Agricultura, Pesca, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid
- Salski, A. (2006) Ecological applications of fuzzy logic. *Ecological Informatics. Scope, Techniques and Applications* (ed. by F. Recknagel), pp. 3–14. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, Germany.
- Sánchez-Fernández, D., Abellán, P. (2015).- Using null models to identify under-represented species in protected areas: A case study using European amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 184, 290-299.
- Schröder, B., Strauss, B., Biedermann, R., Binzenhöfer, B., Settele, J. (2009) Predictive species distribution modelling in butterflies. *Ecology of Butterflies in Europe*.

- Chapter 4 (ed. by J. Settele, T.G. Shreeve, M. Konvicka and H. Van Dyck), pp. 62–77. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Scheinberger, F. (2015).- *Acuarela para Urban Sketchers*. Editorial Gustavo Gili. Barcelona
- Schmitt, T., Rákosy, L., Abadjiev, S., Müller, P. (2007) Multiple differentiation centres of a non-Mediterranean butterfly species in south-eastern Europe. *Journal of Biogeography*, 34, 939–950.
- Scott, J.M.; Davis, F., Csuti, B., Noss, R., Butterfield, B., Groves, C, Andersos, H., Caiscco, S., D’Erchia, F., Edwards, Jr., R.C., Wright, R.G. (1993). Gap analysis: a geographic approach to protection of biological diversity *Wildlife Monographs* 123, 1-41.
- Settele, J.; et al. (2008).- *Climatic risk atlas of European butterflies*. Pensoft Publishers.
- Sevilla Martínez, F. (2008).- *Una teoría ecológica para los montes ibéricos*. Editorial Edilesa. León
- Settele, J., Kudrna, O., Harper, A., Kühn, I., Van Swaay, C., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Hanspach, J., Hickler, T., Kühn, E., van Halder, I., Veling, K., Vliegenthart, A., Wynhoff, I., Schweiger, O. (2008) *Climatic Risk Atlas of European Butterflies*. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria.
- Shields, O. (1976).- *Fossil Butterflies and the evolution of lepidoptera*. *Journal of Research on Lepidoptera*, 15, 132-143.
- Slager, B. (2013).- *Modeling butterfly metapopulations: Does the logistic equation accurately model metapopulation dynamics?*. 1-15
- Sohn, J-C.; Labandeira, C., Davis, D.R. (2015).- *The fossil record and taphonomy of butterflies and moths (Insecta, Lepidoptera): implications for evolutionary diversity and divergence-times estimates*. *BMC Evolutionary Biology*, 15:12. DOI 10.1186/s12862-015-0290-8
- Steel, R.G.D.; Torrie, J.H. (1995).- *Bioestadística, principios y procedimientos*. Editorial McGraw-Hill. Méjico.
- Stefanescu, C.; Herrando, S.; Páramo, F. (2004).- *Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors*. *Journal of Biogeography*, 31, 905-915.
- Stefanescu, C., Peñuelas, J., Filella, I. (2009) *Rapid changes in butterfly communities following the abandonment of grasslands: a case study*. *Insect Conservation and Diversity*, 2, 261–269.
- Stefanescu, C; Torre, I.; Jubany, J.; Páramo, F. (2011a).- *Recent trends in butterfly populations from north-east Spain and Andorra in the light of habitat and climate change*. *Journal Insect Conservation* 15:83-93

- Stefanescu, C.; Carnicer, J.; Peñuelas, J. (2011b).- Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterflies: the negative synergistic forces of climate and habitat change. *Ecography* 34: 353-363
- Stefanescu, C.; Alarcón, M.; Izquierdo, R.; Páramo, F.; Ávila, A. (2011)c.- Moroccan source areas of the painted lady butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae: Nymphalinae) migrating into Europe in spring. *Journal of the Lepidopterists' Society* 65(1), 2011, 15-26
- Stefanescu, C.; Páramo, F.; Akesson, S.; Alarcón, M.; Ávila, A.; Brereton, T.; Carnicer, J.; Cassar, L.F.; Fox, R.; Heliölä, J.; Hill, J.K.; Hineisen, N.; Kjellén, N.; Kühn, E.; Kuussaari M.; Leskinen, M.; Liechti, F.; Musche, M.; Rega, E. C.; Reynolds, D.R.; Roy, D.B.; Ryrholm, N.; Schmaljohann, H.; Settele, J.; Thomas, C. D.; van Swaay, C.; Chapman, J. (2012).- Multi-generational long-distance migration of insects: studying the painted lady butterfly in the Western Palaearctic. *Ecography* 35; 001-014, 2012
- Storch, D., Konvicka, M., Benes, J., Martinkova, J., Gaston, K.J. (2003).- Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography*, 30, 1195–1205.
- Talavera, G., Vila, R. (2016).- Discovery of mass migration and breeding of the painted lady butterfly *Vanessa cardui* in the Sub-Sahara: the Europe-Africa migration revisited. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Taylor, W. P. (1936).- What is ecology and what good is it?. *Ecology* 17: 333
- Terborg, J., Estes, J.A., (editors) (2010).- *Trophic Cascades, Predators, Prey and the Changing Dynamics of Nature*. Island Press. Washington.
- Thomas, C.D., Singer, M.C., Boughton, D.A. (1996).- Catastrophic extinction of population sources in butterfly metapopulation. *The American Naturalist*, 148, 957–975.
- Thomas, C.D., Hanski, I. (2004)a.- *Metapopulation dynamics in changing environments: butterfly responses to habitat and climate change*. Elsevier
- Thomas, C.D., Hanski, I. (2004)b.- *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*, 489-514. Elsevier, Inc.
- Timus, N., Czokes, Z., Rakosy, L., Nowicki, P. (2016).- Conservation implications of source-sink dynamics within populations of endangered *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 21, 369–378.
- Tolman, T.; Lewington, R. (2011).- *Mariposas de España y Europa* (2º ed). Lynx Edicions. Barcelona.
- Vandermeer, J.; Carvajal, R. *Metapopulation dynamics and the quality of the matrix*. *Am. Nat.* 2001, 158, 211–220, doi:10.1086/321318.

- Vandermeer, J., Perfecto, I., Schellhorn, N. (2010).- Propagating sinks, ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. *Landscape Ecology*, 25, 509–518.
- Van Horne, B. (1983).- Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47, 893–901.
- van Nouhuys, Sadkya (2016).- *Metapopulation Ecology*. Advanced article, 1-9. John Wiley & Sons
- van Swaay C.A.M., Warren M.S. (1999).- *Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera)*. Nature and Environment n.º 99. Council of Europe Publishing. Strasbourg. 260 pp.
- Van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., Lopez Munguira, M., Sasic, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstrael, T., Warren, M., Wiemers, M., Wynhof, I. (2010).- *European red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- van Swaay, C.; van Strien, A.; Harpke, A.; Fontaine, B.; Stefanescu, C.; Roy, D.; Maes, D.; Kühn, E.; Ounap, E.; Regan, E.; Svitra G.; Prokofev, I.; Heliölä, J.; Settele, J.; Petterson, L.; 28 authors including (2013).- *The European Grassland Butterfly Indicator: 1990-2011*. European Environment Agency. Strasbourg. 34 pp.
- Vázquez de Benito, M. C. (2009).- Ibn Ruxd, Abu-l-Walid, in *Enciclopedia de la Cultura Andalusí*, biblioteca de Al-Andalus. Lirola Delgado, J.; Puerta Vilchez, J.M., dirección y edición. Fundación Ibn-Tufayl. Almería.
- Warming, J. E. B. (1895).- *Plantefundgrunder af den ökologiska plantegeografi*. Copenhage
- WallisDeVries, M.; Baxter, W.; Van Vliet, A. J. H. (2011).- Beyond climate envelopes: effects of weather on regional population trends in butterflies. *Oecologia*, 167, 559-571.
- Warren, M. S.; Hill, J. K.; Thomas, J. A.; Asher, J., Fox, R.; Huntley, B.; Roy, D. B.; Telfer, M. G.; Jeffcoate, S.; Willis, S. G.; Greatorex-Davies, J.N.N.; Moss, D.; Thomas, C. D. (2001).- Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65-69
- Zadeh, L.A. (1965).- Fuzzy set. *Information and Control*, 8, 338-353.

APÉNDICE I

VARIABLES

Tabla I.- Variables explicativas

Variables	Código	Variables	Código
Clima		Clima	
Precipitación total anual (mm) (2)	<i>PAnn</i>	Días con temperatura mínima ≥ 20 °C(2)	<i>DTn20</i>
Precipitación total en primavera(2)	<i>PSpr</i>	Días con temperatura mínima ≥ 20 °C en verano (2)	<i>DTn20Sum</i>
Precipitación total en verano (2)	<i>PSum</i>	Días con temperatura mínima ≥ 20 °C en otoño (2)	<i>DTn20Aut</i>
Precipitación total en otoño (2)	<i>PAut</i>	Días con temperatura máxima ≥ 25 °C(2)	<i>DTx25</i>
Precipitación total en invierno (2)	<i>PWin</i>	Días con temperatura máxima ≥ 25 °C en primavera (2)	<i>DTx25Spr</i>
Temperatura anual media (°C)(2)	<i>TAnn</i>	Días con temperatura máxima ≥ 25 °C en verano (2)	<i>DTx25Sum</i>
Temperatura media en primavera (2)	<i>TSpr</i>	Días con temperatura máxima ≥ 25 °C en otoño (2)	<i>DTx25Aut</i>
Temperatura media en verano (2)	<i>TSum</i>	Días con temperatura máxima ≥ 25 °C en invierno (2)	<i>DTx25Win</i>
Temperatura media en otoño (2)	<i>TAut</i>	Irradiancia directa en superficie [1983-2005] (Kwh/m2/ día) (2)	<i>SID</i>
Temperatura media en invierno (2)	<i>TWin</i>	Irradiancia directa en superficie primavera[1983-2005](Kwh/m2/día) (2)	<i>SIDSpr</i>
Temperatura media en enero (2)	<i>TJan</i>	Irradiancia directa en superficie verano [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SIDSum</i>
Temperatura media en julio (2)	<i>TJul</i>	Irradiancia directa en superficie otoño [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SIDAut</i>
Temperatura anual mínima (2)	<i>TnAnn</i>	Irradiancia directa en superficie invierno[1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SIDWin</i>
Temperatura mínima en primavera (2)	<i>TnSpr</i>	Irradiancia global media [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SIS</i>
Temperatura mínima en verano (2)	<i>TnSum</i>	Irradiancia global en primavera [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SISSpr</i>
Temperatura mínima en otoño (2)	<i>TnAut</i>	Irradiancia global en verano [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SISSum</i>
Temperatura mínima en invierno (2)	<i>TnWin</i>	Irradiancia global en otoño [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SISAut</i>
Temperatura mínima en enero (2)	<i>TnJan</i>	Irradiancia global en invierno [1983-2005] (Kwh/m2/día) (2)	<i>SISWin</i>
Temperatura mínima en julio (2)	<i>TnJul</i>	Evapotranspiración potencial anual media(mm) (2)	<i>PET</i>
Temperatura máxima anual (2)	<i>TxAnn</i>	Evapotranspiración actual anual media (mm) (2)	<i>AET</i>
Temperatura máxima en primavera (2)	<i>TxSpr</i>	Topografía	
Temperatura máxima en verano (2)	<i>TxSum</i>	Altitud media (m) (3)	<i>Alt</i>
Temperatura máxima en otoño (2)	<i>TxAut</i>	Rango de elevación (m) (3)	<i>AR</i>
Temperatura máxima en invierno (2)	<i>TxWin</i>	Grado de exposición al sur (4)	<i>SE</i>
Temperatura máxima en enero (2)	<i>TxJan</i>	Grado de exposición al oeste (4)	<i>WE</i>
Temperatura máxima en julio (2)	<i>TxJul</i>	Pendiente (°) (calculada a partir de la altitud) (3)	<i>Slop</i>
Días con precipitación > 0.1 mm(2)	<i>DP01</i>	Índice de componente topográfica hidrológicamente condicionada (4)	<i>CTI</i>
Días con precipitación > 0.1mm en primavera (2)	<i>DP01Spr</i>	Litología	
Días con precipitación > 0.1 mm en verano (2)	<i>DP01Sum</i>	Presencia de arcilla (5)	<i>Clay</i>
Días con precipitación > 0.1mm en otoño (2)	<i>DP01Aut</i>	Proporción de arcilla (5)	<i>PCLay</i>
Días con precipitación > 0.1 mm en invierno	<i>DP01Win</i>	Presencia de rocas silíceas (5)	<i>Sil</i>
Días con precipitación > 10 mm anual (2)	<i>DP10</i>	Proporción de rocas silíceas (5)	<i>PSil</i>
Días con precipitación > 10 mm en primavera(2)	<i>DP10Spr</i>	Presencia de rocas calcáreas (5)	<i>Calc</i>
Días con precipitación > 10 mm en verano(2)	<i>DP10Sum</i>	Proporción de rocas calcáreas (5)	<i>PCalc</i>
Días con precipitación > 10 mm en otoño(2)	<i>DP10Aut</i>	Presencia de grava (5)	<i>Grav</i>
Días con precipitación > 10 mm en invierno (2)	<i>DP10Win</i>	Proporción de grava (5)	<i>PGrav</i>
Días con precipitación > 1 mm anual (2)	<i>DPI</i>	Presencia de yeso (5)	<i>Gyp</i>
Días con precipitación > 1 mm en invierno (2)	<i>DPISpr</i>	Proporción de yeso (5)	<i>PGyps</i>
Días con precipitación ≥ 1 mm en primavera (2)	<i>DPISum</i>	Distancia a área más cercana con arcilla (5)	<i>DClay</i>
Días con precipitación ≥ 1 mm en verano (2)	<i>DPIAut</i>	Distancia al área más cercana con rocas silíceas (5)	<i>Dsil</i>
Días con precipitación ≥ 1 mm en otoño (2)	<i>DPIWin</i>	Distancia al área más cercana con caliza (5)	<i>DCalc</i>
Días con precipitación ≥ 30 mm anual (2)	<i>DP30</i>	Distancia al área más cercana con gravas (5)	<i>DGrav</i>
Días con precipitación ≥ 30 mm en primavera (2)	<i>DP30Spr</i>	Distancia al área más cercana con yeso (5)	<i>DGyps</i>
Días con precipitación ≥ 30 mm en verano (2)	<i>DP30Sum</i>	Actividad humana	
Días con precipitación ≥ 30 mm en otoño (2)	<i>DP30Aut</i>	Distancia a autopista más próxima (km) (6)	<i>Dhi</i>

Días con precipitación ≥ 30 mm en invierno (2)	<i>DP30Win</i>	Densidad población humana año 2000 (habitantes/km ²) (7)	<i>HPd</i>
Días con temperatura ≤ 0 °C (2)	<i>DTn0</i>	Distancia a ciudad más próxima con más de 100,000 habitantes (km) (1)	<i>U100</i>
Días con temperatura mínima ≤ 0 °C en primavera (2)	<i>DTn0Spr</i>	Distance to the nearest town with more than 500,000 inhabitants (km) (1)	<i>U500</i>
Días con temperatura mínima ≤ 0 °C en verano (2)	<i>DTn0Sum</i>	Situación espacial	
Días con temperatura mínima ≤ 0 °C en otoño (2)	<i>DTn0Aut</i>	Longitud (1)	<i>LONG</i>
Días con temperatura mínima ≤ 0 °C en invierno	<i>DTn0Win</i>	Latitud (1)	<i>LAT</i>

¹⁾ I.G.N. (1999); ²⁾ AEMET 2011; ³⁾ US Geological Survey (1996); ⁴⁾ Jarvis, Reuter, Nelson & Guevara, 2008;

⁵⁾ ONEGeology portal (2015); ⁶⁾ DERA 2013; ⁷⁾ ORNL (2001).

Tabla II.- Contribución a la frecuencia (Total) de las variables predictoras en los 222 modelos de favorabilidad para las mariposas ibéricas, con el número de relaciones positivas (+) o negativas (-) con la favorabilidad ambiental (nombre completo de las variables en la Tabla I).

<i>Código</i>				<i>Código</i>			
<i>Frecuencia</i>				<i>Frecuencia</i>			
Espacial	+	-	Total	Clima	+	-	Total
LONG	94	11	105	DP30Win	26	37	63
LAT	87	16	103	DTN0	18	10	28
Clima	+	-	Total	DTN0Spr	7	47	54
PAnn	16	15	31	DTN0Sum	26	11	37
PSpr	73	6	79	DTN0Aut	64	6	70
PSum	17	23	40	DTn0Win	15	14	29
PAut	33	9	42	DTN20	7	54	61
PWin	4	49	53	DTN20 Aut	47	19	66
TAnn	22	4	26	DTx25	16	24	40
TSpr	7	27	34	DTx25Spr	4	83	87
TSum	40	2	42	DTX25Sum	73	1	74
TAut	9	28	37	DTx25Aut	9	33	42
TWin	9	11	20	SID	26	13	39
TJan	27	9	36	SIDSpr	24	15	39
TJul	8	34	42	SIDSum	41	25	66
TnAnn	11	12	23	SIDAut	51	26	77
TnSpr	19	13	32	SIDWin	24	23	47
TnSum	35	7	42	SIS	20	20	40
TnAut	9	30	39	SISSpr	28	46	74
TnWin	7	19	26	SISSum	42	38	80
TnJan	19	12	31	SISAut	13	60	73
TnJul	9	43	52	SISWin	22	31	53
TxAnn	10	20	30	PET	24	54	78
TxSpr	13	38	51	AET	127	2	129
TxSum	16	19	35	Topografía	+	-	Total
TxAut	22	13	35	E	42	13	55
TxWin	16	36	52	ER	165	0	165
TxJan	20	24	44	SE	34	1	35
TxJul	8	27	35	WE	1	8	9
DP01	10	40	50	Slop	35	15	50
DP01Spr	102	4	106	CTI	10	44	54
DP01Sum	4	49	53	Litología	+	-	Total
DP01Aut	5	38	43	Clay	29	0	29
DP01Win	37	8	45	PClay	8	10	18
DP10	3	23	26	Sil	56	1	57

DP10Spr	7	56	63	PSil	7	29	36
DP10Sum	9	50	59	Calc	64	3	67
DP10Aut	20	21	41	PCalc	21	9	30
DP10Win	43	5	48	Grav	20	3	23
DP1	11	17	28	PGrav	15	6	21
DP1Spr	11	14	25	Gyp	8	11	19
DP1Sum	49	16	65	PGyp	13	3	16
DP1Aut	17	33	50	Actividad humana	+	-	Total
DP1Win	4	46	50	Dhi	5	82	87
DP30	22	21	43	HPd	106	1	107
DP30Spr	34	10	44	U100	30	41	71
DP30Sum	31	8	39	U500	10	72	82
DP30Aut	37	5	42				

APÉNDICE II

MARIPOSAS DIURNAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

APÉNDICE II .- Mariposas diurnas de la Península Ibérica. (García-Barros et al., 2004)

Fam. HesperIIDae	<i>H. semele</i> (L., 1758)
<i>Borbo borbonica</i> (Boisduval, 1833)	<i>H. statilinus</i> (Hufnagel, 1766)
<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, [1780])	<i>Hyponphele lupina</i> (Costa, [1836])
<i>C. baeticus</i> (Rambur, [1840])	<i>H. lycaon</i> (Kühn, 1774)
<i>C. flocciferus</i> Zeller, 1847	<i>Issoria lathonia</i> (L., 1758)
<i>C. lavatherae</i> (Esper, [1780])	<i>Kanetisa circe</i> (Fabricius, 1775)
<i>C. tripolinus</i> Verity, 1925	<i>Lasiommata maera</i> (L., 1758)
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pallas, 1771)	<i>L. megera</i> (L., 1767)
<i>Erynnis tages</i> (L., 1758)	<i>L. petropolitana</i> (Fabricius, 1787)
<i>Gegenes nostrodamus</i> (Fabricius, 1793)	<i>Libythea celtis</i> (Laicharting, 1782)
<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Limenitis camilla</i> (L., 1764)
<i>Heteropterus morpheus</i> (Pallas, 1771)	<i>L. reducta</i> (Staudinger, 1901)
<i>Muschampia proto</i> (Ochsenheimer, 1808)	<i>Lopinga achine</i> (Scopoli, 1763)
<i>Ochlodes venata</i> (Bremer & Grey, 1853)	<i>Melitaea aetherie</i> (Hübner, [1826])
<i>Pyrgus alveus</i> (Hübner, [1803])	<i>M. athalia</i> (Rottemburg, 1775)
<i>P. andromedae</i> (Wallengren, 1853)	<i>M. cinxia</i> (L., 1758)
<i>P. armoricanus</i> (Oberthür, 1910)	<i>M. deione</i> (Duponchel, [1832])
<i>P. bellieri</i> (Oberthür, 1910)	<i>M. diamina</i> (Lang, 1789)
<i>P. cacaliae</i> (Rambur, [1840])	<i>M. didyma</i> (Esper, [1779])
<i>P. carthami</i> (Hübner, 1813)	<i>M. parthenoides</i> Keferstein, 1851
<i>P. cinarae</i> (Rambur, [1840])	<i>M. phoebe</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>P. cirsii</i> (Rambur, [1840])	<i>M. trivia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>P. malvoides</i> (Elwes&Edwards, 1897)	<i>Maniola jurtina</i> (L., 1758)
<i>P. onopordi</i> (Rambur, [1840])	<i>Melanargia galathea</i> (L., 1758)
<i>P. serratulae</i> (Rambur, [1840])	<i>M. ines</i> (Hoffmannsegg, 1804)

<i>P. sidae</i> (Esper, [1782])	<i>M. lachesis</i> (Hübner, 1790)
<i>Spialia sertorius</i> (Hoffmannsegg, 1804)	<i>M. occitanica</i> (Esper, 1793)
<i>Thymelicus acteon</i> (Rottemburg, 1775)	<i>M. russiae</i> (Esper, 1783)
<i>T. lineola</i> (Ochsenheimer, 1808)	<i>Minois dryas</i> (Scopoli, 1763)
<i>T. sylvestris</i> (Poda, 1761)	<i>Lopinga achine</i> (Scopoli, 1763)
	<i>Nymphalis antiopa</i> (L., 1758)
	<i>N. polychloros</i> (L., 1758)
Fam. Papilionidae	<i>Pyronia bathseba</i> (Fabricius, 1793)
<i>Iphiclides podalirius</i> (L., 1758)	<i>P. cecilia</i> (Vallantin, 1894)
<i>Papilio machaon</i> (L., 1758)	<i>P. tithonus</i> (L., 1771)
<i>Parnassius apollo</i> (L., 1758)	<i>Pararge aegeria</i> (L., 1758)
<i>P. mnemosyne</i> (L., 1758)	<i>Polygonia c-album</i> (L., 1758)
<i>Zerynthia rumina</i> (L., 1758)	<i>Pseudochazara hippolyte</i> (Esper, 1784)
	<i>Satyrus actaea</i> (Esper, 1780)
Fam. Pieridae	<i>S. ferula</i> (Fabricius, 1793)
<i>Anthocharis cardamines</i> (L., 1758)	<i>Vanessa atalanta</i> (L., 1758)
<i>A. euphenoides</i> (Staudinger, 1869)	<i>V. cardui</i> (L., 1758)
<i>Aporia crataegi</i> (L., 1758)	<i>V. virginiensis</i> (Drury, [1773])
<i>Colias alfacariensis</i> (Ribbe, 1905)	
<i>C. crocea</i> (Geoffroy, 1785)	
<i>C. phicomone</i> (Esper, [1780])	Fam. Lycaenidae
<i>Colotis evagore</i> (Klug, 1829)	<i>Aricia cramera</i> (Eschscholtz, 1821)
<i>Euchloe ausonia</i> (Hubner, 1805)	<i>A. montensis</i> (Verity, 1928)
<i>E. bazae</i> (Fabiano, 1993)	<i>A. morronensis</i> (Ribbe, 1910)
<i>E. belemia</i> (Esper, [1800])	<i>A. nicias</i> (Meigen, 1829)
<i>E. crameri</i> (Butler, 1869)	<i>Agriades glandon</i> (Prunner, 1798)
<i>E. tagis</i> (Hübner, [1804])	<i>A. pyrenaicus</i> (Boisduval, 1840)

<i>Gonepteryx cleopatra</i> (L., 1767)	<i>A. zullichi</i> Hemming, 1933
<i>G. rhamni</i> (L., 1758)	<i>Cacyreus marshalli</i> (Butler, [1898])
<i>Leptidea reali</i> Reissinger, 1989	<i>Callophrys avis</i> (Chapman, 1909)
<i>L. sinapis</i> (L., 1758)	<i>C. rubi</i> (L., 1758)
<i>Pieris brassicae</i> (L., 1758)	<i>Celastrina argiolus</i> (L., 1758)
<i>P. ergane</i> (Hübner, [1813])	<i>Cupido alcetas</i> (Hoffmannsegg, 1804)
<i>P. mannii</i> (Mayer, 1851)	<i>C. argiades</i> (Pallas, 1771)
<i>P. napi</i> (L., 1758)	<i>C. lorquini</i> (Herrich-Schäffer, 1847)
<i>P. rapae</i> (L., 1758)	<i>C. minimus</i> (Fuessly, 1775)
<i>Pontia callidice</i> (Hübner, [1800])	<i>C. osiris</i> (Meigen, 1829)
<i>Pontia daplidice</i> (L., 1758)	<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottembur, 1775)
<i>Zegris eupheme</i> (Esper, [1805])	<i>Eumedonia. eumedon</i> (Esper, [1780])
	<i>Favonius quercus</i> (L., 1758)
Fam. Nymphalidae	<i>Hamearis lucina</i> (L., 1758)
<i>Aglais io</i> (L., 1758)	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)
<i>A. urticae</i> (L., 1758)	<i>G. melanops</i> (Boisduval, [1828])
<i>Apatura iris</i> (L., 1758)	<i>Iolana debilitata</i> (Schultz, 1905)
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L., 1758)	<i>Laeosopsis roboris</i> (Esper, [1793])
<i>Araschnia levana</i> (L., 1758)	<i>Lampides boeticus</i> (L., 1767)
<i>Arethusana arethusa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>Leptotes pirithous</i> (L., 1767)
<i>Argynnis adippe</i> (L., 1767)	<i>Lycaena alciphron</i> (Rottemburg, 1775)
<i>A. aglaja</i> (L., 1758)	<i>L. bleusi</i> Oberthür, 1884
<i>A. ilia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>L. helle</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>A. niobe</i> (L., 1758)	<i>L. hippothoe</i> (L., 1761)
<i>A. pandora</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>L. phlaeas</i> (L., 1761)
<i>A. paphia</i> (L., 1758)	<i>L. tityrus</i> (Poda, 1761)
<i>Brenthis daphne</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>L. virgaureae</i> (L., 1758)

<i>Brenthis hecate</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>Phengaris alcon</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>Boloria dia</i> (L., 1767)	<i>P. arion</i> (L., 1758)
<i>B. eunomia</i> (Esper, 1799)	<i>P. nausithous</i> (Bergsträsser, [1779])
<i>B. euphrosyne</i> (L., 1758)	<i>Plebejus argus</i> (L., 1758)
<i>B. ino</i> (Rottemburg, 1775)	<i>P. hespericus</i> (Rambur, 1839)
<i>B. napaea</i> (Hoffmannsegg, 1804)	<i>P. idas</i> (L., 1761)
<i>B. pales</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>Polyommatus amandus</i> (Schenider, 1792)
<i>B. selene</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>P. bellargus</i> (Rottemburg, 1775)
<i>Charaxes jasius</i> (L., 1767)	<i>P. coridon</i> (Poda, 1761)
<i>Chazara briseis</i> (L., 1764)	<i>P. damon</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>Chazara priouri</i> (Pierret, 1837)	<i>P. daphnis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>Coenonympha arcania</i> (L., 1761)	<i>P. dorylas</i> (Fruhstorfer, 1910)
<i>C. dorus</i> (Esper, [1782])	<i>P. eros</i> (Ochsenheimer, 1807)
<i>C. glycerion</i> (Borkhausen, 1788)	<i>P. escheri</i> (Hübner, [1823])
<i>C. pamphilus</i> (L., 1758)	<i>P. fabressei</i> (Oberthür, 1910)
<i>Danaus chrysippus</i> (L., 1758)	<i>P. fulgens</i> (Sagarra, 1926)
<i>Danaus plexippus</i> (L., 1758)	<i>P. golgus</i> (Hübner, [1813])
<i>Erebia arvernensis</i> (Obërthur, 1908)	<i>P. hispanus</i> (Herrich-Schäffer, [1851])
<i>E. epiphron</i> (Knoch, 1783)	<i>P. icarus</i> (Rottemburg, 1775)
<i>E. epistygne</i> (Hübner, [1824])	<i>P. nivescens</i> (Keferstein, 1851)
<i>E. euryale</i> (Esper, [1805])	<i>P. ripartii</i> (Freyer, 1830)
<i>E. gorge</i> (Hübner, [1805])	<i>P. thersites</i> (Cantener, 1834)
<i>E. gorgone</i> (Boisduval, [1833])	<i>Scolitantides abencerragus</i> (Pierret, 1837)
<i>E. hispania</i> (Butler, 1868)	<i>S. baton</i> (Bergsträsser, [1779])
<i>E. lefebvrei</i> (Boisduval, 1828)	<i>S. orion</i> (Pallas, 1771)
<i>E. manto</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>S. panoptes</i> (Hübner, [1813])
<i>E. meolans</i> (Prunner, 1789)	<i>Satyrium acaciae</i> (Fabricius, 1787)

<i>E. neoridas</i> (Boisduval, 1828)	<i>S. esculi</i> (Hübner, [1806])
<i>E. oeme</i> (Hübner, [1804])	<i>S. ilicis</i> (Esper, 1779)
<i>E. palarica</i> Chapman, 1903	<i>S. pruni</i> (L., 1758)
<i>E. pandrose</i> (Borkhausen, 1788)	<i>S. spini</i> (Dennis & Schiffermüller, 1775)
<i>E. pronoe</i> (Esper, [1780])	<i>S. w-album</i> (Knoch, 1792)
<i>E. rondoui</i> (Obërthur, 1908)	<i>Tarucus theophrastus</i> (Fabricius, 1793)
<i>E. triaria</i> (Prunner, 1798)	<i>Thecla betulae</i> (L., 1758)
<i>E. zapateri</i> Oberthür, 1875	<i>Tomares ballus</i> (Fabricius, 1787)
<i>Euphydryas aurinia</i> (Rottemburg, 1775)	<i>Zizeeria knysna</i> (Trimen, 1862)
<i>E. desfontainii</i> (Godart, 1819)	
<i>Hipparchia alcyone</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	
<i>H. fagi</i> (L., 1763)	
<i>H. fidia</i> (L., 1767)	

APÉNDICE III

EXPRESIÓN MATEMÁTICA DE LOS MODELOS

Especie

Modelo matemático

A. adippe

$Y=27.571575-0.45505*CTI-0.005225*U500+0.004707*AET-0.251584*TXWIN-0.005785*PET-0.020021*DHI+0.241038*LONG+0.014725*PSPR-0.01285*PSUM-1.1001*DP30WIN-0.117879*DTX25SPR+0.001681*AR+0.01024*U100+0.031315*DTX25SUM+0.776232*DP01SPR-2.159646*SIDSUM-0.145991*DTN20AUT+0.500885*DP30-3.722953*SISSPR-0.479989*DP1SPR+0.283566*DP1WIN-0.192456*DP01+0.205066*DTN0AUT-0.129788*DTN0SPR-21.647132*SISAUT+13.846363*SIDAUT+12.406591*SIS-0.496644*DP30AUT$

A. aglaja

$Y=-31.792145+0.726913*TXAUT+0.367757*LONG+0.003707*AET-10.788231*SISWIN-0.627813*TXWIN+0.002203*AR+7.796546*SIDWIN-0.375241*DP1SUM+0.003058*ALT-0.581303*DTN20AUT+0.206604*DP01SPR+0.718536*Y+1.186623*DP30SPR+0.988471*DP30AUT-0.149214*DTX25SPR+0.03898*DTX25SUM-0.016237*DHI+0.058807*DTN20+0.418146*DP10SUM-0.643835*DP30+0.004457*PWIN-0.107399*DP01AUT$

A. arethusa

$Y=-7.526674+0.608523*CALC+0.006818*AET+0.988627*DP30SUM-0.432338*DP1WIN-0.086142*DTX25SPR+0.054658*DTX25SUM-0.115861*DTN0WIN+0.002223*AR+0.344056*DP01WIN-0.675543*DP10AUT-0.179477*SLOP+0.258819*DP10SPR+16.735948*SISSUM-2.457255*TNAUT+6.625821*TNM+4.587478*TNJUL-0.710418*LONG-1.323067*TXSPR-33.265146*SISAUT+0.806321*TXANN-17.099171*SIDSUM-0.005574*U500+24.282518*SIDAUT-0.089523*DTN20+0.482151*DP1AUT-0.288636*DP01AUT+10.537065*SID+0.445748*DP30-0.54026*DP30WIN$

A. cardamines

$Y=31.015648+5.500663*SISSPR-0.003741*U500+0.004901*AET+0.000671*HPD-0.551283*DP30WIN+0.014882*PSPR+4.347338*SIDSUM-5.976525*SISSUM-0.006816*PWIN+0.39332*DTN20AUT-1.896433*TNAUT-0.007443*U100+0.195356*SLOP+0.489141*CALC+0.657001*DP01SPR+0.310839*DP30-0.055513*DTN20-17.721861*SISAUT+12.828401*SIDAUT-3.2009*SIDSUM-0.142267*DP10AUT+0.038731*DTX25SUM-0.031545*DTX25-1.079117*TXSPR-0.39104*PCALC-0.89782*TNWIN+8.114284*TANN+0.356073*DP01WIN-0.255353*DP01-0.362618*DP1SPR+0.294028*GRAV+0.167921*DP1AUT-0.227106*CTI-3.110842*TXANN-1.304328*TNM-0.133678*DTN0SPR+0.191311*DTN0AUT$

A. cramera

$Y=48.848376+5.104827*SIDSUM+0.00196*AET+0.001615*AR-5.430737*SISSUM+0.000752*HPD-0.06625*DP10WIN-15.487539*SISAUT+0.232018*CLAY+0.217198*CALC+0.007323*SE-0.027348*DTX25SPR-0.668565*LAT+9.917149*SIDAUT+5.356075*SISSPR-2.873065*SIDSUM+1.939636*TXJUL-0.329863*TXANN+2.9446*TSUM-2.595965*TJUL-1.907429*TXSUM-0.002565*U100+0.225173*SIL+0.382479*PCLAY$

A. crataegi

$Y=-16.267569-0.992686*TXWIN+0.004488*AET+0.261398*LONG+0.000631*HPD-0.020278*DHI+0.001574*AR+0.889275*TXAUT-0.097078*DTX25SPR+0.003917*ALT-0.019029*WE+16.611766*SIDAUT-14.873801*SISAUT+0.476625*CLAY+0.456749*DP01SPR-0.318889*DP01SUM+0.009511*SE+0.003563*PET+0.632444*LAT+0.006521*PSPR-0.436066*DP1SPR+0.248782*DTN0AUT-0.245209*DTN0SPR+0.082012*DTN20AUT-0.657869*DP30WIN+0.253153*DP1WIN-0.177139*DP01WIN+0.357368*DP30-2.95847*SID+0.771275*TJAN+0.035719*DTN0-0.375022*TSUM-0.27112*DP10AUT$

A. euphenoides

$Y=-25.357495+0.302382*TXWIN-0.004889*U500+0.001402*AR-0.010694*U100+0.003533*AET+0.000502*HPD+0.249035*DTN20AUT+0.488267*CALC-2.459291*SIDAUT+0.688171*DP30SPR+0.216421*DTN0AUT-0.108395*DTN0SPR-0.04235*DTX25SPR+1.512402*TSUM+0.298713*DP01SPR-0.07922*DP1+0.132326*SLOP-0.343446*DP01SUM-0.467732*TXAUT-0.490455*PSIL+0.333687*LAT-0.373309*DP10SPR+0.260782*DP1SUM-1.28019*TJUL-0.044825*DTN20+0.576241*DTN0SUM+0.012783*PSPR-0.00885*WE-0.005276*PWIN+0.549914*TNJUL-0.605643*TNM+0.017708*DTX25SUM-0.10788*LONG+1.55954*SISSUM$

A. glandon

$Y=-12.363111+0.311484*SLOP-0.020073*PET+0.075757*U100+0.037149*PAUT+1.500857*LONG$

A. hyperanthus

$Y=57.408227-15.777417*SISSPR+5.108875*SID+0.759946*DP01SPR-11.88357*SISAUT-0.009625*U500-0.172001*DP01+0.723917*SIL+8.944092*SIDSUM+0.775095*DTN20AUT-0.141569*DTN20-1.94676*TNJAN+2.550178*TNM-1.483009*TSUM+1.068231*CTI+0.001291*AR-0.577551*CALC-0.355785*DP1SPR-0.957151*DP30WIN+0.429948*DP30+5.10136*SISWIN-1.048108*TNJUL+1.229384*TNAUT$

A. ilia Y=16.546046-1.299593*PCALC-0.014953*U500+0.404902*LONG+1.962195*PSIL+1.683502*DP30WIN-0.999813*DP30+0.000686*HPD-0.088415*DTN20+3.803429*SIDWIN+0.374341*DTN0AUT+1.226404*GRAV+0.135966*SLOP-0.940257*DP10SPR-1.11787*DP10AUT+0.478372*DP10+2.943695*TNAUT-4.053285*TXJUL+0.17652*DTX25SUM-0.331371*DTX25AUT+8.225286*TANN-4.969531*SISSPR+1.047086*DP30AUT-1.239423*DTN0SUM-8.667277*TNANN+0.009004*PAUT-1.654286*TXJAN-0.155087*DTN0SPR+2.852938*TJUL
Y=8.58505-11.521867*SISAUT+0.001939*AR-0.639905*TXSPR+2.682574*TSUM+0.000813*HPD-0.030485*DHI+0.004999*AET+5.578557*SIDAUT-0.92369*GYP+0.561894*DP30SPR+0.212108*DTN0AUT+0.250581*DP01SPR-0.126839*DTN0SPR-0.396477*TNNSPR-0.021345*DTX25-0.006646*U100+1.298485*SIDSUM-0.241855*DP1SPR+0.255476*DP1SUM-0.179388*DP01SUM+0.021357*PSPR-0.00687*PANN-1.553634*TJUL+0.057074*DTX25SPR
A. io
A. iris Y=-16.250191-19.156999*SISSPR-1.971411*TXWIN+0.001748*AR-0.508791*DTX25SPR+0.062833*DTX25+0.587414*SIL+0.175721*LONG-0.319908*DTN20+3.921891*TJAN-2.451504*TNJAN+0.784349*TNNSPR+0.956816*LAT+15.989684*SIDSPR-24.04534*SIDWIN+21.501181*SISWIN
A. levana Y=-24.93953+1.997493*LONG+0.010501*AET-0.226762*DTN20+2.023548*TNNSPR-1.296801*TWIN+0.456751*DP1SPR+0.001687*AR-0.372071*DP1SUM+1.059645*DP10SUM
Y=18.006989+0.002121*AR+0.419357*CALC+0.005071*AET-0.031606*DHI-0.356872*DP1SUM-0.09982*DTX25SPR+0.179578*DTN0AUT+4.546841*TNNSUM-1.352427*TNAUT-3.195107*TNJUL+0.170347*DP01SPR-0.240395*DP01AUT+0.516299*DP30SUM-12.015775*SISAUT+0.137843*DP01WIN+0.533458*DP30SPR+0.01799*PSPR-0.007047*PWIN-0.375478*DP10SPR+2.089818*TNJAN-1.940029*TNWIN-0.091445*DTN0SPR-0.018232*PSUM+0.38164*DP10SUM+0.002177*ALT+7.057*SIDAUT+0.122281*LONG
A. montensis
A. morronensis Y=33.675836-1.580316*TXSPR-0.242071*DP1SUM-0.021044*U100+1.351078*CALC-0.641995*CTI-0.630866*DP10AUT-3.310723*SISSPR+3.504768*TXSUM-0.029913*WE+0.001018*AR+0.007452*U500+0.266421*DP30-2.530473*TXJUL
A. nicias Y=-310.719328-10.38214*DP10SPR+5.005388*DP1SPR+44.329256*SISSPR+1.175543*SLOP+4.395139*DP01SUM-3.065793*DP01SPR
Y=72.561919+0.002034*ALT+0.455472*PSIL-0.627835*DP10SUM-1.824501*TXWIN+0.00138*AR+0.06682*DTX25SUM+0.015594*PAUT+12.150694*SID-28.427343*SISAUT-0.047711*DTN20+0.213599*DP01SPR-0.196765*DP01AUT+1.458956*TXJAN+0.184829*DTN0AUT-0.044425*DTN0+12.879597*SIDAUT-0.00698*U100-0.006698*PWIN+0.127033*SLOP-0.027846*DTX25-3.065144*TNAUT+4.186261*TNANN-1.312505*TNNSPR-2.81591*TXJUL+2.976344*TXSUM+0.476262*DP30SPR-0.108363*DP10-0.903141*LAT+0.015629*PSUM
A. niobe
Y=14.482122-0.511351*TXWIN+0.001769*AR-0.323298*DP10SUM+0.001903*AET+0.000689*HPD+4.566878*TANN-5.676569*SISAUT+1.42979*TSUM-0.57628*GYP+7.23301*SID+0.232691*GRAV-4.275571*SIS+0.148161*DTN0AUT-0.098583*DTN0SPR+0.269985*DTN20AUT-1.548666*TJUL-0.045405*DTN20-1.675972*TSR+0.548706*DP01SPR-0.128748*DP01-0.195768*DP1SPR+0.005299*PSPR-7.408204*TAUT+3.219502*TXAUT+2.440989*TNAUT+0.058405*DTX25SPR-0.54879*TXSPR-0.037551*DTX25AUT
A. pandora Y=-26.803536+0.006894*AET-0.004346*U500+0.452324*LAT+0.002078*AR-0.324555*DP1SUM-0.227407*DTN20AUT+0.782071*TSUM-0.160303*DTX25SPR-0.48773*DP30WIN+0.72859*DP30SPR+0.040722*DTX25SUM-0.028333*DHI+0.051745*DTN0AUT-16.35731*SISSPR-0.325002*GRAV+55.85819*SIS-10.974459*SIDSUM+0.275798*DP01SPR-0.224319*DP01AUT+0.019706*PSPR-45.697422*SISAUT+25.480171*SIDAUT-8.02808*SIDWIN-0.004328*PANN-1.701787*TNAUT+1.417279*TNWIN+0.50249*DP30SUM+4.567244*TNNSUM-3.429047*TNJUL+0.14359*DP1AUT-1.365282*TANN
A. paphia
A. pyrenaicus (20) Y=-794.678629-2.331355*TJUL+2.745778*CALC+18.09055*LAT-0.074306*PET+0.543006*SLOP+0.004288*AR+0.020029*PAUT+4.785017*CTI
Y=9.301473-2.430828*TXANN-1.557167*SISSPR+4.4607*TSUM-0.013446*U100-2.62687*TNAUT+0.002013*AR-5.573159*SISWIN+0.000593*HPD+0.577104*DP01SPR+0.01206*PSPR-0.036347*DTX25-0.162877*DP01SUM-0.012251*PWIN-0.324236*DP1SPR-0.08533*DP01+0.424995*DTN20AUT+0.032147*DTX25SUM-2.78263*TJUL+0.482183*DP30SPR+0.001957*AET-0.070105*DTN20+0.877914*DTN0SUM-0.054925*DTN0SPR+0.414728*PSIL+0.482195*TJAN+3.250891*SIDAUT+0.007302*PAUT+2.630727*TAUT
A. zulichhi Y=71.905236-4.873962*CTI

B. borbonica $Y = -14.579519 + 1.623328 * DP30WIN - 0.269298 * U100 + 0.656571 * DTN20AUT$

B. daphne $Y = 39.437704 + 0.005712 * AET + 0.517808 * LONG - 7.800866 * SISSPR - 0.624287 * DP1SUM + 0.001588 * AR - 34.355113 * SISAUT - 0.010141 * PET + 22.896582 * SIDAUT - 0.012631 * DHI + 0.085516 * DTX25SUM - 1.026356 * DP10WIN + 0.009393 * PSPR + 15.289996 * SIS + 0.084611 * DP1 + 0.867639 * DP30AUT - 0.16002 * DTX25AUT - 0.74396 * DP10AUT + 0.522674 * DP10 - 0.430638 * DP10SUM + 0.126595 * SLOP - 0.614209 * DP01AUT + 0.162517 * DP01 - 0.259707 * DP30$

