

Impacto de la intensificación agraria sobre la biodiversidad de lepidópteros. Implicación para una gestión agrícola sostenible



Félix Javier González Estébanez
León 2015

Impacto de la intensificación agraria sobre la biodiversidad de lepidópteros.

Implicación para una gestión agrícola sostenible

Impact of agricultural intensification on Lepidoptera biodiversity.

Implication for sustainable agricultural management

Félix Javier González Estébanez



Área de Zoología

Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental

Universidad de León

España

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología

Directores:

Dr. José Antonio Régil Cueto, Universidad de León, España

Dr. Pedro Pérez Olea, Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid,
28049 Madrid, España

León, 2015

A mis padres, M^a Ángeles y Luisma, por vuestro
incondicional apoyo en todo lo que hago en esta vida.



Esto del medio Ambiente..... ¿Será por
que ya hemos destruido la mitad?

Índice

Introducción

El impacto de la actividad agrícola	7
La intensificación en España mediante el regadío	8
Las mariposas y los ecosistemas agrícolas	11
Objetivos y estructura de la tesis	14

Área de estudio	16
------------------------	-----------

Capítulo 1

<i>Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands / Efectos del regadío y la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de mariposas en zonas agrícolas mediterráneas</i>	21
--	----

Capítulo 2

<i>Winners and losers of agricultural intensification: Species-specific responses of butterflies to irrigation in Mediterranean farmlands / Ganadores y perdedores de la intensificación agraria: respuestas específicas de las mariposas al regadío en paisajes agrícolas mediterráneos</i>	43
--	----

Capítulo 3

<i>Comunidades de mariposas en las estepas cerealistas de España: situación, amenazas y posibles soluciones / Butterfly communities in cereal steppes of Spain: status, threats and possible solutions</i>	65
--	----

Resumen y discusión	81
----------------------------	-----------

Conclusiones	87
---------------------	-----------

Bibliografía	91
---------------------	-----------

Agradecimientos	105
------------------------	------------

Introducción general

El impacto de la actividad agrícola

La agricultura ocupa hoy en día al 40% de las superficie terrestre y es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel global (Tilman *et al.*, 2002; Benton *et al.*, 2003). Los estímulos económicos y tecnológicos sufridos en los últimos 70 años para incrementar la productividad han derivado en una intensificación agrícola sin precedentes (Krebs *et al.*, 1999; Donald *et al.*, 2001). Sin embargo, la demanda mundial de alimento sigue creciendo y se espera que llegue a duplicarse para el año 2050 (Tilman *et al.*, 2002). El 40% de la superficie total de la Europa de los 28 (174.1 millones de hectáreas) está ocupada por la actividad agraria (Eurostat, 2013) y a pesar del creciente interés por desarrollar una agricultura cada vez más responsable con el medio ambiente (Willer & Richter, 2004), seguimos viendo como se produce la desaparición o el declive de las especies animales y vegetales que habitan en nuestros agroecosistemas (ver Tscharntke *et al.*, 2005).

España es uno de los países europeos menos intensificados de Europa (Donald *et al.*, 2001) con una superficie destinada a la agricultura del 34% (16.984.656 hectáreas) (MAGRAMMA, 2015), sin embargo, en la últimas décadas la Política Agraria Comunitaria (PAC) está incentivando una mayor producción a través de la intensificación agrícola (Petit & Firbank, 2006).

La intensificación de la agricultura persigue incrementar los rendimientos por unidad de superficie, lo que se consigue mediante la mecanización, la introducción del regadío, la aplicación de fertilizantes y biocidas, el monocultivo o la reducción de los barbechos y de la rotación de tierras (Benton *et al.* 2003; José-María *et al.*, 2010). Todas estas actuaciones repercuten en el medioambiente y pueden causar eutrofización, salinización del suelo, drenaje y contaminación de acuíferos y pérdida de los linderos y cunetas (Dover & Sparks, 2000; McCartney, 2009; Stoate *et al.*, 2009). Además, provoca la pérdida de hábitats naturales complejos en favor de ecosistemas más simples (Tscharntke *et al.*, 2005) que disminuyen la calidad y la cantidad de hábitat disponible para las especies (Dover & Sparks 2000). Muchos estudios apuntan que la disminución del número de polinizadores y de su diversidad está directamente relacionada con la degradación y fragmentación de su hábitat (Rathcke & Jules, 1993; Cunningham, 2000) y con la aplicación de biocidas usados en la agricultura moderna

(Kevan & Phillips, 2001). También otros servicios que los artrópodos prestan al ecosistema, tales como el control de plagas, aumentar la producción vegetal y servir como recursos tróficos para eslabones superiores de la cadena alimentaria (Dayli *et al.*, 1997; Wilson *et al.*, 1999) podrían verse disminuidos por procesos de intensificación en el uso del suelo. Esta comúnmente aceptado que las prácticas agrícolas son las responsables de la pérdida de biodiversidad a escala local, regional y global (Norris, 2008) y de que especies que en el pasado eran comunes en los paisajes agrícolas, hoy se hayan vuelto raras, o simplemente han desaparecido (Krebs *et al.*, 1999).

Está bien documentado el impacto negativo que la intensificación de la agricultura tiene sobre la diversidad de plantas (Hyvönen & Salonen, 2002; Marini *et al.*, 2009), aves (Suárez *et al.*, 1997; Kreebs *et al.*, 1999; Donald *et al.*, 2001) y diferentes grupos de artrópodos (Holzschuh *et al.*, 2007; Marini *et al.*, 2009; Batáry *et al.*, 2012). La necesidad de revertir este impacto negativo de la agricultura moderna sobre la biodiversidad ha sido reconocida por las reformas llevadas a cabo por la PAC (Bibnal, 1998). Como consecuencia, en Europa se han desarrollado paquetes de medidas agroambientales y se ha impulsado la agricultura ecológica, que alcanzaba a principios del siglo XXI 4.8 millones de hectáreas, es decir, el 3.9% de la superficie cultivada en nuestro continente (Willer & Richter, 2004).

Sin embargo, la eficacia de las medidas agroambientales en general y de la agricultura ecológica en particular para evitar la pérdida de biodiversidad han sido repetidamente cuestionadas (Kleijn *et al.*, 2001; Kleijn & Sutherland, 2003; Dover *et al.*, 2011) al mostrarse inadecuadas para prevenir la pérdida de biodiversidad (Rounsevell *et al.*, 2006). En este sentido, hay estudios que defienden que el sistema agrario no es lo más importante, si no la heterogeneidad del paisaje (Weibull *et al.*, 2000), aunque según otros son las propias prácticas agrícolas intensivas las que reducen la heterogeneidad (Benton *et al.*, 2003).

La intensificación en España mediante el regadío

Una de las principales fórmulas para incrementar la producción es el desarrollo del regadío, que en los últimos 50 años ha crecido en superficie un 117% a nivel mundial, mientras que la agricultura de secano ha descendido un 0.2% (FAO, 2011). La importancia productiva de la agricultura de regadío queda patente si tenemos en cuenta que ocupa el 20% de la superficie cultivada y es la responsable del 40% de toda la producción (FAO, 2011).

En la cuenca mediterránea se está fomentando la agricultura de regadío en áreas que hasta la fecha estaban destinadas a secano (Ruiz, 1990; Paracchini *et al.*, 2007). Este aporte extra de agua resulta fundamental para muchos cultivos (Bartolini *et al.*, 2010; Van der Velde *et al.*, 2010) ya que ayuda a contrarrestar la sequía estival característica de su clima (Blondel *et al.*, 2010). Tanto es así, que en las últimas décadas el área irrigada de la región mediterránea se ha duplicado, representando entorno al 20% de la superficie cultivada (Burke *et al.*, 2011).

En España el regadío alcanzan los 3.5 millones de ha, lo que supone el 14% de la superficie agrícola y el 7% de la superficie total de nuestro país (Gómez-Limón *et al.*, 2009). Los cultivos de regadío acarrean beneficios socioeconómicos y suponen el 64% de toda la producción nacional (Gómez-Limón, 2008), pero por contra consumen el 75% de las reservas hídricas del país (Gómez-Limón *et al.*, 2009). Este elevado consumo implica el drenaje de acuíferos, la construcción de infraestructuras para la captación y conducción de agua (Fig. 1) (incluyendo la inundación de valles) y va asociado a un incremento en el uso de agroquímicos que pueden causar eutrofización y afectar negativamente la biodiversidad a diferentes escalas (Oostermeijer & van Swaay, 1998; Dover & Sparks, 2000).



Fig. 1. Obras para la instalación de infraestructuras de regadío en el área de estudio

Actualmente en nuestro país, el regadío está sustituyendo a paisajes dominados por el cereal de secano extensivo (Fig.2), las llamadas estepas cerealistas (Suárez *et al.*, 1997; Oñate *et al.*, 2007), que están declaradas como paisajes de alto valor natural (High Natural Value farmlands, HNV; Pacchini *et al.*, 2008) por albergar importantes poblaciones de aves esteparias como la avutarda *Otis tarda* L., el cernícalo primilla *Falco naumanni* Fleischer o la calandria común *Melanocorypha calandra* L.) (SUÁREZ *et al.*, 1997; OLEA *et al.*, 2004). Esto ha causando perjuicios al conjunto de especies nativas de los hábitats originales (DÍAZ *et al.*, 1993), ya que ha demostrado tener efectos negativos para la avifauna (Tella & Forero, 2000; Brotons *et al.*, 2004; Laiolo, 2005; de Frutos & Olea, 2008; de Frutos *et al.*, 2015), sin embargo, aún se sabe poco de su impacto sobre las comunidades de invertebrados (pero ver Pérez-Fuertes *et al.*, 2015).



Fig. 2. Foto aérea de una parte del área de estudio en el torno de Fresno de la Vega (León), donde coexisten la agricultura de regadío (izquierda) y la de secano (derecha). Se aprecia la concentración parcelaria y la estructura ordenada de caminos y parcelas en la zona intensificada.

Las mariposas y los ecosistemas agrícolas

Las mariposas están reconocidas como uno de los mejores indicadores de la salud del ecosistema, debido a su sensibilidad frente a los cambios ambientales (Thomas, 2005), particularmente cambios en la vegetación, uso del terreno, clima y microclima (Kremen, 1992; Stefanescu *et al.*, 2004) y han sido propuestas como taxón sustituto para evaluar la diversidad (Blair, 1999) y como grupo paraguas para conservación (New, 1997). Por ello y por su vistosidad, es el grupo de invertebrados mejor estudiado en Europa y se ha investigado ampliamente la respuesta de sus comunidades frente a la agricultura ecológica (Feber *et al.*, 1999, 2007; Saarinen, 2002, Rundlöf & Smith, 2006), a la intensificación agraria (Kuusaari *et al.*, 2007; Ekroos *et al.*, 2010), al uso de pesticidas (Rands & Sotherton, 1986; ver Longley & Sotherton, 1997) y a ecosistemas sujetos a medidas agroambientales (Dover, 1997; Aviron *et al.*, 2007; Delattre *et al.*, 2013). Se ha demostrado que el tamaño de las parcelas agrícolas están negativamente correlacionado con la riqueza de especies de mariposas (Marini *et al.*, 2009) al reducir la cantidad de hábitat útil.

Un tercio de las mariposas europeas han sufrido un declive de sus poblaciones desde el año 2000, estando un 9% incluidas en la categoría de amenazadas y otro 10% en la de casi amenazadas (van Swaay *et al.*, 2010). (Fig. 3). La principal amenaza de las especies de mariposas en Europa son los cambios en las prácticas agrícolas bien por la intensificación agraria o bien por el abandono de los usos tradicionales en el mundo rural (Fig. 3).

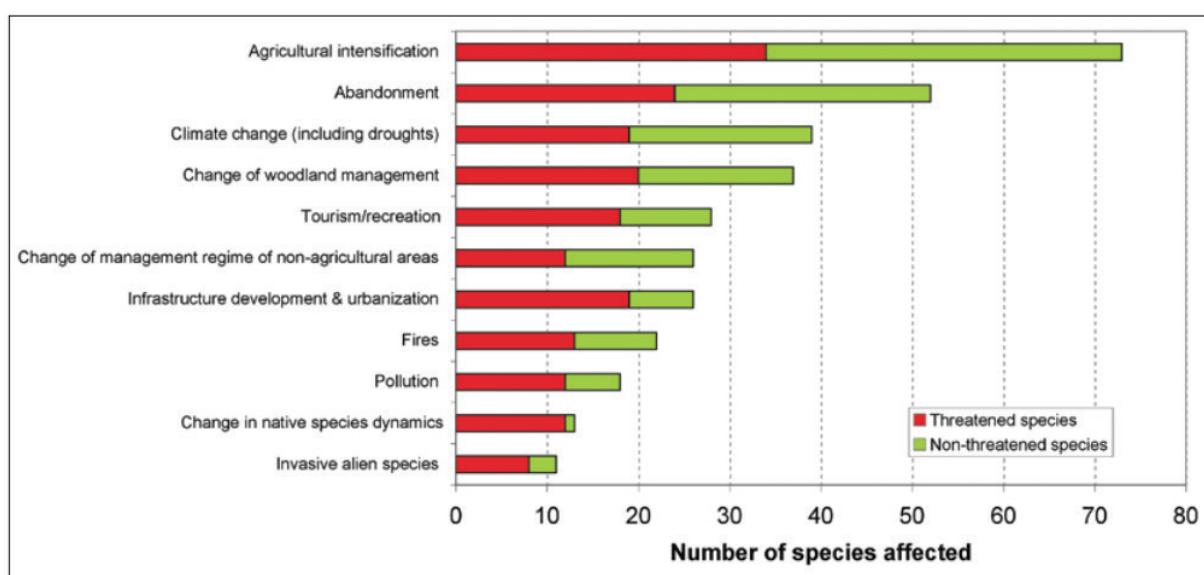


Fig. 3. Principales amenazas para las mariposas en Europa (tomado de van Swaay *et al.*, 2010)

Los paisajes agrícolas intensificados albergan especies generalistas y ampliamente distribuidas (EKROOS *et al.*, 2010), ya que suponen un hábitat muy pobre en recursos alimenticios para las mariposas (PYWELL *et al.*, 2004). La heterogeneidad del paisaje parece ser el factor clave para el mantenimiento de su biodiversidad (Atauri & de Lucio, 2001; Benton *et al.*, 2003; Rundlöf & Smith, 2006) incluso más importante que el fomento de la agricultura ecológica (Rundlöf & Smith, 2006). De hecho, la simplificación y fragmentación del hábitat causada por la intensificación de la agricultura, modifica las comunidades de mariposas a través de sus rasgos, seleccionando a las más móviles y menos especialistas (Ekroos *et al.*, 2010). Componentes verticales del paisaje, como los setos, árboles y arbustos e incluso desniveles del terreno, se han mostrado como estructuras clave para las comunidades de lepidópteros en los agroecosistemas, al actuar como refugios para descansar y resguardarse de las condiciones adversas (ver Dover, 1997; Marini *et al.*, 2009). Adicionalmente, la aplicación de plaguicidas produce mortalidad directa y efectos subletales en la fecundidad y longevidad de las mariposas, mientras que los herbicidas eliminan plantas nutricias para las orugas y fuentes de alimento para los adultos (Davis *et al.*, 1991; Dover, 1997; Longley & Sotherton, 1997).. Como consecuencia de todas estas situaciones, en el noroeste de Europa, las comunidades de mariposas están sufriendo un declive poblacional por descensos en la abundancia de sus plantas nutricias en los paisajes agrícolas (Smart *et al.*, 2000).

Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en el centro y norte de Europa, con unas condiciones, clima y fauna muy diferente al de la región mediterránea (Fig. 4). Existe por tanto la necesidad de obtener más información sobre la importancia que tienen otros ecosistemas agrarios con diferentes condiciones ambientales y biota diferente (José-María *et al.*, 2010), lo que nos permitiría diseñar programas de gestión y conservación más adecuado y específicos para cada ecosistema (Kuussaari *et al.*, 2007; Whittingham *et al.*, 2007).

Para analizar el efecto que la implantación del regadío iba a tener en la zona de secano de Los Payuelos (León, España), se inició en el año 2007 un estudio multidisciplinar que pretendía medir el efecto de este cambio en el uso agrícola sobre diferentes grupos de animales y plantas [proyecto titulado “Impacto de la intensificación agraria sobre la biodiversidad. Implicaciones para una gestión agrícola sostenible”, financiado por la Junta de Castilla y León (SEK02B06) Y EL Ministerio de educación y Ciencia (CGL2006-05047/BOS), con el Dr. Pedro Pérez Olea y el Dr. Francisco Javier Purroy Iraizoz como investigadores principales respectivamente]. La

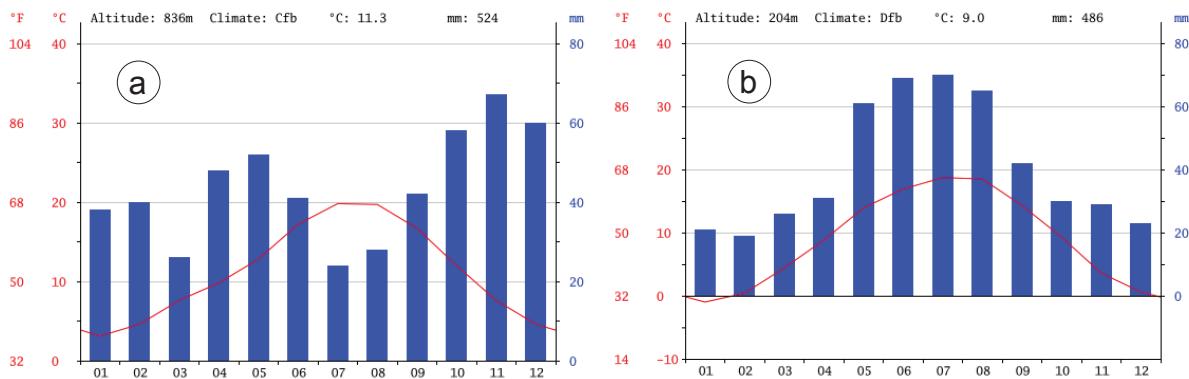


Fig. 4. Climogramas: a) perteneciente a la región mediterránea (Santas Martas, León, España, área de estudio) y b) correspondiente a centro Europa (Praga, República Checa) (climate-date.org, 2015). Se observa una disminución de las precipitaciones y un aumento de la temperatura en la zona mediterránea en los meses centrales del año, julio y agosto.

producción científica fruto de este proyecto produce resultados contradictorios en función del grupo estudiado. Mientras para las plantas que viven dentro de los cultivos la riqueza total, el número medio de especies por campo y la diversidad beta son mayores en secano (Fagúndez *et al.*, en revisión), en mariposas, la riqueza y diversidad a escala de paisaje es mayor en regadío, no así la abundancia (esta Tesis). Por otro lado, en pulgones y su fauna asociada, la tendencia general es que la abundancia, riqueza y diversidad dentro de los cultivos en regadío es mayor (Pérez-Fuertes *et al.*, 2015, Pérez-Fuertes *et al.* en revisión). Por su parte, la transformación en regadío no supone cambios importantes en la riqueza ni en la abundancia de especies de aves, aunque sí su composición, particularmente de las esteparias amenazadas (de Frutos *et al.*, 2015). Éste parece ser un resultado común: en todos los grupos se produce un cambio significativo es la composición de especies de las comunidades que se encuentran asociadas a cada tipo de gestión agrícola.

Objetivos y estructura de la tesis doctoral

El objetivo general de esta tesis es conocer la respuesta de las comunidades de mariposas diurnas (ropalóceros) frente a la intensificación agraria, llevada a cabo principalmente mediante la introducción de sistemas de regadío en la pseudo-estepa cerealista. El estudio se ha llevado a cabo a una escala de paisaje. Con los resultados aquí presentados se pretende ofrecer un punto de partida para futuras investigaciones y establecer medidas de gestión y conservación que compatibilicen la explotación de los recursos naturales con la conservación de la biodiversidad.

Los objetivos específicos planteados son:

- 1.- Evaluar el efecto de la intensificación de la agricultura por medio del uso de sistemas de regadío, sobre la comunidad de mariposas, comparando su riqueza, abundancia y diversidad taxonómica y la composición de especies entre áreas agrícolas con diferente grado de intensificación.
- 2.- Determinar los elementos del paisaje y del hábitat que están asociados a esas diferencias.
- 3.- Medir la respuesta individual de las especies de mariposas, en términos de abundancia, al gradiente de intensificación agraria (ver área de estudio) y a los elementos de paisaje asociados.
- 4.- Medir la diversidad funcional de las comunidades de mariposas y analizar su respuesta, al gradiente de intensificación agraria (ver área de estudio) y a los componentes que se asocian a ese paisaje.
- 5.- Proponer, basándonos en nuestros resultados y en la evidencia científica obtenida en otros estudios, medidas de gestión que ayuden a conservar las comunidades de mariposas en los ecosistemas agrarios estudiados, permitiendo, tanto la coexistencia de diferentes aprovechamientos del terreno, como el funcionamiento de los ecosistemas agrarios.

Para cumplir los objetivos propuestos, la presente tesis incluye los siguientes capítulos:

Capítulo 1. “Efectos del regadío y la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de mariposas en zonas agrícolas mediterráneas”.

Se estudia la composición de especies a lo largo de un gradiente de intensificación agraria, y se analiza la riqueza, abundancia y diversidad (alfa, beta y gamma) de mariposas en cada una de las sub-áreas estudiadas y se relacionan estos parámetros con las variables de hábitat asociadas a cada zona.

Capítulo 2. “Ganadores y perdedores de la intensificación agraria: respuestas específicas de las mariposas al regadío en paisajes agrícolas mediterráneos”

Se analiza la respuesta específica de las mariposas a la intensificación agrícola provocada por el regadío en un paisaje mediterráneo. Se pretende conocer si el regadío y los cambios en el hábitat que lleva asociados, benefician, perjudican o resultan indiferentes a las mariposas presentes en el área de estudio. Para ello se analiza la respuesta en términos de abundancia individual de cada especie a lo largo del gradiente de intensificación. Además, se comprueba si el regadío afecta a los rasgos de las especies y a la diversidad funcional del conjunto de la comunidad.

Capítulo 3. “Comunidades de lepidópteros en las estepas cerealistas de España: situación, amenazas y posibles soluciones”

Se exponen los cambios que se están produciendo en las comunidades de mariposas de las estepas cerealistas como consecuencia de la introducción de sistemas de regadío, analizando cuales son los factores que más les influyen. Se proponen medidas de gestión encaminadas a hacer de los agroecosistemas mediterráneos ambientes más favorables para las comunidades de mariposas y se exponen y discuten las principales medidas agroambientales desarrolladas en Europa que han obtenido resultados exitosos para la conservación de la entomofauna.

Área de estudio

El área de estudio está situada en el sureste de la provincia de León (noroeste de España) entre las localidades de Valencia de Don Juan, Grajal de Campos, Cea y Vega de Infanzones (centro: Santas Martas 5°31N, 42°33E), con una extensión aproximada de 1500 km² y bajo la influencia de la región bioclimática mediterránea (Fig. 5). Se encuentra a una media de 800 m sobre el nivel del mar, con precipitaciones entre 436 y 515 mm y con una temperatura media de entre 8 y 13 °C (Fig. 4) (Penas et al., 1995).

El área comprende una mezcla de cultivos (85% de la superficie total) sujetos a diferente grado de intensificación agraria en términos de superficie de regadío, barbechos, aplicación de nitrógeno y rendimiento de los cultivos (ver Tabla 1 en Capítulo 1).

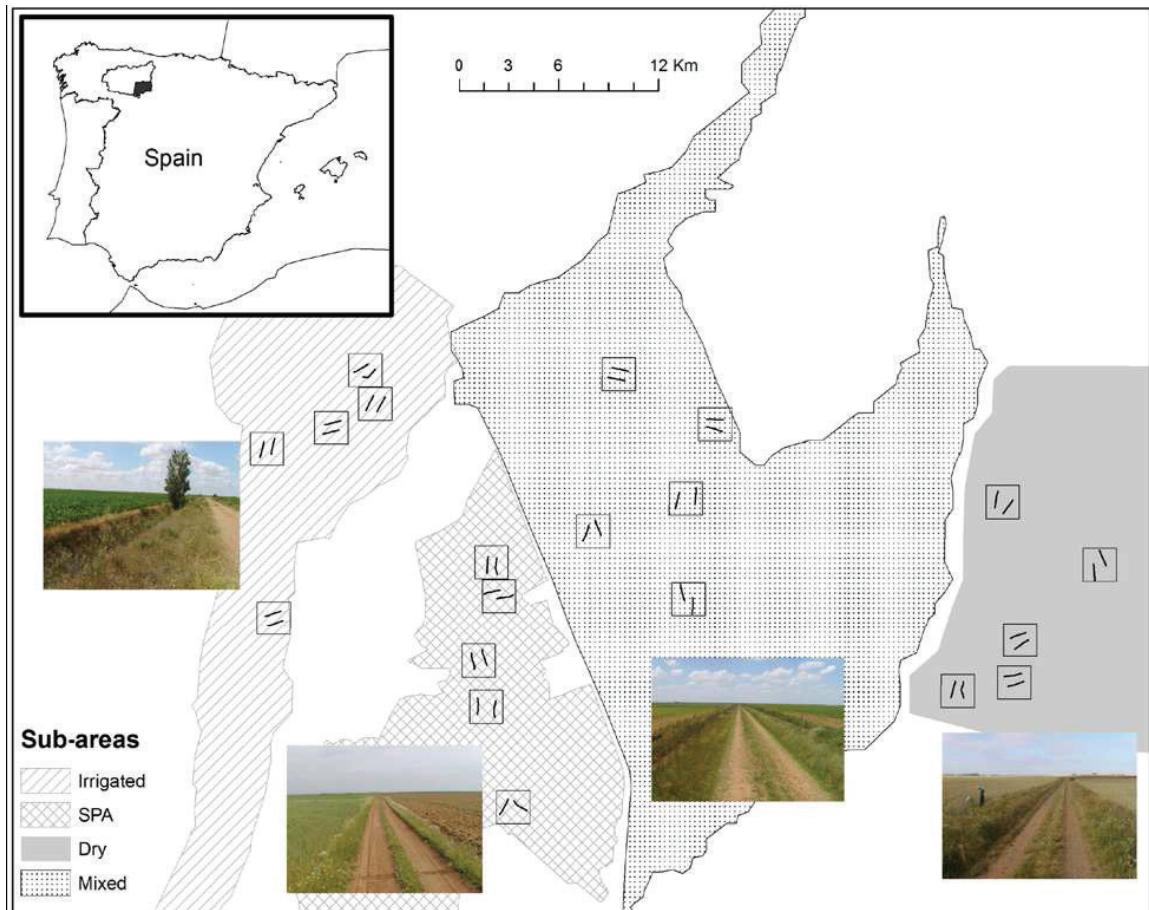


Fig. 5. Localización de los transectos de 1km en el área de estudio. Se seleccionaron dos transectos de 1km dentro de cada cuadrícula de 2x2 km. Se muestra en fotografías un transecto en cada sub-área.