B. dia $Y = -88.099439 + 2.170448 * LAT + 0.301084 * LONG + 0.002193 * AR + 0.006421 * AET - 1.416275 * TXJAN - 0.181185 * DP1SUM - 0.37809 * DP30WIN - 0.01011 * U100 + 0.985306 * SIL - 0.010674 * PET + 0.801589 * PCLAY + 0.084249 * DTX25SUM - 0.127087 * DTX25SPR + 0.888827 * DP30SUM - 1.960645 * SISSPR - 0.005767 * U500 - 0.182637 * DTN0WIN - 0.123456 * DP01AUT - 0.107052 * DTX25AUT - 1.034649 * TNSPR + 2.345206 * TJAN - 2.005267 * TNWIN - 0.428638 * DTN0SPR + 0.228535 * DTN0 + 2.180527 * TNAUT + 0.145662 * DP01WIN$

B. eunomia $Y = 149.592203 - 0.166841 * PET + 1.373684 * DTX25AUT - 40.507552 * TWIN - 1.101089 * SLOP + 7.811498 * DP30SUM - 37.932536 * TSUM + 73.850568 * TANN - 2.399121 * DTX25SPR + 1.058359 * LONG$

B. euphrosyne $Y = -17.210374 - 0.99983 * TXANN + 1.008177 * LAT + 0.238102 * LONG + 3.258692 * TXSUM - 6.308758 * SISSPR + 22.985729 * SIDAUT + 0.008009 * AET + 0.233569 * SLOP + 0.541929 * DP01SPR - 0.188925 * DTX25SPR - 0.147438 * DP01 + 0.91971 * DP30SUM - 0.022956 * DHI - 0.011292 * PSPR - 12.266538 * SISAUT - 4.836402 * SIDWIN - 2.493707 * TXJUL - 0.534353 * DTN20AUT$

B. hecate $Y = 12.518191 - 0.49509 * TWIN + 0.006656 * AET - 0.773824 * PSIL - 0.015596 * PSUM + 0.439373 * LONG + 1.697031 * SISSUM - 0.456089 * DTN20AUT - 0.555268 * CTI - 0.469017 * DP30WIN + 0.626196 * DP30SPR - 0.006316 * PET - 17.108106 * SISWIN + 0.001257 * AR + 0.871908 * TXAUT - 0.530385 * TXSPR + 0.012281 * U100 - 0.023099 * DHI + 0.528454 * DP01SPR - 0.716239 * DP01SUM + 12.830063 * SIDWIN + 0.618294 * DP1SUM - 0.447397 * DP1SPR - 0.366007 * DP10AUT + 0.404285 * DP10SPR$

B. ino $Y = -40.339264 - 0.218695 * TXWIN + 0.571592 * LONG - 0.245086 * DP01SUM + 0.534378 * DP01SPR + 0.001423 * AR + 1.063157 * LAT - 0.028058 * PSUM + 0.628515 * DP10SUM - 0.040829 * DHI - 0.01546 * PET + 0.006481 * AET - 0.102189 * DP01 + 1.20695 * DP30SPR - 0.220331 * DTX25SPR + 0.048284 * DTX25SUM + 1.114872 * PCALC + 1.897163 * PGRAV + 0.006585 * PWIN - 0.536289 * DTN20AUT - 0.831128 * DP30 + 0.729597 * DP30SUM + 0.844549 * DP30WIN$

B. napaea $Y = 35.666404 + 1.781938 * LONG - 9.094181 * SISSPR$

B. pales $Y = -193.167988 + 0.002485 * AR + 5.064187 * LAT + 1.811163 * DP30AUT - 0.419094 * DP1AUT - 4.666404 * SISSPR - 1.252216 * DP30SPR - 0.717446 * TNWIN$

B. selene $Y = 3.667039 - 13.093606 * SISSPR - 2.047335 * TXSPR - 0.012012 * U100 + 0.013062 * AET - 0.017703 * PET + 3.658642 * TSUM - 0.343962 * DTN20AUT + 0.001263 * AR + 0.626343 * LAT - 1.247486 * TXAUT - 3.033087 * TXJAN + 5.402911 * TXWIN + 6.270537 * TJUL - 5.066669 * TNJUL - 3.815668 * TXJUL + 0.10281 * DP01SPR - 0.220988 * DP1AUT + 1.072172 * PSIL + 1.329455 * TNSPR - 1.550809 * TJAN - 0.120185 * SLOP + 10.948568 * SIDSPR - 16.749592 * SIDWIN + 14.200943 * SISWIN + 0.643511 * DP30AUT - 0.149482 * DP30 + 0.850443 * PCLAY$

C. alceae $Y = -3.65391 + 0.001243 * HPD + 0.001492 * AR + 0.002068 * AET + 0.833792 * TNJUL - 0.659864 * TNSUM - 14.143983 * SISWIN + 1.072719 * DTN0SUM - 0.018231 * DHI + 0.004619 * U100 + 0.281319 * SIL + 4.793667 * SISAUT + 8.364298 * SIDWIN - 0.245056 * DP10WIN + 0.162194 * DTN20AUT + 0.366777 * PSIL + 0.261605 * DP01WIN + 0.172503 * DP10AUT + 0.351414 * DP30WIN - 0.015336 * PWIN + 0.005274 * PANN - 0.030312 * DTN20 - 0.125347 * DP01 + 0.171238 * DP01SPR$

C. alcetas $Y = -155.657215 + 1.442967 * LONG + 1.520139 * DP10SUM + 1.985816 * SIL - 0.177582 * DTN20 - 0.883729 * DP1SUM + 2.543835 * LAT + 15.49715 * SISWIN + 0.512326 * DP1WIN + 0.024007 * U500 - 0.06618 * PSPR + 0.017364 * PANN - 6.322009 * SIDAUT + 1.15068 * GYP + 0.356322 * SLOP + 1.198038 * CTI - 0.688148 * DP10AUT$

C. alfacariensis $Y = -57.035651 - 0.020556 * U100 - 0.093954 * DTX25SPR - 0.006324 * U500 + 0.354685 * CALC + 0.00106 * AR + 0.562768 * LAT + 0.045967 * DTN0WIN + 0.870435 * DP01SPR - 0.746446 * PSIL + 0.00033 * HPD + 0.018242 * PSPR + 13.454889 * SISSUM - 9.961327 * SIDSUM - 0.023518 * PWIN + 0.104395 * SLOP - 0.350431 * DP1SPR - 0.397266 * DP01 + 0.006725 * PANN + 0.514738 * DP01WIN + 0.33851 * DP1AUT - 2.118918 * TNAUT + 0.004245 * PET + 11.126576 * SIDAUT + 0.046205 * DTX25SUM -$

0.031556*DTX25-0.072945*DP10-14.121237*SISAUT-0.172298*DTN0SPR+0.226047*DTN0AUT+2.387258*TNJAN-2.522545*TNWIN-
 1.011943*TXJAN+0.001902*ALT+0.939323*TNMUM+0.246024*DP10SUM-2.049349*TJUL-2.566751*TSPR+7.347695*TANN
 Y=-35.167206-0.269067*TXJAN+0.008314*AET-0.00816*U500+0.927905*LAT+0.00234*AR+0.266696*LONG-3.322497*SISSPR-0.019814*DHI-
 0.011365*PSUM+0.39863*CALC-0.1773*DTX25SPR+0.038986*DTX25SUM+0.020517*PSPR+1.489011*SISSUM-
C. arcania 0.524288*DP1SPR+0.401732*DP01SPR-0.472712*DP01AUT+0.343463*DP1AUT-0.00988*PWIN+0.112508*DP01WIN-
 0.050332*DTN20+0.412903*DP30SPR
 Y=-37.187498+1.640489*LAT+0.202022*LONG-4.992613*SISSPR-0.20298*DP1AUT-
C. argiades 0.017539*U100+0.001906*AR+0.197732*DP01WIN+5.783315*SIDSPR-0.009419*PET+0.000471*HPD-0.196983*DP01SUM+0.987487*DP10SUM-
 0.191577*DP10-9.08368*SISAUT+0.00888*PSPR+3.558041*SIDWIN+6.539548*TSUM-1.197557*TSPR-5.2331*TJUL
C. argiolus Y=49.753571+0.003776*AET+0.002174*AR+0.001156*HPD+2.440821*SISWIN-0.825355*TXSPR+2.64205*SIDSPR+0.003065*U100-
 0.165695*DP10WIN+0.199541*DP01WIN+0.555195*DP30AUT-0.190957*DP01AUT-13.904996*SISAUT+6.173664*SIDAUT+0.388463*CLAY-
 0.372492*LAT+3.025592*TSUM+0.12751*DTN0AUT-7.020281*SISSUM+5.43728*SIDSUM-0.018433*DTX25-0.522763*GYP-
 1.225387*TNJUL+0.149041*DTN20AUT-0.024586*DTN20-0.872843*TXJUL-0.002627*PWIN+0.039762*DTX25SPR-0.056612*DTN0SPR
C. avis Y=14.138876+0.005996*AET+1.746001*SIL-0.004698*U500-1.119723*CTI+2.188651*DP30SUM-0.045114*PSUM+0.000525*HPD-1.291594*PCALC-
 0.123614*DTX25SPR-0.00243*ALT+0.004596*PANN-0.426601*DTN0SPR+0.131458*DTN0+0.48325*DP30-0.420909*DP10WIN-1.04511*DP30AUT
C. baeticus (40) Y=54.405897+0.101539*DTX25SUM+0.001614*AR+0.000944*HPD+14.0988*SIDWIN+8.628582*SIDSUM+0.409982*LONG+0.194228*DTN20AUT-
 0.007407*PET+0.075418*DP01WIN-9.612299*SISSUM-0.255356*TXANN-0.950183*LAT-18.610713*SISWIN+0.074611*DTX25SPR-
 0.083439*DTX25AUT+10.798054*SISSPR-7.413761*SIDSPR
 Y=2.081935-0.012271*U500-0.017645*U100+0.780586*CALC+0.00065*HPD-1.076261*DTN0SUM-
C. briseis 0.211044*DTX25SPR+1.725048*TXANN+0.001466*AR-18.578317*SISWIN+0.22743*LONG+11.726698*SIDWIN+18.122066*SISAUT-
 0.117796*DTN0WIN+0.052198*DTX25SUM-2.914354*SISSPR-0.340982*DP01AUT-2.498957*TAUT+1.65039*TNMUM-1.203294*TJUL-
 0.307905*DTN0SPR+0.171458*DTN0+0.581152*DP30SUM-0.450913*DP01SUM+0.160103*DP01-0.437391*DP10AUT+0.010526*PAUT-0.005152*PET-
 8.43979*SIDAUT
 Y=11.00613-7.615772*SISWIN+0.001771*AR+0.001382*HPD-3.021706*TNMUM-0.01772*DHI+0.291269*CALC+0.001508*AET-
C. crocea 0.18518*DP10WIN+0.008644*PSPR+0.205871*DTN0AUT+0.262677*SIL+0.012699*SE-0.018933*PWIN+0.903118*DP30WIN-
 0.424849*DP30+0.407125*DP30AUT-0.109163*DTN0SPR+5.546387*TSUM-1.6122*TJUL-2.149124*TXSUM+0.308518*CLAY+8.049642*SID-
 3.341114*SISSUM+1.519808*TNMUM+0.951609*PGYP+0.002445*PET+1.327378*TJAN-1.5115*TNWIN-1.475263*TXWIN+0.172145*DTN20AUT-
 0.034009*DTN20+6.150686*TANN-1.276015*TAUT-3.371718*TSPR+0.26949*DP1WIN+0.007258*PANN+0.497749*DP01SPR-0.386925*DP1SPR-
 0.130646*DP01+0.178059*DP10SUM
 Y=-66.203179-0.568293*CTI+0.000776*HPD+0.573687*GYP-
C. dorus 0.084188*DTX25SPR+0.027812*DTX25SUM+0.001634*AR+1.037349*LAT+0.488169*CALC-0.15335*DP30WIN-0.004627*U100+0.762236*PGRAV-
 0.021215*DTN20+0.869253*DP30SUM-0.030028*PSUM+7.29077*SID-3.364522*SISSPR-10.046118*SIDSUM-0.003579*U500+10.985021*SISSUM-
 0.27715*DP10AUT+0.148675*DTN0AUT+0.281117*DP10SUM-0.029085*DTN0-0.409146*PCLAY+0.011589*PSPR+0.007691*PAUT+0.683161*TNMUM-
 0.573726*TAUT
C. evagore Y=-24.430237+0.728151*LONG+5.417038*SISAUT+0.000677*HPD+0.195919*SLOP+0.087207*DTX25AUT-0.049949*DHI-0.078086*DTN20-
 0.924823*DP10SUM+0.203599*DTN20AUT
C. flocciferus Y=18.609995-0.192461*TXAUT+0.524466*LONG-7.654717*SISSPR+4.909093*SIS+0.000659*AR+0.216891*DP01SPR+0.002392*AET-
 0.210185*DP01SUM-0.055572*DP1
C. glycerion Y=-67.104625-2.80418*TXANN-0.01204*U500+0.979248*LAT+0.005227*ALT+0.00719*AET+0.272731*DP1SUM-
 0.007441*PET+0.60979*DP30SUM+1.081513*TSUM-0.180363*SLOP+0.001393*AR-0.02214*DHI+0.29649*DP01SPR+13.300752*SISSUM-

11.556852*SIDSUM-0.33823*LONG-22.965218*SISWIN-0.099943*DP1+2.414434*TXAUT+0.062153*DTX25SUM-0.03793*DTX25-1.413549*TNAUT-0.347851*DP01SUM+0.94273*TN SPR+20.596353*SIDWIN-0.044476*DTN0WIN-0.006854*PWIN+0.012775*PAUT
C. jasius Y=4.631081+0.003083*AET+0.779149*LONG+0.240416*DP30WIN+0.380871*SIL+0.000803*HPD-0.005843*ALT+0.001659*AR-0.262339*DP1SUM-18.202278*SIDWIN-16.842982*SIDAUT+51.488629*SID+30.189511*SISWIN-48.851465*SIS-0.023909*PAUT+0.003882*U500-22.224951*SIDSPR+25.564182*SISSPR+0.160116*SLOP+0.00851*PANN+0.057894*DP01WIN+0.035491*DTN0WIN-0.31436*TXANN
Y=-37.432427-0.718557*TXAUT+0.339134*LONG+0.001872*AR-0.975766*PSIL-2.055881*SIDWIN-0.365898*DP01SUM-0.017957*PWIN+0.02393*PSPR+0.65228*LAT+2.924699*SIS+0.810424*TXWIN+0.084916*DTN0AUT+0.223632*DP01SPR
C. lavatherae Y=74.342514-1.398228*LAT+0.32219*DP01SPR-1.626982*CTI-0.062853*PSUM-0.174223*DTN20AUT-0.04507*DHI
C. lorquini Y=-48.925822+0.001484*HPD+0.011652*U500+1.279112*TNJUL+0.747765*LAT+0.003882*AET-0.032369*DHI+0.654463*SIL+0.681916*PGRAV+0.19011*DP30-0.471684*DP10AUT+0.00682*PAUT-1.385438*TXSPR+3.234979*TANN+0.848016*DTN0SUM-1.595874*TN SUM-1.75835*TJAN+0.678443*TXJAN
C. marshalli Y=-0.023175-1.044087*TXAUT-0.006121*U500+0.428877*CALC+0.001577*AR-0.114542*DTX25SPR-0.532702*DP30+0.003613*AET+1.307611*DP30SPR-7.699216*SIDAUT-8.288767*SIS+3.212119*TXSUM-2.319667*TXJUL+15.016508*SID+0.947955*DP30AUT-0.335197*DP10AUT+0.052699*DTN0WIN+2.553706*TJAN-2.317698*TWIN-0.445883*DP1SUM+0.6141*DP10SUM-0.728955*PSIL+0.059469*DTX25SUM+0.177558*DP01SPR+10.132042*SISSPR-9.487964*SIDSPR+0.159749*SLOP-0.030041*DTX25-4.35381*TNJUL+4.579729*TN SUM-2.639656*SISSUM
C. minimus Y=13.187845+0.351692*LONG+0.006011*AET+0.540469*CALC-0.428587*DP30WIN-4.438781*SISSPR-0.326548*DP1SUM+0.448128*DP10SUM+0.001156*AR-0.029875*DHI-1.325545*TXWIN-0.211715*DTX25SPR-0.717987*PSIL-0.452908*CTI+1.593827*TXSPR-2.223286*TNJUL+2.587617*TN SUM+4.099199*SIS+0.21399*DP01SPR-0.15179*DP01AUT+1.577016*TJAN+0.033025*DTX25SUM-2.398272*TANN
C. osiris Y=14.618217+0.00485*AR-0.026782*PSUM-2.166948*DTN20-13.426487*SIS+0.002007*ALT+1.885136*DTN20AUT+1.660546*CALC+0.061191*DHI+1.695364*CTI
Y=14.089395-15.266418*SISWIN+0.002717*AET+6.410034*SIDAUT+0.001883*AR+5.3533*SISSPR-0.02275*PWIN-0.009077*PAUT-0.017061*DHI-0.653189*GYP+0.201667*SIL+0.000401*HPD+0.429701*CLAY+0.16024*DTN0AUT+1.409907*TXAUT+0.611752*DP30AUT-0.267083*DP01AUT-0.12753*DTN0SPR+0.011797*PANN-5.825327*SIDSPR-0.251055*DP10SPR-0.080736*DTX25AUT+9.090515*SIDWIN+0.02798*DTX25SUM-8.467065*SISSUM+6.392133*SIDSUM+0.094874*DTN20AUT+0.002665*PET-2.79523*TXANN+1.759304*TXJAN+0.303369*DP01SPR+0.484871*DP1WIN+0.399618*DP1AUT+0.027212*DTN0-0.32029*DP1+0.289699*DP1SUM-2.579633*TXWIN-1.138677*TNJUL-0.614492*TNJAN+9.217453*TANN-2.585602*TSR-2.340447*TAUT
C. palaemon Y=-148.097566+0.001664*AR-0.029077*PET+3.674034*LAT+0.103053*DTN0SPR+0.200395*DTN20-0.021727*PWIN+0.028475*PAUT
C. phicomone Y=3.389266+0.004897*ALT+0.001009*HPD-2.379212*PSIL-0.010117*U500+1.367239*DTN0SUM-0.029383*PAUT+0.364791*LONG-2.386964*DP30SPR-0.107031*DP1+0.040543*PSPR-1.976938*TAUT+1.960586*TSR
C. prieuri Y=19.467978-0.538531*CTI-2.968731*TXJAN+0.354183*SIL-0.004424*U500+2.563492*TXWIN+0.000604*HPD+0.30811*DP1SUM-3.036853*SISAUT+0.001729*AR+3.016359*SIDSUM-0.1054*DP10WIN+0.203213*DP10SUM-0.44942*TXSPR+0.046899*DTX25SUM-0.016815*DTX25+0.163938*DTN0AUT-0.097826*DTN0SPR+0.309539*DP30AUT-0.30997*DP01SUM-0.010667*PWIN+0.004146*PANN-0.249574*DP1+0.270026*DP01SPR-2.753839*SISSUM+0.438686*TNAUT+0.00401*U100+0.180798*DTN20AUT-0.039726*DTN20+0.002772*PET-0.098961*SLOP+0.622864*PGRAV+0.362609*DP1WIN+0.181107*DP1AUT+0.196907*CALC-1.001534*TNWIN+1.320607*TJAN
C. rubi Y=42.876361-0.502025*TXWIN-0.005824*U500+0.004202*AET+11.485555*SISSUM-0.030095*DHI+0.001814*AR+0.35045*DP01SPR-0.317078*DP01SUM-1.626508*TNJUL+0.394834*CTI+0.511748*DP10SUM-0.627187*PSIL-0.265072*DP1SPR+0.011436*PSPR-0.010377*PWIN+2.029495*TN SUM-1.62078*TNAUT+2.077066*TN SPR-30.041443*SISAUT+22.508923*SIDAUT-8.797817*SIDSUM-0.854996*LAT+0.972559*TXAUT-1.632553*TSR
C. semiargus

C. tripolinus Y=3.159746-1.966748*DP10SUM+1.061402*CALC+0.000509*HPD+0.757068*TJAN-0.940916*TSPR

D. chrysippus (60) Y=-7.86113+0.754433*LONG-0.003205*ALT+4.415779*SISAUT-0.04001*DTX25SUM+0.000567*HPD-0.717045*TXAUT+1.385609*TSPR-0.603308*TNJUL

D. plexippus Y=-12.0367+0.000454*HPD+0.221447*SLOP+3.552667*TJAN-3.98388*TSPR+3.334661*SISSUM+0.544429*DP10AUT-0.198379*DP1SPR-0.011542*PET+0.64085*TXJUL-0.017247*U100-0.005207*ALT-0.002939*AET

E. arvernensis Y=-410.879215-0.079551*WE+9.296779*LAT+1.562616*DTN0SUM+1.070598*LONG+0.002523*AR-0.712263*TSPR+60.534879*SISWIN-30.010641*SIDWIN+0.232771*DTX25AUT-27.200106*SISAUT+2.493617*SISSUM+0.478046*DP1SPR-0.722782*DP1SUM
Y=31.729158-0.678631*CTI+0.004811*AET-0.074926*DTX25SPR+0.000596*HPD+0.926042*TXJUL+0.583206*SIL+0.001674*AR-0.271546*DP1AUT+0.189573*DP01SPR-0.009709*DHI-0.166563*DP01SUM-0.12956*SLOP+0.041784*DTX25SUM+7.957077*SIDAUT-7.196133*SISAUT-1.771265*SIDWIN+0.343869*CLAY-0.0656*DTX25AUT-5.505452*SISSUM+0.131907*DTN0AUT+2.709442*TNSUM+3.51122*SIDSUM+0.192904*DP10AUT-0.191287*DP10SPR+0.001295*ALT+0.286308*TXJAN-0.122336*DTN0SPR-0.659231*TNSPR+0.025126*DTN0+0.070353*DP1WIN-1.135629*TXSUM-1.885382*TNJUL

E. aurinia Y=-120.653814+0.001832*AR-14.534128*SIDSUM+2.340201*LAT-0.546317*DP01SUM+0.402452*DP01SPR+14.206757*TNAUT-15.052115*TNANN+0.606646*DTN0AUT+0.062004*DTX25SUM+1.250509*LONG+0.024609*U500-0.182183*DTN0WIN+31.172626*SID-14.820898*SIDWIN

E. ausonia Y=-233.197503+13.865467*TXJUL-14.117215*TXSUM+103.285982*SISSPR-107.19034*SID-0.332265*PAUT-11.471534*DP10WIN+0.380497*PWIN

E. bazae Y=-29.336489+0.009065*U500+0.534337*DP30-0.877983*DP30SPR+0.000664*HPD+1.068783*PCALC-0.058083*DTN0WIN-0.017459*DHI-1.769759*DP30SUM-0.484137*DP10SPR-0.472056*LONG+0.001463*AR+0.631557*TXSUM+6.307539*SISSPR-6.576535*SIDAUT+1.503277*TXAUT-2.16397*TXANN-0.828082*PSIL+0.456205*SIL+1.251713*DTN0SUM-0.061143*DTX25AUT+0.023404*DTX25

E. belemia Y=1.59774+0.386018*GYP+0.001639*AR+6.272755*SIDSUM+0.215376*LAT+0.003568*PET+0.000694*HPD+0.229671*DTN20AUT-5.682767*SISSUM-1.549855*TXWIN+0.141141*LONG+0.001239*AET+2.231154*TJAN+0.477355*DTN0SUM+0.209859*TXSUM-0.043492*DTN20+0.578019*SIL-0.506969*PSIL+0.009157*SE+0.104683*DP01WIN-0.505346*DP1SPR-0.951476*TNJAN+0.024823*DTX25AUT+3.692288*SIDSPR-6.505096*SID+0.455194*DP01SPR-0.137465*DP01+0.104838*DP1

E. crameri Y=-37.241649-1.838854*TWIN+0.2005*LONG+0.004152*AET+0.624027*CALC+0.122859*DP01SPR-0.122981*DTX25SPR+0.006302*PET-0.006628*U500+0.513081*CLAY+0.001364*AR-0.541595*DP30WIN-0.364669*DP1SUM+0.424759*DP10SUM+0.30039*DTN20AUT-0.05574*DTN20+0.287705*DTN0AUT-0.163652*DTN0SPR+0.977789*TNJAN+0.652449*TXAUT+0.005771*PWIN+0.510409*LAT+2.990564*SIDWIN

E. desfontainii Y=-117.686786-0.79801*TXANN+3.041745*LAT+0.002634*AR-0.204655*DP1SUM-0.008151*U500-0.018486*PET-2.492842*DP30WIN+1.530399*DP30-1.743132*DP30AUT+1.816796*SISSUM+0.954739*TNSUM+0.045568*DTN0-7.682422*SIDAUT

E. ephron Y=-23.528426+1.568982*CALC-0.310886*DP01WIN+0.325086*DP1WIN+0.294816*LONG-1.894688*TNSPR-0.157493*SLOP-0.030658*DHI-47.687037*SIDAUT+38.097638*SIDWIN+4.187702*SISSUM-0.011189*PWIN+0.016572*U100-1.675819*DTN0SUM-37.95049*SISWIN+35.905148*SISAUT+0.091918*DTX25AUT-7.144804*TJUL+0.94933*GYP+3.497478*TXSUM+4.785387*TNJUL+0.004016*ALT

E. epistygne Y=5.533576-0.470531*TSPR+1.306392*CALC+0.001747*AR-1.129015*DP30SUM-0.012257*PET+0.01306*U100+0.260084*DTN20AUT

E. eumedon Y=-71.8518+0.002778*AR+2.066812*LAT+0.151086*DTN20-15.345107*SISSPR-0.102084*DP1+9.051826*SIDSPR+0.026248*U100+0.200884*DP01SPR+0.842557*DTN0SUM+1.296959*CTI+0.005283*ALT

E. euryale Y=-124.133144-0.367762*DTX25AUT+0.343023*SLOP+0.014997*PSUM+2.871542*LAT+0.052245*DTX25-0.233462*DP10SPR-0.719488*TNSPR-0.159757*DTN0AUT

E. gorge Y=-14.004017-0.379521*DTX25SPR+0.063089*U100+0.980386*LONG+0.02489*PAUT

E. gorgone Y=44.556044-1.789152*DP1SUM-2.147501*TXAUT

E. hispanica

E. lefebvrei Y=-190.764189+0.001418*AR+4.919177*LAT-0.22236*DP1-2.555614*CTI+1.094887*DP01SPR+0.168326*DTN0SPR+1.281792*DP10AUT-0.199119*DP01-0.641486*DP10SPR+8.11848*TNM+6.744761*TNJUL+0.006073*ALT
Y=-1110.637139+0.003748*AR+2.327299*LONG-2.18091*DP1SUM+4.71172*DP01SPR+0.32683*DHI-0.827776*DP01+0.265901*U100-1.961835*DP1WIN-0.843161*DTN0SPR-0.580898*DTX25AUT+26.309966*LAT-

E. manto 12.676252*TNAUT+5.24134*TNJAN+5.567664*DP30SPR+0.07308*PAUT+4.551638*TNM-0.843161*DTN0SPR-0.580898*DTX25AUT+26.309966*LAT-12.676252*TNAUT+5.24134*TNJAN+5.567664*DP30SPR+0.07308*PAUT+4.551638*TNM
Y=-6.396933-2.564906*TXANN+0.001521*AR+0.010002*AET+0.415331*LONG-10.336429*SISSPR+3.647706*TXSUM-0.034786*DHI-0.014182*PET+9.861374*SIDSPR+0.042249*DTN20+1.45793*TXAUT-36.46948*SISAUT+0.004216*ALT-

E. meolans 0.027561*DTX25+0.120599*DP01SPR+0.246143*DP10SPR-0.156256*DP1SUM+23.313028*SISAUT+0.035685*PSPR+36.092432*SISWIN-25.25699*SIDWIN-2.331164*TXJUL+0.861973*PCALC+1.090896*LAT-0.20541*DP1SPR-0.010215*PANN-0.321852*TXJAN+0.036866*DTX25SUM+0.820882*CALC

E. neoridas Y=-99.268221+0.701583*LONG-0.207277*DTX25SPR+2.182097*LAT-0.023437*PET+4.597395*SISWIN+0.277098*SLOP+0.01784*AET-0.05906*DHI-0.321852*TXJAN+0.036866*DTX25SUM+0.820882*CALC

E. oeme (80) Y=-33.305342+0.00306*AR-1.259165*DTN20+0.091882*U100+0.643204*DP01SUM-2.349576*CTI+5.511371*PGRAV

E. palarica Y=-90.199632-0.028199*PET-1.027805*LONG-0.617483*TNJUL+3.525348*LAT+0.042591*DHI-0.231172*DP01SUM-1.721767*DTN20-0.013404*U500-2.349576*CTI+5.511371*PGRAV

E. pandrose Y=-321.549992+1.008619*DP10SUM-0.686064*TXSPR-0.556666*DP1SUM+1.49981*LONG+7.751211*LAT+0.001449*AR

E. pronoe Y=91.49214+15.379222*TSUM+0.003919*AR-37.672607*SISAUT+0.051337*U100-14.962202*TJUL-26.919232*TNWIN-0.408668*DTN0WIN+16.673137*TNJAN+6.125929*TNM+10.029066*SIDSPR

E. rondoui Y=-433.422943+0.051054*DTN0+0.538823*SLOP+2.551363*LONG+0.69415*DP01AUT+4.530547*DP30AUT+0.026432*AET+9.353967*LAT-1.12232*DP30-0.746608*DP1AUT
Y=-23.97607+0.315645*DP10SUM-1.086793*PSIL-0.651133*CTI-0.03228*DHI+0.635393*LAT+0.30602*LONG+0.237525*DP01WIN+0.001356*AR-0.128473*DP01SUM+0.000373*HPD+0.523995*CLAY-0.733257*PCLAY-0.141492*DTN20AUT-0.168298*DP01AUT+1.090489*PGRAV+0.009186*PET-0.952761*DTN0AUT-1.539146*SISSPR-0.10313*DTX25SPR-1.294893*DTN0SPR-0.01148*PSUM+0.00758*PSPR-0.00496*PWIN+0.710622*DP30AUT-0.303421*DP30WIN+1.159021*DTN0+0.003085*ALT-3.086703*TNJUL+3.376306*TNM+0.265777*TXSPR-1.13247*DTN0WIN-1.116009*DTN0SUM

E. tages Y=-6.790073-0.008633*U500+9.057022*SISAUT+0.627824*CALC-0.01079*U100-0.564985*TAUT-0.425435*DP1SUM+0.002048*AR-7.928759*SISWIN+0.00034*HPD+0.615874*TXSPR-0.108974*DTX25SPR+0.820631*PCALC-2.156003*SISSUM+0.01852*PSPR-0.389452*DP10WIN-0.934852*DP30SPR+0.55257*DP10AUT+0.28283*DTN20AUT-0.065358*DTN20+0.049828*DTX25SUM

E. tagis Y=43.712835-0.790639*CTI-0.013534*PET+0.044446*DTX25SUM+4.422927*SIDWIN-0.193454*DP1SUM-0.127539*DTX25SPR+0.00233*AR+0.007875*U100-0.215773*SLOP+3.741574*TNM+0.621017*PCALC-0.018292*DHI+0.002883*ALT-11.418202*SISAUT-2.44471*TNJUL-1.14863*TNM

E. triaria Y=-29.914216-0.399364*HPD+0.00648*ALT-0.037691*PAUT+0.880209*GRAV+0.486848*DP10WIN-11.163416*TNM-0.024351*PET+7.217286*TNM+4.386796*TSR-0.276373*DTX25SPR

E. zapateri Y=-3.33656+0.777198*TXWIN+0.005126*AET+2.1615*TSUM+0.566556*DP30SPR+0.000542*HPD-0.01356*DHI+0.333666*SIL+0.001781*AR+0.366502*LAT+0.006734*PSPR-0.080171*DTX25SPR+0.014245*SE+0.026615*DTX25-0.404688*DP10WIN+0.347758*DP1WIN+0.623987*DP01SPR-0.173207*DP01-0.432313*DP1SPR-1.953079*TXANN-0.717535*TNJUL+0.044543*DTN0WIN+0.241417*DP10AUT-9.013111*SISSUM+7.285534*SISWIN+0.318792*CLAY-0.059345*DTX25AUT

F. quercus Y=-31.313174-0.015298*U100-0.268854*LONG+0.003392*AET-0.227797*DP10WIN+0.001597*AR+7.945495*SISWIN+13.408667*SISSUM-20.310524*SIS+0.018776*PSPR-0.022878*DHI-0.009904*PWIN+0.000514*HPD+6.542426*TSUM-5.012043*TJUL-2.772346*TAUT-0.113165*DTX25SPR+0.347941*CALC+0.501971*DTN0SUM+0.143535*DTX25AUT-0.031407*DTX25-0.311882*CTI-

G. alexis

4.881349*SIDSUM+0.245709*DP30WIN+0.497427*DP01SPR-0.38043*DP1SPR+0.504854*LAT-2.194156*TXSPR+2.477644*SIDSUM+2.002333*TXANN-
 0.125993*DP01SUM-0.392019*DP01AUT+0.288846*DP1AUT+0.236354*GRAV+1.808009*TSR
 Y=-4.310883+0.002067*AR+0.419746*CALC+0.002818*AET+0.000705*HPD+0.412752*LAT-0.087515*DP10+0.014953*PSPR+5.029436*SIDSUM-
G. cleopatra 6.46849*SISSUM+0.237886*DTN0AUT+0.144204*LONG+0.309532*DP1WIN-0.111504*DP1-0.007999*DHI-1.72206*TSR+1.93667*TANN-
 0.092134*DTN0SPR-0.004738*U100+0.389088*SIL-0.739549*PSIL-0.281843*CTI+0.424868*DP30AUT-0.004858*PANN-
 0.001835*ALT+0.018705*PSUM-0.403145*PCLAY-1.809009*TXWIN+1.373131*TXJAN-1.370558*TJUL+1.50948*TSUM+0.107163*DP01SPR-
 0.135795*DP01SUM+3.504472*SISSPR-2.541356*SIDSUM
 Y=-36.531532+0.001433*AR+1.134883*SIDSUM+0.728322*LAT+0.000614*HPD+0.001408*AET-0.020278*DHI-
G. melanops 0.37685*CTI+0.850475*DTN0SUM+0.687981*SIL-0.642729*PSIL-0.172835*DP30AUT+0.007462*SE+0.670438*TJAN-
 1.585919*TXWIN+0.27408*TXJUL+0.976284*TXJAN+0.062325*DTN20AUT
 Y=-23.462146+0.689789*GRAV+0.000505*HPD+0.059415*DTX25SUM+0.014492*SE-0.005533*ALT+0.001878*AR-2.406183*TAUT+1.453324*TXJAN-
G. nostrodamus 1.050822*PSIL-0.537536*DP10WIN+0.015559*PSPR+0.147434*DP01WIN+3.447128*SISSUM+0.508799*DP10SUM+1.906141*TNANN-
 1.391593*TJAN+0.335533*DP10AUT-0.185649*DP01SUM
 Y=19.866538+0.001603*AR-0.003342*U500-0.102065*DTX25SPR-1.941268*SISWIN-1.472176*TJUL+0.00065*HPD+0.004277*AET-0.02554*DHI-
G. rhamnii 0.696001*DP30WIN+0.037547*PSPR-0.011843*PANN+11.608749*SIDAUT-0.080976*DP10-0.479676*CTI+2.040976*TSUM-11.712788*SISAUT-
 0.205007*DP1AUT-0.168038*DTN0WIN+0.016451*PAUT-0.327525*DTN0SPR+0.268336*DTN20AUT-0.058351*DTN20-
 0.364385*TXSPR+0.231969*DP1WIN+0.405884*DP30-0.004077*U100+0.301231*DP01SPR-0.180993*DP1SPR-0.060755*DP01+0.20134*DTN0
 Y=-27.890757+0.004105*AET-0.003963*U500+0.001799*AR-0.153677*DTX25SPR+0.000652*HPD+0.03391*DTX25SUM-
H. aleyone 0.182031*DP1SUM+0.018241*PSPR-0.011011*PWIN+4.762269*SISSUM-2.685717*SIDSUM+0.48597*LAT+0.115027*DP01SPR-0.097619*DP1AUT-
 3.807535*SISSPR-0.020249*DTN20-0.264131*CTI+0.394203*PCALC-0.009275*DHI+0.00943*SE-
 0.018246*PSUM+0.434767*DP30SUM+0.011524*PAUT-1.747609*TNAUT+1.746757*TNANN+0.34926*DP10SUM-
 0.192726*DP10AUT+2.142501*SIDSUM
 Y=-56.001484-0.007685*U500+0.007693*AET-0.029156*DHI+0.000432*HPD+0.754023*DP30SUM-0.122487*DTX25SPR+0.001813*AR-
H. comma 10.286232*TNANN-0.340019*DP1SUM+0.26623*DP01SPR+0.830055*LAT-3.528198*TXSPR+6.437807*TSR-0.134249*DP01AUT+5.023681*SISSUM-
 3.465525*SIDSUM+0.006185*PSPR-0.004887*PET+0.029279*DTX25SUM+7.13872*TNAN+2.91899*TNAN-2.814423*TNJUL-
 0.153877*LONG+0.706645*DP30SPR-0.466087*DP30WIN
 Y=-60.154926+0.550634*LONG+1.219534*LAT+0.007851*AET-0.018703*U500-
H. fagi 0.478022*DTX25SPR+0.055253*DTX25+3.63312*SIDWIN+12.54254*TSUM-10.528976*TJUL-0.969581*DTN20AUT+0.163325*DTN20-
 2.610721*TANN+0.712835*PCALC-0.569768*DP10AUT+0.48518*DP1WIN+0.001127*AR+0.902861*DP30SPR-0.118246*DP1+0.48693*DP10SUM
 Y=5.937724+0.001592*AR-0.005633*U500+0.196841*DP1WIN-0.056576*DTX25SPR+0.011381*SE+0.001876*AET+0.000323*HPD+0.344008*CALC-
H. fidia 0.010678*DHI+0.107168*DTN0AUT-0.41359*CTI+0.232325*DP01AUT-0.871308*DTN0SUM-0.32536*DP10WIN-0.069715*DP1+0.261575*DP30-
 0.042317*DP01+0.634632*DP30SUM-0.009539*PSUM-0.001411*ALT-1.691965*TAUT+1.691153*TANN
 Y=-11.20197-0.789809*TXAUT+0.874952*DP30SUM+0.007434*AET+0.305454*LONG+0.737535*LAT-0.253016*DP1SUM-
H. lucina 0.017319*PET+0.001622*AR+0.638695*TSUM-0.476323*DTN20AUT-0.015482*DHI+0.148334*DTX25AUT-0.18068*DTX25SPR+0.987946*GYP-
 2.294098*SISSPR+0.421083*SIL
 Y=-16.424836+0.052657*DTN0WIN+3.607366*SIDSUM-0.007639*U500+0.001641*AR-0.064554*DTX25AUT+0.034823*DTX25SUM+4e-04*HPD-
H. lupina (100) 2.004974*SIS-0.957858*TSR-2.373399*TNAUT+3.848107*TNANN+0.839454*DP30SPR-0.373894*DP30WIN-0.17436*DP10+0.669897*TXAUT-
 0.271447*TXJUL-0.068953*DTN20+0.245538*DTN20AUT-0.733057*TNWIN+0.408304*DP10AUT+0.009665*PSPR
H. lycaon Y=-59.882082-1.292782*TXWIN+0.005019*AET+0.106916*DTX25SUM-0.121071*DTX25AUT-
 0.029426*DHI+0.001569*AR+0.351067*CLAY+0.57317*DP30AUT+1.557317*TXAUT-0.006921*PET+1.856603*TNAN-

H. morpheus
0.007107*U100+20.392975*SISSUM-41.206087*SIS+0.005174*ALT+33.676699*SID-14.521262*SIDSUM-
0.029839*DTX25+0.720391*DP30SPR+0.730956*DP30SUM-13.311628*SIDWIN+0.568317*PCALC-1.635542*TNAUT-
1.13674*TJUL+1.24857*TJAN+1.041916*LAT+15.395745*SISWIN+0.384209*DP01SPR-0.141212*DP10+0.301844*DP01WIN-0.192633*DP01
Y=20.723377+0.952639*LONG-0.029858*PSUM-10.286514*SIDWIN+1.489902*CALC+0.04326*PSPR-0.47637*DP10SPR-
3.712616*SIDSUM+10.087481*TXSUM-0.987834*DP30WIN-8.467629*TXJUL-1.636706*TXANN-0.064105*DHI-0.02545*PWIN+0.621259*DP10AUT
Y=13.295783+0.361303*TXAUT-0.002993*U500+0.001971*AR+0.377584*CLAY-0.072722*DTX25SPR-0.782071*TXJAN-
0.00954*U100+0.001979*AET+0.00052*HPD+0.234625*CALC+1.470936*TWIN+5.338373*TNSUM-
2.547844*TNJUL+0.501578*DP01SPR+0.607555*DP10SUM+12.833056*SIDWIN-13.440654*SISWIN-0.113946*DP01-0.530216*TXSPR-0.219313*DP1-
H. semele
0.016559*PSUM+1.373565*TNJAN+0.007891*PAUT-0.18345*DP10WIN+0.347758*DP1WIN+0.262553*DP1AUT-
0.107129*DTN0SPR+0.135114*DTN0AUT-6.401189*TNANN-0.0174*DTN20+1.40564*TNNSPR
Y=-44.765535+0.002695*AET+0.000878*HPD+0.002164*AR-0.003441*U500+0.874015*LAT+0.382496*DP01WIN+0.640799*DP01SPR-0.283224*DP01-
0.247277*DP1SPR+0.203937*DP1AUT+0.130048*DTN0AUT-0.083055*DTN0SPR+0.033882*DTX25SUM+0.337451*DP30SUM-
1.701878*TSPR+4.784298*TANN-0.754522*TXWIN+0.253754*DTN20AUT-0.046444*DTN20-2.029905*TNAUT-4.636606*TXSUM+3.019705*TXJUL-
0.053583*DTX25AUT+5.32783*TSUM-4.049539*TJUL-0.145945*DP10WIN+3.162811*SID-1.380075*SIDSUR+0.00512*PAUT
I. debilitata
Y=-7.70691+0.586301*LONG+2.361493*TNJAN-0.030869*U500-0.20238*DP1SUM+0.301903*DP1WIN+0.957663*CALC+0.00053*HPD+0.77645*SIL-
0.263472*DP01AUT-0.170357*DTX25SPR+0.435232*TXAUT-3.119524*TNWIN+1.230988*DTN0SUM-0.250472*DTN20AUT+0.047716*DTX25SUM
Y=16.614473-1.53161*TXWIN+0.000914*AET+0.000681*HPD+0.001736*AR-
I. lathonia
4.93047*SISWIN+0.568995*TXAUT+1.316515*TXJAN+8.021192*SID+0.668295*DP01SPR-0.624774*GYP+0.17971*DTN0AUT-0.156379*DP01-
0.433518*DP1SPR-4.338613*SIS-0.405266*TXSPR-0.093139*DTN0SPR+0.00352*PET-0.243025*PSIL+0.429143*DP30AUT-
0.008131*PWIN+0.168469*DP1WIN+0.010494*PSPR-4.133967*SISAUT+0.000904*ALT
Y=9.629224-3.726833*SISWIN+0.001786*AR+0.00117*HPD+0.006588*SE-0.006763*U100+0.001427*AET-0.510122*DP10WIN+0.498836*SIL-
0.007819*DHI+1.2966*PGYP+0.567087*DP01SPR-0.127903*DP01+0.168262*TNWIN+0.161805*DTN0AUT-11.968833*SISAUT-
0.119679*DP01SUM+0.007391*PSUM-0.419609*PSIL-0.279041*DP1SPR+10.161931*SIDAUT-0.197367*CTI+0.184314*CLAY+0.185531*DP10-
0.020624*DTN0+0.028439*DTX25SUM+3.832105*SIS+0.162427*DP1WIN+0.218308*DP30WIN-0.373202*DP30SPR-0.014955*DTX25
Y=-50.205812+0.002275*AET+0.001704*AR+0.016977*SE-1.445727*TXWIN+1.191846*LAT-
0.684617*TXSUM+0.066003*DTX25SUM+0.987236*DP01SPR-0.388271*DP01+0.556722*DP30SPR+0.237154*LONG-2.747033*SISSPR-
0.11583*DTN20+0.490293*DTN20AUT-0.411732*DP1SPR+0.27409*DP01WIN+0.003833*ALT-1.583171*TNAUT+1.759315*TXAUT-
0.140889*DTX25AUT+1.080298*TJAN-
K. circe
0.144765*DTN0SPR+0.176961*DTN0AUT+9.759468*SID+0.250747*DP01AUT+1.194557*TNSUM+0.210855*DP1WIN-0.07553*DP10+0.019539*PAUT-
0.004905*PANN+0.427893*DP10SUM-6.492947*SIS
Y=1206.431578-602.847749*SISAUT+0.012721*AR-1.519147*DTX25AUT-2.482141*DP01WIN+414.134823*SIDAUT-1.607089*DP10
Y=4.051075-0.230263*TXSPR+0.002421*AR+0.003428*AET+1.9742*SIDSUM-5.308656*SIDAUT-0.14635*DP1+0.579735*DP01SPR+0.008865*PSPR-
0.010942*DHI-0.004715*PET-0.09858*DTX25SPR-0.436013*DP01AUT-0.385994*DP1SPR+0.438203*DP1AUT-0.111495*DTN20AUT-
0.439303*CALC+0.282642*CLAY-0.855825*GYP+0.179029*LONG+0.148163*DP1WIN+0.024453*DTX25
Y=145.717201+37.052611*SIDSUM-41.813401*SISSUM+1.238929*LONG-1.214545*CTI-0.014456*PET-4.280167*PCALC+0.004136*AET-
2.848438*DP30SUM+0.023676*PAUT+0.454949*DTN0WIN+0.000764*HPD-0.221479*DTN0+0.116477*DTX25SUM+2.326988*TNWIN-
10.684851*TAUT+16.139711*TANN-8.402609*TSPR-
0.545267*DP10+0.627832*TXJAN+0.490285*DP1WIN+0.888173*CALC+0.010159*U100+1.27163*DP10AUT-0.453956*DP1AUT
L. boeticus
Y=22.825551+0.00157*AR+0.001316*HPD-2.345284*SISWIN+6.094862*SIDAUT-6.676973*SISAUT+0.001644*AET-
0.505372*DP10WIN+0.352344*SIL+1.704023*TNSUM-1.138393*TXSPR+0.599952*PCLAY+0.17419*DP01WIN-

0.138518*DP01AUT+0.165874*DTN0AUT-0.061173*DTN0SPR-0.202862*DP1SUM+1.665354*TXANN-
 1.41609*TNJUL+0.237133*DP10+1.437854*SISSPR+0.008351*SE-4.56409*SISSUM+3.145817*SIDSUM-0.653351*TXAUT-0.376003*DP10SPR-
 0.273768*CTI+0.718201*PGRAV+0.378846*DP30WIN-0.340841*DP30SPR+0.011445*PSPR-0.006499*PWIN
L. camilla Y=-34.194386+0.361434*LONG-20.928587*SISSPR+0.000585*HPD+0.00185*AR-0.012962*U100-0.271579*DTX25SPR+1.719715*TXSPR-
 1.073985*TXANN-0.082156*DTN20-0.507657*CALC+0.042411*DTX25+32.819813*SIS-6.957453*SIDAUT+10.773478*SIDSPR-
 0.180771*DP1AUT+0.008244*PSPR+0.934866*LAT-17.689438*SID-0.004433*U500-0.771393*TXJUL
L. celtis Y=-18.448863+0.002179*AR+0.16462*LONG+0.006615*AET+1.298249*SIDSUM+0.000913*HPD-0.191746*DTN20AUT-
 0.069267*DP1WIN+0.739272*SIL+0.210721*DP30-0.623633*TXJUL-0.006033*PET-0.004049*U500+1.344022*TJUL-0.001325*ALT-
 3.955803*SIDAUT+2.557364*SISSPR-0.761955*TNANN
L. helle Y=10.031859-0.993756*TJUL
L. hippothoe Y=52.336883+0.003018*AR-0.011652*PET+0.497336*DTN20AUT-33.282328*SISAUT+20.67317*SIDAUT+0.771058*DP01SPR-
 0.23804*DP01+0.985341*DTN0SUM+0.783751*DP10SUM+3.091045*SISSUM-0.302625*DP10AUT-0.007256*AET-0.193292*SLOP
L. maera Y=0.978372+4.900298*TXANN+0.00261*AR-0.005078*U500+17.87504*SIDAUT+0.000369*HPD+9.491512*SISSUM-0.005322*U100-8.343672*SIDSUM-
 2.160892*TXSPR-19.604126*SISAUT+0.259034*DP01SPR-0.579052*DP30WIN+0.397702*DP30+0.0151*PSPR-0.00849*PWIN+0.00171*AET-
 0.491976*DP30SPR+0.027619*DTX25SUM-2.476078*TAUT-1.557075*TXJAN-3.342476*TNJUL+4.010638*TNMUM-0.790685*TXJUL+1.41075*TWIN-
 0.017106*DTX25-0.259615*DP01SUM-0.161821*DP1SPR
L. megera Y=17.631347+0.001712*AR+4.984995*TSUM-0.853136*TXSPR+0.223771*DTN0AUT+0.00065*HPD-1.648425*SISSUM+0.272867*CALC-
 1.455482*TJUL-0.015323*DHI+0.001911*AET-0.243136*DP10WIN-
 3.825263*SISWIN+0.002509*PET+0.813266*PGYP+0.008352*SE+0.287145*SIL+13.34886*SIDAUT+0.337427*DP10SUM+0.246338*DP1WIN+0.330981
 *DP30AUT-0.2466*CTI-0.004633*U100+0.002899*U500-0.090547*DTN0SPR-15.32462*SISAUT+0.210027*GRAV+0.346934*PCALC-
 1.496859*TXSUM+1.266807*TJAN+0.350511*DP01SPR-0.089364*DP01SUM+5.423856*SIS-1.876418*TNMUM-0.597204*DTN0SUM-0.362021*DP1SPR-
 0.072532*DP01+0.013159*PSPR-0.007225*PWIN+0.5307*DP30WIN-0.215282*DP30-0.839227*TXWIN-0.684727*TNJAN+1.076318*TANN
L. petropolitana Y=-74.805676+1.290346*SLOP+0.340399*U100+0.229491*DHI+3.437356*DP30SUM
 Y=12.14422+0.002105*AET+0.34398*SIL+0.001035*HPD+5.575259*SIDSUM-0.214536*TXWIN-5.641347*SISSUM+0.001544*AR-
 0.216439*DP10WIN+0.375736*DTN0SUM+0.269756*CLAY+0.685404*TSR-0.017465*PWIN-
L. phlaeas (120) 1.389246*TXSPR+1.112274*TXANN+0.080906*DTN0AUT-0.002594*U100+0.006888*SE+0.353483*CALC-
 0.441258*PCALC+1.111804*SIDSPR+0.29356*DP30AUT-0.096772*DP01+0.007928*PANN+0.535268*DP30WIN-0.213075*DP30+0.374247*DP01SPR-
 0.355114*DP1SPR+0.282703*DP1WIN-3.040294*SISAUT
 Y=16.891349+0.001772*AR+0.001129*HPD+0.008289*U100+0.001151*AET-0.011632*DHI+5.704601*SIDSUM-0.739169*TXSUM-1.100059*GYP-
 1.574639*TNJAN-25.731362*SIS-0.102378*DP1SUM+0.002105*ALT-0.85881*TNJUL+0.043235*DP01-
L. pirithous 0.057214*DP1+0.005201*PAUT+6.750623*SISSPR+0.784627*DP30WIN-0.451306*DP30+0.149372*DP10AUT+7.953127*SISWIN+0.330878*CALC-
 0.765604*PCALC+2.19908*SIDSPR+7.50852*TANN-2.634003*TXJAN+2.380538*TXWIN-3.683891*TSR+1.683791*TNMUM-1.688552*TAUT-
 0.025278*DTX25AUT
L. reali Y=-4.103299+0.763369*LONG-0.014522*PET+0.009172*AET+2.264049*SIDWIN+0.534396*DP1SPR-0.135657*DP1
 Y=14.382842-0.558031*TXWIN+0.004605*AET-0.005927*U500+0.002085*AR-0.08788*DTX25SPR+0.057141*DTX25SUM-
 4.640025*SISSPR+12.044885*SIS+0.000501*HPD+0.247553*LONG-0.15658*DTN20AUT+0.052348*DTN0AUT+0.70551*DP01SPR+0.009991*PSPR-
L. reducta 1.742824*TXJUL-0.517677*DP01AUT-0.004237*PET-2.988505*TNAUT+2.985684*TSUM+0.999431*TNJAN-22.508827*SISAUT+12.423339*SIDAUT-
 0.834552*PCLAY+0.35154*CLAY-0.132635*DP10WIN+0.536934*DP30AUT-0.396164*DP30WIN-0.275204*DP01SUM-
 0.472365*DP1SPR+0.396166*DP1AUT+1.518497*TAUT-0.085447*DTX25AUT

L. roboris
Y=72.845405+0.002807*AET+0.000684*HPD+14.780087*SISSPR+43.375529*SIS-0.474729*DP10WIN+0.220072*SLOP-0.020012*DHI-0.392843*TXWIN-34.733173*SIS-17.824501*SIDSPR+0.031288*DTX25SUM-0.764211*LAT+0.317954*CLAY+0.427329*SIL+0.021778*DTN0+5.632846*TANN-0.557916*DP01SUM+0.147196*DP10-8.130526*SISAUT+0.000781*AR-0.130896*DP1SPR-3.055468*TNJUL+3.239327*TNSUM-3.194622*TAUT-1.739706*TSR-3.390648*SISUM-0.542989*DP01AUT+0.31934*DP01+0.292797*DTN20AUT-0.063023*DTN20-0.221662*DP01WIN-0.053558*DTX25SPR

L. sinapis
Y=51.574399+0.002087*AR+0.00419*AET-0.400745*DP10WIN-0.428766*LAT-0.604522*TXWIN+0.000665*HPD+0.01379*PSR-0.00279*ALT-0.493265*CTI-0.008701*PWIN+0.3911*DP1WIN+0.358721*DP30AUT+0.618516*DP01SPR+0.203602*DTN0AUT+0.040615*DTX25SUM-1.180053*TXSPR+1.165462*TXANN-0.020191*DTX25+0.367752*TAUT-0.118465*DTN0SPR-0.002535*PET+0.824395*PGYP-39.023515*SISAUT+31.317012*SIDAUT+0.303685*CLAY-0.0045*U100-0.578629*DP1SPR-0.146181*DP01+22.311055*SIS-15.237789*SID-2.302093*SISSUM+0.173145*DP10-0.250934*DP10AUT

L. tityrus
Y=38.885351-0.006945*U500-0.122422*DTX25SPR+3.34311*TXWIN-0.129826*DP10AUT+0.08094*DP30-0.099269*DTN20+0.446333*DTN20AUT-2.522744*PGRAV-3.558694*TXSUM-2.587365*TXJAN+0.034348*DTX25SUM+5.120057*TJUL-2.680398*TNJUL+0.824504*DTN0SUM-0.068806*DTN0SPR+1.962863*TNNSR-4.108633*TNWIN-0.008847*PET+3.478425*SISUM+2.341249*TNJAN-9.76631*SIS+0.001308*AR

L. virgaureae
Y=48.39197-1.336544*TXSPR-0.019937*PET+0.002161*AR-19.495494*SIDWIN-32.99097*SISAUT+7.427395*TSUM-0.138755*DP1+21.831613*SIDAUT+0.276338*DP01SPR+28.354324*SISWIN-0.191014*DTX25SPR+0.050045*DTX25SUM-2.533583*TXJUL-0.020277*DHI-0.737665*TNWIN-0.658763*DP30SUM+0.519952*DP30SPR-2.725699*TNJUL+5.321504*SISSUM-13.953287*SIS

M. aetherie
Y=57.914611-4.185016*LAT-1.409893*LONG+1.319119*CLAY+1.491906*SIL+0.000813*HPD-1.346056*TXJAN+1.505341*TSR-0.03909*DHI+1.08843*DP1SUM+10.300761*SISSUM-11.452201*SIDWIN+4.808332*SIDSPR+1.190259*DP10SPR-0.472927*DP10WIN

M. athalia
Y=31.90144-1.812105*TXSPR+0.005367*AET+0.00163*AR-1.283647*TXJAN-0.079789*DTX25SPR+0.054315*DTN0AUT-0.019068*DHI-1.144083*TNJAN+1.837778*SISSUM-0.278518*DP1AUT+0.214023*DP01SPR-18.519165*SISAUT+0.003307*ALT-1.109478*PGRAV+6.253449*TJUL-2.541157*TNAUT-4.450976*TXJUL-3.214467*TNJUL-0.088867*DP01SUM-0.026059*DTX25+3.412611*SIDWIN+4.557585*TXANN+0.553734*DP30SUM+4.109582*TNANN+0.042064*DTX25SUM+7.320685*SIDAUT-0.448971*LAT

M. cinxia
Y=1.246481-2.871558*TWIN+0.006579*AET+1.613031*TNSUM+0.001203*AR+0.45237*SIL-0.221373*DTN20AUT-0.018435*DHI-0.122579*DTX25SPR-4.138538*SISSPR+0.00426*ALT-18.397915*SISAUT+10.218257*SIS-0.44015*DP1AUT+0.541525*DP01SPR+0.007489*PSR-0.364592*DP30WIN+0.534198*DP30AUT+7.881746*SIDAUT+0.026482*DTX25SUM+0.00555*U100-0.577057*DP10WIN+0.333806*DP1WIN+0.030348*DTN0WIN-0.333829*DP01SUM-0.434427*DP1SPR-0.178061*DP01WIN+0.347536*DP1SUM+2.463198*TNWIN-5.88033*TNANN-0.643487*DP10SUM+0.232552*DP10-1.642359*TXSUM+6.942464*TANN

M. deione
Y=8.733995-0.511928*CTI+0.002271*AET+0.001703*AR+1.218718*SISUM-0.011141*PWIN+0.000499*HPD-0.016195*DHI+0.006226*U100+5.462925*SISWIN-0.183839*DP1AUT+0.168155*DP01SPR-7.757192*SISAUT-0.737027*GYP+0.61554*DTN0SUM+0.042997*DTX25SUM+0.016524*PAUT+0.301728*SIL+0.149953*DP30-0.320774*DP10AUT+0.198203*DP10WIN-0.106173*DP01SUM+0.148757*DTN0AUT+3.708789*TNSUM-2.740812*TNJUL-0.403926*TSR-0.047997*DTN20-0.168277*LONG-0.589217*TNAUT-0.026805*DTN0-0.05342*DTX25SPR

M. diamina
Y=-30.78759+0.002841*AR-0.203064*DP1SUM+1.128314*LAT+0.555613*LONG+0.186581*DP01SPR+0.013933*U500-0.014884*PET-0.505621*DP1AUT+0.157065*DP10-15.432277*SISAUT+9.890853*SIS

M. didyma
Y=-55.633873+0.27074*LONG+0.002632*AET+0.000694*HPD+0.000963*AR-0.015952*DHI+1.886227*SISUM+0.827714*LAT+0.479955*DP30SPR+0.115243*DTN0AUT-0.035038*DTN20+0.164308*SLOP+0.215211*DP01SPR+1.729544*TWIN+0.011128*SE+0.029501*PAUT+0.032207*DTX25SUM+0.019726*PSUM-0.013528*PANN+0.021833*PSR-0.16181*DP10AUT-0.274859*DP01SUM-0.098774*DP1SPR-0.051398*DTX25AUT-1.27919*TJAN+0.001412*ALT

M. dryas Y=87.454248-41.407154*SIS-0.014271*U500+13.379848*SIDSPR-0.329665*DP1WIN+7.10589*SISSUM-0.631087*DTX25SPR+1.299084*DP30SUM+0.272071*DTX25AUT

M. galathea Y=-408.415938+9.051605*LAT+0.337735*LONG-3.099249*TXJAN+0.002667*AR+1.423007*TNMUM-0.213469*DTX25SPR+0.160968*DTX25SUM+1.367968*GYP-4.647959*TSR+3.678302*TXAUT+2.45148*TJAN-2.813092*PGRV-0.889293*DP30WIN+0.020454*PSR-0.413918*DP1AUT+0.300045*DP1WIN-0.234776*DTX25AUT-0.014399*PWIN+0.016677*PET+0.800775*CTI+0.673555*DP30AUT-9.661914*SISSPR+0.010142*U100+7.034962*SIDSPR

M. ines Y=3.975853+0.002395*AR+0.000798*HPD-5.576053*SISSUM+0.620537*CALC+3.791377*TNWIN-10.242078*SIDAUT+6.498261*SIDSUM+0.251248*DP30-0.011911*DHI+2.610876*TNMUM+0.433467*SIL-2.483128*TNJUL+0.028351*DTX25SUM-3.897719*TAUT+4.043769*TJAN-3.088194*TSR-0.002578*ALT+0.076616*DP01WIN-3.147973*TNJAN-4.791941*TWIN+6.913796*TANN-0.173443*DP10+0.009418*SE+0.003024*PET+6.738265*SISAUT+0.120961*DTN20AUT-0.028216*DTN20-0.600878*DP30SUM

M. jurtina Y=14.309799-14.451781*SISWIN+0.001969*AR+7.415994*SIDAUT-6.150808*SISSUM+0.000883*HPD-0.301015*DP10WIN+0.00308*AET-0.019752*DHI+8.035704*SIDSUM+0.012974*PSR-0.008136*PWIN+0.192157*DTN0AUT+0.19732*DP10SUM+0.318928*DP30AUT+12.398942*SIDWIN-2.988278*TXWIN+1.801788*TXJAN-0.097069*DTN0SPR+0.753617*TXAUT-0.920569*TJUL+4.883546*SISSPR+0.739388*PCLAY+0.087707*SLOP-14.089997*SID+0.194964*DTN20AUT+0.774475*TSUM-0.034764*DTN20+0.002503*PET-0.056179*DTX25AUT+0.329405*SIL+0.626148*PCALC+0.95351*PGYP+0.012764*DTX25+0.005743*PAUT+0.47045*DP01SPR-0.388986*DP1SPR+0.315975*DP1WIN+0.598059*TJAN-0.132395*DP01

M. lachesis Y=-25.285624-0.002618*U500+0.003328*AET-0.007846*U100-0.478145*DP1SPR+0.000649*HPD+0.428905*LAT+0.476146*DP30WIN-0.091975*DP10+0.00164*AR-0.0565*DTX25SPR-0.439286*TNJAN+0.666286*PCLAY+0.691383*DP01SPR-0.221321*DP01-0.650221*DTN0SUM+0.010022*SE+0.017281*PSR-0.006456*PANN+0.169548*DTN0AUT-0.08769*DTN0SPR+0.258994*TXJAN-14.700456*SIDAUT+0.115602*DP1+0.504041*DP30SUM+0.001375*ALT+0.872728*PGYP+0.80946*TNMUM-0.692651*TAUT-14.514559*SISWIN+11.570988*SIDWIN+15.746866*SISAUT-0.008093*WE+0.141516*DP01AUT+0.010847*PAUT+3.834638*SIDSUM-2.361039*SISSUM

M. occitanica Y=-21.718229-0.016478*U100+0.185259*LONG-0.774888*TXWIN-0.030503*DHI-0.374153*CTI+0.259976*DP01WIN+0.450344*GRAV+0.000571*HPD+0.700224*LAT+0.001549*AET+0.325152*CALC+0.000961*AR-0.954759*TAUT+0.460323*DP1AUT-0.467206*DP1SPR-0.002129*U500+0.011029*SE+1.39892*TJAN+0.037631*DTX25SUM-0.971428*PSIL+0.629547*SIL-0.039037*DTX25SPR+1.023407*PGYP-0.505545*DP10AUT+0.817404*DP30AUT+0.79808*DP01SPR-0.286428*DP01+2.122626*SIDAUT-0.010843*DTN0

M. parthenoides (140) Y=15.980798-0.716562*TXSPR+0.010023*AET+0.425442*LONG-0.011205*PET+0.001559*AR-0.417193*DP1SUM+3.977896*TXSUM-3.067418*TXJUL+0.279953*DP10SUM-0.024223*DHI+0.006286*U100-0.419332*DP01AUT-0.10028*DTX25SPR-12.112662*SISAUT+0.134833*DP01+8.157804*SIDAUT-1.926018*PGYP+0.001796*ALT+0.404688*DP30SPR-0.454781*DP30WIN+0.468409*DP30AUT

M. phoebe Y=-41.195014-0.010979*U100+0.001293*AR-0.002341*U500+0.001246*ALT+0.000452*HPD+0.694687*LAT+0.106296*LONG+0.489394*DP01SPR+0.001618*AET+0.009904*SE+0.108433*SLOP -0.010726*DTX25+0.160328*TXAUT-0.009877*WE-1.666426*SISWIN-0.159178*DP01+0.214095*DP10SUM-0.225199*DP1SPR+0.170902*DP01WIN+0.022889*PSR-0.007353*PANN+0.008554*PAUT+1.714552*SISSUM-0.400008*DTN0SUM-0.434404*PCALC+0.253793*CALC

M. proto Y=44.576289-0.005669*U500-0.465886*DP10AUT-0.3881*CTI+0.000851*HPD+0.737349*CALC+0.046821*DTN0AUT-0.019231*DHI+0.556473*GYP-12.604469*SIDSPR-8.360209*SISSUM+0.512007*LONG+0.498928*DP01WIN-0.211455*DP01+8.225248*SIDSUM-0.110139*TXJUL+0.198497*DTN20AUT+0.012636*PSR+0.453949*GRAV+0.386441*DP30AUT+17.255445*SIDWIN+12.623787*SISSPR-18.843879*SISWIN+0.209601*DP01SPR-0.027742*DTN20+0.000786*AR-0.565295*LAT-0.17524*DP10WIN-0.022106*DTX25+0.046824*DTX25SUM

M. russiae Y=-68.684766+1.54379*TXWIN+0.008466*AET-0.011876*PET+0.381918*LONG-0.031965*DHI-0.211889*DP01SUM+0.001931*AR+1.58387*LAT-7.481498*SISSPR+0.75484*PCALC+0.535206*DP30SPR-0.053659*DTN0WIN+0.004934*ALT+0.163564*DP01SPR+0.01036*U100-0.192942*DP1AUT+12.673764*SIS-1.438564*TXJAN+0.057658*DTX25SUM-0.031544*DTX25-13.779855*SISWIN+10.34523*SIDWIN

M. trivia Y=40.531396+0.500778*TXWIN+0.006635*AET-1.190557*PCALC-0.008894*PET+0.070893*DTX25SUM-0.137106*DTX25SPR-0.393591*CTI-11.926029*SISAUT+6.585952*SIDSUM+6.215503*SISWIN+0.6618*CLAY+0.001039*AR-1.564715*TAUT-0.271447*DP10SUM-5.032419*SISSUM+0.448038*DP01SPR-0.426374*DP1SPR+0.00778*PSPR-0.236301*DP01AUT+0.770549*TNMUM-0.92044*PCLAY

N. antiopa Y=-60.382565-0.236014*DTX25SPR+0.028936*DTX25-12.933622*SISAUT+0.000548*HPD+8.607596*SID-0.005946*U500+0.25663*SLOP+1.798276*PGRAV+1.013221*PSIL-0.304644*DP1AUT+0.149684*DP01SPR+0.235351*DP10AUT+0.00551*AET-0.010003*PET+0.371674*TNMUM-0.015117*PAUT+0.020157*PSPR+1.527059*LAT+26.641727*SISWIN-19.26651*SIDWIN-4.339184*SISSPR+0.400125*GRAV-0.018504*PSUM+0.626892*DP30SUM+0.057092*DTN0AUT

N. polychloros Y=15.273695+0.001074*AR+0.002455*AET+0.000745*HPD-0.2304*DP10SUM-0.00472*U500+0.357838*DP01SPR+0.026392*DTN0WIN+0.448879*DP30SPR+0.298637*SIL-0.280311*DP10WIN+6.68651*SIDSUM-7.181552*SISSUM+0.819702*TNMUM+0.127957*SLOP-0.047098*DTX25AUT-0.210796*DP01AUT+0.371015*DTN20AUT-0.074711*DTN20-0.658249*TNAUT+0.200495*DP10AUT-0.301693*DP1SPR+0.131507*DP1WIN+0.005498*PSPR-0.129928*DP01SUM-2.780378*SIDAUT

O. venata Y=18.434083+0.266213*LONG+0.0082*AET+1.703773*SIDSUM+0.000565*HPD+0.0017*AR+0.251761*DP01SPR+0.520432*DP30SPR-0.435835*DP30WIN+3.03182*TSUM-0.005256*PET+0.575899*DP10SUM-0.020081*PSUM+0.005774*PSPR-0.182439*DP10WIN+0.307775*DP1WIN-0.151253*DP1-0.121032*DP01AUT+0.704623*DP30AUT-0.057462*DTN20-5.483078*SIS-0.012895*SE-0.888845*TXSPR-2.097266*TJUL-1.107783*TNAUT+0.837635*TNMUM-0.002265*ALT+0.200048*DTN20AUT

P. aegeria Y=12.834127+0.016742*PSPR+0.001205*HPD+0.002508*AET-0.020577*DHI+0.001962*AR-2.962226*SISWIN+3.052225*TSUM-0.012062*PWIN+5.379079*SIDSUM-5.892145*SISSUM+0.657317*DP30WIN+0.017818*DTN0WIN+0.018813*DTN20+0.130935*DP01WIN-0.35376*DP1SPR+0.247842*CLAY+0.005177*PAUT-1.824145*TSPR-1.913907*TAUT+4.36499*TANN-0.36226*DP01AUT+0.256998*DP01SPR+0.307321*DP1AUT+0.002954*PET-0.035174*DTX25SPR-1.66131*TNJUL-1.662314*TXSUM-0.201335*DP30-0.125301*DP10WIN

P.alcon Y=15.762096+0.805818*DP10SUM+0.002253*AR-0.353745*SLOP+0.010957*AET-0.01845*PET+2.773588*TNJUL-7.914079*TXSPR+19.439379*TXANN-1.486558*SISSUM-0.163203*DP1SPR-9.977653*TXJAN+7.228258*TXWIN-5.443497*TXAUT+1.578548*TNMUM-7.534169*TSUM-0.025792*PSPR+0.017749*PAUT+0.644447*DP10SPR-0.53474*DP10AUT+0.739154*SIL

P. alveus Y=19.579929-4.629105*TANN+0.340177*LONG+0.007199*AET-0.03664*DHI+0.734733*CALC+0.001587*AR-0.007844*PET-0.264474*DP01SUM-8.971151*SIS+1.018847*DP30SPR-0.006992*PWIN+0.330107*DP01SPR+0.469887*SIL+3.236841*TNMUM-0.339589*DP1SPR+0.180017*DP1WIN-0.139366*DP01AUT+1.323579*TXSPR-2.196124*TNJUL+0.002901*ALT+1.99546*TAUT+0.080454*DTX25SUM-0.055978*DTX25+5.726829*SID

P. amandus Y=31.286379+0.588037*LONG+0.0027*AET+0.002205*AR-0.147049*DTX25SPR-0.391261*TXWIN-0.01798*DHI-4.175351*SISSPR-0.533792*DP1SUM+0.011082*U100-0.582991*DP10AUT+0.18278*DP01SPR+0.58802*DP10SUM+0.009825*PAUT-13.654161*SISAUT+16.70169*SIDAUT+0.032852*DTX25SUM

P. andromedae Y=-991457.887909-6265.312928*DP10SUM+6.748562*AR+224.983074*PSUM+287.259716*U100+664.167546*PAUT+7679.950721*LONG+99.624449*DHI-278.495085*DTX25-7901.968964*DP30AUT-521.978438*PSPR+27231.787236*DP30SPR+39868.984813*SISAUT+18217.876096*SIL-57359.531832*PGRAV-11715.125795*DP30+27057.786899*PCLAY+7298.720348*DP10SPR+2542.690965*GRAV+17831.135817*LAT-6683.071109*SIDSPR

P. apollo Y=18.723997+0.594633*LONG+0.00282*AR+13.707323*SIDWIN-0.300079*DP1SUM-0.19235*DTX25SPR-0.744648*DP30WIN+0.757512*DP30SPR+0.188499*DP01SPR-0.023149*DHI+0.006236*ALT-17.307264*SISWIN-0.031468*WE-0.943261*PCLAY-0.141524*DP01AUT-6.03349*TJUL+3.324777*TXSUM+2.745956*TNJUL

P. argus Y=-1.110513-0.005314*U500+0.002355*AET-0.177689*DP1SUM+0.001774*AR-0.023115*DTN20+0.000384*HPD+1.199938*PGRAV+0.121732*DP01WIN+8.97696*SISSUM+0.688998*DP30SUM+0.416395*TXAUT-0.182755*DP1AUT-6.141916*SIDSUM-0.066904*DTN0SPR+0.100717*DTN0AUT+0.014218*PSPR-0.006687*PWIN-14.160431*SISAUT+8.951331*SIDAUT-0.522124*DTN0SUM+0.33238*PCALC+1.851301*TNspr-0.885991*TNWIN-2.386612*TNJUL+2.277212*TNsum-1.575794*TSpr

P. arion Y=37.692258+0.344451*DP10SUM-2.567661*TNANN+0.504503*CALC-6.232823*SISSPR+0.636501*LONG-0.169847*DP1SUM-0.004591*PSPR+0.500086*DTN0AUT-0.133483*DTN0+0.001071*AR-0.082438*DTN20+2.031915*SISSUM-0.00829*PET+0.858487*TXSPR+2.672972*TNAUT+0.010993*U100-1.492496*TAUT-0.538237*CTI

P. armoricanus Y=-56.630331-1.477984*TXSPR+0.005706*AET+0.000719*HPD+1.208981*LAT-0.240184*DP1SUM+0.001104*AR-0.047207*DTN20-0.005367*U500+0.02801*DTX25SUM+3.153573*TSUM+0.411363*SIL+0.406022*CALC+0.77137*TXJAN-2.126964*TJUL-0.53208*TNWIN+0.011434*PSPR-0.266641*DP10AUT

P. bathseba Y=-31.074064-0.395259*TXJAN-0.002905*U500-0.009198*U100+0.001545*AR+0.146157*DP10+0.002879*AET-0.066558*DTX25SPR+0.016016*DTX25SUM-0.016696*DHI+0.000537*HPD+1.309435*SISSUM-0.529392*DP10WIN-0.263967*DP01SUM+0.139407*DP01WIN-0.488985*CTI+0.090531*DTN0AUT+0.342342*DP30SPR-0.738369*PSIL+0.438445*SIL+0.68517*LAT+0.006886*PAUT+0.185798*LONG+0.375148*TWIN-0.251307*DP10AUT-0.574672*DTN0SUM-2.01071*TJUL+2.156677*TSUM+0.200049*GRAV+3.578957*SIDAUT-2.307284*SIDSPR

P. bellargus Y=-23.442164-0.575537*TXWIN-0.00305*U500+0.001342*AR+0.64601*CALC+0.158882*DTN0AUT+0.000687*HPD-0.314029*DP01SUM+0.010033*PSUM-0.143729*DTN0SPR+0.002412*AET+0.112054*DP01WIN-0.280483*DP10WIN+0.526019*LAT-0.133089*DP1AUT+0.277555*DP10SPR+0.00895*SE+0.63413*PGYP+0.289845*GRAV+0.094988*SLOP+0.227063*DP30AUT+9.278269*SIDAUT-1.439293*TNJUL+0.033969*DTN0-6.992546*SISAUT-3.806743*SID+1.473015*TNsum+0.259942*TXAUT+2.042571*SISSPR+2.06865*TJAN+0.093351*DP01SPR+0.040703*DTX25SUM-0.01983*DTX25-1.59313*TWIN

P. bellieri Y=-4.067592+0.006414*PAUT+0.001496*HPD+0.002176*AET+0.002099*AR-0.016931*DHI+0.228689*LAT+7.610285*SIDSUM-7.930839*SISSUM-1.762553*TNJUL-2.918159*TXJAN+0.561276*DTN0SUM+1.099026*PGYP+0.320745*SIL+0.25507*CALC+3.728319*TXWIN-1.338637*TXSPR+4.207111*TSUM-0.014186*DTX25+0.007187*SE-1.067858*TAUT+0.85448*TSpr+0.284425*DP30WIN+0.229655*DP10SPR+0.150406*DTN20AUT+0.215119*LONG+0.141791*DP01WIN-0.050044*DP1+0.011107*PSUM-0.243065*DP30-1.430429*TXJUL+1.093055*SISSPR+0.001025*ALT-0.003819*PWIN-0.030167*DTN20-0.015287*DTN0WIN+0.02738*DTX25SPR-0.21979*GRAV+0.53126*PGRAV

P. brassicae(160) Y=-4.067592+0.006414*PAUT+0.001496*HPD+0.002176*AET+0.002099*AR-0.016931*DHI+0.228689*LAT+7.610285*SIDSUM-7.930839*SISSUM-1.762553*TNJUL-2.918159*TXJAN+0.561276*DTN0SUM+1.099026*PGYP+0.320745*SIL+0.25507*CALC+3.728319*TXWIN-1.338637*TXSPR+4.207111*TSUM-0.014186*DTX25+0.007187*SE-1.067858*TAUT+0.85448*TSpr+0.284425*DP30WIN+0.229655*DP10SPR+0.150406*DTN20AUT+0.215119*LONG+0.141791*DP01WIN-0.050044*DP1+0.011107*PSUM-0.243065*DP30-1.430429*TXJUL+1.093055*SISSPR+0.001025*ALT-0.003819*PWIN-0.030167*DTN20-0.015287*DTN0WIN+0.02738*DTX25SPR-0.21979*GRAV+0.53126*PGRAV

P. c album Y=12.621547+0.003527*AET+0.000743*HPD+0.001915*AR-0.012453*U100+1.689439*TSUM-0.00557*PET-8.266259*SIDWIN-0.646088*GYP+0.130798*DTN0AUT-0.07749*DTN0SPR-0.409136*TXSPR+8.610936*SIDAUT-0.082981*DTX25AUT-11.464129*SISAUT+0.029274*DTX25SUM-0.713659*TXJUL-1.070355*TNAUT+7.552345*SISWIN+0.528007*DP01SPR-0.131447*DP01-0.235628*DP1SPR+0.110262*DP1WIN+0.005236*PSPR-0.618041*DP30WIN+0.224184*DP30+0.285978*GRAV+3.130769*SIDSUM-2.964838*SISSUM+0.632081*TAUT

P. cacaliae Y=-3.145022-2.261075*TJAN-7.017303*DTN0SUM

P. callidice Y=110.085955+1.021601*DP10SUM+0.005927*AR-0.178314*DTX25+2.56003*TXWIN-0.093854*DHI+5.154026*LONG+59.279366*SIDSUM-3.376069*PSIL-2.452186*TNJUL-43.839204*SISSUM-27.363488*SID
Y=-86.673844-1.597461*TXWIN+0.007499*AET-0.042618*DHI+0.476682*CALC+0.000787*HPD-0.217619*DP01SUM+1.199183*LAT+0.00142*AR-0.173432*DTX25SPR+0.057707*DTX25SUM+0.650474*DP01SPR+0.076162*DTN0AUT+0.679162*PCALC+0.522886*DP1AUT-0.173432*DTX25SPR+0.057707*DTX25SUM+0.650474*DP01SPR+0.076162*DTN0AUT+0.679162*PCALC+0.522886*DP1AUT-

P. carthami 3.552906*TNJUL+4.375969*TSUM+0.829769*DP30SPR-0.580476*DP1SPR-0.549903*DP01AUT-0.205832*DP10AUT-7.259546*SIDWIN-21.873783*SIDSUM+17.934624*SISSUM-0.38207*GRAV-9.1432*SISSPR+23.804133*SID+1.515246*TJAN-0.903491*TNAUT
Y=2.65341-5.837778*SIDSUM+0.199191*SLOP-0.24261*DP10WIN+0.002902*AET-0.015815*DHI+0.000618*HPD-15.640013*SIDAUT-1.336484*TNJUL+0.006379*PSPR+0.302198*SIL-1.447516*TNAUT-0.003921*PWIN+0.007333*SE-2.150983*TXWIN+1.92928*TXJAN-0.001551*ALT+0.125024*DP30+0.044267*DTN20AUT+0.170918*DP1WIN-0.38426*DP01SUM+0.244505*DP10SUM+41.38812*SID-8.16573*SISSUM+0.317846*DP01SPR-0.307325*DP1SPR-0.107342*DP01WIN+0.264987*DP1SUM+4.117415*TANN-2.647059*TXANN-15.365212*SISWIN-11.892603*SIDSPR+15.424446*SIS+0.034931*DTN0AUT+2.111209*TSUM-0.538199*TXJUL

P. cecilia Y=-6.776602+0.086781*U100+2.06938*TXJAN-2.434458*TANN
Y=-41.391209+1.68859*TWIN-0.009938*U500+0.008123*AET+5.214916*TNMUM-0.165277*DTX25SPR-3.01338*TNAUT-0.026042*DHI-

P. cirsii 16.41608*SISSPR+12.19058*SIDSPR-0.392797*DP1SUM+12.809445*SISSUM+0.17077*DP01SUM-9.999684*SIDSUM+0.776503*LAT+0.00332*ALT+0.061088*DTN0AUT-0.954624*TXJAN-2.741121*TNJUL-0.441106*SIL
Y=-36.610814+0.999381*CALC+0.556791*DP10SUM+0.004593*AET-0.555886*DP30WIN+0.383454*LONG-0.431624*DP1SUM+0.269373*DTN0AUT-0.224025*DTX25SPR+0.001143*AR+0.206412*DP01SPR-0.24277*DP01AUT+2.115895*PGRAY+0.070586*DTX25SUM-0.042377*DTX25+0.865521*DP30SPR+0.926688*LAT+0.716516*PCALC+0.00287*ALT-0.063254*DTN0-4.200919*SISAUT+0.133337*DP01WIN-4.063141*TWIN+3.387909*TJAN+0.371053*CLAY+0.774078*TXSPR

P. coridon Y=30.876785+0.810349*CALC+0.007596*AET-0.453552*DP30+3.137057*TXSPR+0.572617*DP10SPR-0.418595*DTX25SPR-2.978905*TXANN-0.695536*DP1AUT-8.322394*SISSPR+6.788026*SIS+1.247447*PCALC+0.666511*LONG-0.405483*DP01SUM+0.002143*AR-0.205678*SLOP+0.136601*DP01-0.585218*TNAUT+0.052743*DTX25SUM-0.582042*TXSUM

P. damon Y=-38.909208+0.252613*LONG+1.264914*CLAY-0.022268*U500+1.389729*CALC-2.928613*PGRAY-0.234819*DTX25SPR+0.061158*DTN0WIN+0.916675*LAT+1.381597*DP30SUM+0.161164*SLOP-0.007743*PET-0.962901*DP10SUM+0.052323*DTX25

P. daphnis Y=-12.616263+0.001804*AR+4.316602*SIDSUM+0.393267*LAT+0.001023*HPD+0.299497*GYP-0.015606*DHI+0.001013*AET-0.094793*DP10WIN+0.432865*SIL+0.154196*DP01WIN+0.467447*DP30SUM+0.207103*LONG-3.910837*SISSUM+0.006315*SE-0.416552*TXSPR-0.04041*DP01+0.083583*DTN0AUT+1.136086*TXSUM+0.322734*TNJAN-0.754129*TXJUL-0.413582*PSIL-0.386495*PCLAY-0.142699*CTI

P. daplidice Y=-19.028975+0.495079*CALC-0.009312*U500+0.003175*ALT+0.007039*AET-0.242021*DP1SUM-0.128495*DTX25SPR-13.521918*SIDSUM+0.170675*SLOP+0.609512*DP30SPR+18.4058*SIDAUT+15.740771*SISSUM+0.125924*DP01SPR+0.625011*DP10SUM-0.027061*PSUM-0.031475*DHI+0.399353*CLAY-26.089912*SISAUT-0.0253*PWIN+0.006257*PANN+0.095134*DTN0SPR-4.064601*TNJUL-0.359421*LONG-3.336993*TNAUT+3.724802*TAUT-0.078197*DTN0WIN-2.565865*TWIN-0.108372*DTN20+0.415382*DTN20AUT-6.509069*TXSUM+12.01808*TSUM+0.941946*TNJAN

P. dorylas Y=-107.830428+0.046737*DTN0+1.386306*CALC+0.007699*AET+5.52793*SISAUT+0.565945*DP10AUT+1.790091*LAT-2.05262*TNMUM+1.659616*TNAUT-1.687837*DP30SUM+0.625401*LONG-0.345476*DP1SUM

P. ergane Y=-377.487253+0.149317*DTN0SPR+0.082129*PSUM+6.012762*PCALC+4.654337*SIL+0.089335*SE-0.530802*DTN20+3.049132*DTN20AUT-1.617206*DP10SUM+0.025545*AET+6.72995*LAT+0.640728*SLOP+7.660902*SISSPR-0.98382*DTX25SPR+0.402915*DTX25AUT

P. eros Y=-38.773632+0.23654*LONG-12.421123*SISAUT+0.003044*AET-0.008957*U500+0.001439*AR-0.473316*DP30WIN+10.860384*SISSUM-0.029068*DHI+0.012068*PSPR-8.795452*SIDSUM+11.021463*SIDAUT+0.77527*DP30SUM+0.104969*DTN0AUT+0.005192*PET+0.181797*DP01SPR-0.294394*DP01SUM-0.352827*CTI-0.290408*DP10AUT+0.430116*LAT-0.59903*GYP-1.013003*PSIL+0.058753*DTX25SUM-0.166118*DTX25AUT-2.489751*TXJUL+2.73979*TXSUM+0.001338*ALT

P. escheri Y=2.489751*TXJUL+2.73979*TXSUM+0.001338*ALT

P. fabressei Y=13.411558+0.003088*ALT-3.572399*PSIL+0.017972*U100+0.69737*LONG-1.653909*SISSPR-3.744621*PGRAV+0.615861*GRAV-0.042223*PSUM-0.009575*PET+0.491664*DTN20AUT+0.001015*AR-0.077985*DTN20

P. fulgens Y=-233.135887+4.851424*LAT+0.006827*AET-0.783722*TXJAN-0.025057*U500+3.103055*SISSUM+0.069394*PSPR-0.512996*DTX25SPR+0.866153*TXSPR-0.370878*DTN0AUT-1.809924*PGYP+0.069798*DTN0-0.015438*PANN+0.391805*LONG-1.002762*DP30WIN-0.038001*DP1+0.001679*AR

P. golgus Y=61.331746+0.027602*ALT+2.976672*TJUL-1.315557*DTN20+52.33188*TNWIN-3.889709*LAT+48.845642*TXWIN-100.889779*TWIN

P. hespericus Y=196.89232+40.015738*SID-0.019928*U500-0.311434*DP01SPR+0.269064*DTN0+0.901994*GRAV-2.479523*LAT-0.64933*DTN0SPR-48.993046*SIS-2.577411*DP30SPR-2.916581*PSIL+0.004549*ALT+1.419422*DTN0SUM

P. hippolyte (180) Y=117.587503+0.003589*AR+0.052605*U500-3.0682*LAT-0.913097*TXAUT

P. hispanus Y=-94.593763-2.144431*TNWIN-0.742235*PSIL+0.001972*AR-0.008409*U500-8.580761*SIDSUM-1.909577*SIDAUT+13.364508*SISSUM+0.963049*LAT+0.09801*DP01WIN-0.232096*DP01SUM-0.134365*DTX25SPR+0.074174*DTN0WIN+0.005473*PET-0.173014*DTN0SPR+0.353106*CALC+0.000445*HPD+0.182095*DTN0AUT+2.090543*TNJAN+0.370149*DP10SUM+0.027831*PANN-0.051704*PSUM-0.037078*PWIN-0.555491*DP10AUT-0.019981*PAUT+0.533823*DP30SUM+0.163486*TXWIN-0.753254*DP30WIN+0.387318*DP30

P. icarus Y=13.482447-0.015114*PSUM+0.00217*AR+0.00084*HPD+5.148026*SIDAUT-0.018649*DHI+0.316209*CALC-1.817078*TNMUM-0.027242*PWIN+0.002299*AET+0.016248*PANN+0.011505*SE+3.921355*TSUM+0.57518*TXJAN-0.215662*DP10WIN+0.133403*DTN0AUT+0.820979*PGYP+0.715146*TXAUT-3.504114*TXANN+0.514158*DP30AUT-0.094481*DP01AUT+1.788805*SIDWIN+0.003535*PET-0.322485*DP1SPR-0.015726*PAUT+0.212544*DP1WIN+0.231364*DP01SPR+0.558063*DP30WIN+7.180144*SISSPR-0.139404*DP01SUM-19.298688*SIS-1.313228*TJUL-0.249075*DP30-0.009982*DTX25+0.30705*DP10SUM+0.055754*DTN20AUT+3.006072*SIDSUM-0.046225*DTN0SPR+1.530647*TANN+0.087476*LONG