El paisaje estudiado se dividió en cuatro sub-áreas en base al diferente uso agrario establecido (Fig. 3):

- La sub-área Regadío (Fig. 6a, 6b), ocupa una extensión de unas 34000 ha con un sistema de regadío convencional (sistema de alimentación por gravedad) establecido desde hace más de 20 años. El principal cultivo es el maíz *Zea mays* L. (59%), seguido de barbechos (14%), trigo *Triticum* spp. (10%), alfalfa *Medicago sativa* L. de regadío (2%) y huertas (1%). Cabe destacar la presencia de choperas *Populus* spp. con una superficie entorno al 3%.
- La sub-área Experimental (Fig. 6c, 6d), con aproximadamente 66575 ha, estaba sometida durante la época de muestreros a una transformación parcial de cultivos de secano a cultivos de regadío modernos (riego por aspersión), dando lugar a un paisaje mixto compuesto por avena *Avena sativa* L. (21%), trigo (15%), cebada *Hordeum vulgare* L. (11.6%), maíz (9%) y alfalfa (3%).
- La sub-área Secano (Fig. 6e, 6f), con unas 30000 ha dominadas por cultivos de secano, principalmente cebada (48%) y en menor medida trigo (5%) y avena (3%), con una rotación anual. También es destacable en esta sub-área la presencia de viñedos *Vitis vinifera* L. (1%), girasoles *Helianthus annuus* L. (1%) y legumbres (< 1%), así como la presencia de pequeños parches forestales de *Quercus ilex* L. y *Quercus faginea* Lamarck.
- La sub-área ZEPA (Fig. 6g, 6h), similar a la sub-área Secano, pero sometida a medidas agroambientales de conservación específicas desde que fue declarada zona ZEPA (Zona Especial de Protección de Aves) en el año 2000 (DGMN, 2003) (ZEPA de Oteros-Campos, Oteros-Cea y La Nava-Campos Norte). Ocupa una extensión ligeramente superior a 30000 ha dedicadas al cultivo de secano, principalmente barbechos (47%), avena (32%) y trigo (18%).

La sub-área Experimental fue declarada como regable y denominada como “Subzona regable de Payuelos” dentro del Plan Nacional de Regadío y del Plan Hidrológico Nacional. Ambos planes contemplaban la aprobación de la transformación de 45.173 ha (MAPA 2005) de dicha zona en cultivos de regadíos.

Las sub-áreas Secano y ZEPA están incluidas en las llamadas estepas cerealistas, caracterizadas por vastas extensiones de cultivos de cereal combinadas con barbechos arados y rastrojos (Suárez et al., 1997; Oñate et al., 2007). Están considerados como paisajes de alto valor natural porque albergan importantes poblaciones de especies de aves esteparias (Suárez et al., 1997; Olea et al., 2004; Oñate et al., 2007).

Dentro de cada una de las sub-áreas se seleccionaron al azar cinco cuadrículas de 2x2 km de lado (20 cuadrículas en total), dentro de las cuales se establecieron dos transectos de un kilómetro cada uno (Fig. 7) para llevar a cabo los muestreos (40 transectos en total). El trabajo de campo se realizó dos veces en 2008 (en junio y julio) y tres veces en 2009 (mayo, junio y julio) tomando datos de todas las mariposas que se encontraban aproximadamente a 2,5 metros a cada lado y 5 metros por delante del observador (para más detalles ver material y métodos en capítulo 1).

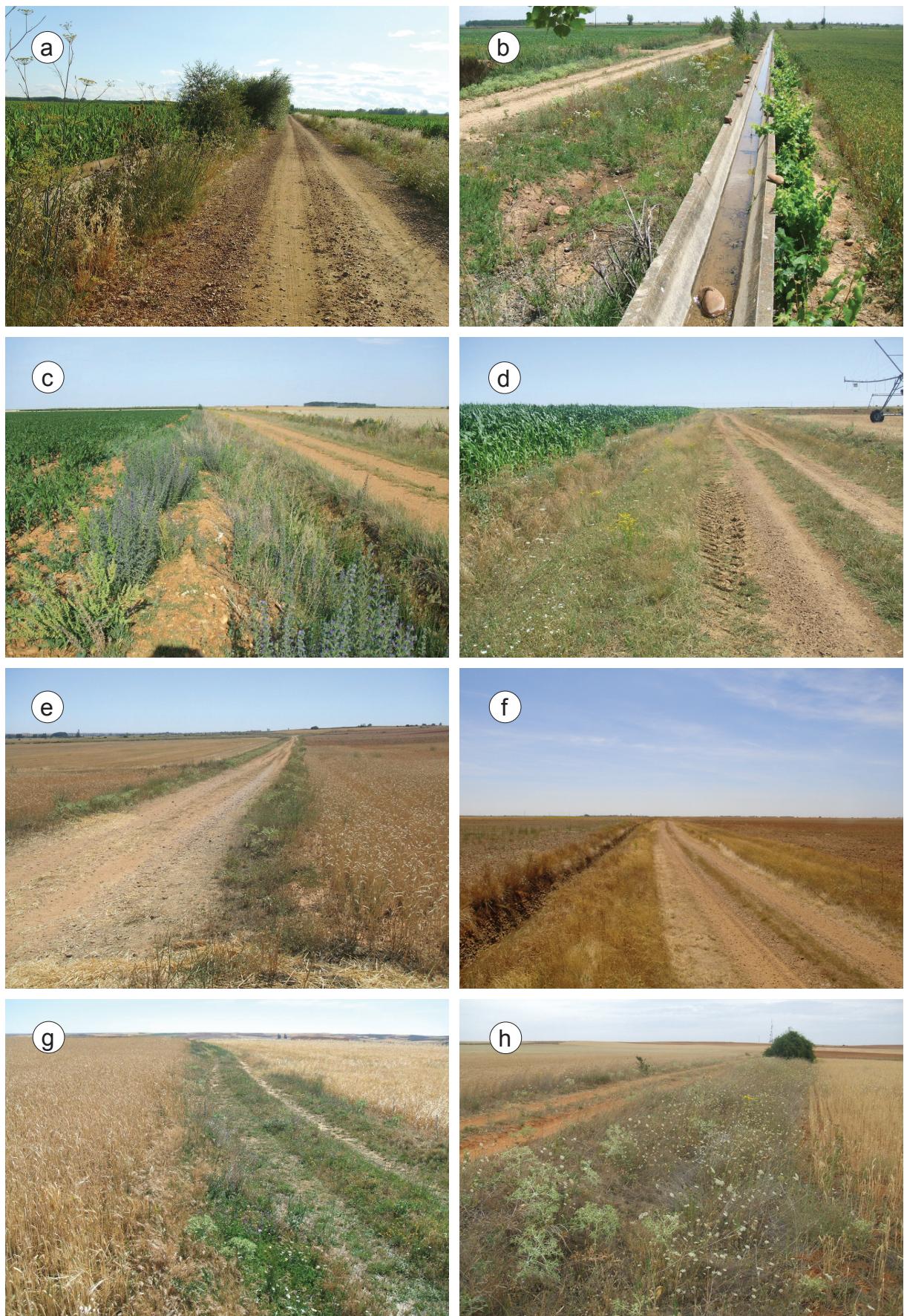


Fig. 6. Área de estudio; a, b: subárea de regadío; c, d: experimental; e, f: subárea secano; g, h: subárea ZEPA. Se aprecia el diferente uso agrario.

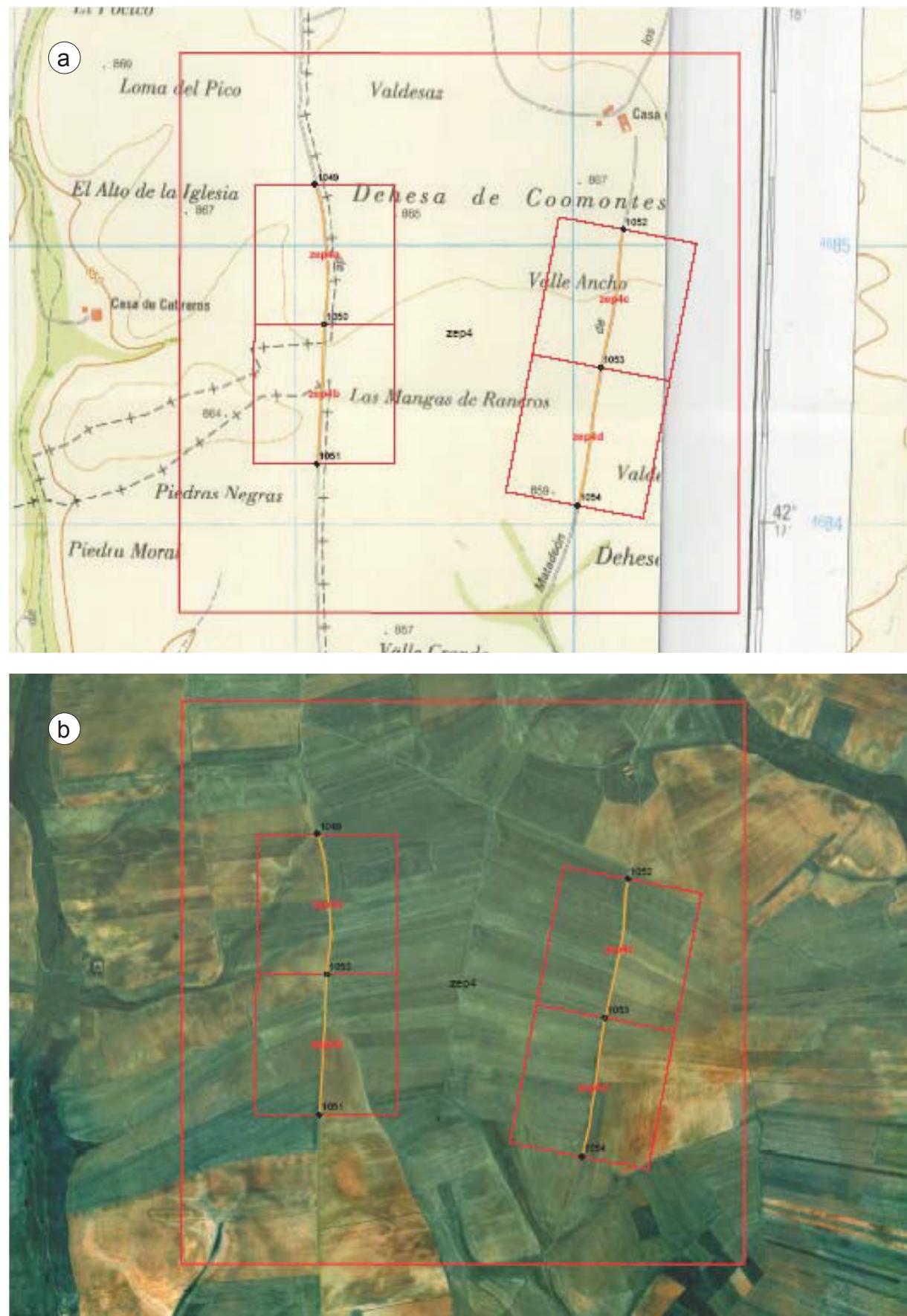


Fig. 7. Detalle de una cuadrícula de 2x2 kilómetros de lado (ZEP4) con los transectos en los que se hicieron los muestrazos: a: sobre plano, b: ortofoto.

Capítulo 1

Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands

Efectos del regadío y la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de mariposas en zonas agrícolas mediterráneas

Agriculture, Ecosystems and Environment 144 (2011) 262-270

Efectos del regadío y la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de mariposas en zonas agrícolas mediterráneas

Resumen

El efecto del regadío sobre la biodiversidad es escasamente conocido, particularmente en los agroecosistemas mediterráneos. En este estudio, analizamos el efecto del regadío sobre la riqueza de especies de mariposas, abundancia y diversidad, así como sobre la composición de las especies en un paisaje agrícola bajo la influencia del clima mediterráneo. El área de estudio se compone de cuatro sub-áreas agrícolas contiguas con un decreciente grado de intensificación: regadío, experimental (mezcla de secano y regadío), secano y secano protegido medioambientalmente (ZEPA: Zona Especial de Protección de Aves). Cuarenta transectos de un kilómetro (diez en cada sub-área) fueron muestreados para mariposas en 2008 y 2009. Contrariamente a lo esperado, la riqueza de especies (diversidad alfa, beta y gamma) fue mayor en ambos años en la sub-área más intensificada (regadío), seguida de las sub-áreas ZEPA, secano y experimental. Las características del paisaje explicaron la mayor parte de las diferencias en riqueza entre sub-áreas para la riqueza de especies. La riqueza de especies se relacionó negativamente con el tamaño medio de parcela a nivel de paisaje y positivamente con el número de árboles y grandes arbustos a lo largo de los transectos. Por lo tanto, el mayor número de especies de mariposas encontradas en las parcelas de regadío puede deberse a la mayor complejidad del paisaje. Sin embargo, la abundancia de mariposas fue más alta en las estepas cerealistas (sub-áreas de secano y ZEPA), viéndose la abundancia negativamente afectada por el tamaño medio de parcela. Los cambios inter-anuales de abundancia de mariposas fueron más agudos en paisajes de secano (secano y ZEPA) que en los irrigados (regadío y experimental). El paisaje de regadío ofrece unas condiciones más favorables para las mariposas, al amortiguar los períodos de sequía (año a año y en verano) que caracterizan al clima mediterráneo. La composición de especies difiere entre sub-áreas, con diferencias que se pueden explicar en parte por el tamaño medio de parcela y el número de árboles y arbustos presentes en los transectos. Nuestro estudio sugiere el importante papel que juegan las características del paisaje en el aumento de la biodiversidad de mariposas en los cultivos de regadío con un manejo intensivo y destaca la importancia de promover estudios sobre la diversidad de mariposas en paisajes agrícolas en diferentes regiones bioclimáticas, que permitan un diseño de medidas agroambientales específicas para las regiones.

Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands

Félix J. González-Estébanez^a, Sergio García-Tejero^a, Patricia Mateo-Tomás^{bc} and Pedro P. Olea^b

^a Department of Biodiversity and Environmental Management, Faculty of Biological and Environmental Sciences, University of León, Campus de Vegazana, 24071, León

^b School of Biology, IE University, Campus Santa Cruz la Real, 40003 Segovia, Spain

^c Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC, (CSIC-UCLM-JCCM), Ronda de Toledo s/n, 13071, Ciudad Real, Spain

Abstract

Irrigation effects on biodiversity are poorly known, particularly in Mediterranean agro-ecosystems. In this study we analyzed irrigation effects on butterfly species richness, abundance and diversity as well as on species composition in a farmed landscape under Mediterranean climate. The study area consisted of four contiguous agricultural sub-areas with a decreasing degree of intensification: irrigated, mixed (dry and irrigated), dry and environmentally protected (i.e. Special Protection Area, SPA) dry farmland. Forty 1km-transects (ten per sub-area) were searched for butterflies in 2008 and 2009. Contrary to expectations, species richness (alfa, beta and gamma diversity) was highest in both years in the most intensified sub-area (i.e. irrigated) followed by SPA, dry and mixed sub-areas. Landscape characteristics accounted for most of the between-subareas differences in species richness. Species richness was negatively related to mean field size at the landscape level and positively related to the number of trees and large shrubs along transects. Therefore, the higher number of butterfly species recorded in the irrigated farmland could be due to a more complex landscape. In contrast, butterfly abundance was highest in cereal steppes (i.e. dry and SPA sub-areas), with abundance being negatively affected by mean field size. Inter-annual change in butterfly abundance was much sharper in rainfed (i.e. dry and SPA) than in irrigated (i.e. irrigated and mixed) sub-areas. Irrigated farmland may provide more favorable conditions for butterflies by buffering the (year-to-year and summer) drought periods characterising Mediterranean climate. Species composition differed among sub-areas, with differences being partly explained by field size and number of trees and shrubs along transects. Our study suggest an important role of landscape characteristics in boosting butterfly biodiversity in intensively managed irrigated croplands and emphasizes the importance of encouraging studies on farmland butterfly diversity in different (bioclimatic) regions allowing the design of region-specific agri-environmental schemes.

Keywords: Agricultural intensification; Butterflies; Cereal steppes; Irrigation; Mediterranean landscape; Spain.

1. Introduction

Agriculture has largely intensified during last decades becoming one of the major drivers of biodiversity loss worldwide (Tilman et al., 2002; Benton et al., 2003; Green et al., 2005). Intensification of agriculture schemes occurs via irrigation, and through the increase in mechanization, input of agrochemicals, monoculturing and overall cropped surface (e.g. Benton et al., 2003; José-María et al., 2010). As a result, intensification of agriculture reduces ecological heterogeneity (Benton et al., 2003) and thus the amount and quality of habitat available to species (Dover and Sparks, 2000).

Low-intensity farmed landscapes are recognized as important for biodiversity conservation in many regions of the world (Krebs et al., 1999; Altieri, 2004). However, these landscapes are being rapidly lost due to agricultural intensification or abandonment, particularly in Europe (Strickjer, 2004; Parachini et al., 2007). Intensification through irrigation has been encouraged in Southern Europe to increase agricultural production in dry areas (Ruiz, 1990; Parachini et al., 2007; van der Velde et al., 2010), and it already represents an important and increasing part of the total cultivated land (e.g. 21% of the Spanish arable land in 2008; MARM, 2009). Vast areas covered by dry cereal cultivation systems (so-called cereal steppes; Suárez et al., 1997; Oñate et al., 2007), considered as “high nature value farmlands”, have been or are being replaced by irrigated farmland (Baldock et al., 2000; Parachini et al., 2007). Irrigation schemes may imply several environmental problems from flooding of valleys and drainage of aquifers for water collection to a rise in the use of chemical compounds, loss of fallows in crop rotation and even soil salinization (Ruiz, 1990; Herrero and Snyder, 1997; Stoate et al., 2001). Nonetheless, the knowledge of the effects of irrigation schemes on biodiversity is very scarce. Some evidence shows that, at a local scale, transforming dry land into irrigated land may involve some negative impact on birds (Tella and Forero 2000; Brotons et al., 2004; Ursúa et al., 2005; Laiolo, 2005; De Frutos and Olea, 2008) but, as far as we know, no information is available about its effects on insect diversity. Moreover, studies about agriculture intensification have been scarcely performed in Mediterranean compared to Atlantic Europe (see references in Stoate et al., 2001; Tscharntke et al., 2005; José-María et al., 2010), even though their climates and land-use policies may be markedly different (see Caraveli, 2000). Therefore, there is a need for more information on the relative importance of different farmland types for biodiversity in Mediterranean agricultural landscapes (José-María et al., 2010). Such knowledge will facilitate

the development of region-specific agri-environmental schemes towards better and more cost-efficient promotion of farmland biodiversity.

Butterflies are considered good environmental indicators due to their sensitivity to even subtle environmental change (Erhardt, 1985; Thomas, 2005), particularly changes in vegetation, land-use, climate and microclimate (Kremen, 1992; Stefanescu et al., 2004). Butterflies may achieve important ecosystem services as phytophages, pollinators (Öckinger and Smith, 2007) and as food source for other arthropods and vertebrates (Wilson et al., 1999). They have also been proposed as surrogate taxa for assessing biodiversity (Blair, 1999) and as an umbrella group for diversity conservation (New, 1997).

In this paper we explore the effects of an irrigation scheme on butterfly species richness, abundance and diversity, as well as on composition of species in a farmed landscape under Mediterranean climate. To do this, we compare the butterfly assemblages among four contiguous areas subjected to different farming systems with a decreasing degree of intensification: irrigated, mixed of irrigated and dry, dry and environmentally protected dry farmland (the latter two ones regarded as cereal steppes; Oñate et al., 2007). The general prediction was that butterfly diversity would be reduced with increasing intensification (Rundlof and Smith, 2006; Rundlof et al., 2008). Yet, as Mediterranean climate is mainly characterized by low rainfall during summer (Blondel and Aronson, 1999), responses of butterflies to this gradient of agricultural intensification may be somewhat different. The irrigated farmland may allow more favourable conditions for the butterfly assemblages through maintaining green vegetation (including trees and shrubs) throughout the dry season. Also, given that water availability allow farmers to have more diversity of crops and to achieve higher crop yield and income per hectare, irrigated farmland supports smaller farms and field sizes relative to cereal steppes (Gómez-Limón et al 2007), likely benefiting butterfly diversity through increasing habitat heterogeneity (e.g. Weibull et al., 2000; Benton et al., 2003).

2. Materials and Methods

2.1 Study area

The fieldwork was conducted in the southeast of León province, northwest Spain (centred on 42°33'N, 5°31'W) at 800 m a.s.l. (Fig. 1). It is included in the supra-Mediterranean bioclimatic level of the Mediterranean bioclimatic region, with precipitations between 436-

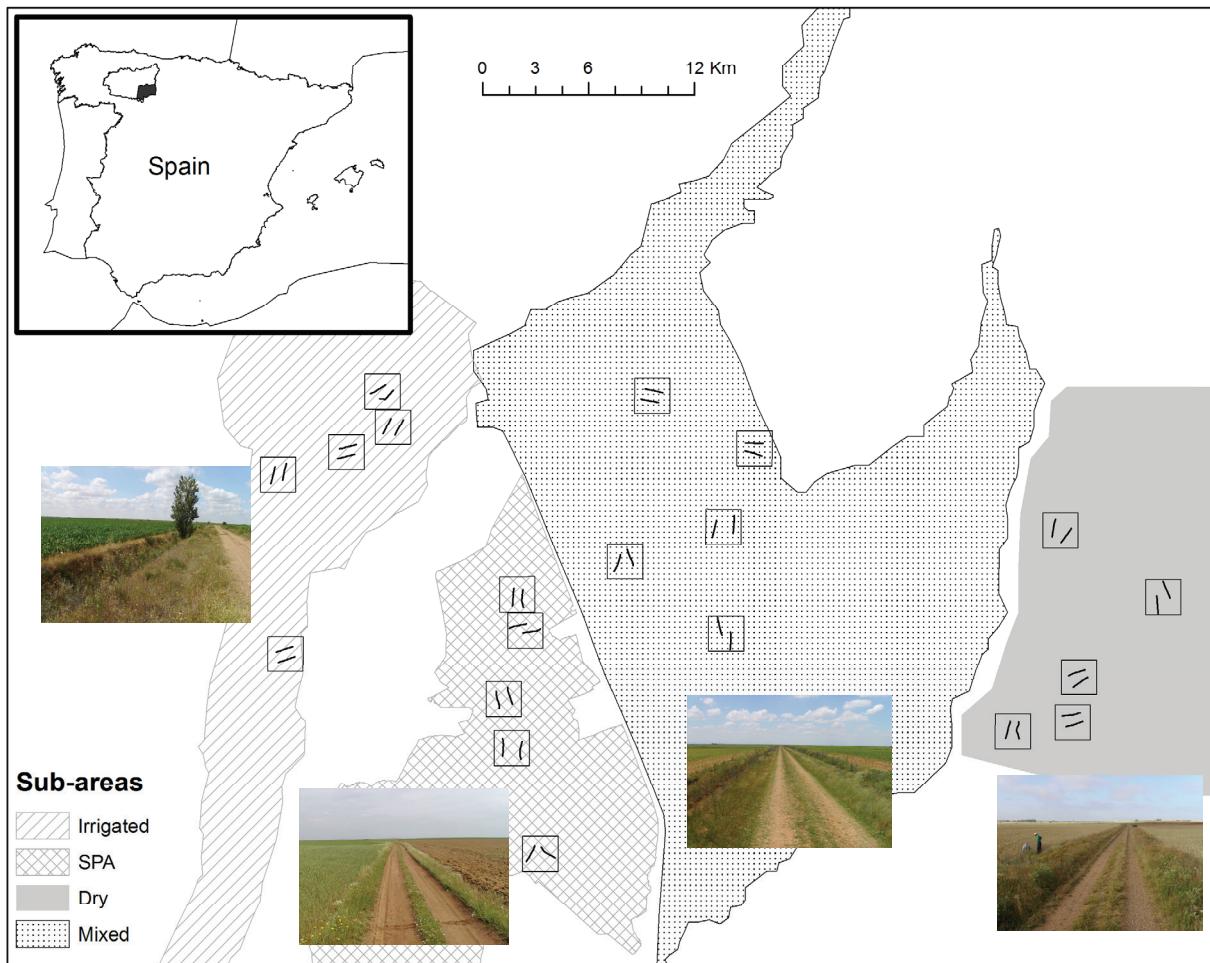


Fig. 1. Location of the 1 km-transects used to monitor butterflies in the study area (i.e. SE of León province, in black in the inset). Two 1-km transects were selected within each one of the five 2x2 km squares randomly placed within each agricultural sub-area. The photographs show some 1-km transects of each agricultural sub-area.

515 mm and annual average temperature between 8-13 °C (Penas et al., 1995) and covers an extension of approximately 1,500 km².

Agriculture is the main land-use in the study area (85% of total surface). Farmland is subjected to different degrees of agricultural intensification, as assessed in terms of irrigated area, fallow surface, nitrogen inputs and crop yields (see Table 1 for more details). Farmland in the study area was divided into four main groups (hereafter sub-areas) according to the following agricultural use (and degree of intensification) (Fig. 1): i) the irrigated sub-area (Irrigated) covers an extension of approx. 34,000 ha with conventional irrigated farming system (i.e. gravity-fed system) for over 20 years. Maize *Zea mays* L. is the predominant crop type (59%). To a lesser extent there are fallow fields (14%), irrigated wheat *Triticum* spp. (10%), irrigated alfalfa *Medicago sativa* L. (2%) and market gardens (1%). Presence of poplar plantations *Populus* spp.

amounts to 3%; ii) the mixed sub-area (Mixed) is currently subjected to transformation from dry extensive farmland to modern irrigated crops (i.e. irrigated by sprinkler). Currently, it is a mixed farmland (i.e. dry and irrigated farmland) comprised of 66,575 ha mostly dominated by oats *Avena sativa* L. (21%) and to a lesser extent by wheat (15%), barley *Hordeum vulgare* L. (11.6%), maize (9%) and alfalfa (3%); iii) the dry sub-area (Dry) consists of dry extensive crops and occupies a surface of approx. 30,000 ha. Dry cereal crops, mainly of barley (48%), but also of wheat (5%) and oats (3%), in rotation every other year, are dominant in this sub-area. To a lesser extent, there are other crop types: alfalfa (3%), vineyards *Vitis vinifera* L. (1%), sunflower *Helianthus annuus* L. (1%) and legumes (<1%). Some small forest patches composed mainly of holm *Quercus ilex* L. and Portuguese oak *Quercus faginea* Lamarck also occur. iv) The environmentally protected dry sub-area (SPA), similar to the Dry sub-area, has an agricultural system consisting of dry extensive crops submitted to specific agri-environmental conservation measures since it was declared SPA (Special Protection Area for birds) in the year 2000 (DGMN, 2003). It occupies an extension of slightly more than 30,000 ha with fallow covering most of the surface (47%) together with oats (32%) and wheat (18%). Further information about characteristics of each sub-area is summarized in Table 1. The sub-areas iii, and iv are included within the so-called cereal steppes characterized by a vast extent of extensive cereal crops, open

Table 1. Environmental characteristics for each sub-area. Mean (\pm SE) or total values are given for each variable.