P. idas Y=18.637249+0.005404*AET-0.045749*DHI+0.001462*AR-0.268263*DP01SUM+0.240362*DP01WIN+0.478036*DP10SUM-0.460522*DP30WIN+0.654309*DP10SPR+0.003702*ALT-0.065813*DP1-2.546822*TNJUL+1.247011*PGYP+2.802568*TNMUM-35.037547*SISSPR+0.04928*DTX25SUM-0.136536*DTX25SPR-0.332039*DTN20AUT+73.646067*SIDAUT-77.37744*SISAUT+88.054828*SIS+30.860854*SIDSPR-0.195196*DP10+0.010082*U100-81.260342*SID+0.000483*HPD+0.072724*DTN0AUT

P. machaon Y=-26.141708+0.001308*HPD+0.001719*AR-6.082659*SIDWIN-1.956992*SIDSPR+0.072968*DTN20AUT+0.498631*CALC+0.342051*SIL+0.006696*SE+0.001873*AET-0.012989*PWIN-0.011043*DHI+8.350369*SID+0.308917*TJAN+0.556753*DTN0SUM+0.534765*LAT+0.019938*PSPR-0.003631*U100+0.367962*DP10SUM+0.066834*DTN0AUT+0.258952*DP01SPR-0.141442*DP01AUT-0.813825*DP30SPR+0.437496*DP30WIN-0.133389*DP10-1.570668*SISSUM-0.128058*CTI+0.30981*DP10AUT+0.002911*PET-0.023546*DTX25SPR+0.068117*DP1WIN-0.191713*DP1SPR-0.185683*DP01SUM+0.268408*DP30AUT

P. malvoides Y=-25.694134+0.417587*DP10SUM+0.002412*AR-0.004206*U500+0.000715*HPD+0.37699*LAT+0.336996*LONG+0.060884*DP1WIN-0.276259*DP1SUM+0.102228*DP01SPR+0.041176*DTX25SUM+0.004135*AET+0.032619*PSPR-0.007809*PANN+0.83849*SISSUM-0.123155*SLOP+0.331707*SIL-0.089531*DTX25AUT-0.13159*TXJUL

P. manni Y=-0.860334+0.543289*LONG+0.001698*AR-0.006271*U500-0.25536*DP1SUM+1.537876*DTN0SUM-0.071036*DTX25SPR+0.121666*DP1AUT+0.000381*HPD-2.901238*TNWIN+1.214614*TJAN-0.147387*DTN0SPR+0.087708*DTN0WIN-0.367055*TXSPR+2.060012*TNJAN

P. mnemosyne Y=-3151.61789+0.016032*AR+0.903008*DTN0AUT+4.824807*DP01SPR+9.692393*LONG-2.707953*DTX25SPR+70.570057*LAT-4.965823*DP1SUM-4.348843*DP01AUT+0.120962*PSUM+0.091136*AET+6.788349*GRAV+0.314881*DTX25+0.158134*PAUT-2.905732*DP10SPR+2.536277*TNJUL+0.016769*ALT

P. napi
 $Y=25.9759+0.001156*AR-0.004246*U500+0.000677*HPD+22.551057*SIDAUT+0.368519*CALC-0.021575*DHI+0.003535*AET-0.165457*LONG-26.724009*SISAUT-0.386655*DP30WIN+0.619224*DP30SPR+0.351319*DTN0AUT-0.206089*DTN0SPR-1.466092*TXSPR-0.009278*U100-1.144722*TNAUT-1.614255*TXJUL+0.70297*DP30AUT+0.123209*SLOP-2.26994*TNJUL+0.024173*PSPR-0.00645*PANN-0.153943*DP01WIN-0.18318*DP1AUT+0.327321*DP1WIN-0.214639*DP10SPR+3.816273*SISSPR+0.231827*DP01SPR-0.191609*DP1SPR-0.064371*DTN20+0.249118*DTN20AUT-3.351185*SID-0.12741*DP1SUM+3.666248*TNMUM+2.304146*TXSUM-2.166997*TJAN+3.63984*TNJAN-5.49222*TNWIN+5.78843*TWIN-1.331066*TXWIN$

P. nausithous
 $Y=73.975916-0.059108*PET+0.07639*DHI-1.54515*DP10SUM-1.113831*TNJAN+0.027794*PSPR-0.497338*DP1SPR-15.647621*SISAUT+1.011973*TJUL$

P. nivescens
 $Y=28.241864+2.482516*SIDWIN+0.772297*CALC-1.731076*CTI+0.051925*DTX25SUM-0.014363*PET+0.574503*GRAV-0.721053*DP10SUM+0.655612*LONG-0.010119*U500+0.238789*DTN0SPR+0.283645*DP01WIN-0.190921*DP1+0.664408*DP30SPR-0.218576*DTN0AUT+7.12519*TSUM-6.306382*TJUL-4.714558*TAUT+0.350003*DP1SPR-2.304961*TSR+6.348781*TANN$

P. onopordi
 $Y=-8.785312-0.009595*U500+0.002617*AET+0.000398*HPD-2.108707*TAUT+8.107643*SID+2.861206*TNMUM+0.74097*TXWIN-5.828352*SIDAUT+0.079598*DTN20AUT-1.67748*TNJUL-2.557449*SISSPR+0.001342*AR+0.315029*CTI+0.535483*PCALC+0.057756*DP01+0.657888*DP30AUT-0.00949*PAUT+0.007751*U100+0.0373*DTN0WIN-0.181517*DP1SUM+0.014257*WE+0.034312*DTX25-0.105732*DTX25SPR$

P. rapae
 $Y=48.608018-11.678339*SISWIN-0.00267*U500+0.256671*SIL+7.91083*SIDAUT+0.002201*AR+1.780914*TNMUM+0.001377*HPD-8.656665*SISAUT-0.792825*TXSPR+0.573058*DP30WIN-0.014604*DHI+0.000856*AET+4.625453*TSUM+0.256754*CALC-1.422399*TNJUL-1.33334*TXSUM+0.003984*U100-0.64871*LAT+0.010216*SE+0.421674*DP01SPR-0.335125*DP1SPR-0.750679*TXJUL+3.410832*SISSPR-0.015012*PWIN-0.317388*DP30-0.007851*WE+0.161549*DTN20AUT-0.031497*DTN20+5.853883*SIDWIN-3.630587*TNANN-0.927178*TXJAN+0.987537*TAUT+1.534379*TWIN+0.006678*PANN-3.827728*SISSUM+3.063657*SIDSUM-0.252877*DP10WIN+0.159119*DP1WIN-0.085498*DP01+0.609995*PGYP+0.122094*DP10$

P. ripartii
 $Y=-205.076323+4.979747*LAT+0.28444*LONG+4.086022*SISSUM+0.665924*CALC-0.641586*DTX25SPR-0.02215*U500-0.605824*CTI-0.011461*PANN+0.041188*PSPR+0.075835*DTX25-0.301729*DP1AUT-0.01222*PET-1.288921*DP30WIN-0.630014*DTN0AUT+0.002044*AR-1.385766*PGYP+0.296363*DP10WIN+0.215103*DTN0-0.225506*DTN0WIN+1.757128*TXSPR-1.514737*TXANN-3.864008*SISSPR+1.009526*TNJUL-1.258268*TNMUM$

P. serratulae
 $Y=8.949184+0.007128*AET+0.266968*LONG-0.049001*DHI-1.67926*TXJAN-6.604317*SISSPR-0.144374*DP01SUM-0.006719*PET+0.001334*AR-0.165854*DTX25SPR+0.882768*DP30SPR-0.65773*DP30WIN+1.774471*SISSUM+0.74082*DTN0SUM+0.312228*DP01SPR+0.038709*DTX25SUM+1.859003*TXWIN-0.20317*DP01AUT+0.432631*DP30AUT+0.808931*PCALC-0.132097*DP1SPR-4.026646*SISWIN+0.003172*ALT+5.404165*TSUM-1.043212*TNANN-3.189441*TJUL-1.177834*TXSUM+3.728111*SIDSPR$

P. sidae
 $Y=-9.345332+0.003274*AR$

P. thersites
 $Y=-32.102298-0.012895*U500+0.143078*LONG+0.004814*AET-0.009366*U100+0.000838*HPD+0.015967*SE+0.351*CALC+0.002099*AR-0.158052*DTN20AUT-0.180021*DTX25SPR+0.218066*DTN0AUT+0.381213*DP10SPR+0.585631*LAT+0.595255*DP01SPR-0.345528*DP10WIN+0.004971*PET-0.166063*DP01SUM-0.570585*DP1SPR+0.309926*DP1WIN-0.695593*PSIL+0.144451*DTN0WIN-0.420471*CTI+3.179206*TJAN-1.41698*TNWIN-0.10482*DP01-1.73948*TXJAN+0.002029*ALT-0.123096*SLOP+0.01182*PSPR-3.143261*TXJUL+3.596066*TXSUM-0.07968*DTN0-0.007181*PWIN$

P. thitonus
 $Y=4.664362+0.639073*TXANN+0.003716*AET-0.002591*U500-0.230051*DP10AUT+0.001619*AR-0.615453*TXSPR-0.019188*DHI+12.812908*SIDAUT+0.022875*PSPR+0.000534*HPD-13.980917*SISWIN-0.054592*DTX25SPR+5.092552*SIDSUM+3.395907*SISSPR+0.25218*CALC+0.216381*DTN0AUT-0.11656*DTN0SPR-0.664294*DTN0SUM+0.016685*PAUT+15.014556*SIDWIN-0.163841*DP10WIN-17.384129*SID+0.404486*DP01SPR+0.101625*SLOP+0.253939*CTI-$

0.034743*DTX25AUT-6.363923*SISAUT-0.104543*DP01-0.280042*DP1SPR+0.242824*DP1WIN+0.293601*DP30-0.389508*DP30WIN-0.00932*PANN+0.198788*DP10SUM

S. abencerragus
Y=144.709151-2.135502*LAT-2.734168*TAUT+1.460731*CALC-0.813986*DP10SUM+30.868994*SID-0.715019*CTI+0.891823*GRAV+1.162044*TJAN-17.158284*SIDSPR+4.478303*TSUM-3.448339*TJUL-19.128231*SIDAUT-28.006747*SISSUM+13.582234*SISSPR-0.024411*DHI+19.154988*SIDSUM+0.874006*LONG-0.607865*DP01AUT+0.214676*DP01

S. acaciae
Y=-42.435409-0.011633*U500+1.384843*LAT-0.159333*DTX25SPR+0.546929*DP30SPR-0.356699*DP01SUM+0.412791*LONG-6.025046*SISSPR+7.148448*SID+0.001388*AR+0.034496*PSPR+0.686261*DTN0SUM-0.007806*PET+0.0032*AET+0.140219*DP01SPR+0.014017*PSUM-0.011958*PANN

S. actaea (200)
Y=-61.429767+0.001321*AR-9.510417*SISSPR+10.868565*SISSUM-0.124483*DTX25SPR+0.400486*CALC-0.006531*U500-9.302323*SIDAUT-7.030428*SIDSUM+0.04873*DTX25SUM+0.883432*LAT-0.178911*DP1WIN+0.302109*DP01SPR-0.325775*DP01SUM+0.021354*PANN-0.025504*PWIN+1.398524*TXJUL+0.806295*TXSPR+1.236852*TNJAN-3.639385*TAUT-0.028057*PSUM-0.027077*PSPR+13.21781*SISAUT+0.001698*ALT+0.79994*PCALC-0.376297*CTI+1.180426*PGRAV+0.730422*PSIL-0.157696*DP10WIN+3.017585*TNMUM-3.75793*TJUL+1.791067*TXAUT+3.917265*SIDSPR-0.909057*TJAN

S. baton
Y=-64.274676+1.279586*LAT-0.005012*U500+11.061344*SISSUM-0.117878*DTX25SPR-1.221305*PCLAY+0.000507*HPD-10.565839*SIDSUM+0.56922*SIL-0.061142*DTN20+24.303384*SIDAUT+0.040895*DP01-10.48676*SIDWIN-23.154819*SISAUT+1.870089*TNMUM-1.308341*TNJUL-2.0895*TWIN+0.04549*DTX25SUM+0.331382*DP30WIN+12.891421*SISWIN+0.002967*AET+0.182449*SLOP-0.364567*DP1SUM-0.420494*DP10AUT+0.451657*DP10SUM+1.835743*TAUT+2.595467*TNJAN-2.605449*TNWIN-0.36042*TXSUM

S. esculi
Y=3.214811+0.004008*AET-0.359312*DP10WIN+0.00188*AR+0.000549*HPD+2.1243*TXJAN+3.50521*TANN-2.783815*TXWIN+10.580493*SID-14.715163*SIS+0.004419*PET+0.23238*DP10AUT+0.156215*DTN0AUT+0.209098*DP01WIN-0.478292*DP1SPR+0.599634*DP01SPR+0.26455*DP1WIN+0.621355*PCALC+0.349748*SIL-0.016423*PWIN+0.811616*DP30WIN-0.211831*DP01+0.007432*PANN-0.419246*DP30+0.464842*DP30AUT-0.057505*DTN0SPR-1.767387*TSPR+0.313592*LAT+0.184471*GRAV+0.411406*DP30SUM-1.278044*TAUT+2.067824*TWIN-1.681977*TJAN-0.234221*TNJUL+2.216329*SISSPR+0.007435*SE

S. ferula
Y=-408.135022+0.278144*DTN0WIN+0.021959*AET+7.921242*LAT+2.404844*TNMUM+1.724262*LONG-3.332302*DP30SUM+0.171931*DTN0SPR+0.058782*PAUT-1.766678*DP30+0.002009*AR+8.798402*PGRAV+3.518051*SIDSUM+4.290158*DP30SPR

S. ilicis
Y=50.293229-0.663192*TXANN-0.004335*U500+0.006113*AET+0.002101*AR-0.27256*DTN20AUT-0.20633*DP10WIN+25.686932*SISWIN+0.000554*HPD-0.25722*DP1+0.006388*PSPR+9.367753*SIDSUM-32.403999*SIS+0.38149*CALC+0.493031*LONG+0.613264*DP1WIN-0.360923*TJUL+0.25537*DP01SPR+0.638748*TXSPR+0.204444*DTN0AUT-0.118411*DTN0SPR-0.015629*PSUM-0.005962*PET-12.066326*SIDWIN+5.64617*SIDSPR+0.505872*DP10SUM-0.909329*DP30WIN+0.486513*DP30-0.139133*DP01WIN

S. orion
Y=-20.385188+0.679339*LONG-0.100177*DTX25AUT+1.002128*CALC+0.002844*AET-0.181283*DP10SPR-19.55226*SIDAUT+5.119088*SISSUM+16.427975*SISAUT-0.010014*U500-6.194068*SISSPR+0.441071*TXSPR-1.305126*PSIL+0.001711*AR+0.043223*DTN20-0.007888*PET

S. panoptes
Y=-14.491002-0.017695*U100+0.053324*DTX25SUM-0.093684*DTX25SPR-0.004904*U500-0.820838*CTI+0.446349*LAT+0.276651*DP10SUM+0.000346*HPD+0.471524*CLAY+0.427076*SIL+0.51252*DP01SPR-0.174039*DP1+0.021501*DTN0+3.476016*TANN-1.296134*PSIL-1.509929*TSPR-1.620953*TAUT+0.00188*AR-0.194915*SLOP-0.12365*DP10+0.396269*DP1AUT-0.164311*DP01+0.214882*DP01WIN+0.00396*PANN-0.881698*PCLAY-0.613076*PCALC

S. pruni
Y=29.608393-14.790028*SISWIN+0.952996*LONG-0.866619*DP10SUM

S. sertorius
Y=22.680072-0.5254*CTI+1.829388*TXJAN+0.393603*TAUT+0.002204*AET+0.000514*HPD-2.260232*TXWIN+0.001203*AR+0.004328*PET+0.397496*DP01SPR+0.113892*DTN0AUT+0.418294*SIL-0.426825*PSIL-0.304882*DP10WIN-

0.383941*DP01AUT+0.84929*DP30WIN-0.010583*PWIN+0.014221*PSUM+0.054647*DTX25SUM-0.08744*DTX25AUT+0.292637*DP1AUT-0.433559*DP1SPR+0.320591*CLAY+0.249644*DP1WIN+0.012528*PSPR+0.139189*DTN20AUT-0.429422*PCLAY+0.492234*DP30AUT-0.337186*DP30-5.676087*SIDSPR+20.891324*SIDAUT-22.352767*SISAUT-0.004059*U100-0.050804*DTN0SPR-0.339302*DP1SUM+5.621421*SISSPR+0.494853*DP30SUM-0.023909*DTN20

S. spini
Y=-12.140962+0.001575*AR-0.004564*U500+0.438881*CALC+0.000417*HPD+0.053642*DTX25SUM-2.080219*SISSPR-0.378732*DP01SUM-2.007263*TJUL+0.190106*LONG+0.075904*DP01+0.435201*LAT+2.746479*SIDAUT+1.916316*TSUM+0.048344*DTN0SPR-0.024043*DTX25-0.187834*DP1AUT+0.01018*PSPR-0.006711*PWIN+0.416881*DP30AUT+0.301525*SIL

S. w album
Y=-150.510135+0.692655*DP10SUM+2.837302*LAT+0.615472*LONG-0.246738*DTX25SPR-0.393649*DP1SUM-0.237243*DTN20+0.00188*AR+0.404948*DP30+0.75295*DTN20AUT-0.231386*DP10+0.05524*DTX25SUM+1.172574*CTI-0.056013*DTN0AUT+0.934972*DTN0SUM+0.157052*SLOP+7.216564*SISWIN-14.712485*SIDAUT+6.811914*SID+0.372175*DP1SPR

T. acteon
Y=2.386451+0.001999*AR+0.002924*AET+0.000583*HPD-15.730448*SISWIN+4.854186*SIDAUT-0.019376*DHI+9.100662*SIS-0.010841*PWIN+0.286686*SIL+0.016343*PSPR-2.641444*SISSUM-1.405264*TXSPR+8.643808*SIDWIN+6.226526*TSUM+0.004581*PET-3.370772*TXSUM+5.384736*TANN+0.479674*DP10SUM+0.262848*CALC-0.13102*DP1SUM+0.196003*DP01WIN-0.180811*DP01AUT-0.236072*DP10WIN+0.849979*DP30WIN+0.064143*DTN0AUT-6.882981*SISAUT-0.355894*DP30-4.108579*TNMUM+0.009474*SE+0.32285*DP30AUT-0.880299*TAUT-0.813051*TNJAN-2.143699*TXWIN+1.408375*TXJAN

T. ballus
Y=-7.318633+1.039346*TNJUL+0.000851*HPD+0.348299*DTN0AUT+6.63734*SIDSUM-14.956448*SIDAUT+8.079499*SISWIN-0.009417*U100-6.077617*SISSUM-0.034268*DTX25AUT-0.012464*DHI+0.036528*PSUM-0.65101*DP10SUM+6.378177*SID+0.497558*PCLAY-0.058183*DTN20+0.21002*DTN20AUT-0.406598*DP01SUM-1.097826*TNMUM+1.062151*TJAN+0.196735*DP01WIN-0.215365*DP1SPR-0.182925*DP10WIN+0.01204*PSPR+0.342155*DP1SUM-0.113852*DTN0SPR-0.466866*TXWIN

T. betulae
Y=-30.77828+0.291965*DP10SUM-0.027004*PET+0.015817*AET+0.443639*LONG+0.880753*LAT+0.001994*AR-0.258949*DP1SUM-0.001119*ALT+0.057003*DP01SPR-0.249322*DTX25SPR+0.144959*DTX25AUT

T. lineola
Y=-5.424275-2.942734*TXWIN-0.006411*U500+0.003065*AET+0.000693*HPD-0.186821*DP10AUT+0.002469*AR+2.462223*TXJAN-0.23311*DP1SUM-8.306731*SISWIN+7.105449*SIDAUT+0.569014*DP30SUM+0.10268*DP01SPR+0.013758*SE+0.151602*LONG+0.351031*LAT-0.416976*CTI-0.18356*SLOP-0.17169*DTN0SPR+0.073435*DTN0+0.261046*CALC+0.500183*TJAN

T. sylvestris
Y=19.479345-2.047575*TXWIN+0.005123*AET-1.218168*TAUT+0.000579*HPD+5.036301*SISSPR+23.16192*SIDAUT-23.614701*SISAUT-0.017402*DHI-3.858389*SIDSPR+0.00101*AR+0.30419*DP01WIN+0.29203*CLAY+1.527032*TXJAN+1.9676*TXAUT+1.089652*TNMUM-0.782159*TXSPR+0.704989*DP01SPR+0.007016*PSUM-0.636443*DP10WIN+0.19371*DP10-0.274494*DP01-0.388062*DP1SPR+0.094235*DTN20AUT-0.643516*TJAN+0.218717*DP1WIN-0.072602*DTX25AUT+0.002832*PET+0.222155*DP30WIN-0.229502*CTI-2.812099*SID+0.020405*DTX25SUM+0.344185*SIL-0.402175*PSIL

T. teophrastus
Y=-329.915747+0.033018*PET+0.035485*U500-3.747026*DP10AUT+0.232956*PSUM+1.655773*DP10WIN+1.726033*TNWIN+50.742877*SISWIN-70.339854*SID+49.127148*SISSUM+0.240342*DTX25AUT

V. atalanta
Y=-1.966898+0.01322*PSPR+0.001245*HPD+0.001801*AR+0.002338*AET-0.006534*PWIN+0.547765*SIL-0.015042*DHI+0.130286*DP01WIN-2.120071*TJUL-3.363536*SIDWIN+8.903517*SIDAUT+0.330972*TAUT-9.339885*SISAUT-1.457698*TSUM+1.548652*TANN+0.095012*DTN0AUT-0.132949*DP01AUT-0.494407*GYP+1.625541*TXJUL-0.032602*DTX25AUT+0.502048*PGRV-0.002887*U100-0.130852*DP10WIN+1.173024*SISSPR+0.162154*CLAY+2.192172*TSUM-1.574815*TXSUM+0.136545*DP30WIN+0.451565*DTN0SUM

V. cardui
Y=10.217665+0.00763*PSUM+0.001196*HPD+0.001755*AR-3.130092*SIDWIN+17.598243*SIDAUT+0.285472*TXSUM+0.221669*DTN0AUT-19.163516*SISAUT-0.23893*DP10WIN-0.014078*DHI+0.00224*AET+0.239333*TNJAN-1.030773*TXSPR+0.145321*DP1WIN-0.27623*DP01AUT+3.685747*SISSPR+0.346591*DP01SPR+0.011806*SE+5.390226*TANN-1.053165*SIDSUM-0.097147*DTN0SPR-0.006213*U100+0.002481*U500+0.312698*DP30WIN+0.287952*DP10SUM+0.293951*SIL+0.202275*CLAY-0.231794*DP01SUM-0.318814*DP1SPR+0.186181*CALC+0.703496*PGYP+0.192779*DP1AUT-2.116785*TXANN-2.511596*TNANN+0.009857*PSPR-0.006443*PWIN

V. virginensis $Y = -0.962113 + 0.000472 * HPD + 0.312359 * DP01WIN - 0.188592 * TXSUM + 1.12811 * DP10SUM - 0.973129 * DP30WIN - 0.053841 * PSUM - 0.193521 * DP1 + 0.656005 * DP10AUT + 0.025718 * PSPR$

Z. eupheme (220) $Y = -14.495769 - 0.026339 * U100 + 2.889201 * SISSUM - 3.134954 * SIDAUT + 0.000291 * HPD + 0.167659 * SLOP + 3.052718 * TSUM + 0.015043 * SE - 1.147198 * TAUT - 2.315106 * TJUL + 0.987079 * DP10AUT + 0.386816 * CALC - 0.379079 * DP10 - 1.830225 * TNAUT + 0.257948 * DP01SPR + 2.210571 * TNANN - 0.066871 * DP01$

Z. knysna $Y = -7.486388 + 0.782346 * GRAV - 1.10022 * DP10SUM + 1.395621 * DP30AUT + 0.000467 * HPD - 0.59205 * DP30WIN - 1.290933 * DP30SUM - 2.336424 * TAUT + 2.096821 * TANN + 1.144065 * PGRAV + 0.495778 * SIL - 0.035073 * DTN0WIN + 0.011906 * SE + 0.019056 * PSPR - 0.345628 * DP1SPR + 0.244863 * DP01AUT + 1.67594 * SIS + 1.307718 * DTN0SUM$

Z. rumina $Y = 11.356622 + 0.003648 * AET + 5.659886 * SIDSUM + 0.001167 * AR + 0.274198 * LAT + 0.08529 * DTN20AUT + 0.000801 * HPD + 0.18988 * DP01SPR + 0.341917 * SIL + 0.432575 * CLAY - 0.255356 * CTI - 5.592273 * SISSUM - 0.008032 * PWIN - 5.137647 * SIDAUT + 0.445026 * DP30WIN + 0.35905 * PCALC + 4.528288 * SIS + 0.021125 * PSUM - 0.160068 * DP01SUM - 0.163641 * DP1SPR - 0.253966 * DP10SUM + 0.087626 * TJUL + 0.017214 * DTN0 + 0.188552 * TNJAN$

APÉNDICE IV

MAPAS DE FAVORABILIDAD Y F-S

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada

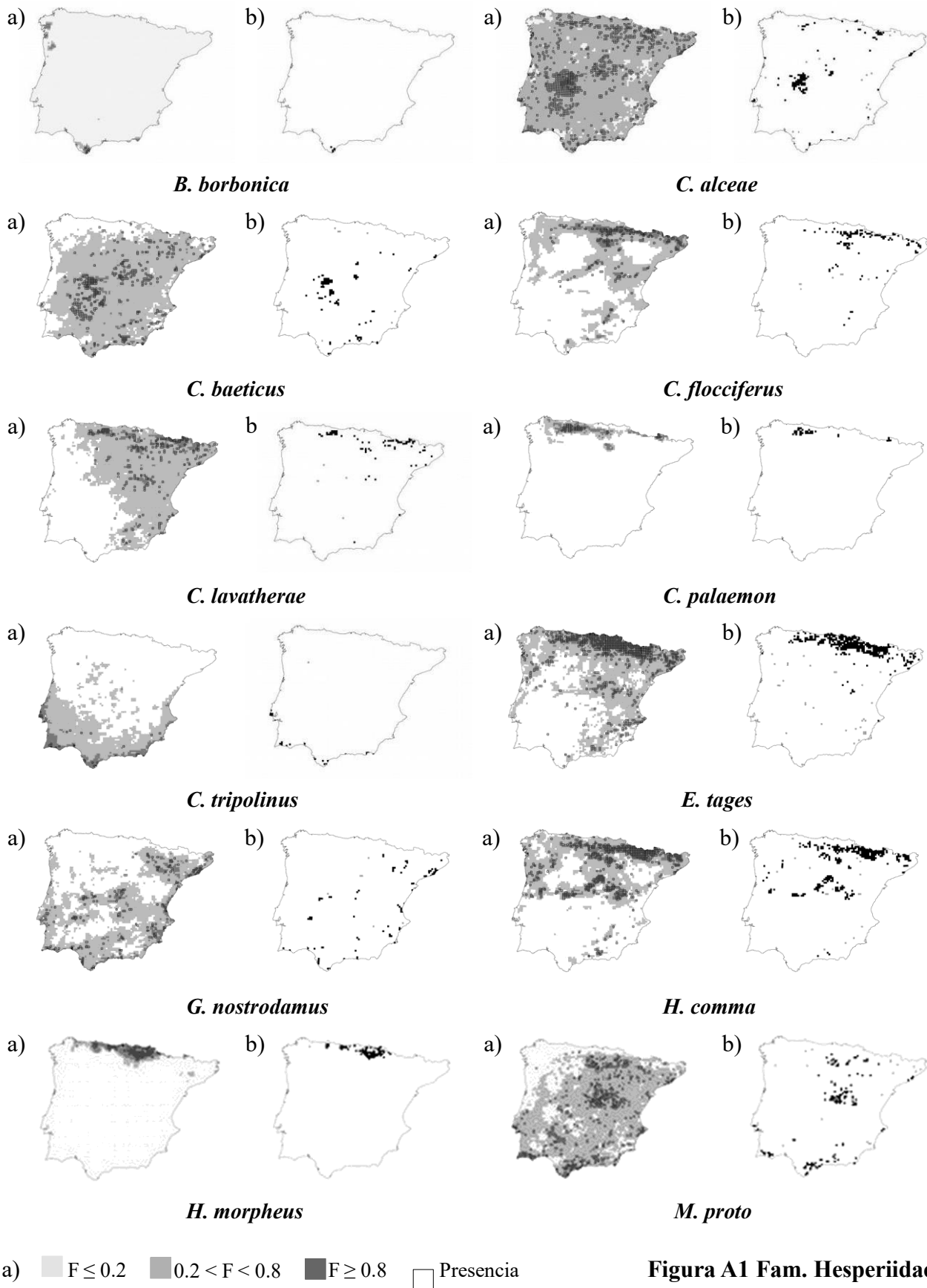


Figura A1 Fam. Hesperiidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada

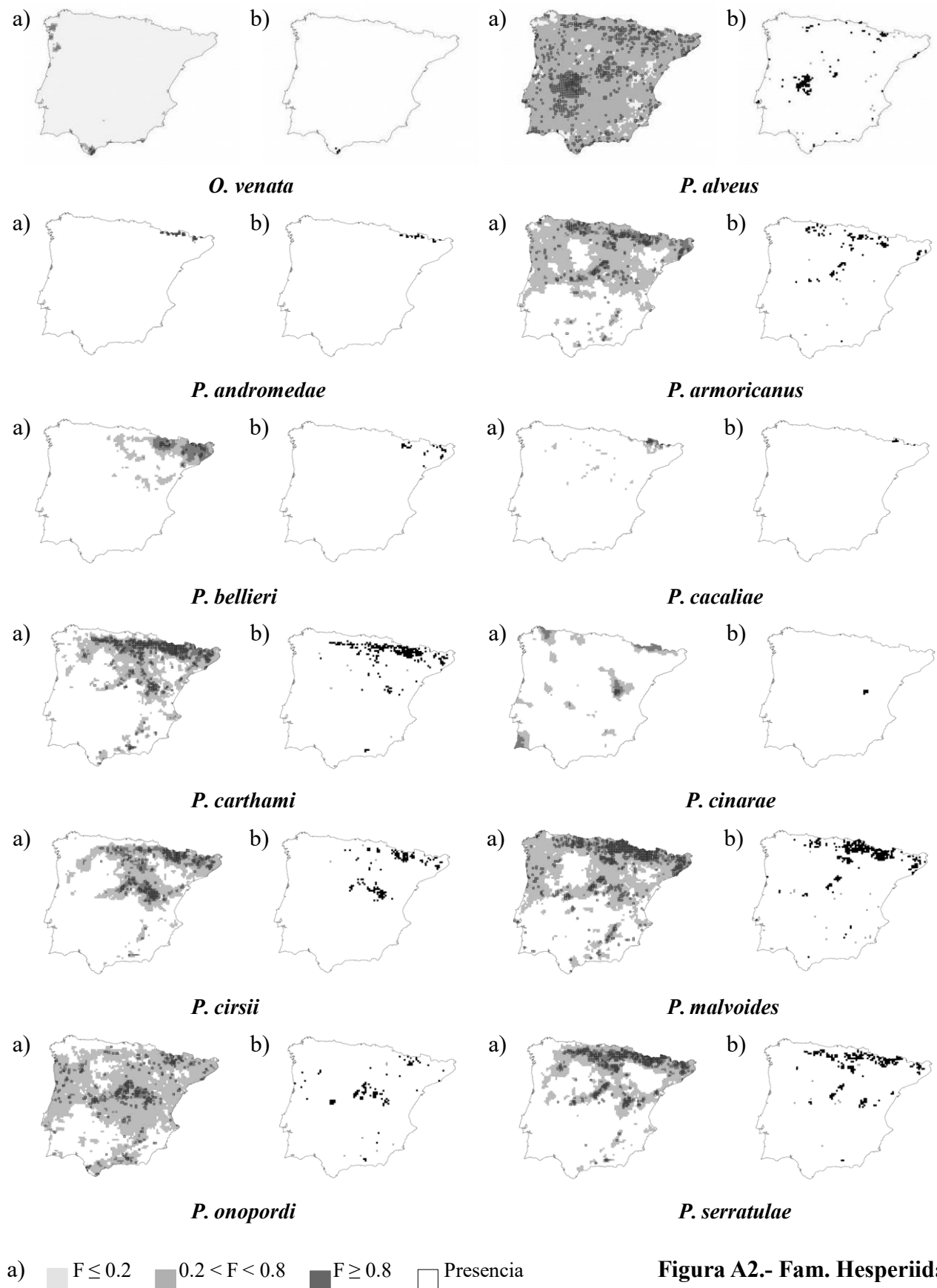
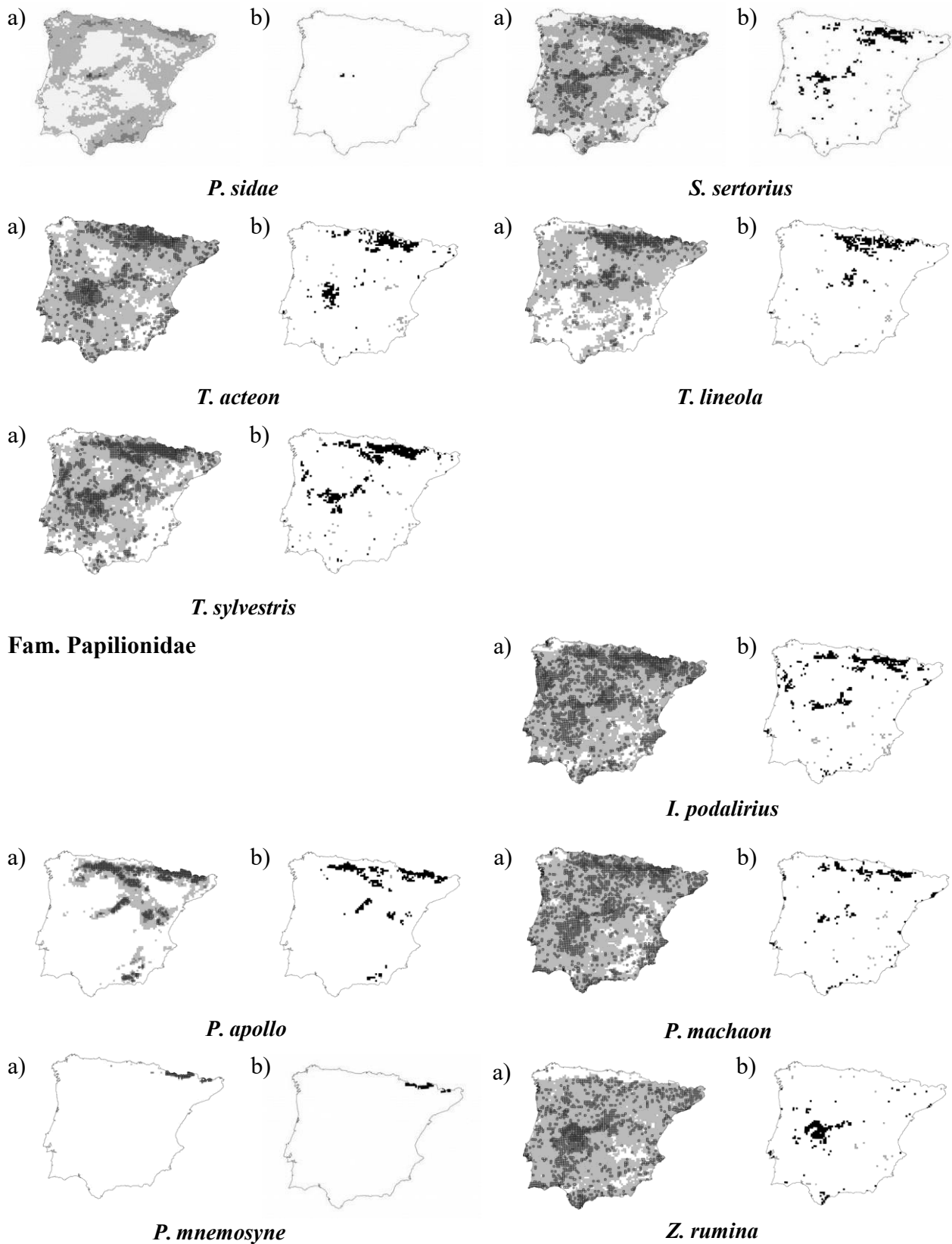


Figura A2.- Fam. Hesperiiidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

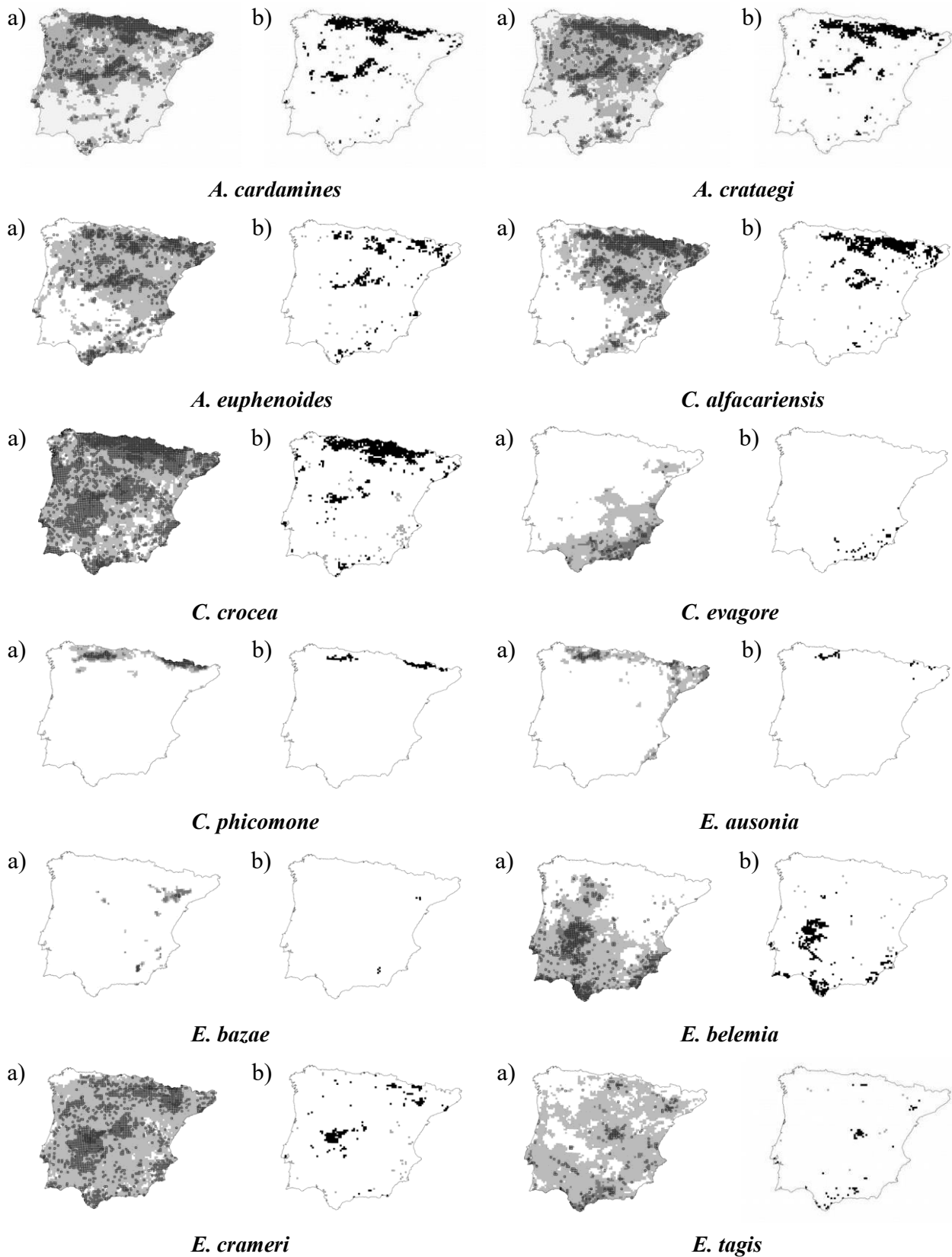


a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ □ Presencia

b) ■ Fuente ■ Sumidero

Figura A3.- Fam. Hesperiiidae-Papilionidae

Apéndice IV.- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)



a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia

b) Fuente Smidero

Figura B1.- Fam. Pieridae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

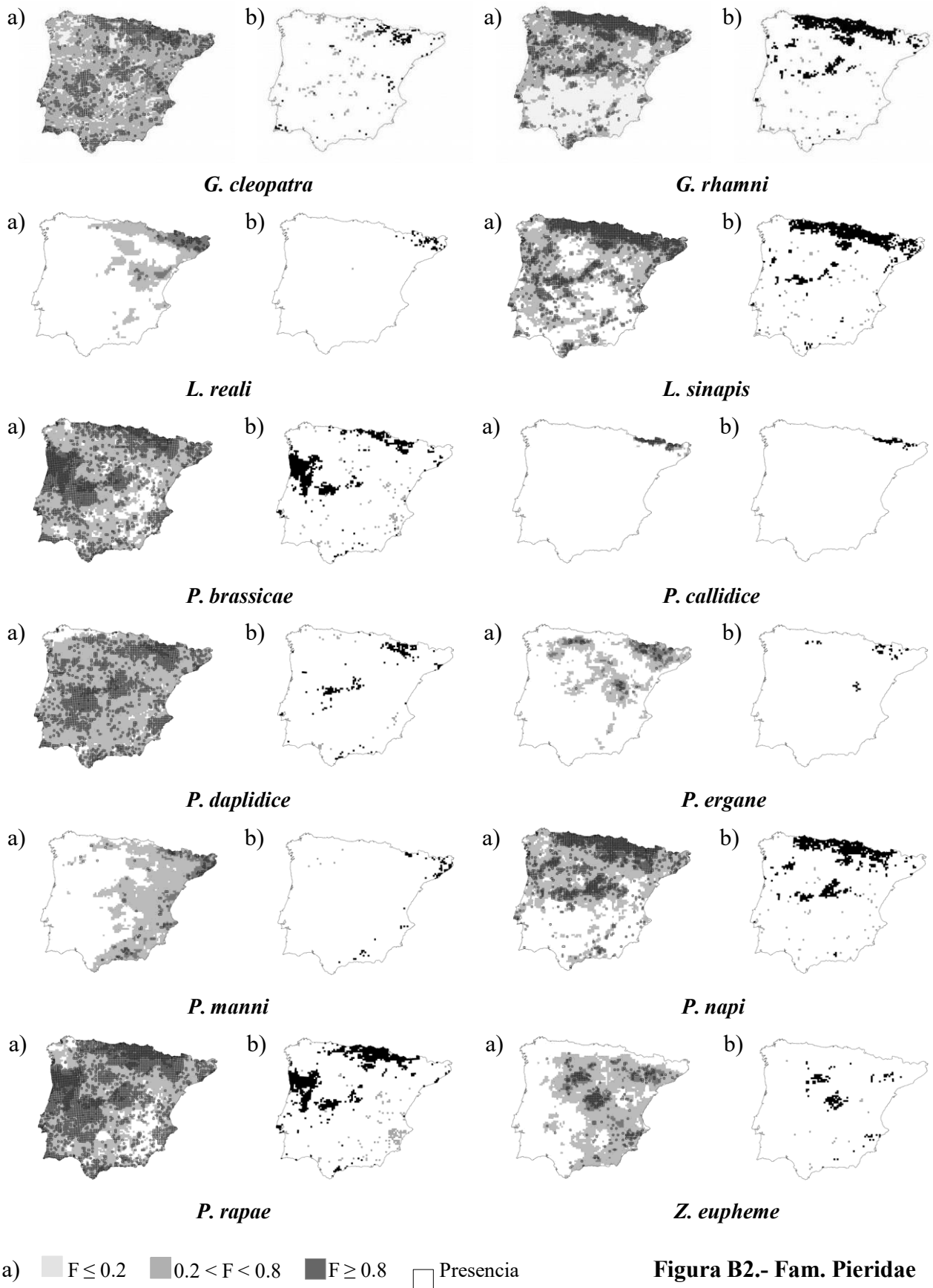
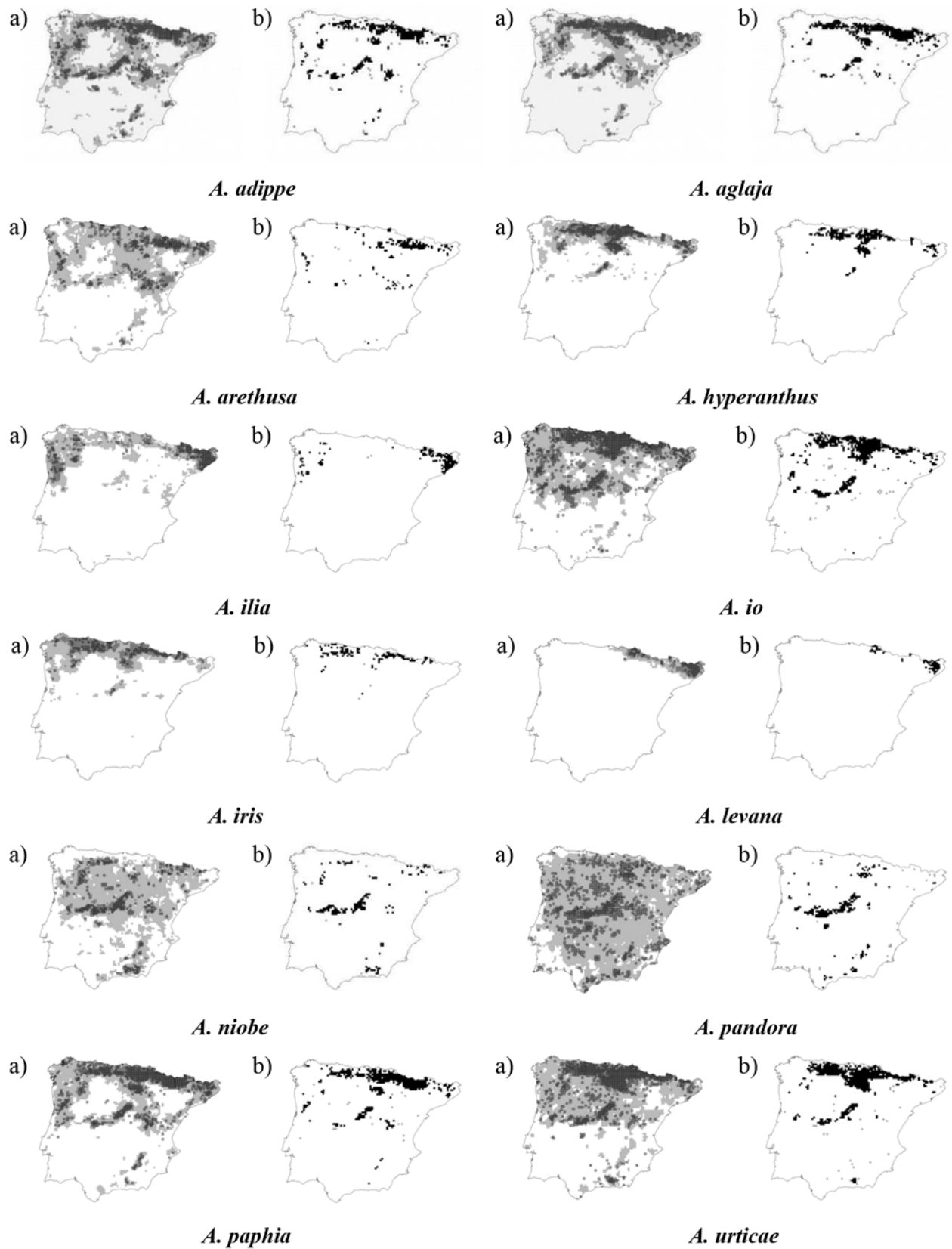