	Irrigated	Mixed	Dry	SPA
Field size (ha)*	2.7 \pm 0.1 ^a	4.8 \pm 0.3 ^b	3.1 \pm 0.1 ^c	4.2 \pm 0.2 ^d
Fallow surface (%)†	13.8	32.2	35.6	46.9
N input (kg/ha ⁻¹ year ⁻¹) in wheat crops ⁺	600 \pm 0	230 \pm 20	250 \pm 0	200 \pm 15
N input (kg/ha ⁻¹ year ⁻¹) in barley crops ⁺	----	----	288 \pm 15	233 \pm 33
N input (kg/ha ⁻¹ year ⁻¹) in oats crops ⁺	----	223 \pm 45	----	205 \pm 45
N input (kg/ha ⁻¹ year ⁻¹) in maize crops ⁺	858 \pm 42	675 \pm 73	----	----
Yield of wheat (kg/ha) ⁺	7000 \pm 290	4900 \pm 1600	3375 \pm 200	2680 \pm 300
Yield of barley (kg/ha) ⁺	----	----	2830 \pm 126	2750 \pm 144
Yield of oats (kg/ha) ⁺	----	2812 \pm 713	----	2113 \pm 113
Yield of maize (kg/ha) ⁺	10950 \pm 657	10125 \pm 280	----	----
Irrigated farmland (%) ⁺	100	15	0	0
Number of trees per transect ⁺⁺	6.0 \pm 1.7 ^a	3.4 \pm 1.6 ^{ab}	0.1 \pm 0.1 ^c	1.0 \pm 1.0 ^{bc}
Number of shrubs per transect ⁺⁺	9.7 \pm 1.4 ^a	1.7 \pm 0.8 ^b	3.6 \pm 0.7 ^b	3.0 \pm 1.1 ^b

*Calculated for all the fields within the 2x2-km squares in each sub-area: n_{Irrigated}=783 fields, n_{Mixed}=589, n_{Dry}=751, n_{SPA}=580. †Calculated as percentage of total surface within the 2x2 squares. +N fertilizers applied to crops and yield of wheat crops were obtained from farmers using questionnaires, n_{total}=44 farmers. ++Number of trees and shrubs in sampled transects for butterflies, n=10 for each subarea. Different letters at the values of field size, no. of trees and no of shrubs denote significant differences (at P<0.05) between subareas; field size was tested by two-sample t-tests and no. of trees and shrubs were tested by two-sample Wilcoxon tests.

spaces and sparse vegetation (Suárez et al., 1997; Oñate et al., 2007). They are also considered as high nature value farmlands because supporting important populations of threatened steppe bird species (e.g. great bustard *Otis tarda* L., lesser kestrel *Falco naumanni* Fleischer, calandra lark *Melanocorypha calandra* L.) (Suárez et al., 1997; Olea et al., 2004; Oñate et al., 2007).

2.2 *Butterfly survey*

Within each sub-area we randomly selected five 2x2 km squares (i.e. a total of 20 squares were selected in the study area; Fig. 1). The 2x2 km squares (hereafter referred simply as squares) were positioned only on agricultural area, avoiding urban and forest areas. Surface covered by arable land was >90% in all of the squares. Within each square, two independent 1km-transects were established through the cultivated fields taking advantage of man-made paths (Fig. 1).

Sampling took place two times (visits) in 2008 (between 3rd June and 4th August) and three times in 2009 (between 4th May and 4th August), with approximately the same time interval between visits (one month). Counts were conducted according to Pollard and Yates (1993), with temperatures above 20°C, walking at a steady pace recording all butterflies (Rhopalocera) present within 2.5 m to each side and 5 m in front of the observer. Surveys were not made when the wind was in excess of three on the Beaufort scale. Each transect was surveyed twice (i.e. back and immediately forth) at each visit. The two sampling transects of the same square were always recorded on the same day. The sampling order of squares was randomly chosen in each visit.

Determination was made to the species level. Some individuals, which were captured to assure proper identification, were released immediately after within the same transect. Because species of the genus *Pyrgus* were sometimes difficult to identify (Tolman and Lewington, 1997; García-Barros et al., 2004), specimens of this genus were collected for further study in laboratory according with the method of Fernández-Rubio (1980). Nomenclature of all butterfly species followed García-Barros et al. (2004).

2.3. *Landscape variables*

We collected data on mean field size, and abundance of trees and shrubs at field margins

as factors influencing butterfly presence through increasing landscape heterogeneity (Weibull et al., 2000; Benton et al., 2003; Rundlof and Smith, 2006; Merckx et al., 2009). Proportion of arable land was not considered here because all squares had >90% of this variable. Mean field size was measured at the square level from a digital land-use layer using ArcGIS 9.2 (Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, California, US). Number of trees and shrubs were surveyed in the same transects as the butterfly recordings. We registered number of trees and shrubs from aerial photographs taken in 2008, with a resolution of 25 centimeters (Junta de Castilla y León, <http://www.goolzoom.com/>, GoolInvent S.L.U, accessed May 2011). Trees and shrubs were counted within a 20-m buffer along each surveyed transect. The tree and shrub survey was completed with review of pictures performed on-ground (e.g. Fig 1) and verified by field surveys when necessary. Most transects had scattered trees and shrubs. Size of each counted shrub (length and width) was measured on the aerial photograph, and shrub size was then divided into two categories: large (>2.5 m. either long or wide) or small (≤ 2.5 m.).

2.3 Data analysis

Since each transect was surveyed back and forth at each visit, some individuals may have been counted twice. To avoid this, we only used for analysis the higher number of individuals of each species counted in either forward or backward survey.

To check for the existence of spatial autocorrelation, multivariate piecewise correlograms were performed at transect and square level for each sub-area. This analysis assess the presence of spatial autocorrelation without assuming linearity (Goslee and Urban, 2007) and it allows to know at what distances sampling units are statistically dependent through permutation (9999 permutations were used for each test). There was significant spatial autocorrelation between transects within the same square in some subareas (Irrigated, $P=0.0001$, Dry, $P=0.0074$ and SPA, $P=0.0029$ in 2008; and Dry, $P=0.0003$ in 2009). Yet, no significant spatial autocorrelation for any sub-area was found when transect data were pooled at square level. Therefore, transect data were finally pooled for each square before performing the analyses. Accordingly, we analyzed species richness and abundance data at the square level, with data pooled over visits and transects of the same square. Data of the number of trees and shrubs were also pooled over transects of the same square.

Data were arranged in two different databases called A and B. All three visits performed

in 2009 were pooled in A database and just the second and third visits (those coinciding with the 2008 visits) in B database. This allowed us to distinguish if differences in results between 2008 and 2009 were due to the annual variation or to the larger survey effort in 2009. Although analyses were performed for all databases, results for B database are only shown when they differed from those of A database.

We used generalized linear models (GLMs) to explain butterfly species richness and abundance per square with a quasi-poisson and a negative binomial error distribution, respectively. In these models, we tested for the fixed effects of year (2008 and 2009), treatment (i.e. Irrigated, Dry, Mixed and SPA), mean field size, number of trees, number of large shrubs, number of small shrubs and number of shrubs. We used treatment contrasts in GLMs in R (Crawley, 2007) for comparing richness and abundance among sub-areas. Under this type of contrast, the mean of the factor level that comes first in the alphabet (Dry in our case) is set first, and the other effects are shown as differences (contrasts) between this mean and the other three factor level means (Crawley, 2007). We changed alphabetic order of the factor levels appropriately to perform the contrasts required. Because function *quasi* does not provide AIC, we removed non-significant effects ($P > 0.05$) from saturated models explaining richness in a stepwise progression up to obtain minimal adequate models (Crawley, 2007). Model selection for abundance models was performed with AIC-based *Step* function on R software (see e.g. Stefanescu et al., 2011). Because number of total shrubs was highly correlated with both number of large and number of small shrubs ($r_s=0.783$ and $r_s=0.776$, respectively), these variables were not included together in the models. We tested interactions formed by two variables (year*treatment, year*significant predictor, treatment*significant predictor). We also explored quadratic relationships of the continuous predictor variables.

Overall butterfly diversity (i.e. gamma), in the form of species richness, was separated into alpha and beta components following the additive partitioning model as proposed by Lande (1996). In this framework within-plot diversity (alpha) and between-plot diversity (beta) are measured in the same units, allowing us to directly compare them and to distinguish which component contributes the most to the overall species richness (Veech et al, 2002). In our case, diversity was partitioned for each sub-area and for the area as a whole separately for 2008 and 2009. For each sub-area, between-squares diversity (beta_1) was obtained subtracting the average richness per square (alpha_1) from total richness in the sub-area (gamma_s). Between-

subareas diversity (beta_2) was obtained subtracting average richness per sub-area (alpha_2) from total richness in the area (gamma_T).

To obtain a simplified view of the multivariate patterns in the data, on species assemblage, a non-metric multidimensional scaling (NMDS) in two dimensions was plotted. This ordination method appears to be the most robust for nonlinear relationships of species abundances across sampling units along long ecological gradients (Quinn and Keough, 2002). To test for differences in the species quantitative composition among sub-areas, sampling years and their interaction term, we performed a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, formerly called NPMANOVA; Anderson, 2001). In order to perform the distance-based multivariate analyses (i.e. piecewise correlograms (see above), NMDS and PERMANOVA), we calculated the matrix of distances among sampling units in multidimensional space. Distances were obtained using Bray-Curtis dissimilarity index which takes into account both species presence and abundance. This measure is well suited to species abundance data because it ignores variables that have zeros for both comparing units (joint absences) and it has been proved to properly match ecological gradients (Quinn and Keough, 2002). Before calculating the distances, data were square root transformed to reduce the importance that this index gives to common species beside rare ones. We used distance-based permutational linear regression models to analyze the multivariate assemblage data in relation to the continuous (i.e. environmental variables) and categorical (i.e. sub-area and sampling year) explanatory variables. In order to do so, we previously selected important continuous explanatory variables using the individual forward selection method implemented in DISTLM *forward* programme (Anderson, 2003). This procedure selects variables if they significantly contribute to explain the multivariate distances calculated among sampling sites (i.e. squares). The selected variables were then introduced as covariates in a PERMANOVA to look for differences in species quantitative composition among sub-areas once accounted for covariates (i.e., to perform a MANCOVA). To assess for signification, 9999 permutations were used in every test.

Analyses were performed with widely available free statistical tools, namely DISTLM *forward* (Anderson, 2003), PERMANOVA (Anderson, 2005) and R statistical package (R Development Core Team, 2009), specifically libraries ecodist (Goslee and Urban, 2007), lme4 (Bates and Maechler, 2010) and vegan (Oksanen et al., 2010).

3. Results

A total of 11,807 butterflies (6,079 in 2008 and 5,728 in 2009) of 61 different species (45 in 2008 and 57 in 2009) were recorded. Note that 2008 and 2009 had two and three visits respectively. The majority of surveyed butterflies belonged to widespread species found in all or most of the sub-areas. The four most common species accounted for 57.2% of the abundance; they were *Melanargia lachesis* Hübner (2,744 individuals, 23.2%), *Pyronia tithonus* L. (1,953, 16.5%), *Polyommatus icarus* Rottemburg (1,116, 9.5%) and *Colias crocea* Geoffroy (943, 8.0%). In total, 15 and 19 species were common to all sub-areas in 2008 and 2009 respectively. The number of species exclusive from one sub-area was much higher in Irrigated (i.e. 10 species in both 2008 and 2009) than in the other sub-areas (Dry: 3 and 4 species in 2008 and 2009 respectively; SPA: 3 and 1; Mixed: 1 and 2). We only recorded 6 species of conservation concern (i.e. *Hipparchia statilinus* Hufnagel, *Lycaena alciphron* Rottemburg, *Melitaea trivia* Denis & Schiffermüller, *Pseudophilotes panoptes* Hübner, *Thymelicus acteon* Rottemburg, *Zegris eupheme* Esper), classified as Near Threatened (NT) at European level (except *L. alciphron* and *M. trivia* which were classified as Least Concern at Europe level but as NT at the European Union (EU27) level; Van Swaay et al., 2011). Five of these species were recorded at the Irrigated sub-area (3 of them only here), 3 at SPA, 2 at Dry, and 2 at the Mixed sub-area. A species list and their abundances per sub-area are shown in Table S1 (supplementary material).

GLMs showed that the number of species per square was higher in 2009 (mean \pm SE 23.1 \pm 0.85) than in 2008 (17.6 \pm 0.059; $P < 0.0001$). Although this difference was clearly due to the fact that 2009 had 3 visits per square vs 2 in 2008, the number of species per visit per square still was slightly higher in 2009 (12.9 \pm 0.4 vs 12.2 \pm 0.4 in 2008; $P = 0.04$ tested in a generalized linear mixed model with square as a random effect). In the GLM model without accounting for landscape variables, Irrigated sub-area had the highest number of species (mean \pm SE 22.90 \pm 1.6), being higher than SPA (20.70 \pm 1.15; $P=0.09$ marginally significant), Dry (19.60 \pm 1.19; $P=0.001$) and Mixed sub-area (18.20 \pm 0.90; $P=0.0006$) (Table 2 and Fig. 2). However, the minimal adequate GLM model for richness of species showed that the number of butterfly species diminished with increasing mean field size, and increased with both the number of trees and large shrubs (Table 2). Quadratic relationships of the predictor variables were not significant. Once accounted for these significant variables of landscape in the model, the differences in richness of species changed among sub-areas. SPA and Dry have a similar

Table 2. Minimal adequate GLMs explaining butterfly species richness and abundance of individuals per 2x2km square.

	Year	Landscape and habitat variables			Treatment (Sub-areas)			
		Mean field size	No. of trees	No. large shrubs	Treatment Irrigated	Treatment Dry	Treatment Mixed	Treatment SPA
Species richness models								
without habitat variables	+	****			Reference	-*	-***	-·
with habitat variables	+	****	-**	+*	+*	Reference		+*
Abundance models								
year 2008			-**			-****	Reference	-***
year 2009			-***			-***	Reference	-***

The sign (+/-) of the β coefficient for each predictor variable included in the model is shown; the significance of the β coefficients are indicated as: **** p<0.0001, *** p<0.001, ** p<0.01, * p<0.05, · p<0.1

“Reference” refers to the treatment (agricultural sub-area) that has the highest value of species richness or abundance of individuals, which is set first in the model, so that the rest of contrasts are relative to the reference treatment.

number of species ($P = 0.10$), but SPA being significantly higher than Mixed ($P = 0.0138$) and Irrigated ($P = 0.029$). Interactions tested were not significant.

The effect of treatment (sub-area) on the abundance of butterflies relied on the year (Fig. 3), as showed by a significant interaction between these two factors in the GLM of abundance (year*treatment: $P = 0.067$ marginally significant; year*Irrigated vs year*Dry, Wald test =-2.44, $P = 0.015$). So, we did GLMs for each year separately. Best models for 2008 and 2009 included the same variables (Table 2). In both years, the abundance of butterflies

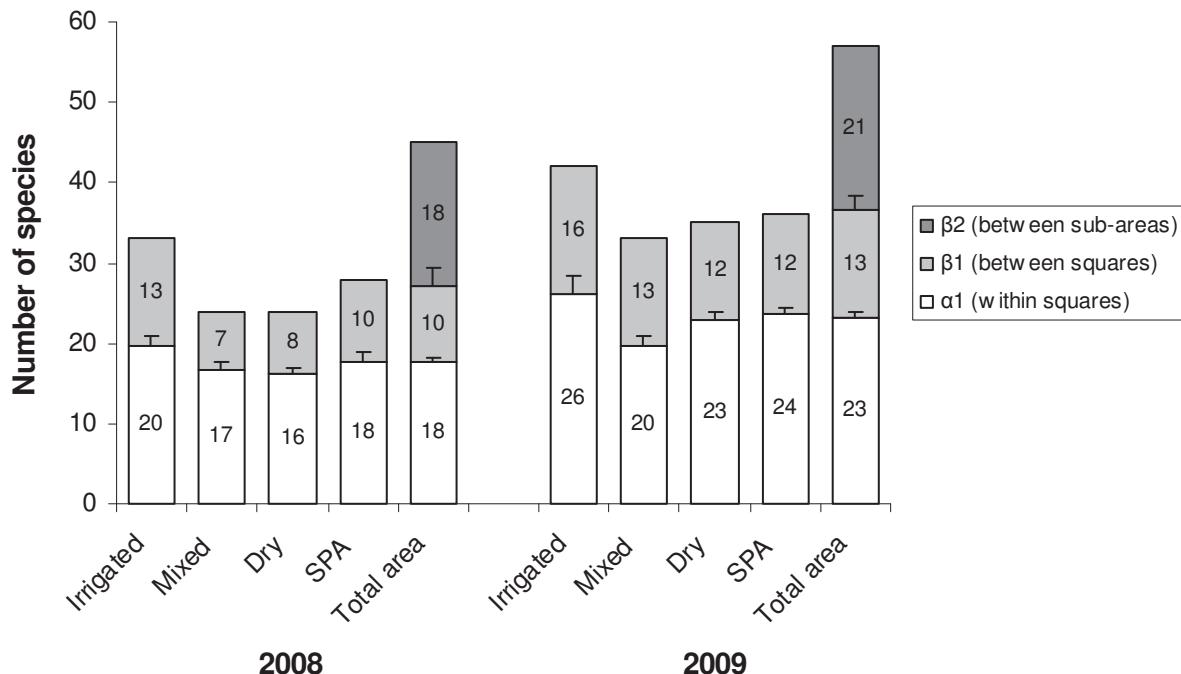


Fig. 2. Mean α - and β -diversity components of butterfly species richness at three different spatial scales (squares, sub-areas and total area) in 2008 and 2009. Error bars represent standard error of the mean for α -diversity in all sub-areas and for β -diversity in the total area.

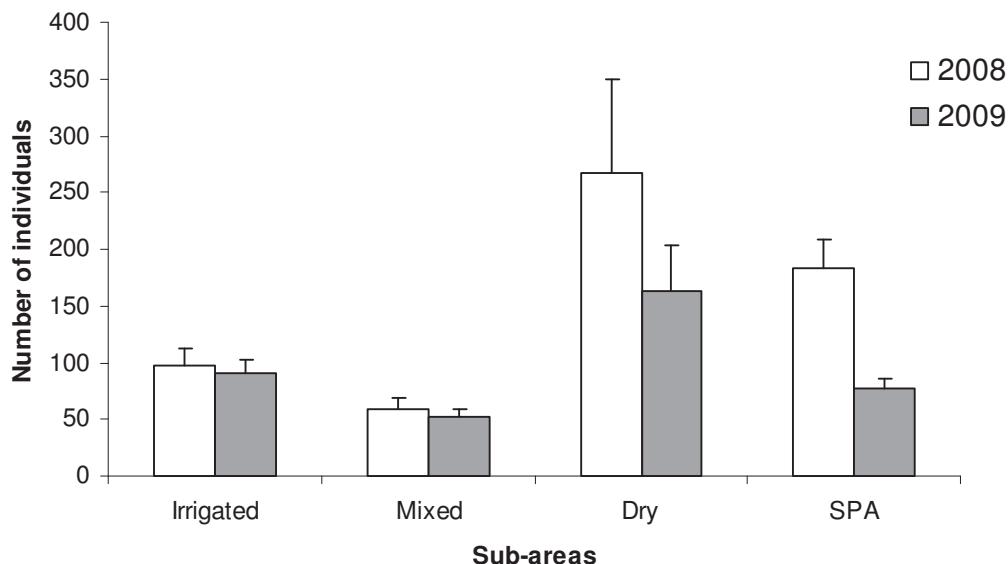


Fig. 3. Mean number (\pm SE) of butterfly individuals sampled per visit per square in each sub-area ($N=10$ visits per square per sub-area in 2008 and 15 in 2009).

diminished with increasing mean field size. In 2008, Dry and SPA had the highest butterfly abundance, being significantly higher than Irrigated ($P < 0.001$) and Mixed ($P < 0.001$). In 2009, Dry again had the highest abundance followed by Irrigated ($P = 0.0004$), SPA ($P = 0.019$), and Mixed ($P < 0.0001$; Fig. 3).

The diversity partitioning chart (Fig. 2) showed a similar pattern for 2008 and 2009 in which total species richness by sub-area (γ_s) was higher in Irrigated followed by SPA, Dry and Mixed sub-areas. The high species richness in the Irrigated sub-area was due to high values of alpha and beta components indicating high diversity at two different scales (i.e. within and between squares). The chart also showed high variability among sub-areas (i.e. high β_2), which accounted for more than a third of the total richness in the whole area (γ_T) in both years.

Figure 4 shows the differences in butterfly guild composition between sub-areas in 2008 and 2009 according to the NMDS ordination. It separates quite well irrigated (Mixed and Irrigated) and rainfed (Dry and SPA) sub-areas (i.e. rainfed sub-areas are placed in both years in the left below quadrant formed by the imaginary lines passing by 0.00 values). Dry and SPA had rather similar assemblages and they appeared intermixed. Mixed sub-area seemed to have the most different assemblages and Irrigated was in an intermediate position. In 2009, Dry squares showed quite different assemblages from the others, clustering rather apart and barely intermixed with SPA. Irrigated squares clustered in a compact group indicating similar

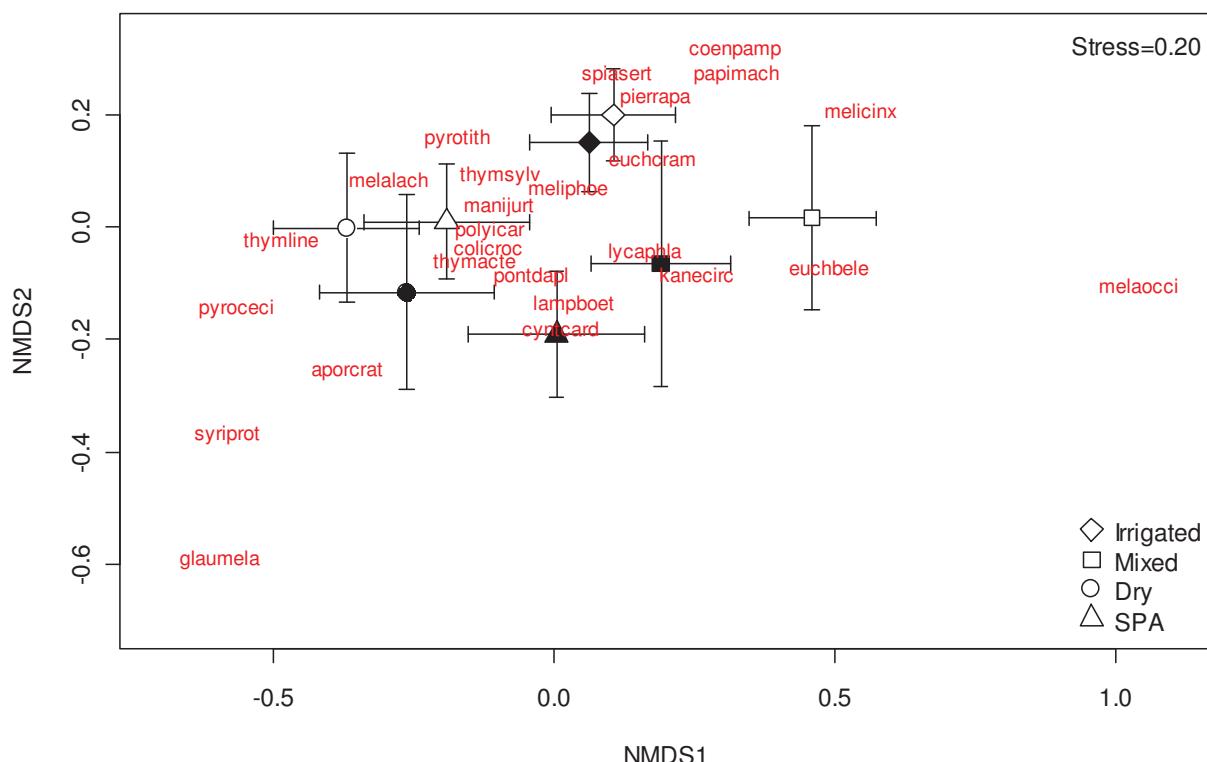


Fig. 4. NMDS plot for 2008 (empty symbols) and 2009 (filled symbols) with distances based on Bray-Curtis index. Symbols represent the mean (x,y) and bars indicate the coordinates ($\pm 95\%$ CI) by sub-area, based on the data from the five 2×2 km squares of each sub-area. Abundant species (> 25 individuals) are indicated with a combination of four (generic name) by four (species name) letters.

assemblages among them, with little change between years. Mixed squares were more scattered and kept heterogeneous assemblages as assessed by the long confidence bars (Fig. 4). Butterfly assemblages were significantly different among sub-areas according to PERMANOVA analyses. *A posteriori* tests showed differences between all pairs of treatments except for Dry and SPA in 2008, and for Mixed and SPA in 2009 (Supplementary material Table S2). Distance-based permutational linear models found mean field size (pseudo- $F=3.83$, $P < 0.001$), number of trees ($p-F=4.12$, $P < 0.001$) and number of shrubs ($p-F=2.09$, $P = 0.023$) as significantly important variables for explaining between-square differences in species assemblages (Table 3). After fitting these explanatory variables as covariates, in PERMANOVA, significant differences were still found for year ($p-F=5.66$, $P < 0.001$), sub-area ($p-F=3.96$, $P < 0.001$) and their interaction ($p-F=2.18$, $P < 0.001$). *Post-hoc* tests after fitting covariates found that significant differences were found between Mixed and Dry, Mixed and SPA and Irrigated and SPA in 2008, while in 2009 there were significant differences between Dry and SPA and Irrigated and Mixed

(Table 4) (same results were obtained with dataset B, except for differences between Dry and SPA in 2009 that were not significant; data do not shown).

Table 3. Results of the permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA).

	df	SS	MS	F	P(perm)
Covariates	3	8611.96	2870.65	5.20	0.0001
Year	1	3119.63	3119.63	5.66	0.0001
Treatment (Sub-area)	3	6545.49	2181.83	3.96	0.0001
Year x Treatment	3	3602.32	1200.77	2.18	0.0001
Residual	29	15995.49	551.57		
Total	39	37874.88			

df: degrees of freedom; SS: Sum of squares; MS: Mean square; F statistic; P (perm): P value

Covariates fitted in the PERMANOVA are mean field size, number of trees and number of shrubs, which significantly explained the multivariate distances calculated among sampling sites (i.e. squares) in a distance-based permutational linear model using DISTLM_forward software (Anderson, 2003).

Table 4. Results of the PERMANOVA *a posteriori* tests comparing pairs of treatments once fitted for covariates and year (see table 3).

	2008				2009			
	Irrigated	Mixed	Dry	SPA	Irrigated	Mixed	Dry	SPA
Irrigated	---	n.s.	n.s.	0.047	---	0.039	n.s.	n.s.
Mixed	n.s.	---	0.018	0.018	0.039	---	n.s.	n.s.
Dry	n.s.	0.018	---	n.s.	n.s.	n.s.	---	0.039
SPA	0.047	0.018	n.s.	---	n.s.	n.s.	0.039	---

Only significant results (i.e. $P < 0.05$) are provided; n.s.= no significant.

4. Discussion

Results presented here show that butterfly diversity was higher in the irrigated agricultural landscape than in dry cereal-steppe landscapes (i.e. Dry and SPA sub-areas). In contrast, cereal-steppe landscapes had the highest abundance of butterfly individuals. Dry sub-area had the highest abundance of butterflies but lower diversity than Irrigated sub-area. SPA sub-area, subjected to specific agri-environmental conservation measures (i.e. Special Protection Area for birds; see Oñate et al., 2007), ranked second or third in butterfly species

diversity and abundance, which suggests that this area could hold favorable conditions for birds (Oñate et al., 2007), but not so good for butterflies. Finally, Mixed sub-area hosted the less diverse and less abundant butterfly assemblage maybe due to the recent introduction of the irrigation system, as in order to set up the water pipes, soil was completely removed in many field margins, potentially disturbing their communities.

Statistical models showed that butterfly species richness was negatively related to mean field size at the landscape level and positively to the number of trees and large shrubs along transects. In agricultural landscapes, a smaller field size may be related to higher amount of field margins (Smith et al., 2010), a suitable habitat for butterflies in farmlands (e.g. Sparks & Parish, 1995; Meek et al., 2002). Trees and shrubs may provide some butterfly species with food resources, a more sheltered microclimate and corridor-like structure (e.g. Merckx et al., 2009, Merckx et al., 2010). Once accounted for these features of landscape, most of the between-subarea differences in species richness disappeared, suggesting a significant role of landscape complexity underlying the observed pattern of species richness. This might partly explain why the Irrigated sub-area, with the smallest mean field size and the highest number of trees and large shrubs, held the highest number of butterfly species. These features of landscape are likely to be characteristic of conventional irrigated landscapes, as the farmers in irrigated landscape have more diversity of crops, obtain higher crop yield and income per hectare leading to smaller farms and field sizes relative to dry farmlands (see Table 1) (Gómez-Limón et al., 2007). Moreover, a higher availability of water, transported via channels and furrows, can allow a greater development of vegetation (including trees and shrubs), all of which may increase habitat availability, heterogeneity and connectivity, benefiting butterfly diversity (Dover, 1997; Dover and Sparks, 2000; Weibull et al., 2000; Benton et al., 2003; Merckx et al., 2010).

On the other hand, the fact that the study area is located in Mediterranean climate may explain, or at least emphasize, the differences among sub-areas, with the most intensively cultivated area (in terms of irrigation surface, crop yields and N input; Table 1) supporting the highest butterfly diversity. The study area experiences a severe water deficit during the summer drought which, like in other Mediterranean areas, affects development and reproduction of plants and animals (Blondel and Aronson, 1999). For plants this may imply a decline in primary production thus reducing the amount of food and nectar resources for butterflies (Murphy et al., 1983). In fact, water availability (aridity) has been shown to be a determinant factor of

distribution for richness of butterfly species in Mediterranean areas (Stefanescu et al., 2011). Therefore, water deficit may be considerably buffered in irrigated Mediterranean areas, where field margins can remain green until late summer providing feeding resources and shelters for butterflies and caterpillars, and thus likely improving their diversity (Stefanescu et al., 2004). This idea seems to be supported by the fact that the general decrease of butterfly abundance per survey in 2009 (Fig. 3) was probably due to a lower rainfall in spring-summer of 2009 (May: 21 mm; May-August: 64 mm) than that of 2008 (May: 92 and May-August: 113 mm). In addition, the pattern of change in butterfly abundance between years was consistent with the hypothesis of a buffering of water deficit in irrigated areas, i.e., the between-year change of abundance was much sharper in Dry (-39%) and SPA (-58%) than in Irrigated (-7.4 %) and Mixed (-12.9%) sub-areas. Characteristics of landscape affecting to the butterfly abundance, such as the mean field size, did not change between years. Overall, both availability of water in summer and landscape features seem to shape patterns of butterfly diversity and abundance. However, it is difficult to tease apart both effects, so further detailed studies would be need to ascertain their relative contribution.

Differences in species assemblages among some of the sub-areas may indicate distinct environmental conditions which would favor rather different assemblages in each sub-area and year, thus contributing to the overall diversity of the study area. In fact, differences between sub-areas in landscape characteristics (field size and number of trees and shrubs) explained a significant portion of the dissimilarities in species assemblage between sub-areas (Table 3). However, once accounted for these differences of landscape, some between-subarea differences in their assemblages remained, suggesting that other factors which we have not taken into account could also influence (e.g. wild flowers). Further studies are needed for identifying factors contributing to shape different butterfly assemblages in Mediterranean agricultural landscapes.

Notwithstanding the results, our study should not be interpreted as a plea for irrigation since the environmental costs of introducing such a system may be greater than the benefits. Dam and water channel construction and flooding of highland valleys, among other infrastructures, may have dramatic effects on biodiversity over large areas (McCartney, 2009). Irrigation also implies a greater use of fertilizers and herbicides that could cause the eutrophication of habitats and have negative effects on regional biodiversity (Oostermeijer and van Swaay, 1998; Dover

and Sparks, 2000). In any case, what could be learned from this study is that irrigated agricultural landscapes may enhance butterfly species diversity relative to the agricultural landscapes which are being replaced (i.e. dry cereal steppe) in Mediterranean areas, provided that this change is accompanied by increasing landscape heterogeneity. The latter emphasizes the importance of maintaining heterogeneous landscapes for promoting both butterfly diversity and abundance in agricultural landscapes as already supported by many studies (e.g. Abós, 2002; Benton et al., 2003; Rundlof and Smith, 2006, but see Batáry et al., 2011 for a caution against the increase of habitat heterogeneity in low-intensity agricultural landscapes). Moreover, an important percentage of total richness in the overall area belongs to between-subareas diversity, and irrigated farmland adds the highest number of new species to the whole of species in the study area. Therefore, this significant increase in diversity at regional scale promoted by the presence of irrigated farmland should be taken into account in management and conservation planning of dry cereal steppes. However, in spite of a lower diversity, butterfly abundance was higher in Dry and SPA sub-areas (i.e. dry cereal steppe) especially during 2008 (Fig. 3). In these sub-areas butterflies and caterpillars may constitute a more abundant trophic resource for insects and birds (Wilson et al., 1999), achieving a greater importance in the ecosystem functioning. A way to improve the conditions for butterfly diversity in cereal steppes might be through promoting scattered trees and shrubs along field margins (Table 1) (but see Batáry et al., 2011). This measure would provide shelter for butterflies (Dover, 1997; Dover and Sparks, 2000; Merckx et al., 2010) and fresher microclimatic conditions in the shade during hot dry summer months in widely exposed agricultural landscapes such as cereal steppes. Yet the possible benefits of these particular measures for butterflies in the study area should be further adequately tested.

Conclusion

Conventional irrigated farming system (i.e. gravity fed) supported higher butterfly diversity (alfa, beta and gamma) than the dry cereal farming system (i.e. cereal steppes) under Mediterranean climate. Landscape complexity explained the observed pattern of diversity. Smaller field sizes, and thus likely a greater amount of field margins, along with higher number of trees and (large) shrubs, positively correlated with butterfly diversity and shaped species assemblages in the studied agro-ecosystems. These butterfly diversity-related landscape features were more common in the conventional irrigated system and could be inherent in this type

of farmland. Thus landscape of the irrigated farming system contrasts with the characteristic sparse vegetation, widely exposed cereal-steppe landscape. Additionally, irrigated farmland could also benefit butterflies providing food resources and shelter for adults and caterpillars by buffering the summer water deficit and consequent lowered primary production characterizing Mediterranean climate. In fact, availability of water (both by rainfall and irrigation) seems to explain the year-to-year variation in abundance of butterflies in the study area. This potential role of water availability for butterflies adds to that found structuring butterfly species richness in other Mediterranean areas (Stefanescu et al., 2004 and 2011). In spite of a lower diversity, the cereal-steppe agro-ecosystem supported up to three times higher abundance of butterflies than the irrigated farmlands, highlighting an important role of the dry cereal farmlands for influencing also on other plant and animal groups. Thus, although the conservation concern of the butterfly species assemblages in the studied farmland systems is low (i.e. 9.8 % of the species listed as near-threatened at European level in the whole area and < 7.5 % in the cereal-steppe sub-areas) its role in the functioning of these agro-ecosystems may be important (e.g. food resources, pollinators).

Our results also stress the importance of encouraging studies on farmland biodiversity in different (bioclimatic) regions to ascertain the particular biological responses to environmental and human-induced constraints on different regions. This would permit to design region-specific agri-environmental management schemes, likely optimizing the conservation of biodiversity in agro-ecosystems (Whittingham et al., 2007)

Table S1. Number of individuals of each butterfly species recorded in each agricultural sub-area of the study area in 2008 (before the slash) and 2009 (after the slash).

Species	Irrigated	Mixed	Dry	SPA	Total
<i>Aglais urticae</i>	5 / 2	0 / 0	0 / 0	1 / 0	6 / 2
<i>Antocharis cardamines</i>	0 / 7	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 7
<i>Aporia crataegi</i>	0 / 7	0 / 1	0 / 214	0 / 7	0 / 229
<i>Argynnis pandora</i>	0 / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 1
<i>Aricia cramera</i>	0 / 3	6 / 2	0 / 3	1 / 1	7 / 9
<i>Callophrys rubi</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 20	0 / 1	0 / 21
<i>Carcharodus alceae</i>	1 / 6	0 / 1	0 / 0	0 / 0	1 / 7
<i>Carcharodus baeticus</i>	0 / 0	0 / 0	1 / 2	0 / 0	1 / 2
<i>Coenonympha glycerion</i>	0 / 0	0 / 0	1 / 0	0 / 0	1 / 0
<i>Coenonympha pamphilus</i>	47 / 121	65 / 44	13 / 7	43 / 38	168 / 210
<i>Colias alfaciensis</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 2	0 / 0	0 / 2
<i>Colias crocea</i>	101 / 123	34 / 40	145 / 218	164 / 118	444 / 499
<i>Cynthia cardui</i>	4 / 70	7 / 45	4 / 158	5 / 35	20 / 308
<i>Euchloe belemia</i>	7 / 1	10 / 2	0 / 4	0 / 2	17 / 9
<i>Euchloe crameri</i>	44 / 5	15 / 0	0 / 16	4 / 2	63 / 23
<i>Glucopsyche alexis</i>	0 / 5	0 / 2	0 / 0	0 / 0	0 / 7
<i>Glucopsyche melanops</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 98	0 / 12	0 / 110
<i>Gonepteryx rhamni</i>	0 / 0	0 / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 1
<i>Hipparchia semele</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	1 / 0	1 / 0
<i>Hipparchia statilinus</i>	0 / 0	0 / 1	0 / 0	0 / 7	0 / 8
<i>Inachis io</i>	1 / 3	0 / 0	0 / 0	0 / 0	1 / 3
<i>Issoria lathonia</i>	1 / 2	7 / 3	0 / 6	1 / 2	9 / 13
<i>Kanetisa circe</i>	1 / 2	1 / 41	1 / 0	5 / 9	8 / 52
<i>Lampides boeticus</i>	5 / 17	9 / 11	4 / 49	8 / 24	26 / 101
<i>Lasiomma megera</i>	2 / 3	0 / 0	0 / 2	0 / 1	2 / 6
<i>Leptotes pirithous</i>	0 / 6	1 / 1	1 / 0	1 / 5	3 / 12
<i>Lycaena alciphron</i>	11 / 8	0 / 0	0 / 0	0 / 0	11 / 8
<i>Lycaena phlaeas</i>	14 / 22	5 / 22	4 / 14	35 / 38	58 / 96
<i>Maniola jurtina</i>	42 / 92	29 / 77	161 / 37	207 / 64	439 / 270
<i>Melanargia lachesis</i>	211 / 278	17 / 97	996 / 527	462 / 156	1686 / 1058
<i>Melanargia occitanica</i>	0 / 0	92 / 1	0 / 0	0 / 50	92 / 51
<i>Melitaea cinxia</i>	1 / 28	8 / 64	0 / 0	0 / 1	9 / 93
<i>Melitaea phoebe</i>	10 / 56	15 / 27	14 / 35	33 / 48	72 / 166
<i>Melitaea trivia</i>	0 / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 1
<i>Ochlodes venata</i>	3 / 3	0 / 0	0 / 0	0 / 0	3 / 3
<i>Papilio machaon</i>	13 / 14	4 / 4	5 / 2	0 / 0	22 / 20
<i>Pararge aegeria</i>	2 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0	2 / 0
<i>Pieris brassicae</i>	1 / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0	1 / 1
<i>Peris napi</i>	4 / 3	0 / 0	0 / 0	0 / 0	4 / 3
<i>Pieris rapae</i>	157 / 162	81 / 33	33 / 79	51 / 15	322 / 289
<i>Polygonia c-album</i>	1 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0	1 / 0
<i>Polyommatus albicans</i>	0 / 1	0 / 0	0 / 1	2 / 0	2 / 2
<i>Polyommatus bellargus</i>	0 / 0	0 / 1	0 / 3	0 / 6	0 / 10
<i>Polyommatus icarus</i>	102 / 94	59 / 38	232 / 154	236 / 201	629 / 487
<i>Pontia daplidice</i>	18 / 53	14 / 33	42 / 87	44 / 37	118 / 210
<i>Pseudophilotes panoptes</i>	1 / 2	0 / 0	0 / 0	0 / 0	1 / 2
<i>Pyrgus armoricanus</i>	0 / 1	0 / 1	0 / 0	1 / 0	1 / 2
<i>Pyrgus malvoides</i>	0 / 3	0 / 0	0 / 1	0 / 1	0 / 5
<i>Pyrgus onopordi</i>	0 / 4	0 / 1	0 / 0	0 / 3	0 / 8
<i>Pyronia bathseba</i>	0 / 0	0 / 0	13 / 7	3 / 0	16 / 7
<i>Pyronia cecilia</i>	0 / 0	0 / 0	76 / 23	33 / 20	109 / 43
<i>Pyronia tithonus</i>	95 / 67	83 / 89	742 / 507	244 / 126	1164 / 789
<i>Satyrium acaciae</i>	0 / 0	0 / 0	6 / 2	0 / 0	6 / 2
<i>Satyrium esculi</i>	0 / 0	0 / 2	0 / 0	0 / 0	0 / 2
<i>Spialia sertorius</i>	8 / 24	1 / 3	0 / 3	4 / 7	13 / 37
<i>Syrichtus proto</i>	0 / 0	0 / 0	19 / 24	5 / 8	24 / 32
<i>Thymelicus acteon</i>	17 / 23	11 / 35	68 / 95	72 / 61	168 / 214
<i>Thymelicus lineola</i>	4 / 0	0 / 4	26 / 5	73 / 15	103 / 24
<i>Thymelicus sylvestris</i>	46 / 37	16 / 44	63 / 33	100 / 33	225 / 147
<i>Tomasius ballus</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 1	0 / 1
<i>Zegrus eupheme</i>	0 / 1	0 / 0	0 / 1	0 / 1	0 / 3
Total	980 / 1362	590 / 771	2670 / 2439	1839 / 1156	6079 / 5728

Table S 2. Results of the PERMANOVA *a posteriori* tests comparing pairs of treatments. Monte Carlo asymptotic P-values are shown.

	2008		2009	
	t	P	t	P
Irrigated-Mixed	2.6777	0.0109*	2.2669	0.0236*
Irrigated-Dry	4.0926	0.0017*	3.8779	0.0022*
Irrigated-SPA	3.1568	0.0094*	3.1859	0.0050*
Mixed-Dry	5.0905	0.0004*	3.419	0.0029*
Mixed-SPA	3.9492	0.0027*	1.6411	0.1081
Dry-SPA	0.6753	0.6519	2.3595	0.0255*

* indicate significant results ($P < 0.05$)

Capítulo 2

*Winners and losers of agricultural intensification:
Species-specific responses of butterflies to irrigation in
Mediterranean farmlands*

*Ganadores y perdedores de la intensificación agraria:
respuestas específicas de las mariposas al regadío en
paisajes agrícolas mediterráneos*

Artículo en revisión

Ganadores y perdedores de la intensificación agraria: respuestas específicas de las mariposas al regadío en paisajes agrícolas mediterráneos

Resumen

La intensificación agrícola a través de la irrigación aumenta la producción de los cultivos, especialmente en las regiones mediterráneas, pero puede afectar negativamente al medio ambiente y a la biodiversidad. Sin embargo, apenas sabemos cómo responden las diferentes especies a la intensificación por regadío, lo que impide reconciliar la producción agrícola y la conservación de la biodiversidad. En este trabajo estudiamos cómo responden de manera individual las 31 especies de mariposas más abundantes y cuál es la respuesta funcional de toda la comunidad a un gradiente de intensificación agrícola por irrigación en un agroecosistema mediterráneo del noroeste de España. Para ello, censamos las mariposas presentes en 20 unidades de muestreo de 2x2 km de lado durante la primavera y el principio del verano en dos años consecutivos. Se usaron modelos lineales generalizados para analizar los cambios en la abundancia de cada especie y en la diversidad funcional de la comunidad respecto a las principales características ambientales, condensadas en los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales (ACP). Además, usando la técnica del “fourth-corner”, se evaluaron los cambios en los rasgos funcionales de la comunidad de mariposas respecto a los dos ejes del ACP. El primer eje del ACP representa el gradiente de irrigación y los cambios que conlleva en el paisaje, como un aumento en la anchura y longitud de los linderos y del número de arbustos grandes ($>2,5$ m de diámetro). El segundo eje del ACP está definido por el número de arbustos pequeños en los linderos por un lado y el número de árboles por otro. Dieciocho (58%) de las 31 especies estudiadas respondieron a los gradientes ambientales definidos por los dos ejes del ACP. Diez especies (32%) respondieron al gradiente de irrigación – cinco (16%) positivamente y cinco (16%) negativamente – mientras que nueve especies (29%) se vieron favorecidas por un mayor número de arbustos y una (3%) por la abundancia de árboles en los linderos. Las especies favorecidas por el regadío son de distribución principalmente europea y tienen rasgos más adaptables, mientras que las que se vieron perjudicadas son mayoritariamente mediterráneas y poseen rasgos más sensibles (es decir, sólo tienen una generación por año y una mayor especialización de hábitat); esto fue confirmado por el análisis “fourth-corner”. En las

zonas con menor porcentaje de regadío, las comunidades de mariposas estuvieron constituidas tanto por especies generalistas como por especialistas para estos rasgos, pero según aumentó el porcentaje de regadío la diversidad funcional disminuyó, y las comunidades de las zonas más irrigadas estuvieron dominadas por especies generalistas. Nuestros resultados sugieren que el regadío afectó profundamente a los patrones de abundancia de un tercio de las especies de mariposas de este ecosistema agrícola. En este estudio se sugieren medidas agro-ambientales dirigidas a aumentar la superficie y la calidad de los hábitats disponibles para las mariposas, destacando la importancia que tienen los arbustos como refugio, particularmente en las zonas de secano.

Winners and losers of agricultural intensification: Species-specific responses of butterflies to irrigation in Mediterranean farmlands

Félix J. González-Estébanez^{1,*}, Sergio García-Tejero¹, Patricia Mateo-Tomás^{2,3}, Ángel De Frutos⁴, Pedro P. Olea^{2,5}

¹ Department of Biodiversity and Environmental Management, University of León, 24071 León, Spain

² Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC, (CSIC-UCLM-JCCM), Ronda de Toledo s/n, 13071 Ciudad Real.

³ Departamento de Biología Aplicada, Universidad Miguel Hernández, Avda. de la Universidad, s/n, 03202 Elche, Alicante.

⁴ Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC, Avda. Nuestra Señora de la Victoria s/n, 22700 Jaca (Huesca), Spain

⁵ Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid, Spain

Abstract

Agricultural intensification through irrigation fosters crop production, particularly in Mediterranean regions, but it can negatively affect the environment and biodiversity. Yet, we hardly know how species respond to this irrigation-mediated intensification, hampering to reconcile production and biodiversity conservation. Here, we studied the individual response of the 31 most abundant butterfly species and the functional response of the whole assemblage to a gradient of agricultural intensification via irrigation in a Mediterranean agro-ecosystem of NW Spain. We surveyed butterflies at 20 2x2 km squares during spring and early summer in two consecutive years. Individual species abundances and functional diversity were regressed using generalised linear models on the first two axes of a principal components analysis (PCA) that summarised the main environmental characteristics; while fourth corner analysis was used to relate assemblage life history traits to these same axes. The first PCA axis was defined by the extent of irrigation and some habitat changes it entails, such as an increase in field margin width and length, and in the number of large shrubs. The second PCA axis was determined by the number of small shrubs and trees in field margins. Eighteen (58%) of the 31 studied species responded to the environmental gradient defined by the two PCA axes. Ten species (32%) responded to the irrigation gradient – five (16%) positively and five (16%) negatively – while nine species (29%) were favoured by the number of small shrubs and one (3%) by tree abundance. Species favoured by irrigation (winners) tended to have European distribution and more adaptable life-history traits, while those disfavoured (losers) often had Mediterranean distribution and more sensitive traits (i.e. monovoltinism, high habitat and trophic specialization), these results being

confirmed by the fourth corner analysis. In drier sites, butterfly assemblages contained both generalists and specialists for these traits, but functional diversity decreased and assemblages were mainly restricted to generalist species as irrigation increased. Our results suggest that irrigation heavily altered the abundance patterns of a third of the butterfly species in these farmlands. Specific agri-environmental measures for conservation are suggested, focusing on increasing surface and quality of the available habitats and on the importance of shrubs as shelters for butterflies, particularly in dry cereal farmlands.

Key-words: Agricultural intensification, Butterflies, Species-specific responses, Irrigation, Mediterranean landscapes, Spain.

1. Introduction

Modern agriculture highly impacts natural ecosystems (Krebs et al 1999) since recent developments in production methods and policies have transformed land-use patterns all over the world (Turner and Meyer 1994). Agricultural intensification, which reduces ecological heterogeneity (Benton et al 2003) and the amount and quality of available habitat (Dover and Sparks 2000), has led to a remarkable loss of biodiversity in the European farmlands during the last decades (Krebs et al 1999; Donald et al 2001; Benton et al 2003). Intensification of agricultural landscapes can occur via irrigation, through the increase in mechanization and input of agrochemicals, and by the spreading of monocultures (Benton et al 2003; José-María et al 2010). In the last 50 years, irrigation has grown 117% worldwide, while rainfed systems have decreased 0.2% (FAO 2011). Irrigation may foster socio-economic benefits, but it negatively impacts aquatic ecosystems (Baldock et al 2000; Varela-Ortega et al 2002), increases soil salinization and reduces crop rotation and fallow surface (Ruiz 1990; Herrero and Snyder 1997; Stoate et al 2001).

In Central and Northern Europe irrigation is used to improve production in dry summers (Wriedt et al 2009), while in Southern Europe it is essential for several crops (Bartolini et al 2010; Van der Velde et al 2010) to compensate the summer drought that marks Mediterranean regions (Blondel et al 2010). In Spain, irrigated fields cover 3.5 million ha (14% of the agricultural area, 7% of the Spanish total surface; Gómez-Limón et al 2009) and yield 64% of

the national crop production (Gómez-Limón 2008). However, irrigated crops consume 75% of the national water resources (Gómez-Limón et al 2009) and their extension threatens “high natural value farmlands” devoted to dry extensive agriculture (i.e. cereal steppes; Oñate et al 2007) by altering the local landscape (González-Estébanez et al 2011).

In the Mediterranean Basin, the effects of irrigation have been studied on birds, among which some species responded negatively (e.g. Tella and Forero 2000; Brotons et al 2004; Laiolo 2005; De Frutos and Olea 2008; De Frutos et al 2015), and on bats, which were favoured by the watering structures (e.g. Lisón and Calvo 2011). The few studies on invertebrate fauna have found positive effects of irrigation on insect diversity and/or abundance (González-Estébanez et al 2011 for butterflies; Pérez-Fuertes et al 2015 for several arthropod groups).

Most studies on arthropods in agro-environments focus on diversity and abundance at the assemblage or community levels (see e.g. Weibull et al 2000; Ouin and Burel 2002; González-Estébanez et al 2011; Batáry et al 2012; Pérez-Fuertes et al 2015), giving only partial information and few clues for the conservation of particular species. In fact, assemblage-level results can be complex to interpret as the response to agricultural intensification varies among species, underlining the necessity to study species-specific responses (Daily 2001). This would provide more complete information about the target assemblage, improve our predictions on disturbance effects and render more specific guidelines for conservation of threatened species. Also, knowing how species with different life histories respond to intensification from a functional perspective allows to give more general results and guidelines, and to compare communities at very broad spatial scales (Dray and Legendre 2008). Studying the functional responses of communities is a sensible approach since these are selected by environmental conditions and resources based on their life history traits (Southwood 1977). Therefore relating both in a direct approach seems a logical step forward in ecological knowledge (McGill et al 2006) and may help understanding how specialist species are affected by agricultural intensification (Filippi-Codaccione et al 2010).

In this paper, we study the specific response of butterflies to agricultural intensification through irrigation in a Mediterranean landscape. Our goal is to know if irrigation and the habitat changes it entails benefit, harm or have no effect on the most abundant butterfly species in the area. To do this, we analysed the response in terms of abundance of individual species to a decreasing gradient of intensification, from irrigated to rainfed crops. Further, we tested if

irrigation influenced the life history traits and functional diversity of the whole assemblages, as we predict that butterfly responses will depend on their habitat requirements and species attributes (Burel et al 1998). We expect that sensitive species (e.g. univoltine, monophagous, poor dispersers) and those with Mediterranean distribution, adapted to the summer drought, will be the most adversely affected by irrigation. On the other hand, species with broader geographical distribution and adaptable traits (e.g. multivoltine, polyphagous, good dispersers) will be benefited, or at least not adversely affected, by this agricultural practice.