Figura B2.- Fam. Pieridae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)



a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia

b) Fuente Sumidero

Figura C1.- Fam. Nymphalidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

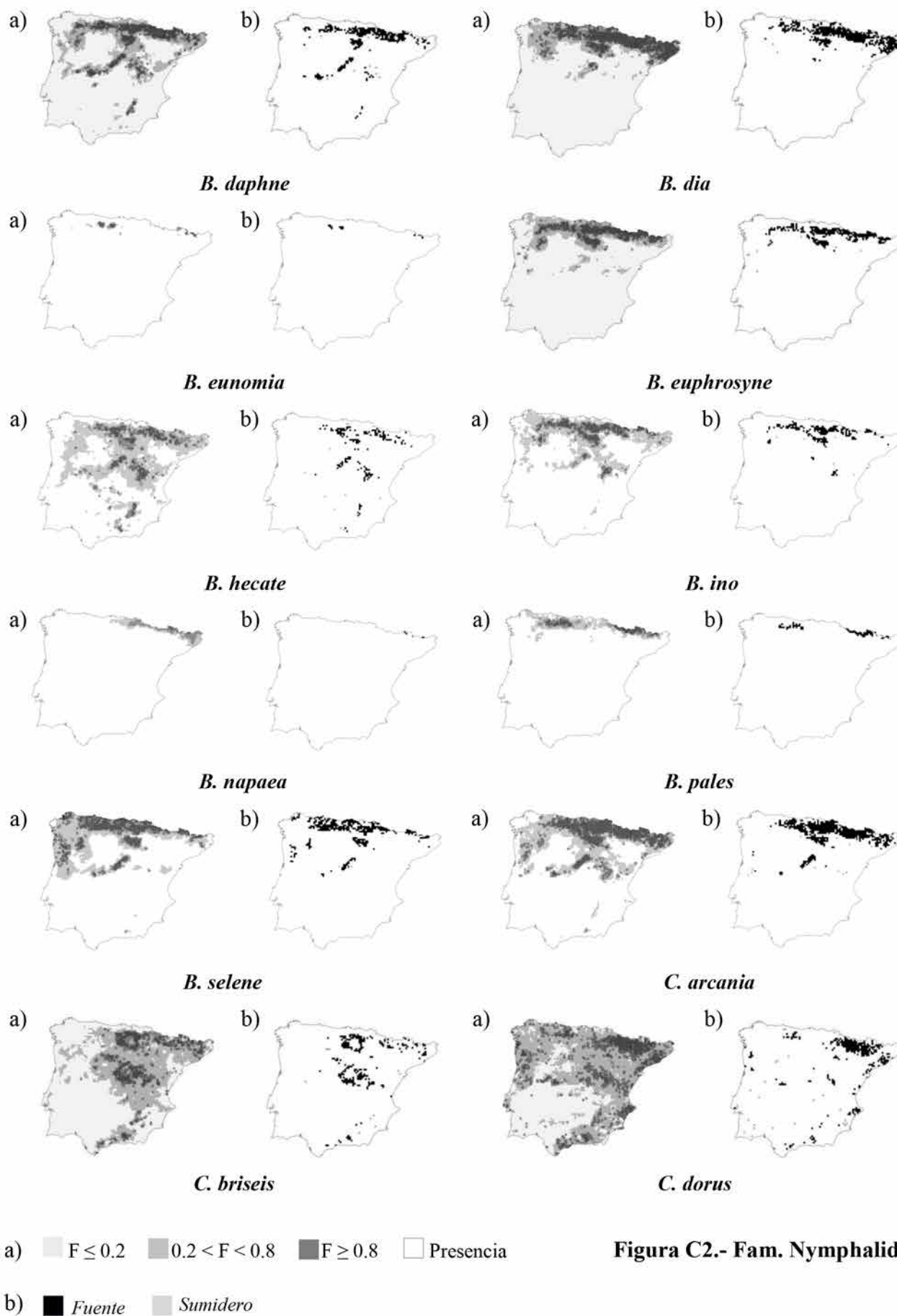


Figura C2.- Fam. Nymphalidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

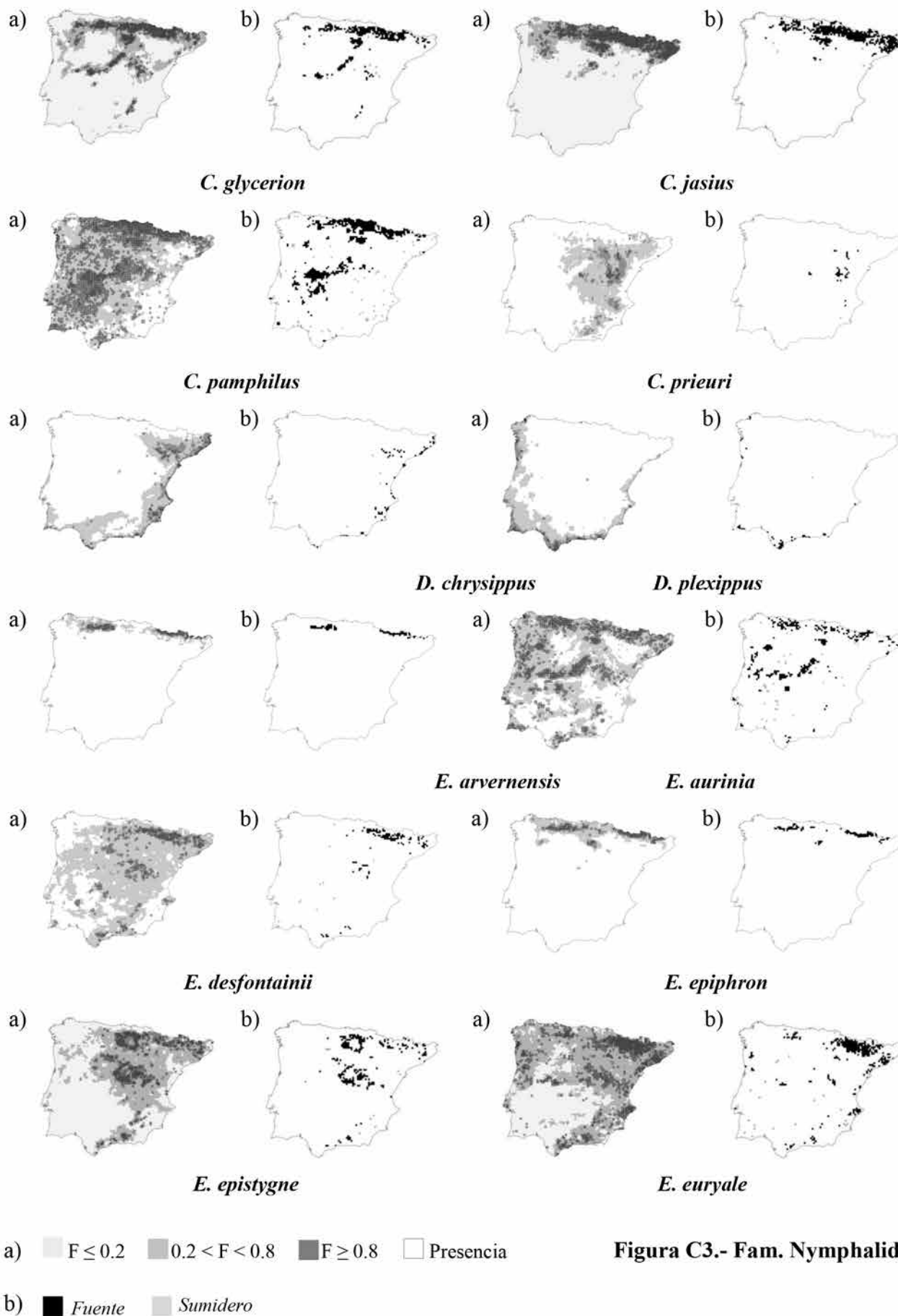
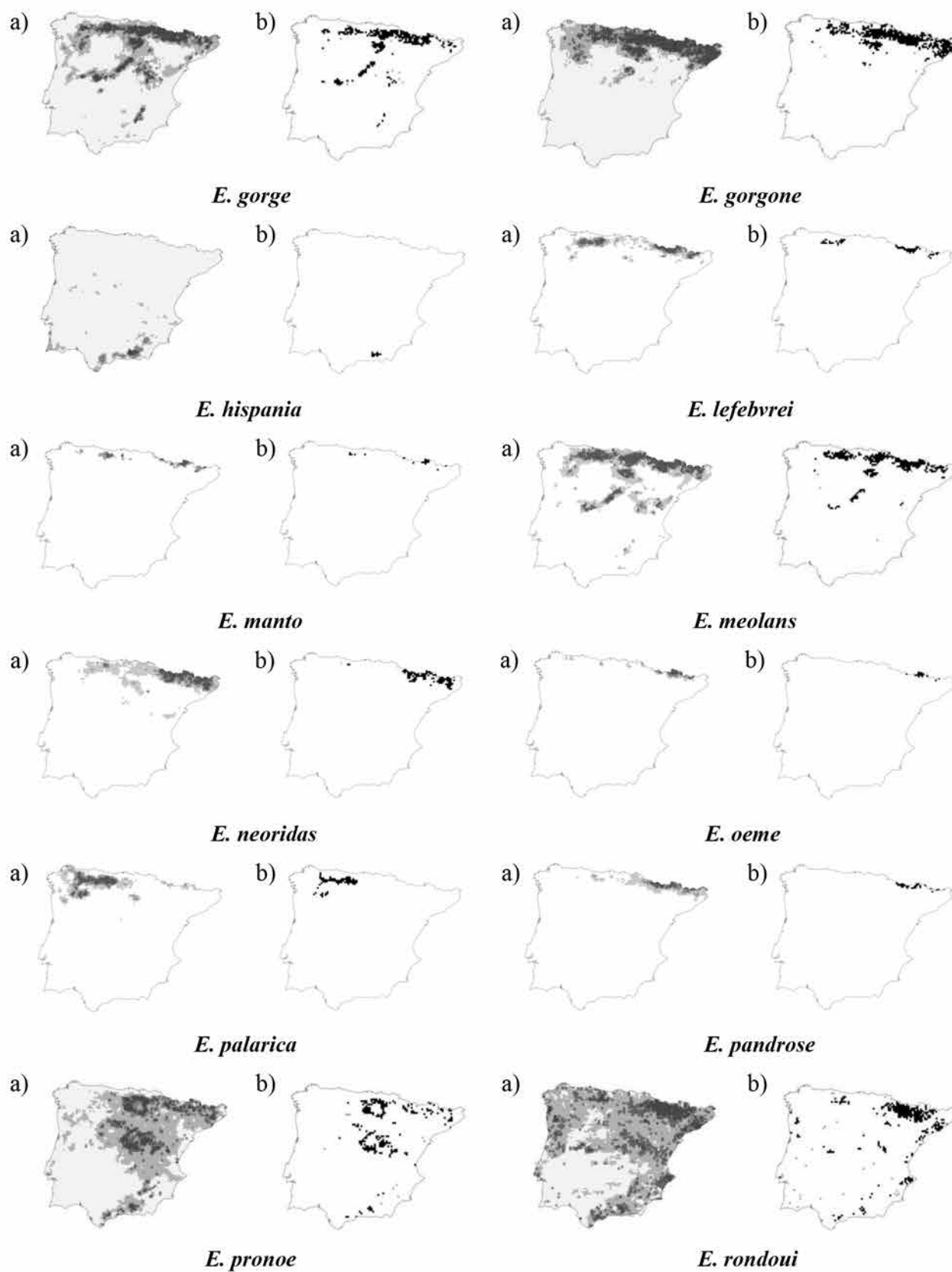


Figura C3.- Fam. Nymphalidae

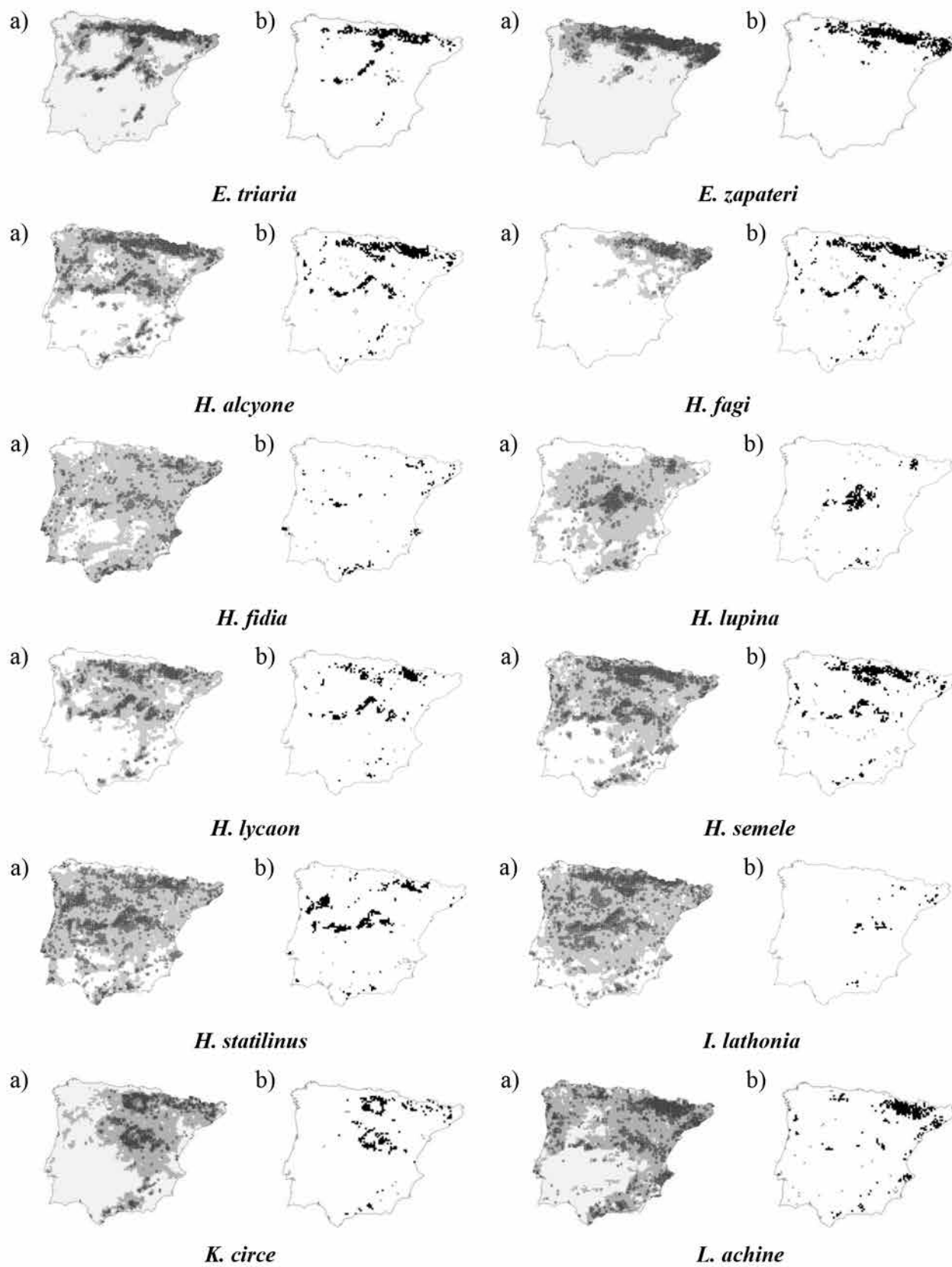
Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)



a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia
 b) Fuente Sumidero

Figura C4.- Fam. Nymphalidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

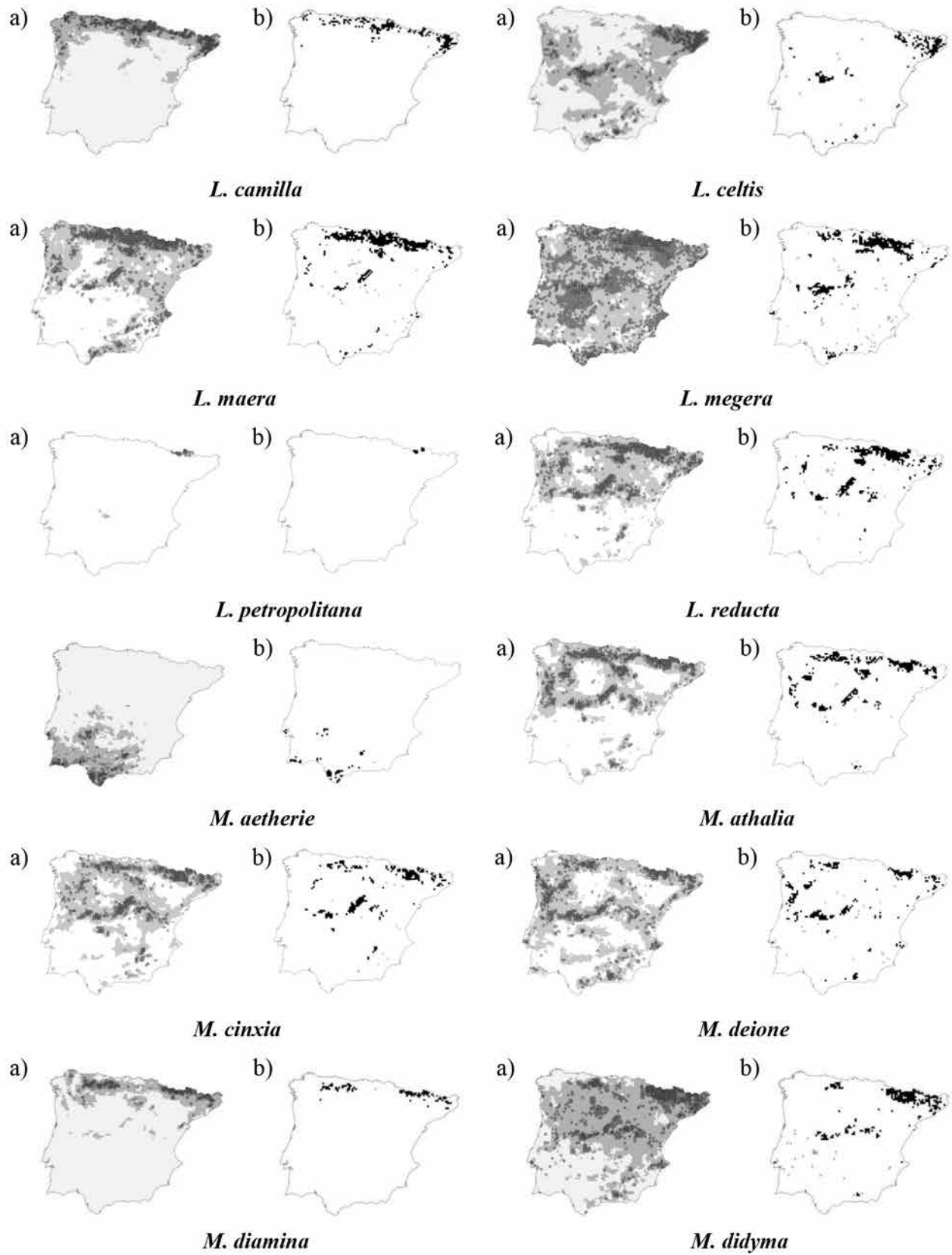


a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia

b) Fuente Sumidero

Figura C5.- Fam. Nymphalidae

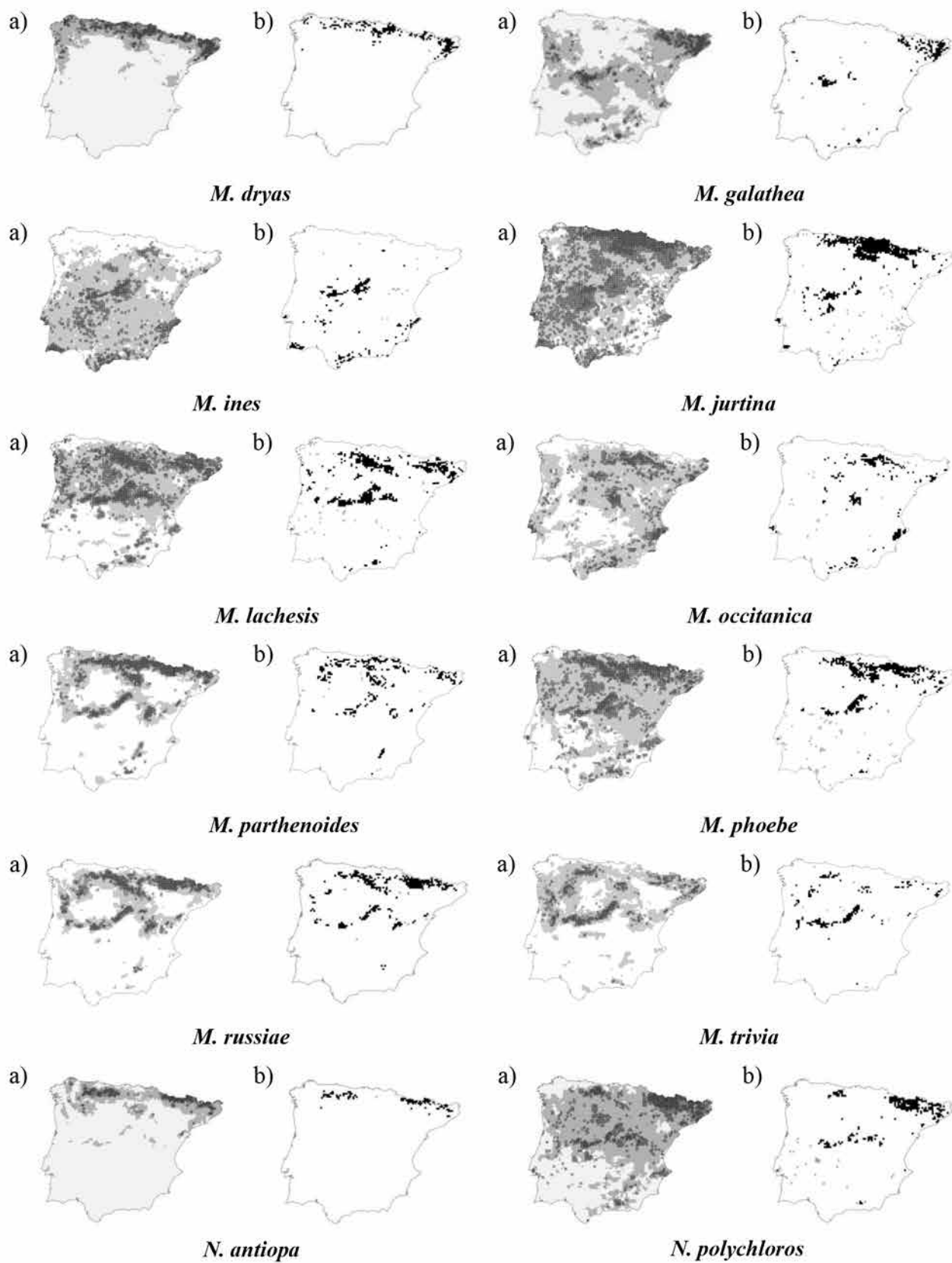
Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)



a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia
 b) Fuente Sumidero

Figura C6.- Fam. Nymphalidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

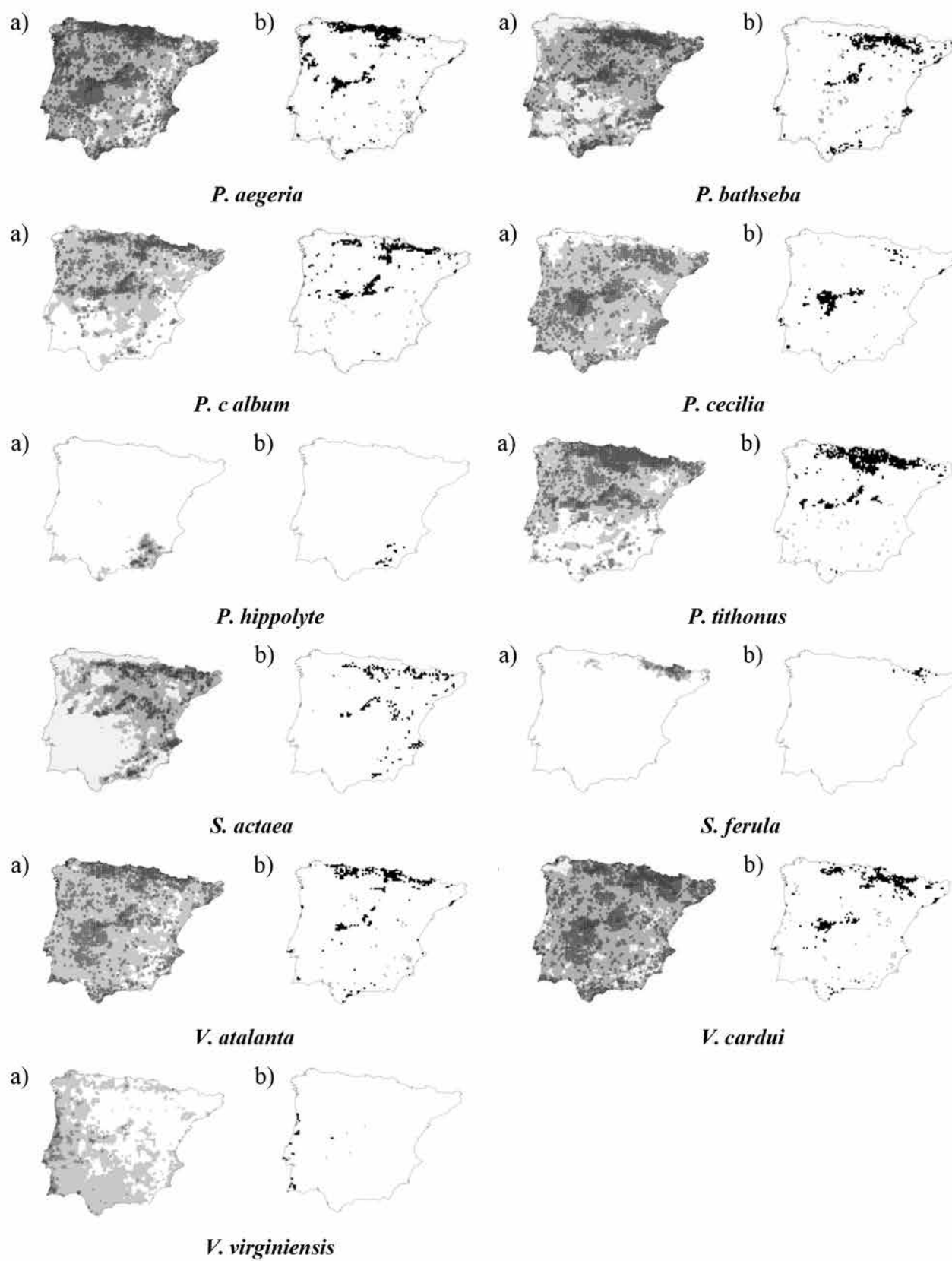


a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia

b) Fuente Sumidero

Figura C7.- Fam. Nymphalidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)



a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia
 b) Fuente Sumidero

Figura C8.- Fam. Nymphalidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

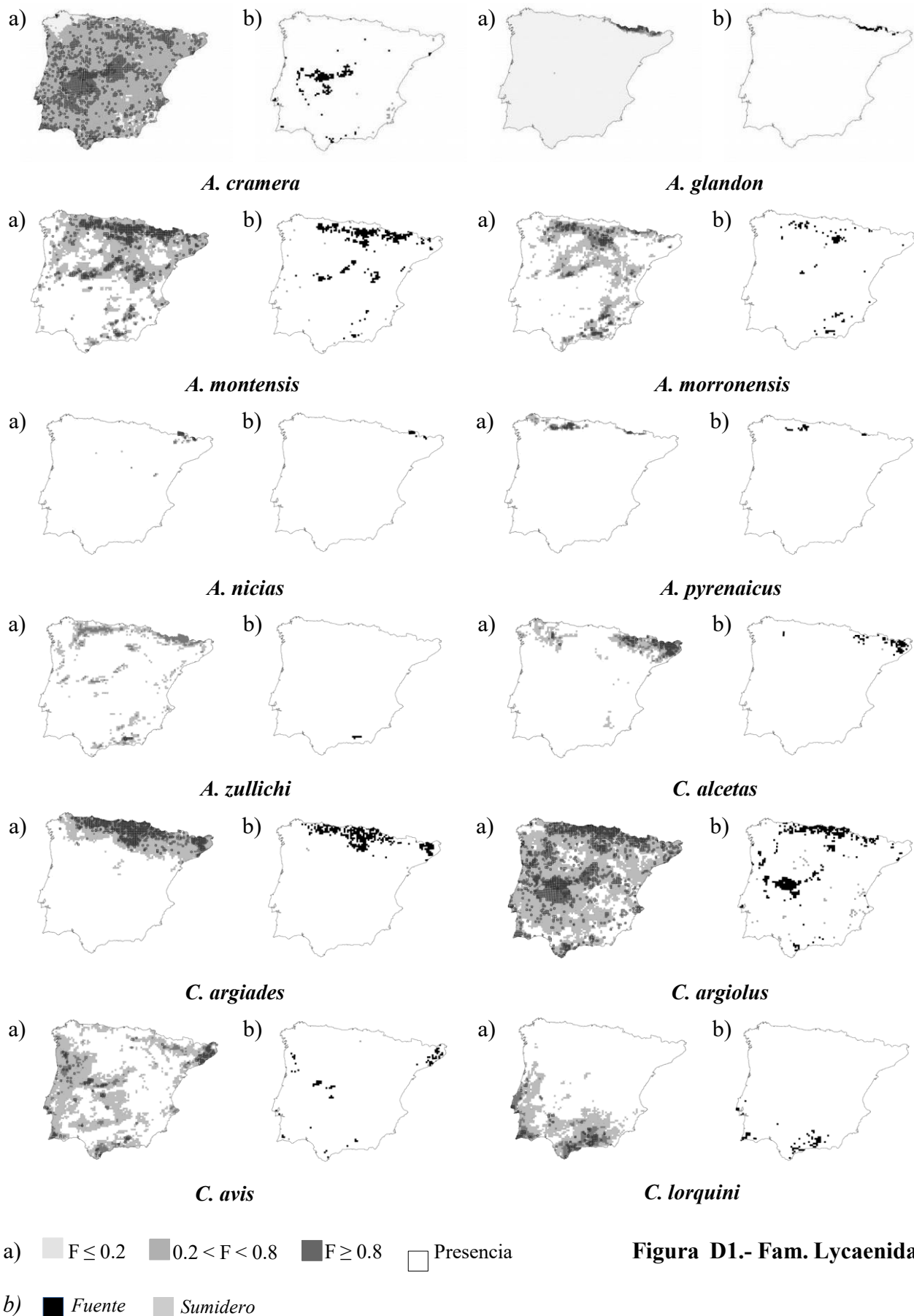


Figura D1.- Fam. Lycaenidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

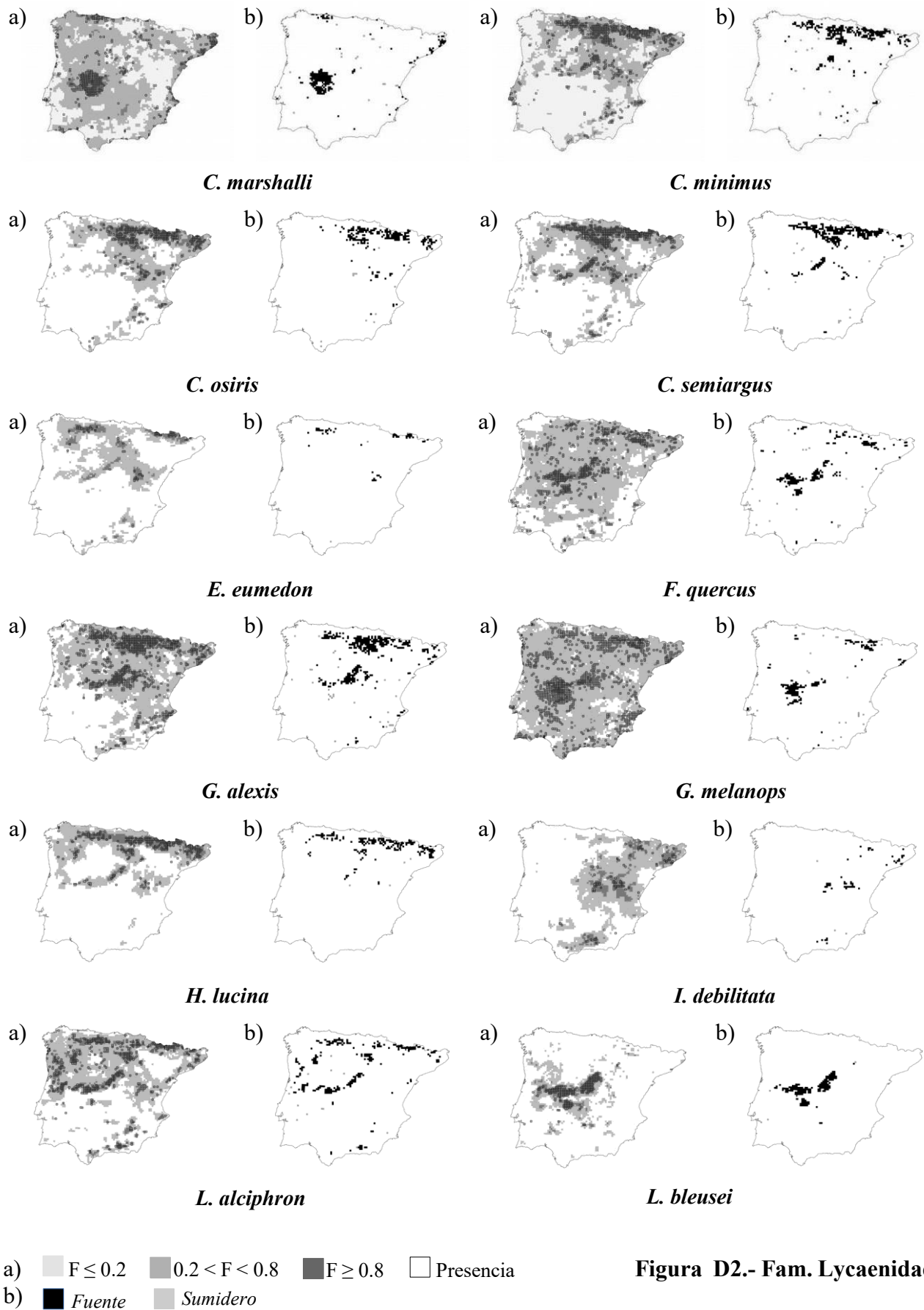


Figura D2.- Fam. Lycaenidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

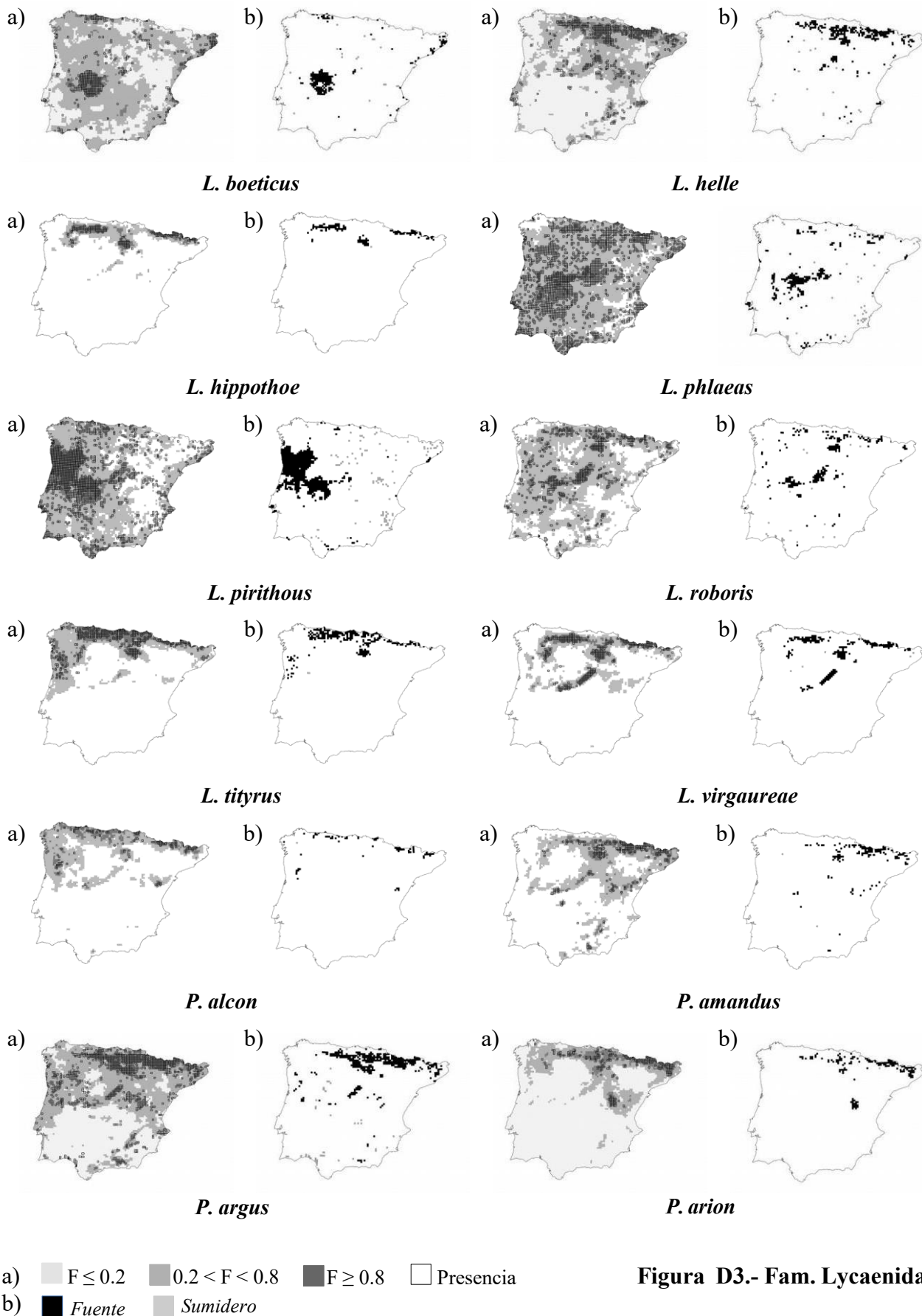


Figura D3.- Fam. Lycaenidae



Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

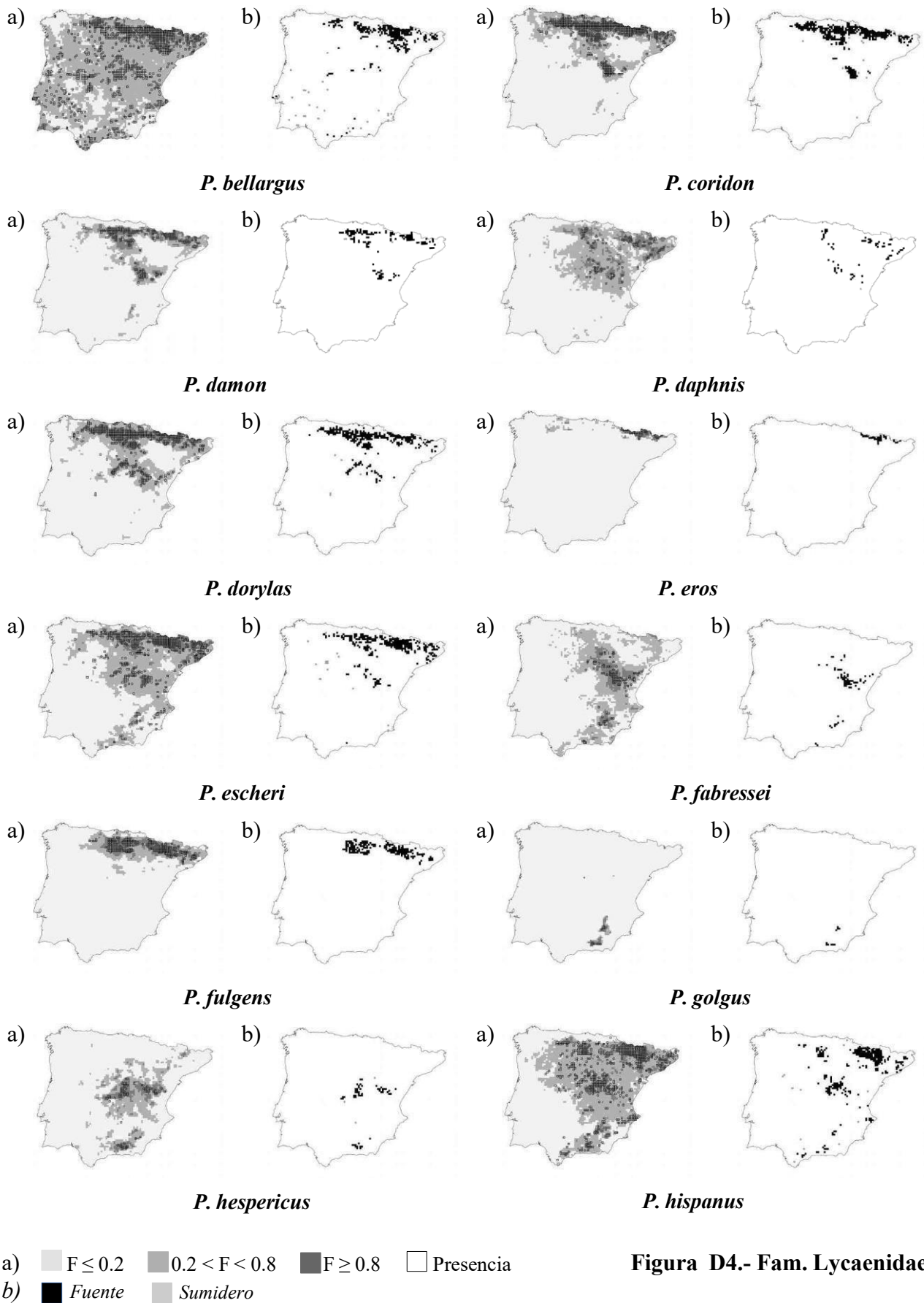
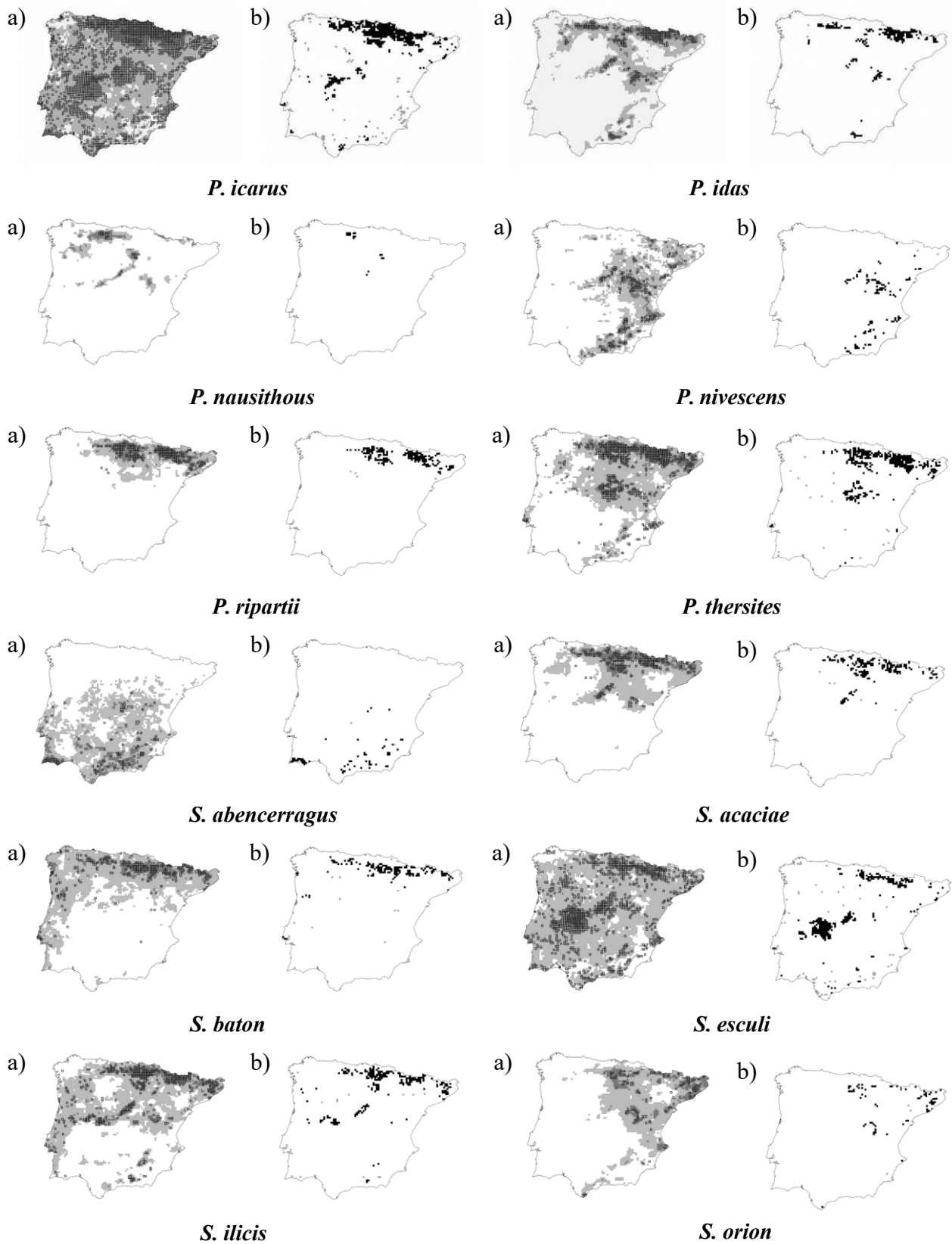