2. Materials and methods

2.1 Study area

Data were collected in the southeast of León province (northwest Spain) in an agricultural landscape that extends approximately 1,500 km². The area is located in the supra-Mediterranean bioclimatic level of the Mediterranean bioclimatic region, at 800 m a.s.l.; precipitations vary between 436 and 515 mm and annual average temperature between 8 and 13 °C (Penas et al 1995).

The study area comprises a mixture of crops (> 90% of the total surface) arranged in four contiguous sub-areas with different degrees of agricultural intensification, as assessed in terms of irrigated area, fallow surface, nitrogen inputs and crop yields (see Table 1 in González-Estébanez et al 2011 for more details). (i) The irrigated sub-area (Irrigated), with a conventional irrigation system (i.e. gravity-fed) for over 20 years and an extension of approximately 34,000 ha. (ii) The mixed sub-area (Mixed) subjected to transformation throughout the study period from dry farmland to modern irrigated crops (i.e. irrigated by sprinkler). When the study was made irrigated crops only covered 15% of the 66,575 ha of the sub-area. (iii) The dry sub-area (Dry) comprises a surface of approx. 30,000 ha of rainfed crops. (iv) The environmentally protected sub-area (SPA) is similar to Dry sub-area but submitted to specific agri-environmental conservation measures since 2000, when it was declared SPA (Special Protection Area for birds) (DGMN 2003). It occupies an extension of slightly more than 30,000 ha. Additional information about the study area is provided in González-Estébanez et al (2011).

2.2 *Butterfly surveys*

Within each sub-area, we randomly selected five 2 x 2 km squares (20 squares in total), where two 1-km-long separate transects were established (i.e. a total of 40 transects were selected in the study area). Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperoidea) were surveyed along transects applying the method described by Pollard and Yates (1993), i.e. walking at a steady pace recording all butterflies present within 2.5 m to each side and 5 m in front of the observer. Surveys were carried out with temperatures above 20 °C and wind speeds below three on the Beaufort scale.

Sampling took place twice in 2008 (in June and July) and three times in 2009 (in May, June and July), with approximately one month between visits. In each visit, each transect was surveyed twice (i.e. back and immediately forth). Transects within the same square were always recorded on the same day.

When necessary, butterflies were caught with a net, identified and immediately released. Specimens of genus *Pyrgus* were collected for further study in laboratory following the method of Fernández-Rubio (1980). All individuals were identified to species level and followed the nomenclature in García-Barros et al (2013).

For each butterfly species, several life history traits were retrieved from the bibliography (Supplementary Table S1) to help interpreting the analyses on individual species and to analyse species responses from a functional perspective. Some commonly used traits were considered: mean species body size (measured as the mean of male and female wingspan), dispersal ability (four classes from bad to good dispersers), voltinism (univoltine / bivoltine / multivoltine; i.e. one, two, three or more generations per year), Species Temperature Index (STI; calculated as the average of the mean temperature values of the 50 x 50 km geographical information system quadrats where the species is present), Species Specialisation Index (SSI; four classes from habitat specialists to generalists), larval trophic specialisation (monophagous / oligophagous / polyphagous; i.e. food plants belong only to one genus, one family or to different families) and larval food preference (classified as graminoid or forb feeders). Further details on how SSI and STI were calculated can be found in Supplementary Table S1.

2.3 Landscape variables

To characterise better the intensification gradient, we measured seven environmental explanatory variables that could influence butterfly abundance somehow: either by affecting adult dispersal (mean field size, total field margin length), altering food plant composition (percentage of total surface under irrigation), determining habitat availability (field margin width) or providing shelter (small and large shrubs and trees). Mean field size was measured as the average size of all fields in each 2 x 2 km square. Percentage of irrigated crops in each square was calculated on a digital land-use layer using ArcGIS 9.2 and then checked in field surveys. Field margin width was calculated as the average left and right field margin widths measured every 200 m along each transect. For each transect, we measured total track (sand roads) length in a 0.5 km buffer as a proxy for total field margin length, and counted the number of trees and small (<2.5 m in either length or width) and large (>2.5 m) shrubs in field margins using 25-cm-resolution aerial photographs taken in 2008 (Junta de Castilla y León, <http://www.goolzoom.com>, GoolInvent S.L.U., accessed May 2011; see González-Estébanez et al 2011 for more details).

2.4 Statistical analysis

We used for analysis the highest number of individuals of each species detected in either forward or backward transect survey to avoid considering the same individuals twice. For each species, we calculated the mean annual abundance at each 2 x 2 km square as the sum of the mean abundance of June 2008 and 2009, plus the mean abundance of July 2008 and 2009, plus the abundance of May 2009.

Some environmental variables were highly correlated, so a principal component analysis (PCA) was carried out to summarize most of the variation in these data. The first two PCA axes were used as explanatory variables in the models to assess the influence of environmental characteristics on butterfly abundance, life history traits and functional diversity. Generalised linear models (GLMs) were carried out to analyse the response of individual species abundance using both negative binomial and quasi-Poisson error distributions, but only the results of the model with the lowest dispersion were finally considered. Only species with mean annual abundance higher than 10 individuals were included in these analyses.

To explore if the environmental characteristics can filter species assemblages according to their life history traits, a fourth-corner analysis was carried out (Dray and Legendre 2008). This analysis requires three data matrices: traits x species, species abundance x sites and environmental variables x sites (i.e. PC1 and PC2 values in each 2 x 2 km square). The analysis measures the relationship between species traits and environmental variables through species abundance data and tests the result using permutations (9999 in our case).

Linear models were used to analyse the effect of environmental variables on the functional diversity of each life history trait. First, a dissimilarity matrix between species was calculated using Gower dissimilarity (1 - Gower similarity; Gower 1971) separately for each trait. Then, functional diversity for each trait was calculated at each 2 x 2 km square using Rao's entropy, which takes into account species abundance data (Botta-Dukát 2005). Finally, the possible effect of PC1 and PC2 on functional diversity was tested using classical linear models as data followed a normal distribution.

In the analyses, life history traits were considered continuous variables, except for larval food preference, which was binary. Mean species body size and STI were already continuous variables, while the other variables rank species along increasing gradients of mobility, reproduction and habitat and food specialisation, so analysing them as continuous variables seems appropriate and meaningful. Larval food preference was converted into two binary variables (graminoid and forb-feeders) indicating the presence (1) or absence (0) of the character for each species.

Due to the conservation focus of the paper and considering the “Precautionary Principle”, significance level was raised to 0.1 (i.e. P-values lower than 0.1 were considered significant) in order to reduce the chances of making Type II error (Buhl-Mortensen 1996). On the other hand, to deal with the potential problem derived from multiple statistical tests, and thus controlling for the Type I error, we calculated the q-value and the false discovery rate (FDR; Storey and Tibshirani 2003). We set FDR level at 10% (q-value = 0.10) so any significant ($P < 0.10$) test was considered to remain significant if its q-value was lower than 0.10.

Analyses were carried out using R statistical package (R Development Core Team 2012).

3. Results

A total of 11,807 individuals belonging to 61 species were observed during the transect surveys (see Table 2). Of these, 31 species met the requirements for statistical analyses (i.e. more than 10 individuals per year on average).

The first two axes of the PCA represented 71.3% of the variance. The first axis accounted for 57.0% of the variance and was mainly loaded by percentage of irrigated fields, number of large shrubs and total track length on its positive side and by mean field size on its negative side (Table 1). It separated Irrigated sites from those of other sub-areas (Fig. 1).

Table 1. Loadings of the original variables on the first two axis of the principal component analysis.

	PC1	PC2
Percentage of irrigated fields	0.475	0.153
Mean field size	-0.324	0.379
Number of trees	0.280	0.673
Number of large shrubs	0.415	0.154
Number of small shrubs	0.275	-0.583
Field margin width	0.330	-0.126
Total track length	0.472	0.014

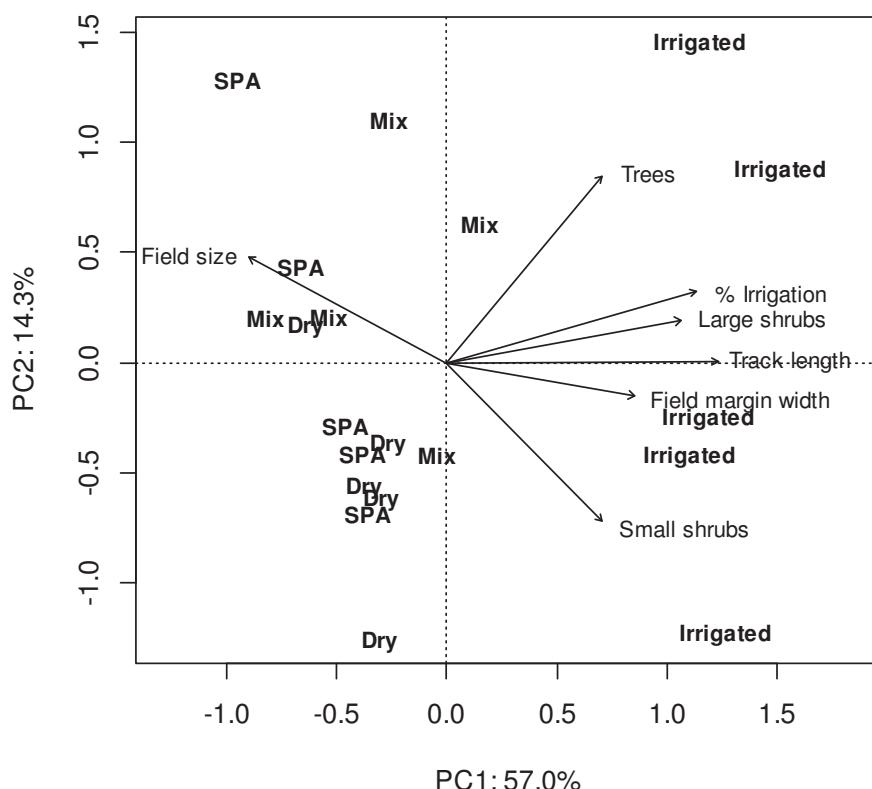


Fig. 1. Principal component analysis of the seven measured environmental variables. Surveyed squares of each agricultural regime are indicated in bold face.

Table 2. Generalised linear model results with the response of individual butterfly species abundance to the first two principal components, which summarised the original environmental variables. Abundance values in each sub-area are also given.

Species name	PC1			PC2			Error distribution	Dispersion n	Abundance*			
	P value	q-value	Response e	P value	q-value	Response e			Irrigate d	Mixed	Dry	SPA
<i>Melanargia lachesis</i>	0.7622	0.1814		0.0033	0.0176	negative	n.b.	1.31	245	57	762	309
<i>Pyronia tithonus</i>	0.1291	0.0754		0.0072	0.0230	negative	n.b.	0.85	81	86	625	185
<i>Polyommatus icarus</i>	0.4564	0.1409		0.0503	0.0804	negative	n.b.	2	108	56	209	280
<i>Colias crocea</i>	0.7071	0.1813		0.0309	0.0549	negative	n.b.	2.49	117	39	194	149
<i>Maniola jurtina</i>	0.5160	0.1495		0.4060	0.2952		n.b.	2.64	67	53	99	137
<i>Pieris rapae</i>	<0.0001	0.0006	positive	0.8180	0.4960		n.b.	3.78	162	57	59	34
<i>Coenonympha pamphilus</i>	0.0173	0.0192	positive	0.2857	0.2285		n.b.	0.85	109	70	11	47
<i>Aporia crataegi</i>	0.1810	0.0754		0.0730**	0.1061	negative	n.b.	0.35	9	1	214	8
<i>Vanessa cardui</i>	0.6820	0.1813		0.9510	0.5014		n.b.	1.91	56	32	89	27
<i>Thymelicus acteon</i>	0.0142	0.0189	negative	0.0185	0.0388	negative	n.b.	3.06	20	23	82	67
<i>Thymelicus sylvestris</i>	0.9060	0.1948		0.2060	0.1831		n.b.	4.75	42	31	49	68
<i>Pontia daplidice</i>	0.3180	0.1132		0.8370	0.4960		n.b.	3.69	36	24	67	42
<i>Melitaea phoebe</i>	0.8150	0.1845		0.9500	0.5014		n.b.	2.56	40	30	33	60
<i>Glauopsyche melanops</i>	0.0364	0.0346	negative	0.0192	0.0388	negative	n.b.	0.22	0	98	98	12
<i>Melitaea cinxia</i>	0.6106	0.1696		0.9716	0.5014		n.b.	0.13	29	68	0	1
<i>Melanargia occitanica</i>	0.1700	0.0754		0.3840	0.2925		quasi-Poisson	15.58	0	47	0	50
<i>Lycnaea phlaeas</i>	0.4587	0.1409		0.0016	0.0128	positive	n.b.	3.78	20	16	13	42
<i>Pyronia cecilia</i>	0.0105	0.0189	negative	0.0007	0.0112	negative	n.b.	1.09	0	0	50	27
<i>Lampides boeticus</i>	0.2740	0.1074		0.1910	0.1831		n.b.	3.16	11	10	27	16
<i>Thymelicus lineola</i>	0.0750	0.0500	negative	0.2031	0.1831		n.b.	0.49	2	2	16	44
<i>Euchloe crameri</i>	0.1758	0.0754		0.6553	0.4368		n.b.	0.95	27	8	16	4
<i>Spirulia sertorius</i>	0.0129	0.0189	positive	0.0929**	0.1143	negative	n.b.	0.91	21	3	2	8
<i>Kanetisa circe</i>	0.1460	0.0754		0.2480	0.2088		n.b.	0.3	2	21	1	7
<i>Sloperia proto</i>	0.0563	0.0417	negative	0.0194	0.0388	negative	n.b.	0.76	0	0	22	7
<i>Callophrys rubi</i>	0.1675	0.0754		0.0065	0.0230	negative	n.b.	0.49	0	0	20	1
<i>Papilio machaon</i>	0.0444	0.0370	positive	0.9141	0.5014		n.b.	0.34	14	4	4	0
<i>Euchloe belemia</i>	0.7420	0.1814		0.2050	0.1831		n.b.	1.83	5	7	4	2
<i>Issoria lathonia</i>	0.4650	0.1409		0.4270	0.2970		n.b.	0.46	3	6	6	3
<i>Lycnaea alciphron</i>	0.0002	0.0006	positive	0.1038	0.1186		quasi-Poisson	0.27	12	0	0	12
<i>Pyronia bathseba</i>	0.3229	0.1132		0.0921**	0.1143	negative	quasi-Poisson	2.54	0	0	10	2
<i>Aricia cramera</i>	0.8306	0.1845		0.7397	0.4734		quasi-Poisson	1.2	2	5	3	1

*Abundance values as calculated for the analysis: mean June 2008 and 2009 + mean July 2008 and 2009 + May 2009, rounded to 0 decimals

**Indicates false positive (Type I error) according to FDR analysis and q-value
n.b. = negative binomial. Significant P-values ($P < 0.1$) are indicated in bold face

The second axis represented 14.3% of the variance and related mainly to number of trees on the positive side and small shrubs on the negative side. This axis did not separate sub-areas so clearly, but four Mixed sites lay on the positive side and four Dry sites on the negative side, while SPA farmlands were scattered along this axis.

GLMs found that 18 species (58.1%) were associated with the first two PCA axes, while 13 species (41.9%) were indifferent to them. Five species (16.1%) responded positively to the first PCA axis (i.e. they were positively associated with irrigation; *Pieris rapae* (L.), *Coenonympha pamphilus* (L.), *Spialia sertorius* (Hoffmannsegg), *Papilio machaon* L. and *Lycaena alciphron* (Rottemburg)) and five negatively (i.e. they were negatively associated with irrigation; *Thymelicus acteon* (Rottenburg), *Glauopsyche melanops* (Boisduval), *Pyronia cecilia* (Vallantin), *Thymelicus lineola* (Ochsenheimer) and *Sloperia proto* (Ochsenheimer)). The second PCA axis influenced 13 species, 12 of them (38.7%) negatively (i.e. they were positively affected by the number of small shrubs). These twelve species included the four most abundant species (*Melanargia lachesis* (Hübner), *Pyronia tithonus* (L.), *Polyommatus icarus* (Rottenburg) and *Colias crocea* (Fourcroy)) and four out of the five species negatively affected by irrigation (*T. acteon*, *G. melanops*, *P. cecilia* and *S. proto*, see above). Finally, *Lycaena phlaeas* (L.) was the only species positively influenced by the second PCA axis, likely favoured by the number of trees in field margins. FDR analysis showed that three species *Aporia crataegi* (L.), *S. sertorius*, and *Pyronia bathseba* (Fabricius) could be false positives in their relationships with the second PCA axis (i.e. *q-value* >0.10; Table 1).

The fourth corner analysis found significant relationships between several life history traits and the first PCA axis. Voltinism, SSI and the proportion of forb feeders increased and SST decreased with irrigation (Table 3). This means that as intensification increased, species tended to have more generations per year and were less demanding about their habitat requirements (higher values of SSI imply that the species can live in a wider range of habitat types). Also, there were higher proportions of species whose larvae feed on forbs and which their populations extend to colder regions as irrigation increased (i.e. the proportion of European to Mediterranean species increased).

Further, the linear models on functional diversity revealed that trait variability decreased for SSI, STI and forb-feeding as irrigation increased. This means that butterfly assemblages were more diverse for these traits in drier sites, which permitted a higher evenness of species

Table 3. Responses of species traits (Fourth corner analysis) and functional diversity to the first two principal components, which summarised the original environmental variables.

	Fourth corner analysis				Functional diversity			
	PC1		PC2		PC1		PC2	
	p-value	response	p-value	response	p-value	response	p-value	response
Mean species wingspan	0,8506		0,7241		0,6150		0,6200	
Dispersal ability	0,2758		0,1246		0,1090		0,1570	
Voltinism	0,0076	positive	0,0882		0,1920		0,5180	
Species Temperature Index (STI)	0,0053	negative	0,2642		0,0029	negative	0,6778	
Species Specialization Index (SSI)	0,0363	positive	0,7579		0,0178	negative	0,9112	
Larval trophic specialization	0,5353		0,5395		0,3080		0,1550	
Larval food preference	Graminoids	0,0627	0,5619		0,0587		0,6570	
	Forbs	0,0106	positive	0,2047	0,0338	negative	0,2653	

ranging from habitat generalists to habitat specialists, from northerners to southerners and from forb to graminoid feeders. However, as irrigation increased, assemblages were more restricted to habitat generalists, species from northern latitudes and forb feeders.

4. Discussion

Our study showed that both the environmental gradient determined by irrigation and the amount of small shrubs and trees in field margins influenced the abundance of 16–18 out of 31 (51.6%–58.1%, relying on application of FDR) butterfly species studied in the area. Five species (16.1%) responded positively and five negatively to irrigation, while 9–12 species (29%–38.7%, see above) were favoured by small shrubs and one (3%) by trees. These patterns make sense in the context of Mediterranean agricultural landscapes.

Mediterranean climates are characterised by a severe summer drought, when water becomes a limited resource and imposes constraining conditions to the flora and fauna, butterflies being particularly affected (Stefanescu et al 2004, 2010; González-Estébanez et al 2011). During millennia, living beings have adapted to this climate, developing strategies such as aestivation (summer dormancy), limiting their populations to the available resources and timing their reproduction period accordingly (Blondel et al 2010). In rainfed agriculture, crops have to stand the summer drought with the consequent drop in yield. Lower crop yield implies lower rent prices so farmers convert field margins in arable lands to increase production. On the other hand, irrigation increases crop yield but entails important changes on the agricultural landscape. New tracks are built to place the irrigation canals, which require wider field margins where more shrubs and trees can grow, favoured by water availability even during the summer drought. These new environmental conditions seem to allow biota from wetter places to colonize

irrigated field margins.

The new species that colonized irrigated farmlands increased butterfly diversity over the other dry agricultural sub-areas (González-Estébanez et al 2011), although most of them were rather common (generalists) species, like in the majority of agricultural areas in Europe (Ekroos et al 2010). Contrary to specialists, which are quite sensitive to landscape changes (Thomas 2000; Öckinger and Smith 2006), generalists can remain unaffected or even take advantage of the new conditions. Species like *P. rapae*, *C. pamphilus*, *S. sertorius*, *P. machaon* and *L. alciphron*, with a European distribution, responded positively to irrigated field margins where they could find their food plants, which remained in vigorous conditions during the whole season thanks to the increased water availability. The lengthening of the favourable season may allow butterflies to have more generations per year (multivoltinism; Roff 1983; Stearns 1992), promoting population growth and facilitating the species adaptation to a changing environment (Altermatt 2010). This may be the case of the first four species aforementioned, which can develop multiple generations under favourable conditions, likely boosting their abundance in irrigated farmland. In contrast, *L. alciphron* was the only monovoltine species favoured by irrigation and the only one classified as Near Threatened at the European Union (EU27) level (van Swaay et al 2011), being also rare and very localized in the study area. This species avoids areas with high water deficit (Tolman and Lewington 2002), like *P. rapae* does during the summer drought (Shapiro 1980), which explains its preference for irrigated farmlands.

On the other hand, irrigation seem to have been detrimental to some species such as *T. acteon*, *G. melanops*, *P. cecilia*, *T. lineola* and *S. proto*, which preferred dry farmland. These species feed on grasses or small plants adapted to Mediterranean conditions, abundant in dry field margins and replaced by better competitors such as forbs in irrigated farmlands. For these butterflies irrigation implies a destruction of their habitat. Further, the drying up of field margins in rainfed farmlands causes a decline in primary production and a reduction in food and nectar resources (Murphy et al 1983). Mediterranean butterflies thus tend to be resource specialists with only one generation per year (univoltine), synchronizing their life cycle to optimally exploit the seasonally limited resources (Danks 2006). This leads to smaller population sizes, which contribute to make these species poorer competitors and more vulnerable to habitat changes (Thomas 2000; Öckinger and Smith 2006). This is the case of *G. melanops*, *P. cecilia* and *S. proto* (Stefanescu et al 2010; García-Barros et al 2013), which were absent from the irrigated

sub-area, where they could hardly compete with the multivoltine generalists that inhabit field margins. Others, like *T. acteon* (a protected species at European level, i.e. near threatened; van Swaay et al., 2011) and *T. lineola* were present in all sub-areas but thrived mainly in dry farmlands, probably because, in the north of the Iberian Peninsula, they prefer dry biotopes (García-Barros et al 2013).

Another major group of species did not show any significant response to the irrigation gradient. This group was composed by widespread butterflies with adaptable life history traits, which easily adjust to changing environmental conditions, allowing them to outcompete others for food and territory and to attain great abundances especially in dry farmland (e.g. *M. lachesis*, *P. tithonus*, *P. icarus*, *C. crocea* or *Maniola jurtina* (L.)). Those regionally abundant species often possess large local populations, which can generate many emigrants for the neighbouring patches (Gaston 1998; Cowley et al 2001).

Interestingly, the four most abundant butterflies (*M. lachesis*, *P. tithonus*, *P. icarus* and *C. crocea*), which did not respond to the irrigation gradient, and four out of five species preferring dry farmlands (*T. acteon*, *G. melanops*, *P. cecilia* and *S. proto*) were favoured by the number of small shrubs in field margins. Shrubs offer sites to rest and protection from wind (Dover et al 1997; Pywell et al 2004) and high temperatures, which in the study area often reach over 30 °C from June to August. Shrubs may thus act as keystone structures (i.e. a distinct spatial structure supplying essential resources for other species; see Tews et al 2004) providing shade and shelter, and also as stepping stones for butterfly dispersion like hedges do in other habitats (Dover 1990; Dover and Sparks 2000; Kuussaari et al 2007). Presence of shrubs may allow butterflies to move between patches of nectar plants and breeding areas or to get access to additional resources (Dunning et al 1992), or may simply favour the colonization of new habitats (Dover and Sparks 2000). This could be especially important for species with low dispersal abilities (Öckinger and Smith 2006) and becomes crucial in fragmented landscapes (Dover and Sparks 2000; Thomas 2000) like our study area. On the other hand, trees only favoured one species, *L. phlaeas*, likely by providing shelter as occurs with moths (Merckx et al 2010). However, trees were probably too scarce in our study area, particularly in dry subareas, to have a clear influence on the studied butterflies.

The analyses on life history traits confirmed some of the patterns found for individual species. As irrigation increased, assemblages tended to have higher proportions of species with

a higher number of generations per year and lower temperature requirements, were habitat generalists and fed mainly on forbs. Further, while drier sites allowed the presence of species with different habitat specialisation, temperature ranges and larval food preference, as irrigation increased, trait diversity became more limited. In summary, intensification favoured butterflies with more adaptable traits (generalists) and limited the proliferation of more delicate species (specialists) as already acknowledged for birds (Filippi-Codaccione et al. 2010). It should be underlined that the analyses on traits did not find any response to the second PCA axis, while those on individual butterflies found that several species (including the most abundant ones) responded to the number of small shrubs. This underlines the complementarity of both approaches and the fact that shrubs may benefit butterflies regardless of their life history traits.

Conservation implications

From a conservation perspective, irrigation should be implemented carefully since it can alter the whole ecosystem. Minimizing water loss from canal leakages and irrigation (i.e. using sprinklers instead of surface irrigation) may reduce ecological impact, but conditions would probably still differ between irrigated and rainfed field margins. As a general measure, increasing the extent of uncultivated surfaces – field margins and fallow fields – can also benefit butterflies, since these are their only suitable habitats in highly intensified agricultural landscapes. This is particularly true for dry crops, where widening field margins would multiply the habitat available for rainfed-adapted butterflies and their food plants, and allow shrubs to grow large and abundant, providing shelter and shade and favouring butterfly dispersion. According to our results, increasing the number of shrubs might benefit 9 to 12 species (see above), including four of the five butterflies negatively affected by irrigation (*T. acteon*, *G. melanops*, *P. cecilia* and *S. proto*). In our study area, field margins virtually only occur adjacent to tracks, but uncultivated strips could also be left between crops, further increasing habitat surface and improving overall connectivity. Fallow fields may also provide habitat for butterflies and their quality can be improved by sowing legumes, as occurs in 15% of the fields in the study area, following the directions of the Fauna and Flora subsidy (Spanish Ministry of Agriculture, Fisheries and Food RD. 708/2002). However, a better measure would be letting fields lay fallow for longer periods (more than one year), which favours plant succession and results in more structurally complex and heterogeneous habitats for butterflies, at least during the first three years (Steffan-Dewenter

and Tscharntke 1997). Finally, to assure their implementation, agri-environmental measures should be subsidized and complemented with direct information to farmers on the benefits they entail, such as the savings derived from biological control (Schmitzberger et al 2005). Such measures, aimed to increase the quality and available habitat for butterflies, fit well within the new CAP requirements 2014–2020 (http://ec.europa.eu/agriculture/cap-post-2013/index_en.htm), in which farmers will have to compulsorily fulfil from 2015 to receive the “Green Direct Payment”.

5. Conclusions

In this study, we show that agricultural intensification through irrigation affects the spatial distribution patterns of some butterfly species. The high water availability in irrigated farmland may provide green and wet field margins throughout the summer drought, fostering primary production and food resources for butterflies and caterpillars, allowing opportunistic butterflies to colonize these areas. However, while irrigation may increase local butterfly diversity (González-Estébanez et al 2011), some species adapted to Mediterranean environments and with less adaptable traits may be displaced or even disappear. On the other hand, our study highlights the importance of small shrubs in field margins for a significant portion of butterfly species, particularly those associated to dry areas, likely by offering them places to rest protected from sun and wind. From a conservation perspective three criteria should be considered when protecting a landscape: species richness, diversity and rarity (see Baz and García-Boyero 1995). With this in mind, an effective management measure in agricultural landscapes where the implementation of irrigation is needed may be to maintain landscape heterogeneity (Weibull et al 2000; Atauri and De Lucio 2001; Weibull et al 2003; González-Estébanez et al 2011; De Frutos et al 2015). A mosaic of rainfed and irrigated crops with an extensive network of wide field margins with shrubs could offer a greater variety of resources, allowing the coexistence of a great number of species with different needs, from the most common to the rarest. Yet, this measure should be further tested.

Our study supports that arthropod responses to agricultural intensification differ between Mediterranean and Atlantic climates (see González-Estébanez et al 2011; Pérez-Fuertes et al 2015). However, more studies are needed on this topic (José-María et al 2010) to better know species responses to man-induced environmental changes. This will allow resource

managers to propose effective agri-environmental measures for specific bioclimatic regions, optimizing the conservation of biodiversity in agro-ecosystems (Whittingham et al 2007).

Supplementary Table 1. Life history traits of the 59 analysed* species.

	Species	Specialisation	Index (SSI) ⁴	Larval trophic specialisation ⁵	Larval food preference
<i>Aglais urticae</i>	24.9	3	2	7.87	1
<i>Antocharis cardamines</i>	19.3	2	1	8.30	4
<i>Aporia crataegi</i>	31.1	2	1	9.14	3
<i>Argynnis pandora</i>	33.8	3	1	11.92	2
<i>Aricia cramera</i>	12.6	2	3	14.28	4
<i>Calliphrys rubi</i>	13.4	1	1	8.57	3
<i>Carcharodus alceae</i>	12.7	3	3	11.14	3
<i>Carcharodus baeticus</i>	12.7	1	3	13.12	1
<i>Coenonympha glycerion</i>	18.1	1	1	7.83	1
<i>Coenonympha pamphilus</i>	14.8	2	3	8.96	4
<i>Colias alfacciensis</i>	24.6	2	3	9.94	2
<i>Colias crocea</i>	23.9	4	3	10.69	4
<i>Cynthia cardui</i>	27.7	4	3	9.04	4
<i>Euchloe belemia</i>	22.4	3	2	15.65	2
<i>Euchloe crameri</i>	21.5	2	2	12.79	4
<i>Glauopsyche alexis</i>	14.7	1	1	9.59	3
<i>Glauopsyche melanops</i>	13.8	1	1	13.26	2
<i>Gonepteryx rhamni</i>	28.5	3	1	8.81	4
<i>Hipparchia semele</i>	28.2	2	1	9.18	2
<i>Hipparchia statilinus</i>	26.5	2	1	11.83	3
<i>Inachis io</i>	28.8	3	3	8.84	4
<i>Issoria lathonia</i>	21.6	3	3	9.33	3
<i>Kanetisa circe</i>	35.5	2	1	11.07	4
<i>Lamprodes boeticus</i>	15.0	4	3	12.82	3
<i>Lasiomma megera</i>	21.9	3	3	10.39	4

Supplementary Table 1. Continued.

<i>Leptotes pirithous</i>	12.9	4	3	12.82	2	3	Forb
<i>Lycena alciphron</i>	17.8	1	1	9.53	2	1	Forb
<i>Lycena phlaeas</i>	13.8	3	3	9.29	4	1	Forb
<i>Maniola jurtina</i>	25.1	2	1	9.85	4	2	Graminoid
<i>Melanargia lachesis</i>	27.1	2	1	13.09	4	2	Graminoid
<i>Melanargia occitanica</i>	26.5	2	1	13.79	2	2	Graminoid
<i>Melitaea cinxia</i>	20.3	1	1	9.60	3	2	Forb
<i>Melitaea phoebe</i>	21.9	2	2	10.91	4	2	Forb
<i>Melitaea trivia</i>	19.2	1	2	10.97	1	1	Forb
<i>Ochlodes venata</i>	15.5	2	2	8.58	4	2	Graminoid
<i>Papilio machaon</i>	39.0	4	3	9.28	4	3	Forb
<i>Pararge aegeria</i>	21.3	3	3	9.71	3	2	Graminoid
<i>Pieris brassicae</i>	29.1	4	3	9.29	4	3	Forb
<i>Pieris napi</i>	23.1	3	3	8.21	3	2	Forb
<i>Pieris rapae</i>	22.8	4	3	9.63	4	3	Forb
<i>Polygonia c-album</i>	27.1	3	3	8.60	3	3	Forb
<i>Polyommatus bellargus</i>	15.9	1	3	10.19	3	2	Forb
<i>Polyommatus icarus</i>	13.4	3	3	9.07	4	2	Forb
<i>Pontia daplidice</i>	21.5	4	3	10.43	3	3	Forb
<i>Pseudophilotes panoptes</i>	10.9	1	1	13.97	3	1	Forb
<i>Pyrgus armoricanus</i>	12.8	2	2	10.70	3	2	Graminoid
<i>Pyrgus malvooides</i>	11.0	2	2	11.61	4	2	Graminoid
<i>Pyronia bathseba</i>	20.6	2	1	13.54	4	2	Graminoid
<i>Pyronia cecilia</i>	18.2	2	1	14.06	4	1	Forb
<i>Pyronia tithonus</i>	19.3	2	1	10.86	3	2	Forb
<i>Satyrium acaciae</i>	13.3	1	1	10.21	3	1	Forb
<i>Satyrium esculi</i>	15.8	2	1	13.33	4	1	Forb

Supplementary Table 1. Continued.

<i>Spiraea sertorius</i>	11.2	1	2	10.44	4	1	Forb
<i>Syrichthus proto</i>	12.9	1	1	14.16	1	1	Forb
<i>Thymelicus acteon</i>	12.2	2	1	11.31	4	2	Graminoid
<i>Thymelicus lineola</i>	11.8	1	1	8.69	1	2	Graminoid
<i>Thymelicus sylvestris</i>	13.3	1	1	9.87	2	2	Graminoid
<i>Tomares ballus</i>	14.1	1	1	14.91	2	2	Forb
<i>Zegris eupheme</i>	24.3	2	1	13.59	1	2	Forb

* Species Temperature Index values were not available for *Polyommatus albicans* and *Pyrgus onopordi* and so these species were excluded from the analyses.

¹ Mean wingspan of both sexes.² Dispersal ability ranges from poor (1) to good (4) dispersers.³ Species with one (1), two (2) or more than (3) generations per year.⁴ Mean of the mean temperatures where the species is present.⁵ The species is present in 0-25 (1), 25.1-50 (2), 50.1-75 (3), 75.1-100 (4) percent of the different habitat types according to Stefanescu et al 2010.⁶ Larval food plants restricted to one genus (1), one family (2), several families (3). Literature where trait data were retrieved is shown below indicated with the annotation number of traits in the heading.

1. García-Barros E, Munguira MI, Stefanescu C and Vives-Moreno A (2013) Lepidoptera Papilionoidea. In: Ramos MA et al (eds). Fauna Ibérica Vol 37. Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC. Madrid pp. 1213 [In Spanish].
2. Pollard E and Eversham BC (1995) Butterfly monitoring 2 -interpreting the changes-. In: Pullin, A. S. (ed.). Ecology and conservation of butterflies. Chapman and Hall, pp. 23-36. // Dennis, R. L. H. and Shreeve, T. 1996. Butterflies on British and Irish offshore islands. - Gem Publ. // and personal observations.
3. Tolman T and Lewington R (1997) Collins Field Guide. Butterflies of Britain & Europe. HarperCollins Publishers Ltd.
4. Stefanescu C personal communication.
5. Stefanescu C, Carnicer J and Peñuelas J (2010) Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterflies: the negative synergistic forces of climate and habitat change. Ecography 34:353-363.

Capítulo 3

Comunidades de mariposas en las estepas cerealistas de España: situación, amenazas y posibles soluciones

Butterfly communities in cereal steppes of Spain: status, threats and possible solutions

Manuscrito

Comunidades de mariposas en las estepas cerealistas de España: situación, amenazas y posibles soluciones

Félix J. González-Estébanez¹, Sergio García-Tejero¹, Pedro P. Olea^{2,5}

¹ Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Universidad de León, 24071 León, España

² Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC, (CSIC-UCLM-JCCM), Ronda de Toledo s/n, 13071 Ciudad Real, España

⁵ Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid, España

1. Introducción

La agricultura cubre en la actualidad el 40% de la superficie terrestre total, y ha tenido desde su aparición hace miles de años, un impacto importante sobre los ecosistemas (TILMAN *et al.*, 2002). En las últimas décadas los sistemas agrarios se ha intensificado notablemente, lo que ha conducido a una disminución de la biodiversidad a nivel mundial (TILMAN *et al.*, 2002; BENTON *et al.*, 2003; GREEN *et al.*, 2005). En el entorno europeo, el uso agrícola domina el paisaje, representando casi la mitad de la superficie de la Europa de los 27 (STOATE *et al.*, 2009).

En el caso de Europa, la Política Agraria Común (PAC) ha estado enfocada a aumentar la producción de los cultivos mediante la intensificación agraria, lo que ha provocado profundos cambios en el hábitat (PETIT & FIRBANK, 2006). Aún sabiendo que la mitad de las especies del continente Europeo dependen de los paisajes agrícolas (STOATE *et al.*, 2001) y que son por tanto enclaves básicos de nuestros ecosistemas, la pérdida de biodiversidad se sigue produciendo a un ritmo acelerado (KREBS *et al.*, 1999; DONALD *et al.*, 2001; BENTON *et al.*, 2003; VAN SWAAY *et al.*, 2010). En este sentido VAN SWAAY *et al.* (2010) revelan que un tercio de las 482 mariposas que vuelan en Europa han sufrido un declive de sus poblaciones desde el año 2000, estando un 9% en la categoría de amenazadas y otro 10% en la de casi amenazadas. Además, la mayoría de estas especies se encuentran en enclaves del sur de Europa y su mayor amenaza es la pérdida de hábitat debido a los cambios en las prácticas agrícolas y a la pérdida de los usos tradicionales (VAN SWAAY *et al.*, 2010) (ver Fig. 3 en introducción).

España es uno de los principales productores agrarios a nivel europeo con un 34% de superficie destinada a tierras de cultivo (16.984.656 ha) (MAGRAMA, 2015) y se encuentra mayoritariamente bajo clima mediterráneo. Uno de los paisajes agrícolas más singulares de

nuestro entorno son las áreas de cereal de secano, llamadas estepas o pseudo-estepas cerealistas (SUÁREZ *et al.*, 1997; OÑATE *et al.*, 2007) y que predominan en las llanuras de Castilla y León, ocupando 3.486.200 ha (OÑATE & ÁLVAREZ-GUILLÉN 1997). Estos paisajes agrícolas llevan asociadas unas comunidades de mariposas características, aunque, como en el resto de paisajes agrícolas europeos, están compuestas por especies relativamente comunes (EKROOS *et al.*, 2010), con una proporción de estas especies con caracteres adaptados a ambientes mediterráneos. Aquí, los problemas asociados con la intensificación agrícola se combinan con la baja disponibilidad de agua durante la sequía estival, un factor clave para las mariposas (STEFANESCU *et al.*, 2004; STEFANESCU *et al.*, 2010; GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, 2011).

Aunque la mayoría de las mariposas pertenezcan a especies bien distribuidas en nuestro país, la gestión de su hábitat en los paisajes agrícolas no debe ser un problema menor para nosotros, ya que se han detectado fuertes regresiones generalizadas a nivel europeo incluso en especies que históricamente se han catalogado como comunes (VAN SWAAY & WARREN, 2006). Por esta razón resulta de vital importancia identificar cuáles son los principales factores que amenazan a las comunidades de lepidópteros en nuestros sistemas agrarios, teniendo en cuenta además que albergan gran cantidad de especies y ocupan una gran superficie.

La intensificación de la agricultura, como principal factor de riesgo para las comunidades de mariposas (VAN SWAAY *et al.*, 2010), puede ocurrir a través de un incremento en el uso de agroquímicos, la mecanización, el aumento de la superficie de monocultivos y de la introducción del regadío (véase BENTON *et al.*, 2003; JOSÉ-MARÍA *et al.*, 2010). Es precisamente este último caso, la introducción del regadío, el que posiblemente más afecte a las comunidades animales en las estepas cerealistas de España (véase PÉREZ-FUERTES *et al.*, 2015). En el caso de las mariposas, se puede afirmar que la introducción del regadío supone un impacto negativo para las comunidades de ropolóceros que vuelan en las estepas cerealistas (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, 2011, GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, en revisión). Esto se debe a que el mayor aporte de agua en los cultivos agrícolas y los cambios estructurales que el regadío conlleva, modifican la flora y el paisaje causando un cambio de la comunidad de mariposas. Como consecuencia se incrementa la abundancia y el número de especies con rasgos generalistas, pero disminuyen aquéllas más adaptadas a los ambientes mediterráneos, con rasgos propios de especies más especialistas, que resultan más sensibles o vulnerables

desde el punto de vista de su conservación (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, 2011).

El presente artículo tiene dos objetivos principales. Por un lado, el de caracterizar el hábitat y las comunidades de mariposas de las estepas cerealistas, y por otro, el de proponer medidas de gestión que mejoren la habitabilidad de las estepas cerealistas para las comunidades de mariposas a fin de aumentar su valor de conservación.

2. Material y métodos

2.1 Área de estudio: las estepas cerealistas

Las estepas cerealistas se componen de grandes superficies de cultivos de cereal de secano, leguminosas y barbechos que forman espacios homogéneos, abiertos y con vegetación escasa y muy dispersa (SUÁREZ *et al.*, 1997; OÑATE *et al.*, 2007) lo que les hace estar muy expuestas al viento y a la insolación. En España abarcan extensas áreas de Castilla y León, Valle del Ebro, Extremadura, Castilla-La Mancha y Almería (DE JUANA *et al.*, 1993) y están consideradas paisajes de alto valor natural porque albergan importantes poblaciones de aves esteparias (como la avutarda *Otis tarda* L., el cernícalo primilla *Falco naumanni* Fleischer o la calandria común *Melanocorypha calandra* L.) (SUÁREZ *et al.*, 1997; OLEA *et al.*, 2004; OÑATE *et al.*, 2007). Sin embargo, las estepas cerealistas son sistemas agrícolas económicamente marginales, con rendimientos por debajo de la mitad de la media de la Unión Europea (SUÁREZ *et al.*, 1997), por lo que están siendo sometidas a procesos de intensificación agraria gracias a las ayudas de la PAC.

Como acompañamiento a la reforma de la PAC, en 1992 se introdujeron una serie de medidas agroambientales que se agrupaban en el llamado “Programa de Estepas Cerealistas” y que se aplicaron de manera pionera en Castilla y León (OÑATE & ÁLVAREZ-GUILLÉN, 1997). El objetivo final que este programa perseguía hacer más extensivo el régimen agrícola y controlar los mercados al reducir los excedentes de producción. De este modo los agricultores contarían con unos complementos adicionales a las ayudas por hectárea de la PAC y jugarían un papel fundamental como “conservadores” de la naturaleza (OÑATE & ÁLVAREZ-GUILLÉN, 1997). Algunas de las actuaciones de partida de estas medidas de conservación fueron transformar algunos cultivos en pastos, la retirada de tierras de la producción, medidas específicas de protección de flora y fauna, prevención de incendios o el mantenimiento de tierras abandonadas

(OÑATE & ÁLVAREZ-GUILLÉN, 1997). Por contra, los procesos de intensificación llevados a cabo en los últimos años y en paralelo a estas actuaciones, se han dirigido fundamentalmente a la introducción de cultivos de regadío para aumentar la producción agraria y fijar la población en el medio rural. Estos cambios agrarios han beneficiado principalmente a unas pocas especies ligadas a las actividades humanas y generalmente con poco interés desde el punto de vista de su conservación, causando perjuicios al conjunto de especies nativas de los hábitats originales (DÍAZ *et al.*, 1993; GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, en revisión).

2.2 Caracterización de los paisajes agrícolas muestreados

En el área estudiada, situada en el sureste de León, las estepas cerealistas con un aprovechamiento de cereal en extensivo, ocupan unas 60.000 hectáreas. Aproximadamente la mitad de su superficie está declarada como Zona Especial de Protección para las Aves (ZEPA), por lo que está sujeta a medidas agroambientales específicas (más detalles en GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, 2011). Las estepas cerealistas consideradas en este estudio se corresponden con las subáreas “Dry” y “SPA” (Special Protection Area”) de GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.* (2011).

En esta zona se escogieron 10 cuadrículas de 2x2 km distribuidas al azar para caracterizar el paisaje y censar las mariposas. En ellas se cuantificó el tamaño de las parcelas, anchura de linderos/cunetas a ambos lados del camino, la presencia de árboles y arbustos en los linderos y el porcentaje de tierras en barbecho, tanto viejo (más de un año) como arado (menos de un año) utilizando el programa ArcGIS 9.2 y verificando su exactitud con comprobaciones de campo posteriores (ver detalles en Tabla 1 del capítulo 1 y del presente capítulo).

Table 1. Loadings of the original variables on the first two axis of the principal component analysis.

	%	N (nº de transectos)
Secano	7.69	65
Regadío	56.67	210

* Especies consideradas: *Crataegus monogyna*, *Cytisus scoparius*, *Fraxinus angustifolia*, *Juglans regia*, *Malus comunis*, *Populus nigra*, *Prunus sp.* (no es *P. spinosa*), *Prunus spinosa*, *Pyrus communis*, *Quercus pyrenaica*, *Quercus rotundifolia*, *Rosa sp.*, *Rubus sp.*, *Salix atrocinerea*, *Salix purpurea* subsp. *Lambertiana*, *Salix x erytroclados*, *Salix x secalliana*, *Sorbus domestica*.

2.3 Caracterización de las comunidades de mariposas

En cada cuadrícula de 2x2 km, las mariposas se censaron recorriendo dos transectos de 1 km de longitud y cuantificando los individuos presentes en 2,5 m a cada lado y 5 m hacia adelante del observador. De cada transecto se consideró el número máximo de individuos encontrados para cada especie a la ida o a la vuelta, para evitar contabilizar los mismos individuos dos veces. Los transectos se visitaron dos veces en 2008 (en junio y julio) y tres veces en 2009 (mayo, junio y julio) en días con poco viento (valores inferiores a cuatro en la escala de Beaufort). Para más detalles ver GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.* (2011)

Para caracterizar las comunidades de mariposas se cuantificó su abundancia y riqueza y su estatus de conservación de acuerdo a los criterios de VAN SWAAY *et al.*, (2011). Además, se estudió la composición de las comunidades respecto a sus características específicas, considerando seis rasgos funcionales, procedentes de diferentes fuentes bibliográficas y observaciones personales: (i) envergadura media, extraída de GARCÍA-BARROS *et al.*, (2013), como media aritmética de los tamaños medios de los machos y de las hembras; (ii) habilidad de dispersión, de acuerdo a STEFANESCU *et al.*, (2010) y completando los registros con observaciones personales. Se consideran cuatro categorías según la creciente capacidad de dispersión (1 = escasa capacidad de dispersión; 4 = gran capacidad de dispersión); (iii) índice de temperatura de la especie (STI) (STEFANESCU comunicación personal), calculada como la media de las temperaturas medias anuales de las cuadrículas de 50 km de lado donde la especie está presente en Europa; (iv) índice de especialización de hábitat (SSI), siguiendo a STEFANESCU *et al.*, (2010) y que refleja la amplitud de hábitats diferentes en los que se encuentra la especie en cuatro categorías (1 = muy especialista de hábitat; 4 = poco especialista de hábitat); (v) especialización trófica de la larva, siguiendo a STEFANESCU *et al.*, (2010) y observaciones personales, con tres categorías: 1 = monófaga (se alimenta de un sólo género de plantas); 2 = oligófaga (se alimenta de una familia de plantas); 3 = polífaga (se alimenta de varias familias de plantas); (vi) porte de la planta nutricia, siguiendo a TOLMAN & LEWINGTON (2002), con dos categorías según se alimenten de gramíneas u otras plantas.

3. Resultados

En el área de estudio la agricultura domina el paisaje ocupando el 85% de la superficie total. Las parcelas son grandes ($3,66 \pm 0,14$ ha) y los linderos/cunetas son estrechos ($5,36 \pm$

0,48 m sumando las cunetas de ambos lados del camino) y normalmente carecen de árboles o arbustos (presentes sólo en un 7,7% de los linderos/cunetas). El porcentaje de tierras en barbecho es alto (41,7%), pero menos de la mitad de las tierras se deja descansar durante más de un año.

En total se censaron 46 especies de mariposas en las estepas cerealistas, lo que supone el 27,1% de las especies que vuelan en toda la provincia de León (MANCEÑIDO-GONZÁLEZ & GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ, 2013) y el 20,0% de las de la Península Ibérica (GARCÍA-BARROS *et al.*, 2004). La abundancia total en las estepas cerealistas a lo largo del periodo de estudio fue de 8204 individuos (ver material suplementario en GONZÁLEZ ESTÉBANEZ *et al.*, 2011), lo que indica una media de 410,2 ejemplares por kilómetro censado. En estos agro-ecosistemas cinco especies alcanzan abundancias relativas altas: *Melanargia lachesis* (Hübner), *Pyronia tithonus* (L.), *Colias crocea* (Fourcroy), *Polyommatus icarus* (Rottenburg) y *Maniola jurtina* (L.) (Tabla 2) y suponen en conjunto el 76,3 % de todos los individuos.

Tabla 2. Abundancia total (en los 20 transectos de 1km) y abundancia máxima (en transectos de 1 km) detectadas para las 5 especies más abundantes en las estepas cerealistas.

	Abundancia total (20 transectos de 1 km)		Abundancia máxima/km *
	2008	2009	Abundancia
<i>Melanargia lachesis</i>	1475	780	274
<i>Pyronia tithonus</i>	1069	722	517
<i>Polyommatus icarus</i>	527	393	63
<i>Colias crocea</i>	343	376	31
<i>Maniola jurtina</i>	397	178	54

*Abundancia máxima para cada especie teniendo en cuenta el valor más alto entre el recorrido de ida y el de vuelta (ver GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.* 2011).

En todo el área de estudio sólo se encontraron 3 especies catalogadas como casi amenazadas: *Hipparchia statilinus* (Hufnagel) (7 ejemplares; 0.08% del total en secano), *Thymelicus acteon* (Rottenburg) (296 ejemplares; 3.61%) y *Zegris eupheme* (Esper) (2 ejemplares; 0.02%).

Respecto a las características de las comunidades de mariposas, se encontró que la envergadura media de las mariposas (ponderada por el número de individuos) fue de 21,49

mm, mientras que la de especies fue de 19,41 mm. Un 72,4% de los individuos y un 71,7% de las especies, tuvieron una capacidad de dispersión baja (categorías 1 y 2). De todos los individuos que vuelan en las estepas cerealistas, el 68,8% tienen tan sólo una generación al año, sin embargo, la proporción baja hasta el 47,8% si tenemos en cuenta el número de especies. Las estepas cerealistas están dominadas por especies generalistas o muy generalistas ($SSI = 3$ ó 4), que suman el 92,8% de los individuos y representan al 67,4% de las especies. Respecto a la alimentación, los agroecosistemas de secano están dominados por especies que se alimentan de una sola familia de plantas (91,2% de los individuos y 80,4% de las especies), especialmente de gramíneas (63,7% de los individuos y 32,6% de las especies).

4. Discusión

4.1 Comunidades de mariposas en las pseudoestepas cerealistas

Nuestros resultados muestran que las comunidades están dominadas por especies generalistas y con pocas especies listadas en alguna categoría con prioridad para su conservación. Esto puede deberse a que la agricultura se encuentra notablemente intensificada, alcanzando un porcentaje de superficie cultivada muy alto y dejando poco espacio para terrenos seminaturales donde puedan habitar las mariposas. EKROOS *et al.* (2010), en un estudio llevado a cabo en 134 paisajes agrícolas del norte de Europa, llegaron a la conclusión de que a partir del 60% de la superficie cultivada, el descenso en la diversidad de mariposas era especialmente pronunciado. Además, las primeras especies en verse afectadas por la pérdida de hábitat son aquéllas que tienen unos requerimientos más específicos (STEFANESCU *et al.*, 2004) y que normalmente tienen más problemas de conservación. Este es posiblemente el motivo por el que las estepas cerealistas albergaron tan sólo tres especies consideradas casi amenazadas, y que además estuviesen presentes en un número muy escaso. Sin embargo, la abundancia de mariposas observada (particularmente en los linderos de los transectos realizados) es considerable, lo que pone de manifiesto la importancia que pueden tener las mariposas como agentes polinizadores y como sustento para el resto de la cadena trófica en las estepas cerealistas. Esto puede ser especialmente importante para las aves esteparias, que encuentran en este paisaje un hábitat apropiado para sus poblaciones (SUÁREZ *et al.*, 1997; OLEA *et al.*, 2004; OÑATE *et al.*, 2007).