Figura D4.- Fam. Lycaenidae

Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)

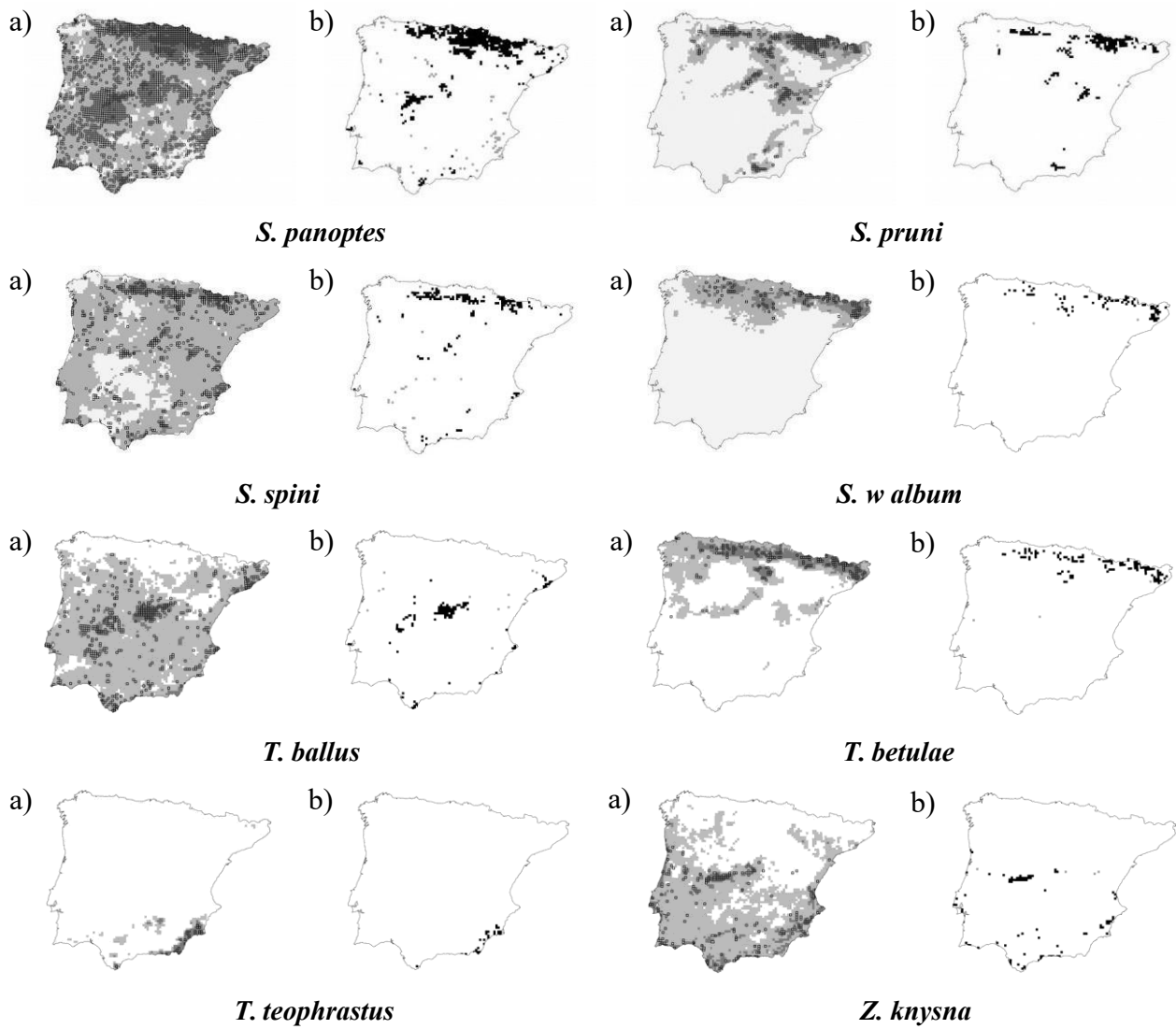


a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia
 b) Fuente Sumidero

Figura D5.- Fam. Lycaenidae



Apéndice IV .- Mapa de favorabilidad (a) y mapa Fuente-Sumidero de cada especie (b)



a) $F \leq 0.2$ $0.2 < F < 0.8$ $F \geq 0.8$ Presencia
 b) Fuente Sumidero

Figura D6.- Fam. Lycaenidae

APÉNDICE V

EVALUACIÓN DE MODELOS

APÉNDICE V- Evaluación del poder de clasificación, discriminación y bondad de ajuste de los modelos. Criterios de clasificación: Tasa de Clasificación Correcta (CCR), sensibilidad (Sensi.), Especificidad (Specif.), tasa de infra predicción (UPR), tasa de sobre predicción (OPR) e índice Kappa de Cohen, usando el valor de favorabilidad de $F = 0.5$ como umbral de clasificación. Capacidad de discriminación: Área Bajo la Curva ROC (AUC). Bondad de ajuste: Índice de calibración de Hosmer & Lemeshow (HL), χ^2 : Chi cuadrado, p : significación.

	<i>Especie</i>	<i>Clasificación</i>					<i>Discriminación</i>		<i>Bondad de ajuste H-L</i>		
		<i>Nº</i>	<i>CCR</i>	<i>Sensi.</i>	<i>Specif.</i>	<i>UPR</i>	<i>OPR</i>	<i>kappa</i>	<i>AUC</i>	χ^2	<i>p</i>
Hesperidae	023	<i>B. borbonica</i>	0.988	1.000	0.988	0.000	0.935	0.121	0.999	3.512	0.4760
	033	<i>C. alceae</i>	0.674	0.618	0.684	0.087	0.750	0.188	0.719	36.703	0.0000
	040	<i>C. baeticus</i>	0.680	0.739	0.676	0.025	0.867	0.133	0.781	13.135	0.0689
	045	<i>C. flocciferus</i>	0.836	0.849	0.836	0.005	0.873	0.182	0.911	1.097	0.8947
	048	<i>C. lavatherae</i>	0.741	0.826	0.738	0.009	0.897	0.129	0.865	4.796	0.6849
	053	<i>C. palaemon</i>	0.957	1.000	0.957	0.000	0.887	0.195	0.995	8.675	0.3705
	059	<i>C. tripolinus</i>	0.857	0.939	0.856	0.000	0.965	0.057	0.938	1.214	0.5451
	085	<i>E. tages</i>	0.809	0.812	0.809	0.026	0.673	0.375	0.893	6.069	0.6395
	093	<i>G. nostradamus</i>	0.745	0.849	0.742	0.006	0.912	0.114	0.873	18.863	0.0156
	096	<i>H. comma</i>	0.824	0.853	0.821	0.016	0.703	0.364	0.920	4.661	0.7931
	102	<i>H. morpheus</i>	0.960	0.968	0.960	0.001	0.723	0.416	0.993	2.975	0.9359
	142	<i>M. proto</i>	0.698	0.744	0.693	0.035	0.807	0.191	0.803	16.767	0.0326

147	<i>O. venata</i>	0.834	0.857	0.832	0.018	0.645	0.422	0.923	7.591	0.4744
150	<i>P. alveus</i>	0.856	0.911	0.853	0.005	0.760	0.329	0.949	13.705	0.0567
152	<i>P. andromedae</i>	0.998	1	0.998	0	0.4	0.874	1	0.948	0.3302
156	<i>P. armoricanus</i>	0.778	0.851	0.776	0.007	0.874	0.166	0.880	14.211	0.0476
159	<i>P. bellieri</i>	0.935	0.968	0.935	0.000	0.929	0.124	0.986	2.968	0.7050
162	<i>P. cacaliae</i>	0.992	1.000	0.992	0.000	0.864	0.237	0.999	21.477	0.0060
164	<i>P. carthami</i>	0.852	0.891	0.850	0.007	0.746	0.340	0.944	4.666	0.7926
166	<i>P. cinarae</i>	0.951	1.000	0.951	0.000	0.977	0.043	0.995	4.460	0.1075
167	<i>P. cirsii</i>	0.849	0.907	0.847	0.004	0.836	0.236	0.947	12.793	0.0773
185	<i>P. malvoides</i>	0.814	0.819	0.814	0.020	0.713	0.344	0.894	11.349	0.1827
191	<i>P. onopordi</i>	0.746	0.751	0.746	0.014	0.887	0.134	0.835	5.681	0.5775
194	<i>P. serratulae</i>	0.858	0.905	0.856	0.006	0.744	0.346	0.947	4.629	0.7964
195	<i>P. sidae</i>	0.842	0.800	0.842	0.000	0.996	0.007	0.915	0.164	0.0000
208	<i>S. sertorius</i>	0.718	0.709	0.719	0.075	0.665	0.296	0.790	20.034	0.0102
211	<i>T. acteon</i>	0.722	0.696	0.728	0.088	0.628	0.318	0.777	23.685	0.0026
214	<i>T. lineola</i>	0.764	0.783	0.762	0.031	0.732	0.294	0.838	14.375	0.0725
215	<i>T. sylvestris</i>	0.743	0.736	0.744	0.075	0.603	0.361	0.825	30.854	0.0001

Papilionidae	107	<i>I. podalirius</i>	0.695	0.682	0.701	0.167	0.498	0.347	0.757	11.826	0.1591
	155	<i>P. apollo</i>	0.904	0.945	0.902	0.004	0.620	0.499	0.974	7.044	0.5319
	184	<i>P. machaon</i>	0.678	0.667	0.682	0.159	0.551	0.305	0.736	16.357	0.0375
	187	<i>P. mnemosyne</i>	0.996	1.000	0.996	0.000	0.348	0.788	1.000	5.438	0.7100
	222	<i>Z. rumina</i>	0.676	0.662	0.680	0.113	0.654	0.256	0.743	27.869	0.0005
Pieridae	004	<i>A. cardamines</i>	0.792	0.765	0.798	0.061	0.545	0.445	0.875	11.030	0.2000
	006	<i>A. crataegi</i>	0.785	0.786	0.785	0.053	0.571	0.429	0.875	8.390	0.3963
	007	<i>A. euphenoides</i>	0.739	0.783	0.732	0.049	0.663	0.333	0.837	10.974	0.203
	035	<i>C. alfajariensis</i>	0.801	0.858	0.792	0.029	0.590	0.447	0.907	8.579	0.3790
	042	<i>C. crocea</i>	0.709	0.668	0.738	0.243	0.355	0.404	0.774	18.928	0.0152
	044	<i>C. evagore</i>	0.863	0.932	0.862	0.001	0.923	0.123	0.956	7.017	0.3193
	055	<i>C. phicomone</i>	0.968	1.000	0.967	0.000	0.687	0.465	0.996	10.911	0.2068
	064	<i>E. ausonia</i>	0.936	0.945	0.936	0.0004	0.916	0.144	0.990	6.134	0.632
	065	<i>E. bazae</i>	0.982	1.000	0.982	0.000	0.940	0.112	0.998	6.888	0.2291
	066	<i>E. belemia</i>	0.770	0.835	0.763	0.023	0.720	0.318	0.883	16.244	0.0390
	067	<i>E. crameri</i>	0.670	0.656	0.674	0.143	0.603	0.271	0.727	25.956	0.0011
	086	<i>E. tagis</i>	0.729	0.746	0.728	0.011	0.920	0.094	0.813	2.133	0.8304

091	<i>G. cleopatra</i>	0.705	0.678	0.713	0.112	0.604	0.311	0.760	12.465	0.1316	
094	<i>G. rhamni</i>	0.800	0.783	0.804	0.064	0.497	0.486	0.881	26.289	0.0009	
122	<i>L. reali</i>	0.909	0.918	0.909	0.001	0.907	0.154	0.964	2.417	0.6596	
125	<i>L. sinapis</i>	0.909	0.918	0.909	0.001	0.907	0.154	0.964	9.271	0.3199	
160	<i>P. brassicae</i>	0.721	0.690	0.736	0.172	0.437	0.403	0.779	51.571	2.0370	
163	<i>P. callidice</i>	0.991	1.000	0.991	0.000	0.509	0.654	0.999	5.996	0.6477	
171	<i>P. daplidice</i>	0.658	0.644	0.664	0.180	0.560	0.270	0.713	18.959	0.0151	
173	<i>P. ergane</i>	0.898	0.938	0.898	0.001	0.911	0.147	0.966	14.146	0.0486	
186	<i>P. manni</i>	0.822	0.851	0.821	0.004	0.911	0.129	0.906	4.781	0.6866	
188	<i>P. napi</i>	0.796	0.805	0.794	0.058	0.507	0.484	0.886	33.257	0.0001	
192	<i>P. rapae</i>	0.713	0.694	0.728	0.245	0.336	0.420	0.785	75.628	0.0000	
220	<i>Z. eupheme</i>	0.775	0.830	0.773	0.010	0.851	0.190	0.878	7.702	0.4631	
Nymphalidae	001	<i>A. adippe</i>	0.821	0.860	0.817	0.020	0.639	0.421	0.920	3.994	0.8577
	002	<i>A. aglaja</i>	0.862	0.879	0.861	0.015	0.589	0.491	0.947	4.986	0.7590
	003	<i>A. arethusa</i>	0.794	0.872	0.790	0.009	0.820	0.235	0.910	3.611	0.8233
	009	<i>A. hyperanthus</i>	0.915	0.954	0.913	0.002	0.650	0.477	0.979	8.129	0.4210
	010	<i>A. ilia</i>	0.888	0.924	0.887	0.002	0.808	0.284	0.968	7.282	0.5066

011	<i>A. io</i>	0.812	0.824	0.810	0.036	0.572	0.459	0.904	13.018	0.1112
012	<i>A. iris</i>	0.884	0.967	0.882	0.001	0.825	0.265	0.967	3.935	0.7872
013	<i>A. levana</i>	0.961	0.956	0.961	0.001	0.783	0.342	0.994	4.731	0.7859
017	<i>A. niobe</i>	0.804	0.846	0.802	0.010	0.811	0.245	0.901	24.557	0.0018
018	<i>A. pandora</i>	0.804	0.846	0.802	0.010	0.811	0.245	0.901	26.302	0.0009
019	<i>A. paphia</i>	0.840	0.886	0.834	0.017	0.597	0.472	0.936	14.204	0.0766
021	<i>A. urticae</i>	0.832	0.812	0.836	0.037	0.542	0.491	0.913	6.976	0.5393
024	<i>B. daphne</i>	0.869	0.923	0.865	0.007	0.665	0.435	0.959	9.238	0.3227
025	<i>B. dia</i>	0.894	0.961	0.887	0.004	0.546	0.564	0.970	7.725	0.4608
026	<i>B. eunomia</i>	0.992	1.000	0.992	0.000	0.738	0.412	0.999	9.636	0.2915
027	<i>B. euphrosyne</i>	0.913	0.952	0.911	0.003	0.632	0.493	0.977	5.738	0.6766
028	<i>B. hecate</i>	0.829	0.888	0.826	0.005	0.830	0.236	0.925	15.008	0.0590
029	<i>B. ino</i>	0.885	0.920	0.884	0.004	0.746	0.357	0.965	3.278	0.9157
030	<i>B. napaea</i>	0.964	1.000	0.964	0.000	0.977	0.043	0.997	2.213	0.5293
031	<i>B. pales</i>	0.960	0.987	0.960	0.000	0.757	0.377	0.995	13.215	0.1047
032	<i>B. selene</i>	0.866	0.946	0.859	0.005	0.644	0.457	0.960	12.840	0.1175
036	<i>C. arcania</i>	0.879	0.896	0.877	0.014	0.527	0.555	0.961	5.817	0.6677

041	<i>C. briseis</i>	0.796	0.870	0.791	0.012	0.766	0.292	0.907	3.620	0.8897
043	<i>C. dorus</i>	0.742	0.785	0.735	0.044	0.681	0.322	0.844	9.461	0.3049
046	<i>C. glycerion</i>	0.854	0.895	0.850	0.011	0.657	0.429	0.947	8.574	0.3795
047	<i>C. jasius</i>	0.791	0.785	0.792	0.020	0.779	0.265	0.881	4.067	0.8510
054	<i>C. pamphilus</i>	0.731	0.742	0.727	0.135	0.456	0.425	0.816	7.755	0.4577
056	<i>C. prieuri</i>	0.841	0.860	0.841	0.001	0.957	0.068	0.944	3.090	0.8766
060	<i>D. chrysippus</i>	0.850	0.920	0.849	0.002	0.907	0.143	0.941	10.621	0.0594
061	<i>D. plexippus</i>	0.890	0.952	0.890	0.001	0.918	0.135	0.968	8.670	0.1930
062	<i>E. arvernensis</i>	0.969	0.988	0.968	0.000	0.699	0.450	0.997	16.155	0.0402
063	<i>E. aurinia</i>	0.745	0.780	0.738	0.050	0.656	0.340	0.837	14.006	0.0816
068	<i>E. desfontainii</i>	0.745	0.782	0.743	0.017	0.845	0.181	0.836	9.347	0.2287
069	<i>E. epiphron</i>	0.940	0.991	0.939	0.000	0.762	0.365	0.993	10.082	0.2593
070	<i>E. epistygne</i>	0.879	0.929	0.878	0.002	0.873	0.197	0.963	4.511	0.6078
072	<i>E. euryale</i>	0.944	0.976	0.943	0.000	0.804	0.310	0.990	14.851	0.0621
073	<i>E. gorge</i>	0.942	0.979	0.942	0.000	0.882	0.200	0.993	17.986	0.0213
074	<i>E. gorgone</i>	0.975	1.000	0.974	0.000	0.790	0.340	0.998	8.332	0.4017
075	<i>E. hispania</i>	0.982	1.000	0.982	0.000	0.908	0.165	0.999	2.229	0.8167

076	<i>E. lefebvrei</i>	0.970	0.985	0.970	0.000	0.735	0.408	0.996	13.383	0.0993
077	<i>E. manto</i>	0.986	1.000	0.986	0.000	0.804	0.324	0.999	4.264	0.8325
078	<i>E. meolans</i>	0.986	1.000	0.986	0.000	0.804	0.324	0.999	3.139	0.9253
079	<i>E. neoridas</i>	0.955	0.983	0.955	0.000	0.694	0.451	0.992	23.758	0.0025
080	<i>E. oeme</i>	0.989	1.000	0.989	0.000	0.790	0.344	0.999	3.783	0.8761
081	<i>E. palarica</i>	0.960	0.987	0.960	0.000	0.758	0.376	0.995	7.577	0.4759
082	<i>E. pandrose</i>	0.975	0.973	0.975	0.000	0.810	0.312	0.998	14.265	0.0751
083	<i>E. pronoe</i>	0.977	1.000	0.977	0.000	0.833	0.280	0.998	10.403	0.2379
084	<i>E. rondoui</i>	0.982	1.000	0.982	0.000	0.650	0.511	0.998	7.795	0.4538
087	<i>E. triaria</i>	0.869	0.942	0.865	0.004	0.726	0.375	0.958	20.630	0.0082
088	<i>E. zapateri</i>	0.949	0.949	0.949	0.001	0.846	0.252	0.990	5.634	0.6881
095	<i>H. alcyone</i>	0.780	0.822	0.773	0.039	0.613	0.407	0.884	3.222	0.9197
097	<i>H. fagi</i>	0.908	0.935	0.907	0.002	0.759	0.352	0.973	12.255	0.1402
098	<i>H. fidia</i>	0.700	0.728	0.697	0.039	0.802	0.193	0.782	6.497	0.4831
100	<i>H. lupina</i>	0.726	0.787	0.721	0.020	0.834	0.186	0.840	7.838	0.4494
101	<i>H. lycaon</i>	0.797	0.864	0.791	0.015	0.737	0.321	0.904	6.966	0.5403
103	<i>H. semele</i>	0.749	0.797	0.739	0.054	0.612	0.378	0.847	22.563	0.0040

104	<i>H. statilinus</i>	0.695	0.712	0.690	0.098	0.625	0.302	0.779	19.217	0.0137
106	<i>I. lathonia</i>	0.728	0.707	0.734	0.091	0.601	0.341	0.802	7.573	0.4763
108	<i>K. circe</i>	0.772	0.837	0.756	0.049	0.548	0.448	0.878	2.324	0.9695
109	<i>L. achine</i>	0.995	1.000	0.995	0.000	0.786	0.351	1.000	2.539	0.8640
113	<i>L. camilla</i>	0.876	0.934	0.874	0.003	0.776	0.320	0.962	8.484	0.3876
114	<i>L. celtis</i>	0.838	0.816	0.839	0.010	0.810	0.254	0.902	2.392	0.9666
117	<i>L. maera</i>	0.814	0.810	0.815	0.034	0.605	0.431	0.894	12.256	0.1401
118	<i>L. megera</i>	0.687	0.665	0.698	0.188	0.485	0.337	0.894	25.341	0.0014
119	<i>L. petropolitana</i>	0.994	1.000	0.994	0.000	0.723	0.431	1.000	2.935	0.8910
123	<i>L. reducta</i>	0.815	0.849	0.811	0.019	0.678	0.381	0.913	8.485	0.3876
128	<i>M. aetherie</i>	0.898	0.934	0.898	0.001	0.896	0.169	0.974	19.913	0.0107
129	<i>M. athalia</i>	0.821	0.883	0.814	0.014	0.678	0.391	0.922	10.178	0.2527
130	<i>M. cinxia</i>	0.801	0.842	0.797	0.016	0.749	0.307	0.901	12.684	0.1232
131	<i>M. deione</i>	0.782	0.796	0.781	0.025	0.734	0.304	0.871	3.686	0.8843
132	<i>M. diamina</i>	0.917	0.939	0.917	0.001	0.820	0.279	0.980	10.811	0.2127
133	<i>M. didyma</i>	0.756	0.779	0.753	0.036	0.713	0.305	0.848	11.216	0.1898
134	<i>M. dryas</i>	0.961	0.976	0.961	0.000	0.853	0.246	0.993	5.190	0.5197

135	<i>M. galathea</i>	0.950	0.991	0.946	0.001	0.362	0.749	0.991	28.901	0.0003
136	<i>M. ines</i>	0.703	0.752	0.697	0.042	0.764	0.230	0.809	31.193	0.0001
137	<i>M. jurtina</i>	0.710	0.701	0.716	0.186	0.425	0.397	0.784	7.382	0.4960
138	<i>M. lachesis</i>	0.750	0.826	0.730	0.059	0.555	0.423	0.850	12.381	0.1350
139	<i>M. occitanica</i>	0.739	0.775	0.735	0.033	0.755	0.260	0.836	14.244	0.0756
140	<i>M. parthenoides</i>	0.854	0.885	0.851	0.013	0.629	0.453	0.943	11.654	0.1673
141	<i>M. phoebe</i>	0.729	0.748	0.725	0.080	0.594	0.359	0.812	34.705	0.0000
143	<i>M. russiae</i>	0.847	0.919	0.841	0.007	0.698	0.391	0.947	11.470	0.1765
144	<i>M. trivialis</i>	0.810	0.881	0.807	0.007	0.829	0.231	0.918	4.630	0.7963
145	<i>N. antiopa</i>	0.825	0.900	0.821	0.007	0.770	0.304	0.937	7.319	0.5027
146	<i>N. polychloros</i>	0.724	0.710	0.726	0.055	0.726	0.260	0.795	19.493	0.0124
148	<i>P. aegeria</i>	0.718	0.671	0.739	0.172	0.455	0.386	0.776	17.658	0.0239
157	<i>P. bathseba</i>	0.725	0.739	0.721	0.084	0.598	0.351	0.809	12.441	0.1326
161	<i>P. c-album</i>	0.743	0.772	0.738	0.048	0.674	0.324	0.838	15.646	0.0746
165	<i>P. cecilia</i>	0.667	0.675	0.665	0.118	0.644	0.257	0.740	29.442	0.0003
180	<i>P. hippolyte</i>	0.967	0.960	0.967	0.000	0.893	0.187	0.997	9.574	0.2140
197	<i>P. tithonus</i>	0.761	0.774	0.757	0.082	0.515	0.439	0.847	6.333	0.6100

	200	<i>S. actaea</i>	0.783	0.890	0.774	0.012	0.750	0.306	0.898	32.330	0.0001
	203	<i>S. ferula</i>	0.971	1.000	0.971	0.000	0.848	0.257	0.996	10.347	0.2415
	217	<i>V. atalanta</i>	0.711	0.653	0.730	0.132	0.564	0.327	0.759	23.587	0.0027
	218	<i>V. cardui</i>	0.697	0.673	0.708	0.169	0.496	0.348	0.755	18.897	0.0154
	219	<i>V. virginiensis</i>	0.800	0.738	0.801	0.004	0.961	0.054	0.851	3.278	0.6572
Lycaenidae	005	<i>A. cramera</i>	0.668	0.655	0.672	0.139	0.615	0.263	0.715	44.972	0.0000
	008	<i>A. glandon</i>	0.988	1.000	0.988	0.000	0.660	0.503	0.999	20.483	0.0087
	014	<i>A. montensis</i>	0.819	0.814	0.819	0.021	0.701	0.356	0.906	12.838	0.1176
	015	<i>A. morronensis</i>	0.864	0.939	0.863	0.002	0.867	0.202	0.956	11.134	0.1942
	016	<i>A. nicias</i>	0.996	1.000	0.996	0.000	0.658	0.508	1.000	7.114	0.5244
	020	<i>A. pyrenaicus</i>	0.986	1.000	0.986	0.000	0.780	0.357	0.999	12.249	0.1404
	022	<i>A. zulichhi</i>	0.921	1.000	0.921	0.000	0.985	0.026	0.989	2.017	0.1556
	034	<i>C. alcetas</i>	0.945	0.948	0.945	0.001	0.818	0.290	0.989	11.431	0.1785
	037	<i>C. argiades</i>	0.945	0.948	0.945	0.001	0.818	0.290	0.989	9.927	0.2702
	038	<i>C. argiolus</i>	0.755	0.723	0.763	0.087	0.555	0.395	0.808	36.394	0.0000
	039	<i>C. avis</i>	0.810	0.840	0.810	0.004	0.911	0.127	0.911	10.806	0.2129
049	<i>C. lorquinii</i>	0.877	0.890	0.876	0.002	0.901	0.156	0.963	12.180	0.0948	

050	<i>C. marshalli</i>	0.877	0.890	0.876	0.002	0.901	0.156	0.963	30.565	0.0002
051	<i>C. minimus</i>	0.815	0.845	0.813	0.016	0.718	0.344	0.907	6.412	0.6012
052	<i>C. osiris</i>	0.836	0.886	0.833	0.007	0.778	0.298	0.930	5.826	0.6667
057	<i>C. rubi</i>	0.701	0.660	0.712	0.109	0.631	0.287	0.753	26.086	0.0010
058	<i>C. semiargus</i>	0.858	0.878	0.857	0.012	0.666	0.420	0.924	13.934	0.0835
071	<i>E. eumedon</i>	0.885	0.873	0.885	0.002	0.926	0.120	0.954	7.285	0.2953
089	<i>F. quercus</i>	0.736	0.733	0.736	0.032	0.796	0.215	0.820	18.556	0.0174
090	<i>G. alexis</i>	0.773	0.785	0.771	0.037	0.679	0.343	0.868	19.972	0.0104
092	<i>G. melanops</i>	0.672	0.676	0.671	0.093	0.695	0.235	0.737	22.567	0.0040
099	<i>H. lucina</i>	0.854	0.913	0.852	0.004	0.796	0.286	0.950	19.568	0.0121
105	<i>I. debilitata</i>	0.810	0.880	0.809	0.002	0.933	0.098	0.922	6.546	0.1619
110	<i>L. alciphron</i>	0.806	0.824	0.805	0.019	0.731	0.324	0.898	8.349	0.4001
111	<i>L. bleusei</i>	0.927	0.923	0.927	0.003	0.720	0.402	0.980	9.635	0.2916
112	<i>L. boeticus</i>	0.695	0.663	0.705	0.118	0.615	0.291	0.745	48.644	0.0000
115	<i>L. helle</i>	0.931	1.000	0.931	0.000	0.993	0.013	0.994	4.178	0.1238
116	<i>L. hippothoe</i>	0.941	0.957	0.941	0.001	0.727	0.404	0.990	8.551	0.3816
120	<i>L. phlaeas</i>	0.690	0.686	0.692	0.154	0.529	0.332	0.746	13.611	0.0925

121	<i>L. pirithous</i>	0.753	0.730	0.760	0.099	0.515	0.417	0.818	53.274	0.0000
124	<i>L. roboris</i>	0.771	0.795	0.769	0.023	0.766	0.269	0.851	9.535	0.2992
126	<i>L. tityrus</i>	0.862	0.949	0.857	0.003	0.720	0.379	0.956	10.422	0.1659
127	<i>L. virgaureae</i>	0.915	0.928	0.914	0.004	0.669	0.453	0.978	5.931	0.6550
149	<i>P. alcon</i>	0.859	0.917	0.858	0.002	0.894	0.164	0.956	6.754	0.4549
151	<i>P. amandus</i>	0.855	0.906	0.853	0.004	0.824	0.253	0.946	16.542	0.0353
154	<i>P. argus</i>	0.788	0.805	0.785	0.039	0.623	0.399	0.873	20.638	0.0082
155	<i>P. arion</i>	0.883	0.921	0.881	0.003	0.800	0.293	0.966	12.426	0.1332
158	<i>P. bellargus</i>	0.736	0.699	0.744	0.071	0.660	0.309	0.788	16.083	0.0412
168	<i>P. coridon</i>	0.891	0.919	0.889	0.008	0.585	0.519	0.967	0.367	8.7132
169	<i>P. damon</i>	0.900	0.940	0.899	0.002	0.791	0.310	0.974	3.713	0.8820
170	<i>P. daphnis</i>	0.806	0.918	0.804	0.002	0.929	0.105	0.934	2.416	0.7891
172	<i>P. dorylas</i>	0.879	0.938	0.874	0.005	0.652	0.455	0.963	16.824	0.0320
174	<i>P. eros</i>	0.986	1.000	0.985	0.000	0.680	0.480	0.998	12.027	0.1500
175	<i>P. escheri</i>	0.816	0.885	0.810	0.012	0.714	0.355	0.918	11.282	0.1862
176	<i>P. fabressei</i>	0.861	0.920	0.860	0.002	0.901	0.154	0.956	8.426	0.2085
177	<i>P. fulgens</i>	0.923	0.963	0.921	0.001	0.690	0.439	0.984	10.549	0.2286

178	<i>P. golgus</i>	0.991	1.000	0.991	0.000	0.839	0.276	0.999	10.855	0.0543
179	<i>P. hespericus</i>	0.893	0.939	0.893	0.001	0.912	0.144	0.969	4.376	0.7355
181	<i>P. hispanus</i>	0.753	0.844	0.743	0.024	0.724	0.307	0.881	2.218	0.9736
182	<i>P. icarus</i>	0.708	0.652	0.738	0.200	0.431	0.377	0.765	28.880	14.1005
183	<i>P. idas</i>	0.883	0.915	0.881	0.005	0.727	0.376	0.963	12.942	0.1139
189	<i>P. nausithous</i>	0.953	0.944	0.953	0.000	0.943	0.102	0.993	4.647	0.7030
190	<i>P. nivescens</i>	0.839	0.900	0.837	0.003	0.877	0.181	0.942	9.442	0.2224
193	<i>P. ripartii</i>	0.907	0.946	0.906	0.002	0.742	0.373	0.979	3.665	0.8860
196	<i>P. thersites</i>	0.818	0.863	0.813	0.017	0.681	0.383	0.915	11.339	0.1832
198	<i>S. abencerragus</i>	0.816	0.843	0.815	0.003	0.927	0.106	0.919	5.516	0.4796
199	<i>S. acaciae</i>	0.861	0.921	0.858	0.004	0.798	0.288	0.953	16.850	0.0317
201	<i>S. baton</i>	0.819	0.857	0.817	0.007	0.839	0.220	0.915	6.464	0.4867
202	<i>S. esculi</i>	0.713	0.696	0.716	0.085	0.650	0.298	0.773	25.900	0.0011
204	<i>S. ilicis</i>	0.804	0.824	0.802	0.016	0.767	0.288	0.898	8.912	0.3497
205	<i>S. orion</i>	0.804	0.824	0.802	0.016	0.767	0.288	0.898	6.406	0.2687
206	<i>S. panoptes</i>	0.721	0.756	0.717	0.036	0.773	0.232	0.821	21.161	0.0067
207	<i>S. pruni</i>	0.922	0.917	0.922	0.000	0.977	0.041	0.977	1.183	0.2767

209	<i>S. spini</i>	0.738	0.703	0.742	0.040	0.778	0.226	0.785	19.737	0.0062
210	<i>S. w-album</i>	0.878	0.943	0.877	0.001	0.881	0.186	0.967	1.718	0.9437
212	<i>T. ballus</i>	0.703	0.731	0.700	0.028	0.844	0.159	0.794	17.859	0.0223
213	<i>T. betulae</i>	0.851	0.906	0.849	0.003	0.868	0.196	0.950	3.553	0.7369
216	<i>T. theophrastus</i>	0.977	1.000	0.977	0.000	0.834	0.279	0.997	7.998	0.4337
221	<i>Z. knysna</i>	0.760	0.840	0.758	0.008	0.888	0.144	0.877	24.107	0.0022

APÉNDICE VI

ESPECIES EN METAPOBLACIÓN

APÉNDICE VI.- Mariposas ibéricas con estructura de metapoblación.

Fam. Hesperiiidae	<i>E. palarica</i> Chapman, 1903
<i>Carcharodus flocciferus</i> Zeller, 1847	<i>E. pandrose</i> (Borkhausen, 1788)
<i>C. tripolinus</i> Verity, 1925	<i>E. triaria</i> (Prunner, 1798)
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pallas, 1771)	<i>E. zapateri</i> Oberthür, 1875
<i>Erynnis tages</i> (L., 1758)	<i>Hipparchia fagi</i> (L., 1763)
<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Hyponephele lycaon</i> (Kühn, 1774)
<i>Heteropterus morpheus</i> (Pallas, 1771)	<i>Lasiommata maera</i> (L., 1758)
<i>Ochlodes venata</i> (Bremer & Grey, 1853)	<i>Libythea celtis</i> (Laicharting, 1782)
<i>Pyrgus alveus</i> (Hübner, [1803])	<i>Limenitis camilla</i> (L., 1764)
<i>P. bellieri</i> (Oberthür, 1910)	<i>L. reducta</i> (Staudinger, 1901)
<i>P. carthami</i> (Hübner, 1813)	<i>Melitaea aetherie</i> (Hübner, [1826])
<i>P. cirsii</i> (Rambur, [1840])	<i>M. athalia</i> (Rottemburg, 1775)
<i>P. malvoides</i> (Elwes&Edwards, 1897)	<i>M. cinxia</i> (L., 1758)
<i>P. serratulae</i> (Rambur, [1840])	<i>M. diamina</i> (Lang, 1789)
<i>P. sidae</i> (Esper, [1782])	<i>Melanargia galathea</i> (L., 1758)
Fam. Papilionidae	<i>M. parthenoides</i>
<i>Parnassius apollo</i> (L., 1758)	<i>M. russiae</i> (Esper, 1783)
Fam. Pieridae	<i>M. trivialis</i> (Dennis & Schiffermüller, 1775)
<i>Anthocharis cardamines</i> (L., 1758)	<i>Minois dryas</i> (Scopoli, 1763)
<i>Colias alfacariensis</i> (Ribbe, 1905)	<i>Nymphalis antiopa</i> (L., 1758)
<i>C. phicomone</i> (Esper, [1780])	<i>Pseudochazara hippolyte</i> (Esper, 1784)
<i>Colotis evagore</i> (Klug, 1829)	<i>Satyrus ferula</i> (Fabricius, 1793)
<i>E. ausonia</i> (Hübner, 1803)	Fam. Lycaenidae
<i>E. tagis</i> (Hübner, [1804])	<i>A. montensis</i> Verity, 1928
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L., 1758)	<i>A. morronensis</i> Ribbe, 1910
<i>Leptidea reali</i> Reissinger, 1989	<i>A. nicias</i> (Meigen, 1829)

<i>L. sinapis</i> (L., 1758)	<i>Callophrys avis</i> (Chapman, 1909)
<i>Pieris ergane</i> (Hübner, [1813])	<i>Cupido alcetas</i> (Hoffmannsegg, 1804)
<i>P. mannii</i> (Mayer, 1851)	<i>C. argiades</i> (Pallas, 1771)
<i>P. napi</i> (L., 1758)	<i>C. lorquinii</i> (Herrich-Schäffer, 1847)
<i>Zegris eupheme</i> (Esper, [1805])	<i>C. minimus</i> (Fuessly, 1775)
Fam. Nymphalidae	<i>C. osiris</i> (Meigen, 1829)
<i>Aglais io</i> (L., 1758)	<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg 1775)
<i>A. urticae</i> (L., 1758)	<i>Eumedonia. eumedon</i> (Esper, [1780])
<i>Apatura iris</i> (L., 1758)	<i>Hamearis lucina</i> (L., 1758)
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L., 1758)	<i>Iolana debilitata</i> (Schultz, 1905)
<i>Araschnia levana</i> (L., 1758)	<i>Lycaena alciphron</i> (Rottemburg, 1775)
<i>Arethusana arethusa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>L. bleusi</i> Oberthür, 1884
<i>Argynnis adippe</i> (L., 1767)	<i>L. hippothoe</i> (L., 1761)
<i>A. aglaja</i> (L., 1758)	<i>L. tityrus</i> (Poda, 1761)
<i>A. illia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>L. virgaureae</i> (L., 1758)
<i>A. niobe</i> (L., 1758)	<i>Phengaris alcon</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>Argynnis paphia</i> (L., 1758)	<i>P. arion</i> (L., 1758)
<i>Brenthis daphne</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>P. nausithous</i> (Bergsträsser, [1779])
<i>Brenthis hecate</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>Plebejus hespericus</i> (Rambur, 1839)
<i>Boloria dia</i> (L., 1767)	<i>P. idas</i> (L., 1761)
<i>B. euphrosyne</i> (L., 1758)	<i>P. amandus</i> (Schneider 1794)
<i>B. ino</i> (Rottemburg, 1775)	<i>Polyommatus coridon</i> (Poda, 1761)
<i>B. pales</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>P. damon</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>B. selene</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>P. daphnis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)
<i>Chazara briseis</i> (L., 1764)	<i>P. dorylas</i> (Fruhstorfer, 1910)
<i>Chazara priouri</i> (Pierret, 1837)	<i>P. escheri</i> (Hübner, [1823])
<i>Coenonympha arcania</i> (L., 1761)	<i>P. fabressei</i> (Oberthür, 1910)

<i>C. glycerion</i> (Borkhausen, 1788)	<i>P. fulgens</i> (Sagarra, 1926)
<i>Danaus chrysippus</i> (L., 1758)	<i>P. nivescens</i> (Keferstein, 1851)
<i>Danaus plexippus</i> (L., 1758)	<i>P. ripartii</i> (Freyer, 1830)
<i>E. epiphron</i> (Knoch, 1783)	<i>P. thersites</i> (Cantener, 1834)
<i>E. epistygne</i> (Hübner, [1824])	<i>Scolitantides abencerragus</i> (Pierret, 1837)
<i>E. euryale</i> (Esper, [1805])	<i>S. baton</i> (Bergsträsser, [1779])
<i>E. gorge</i> (Hübner, [1805])	<i>S. orion</i> (Pallas, 1771)
<i>E. gorgone</i> (Boisduval, [1833])	<i>Satyrium acaciae</i> (Fabricius, 1787)
<i>E. hispania</i> Butler, 1868	<i>S. ilicis</i> (Esper, 1779)
<i>E. lefebvrei</i> (Boisduval, 1828)	<i>S. pruni</i> (L., 1758)
<i>E. manto</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	<i>S. w-album</i> (Knoch, 1792)
<i>E. meolans</i> (Prunner, 1789)	<i>Thecla betulae</i> (L., 1758)
<i>E. neoridas</i> (Boisduval, 1828)	

APÉNDICE VII

MAPAS METAPOBLACIÓN Y CONECTIVIDAD

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

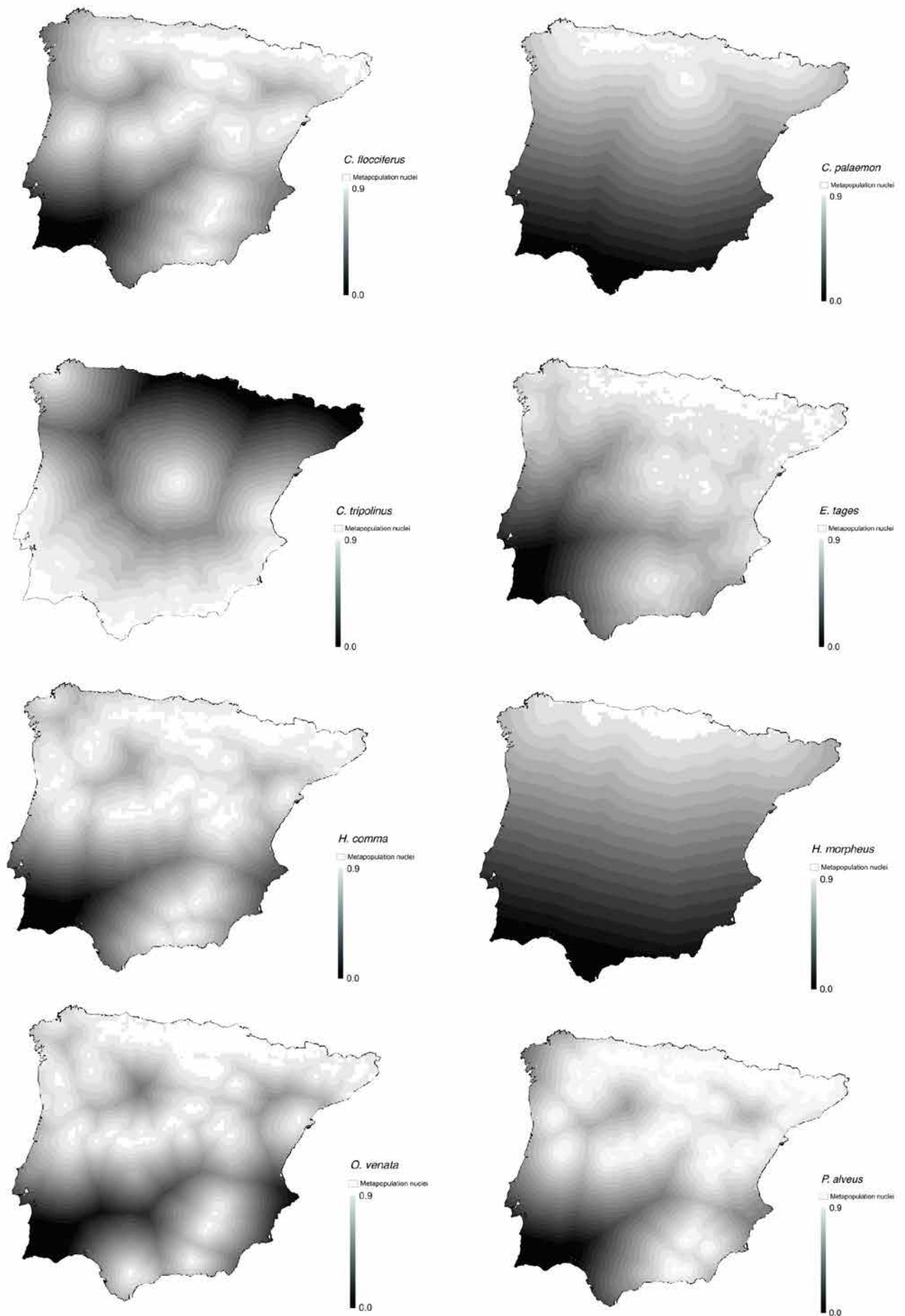


Figura M1 Fam. Hesperiiidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

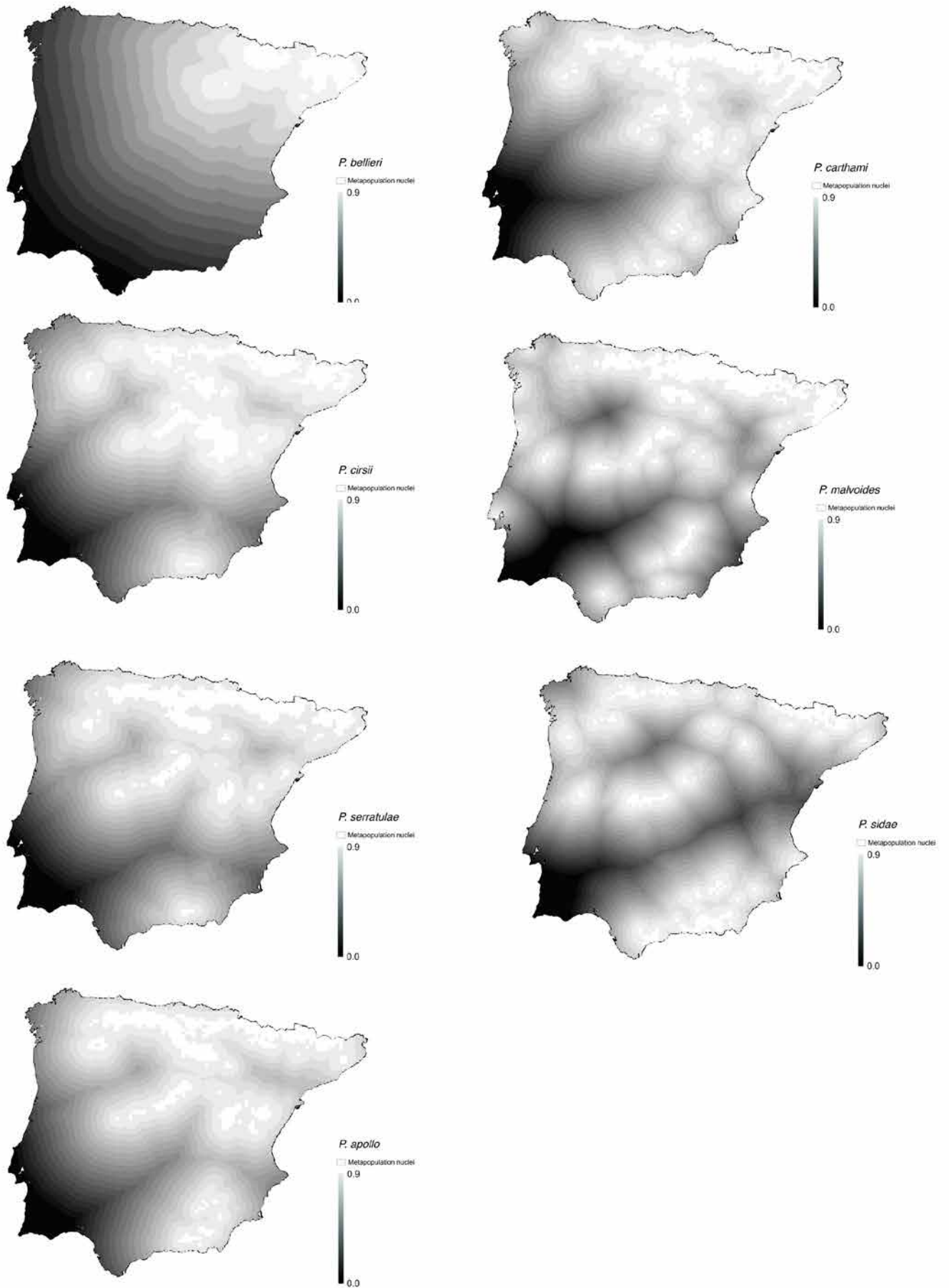


Figura M2 Fam. Hesperiiidae - Papilionidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

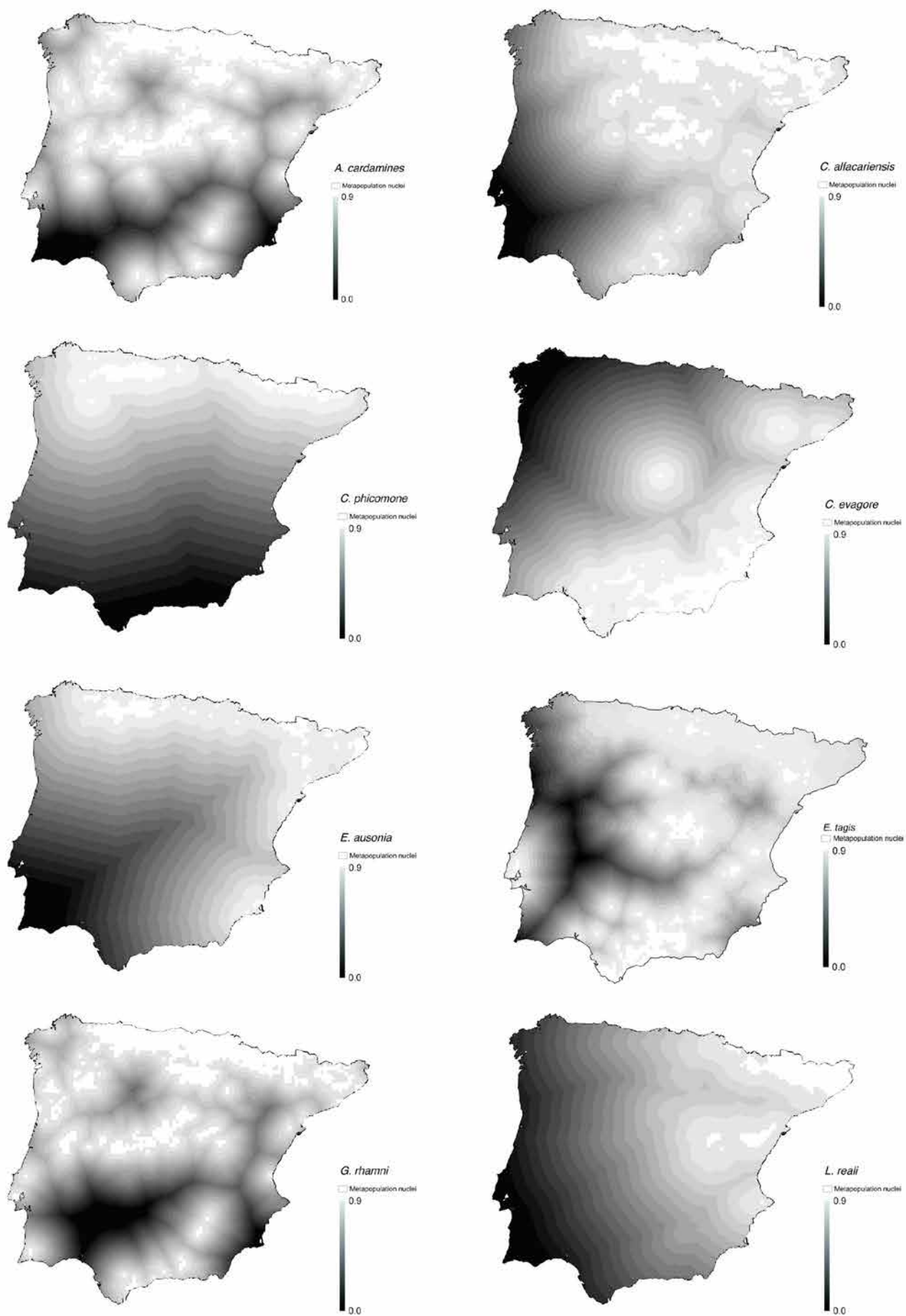


Figura M3 Fam. Pieridae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

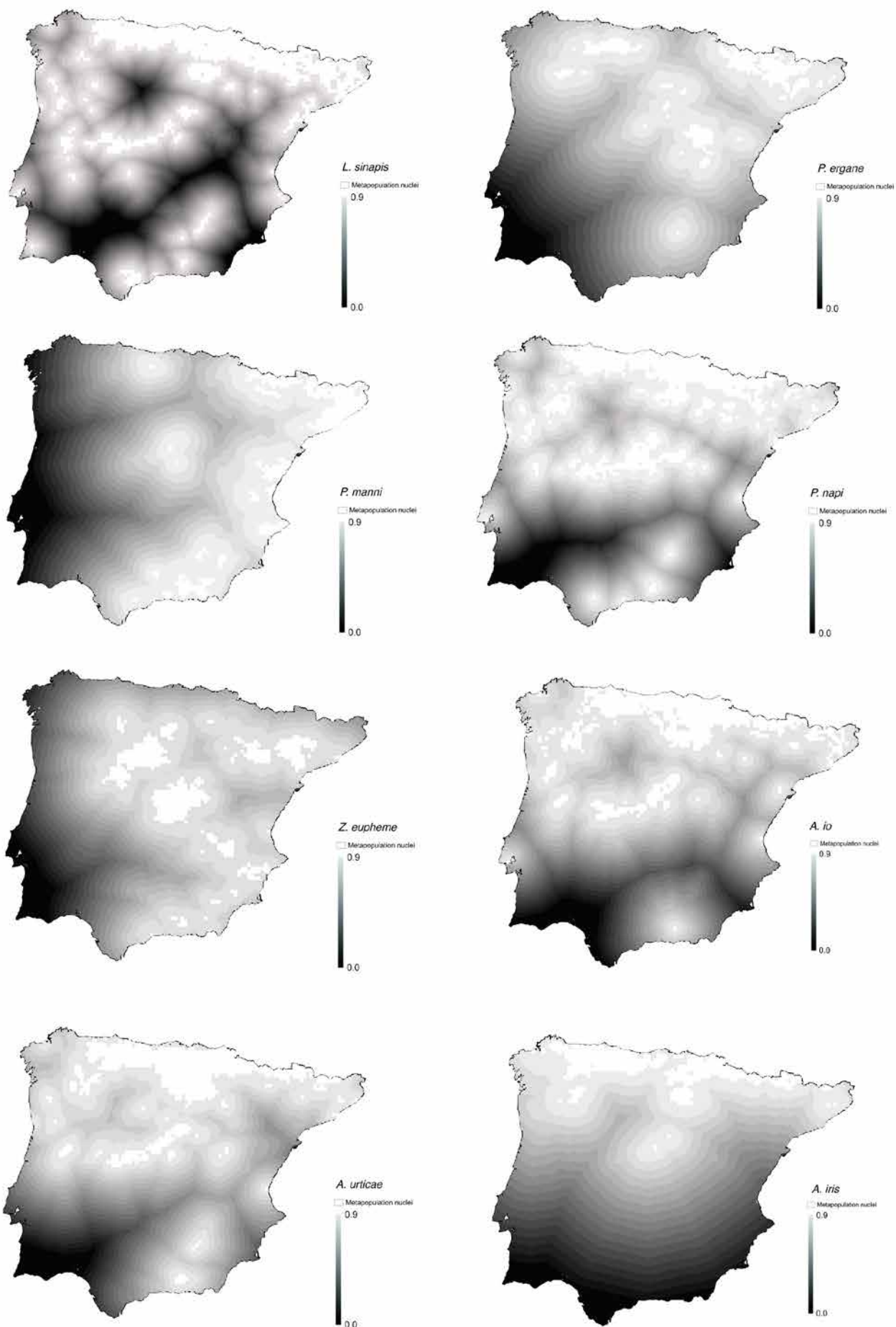


Figura M4 Fam. Pieridae-Nymphalidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