En los paisajes cerealistas intensificados la actividad de las mariposas queda restringida

prácticamente a los márgenes de los cultivos (ABÓS, 2002), que suelen verse reducidos porque, a menudo, el agricultor los aprovecha hasta el límite del terreno, evitando que se desarrolle árboles, arbustos y otras plantas nutricias de gran importancia para las mariposas (DOVER *et al.*, 1997; PYWELL *et al.*, 2004). La actividad agrícola causa fragmentación del hábitat, con efectos negativos para las mariposas, ya que provoca la pérdida de conectividad entre poblaciones cercanas (SAUNDERS *et al.*, 1991; SCHALEMANN *et al.*, 2005; DELATTRE *et. al.*, 2013). A nivel de paisaje, la fragmentación se traduce en la pérdida directa de una parte del hábitat para una especie, lo que puede hacer disminuir el tamaño de su población a medio o largo plazo (HANSKI & THOMAS, 1994), eliminar la posibilidad de que poblaciones próximas aporten nuevos individuos (CLINCHY, 1997; FAHRIG, 2002) y reducir por tanto la variabilidad genética (DEBINSKI & HOLT, 2000). Estas situaciones afectan de algún modo a todas las especies de mariposas presentes en paisajes agrarios (THOMAS, 2000), aunque probablemente afecten menos a especies con rasgos poco exigentes, como mariposas que tienen varias generaciones al año, son polífagas o que poseen una gran capacidad de dispersión. Sin embargo, la fragmentación puede ser especialmente perjudicial para especies de movilidad intermedia y reducida, que en el área de estudio representan casi tres cuartas partes de los individuos, especialmente si no disponen de una superficie mínima de hábitat adecuado (THOMAS, 2000).

Además de la fragmentación del paisaje, las mariposas de las estepas cerealistas de secano se encuentran amenazadas por la transformación en áreas agrícolas de regadío (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.* en revisión), que también afecta negativamente a las aves (DE FRUTOS *et al.*, 2015). La introducción del regadío reduce la disponibilidad del hábitat al cual están adaptadas estas especies, obligándolas a desplazarse hacia otros lugares más propicios en el mejor de los casos y causando su extinción local en el peor (ver HANSKI *et al.*, 1995). Además, implica importantes cambios en las condiciones del medio y en los recursos disponibles para las plantas de los linderos, ya que el exceso de agua de canales y de los cultivos les permite sobrellevar mejor la sequía estival. Estos cambios en el medio agrícola pueden causar la desaparición de 13 especies (28,7% del total) de la comunidad de mariposas presentes en las estepas cerealistas, y un 5,31% del total de individuos. A su vez, el regadío aporta 12 especies nuevas (26,7% de las especies presentes en este régimen agrícola), que suponen en conjunto el 2,43% del total de sus individuos, y que no encuentran en las estepas cerealistas las condiciones adecuadas para desarrollar sus poblaciones (ver Tabla S1 en GONZÁLEZ-

ESTÉBANEZ, *et al.*, 2011).

La situación final resulta en una mayor diversidad taxonómica en los paisajes de regadío (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ, *et al.*, 2011), aunque la diversidad funcional es mayor en las estepas cerealistas (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ, en revisión), donde las especies presentan un abanico más amplio de características propias y por tanto, tienen más valor desde el punto de vista ecológico y de la conservación. Además se ha comprobado que al introducir los sistemas de regadío los rasgos de las especies se modifican en detrimento de características menos adaptables (monovoltinismo, alta especialización de hábitat, adaptación a los ambientes mediterráneos y alimentación de gramíneas) (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, en revisión, capítulo 2).

A pesar de esto, algunas de las modificaciones originadas por la implantación del regadío, como son el menor tamaño de parcela y la mayor anchura de los linderos, que permite el crecimiento de árboles y arbustos, pueden ser positivas para las comunidades de mariposas (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.* en revisión). Estas modificaciones, que se han mostrado beneficiosas en regadío, deberían ser tomadas en cuenta para guiar las medidas de gestión destinadas a fomentar la conservación de las mariposas en las estepas cerealistas.

4.2 Medidas de gestión propuestas para las estepas cerealistas

Se exponen a continuación algunas medidas de gestión que consideramos podrían ayudar a mejorar las condiciones ambientales para la especies de mariposas y probablemente favorecerían la biodiversidad de manera general en estos paisajes. DOVER (1990) demostró que el 98 % de las mariposas en paisajes agrícolas con manejo intensivo se encuentran en áreas marginales, evitando los campos de cultivo (SAARINEN, 2002), por lo que las medidas propuestas van dirigidas a mejorar tanto la cantidad y calidad de los hábitats no cultivados como su conectividad.

La situación actual de las estepas cerealistas refleja grandes áreas cultivadas muy homogéneas, donde la presencia de márgenes y hábitats seminaturales, y por tanto de vegetación natural, es muy limitada. En los linderos de los cultivos y los márgenes de los caminos generalmente la abundancia de plantas nutricias es baja, repercutiendo negativamente en el número de especies de mariposas (SMART *et al.*, 2000). Esta situación provoca que las

comunidades de lepidópteros que viven en los ambientes agrícolas sean homogéneas y tengan una importante presencia de especies comunes (EKROOS *et al.*, 2010). Por contra, una alta heterogeneidad del paisaje está directamente asociada con una mayor biodiversidad en los ambientes agrícolas (BENTON *et al.*, 2003), ya que un mosaico de hábitats diferentes permite cubrir las necesidades de más especies (en cuanto a alimentación, refugio e incluso vías de dispersión).

Por lo tanto, un primer paso en la gestión sería contribuir a mejorar las condiciones del medio con pequeñas acciones como dejar islas o bandas en los límites del cultivo sin trabajar, ensanchar los márgenes de los caminos cubiertos de vegetación donde sean demasiado estrechos o abrir pequeñas zanjas si eso es posible (WEIBULL *et al.*, 2000). Estas acciones permitirían un mayor desarrollo de la vegetación, incrementando así la heterogeneidad local, que está positivamente relacionada con la cantidad de refugios para las mariposas (WEIBULL *et al.*, 2000). Linderos más anchos podrían posibilitar el desarrollo de árboles y arbustos, como ocurre en regadío, que aportan mayor complejidad al paisaje y favorecen la dispersión de las mariposas ofreciéndoles un lugar donde descansar y protegerse de la acción del viento y del calor (DOVER *et al.*, 1997; PYWELL *et al.*, 2004).

En nuestra zona de estudio, la presencia de árboles y arbustos en los márgenes de los cultivos puede ser un factor clave para el 42% de las especies dominantes (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.*, en revisión), entre las que se incluyen algunas de las mariposas con rasgos más delicados desde el punto de vista de su conservación. Árboles y arbustos actúan por tanto como estructuras clave (*sensu* TEWS *et al.*, 2004), no solo dando refugio, sino ayudando también a la dispersión de las mariposas, como lo hacen los setos en otros hábitats (DOVER, 1990; DOVER & SPARKS, 2000; KUUSSAARI *et al.*, 2007). En este sentido, la presencia de árboles y arbustos ayudaría a las mariposas a moverse entre parches naturales adecuados para alimentarse y criar (DUNNING *et al.*, 1992) y les permitiría colonizar nuevos hábitats (DOVER & SPARKS, 2000). La conectividad del paisaje se vería potenciada más aún si se redujese el tamaño de parcela, como ocurre en regadío (GONZÁLEZ-ESTÉBANEZ *et al.* 2011) y se mantuviesen linderos sin cultivar entre tierras, dejando que se desarrolle la vegetación en ellas, lo que aumentaría el número de corredores lineales en el paisaje, y beneficiaría a la dispersión de las mariposas (DELATTRE *et al.*, 2013). Todas estas medidas mejoraría la calidad de los corredores naturales, amortiguando en parte la alta fragmentación presente en los ambientes

agrícolas y facilitando la dispersión de las mariposas entre áreas de cría (FAHRIG, 2002).

La presencia y distribución de pequeños hábitats apropiados es uno de los factores más importantes para las mariposas (THOMAS *et al.*, 1992), sobre todo para aquellas especies que no suelen estar presentes en ecosistemas agrícolas (MINEAU & MCLAUGHLIN, 1996). A este efecto, las tierras de barbecho suponen un hábitat importante para el mantenimiento de la biodiversidad en estos paisajes (ver STOATE *et al.*, 2009), aunque su gestión por parte de los agricultores es tan importante como su propia presencia (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE, 1997). En la zona de estudio, un mínimo del 16,6% de barbecho es obligatorio en las zonas de secano (BOCyL, ORDEN AYG/101/2007), pero en el área de estudio llega a superar incluso el 45% del terreno en el caso de las zonas ZEPA (Zona Especial de Protección de Aves). Sin embargo, la duración del barbecho en nuestra zona supera el año en menos del 50% de los casos (POUILLARD, 2007).

La calidad del barbecho como hábitat para las mariposas a lo largo del primer año es muy baja y va mejorando con el paso del tiempo hasta llegar al tercer año, cuando ofrece una mayor cantidad de recursos (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE, 1997). Esto se debe a que son escasas las especies vegetales que se establecen entre las tierras recién volteadas, por lo que los recursos tróficos disponibles son mínimos tanto para los adultos como para sus orugas a lo largo de los primeros meses. A diferencia de las aves, hacia las que están enfocadas algunas de las medidas de gestión del barbecho en las estepas cerealistas (ver Reglamento (CE) 1782/2003), los artrópodos requieren que el barbecho se mantenga durante más tiempo ya que no sólo se alimentan en él, sino que desarrollan allí todo su ciclo vital, por lo que las medidas cortoplacistas les favorecen tan sólo parcialmente. Por ello, una gestión más efectiva para el conjunto de las especies sería dejar descansar más de un año las tierras en barbecho, para que las plantas puedan colonizar estas tierras y permitan a los insectos cerrar sus ciclos vitales.

Cabe destacar, gracias al paquete de medidas ambientales del Programa de Estepas Cerealistas, que hasta un 15% de los campos se siembran con una mezcla de leguminosas para favorecer a la fauna local (Ministerio Español de Agricultura, Pesca y Alimentación RD. 708/2002). Sin duda, esta medida supone un recurso trófico importante para las mariposas adultas y favorece aún más a las especies cuyas orugas se alimentan de estas plantas, como *Polyommatus icarus* (Rottemburg), *Colias crocea* (Fourcroy) o *Lampides boeticus* (L.). Por contra, se ha demostrado que el desarrollo natural de la vegetación en una tierra en descanso a

lo largo de varios años tiene una mayor importancia biológica que los barbechos sembrados con una sola especie, ya que provee de un mayor espectro de plantas nutricias y flores nectaríferas a diferentes especies de mariposas (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1997), abejas (GATHMANN *et al.*, 1994) y a otros grupos de insectos (GREILER, 1994).

En este sentido, una de las medidas agroambientales que mejores resultados están dando para la preservación de la entomofauna en paisajes agrícolas intensificados, son los *sown wildflower strips* (SWS) (ver HAALAND & GYLLEN, 2010; HAALAND & BERSIER, 2011, HAALAND *et al.*, 2011). Los SWS consisten en bandas de anchura variable, entre unos pocos y hasta 24 metros, que se establecen en el interior de los cultivos a lo largo de sus márgenes o en tierras en barbecho, donde se siembra una mezcla comercial de semillas de plantas nutricias y nectaríferas locales, quedando prohibido en su interior el uso de pesticidas, herbicidas y fertilizantes. El agricultor recibe compensaciones económicas por la superficie destinada a esta medida agro-ambiental y de él depende la gestión de los SWS, pudiendo segarlos anualmente o cada 5-7 años según las preferencias. Según NENTWIG (2000), con esta medida se incrementa el número de polinizadores, disminuyen las plagas (por autorregulación), y además aumentan los recursos tróficos para larvas y adultos y se amplían las posibilidades para encontrar un refugio durante la hibernación. Esta medida se ha implantado con éxito en Reino Unido, Alemania y Suecia, pero es en Suiza donde mejores resultados ha obtenido, ya que ha logrado que una de las especies catalogadas como “en peligro crítico” en este país, *Carcharodus alceae* (Esper, 1780), pase a ser común en los SWS (HAALAND & BERSIER, 2011). Sin embargo, la ausencia de indicaciones para establecer los SWS resulta en una gran variabilidad en la calidad de estos hábitats dependiendo de la mezcla de semillas y de la gestión del agricultor (PYWELL *et al.*, 2006), por lo que sería bueno definir unas directrices básicas que unifiquen los criterios para la aplicación de esta medida, a fin de maximizar su eficacia.

Otra medida agroambiental que resultaría interesante para las estepas cerealistas son los *conservation headlands* (SOTHERTON *et al.*, 1989), que fueron desarrollados inicialmente para contrarrestar el declive de la perdiz pardilla (*Perdix perdix* L.), y han mostrado efectos positivos en la entomofauna (DOVER, 1991). Los *conservation headlands* consisten en dejar márgenes del campo de cultivo de aproximadamente seis metros de ancho que se rocían de forma selectiva con determinados biocidas, estando prohibida la aplicación de herbicidas de amplio espectro e insecticidas dentro de sus límites. En el resto del cultivo se pueden seguir

los procedimientos habituales. Los *conservation headlands* tienen efectos beneficiosos para plantas e insectos fitófagos (SOTHERTON *et al.*, 1985) y también favorecen a las mariposas en comparación con los márgenes en los que la medida no se aplica, ya que las plantas silvestres que allí se desarrollan suponen un recurso trófico fundamental para muchas especies (DOVER, 1991). Además, los *conservation headlands* pueden potenciar la eficacia de los márgenes de los cultivos como corredores naturales (BOATMAN *et al.*, 1989) ayudando a reducir la fragmentación de las estepas cerealistas.

Todas las medidas propuestas son especialmente efectivas en hábitats altamente intensificados, con una superficie cultivada que esté entre el 80% y el 99% (TSCHARNTKE *et al.* 2005), donde la fragmentación y la reducción del hábitat disponible para las mariposas es tal, que cualquier mejora resulta beneficiosa. Sin embargo, aunque sus efectos positivos sobre las mariposas se conocen bien en el centro de Europa (ver Dover, 1997), sería recomendable hacer un seguimiento detallado de los beneficios que supone cada medida agro-ambiental para las comunidades de mariposas mediterráneas, a fin de decidir cuáles son las más apropiadas para las estepas cerealistas. Una evaluación detallada permitiría evaluar los costes que supone el implantar cada medida agro-ambiental y ayudaría a tomar las decisiones apropiadas para aumentar el valor de conservación de las estepas cerealistas para las mariposas.

Resumen y discusión

La agricultura se ha intensificado en las últimas décadas para satisfacer la creciente demanda de alimento y ocupa en la actualidad el 40% de la superficie terrestre total (Tilman *et al.*, 2002). Como consecuencia, muchas especies han visto reducido su hábitat natural y la agricultura se ha convertido en la principal causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Benton *et al.*, 2003). Uno de los principales mecanismos para intensificar la agricultura ha sido introducción del regadío, que lleva asociado un consumo elevado de agua, un aporte de mayores cantidades de agroquímicos con respecto a la agricultura convencional (Gómez-Limón *et al.*, 2009) y cambios en la estructura del paisaje. En los últimos 50 años la superficie irrigada ha crecido un 117% en todo el mundo (FAO, 2011), transformando grandes áreas que hasta ese momento estaban dedicadas a secano extensivo (Ruiz, 1990; Paracchini *et al.*, 2007), particularmente en ambientes mediterráneos como España donde la superficie dedicada a agricultura de regadío fue de 3,5 millones de ha en 2009.

Para evaluar el efecto que la transformación de sistemas de agricultura de secano en regadío tenía sobre las comunidades de mariposas, hemos estudiado diferentes paisajes agrícolas colindantes (en términos de secano-regadío) dentro de un mismo área en el sureste de la provincia de León. Los muestreos de campo se llevaron a cabo durante los años 2008 y 2009 entre los meses de mayo y agosto en 40 transectos de 1 kilómetro cada uno.

En nuestra área de estudio, los paisajes agrícolas de regadío tradicional (sistemas de riego por gravedad), albergan una mayor riqueza y diversidad taxonómica de mariposas que los paisajes de secano (estepas cerealistas). Ambos tipos de paisaje agrario además mostraron una diferente composición de especies en sus comunidades de mariposas. El área de estudio experimenta el déficit hídrico que caracteriza al clima mediterráneo durante la época estival, lo que afecta al desarrollo de las comunidades animales y vegetales (Blondel & Aronson, 1999). El aporte de agua adicional que reciben los ecosistemas irrigados (ver Fig. 6a y 6b en introducción) permite que los márgenes de los cultivos permanezcan verdes a lo largo de todo el año, ofreciendo recursos alimenticios para las mariposas y sus orugas, lo que posibilita un incremento en su diversidad de especies (Stefanescu *et al.*, 2004). En el paisaje agrario de regadío existe una mayor variedad de cultivos que producen rendimientos e ingresos por

hectárea más elevados, lo que permite a los agricultores trabajar parcelas de menor tamaño en comparación con el sistema de secano (Gómez-Limón *et al.*, 2007). Este hecho, unido a la presencia de los canales de riego, se traduce en una mayor superficie de linderos y cunetas que fomentan la conectividad (Smith *et al.*, 2010) y permiten el desarrollo de más árboles y arbustos que se correlacionan positivamente con la diversidad de mariposas. Estas características de los agroecosistemas de regadío producen una mayor heterogeneidad a nivel de paisaje, factor que se ha revelado clave para el mantenimiento de la biodiversidad (Atauri & de Lucio, 2001; Benton *et al.*, 2003; Rundlöf & Smith, 2006). A pesar de su menor número de especies, las estepas cerealistas albergan, no obstante, hasta tres veces más abundancia de mariposas que los paisajes de regadío. Estos resultados ponen de manifiesto el importante papel que pueden jugar las mariposas en las estepas cerealistas prestando servicios al ecosistema (polinización y control de malas hierbas) o como recurso trófico para niveles superiores en la cadena trófica.
(Capítulo 1)

La intensificación a través del regadío modifica los patrones de distribución espacial de más de la mitad de las especies de mariposas (58,1%, 18 de 31 spp.) analizadas en el área de estudio. Sus patrones de abundancia siguieron el gradiente de intensificación agraria, y fueron particularmente diferentes para 32.2% de las especies (10 de 31 spp.) entre ambos tipos de paisaje agrícola (secano y regadío). El regadío ha favorecido la colonización de especies con distribución europea y rasgos más generalistas (ej. *Pieris rapae* (L.) o *Papilio machaon* L.), mientras que limita o desplaza totalmente a las especies más adaptadas a ambientes mediterráneos y con rasgos más especialistas (monovoltinas y con especialización trófica y de hábitat alta), como son los casos de *Syrichtus proto* (Ochsenheimer), *Glaucopsyche melanops* (Boisduval) o *Pyronia cecilia* (Vallantin). La presencia en regadío proporciona recursos tróficos durante toda la temporada estival, seleccionando la presencia de especies con varias generaciones anuales (Roff, 1983; Stearns, 1992). Por contra, las mariposas especialistas son más sensibles a los cambios en el paisaje (Thomas, 2000; Öckinger & Smith, 2006) y la transformación en regadío supone la destrucción de su hábitat. Las especies de secano tienen rasgos más sensibles a las perturbaciones ambientales, ya que sincronizan su ciclo vital para explotar al máximo los recursos limitados de los que disponen (Danks, 2006). Así, en las estepas cerealistas encontramos mariposas que tienden a desarrollarse en una sola generación al año,

mostrando una mayor especificidad de hábitat y habiendo evolucionado para alimentarse de gramíneas, y están mejor adaptadas a la climatología mediterránea. Es destacable que aunque el regadío albergó más diversidad taxonómica de mariposas (capítulo 1), las áreas agrícolas de secano mostraron una mayor diversidad funcional que el área de regadio, lo que podría tener importantes consecuencias para el funcionamiento de estos ecosistemas (ver Öckinger et al., 2010). Un grupo amplio de especies (41.9%, 13 de 31 spp. analizadas) no mostró ninguna respuesta significativa a la intensificación agraria, correspondiéndose con mariposas de rasgos vitales muy plásticos (polífagas, multivoltinas y con escasos requerimientos de hábitat). Algunas de las mariposas más estrechamente relacionadas con las estepas cerealistas y otro grupo perteneciente a las más abundantes en el área de estudio, mostraron una correlación positiva con los arbustos presentes en los linderos (como *Pyronia tithonus* (L.), *P. cecilia*, *G. melanops*, o *Melanargia lachesis* (Hübner), entre otras especies). Para estas mariposas los arbustos ofrecen protección frente al viento (Dover et al., 1997; Pywell et al., 2004) y a las altas temperaturas y actúan como piezas clave del ecosistema favoreciendo la dispersión (Dover & Sparks, 2000; Kuussaari et al., 2007), cuestión especialmente importante para las mariposas con capacidades de dispersión más bajas (Öckinger & Smith, 2006). (**Capítulo 2**)

Los paisajes cerealistas intensificados albergan comunidades con especies de mariposas ampliamente distribuidas y generalistas (Ekroos et al., 2010). Sin embargo, su gestión no debe ser un problema menor para nosotros, ya que se han detectado fuertes regresiones generalizadas a nivel europeo incluso en especies que históricamente se han catalogado como comunes (van Swaay & Warren, 2006). Por esta razón resulta de vital importancia identificar cuáles son los principales factores que amenazan a las comunidades de lepidópteros en nuestros sistemas agrarios. Además estos paisajes agrarios ocupan amplias superficies (37,5% de la superficie en Castilla León, y 34% en España). Muy pocas especies de mariposas vuelan hacia el interior de los monocultivos (Abós, 2002), quedando su actividad restringida fundamentalmente a los márgenes de las parcelas (Dover, 1990). Tomando esto en consideración, un primer paso para mejorar la gestión de las estepas cerealistas sería la de mejorar cuantitativa y cualitativamente los linderos. Medidas como ensanchar los márgenes de los caminos sin que el agricultor los cultive, dejar sin trabajar pequeñas islas o bandas entre cultivos, o bien abrir pequeñas zanjas (como las presentes en las cunetas de los caminos para desaguar) (Weibull et al., 2000), permitirían

un mayor desarrollo de la vegetación. Así, se lograría el crecimiento de árboles y arbustos, como ocurre en regadío, donde actúan como estructuras clave (sensu Tews *et al.*, 2004). Estas medidas paliarían, en parte, la alta fragmentación que se da en los paisajes agrícolas (Benton *et al.*, 2003) y facilitaría la dispersión de las especies. La fragmentación se traduce en la pérdida directa de parte del hábitat para una especie y puede provocar que las poblaciones disminuyan (Hanski & Thomas, 1994), que no haya procesos de inmigración desde poblaciones próximas (Fahrig, 2002) y que se reduzca por tanto la variabilidad genética (Debinski & Holt, 2000). Evitar en la medida de lo posible la fragmentación sería especialmente importante para las especies de movilidad intermedia y reducida (Thomas, 2000), es decir, para casi tres cuartas partes de las especies de secano (33 spp.) y para más de la mitad de las de regadío (25 spp.). No obstante, este tipo de medidas deberían ser integradas y balanceadas dentro de otro conjunto de medidas destinadas a favorecer otros grupos taxonómicos con diferentes requerimientos de hábitat, como por ejemplo las especies de aves esteparias amenazadas, las cuales requieren hábitats abiertos con escasa vegetación de porte alto (ej. arbustos o árboles de gran tamaño).

Otro de los elementos importantes en los ecosistemas agrícolas son las tierras en barbecho (Stoate *et al.*, 2009). Su calidad para las mariposas durante el primer año es baja, mejorando hasta el tercero en el que ofrece mayor cantidad de recursos (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1997). Sin embargo, en las estepas cerealistas la duración del barbecho es de tan sólo un año en la mayoría de los casos (Pouillard, 2007). En ocasiones, la aplicación de medidas agroambientales en el área de estudio promueve la siembra de leguminosas (Ministerio Español de Agricultura, Pesca y Alimentación RD. 708/2002), que suponen un recurso trófico para muchas especies (desde artrópodos a aves). Pero una gestión más efectiva podría ser la de dejar más tiempo las tierras en descanso, para que una flora variada pueda colonizarlas y permita a los insectos cerrar sus ciclos vitales, siendo ésta una medida más efectiva que la de sembrar los barbechos con una sola especie (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1997).

En este sentido, otras medidas agroambientales que están mostrando resultados satisfactorios para la conservación de la entomofauna fuera de nuestras fronteras son los *sown wildflower strips* (ver Haaland & Gyllin, 2010; Haaland & Bersier, 2011, Haaland *et al.*, 2011) y los *Conservation headlands* (Shotherton *et al.*, 1989). La primera de ellas aumenta la presencia de polinizadores, autorregula las plagas y supone un recurso trófico para larvas y adultos de mariposas (Nentwig, 2000). Por contra, sería necesario definir los criterios de aplicación de

esta medida para poder maximizar su eficacia (Pywell *et al.*, 2006). En el caso de la segunda, ha demostrado efectos beneficiosos para plantas he insectos fitófagos (Shotherton *et al.*, 1985) incluidas las mariposas (Dover, 1991) y potenciaría la eficacia de los linderos como corredores naturales (Boatman *et al.*, 1989).

La aplicación de medidas agroambientales en el área de estudio podrían ser especialmente efectivas en nuestra área de estudio, al tratarse de paisajes agrícolas intensificados y donde la superficie agrícola supera el 80% (Tscharntke *et al.*, 2005) (**Capítulo 3**).

Conclusiones

1. Bajo la influencia de un clima mediterráneo, los paisajes agrícolas de regadío convencional soportan una diversidad taxonómica de mariposas mayor (alfa, beta y gamma) que las pseudo-estepas cerealistas de secano.
2. La heterogeneidad del paisaje, en términos de un menor tamaño de parcela, una mayor superficie de linderos y cunetas y una mayor presencia de árboles y arbustos en los márgenes, explica los patrones de diversidad de los agroecosistemas estudiados.
3. Los paisajes agrícolas de regadío ofrecen mayores recursos alimenticios y refugios a las mariposas adultas y a sus orugas al amortiguar el déficit hídrico estival y su consecuente disminución en la producción primaria que caracteriza al clima mediterráneo.
4. A pesar de albergar una menor diversidad taxonómica, los paisajes agrarios de cereal de secano soportan hasta tres veces más abundancia de mariposas que los paisajes de regadío, poniendo de manifiesto la importancia de estos enclaves en la prestación de servicios al ecosistema.
5. La agricultura de regadío modifica los patrones de distribución espacial de abundancias relativas en más de la mitad (18 de 31 spp) de las especies analizadas.
6. Los paisajes agrícolas de regadío favorecen la colonización de especies más generalistas y con una amplia distribución europea, mientras que limita o desplaza a especies adaptadas a las condiciones mediterráneas.
7. Los agro-ecosistemas de las estepas cerealistas de secano albergan una comunidad de mariposas compuesta por 46 especies, con un bajo grado de amenaza y con rasgos funcionales adaptadas a la climatología mediterránea. Tienden a desarrollarse en una generación anual, presentar una mayor especificidad de hábitat y alimentarse de gramíneas.
8. Las estepas cerealistas de secano albergan una mayor diversidad funcional que los paisajes agrícolas de regadío, evidenciando importantes consecuencias para el funcionamiento del ecosistema como agentes polinizadores o como recurso alimenticio participando en las redes tróficas.