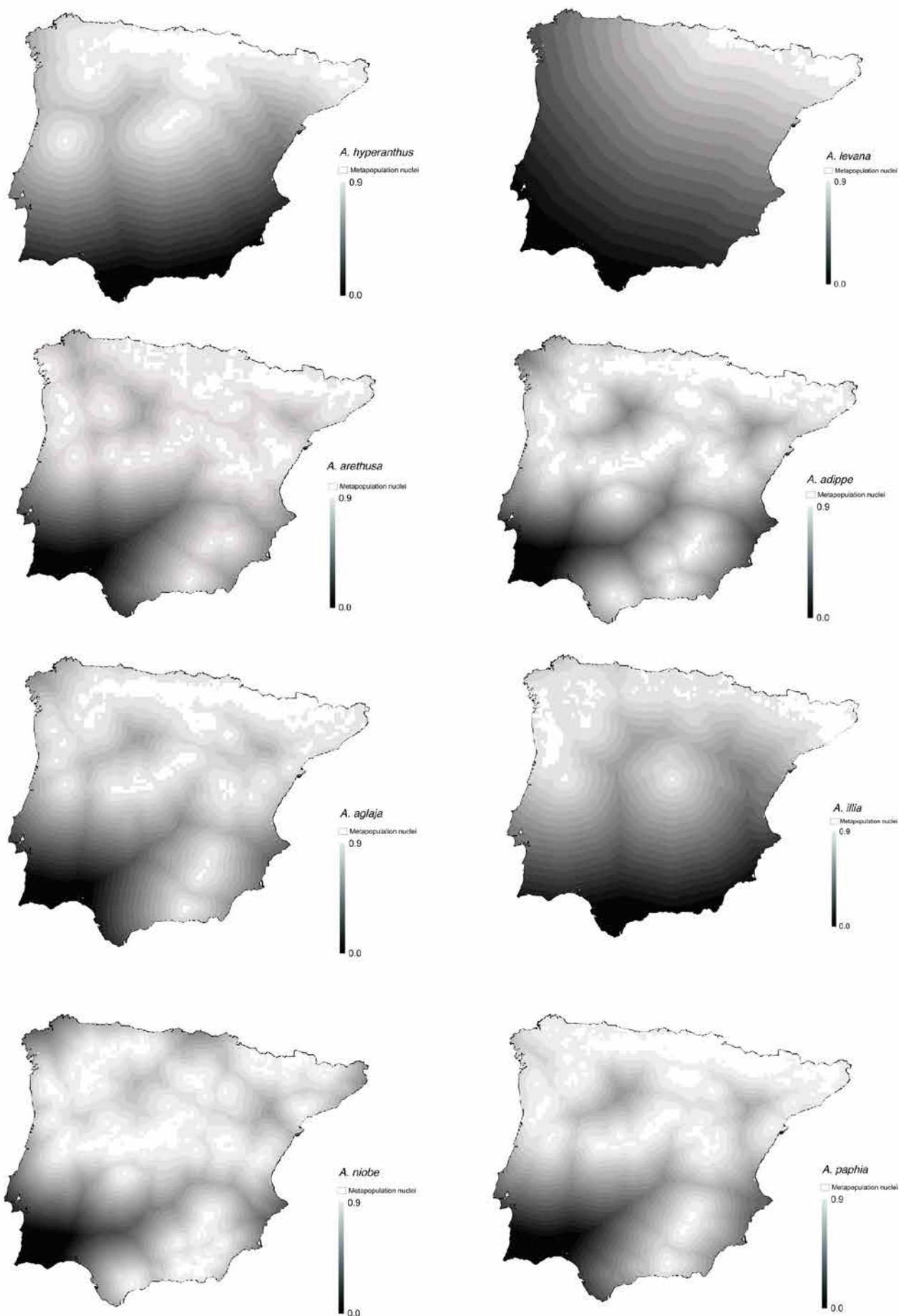


Figura M5 Fam. Nymphalidae

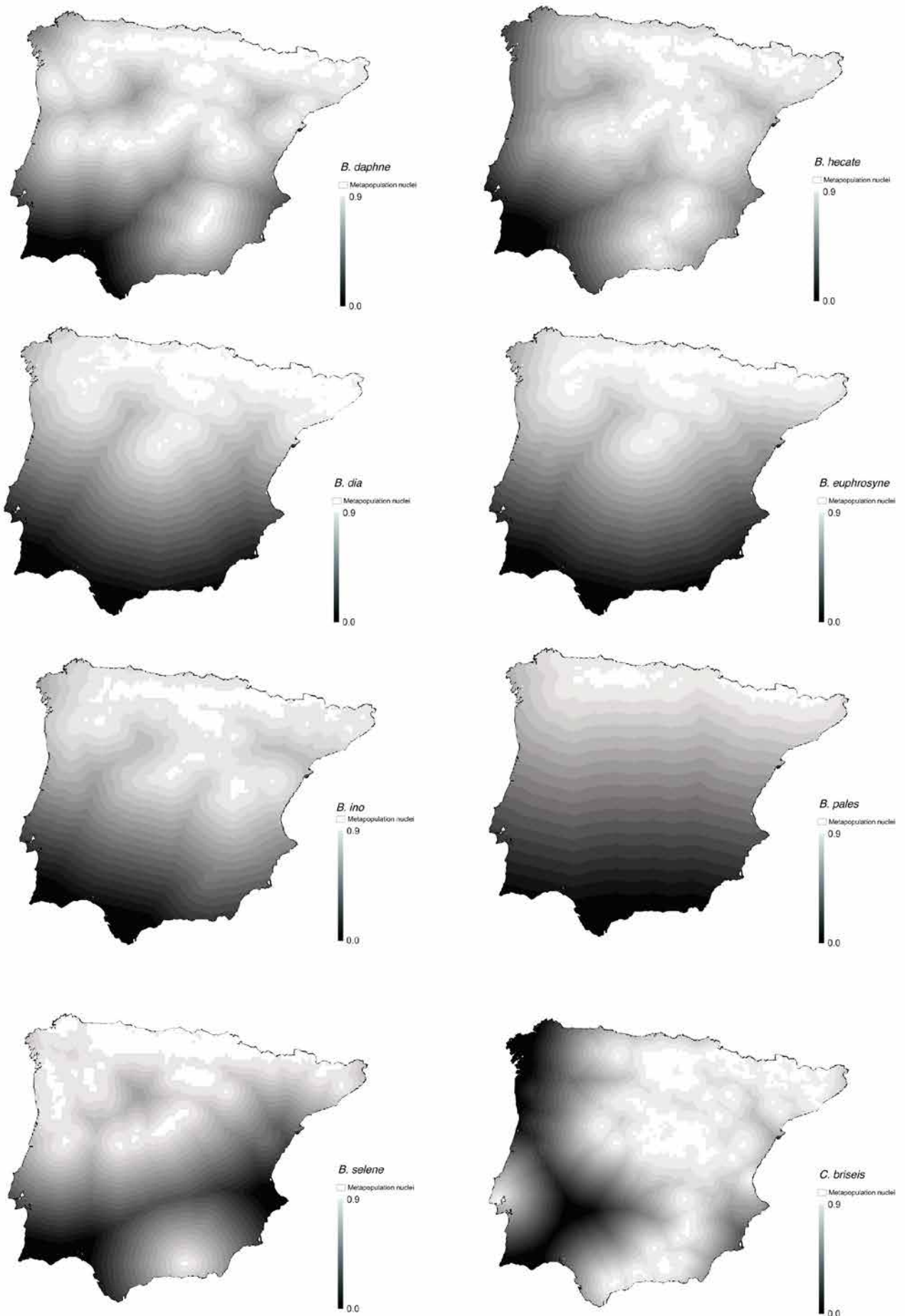


Figura M6 Fam. Nymphalidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

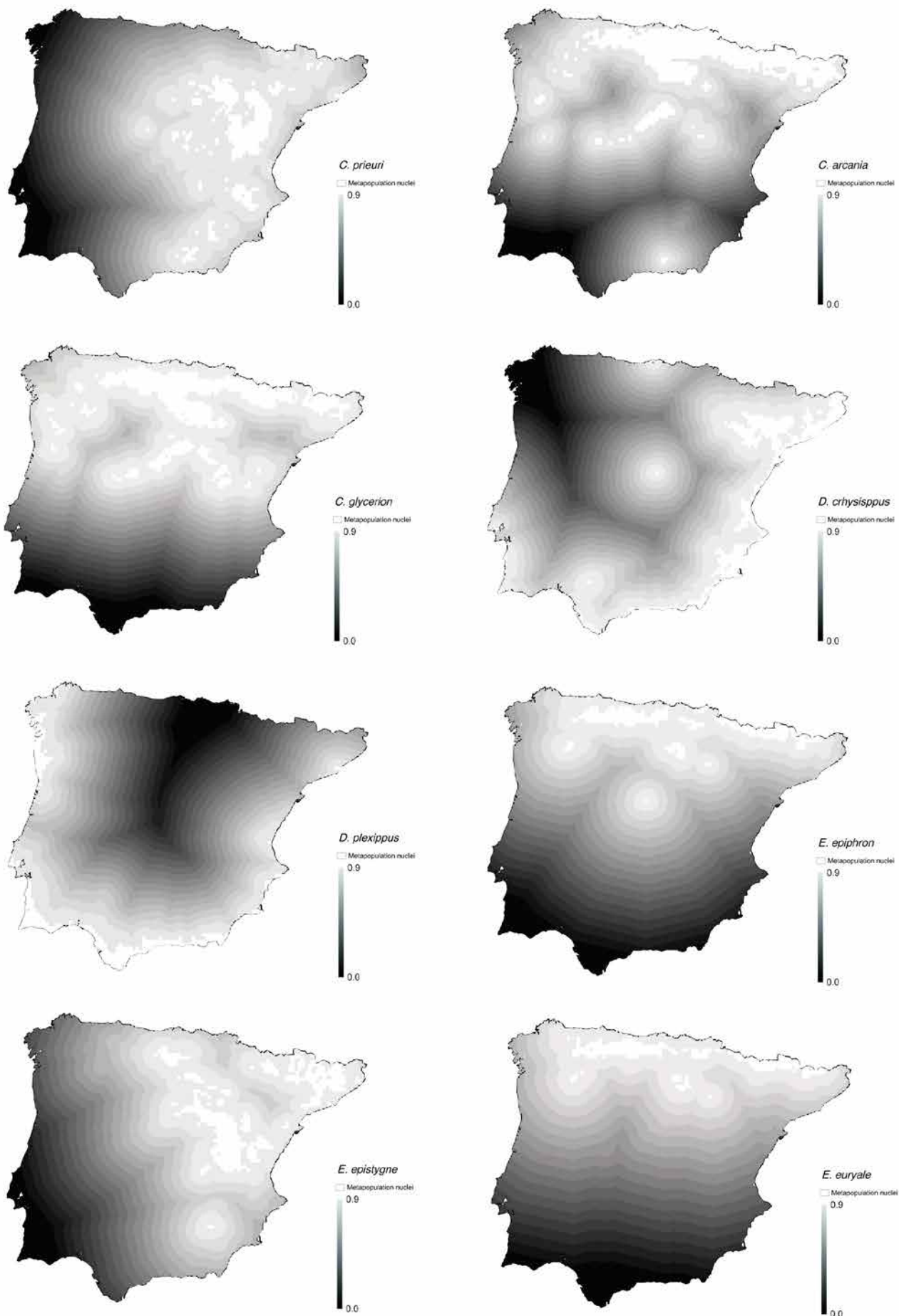


Figura M7 Fam. Nymphalidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

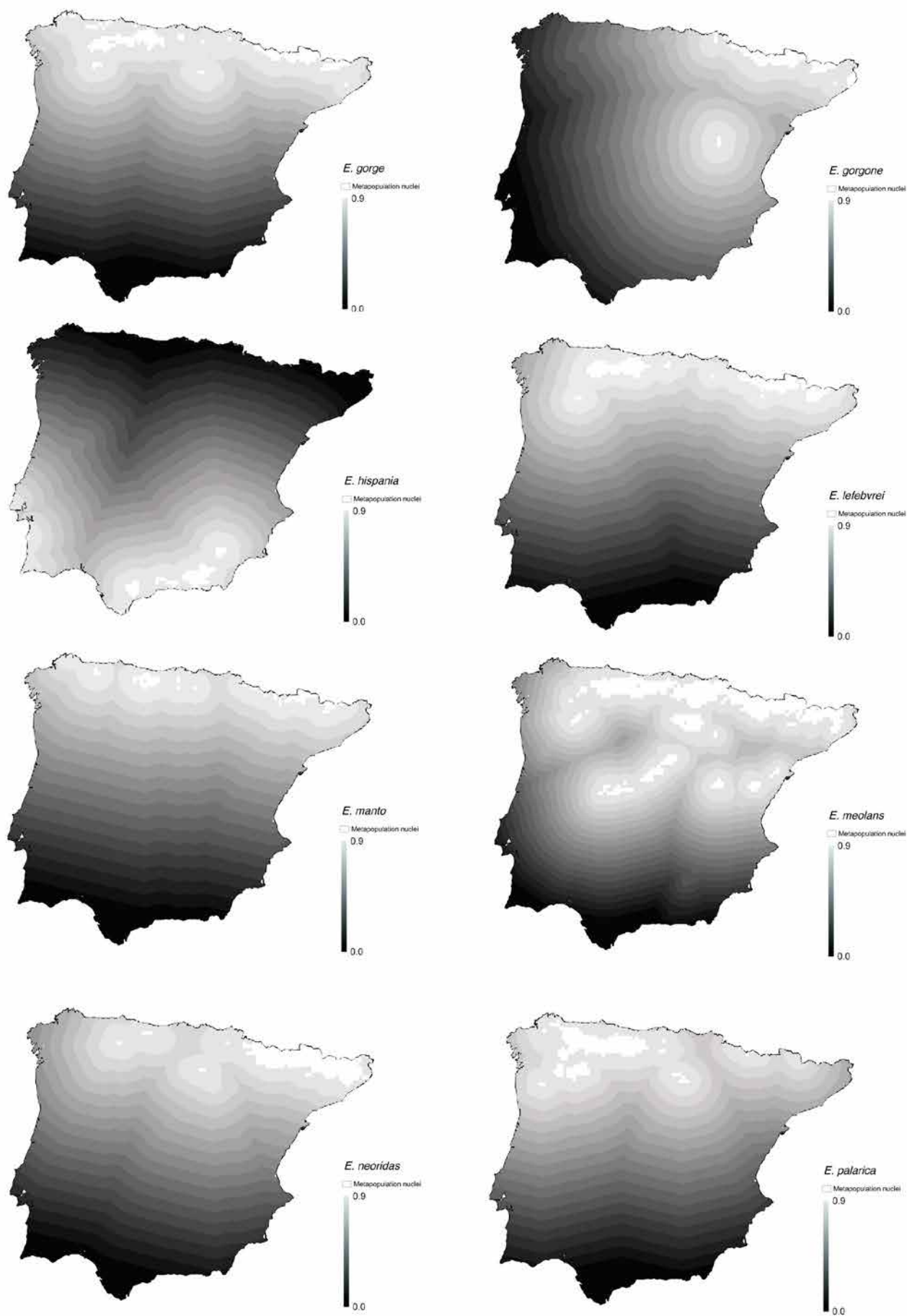


Figura M8 Fam. Nymphalidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

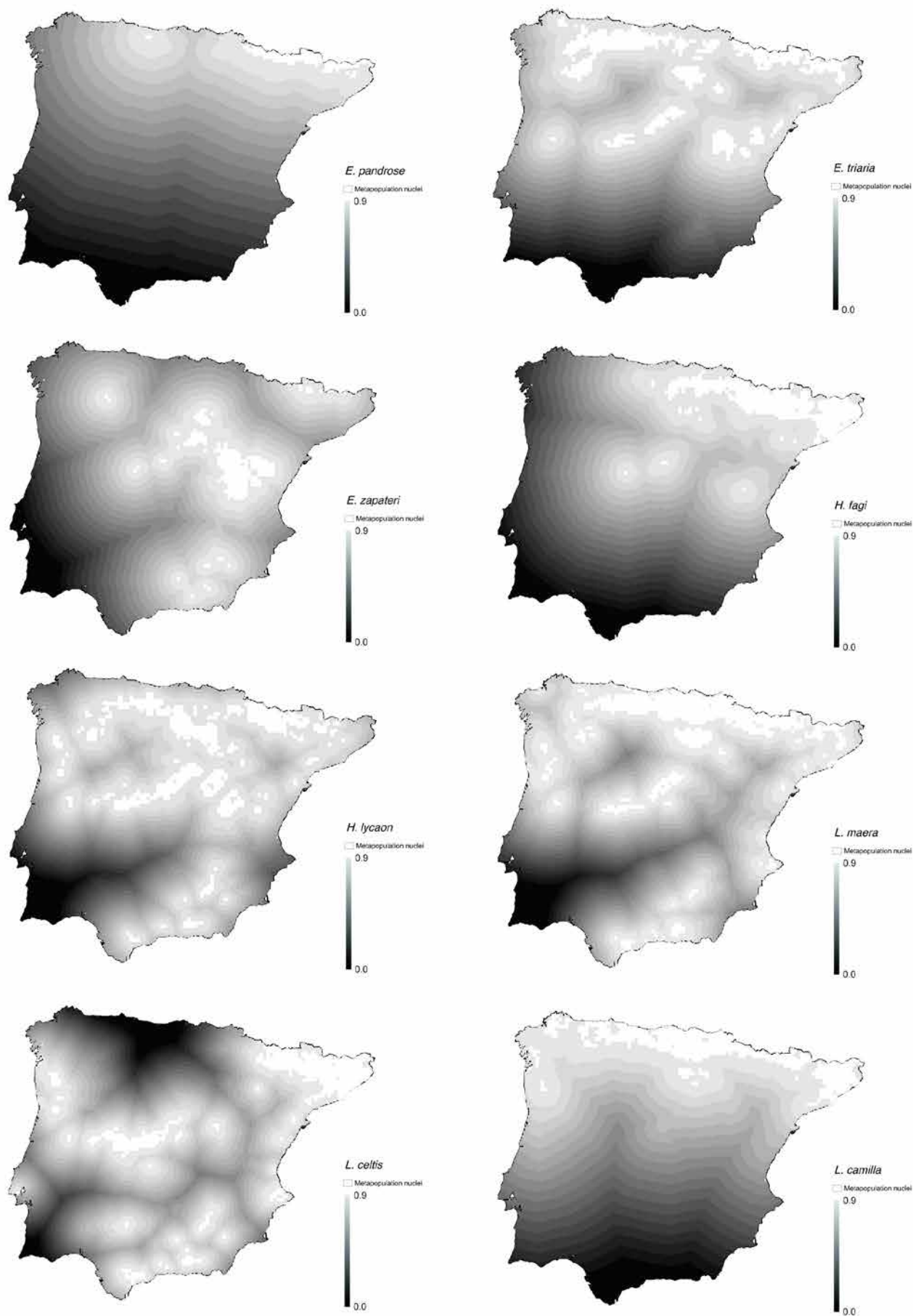


Figura M9 Fam. Nymphalidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

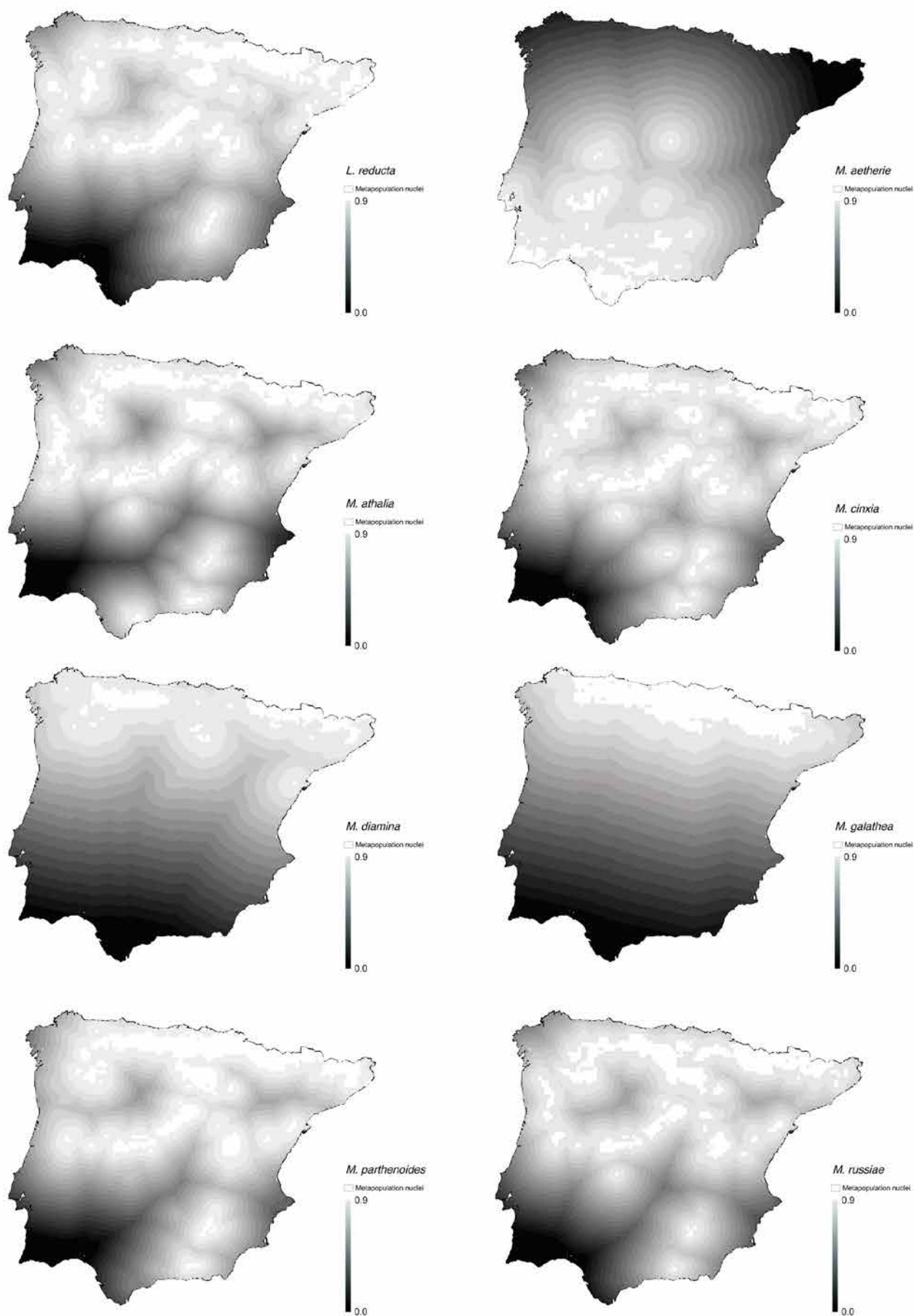


Figura M10 Fam. Nymphalidae

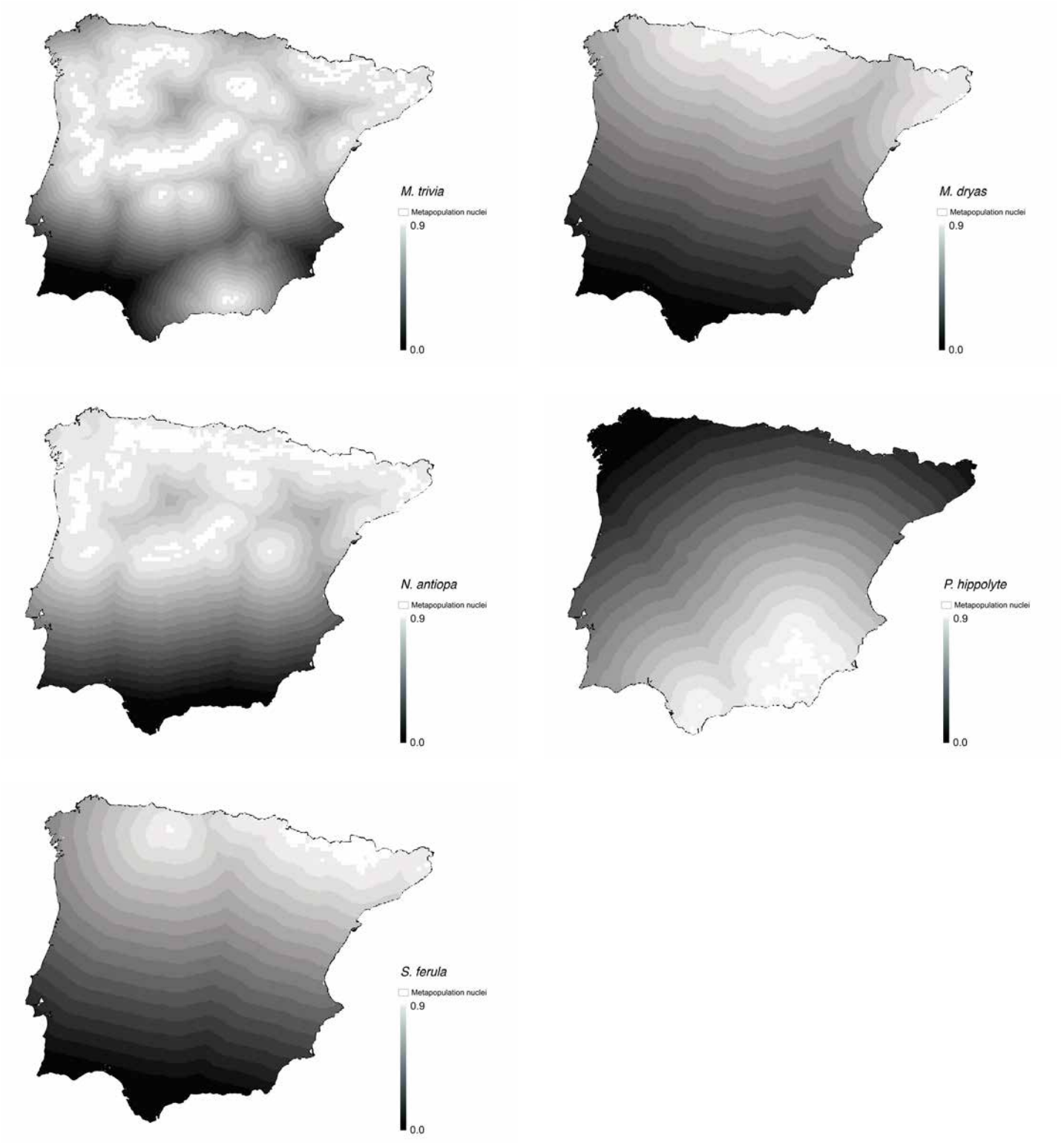


Figura M11 Fam. Nymphalidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

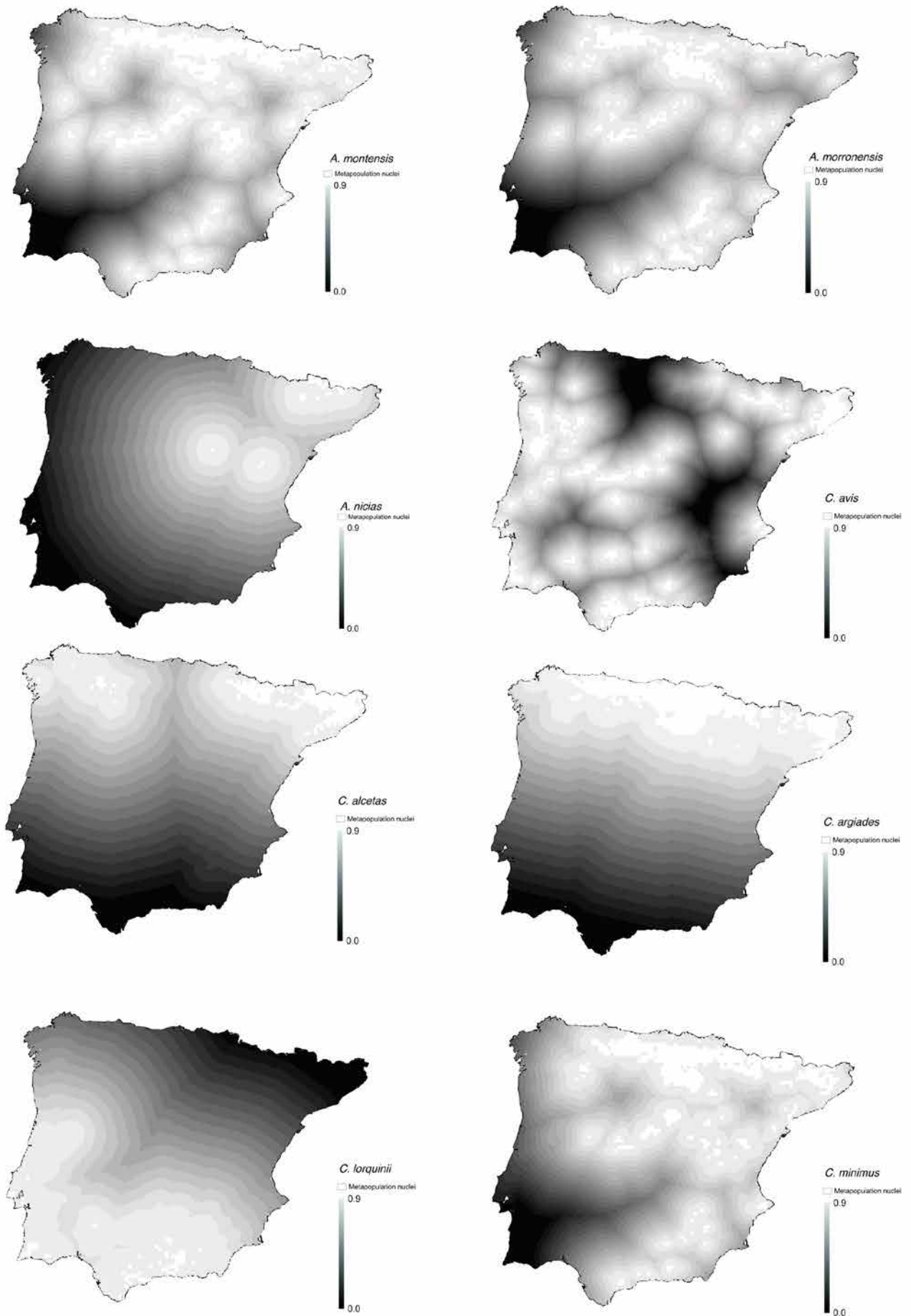


Figura M12 Fam. Lycaenidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

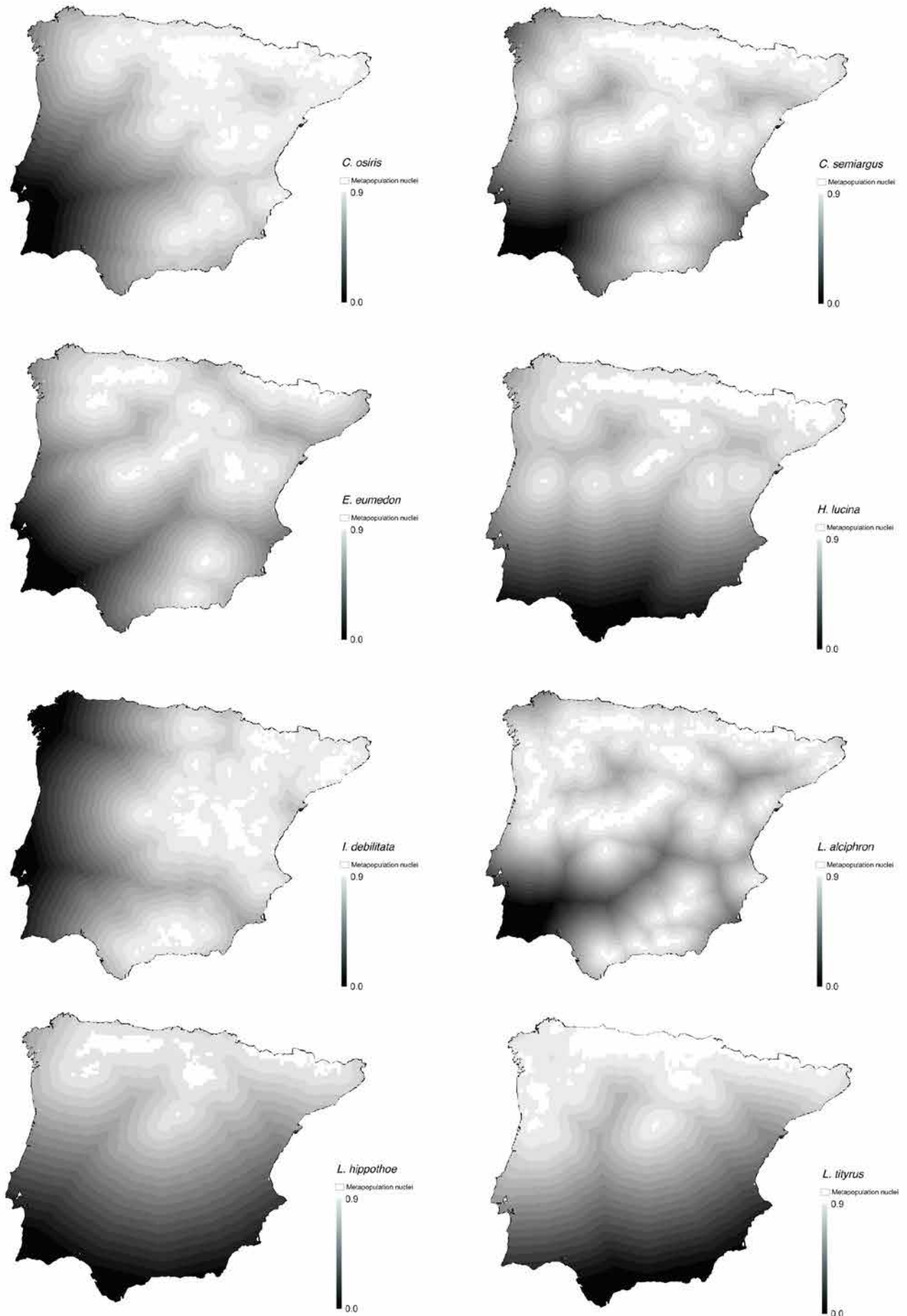


Figura M13 Fam. Lycaenidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

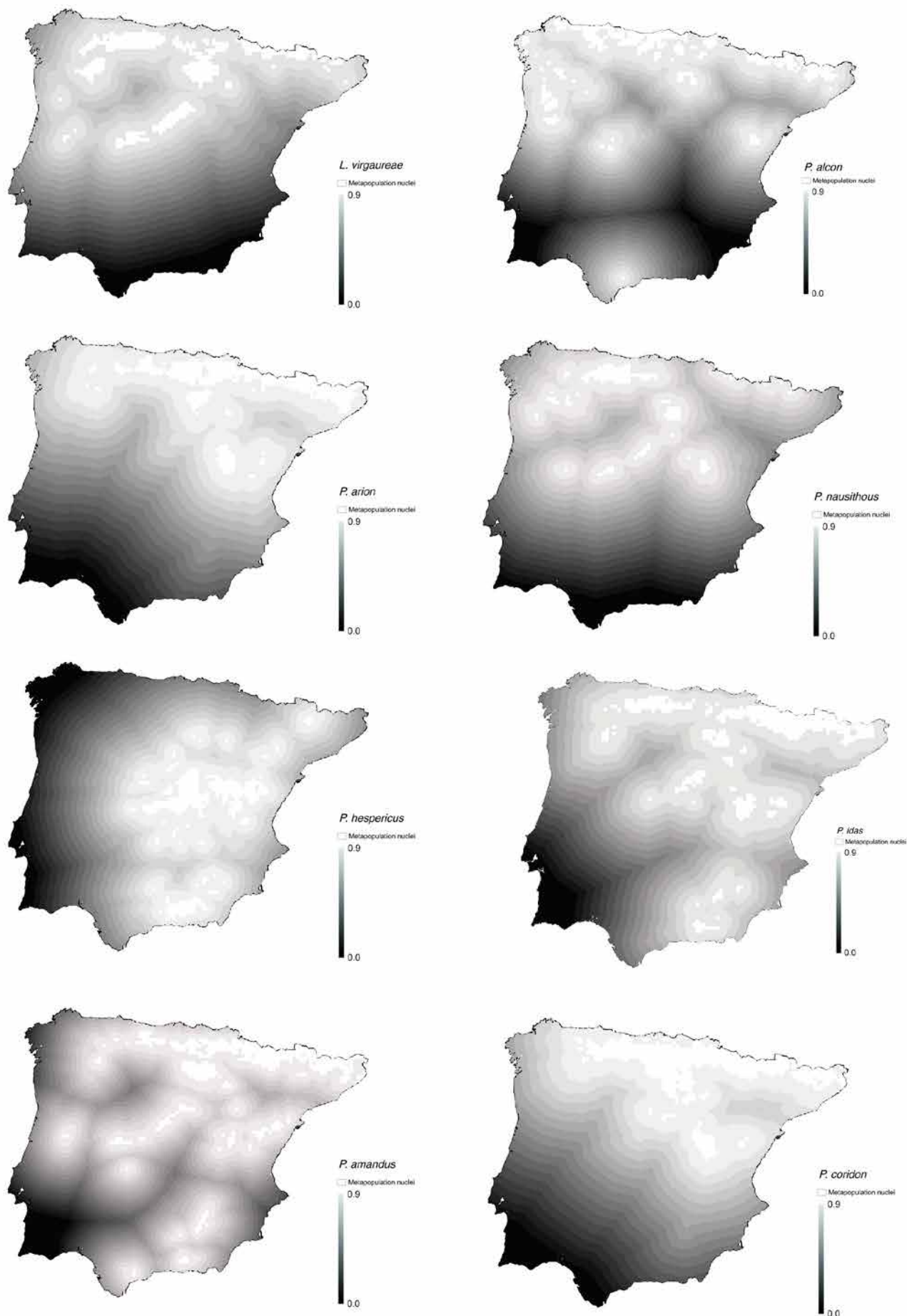


Figura M14 Fam. Lycaenidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

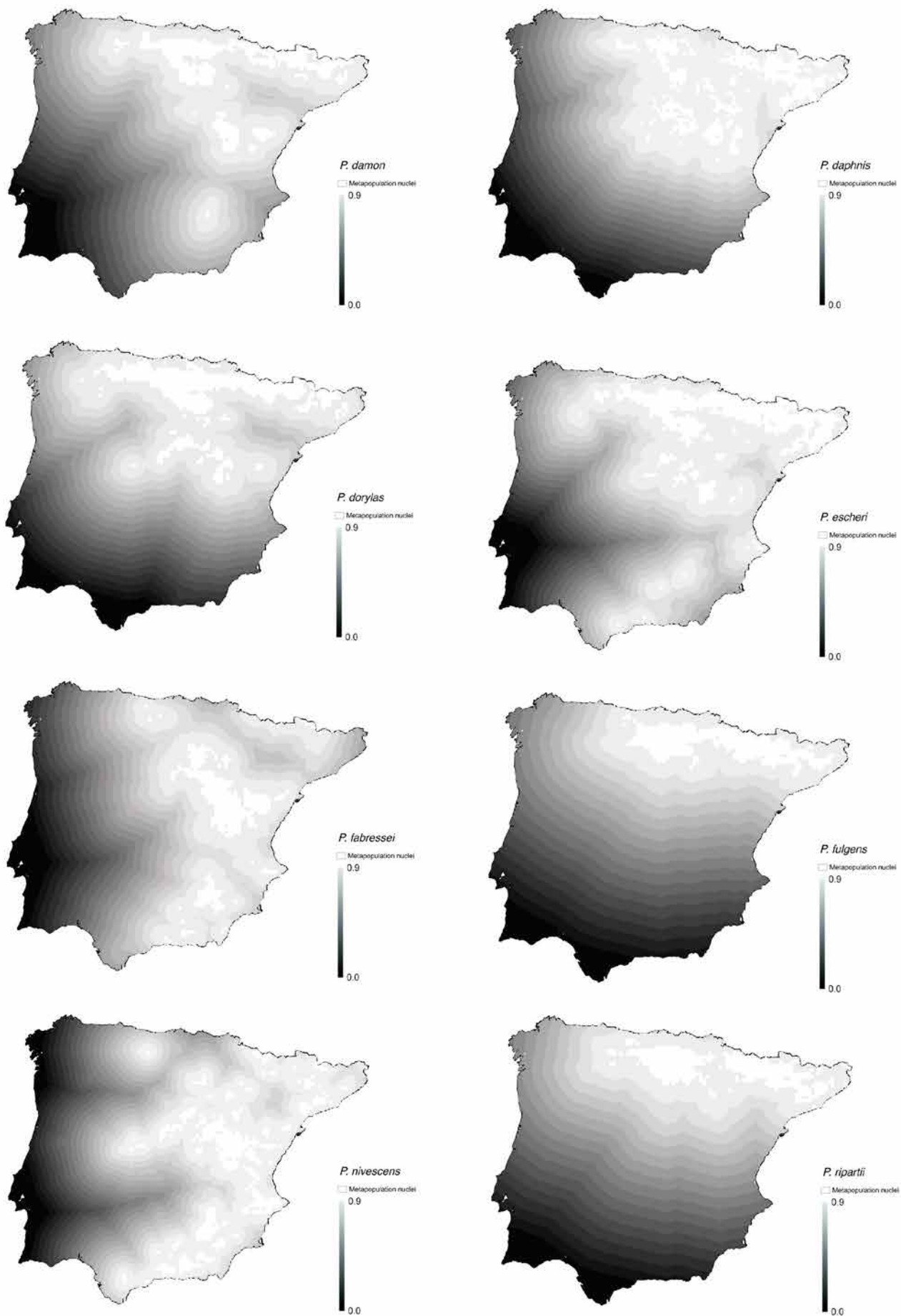


Figura M15 Fam. Lycaenidae

Apéndice VII.- Mapas de Metapoblación-Conectividad para cada especie

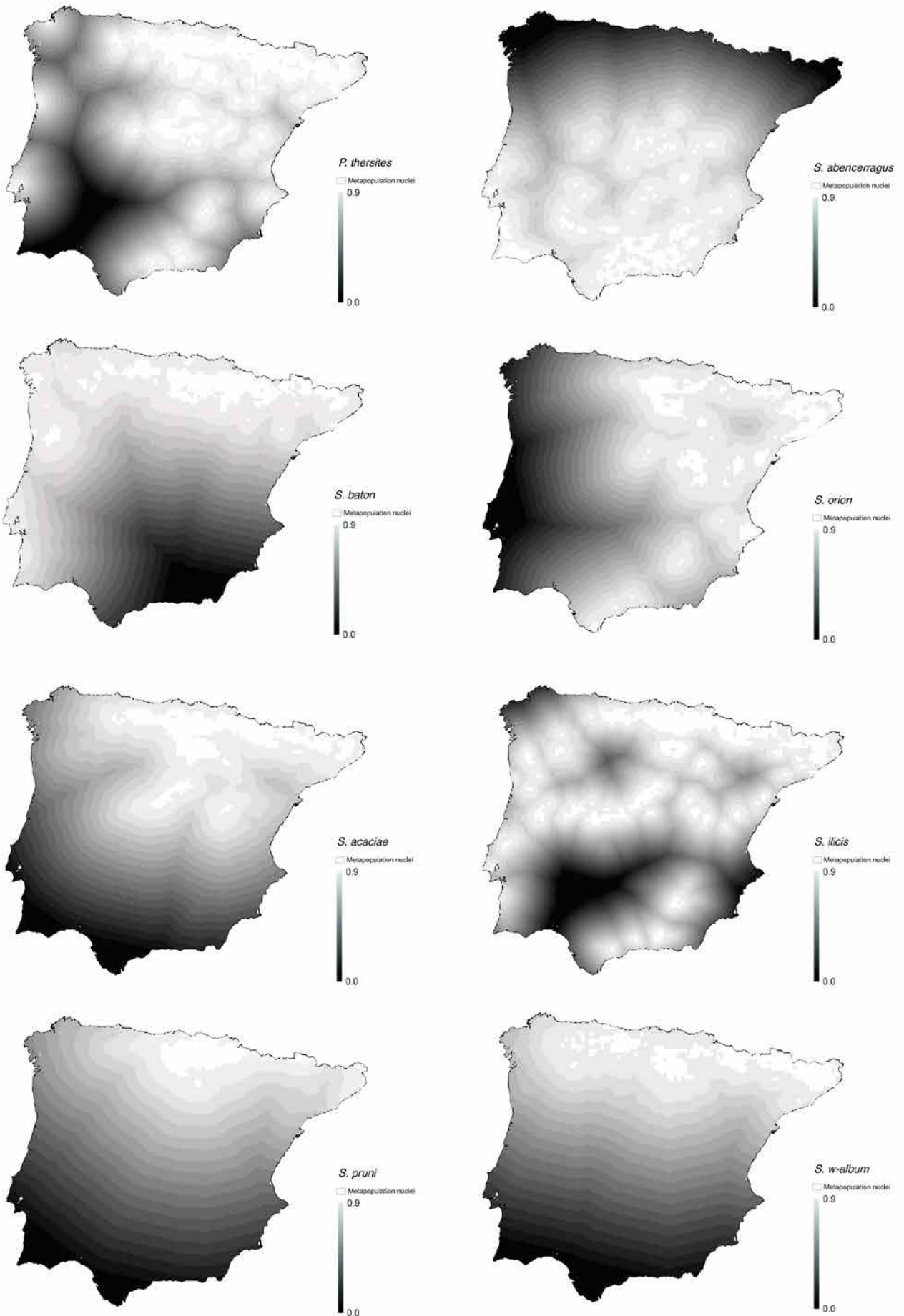


Figura M16 Fam. Lycaenidae

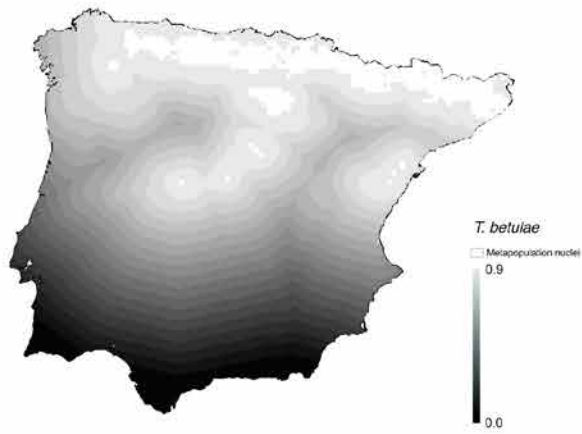


Figura M17 Fam. Lycaenidae

APÉNDICE VIII.-

ÍNDICES DE INSEGURIDAD

APÉNDICE VIII.- Índices de Inseguridad, Seguridad y Representatividad para las mariposas diurnas de la Península Ibérica.

<i>Especie</i>	<i>Suma Fav.</i>	<i>Suma I.Ix</i>	$\frac{O.I.Ix}{\sum I.Ix / \sum fav.}$	$\frac{O.S.Ix}{(1-O.I.Ix)}$	<i>Represent.</i>	O.S.Ix > O.S.Ix aleatorio
<i>A.adippe</i>	1716,801	1105,904	0,644	0,356	1,374	0
<i>A.aglaja</i>	1481,457	939,256	0,634	0,366	1,414	0
<i>A.arethusa</i>	1607,253	1094,076	0,681	0,319	1,233	0
<i>A.cardamines</i>	2197,884	1500,319	0,683	0,317	1,226	0
<i>A.cramera</i>	2800,332	1993,607	0,712	0,288	1,113	0
<i>A.crataegi</i>	2171,694	1466,172	0,675	0,325	1,255	0
<i>A.euphenoides</i>	2302,745	1587,520	0,689	0,311	1,200	0
<i>A.glandon</i>	110,561	50,549	0,457	0,543	2,097	0
<i>A.hyperanthus</i>	893,628	586,507	0,656	0,344	1,327	0
<i>A.illia</i>	933,486	661,977	0,709	0,291	1,123	0
<i>A.io</i>	1945,168	1361,300	0,700	0,300	1,159	0
<i>A.iris</i>	900,859	613,382	0,681	0,319	1,233	0
<i>A.levana</i>	303,971	201,359	0,662	0,338	1,304	0
<i>A.montensis</i>	1743,653	1133,752	0,650	0,350	1,351	0
<i>A.morronensis</i>	1193,110	725,916	0,608	0,392	1,512	0
<i>A.nicias</i>	39,794	23,301	0,586	0,414	1,601	0
<i>A.niobe</i>	1752,536	1137,390	0,649	0,351	1,356	0
<i>A.pandora</i>	2599,882	1809,243	0,696	0,304	1,175	0
<i>A.paphia</i>	1604,439	1062,266	0,662	0,338	1,305	0
<i>A.pyrenaicus</i>	114,201	46,688	0,409	0,591	2,283	0
<i>A.urticae</i>	1894,576	1290,818	0,681	0,319	1,231	0
<i>A.zullichi</i>	578,612	272,155	0,470	0,530	2,046	0
<i>B.borbonica</i>	90,876	62,979	0,693	0,307	1,186	2
<i>B.daphne</i>	1252,723	761,540	0,608	0,392	1,514	0
<i>B.dia</i>	1166,453	803,552	0,689	0,311	1,202	0
<i>B.eunomia</i>	68,003	27,365	0,402	0,598	2,308	0
<i>B.euphrosyne</i>	887,627	567,524	0,639	0,361	1,393	0
<i>B.hecate</i>	1445,454	935,735	0,647	0,353	1,362	0
<i>B.ino</i>	1035,448	664,355	0,642	0,358	1,384	0
<i>B.napaea</i>	223,111	131,175	0,588	0,412	1,592	0
<i>B.pales</i>	367,773	198,718	0,540	0,460	1,775	0
<i>B.selene</i>	1226,066	846,626	0,691	0,309	1,195	0
<i>C.alceae</i>	2702,264	1947,046	0,721	0,279	1,079	0
<i>C.alcetas</i>	493,762	345,996	0,701	0,299	1,156	0
<i>C.alfacariensis</i>	1929,930	1340,162	0,694	0,306	1,180	0
<i>C.arcania</i>	1390,073	907,462	0,653	0,347	1,341	0
<i>C.argiades</i>	1050,039	743,825	0,708	0,292	1,126	0
<i>C.argiolus</i>	2531,010	1748,501	0,691	0,309	1,194	0
<i>C.avis</i>	1558,568	1093,354	0,702	0,298	1,153	0
<i>C.baeticus</i>	2385,564	1676,960	0,703	0,297	1,147	0
<i>C.briseis</i>	1679,555	1166,399	0,694	0,306	1,180	0
<i>C.crocea</i>	2906,423	2084,830	0,717	0,283	1,092	0
<i>C.dorus</i>	2242,963	1566,182	0,698	0,302	1,165	0
<i>C.evagore</i>	1031,874	799,779	0,775	0,225	0,869	20
<i>C.flocciferus</i>	1512,027	953,764	0,631	0,369	1,426	0
<i>C.glycerion</i>	1389,616	919,764	0,662	0,338	1,306	0

<i>C.jasius</i>	1871,940	1312,967	0,701	0,299	1,153	0
<i>C.lavatherae</i>	1946,854	1362,472	0,700	0,300	1,159	0
<i>C.lorquini</i>	924,508	660,831	0,715	0,285	1,102	0
<i>C.marshalli</i>	2121,230	1589,892	0,750	0,250	0,968	20
<i>C.minimus</i>	1738,264	1149,061	0,661	0,339	1,309	0
<i>C.osiris</i>	1425,121	942,710	0,661	0,339	1,307	0
<i>C.palaemon</i>	303,352	174,252	0,574	0,426	1,644	0
<i>C.pamphilus</i>	2671,762	1884,854	0,705	0,295	1,138	0
<i>C.phicomone</i>	338,309	178,671	0,528	0,472	1,823	0
<i>C.prieuri</i>	1107,489	821,520	0,742	0,258	0,997	12
<i>C.rubi</i>	2656,047	1866,761	0,703	0,297	1,148	0
<i>C.semiargus</i>	1576,448	1039,916	0,660	0,340	1,315	0
<i>C.tripolinus</i>	1189,769	880,973	0,740	0,260	1,002	13
<i>C.chrysippus</i>	1193,195	913,027	0,765	0,235	0,907	20
<i>D.plexippus</i>	818,928	603,021	0,736	0,264	1,018	7
<i>D.avernensis</i>	304,619	152,272	0,500	0,500	1,932	0
<i>E.aurinia</i>	2300,803	1575,852	0,685	0,315	1,217	0
<i>E.ausonia</i>	482,320	302,391	0,627	0,373	1,441	0
<i>E.bazae</i>	123,478	97,972	0,793	0,207	0,798	20
<i>E.belemia</i>	1911,270	1426,869	0,747	0,253	0,979	20
<i>E.crameri</i>	2780,224	1990,618	0,716	0,284	1,097	0
<i>E.desfontainii</i>	2118,004	1500,134	0,708	0,292	1,127	0
<i>E.epiphron</i>	510,768	292,581	0,573	0,427	1,650	0
<i>E.epistygne</i>	890,241	575,081	0,646	0,354	1,367	0
<i>E.eumedon</i>	1038,628	619,958	0,597	0,403	1,557	0
<i>E.euryale</i>	472,470	254,879	0,539	0,461	1,779	0
<i>E.gorge</i>	459,199	269,841	0,588	0,412	1,593	0
<i>E.gorgone</i>	250,908	127,353	0,508	0,492	1,902	0
<i>E.hispania</i>	185,325	105,562	0,570	0,430	1,662	0
<i>E.lefebvrei</i>	287,078	133,509	0,465	0,535	2,066	0
<i>E.manto</i>	101,618	41,769	0,411	0,589	2,275	0
<i>E.meolans</i>	942,068	547,838	0,582	0,418	1,616	0
<i>E.neoridas</i>	475,183	283,068	0,596	0,404	1,562	0
<i>E.oeme</i>	90,684	45,972	0,507	0,493	1,904	0
<i>E.palarica</i>	336,958	193,776	0,575	0,425	1,641	0
<i>E.pandrosae</i>	216,338	110,289	0,510	0,490	1,893	0
<i>E.pronoe</i>	195,108	98,069	0,503	0,497	1,921	0
<i>E.rondoui</i>	170,769	88,740	0,520	0,480	1,855	0
<i>E.tages</i>	1888,908	1318,029	0,698	0,302	1,167	0
<i>E.tagis</i>	2130,394	1584,374	0,744	0,256	0,990	19
<i>E.triaria</i>	1191,807	709,834	0,596	0,404	1,562	0
<i>E.zapaeri</i>	434,427	246,524	0,567	0,433	1,671	0
<i>F.querqus</i>	2219,316	1525,400	0,687	0,313	1,208	0
<i>G.alexis</i>	2080,783	1462,419	0,703	0,297	1,148	0
<i>G.cleopatra</i>	2680,065	1906,107	0,711	0,289	1,115	0
<i>G.melanops</i>	2683,994	1938,993	0,722	0,278	1,072	0
<i>G.nostrodamus</i>	1860,735	1427,771	0,767	0,233	0,899	20
<i>G.rhamni</i>	2217,176	1542,702	0,696	0,304	1,175	0
<i>H.alcyone</i>	2065,833	1392,510	0,674	0,326	1,259	0
<i>H.comma</i>	1624,441	1085,963	0,669	0,331	1,280	0
<i>H.fagi</i>	812,573	534,384	0,658	0,342	1,322	0
<i>H.fidia</i>	2458,755	1735,314	0,706	0,294	1,136	0

<i>H.lucina</i>	1197,277	762,837	0,637	0,363	1,402	0
<i>H.lupina</i>	2085,589	1471,856	0,706	0,294	1,137	0
<i>H.lycaon</i>	1727,861	1140,083	0,660	0,340	1,314	0
<i>H.morpheus</i>	358,280	266,259	0,743	0,257	0,992	16
<i>H.semele</i>	2297,888	1586,621	0,690	0,310	1,196	0
<i>H.statilinus</i>	2601,500	1849,911	0,711	0,289	1,116	0
<i>H.debilitata</i>	1341,385	922,978	0,688	0,312	1,205	0
<i>I.lathonia</i>	2527,632	1745,973	0,691	0,309	1,194	0
<i>I.podalirius</i>	2790,991	1998,685	0,716	0,284	1,096	0
<i>K.circe</i>	2212,987	1536,410	0,694	0,306	1,181	0
<i>L.achine</i>	41,055	19,473	0,474	0,526	2,030	0
<i>L.alciphron</i>	1803,580	1177,472	0,653	0,347	1,341	0
<i>L.bleusi</i>	741,060	466,517	0,630	0,370	1,431	0
<i>L.boeticus</i>	2733,942	1930,628	0,706	0,294	1,135	0
<i>L.camilla</i>	1009,988	703,567	0,697	0,303	1,172	0
<i>L.celtis</i>	1688,929	1120,798	0,664	0,336	1,299	0
<i>L.helle</i>	603,210	370,442	0,614	0,386	1,490	0
<i>L.hippothoe</i>	574,628	328,452	0,572	0,428	1,655	0
<i>L.maera</i>	1981,128	1334,794	0,674	0,326	1,260	0
<i>L.megera</i>	2815,181	1993,881	0,708	0,292	1,127	0
<i>L.petropolitana</i>	46,943	17,248	0,367	0,633	2,443	0
<i>L.phlaeas</i>	2789,471	1968,436	0,706	0,294	1,137	0
<i>L.pirithous</i>	2509,389	1810,338	0,721	0,279	1,076	0
<i>L.reali</i>	809,942	499,185	0,616	0,384	1,482	0
<i>L.reducta</i>	1724,773	1144,614	0,664	0,336	1,299	0
<i>L.roboris</i>	2094,532	1406,523	0,672	0,328	1,269	0
<i>L.sinapis</i>	2322,987	1588,916	0,684	0,316	1,221	0
<i>L.tityrus</i>	1179,476	831,530	0,705	0,295	1,139	0
<i>L.virgaureae</i>	896,022	524,609	0,585	0,415	1,601	0
<i>M.aetherie</i>	771,478	574,111	0,744	0,256	0,988	15
<i>M.athalia</i>	1667,036	1067,462	0,640	0,360	1,389	0
<i>M.cinxia</i>	1758,915	1140,449	0,648	0,352	1,358	0
<i>M.deione</i>	2002,599	1313,085	0,656	0,344	1,330	0
<i>M.diamina</i>	760,443	460,512	0,606	0,394	1,523	0
<i>M.didyma</i>	2175,184	1497,160	0,688	0,312	1,204	0
<i>M.dryas</i>	297,199	212,416	0,715	0,285	1,102	3
<i>M.galathea</i>	844,213	585,474	0,694	0,306	1,184	0
<i>M.ines</i>	2350,400	1707,828	0,727	0,273	1,056	0
<i>M.jurtina</i>	2806,914	2007,248	0,715	0,285	1,100	0
<i>M.lachesis</i>	2369,240	1654,394	0,698	0,302	1,165	0
<i>M.occitana</i>	2196,754	1632,605	0,743	0,257	0,992	18
<i>M.parthenoides</i>	1456,419	902,883	0,620	0,380	1,468	0
<i>M.phoebe</i>	2493,769	1752,031	0,703	0,297	1,149	0
<i>M.proto</i>	2347,499	1669,283	0,711	0,289	1,116	0
<i>M.russiae</i>	1343,239	832,570	0,620	0,380	1,468	0
<i>M.trivia</i>	1509,378	974,217	0,645	0,355	1,369	0
<i>N.antiopa</i>	1390,859	951,187	0,684	0,316	1,221	0
<i>N.polychloros</i>	2447,295	1696,695	0,693	0,307	1,185	0
<i>O.venata</i>	1678,936	1130,760	0,673	0,327	1,261	0
<i>P.aegeria</i>	2771,480	2000,712	0,722	0,278	1,074	0
<i>P.alcon</i>	1046,740	720,526	0,688	0,312	1,204	0
<i>P.alveus</i>	1270,047	780,430	0,614	0,386	1,489	0

<i>P.amandus</i>	1293,588	792,234	0,612	0,388	1,497	0
<i>P.andromeda</i>	29,872	12,883	0,431	0,569	2,197	0
<i>P.apollo</i>	1034,691	589,909	0,570	0,430	1,660	0
<i>P.argus</i>	2113,462	1446,519	0,684	0,316	1,219	0
<i>P.arion</i>	1032,915	645,254	0,625	0,375	1,450	0
<i>P.armoricanus</i>	1827,329	1241,123	0,679	0,321	1,239	0
<i>P.bathseba</i>	2507,629	1777,899	0,709	0,291	1,124	0
<i>P.bellargus</i>	2498,257	1761,779	0,705	0,295	1,139	0
<i>P.bellieri</i>	478,403	309,670	0,647	0,353	1,362	0
<i>P.brassicae</i>	2774,950	2024,339	0,730	0,270	1,045	0
<i>P.cacaliae</i>	112,688	55,744	0,495	0,505	1,952	0
<i>P.calbum</i>	2269,211	1594,767	0,703	0,297	1,148	0
<i>P.callidice</i>	115,935	53,666	0,463	0,537	2,075	0
<i>P.carthami</i>	1329,744	863,413	0,649	0,351	1,355	0
<i>P.cecilia</i>	2713,414	1979,379	0,729	0,271	1,045	0
<i>P.cinara</i>	427,576	243,223	0,569	0,431	1,665	0
<i>P.cirsii</i>	1198,339	771,886	0,644	0,356	1,375	0
<i>P.coridon</i>	1177,632	772,760	0,656	0,344	1,328	0
<i>P.damon</i>	816,642	495,858	0,607	0,393	1,517	0
<i>P.daphnis</i>	1263,491	853,816	0,676	0,324	1,252	0
<i>P.daplidice</i>	2844,237	2048,607	0,720	0,280	1,080	0
<i>P.dorylas</i>	1192,350	771,566	0,647	0,353	1,363	0
<i>P.ergane</i>	888,088	561,255	0,632	0,368	1,421	0
<i>P.eros</i>	146,126	71,500	0,489	0,511	1,973	0
<i>P.escheri</i>	1652,038	1116,856	0,676	0,324	1,251	0
<i>P.fabressei</i>	1117,258	730,461	0,654	0,346	1,337	0
<i>P.fulgens</i>	707,671	502,546	0,710	0,290	1,120	0
<i>P.golgus</i>	65,859	26,851	0,408	0,592	2,288	0
<i>P.hespericus</i>	804,926	580,302	0,721	0,279	1,078	1
<i>P.hippolyte</i>	239,730	123,796	0,516	0,484	1,868	0
<i>P.hispanus</i>	1953,261	1364,842	0,699	0,301	1,164	0
<i>P.icarus</i>	2823,394	2008,073	0,711	0,289	1,115	0
<i>P.idas</i>	1169,921	720,279	0,616	0,384	1,484	0
<i>P.machaon</i>	2803,401	2036,302	0,726	0,274	1,057	0
<i>P.malvoides</i>	1833,984	1244,113	0,678	0,322	1,242	0
<i>P.manni</i>	1534,277	1017,158	0,663	0,337	1,302	0
<i>P.mnemosyne</i>	69,648	26,984	0,387	0,613	2,366	0
<i>P.napi</i>	2207,481	1562,433	0,708	0,292	1,129	0
<i>P.nausthous</i>	354,590	179,641	0,507	0,493	1,906	0
<i>P.nivescens</i>	1207,186	748,218	0,620	0,380	1,469	0
<i>P.onopordi</i>	2070,381	1437,065	0,694	0,306	1,182	0
<i>P.rapae</i>	2927,489	2117,323	0,723	0,277	1,069	0
<i>P.ripartii</i>	772,651	537,126	0,695	0,305	1,177	0
<i>P.serratulae</i>	1283,423	805,175	0,627	0,373	1,439	0
<i>P.sidae</i>	1807,999	1202,101	0,665	0,335	1,294	0
<i>P.thersites</i>	1702,429	1171,386	0,688	0,312	1,205	0
<i>P.tithonus</i>	2430,799	1725,954	0,710	0,290	1,120	0
<i>S.abencerragus</i>	1420,327	1012,191	0,713	0,287	1,110	0
<i>S.acaciae</i>	1165,882	759,756	0,652	0,348	1,345	0
<i>S.actaea</i>	1821,136	1211,242	0,665	0,335	1,294	0
<i>S.baton</i>	1518,002	1109,227	0,731	0,269	1,040	2
<i>S.esculi</i>	2584,829	1792,761	0,694	0,306	1,184	0

<i>S.ferula</i>	213,303	122,988	0,577	0,423	1,635	0
<i>S.ilicis</i>	1760,203	1163,893	0,661	0,339	1,309	0
<i>S.orion</i>	1271,568	840,906	0,661	0,339	1,308	0
<i>S.panoptes</i>	2238,453	1588,690	0,710	0,290	1,121	0
<i>S.pruni</i>	600,862	420,037	0,699	0,301	1,162	0
<i>S.sertorius</i>	2507,244	1720,200	0,686	0,314	1,212	0
<i>S.spini</i>	2430,576	1681,789	0,692	0,308	1,190	0
<i>S.walburn</i>	876,633	604,695	0,690	0,310	1,198	0
<i>T.acteon</i>	2585,902	1833,940	0,709	0,291	1,123	0
<i>T.ballus</i>	2321,375	1712,672	0,738	0,262	1,013	8
<i>T.betulae</i>	1107,112	719,979	0,650	0,350	1,351	0
<i>T.lineola</i>	2171,233	1512,604	0,697	0,303	1,172	0
<i>T.sylvestris</i>	2404,381	1657,670	0,689	0,311	1,200	0
<i>T.theophrastus</i>	185,442	134,868	0,727	0,273	1,053	5
<i>V.atalanta</i>	2715,288	1936,821	0,713	0,287	1,107	0
<i>V.cardui</i>	2792,522	1996,175	0,715	0,285	1,101	0
<i>V.virginiensis</i>	1754,330	1298,791	0,740	0,260	1,003	13
<i>Z.eupheme</i>	1801,321	1372,265	0,762	0,238	0,920	20
<i>Z.knysna</i>	1849,218	1374,738	0,743	0,257	0,991	20
<i>Z.rumina</i>	2699,644	1924,960	0,713	0,287	1,108	0
PROMEDIO					1,335	

12 valores > 2; 13 valores < 1

APÉNDICE IX.-

ARTÍCULOS PUBLICADOS



Identification of potential source and sink areas for butterflies on the Iberian Peninsula

ANTONIO PULIDO-PASTOR,¹ ANA LUZ MÁRQUEZ,¹  ENRIQUE GARCÍA-BARROS² and RAIMUNDO REAL¹

¹Grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación, Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Málaga, Spain and

²Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, Spain

Abstract. 1. The dynamic analysis of geographical distribution is relevant to identify the processes that underlie any changes of geographical ranges. This is an essential element of both biogeography and conservation biology. Fuzzy logic, in particular the fuzzy concept of favourability for species occurrence, helps to perform a dynamic interpretation of the internal complexity of species ranges.

2. We modelled the distributions of the 222 Iberian butterflies using favourability functions and 92 environmental variables (spatial, climatic, topographic, geological and indicators of human activity). We obtained a significant environmental favourability model for each butterfly.

3. We identified the potential sources and sinks in the distribution area of each butterfly species using their respective favourability and presence–absence maps, considering as sources only those areas with high favourability where the butterfly is present, and sinks only those areas with low favourability where the butterfly is present too.

4. The source areas for the Iberian butterflies are concentrated in the north of the peninsula, mainly in the mountain ranges (Cantabrian Range, Pyrenees and Central Range). Sink areas are more dispersed all around the peninsula. We found a concentration of sink locations in eastern Iberia (Alicante and Murcia provinces) and in the southwestern area (Doñana National Park).

5. This may be helpful when implementing conservation measures, by providing a biogeographical dynamic interpretation of the roles of different parts of the distribution range of the species. Preserving the processes that link sources with sinks is critical for maintaining or improving the sustainability of populations.

Key words. Conservation biogeography, favourability function, fuzzy logic, source-sink dynamic, superfamily Papilionoidea.

Introduction

Insects, even being the group with highest species richness, have largely been neglected in conservation attention. In addition, insects are good indicators of environmental changes and, consequently, should be used more in

environmental monitoring programmes (Franzén & Johannesson, 2007; Brereton *et al.*, 2011). The Lepidoptera (butterflies and moths) is one of the hyperdiverse taxa, currently comprising about 160 000 described species [with an estimated number of species of up to half million (Sohn *et al.*, 2015)]. Butterflies, in particular, are often used to illustrate the remarkable change in species distributions that has occurred during the last decades (Maes & van Dyck, 2001; Stefanescu *et al.*, 2009; Mattila *et al.*, 2011). They play an important ecological role in nature. That importance comes from some aspects of their

Correspondence: Ana Luz Márquez, Grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación, Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Campus de Teatinos s/n, ES-29071 Malaga, Spain. E-mail: almarquez@uma.es



- US Geological Survey (1996) *GTOPO30. Land processes distributed active archive center (LPDAAC)*. EROS Data Center. <<http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/gtopo30.asp>>
- Van Horne, B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47, 893–901.
- Van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., López Munguira, M., Šašić, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstrael, T., Warren, M., Wiemers, M. & Wynhof, I. (2010) *European red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Vandermeer, J., Perfecto, I. & Schellhorn, N. (2010) Propagating sinks, ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. *Landscape Ecology*, 25, 509–518.
- Zadeh, L.A. (1965) Fuzzy sets. *Information and Control*, 8, 338–353.

Accepted 2 March 2018

Editor: Christopher Hassall
Associate editor: Phil DeVries

Article

Metapopulation Patterns of Iberian Butterflies Revealed by Fuzzy Logic

Antonio Pulido-Pastor ^{1,†}, Ana Luz Márquez ^{1,*}, José Carlos Guerrero ², Enrique García-Barros ³ and Raimundo Real ¹

¹ Biogeography, Diversity and Conservation Research Team, Departamento de Biología Animal, Universidad de Málaga, 29071 Málaga, Spain; antonio.pulido@juntadeandalucia.es (A.P.-P.); rrgimenez@uma.es (R.R.)

² Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo 11400, Uruguay; jguerrero@fcien.edu.uy

³ Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid, Spain; garcia.barros@uam.es

* Correspondence: almarquez@uma.es

† These authors contributed equally to this paper.

Simple Summary: We tested the usefulness of new analytical tools such as fuzzy set theory to reveal the hidden internal complexity of the geographic distribution of species. Fuzzy set theory replaces the crisp notion of presence/absence of a species, typical of species distribution atlases, with the fuzzy notion of favorability for the species occurrence. Species distribution ranges are then revealed as more complex than recorded presences suggest, and metapopulation theory, which predicts fragmented favorable patches with connectivity among them, can be operationally analyzed. We identified the favorable patches for 222 butterfly species in the Iberian Peninsula using high values of favorability. We calculated the cost of reaching any part of the territory from a favorable patch using low values of favorability and distance and computed the inverse as connectivity. Some of the favorable territories can be vacant patches but also belong to the metapopulation structure, as they may be recolonized. This information is relevant for territory management and biodiversity conservation, serving to justify the protection of new areas or the modification of contours of reserves based on the role they play for the populations of interest.

Abstract: Metapopulation theory considers that the populations of many species are fragmented into patches connected by the migration of individuals through an interterritorial matrix. We applied fuzzy set theory and environmental favorability (F) functions to reveal the metapopulation structure of the 222 butterfly species in the Iberian Peninsula. We used the sets of contiguous grid cells with high favorability ($F \geq 0.8$), to identify the favorable patches for each species. We superimposed the known occurrence data to reveal the occupied and empty favorable patches, as unoccupied patches are functional in a metapopulation dynamics analysis. We analyzed the connectivity between patches of each metapopulation by focusing on the territory of intermediate and low favorability for the species ($F < 0.8$). The friction that each cell opposes to the passage of individuals was computed as $1-F$. We used the *r.cost* function of QGIS to calculate the cost of reaching each cell from a favorable patch. The inverse of the cost was computed as connectivity. Only 126 species can be considered to have a metapopulation structure. These metapopulation structures are part of the dark biodiversity of butterflies because their identification is not evident from the observation of the occurrence data but was revealed using favorability functions.

Keywords: biogeography; dark biodiversity; ecological connectivity; favorability function; papilionoidea

Citation: Pulido-Pastor, A.; Márquez, A.L.; Guerrero, J.C.; García-Barros, E. Metapopulation Patterns of Iberian Butterflies Revealed by Fuzzy Logic. *Insects* **2021**, *12*, 392. <https://doi.org/10.3390/insects12050392>

Academic Editor: Andre Barreto Bruno Wilke

Received: 12 March 2021

Accepted: 22 April 2021

Published: 28 April 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

83. Romo, H.; Silvestre, M.; Munguira, M.L. Potential distribution models and the effect of climatic change on the distribution of *Phengaris nausithous* considering its food plant and host ants. *J. Insect Conserv.* **2015**, *19*, 1101–1118, doi:10.1007/s10841-015-9825-y.
84. Cristoffer, C.; Peres, C.A. Elephants versus butterflies: The ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *J. Biogeogr.* **2003**, *30*, 1357–1380, doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00926.x.
85. Rojas, A.B.; Cotilla, I.; Palomo, J.; Real, R. Determinación de las áreas probables de distribución de los mamíferos terrestres en la provincia de Málaga. *Galemys* **2001**, *13*, 217–229 (in Spanish).
86. Pärtel, M.; Szava-Kovats, R.; Zobel, M. Dark diversity: Shedding light on absent species. *Trends Ecol. Evol.* **2011**, *26*, 124–128.
87. Mokany, K.; Paini, D.R. Dark diversity: Adding the grey. *Trends Ecol. Evol.* **2011**, *26*, 264–265, doi:10.1016/j.tree.2011.03.009.
88. Ricketts, T.H. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *Am. Nat.* **2001**, *158*, 87–99, doi:10.1086/320863.
89. Carter, R.; Prince, S. Epidemic models used to explain biogeographical distribution limits. *Nature* **1981**, *293*, 644–645.



Archivo personal del autor