9. Algunas especies más estrechamente ligadas a las estepas cerealistas muestran una marcada preferencia por los linderos con arbustos, probablemente porque ofrecen protección frente al viento e insolación y actúan como piezas clave favoreciendo su dispersión.
10. Con el fin de mejorar el hábitat de las mariposas en las estepas cerealistas se deberían de mejorar cualitativa y cuantitativamente los linderos/cunetas. Como medidas eficaces se proponen las siguientes: dejar sin cultivar pequeñas bandas entre parcelas de cultivo, ensanchar los márgenes de los caminos o abrir pequeñas zanjas en los límites del cultivo, incrementar el número de arbustos en estos linderos/cunetas e incrementar el tiempo en el que las parcelas de cultivo permanecen en barbecho.
11. Sería aconsejable aplicar y evaluar algunas medidas agroambientales en el área de estudio y que están dando resultados positivos en otros países europeos para la conservación de la entomofauna y que contribuirían a minimizar la fragmentación de los ecosistemas agrícolas y facilitarían la dispersión de las especies.

Bibliografía

- Abós, F.P.**, 2002. El pluricultivo y la presencia de márgenes mantienen la diversidad biológica en los agroecosistemas. *Ecología* **16**:273-285.
- Altermatt, F.**, 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **277**:1281-1287.
- Altieri, M.A.**, 2004. Linking ecologists and traditional farmers in the search for sustainable agriculture. *Frontiers in the Ecology and Environment* **2**:35-42.
- Anderson, M.J.**, 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**:32-46.
- Anderson, M.J.**, 2003. *DISTLM forward: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model using forward selection*. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J.**, 2005. *PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance*. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Atauri, J.A., De Lucio, J.V.**, 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* **16**:147-159.
- Baldock D., Caraveli H., Dwyer J., Einschütz S., Petersen J.E., Sumpsi-Vinas J., Varela-Ortega C.**, 2000. *The environmental impacts of irrigation in the European Union : A report to the Environment Directorate of the European Commission*. s.l. : IEEP, 2003.
- Bartolini F, Gallerani V, Raggi M and Viaggi D (2010) Water management and irrigated agriculture in Italy: multicriteria analysis of alternative policy scenarios. *Water Policy* **12**:135-147.
- Batáry, P., Fischer, J., Báldi, A., Crist, T.O., Tscharntke, T.**, 2011. Does habitat heterogeneity increase farmland biodiversity? *Frontiers in the Ecology and Environment* **9**:152-153.
- Batáry, P., Holzschuh., A., Orci, K.M., Samu, F., Tscharntke, T.**, 2012. Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape management intensity in cereal crops and grasslands. *Agriculture Ecosystems and Environment* **146**:130-136.
- Bates, D., Maechler, M.**, 2010. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-33. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

- Baz, A., García-Boyero, A.**, 1995. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *Journal of Biogeography* **22**:129-140.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.A.**, 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* **18**:182-188.
- Biganal, E.M.**, 1998. Using an ecologcal understanding of farmland to reconcile nature consevation requeriments, EU agryculture policy and world trade agreements. *Journal of Applied Ecology* **35**:949-954.
- Blair, R.B.**, 1999. Birds and butterflies along an urban gradient: surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications* **9**:164-170.
- Blondel, J., Aronson, J.**, 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.Y., Boeuf, G.**, 2010. *The Mediterranean Region. Biological diversity in space and time*. Second edition. New York: Oxford University Press, pp-392.
- Boatman, N.D., Dover, J.W., Wilson, P.J., Thomas, M.B., Cowgill, S.E.**, 1989. Modification of farming practice at field margins to encourage wildlife. In: G.P. Buckley. *Biological Habitat Reconstruction*, pp. 299-311, Bellhaven, London.
- BOCyL** (Boletín Oficial de Castilla y León). - <http://bocyl.jcyl.es/>.
- Botta-Dukát, Z.**, 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* **16**:533-540.
- Brotons, L., Mañosa, S., Estrada, J.**, 2004. Modelling the effects of irrigation schemes on the distribution of steppe birds in Mediterranean farmland. *Biodiversity and Conservation* **13**:1039-1058.
- Buhl-Mortensen, L.**, 1996. Type-II statistical errors in environmental science and the Precautionary Principle. *Marine Pollution Bulletin* **32**(7):528-531.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Deletrre, Y., Le Coeur, D., Dubs F., Morvan N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brune, E., Lefevre, J.C.**, 1998. Comparative biodiversity along gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* **19**(1):47-60.
- Caraveli, H.**, 2000. Acomparative analysis on intensification and extensification in mediterranean agriculture: dilemmas for LFAs policy. *Journal of Rural Studies* **16**:231-242.
- Clinchy, M.**, 1997. Does immigration “rescue” populations from extinction? Implications regarding movement corridors and the conservation of mammals. *Oikos* **80**:618-622.
- Crawley M.J.**, 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Cowley, M.J.R., Thomas, C.D., Roy, D.B., Wilson, R.J., León-Cortés, J.L., Gutiérrez,**

- D., Bulman, C.R., Quinn, R.M., Moss, D., Gaston, K.J.**, 2001. Density-distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology* **70**:410-426.
- Cunningham, S.A.**, 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society London* **267**:1149-1152.
- Daily, G.C.**, 2001. Ecological forecasts. *Nature* **411**: 245.
- Danks, H.V.**, 2006. Insect adaptation to cold and changing environments. *Canadian Entomology* **138**:1-23.
- Davis, B.N.K., Lakhani, K.H., Yates, T.J., Frost, A.J.**, 1991. Bioassays of insecticide spray drift: the effects of wind speed on the mortality of *Pieris brassicae* larvae (Lepidoptera) caused by difubenzuron. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **36**:141-149.
- Debinski, D.M., Holt, R.D.**, 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**:342-355.
- De Frutos, A., Olea, P.P.**, 2008. Importance of the premigratory areas for the conservation of lesser kestrel: space use and habitat selection during the post-fledging period. *Animal Conservation* **11**:224-233.
- De Frutos, A., Olea, P.P., Mateo-Tomás, P.**, 2015. Responses of medium- and large-sized bird diversity to irrigation in dry cereal agroecosystems across spatial scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **207**:141-152.
- De Juana, E., Martín-Novella, C., Naveso, M.A., Pain, D., Dears, J.**, 1993. Farming and birds in Spain: Threats and opportunities for conservation. *Royal Society for the Protection of birds, Conservation review* **7**:67-73.
- Delattre, T., Vernon, P., Burel, F.**, 2013. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **166**:102-109.
- DGMN, Dirección General del Medio Natural**, 2003. *Lugares de la Lista Nacional. Red Natura 2000*. (Dir. 92/43 CEE). Available at www.marm.es.
- Donald, P. F., Green, R.E., Heath, M. F.**, 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **268**: 25-29.
- Díaz, M., Navesco, M.A., Rebollo, E.**, 1993. Respuesta de las comunidades nidificantes de aves a la intensificación agrícola en cultivos cerealistas de la Meseta Norte (Valladolid-Palencia, España). *Aegypius* **11**:1-6.

- Dover, J.W.**, 1990. Butterflies and wildlife corridors. The Game Conservancy Review of 1989. *The Game Conservancy* **21**: 62-64.
- Dover, J.W.**, 1991. The conservation of insects on arable farmland. In: N.M. Collins & J.A. Thomas. *The Conservation of Insects and their Habitats*, pp. 293-318, Academic Press, London.
- Dover, J.W.**, 1997. Conservation headlands: Effects on butterfly distribution and behaviour. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **63**:31-49.
- Dover, J.W., Sparks, T., Greatorex-Davies, J.N.**, 1997. The importance of shelter for butterflies in open landscapes. *Journal of Insect Conservation* **1**:89-97.
- Dover, J., Sparks, T.**, 2000. A review of the ecology of butterflies in British hedgerows. *Journal of Environmental Management* **60**:51-63.
- Dray, S., Legendre, P.**, 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* **89**:3400-3412.
- Dover, J.W., Spencer, S., Collins, S., Hadjigeorgiou, I., Rescia, A.**, 2011. Grassland butterflies and low intensity farming in Europe. *Journal of Insect Conservation* **15**:129-137.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R.**, 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**:169-175.
- Ekroos, J., Heliola, J., Kuussaari, M.**, 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes.- *Journal of Applied Ecology* **47**: 459-467.
- Erhardt, A.**, 1985. Diurnal Lepidoptera: Sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology* **22**:849-861.
- Eurostat**, 2013. Agriculture, Forestry and fishery Statistics. European Commission.
- Fahrig, L.**, 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* **12**:346-353.
- FAO**, 2011. The state of the world's land and water resources for food and agriculture (SOLAW) – Managing systems at risk. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome and Earthscan, London.
- Fernández-Rubio, F.**, 1980. Contribución a la técnica de disección, preparación y tinción de las armaduras genitales (genitalia) de los lepidópteros. *Butletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia* **28**:11-18.
- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R.**, 2010. Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. *Biological Conservation* **143**:1493-1500.

- García-Barros, E., Munguira, M.L., Martín Cano, J., Romo, H., Garcia-Pereira, P., Maravalhas, E.**, 2004. *Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e Islas Baleares. Atlas of the butterflies of the Iberian Peninsula and Balearic Islands (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidae)*. Monografías Sociedad Entomologica Aragonesa 11. Zaragoza.
- García-Barros, E., Munguira, M.L., Stefanescu, C., Vives-Moreno, A.**, (2013). Lepidoptera Papilionoidea. In: *Ramos MA et al(eds). Fauna Ibérica Vol 37*. Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC. Madrid, pp. 1213.
- Gaston, K.J.**, 1998. Patterns in a local and regional dynamics of moths populations. *Oikos* 53:49-57.
- Gathmann, A., Greiler, H.J., Tscharntke, T.**, 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* 98: 8-14.
- Gómez-Limón, J.A.**, 2008. El regadío en España. *Papeles de Economía Española* 117: 86-109.
- Gómez-Limón J.A., Berbel J., Gutiérrez C.**, 2007. Multifuncionalidad del regadío: una aproximación empírica. In: *La multifuncionalidad de la agricultura en España (Gómez-Limón J.A., Barreiro J., eds.)*. Eumedia-MAPA, Madrid. pp. 207-224.
- Gómez-Limón, J.A., Calatrava, J., Garrido, A., Sáez, F.J., Xabadía, A.**, 2009. *La economía de riego en España*. Fundación Cajamar, Almería, Spain pp. 524.
- González-Estébanez, F. J., García-Tejero, S., Mateo-Tomas, P., Olea, P. P.**, 2011. Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands. *Agriculture Ecosystems and Environment* 144: 262-270.
- González-Estébanez, F. J., García-Tejero, S., Mateo-Tomas, P., De Frutos, A., Olea, P. P.** Winners and losers of agricultural intensification: Species-specific responses of butterflies to irrigation in Mediterranean farmlands. (En revisión).
- Goslee, S.C., Urban, D.L.**, 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22:1-19.
- Gower, J.C.**, 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:857-871.
- Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A.**, 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307:550-555.
- Greiler, H.J.**, 1994. Insekten gesellschaften auf selbstbegründeten und eingesäten Ackerbrachen. In: Nentwig, W. & Poehling, H.M. (eds) *Agrarökologie 11*. Paul Haupt, Stuttgart, pp

1–136.

- Haaland, C., Gyllin, M.** 2010. Butterflies and bumblebees in greenways and sown wildflower strips in southern Sweden. *Journal of Insect Conservation* **14**(2):125-132.
- Haaland, C., Bersier, L. F.**, 2011. What can sown wildflower strips contribute to butterfly conservation? - An example from a Swiss lowland agricultural landscape- *Journal of Insect Conservation* **15**: 301-309.
- Haaland, C., Naisbit, R. E., Bersier, L. F.**, 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity* **4**:60-80.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M., Lei, G.**, 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* **72**:21-28.
- Hanski, I., Thomas, D.C.**, 1994. Metapopulation dynamics and conservation – a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* **68**:167-180.
- Herrero, J., Snyder, R.L.**, 1997. Aridity and irrigation in Aragon, Spain. *Journal of Arid Environments* **35**:535-547.
- José-María, L., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., Sans, F.X.**, 2010. Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields. *Journal of Applied Ecology* **47**:832-840.
- Kevan, P.G., Phillips, T.P.**, 2001. The economic impacts of pollinator declines: An approach to assessing the consequences. *Conservation Ecology* **5**:8.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M.**, 1999. The second silent spring? *Nature* **400**:611-612.
- Kremen, C.**, 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications* **2**:203-217.
- Kuussaari, M., Heliölä, J., Luoto, M., Pöyry, J.**, 2007. Determinants of local species richness of diurnal Lepidoptera in boreal agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **122**: 366-376.
- Laiolo, P.**, 2005. Spatial and seasonal patterns of bird communities in Italian agroecosystems. *Conservation Biology* **19**:1547-1556.
- Lande, R.**, 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**:5-13.
- Lisón, F., Calvo, J.F.**, 2011. The significance of water infrastructures for the conservation of bats in a semiarid Mediterranean landscape. *Animal Conservation* **14**:533-541.
- Longley, M., Sotherton, N.W.**, 1997. Factors determining the effects of pesticides upon

- butterflies inhabiting arable farmland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **61**:1-12.
- Manceñido-González, D.C. & González-Estébanez, F.J.**, 2013. *Mariposas diurnas de la provincia de León*. León, 656 pp.
- McCartney, M.**, 2009. Living with dams: managing the environmental impacts. *Water Policy* **11**:121-139.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M.**, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:178-185.
- Meek, W.R., Loxton, R., Sparks, T.H., Pywell, R.F., Pickett, H., Nowakowski, M.**, 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* **106**:259-271.
- Merckx, T., Feber, R. E., Dulieu, R.L., Townsend, M. C., Parsons, M. S., Bourn, N. A. D., Riordan, P., Macdonald, D. W.**, 2009. Effect of field margins on moths depends on species mobility: Field-based evidence for landscape-scale conservation. *Agriculture Ecosystems and Environment* **129**:302-309.
- Merckx, T., Feber, R. E., McLaughlan, C., Bourn, N. A. D., Parsons, M. S., Townsend, M. C., Riordan, P., Macdonald, D. W.**, 2010. Shelter benefits less mobile moth species: The field-scale effect of hedgerow trees. *Agriculture Ecosystems and Environment* **138**:147-151.
- Mineau, P., Malaughlin, A.**, 1996. Conservation biodiversity within Canadian agricultural landscapes: integrating habitat for wildlife. *Journal of Environmental Ethics* **9**:93-113.
- Ministerio Español de Medioambiente, Pesca y Alimentación**, RD. 708/2002, de 19 de julio, por el que se establecen medidas complementarias al Programa de Desarrollo Rural para las Medidas de Acompañamiento de la Política Agraria Común. *BOLETÍN OFICIAL del ESTADO*, 23 de junio de 2002, núm. **175**, pp: 27004-27033.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino (MARM)**, 2009. *Capítulo 3: distribución general del suelo según usos y aprovechamientos. Anuario de Estadística 2009*. Available at: http://www.mapa.es/estadistica/pags/anuario/2009/AE_2009_03.pdf
- Murphy, D.D., Launer, A.E., Ehrlich, P.R.**, 1983. The role of adult feeding in egg production and population dynamics of the Checkerspot Butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia* **56**:257-263.
- Nentwig, W.**, 2000. *Streifenförmige ökologische Ausgleichsflächen in der Kulturlandschaft: Ackerkrautstreifen, Buntbrache, Feldränder*, Verlag Agrarökologie, Bern Hannover, pp 293.

- New, T.R.**, 1997. Are Lepidoptera an effective ‘umbrella group’ for biodiversity conservation? *Journal of Insect Conservation* **1**:5-12.
- Öckinger, E., Smith, H.G.**, 2006. Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* **149**:526-534.
- Norris, K.**, 2008. Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. *Conservation Letters* **1**:2-11.
- Öckinger, E., Smith, H.G.**, 2007. Semi-natural grasslands as populations sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* **44**:50-59.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H.**, 2010. *vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-2*. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olea, P.P., Vera, R., de Frutos, A., Robles, H.**, 2004. Premigratory communal roosts of the Lesser Kestrel in the boreal summer. *Journal of Raptor Research* **38**:278-282.
- Oñate, J.J., Atance, I., Bardají, I., Llusia, D.**, 2007. Modelling the effects of alternative CAP policies for the Spanish high-nature value cereal-steppe systems. *Agriculture Systems* **94**:247-260.
- Oñate, J.J., Álvarez-Guillén, P.**, 1997. El programa de estepas cerealistas en Castilla y León. *Economía agraria* **179**:297-330.
- Oñate, J.J., Atance, I., Bardají, I., Llusia, D.**, 2007. Modelling the effects of alternative CAP policies for the Spanish high-nature value cereal-steppe systems. *Agricultural Systems* **94**:247-260
- Oostermeijer, J. G. B., van Swaay, C. A. M.**, 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation* **86**:271-280.
- Quin, A., Burel, F.**, 2002. Influence on herbaceous elements on butterfly diversity in hedgerow agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment* **93**:45-53.
- Paracchini, M.L., Terres, J.M., Peterson, J., Hoogeveen, Y.**, 2007. *High nature value farmland and traditional agricultural landscapes: Open Opportunities in the Development of Rural Areas*. Wageningen/KNNI Publishing, Zeist.
- Penas, P.A., García, M.E., Herrero, L.**, 1995. *Serie de vegetación. Altas del medio natural de la Provincia de León*. Instituto Tecnológico Geominero de España y Diputación de León, León. pp.104
- Pérez-Fuertes, O., García-Tejero, S., Pérez-Hidalgo, N., Mateo-Tomás, P., Olea, P.P.**, 2015.

- Irrigation effects on arthropod communities in Mediterranean cereal agro-ecosystems. *Annals of Applied Biology* doi:10.1111/aab.12223.
- Petit, S., Firbank, L.**, 2006. Predicting the risk of losing parcels of semi-natural habitat to intensive agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **115**: 277-280.
- Pollard, E., Yates, T.J.**, 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman & Hall, London, UK. pp. 292
- Pouillard, E.**, 2007. *Indicateurs de l'intensification agricole dans les pseudo-steppes céréalières du Nord Ouest de l'Espagne*. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Université de Montpellier II. Master's degree.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Sparks, T.H., Greatorex-Davies, J.N., Walker, K.J., Meek, W.R., Carvell, C., Petit, S., Firbank, L.G.**, 2004. Assessing habitat quality for butterflies on intensively managed arable farmland. *Biological Conservation* **118**:313-325.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T.H., Critchley, C.N.R., Sherwood, A.**, 2006. Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* **129**:192-206.
- Quinn, G.P., Keough, M.J.**, 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.
- Rathcke, B.J., Jules, E.S.**, 1993. Habitat fragmentation and plant pollinator interactions. *Current Science (Bangalore)* **65**:273-277.
- R Development Core Team**, 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org>.
- R Development Core Team**, 2012. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org>
- Roff, D.**, 1983. *Phenological adaptation in a seasonal environment: a theoretical perspective*. In: Brown VK and Hodeck I (eds) *Diapause and life cycle strategies in insects*. pp. 253-270
- Rounsevell, M.D.A., Berry, P.M., Harrison, P.A.**, 2006. Future environmental change impacts on rural land use and biodiversity: a synthesis of the ACCELERATES project. *Environmental Science Policy* **9**:93-100.
- Ruiz, M.**, 1990. Development of Mediterranean agriculture: an ecological approach. *Landscape Urban Planing* **18**:211-220.

- Rundlof, M., Bengtsson, J., Smith, H. G.**, 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology* **45**:813-820.
- Rundlof, M., Smith, H. G.**, 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology* **43**:1121-1127.
- Saarinen, K.**, 2002. A comparison of butterfly communities along field margins under traditional and intensive management in SE Finland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **90**:59-65.
- Saunders, S.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R.**, 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**:18-32.
- Schmitzberger, I., Wrbka, T., Steurer, B., Aschenbrenner, G., Peterseil, J., Zechmeister, H.G.**, 2005. How farming styles influence biodiversity maintenance in Austrian agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **108**(3):274-290
- Shapiro, A.M.**, 1980. Mediterranean migrate and butterfly migration. An overview of the California fauna. *Atalanta* **11**:181-188.
- Smart, S. M., Firbank, L. G., Bunce, R. G. H., Watkins, J. W.**, 2000. Quantifying changes in abundance of food plants for butterfly larvae and farmland birds. *Journal of Applied Ecology* **37**(3):398-414.
- Sotherton, N.W., Boatman, N.D., Rands, M.R.W.**, 1989. The Conservation Headland experiment in cereal ecosystems. *The Entomologist* **108**: 135-143.
- Sotherton, N.W., Rands, M.R.W., Moreby, S.J.**, 1985. Comparison of herbicide treated and untreated headlands on the survival of game and wildlife. *1985 British Crop Protection Conference - Weeds* **3**:991-998.
- Southwood, T.R.E.**, 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* **46**:337-365.
- Spanish Ministry of Agriculture, Fisheries and Food**, RD. 708/2002, de 19 de julio, por el que se establecen medidas complementarias al Programa de Desarrollo Rural para las Medidas de Acompañamiento de la Política Agraria Común. BOE, 23 de junio de 2002, núm. 175, pp: 27004-27033.
- 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., Carnicer, J., Peñuelas, J.**, 2010. Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterflies: the negative synergistic forces of climate and

- habitat change. *Ecography* **34**:353-363.
- Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T.**, 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia* **109**(2):294-302.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Rio Carvalho, C., de Snoo, G.R., Eden, P.**, 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**:337-365.
- Stearns, S.C.**, 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. London pp.249.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Rio-Carvalho, C., de Snoo, G.R., Eden, P.**, 2001. Ecological impacts of arable intensification. in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**:337-365.
- Storey, J.D., Tibshirani, R.**, 2003. Statistical significance for genome-wide studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**:9440-9445.
- Stoate, C, Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C.**, 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* **91**:22-46.
- Strijk, D.**, 2005. Marginal lands in Europe—causes of decline. *Basic and Applied Ecology* **6**:99-106.
- Suárez, F., Naveso, M.A., De Juana, E.**, 1997. *Farming in the drylands of Spain: birds of the pseudosteppes*, in: Pain, D., Pienkowski, M.W. (Eds.), *Farming and Birds in Europe*. Academic Press, London, pp. 297-330.
- Tella, J.L., Forero, M.G.**, 2000. Farmland habitat selection of wintering lesser kestrels in a Spanish pseudosteppe: implications for conservation strategies. *Biodiversity and Conservation* **9**:433-441.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F.**, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**:79-92.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S.**, 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* **418**:671-677.
- Thomas, C.D.**, 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **267**:139-145.
- Thomas, C.D., Thomas, J.A., Warren, M.S.**, 1992. Distribution of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia* **92**:563-567.
- Thomas, J.A.**, 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using

- butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological* **360**:339-357.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S.**, 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* **418**:671-677.
- Tolman, T., Lewington, R.**, 1997. Collins Field Guide. *Butterflies of Britain & Europe*. HarperCollins Publishers Ltd.
- Tolman, T., Lewington, R.**, 2002. *Guía de las mariposas de España y Europa*. Lynx editions, pp. 320.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C.**, 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**:857-874.
- Turner II, B.L., Meyer, W.**, 1994. *Global land-use and land-cover change: an overview*. In: Meyer WB and Turner II BL (ed) *Changes in land use and land cover: a global perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-10.
- Ursúa, E., Serrano, D., Tella, J.L.**, 2005. Does land irrigation actually reduce foraging habitat for breeding lesser kestrels? The role of crop types. *Biological Conservation* **122**:643-648.
- van der Velde, M., Wriedt, G., Bouraoui, F.**, 2010. Estimating irrigation use and effects on maize yield during the 2003 heatwave in France. *Agriculture Ecosystems and Environment* **135**:90-97.
- van Swaay, C., M. S. Warren.**, 2006. Prime Butterfly Areas of Europe: an initial selection of priority sites for conservation. *Journal of Insect Conservation* **10**:5-11.
- van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., Munguira, M.L., Šašić, M., Verovnik, R., Verstraet, T., Warren, M.S., Wiemers, M., Wynhoff, I.**, 2010. *European red list of butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- van Swaay, C., Maes, D., Collins, S., Lopez Munguira, M., Šašić, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstraet, T., Warren, M., Wiemers, M., Wynhof, I., Cuttelod, A.**, 2011. Applying IUCN criteria to invertebrates: How red is the Red List of European butterflies? *Biological Conservation* **144**:470-478.
- Varela-Ortega, C., Sumpsi, J.M., Blanco, M.**, 2002. *Water availability in the Mediterranean region*. In: Brouwer, F and Van der Straaten J (ed) *Nature and Agriculture Policy in the European Union*. International Library of Ecological Economics. Edward Elgar, Cheltenham, UK, pp. 117-140.

- Veech, J.A., Summerville, K. S., Crist, T. O., Gering, J. C.**, 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* **99**:3-9.
- Weibull, A.C., Bengtsson, J., Nohlgren, E.**, 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* **23**:743-750.
- Weibull, A.C., Ostman, O., Granqvist, A.**, 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* **12**(7):1335-1355.
- Whittingham, M.J., Krebs, J.R., Swetnam, R.D., Vickery, J.A., Wilson, J.D., Freckleton, R.P.**, 2007. Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecology Letters* **10**:25–35.
- Willer, H., Richter, T.**, 2004. *Europe. The world of Organic Agriculture: Statistics and Emerging Trends 2004* (eds. H. Wille & M. Yussefi), pp 93-121. IFOAM, Bonn, Germany.
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clarck, S.C., Bradbury, R.B.**, 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture Ecosystems and Environment* **75**:13-30.
- Wriedt, G., van der Velde, M., Aloe, A., Bouraoui, F.**, (2009) Estimating irrigation requirements in Europe. *Journal of Hydrology* **373**(3-4):527-544.

Agradecimientos

En primer lugar, quiero y debo dar las gracias a mis directores de tesis, los Drs. Juan Antonio Régil Cueto y Pedro Pérez Olea, por todo lo que me han enseñado, apoyado y, por qué no decirlo, aguantado. He aprendido mucho de vosotros y siempre os estaré agradecido.

Por supuesto también a ti, Sergio Tejero, mi “tercer director de tesis encubierto”, que siempre has mantenido la ilusión en llevar a buen puerto este proyecto, mil gracias.

A mi familia, por que sin todo vuestro apoyo esto no habría sido posible; M^a Ángeles y Luisma, Luisma y Sandra y a ti, Adri, que siempre has estado ahí para animarme y que me has sufrido en los momentos más difíciles.... y por supuesto también a Duke y a la pequeña Emma jj

A todos esos compañeros con los que en algún momento de este largo camino he compartido experiencias, y no daré nombres por que seguro que me dejó alguno, vosotros sabéis quienes sois.

Y por último, gracias a todas las instituciones y entidades que de una u otra forma han contribuido a la elaboración de esta Tesis Doctoral.

