

Resposta de plantes i papallones als gradients ambientals i de pastura. Una aproximació d'alta resolució basada en el comportament del ramat

Cristina De Gracia

Museu de Ciències Naturals de Granollers. Grup de recerca BiBio
Universitat de Barcelona. Departament d'Ecologia, Ciències Ambientals i Fisiologia Vegetal
ID 0009-0003-3330-7711; cdegracia@mcng.cat

Daniel Oro

Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB – CSIC)
ID 0000-0003-4782-3007; d.oro@csic.es

Andreu Ubach

Museu de Ciències Naturals de Granollers. Grup de recerca BiBio
ID 0000-0002-0418-3794; aubach@mcng.cat

Carme Casas

Universitat de Vic – Universitat Central de Catalunya. Centre Tecnològic BETA
ID 0000-0002-4601-0912; carme.casas@uvic.cat

Andreu Salvat

Aprèn, Serveis Ambientals, SL
andreu@apren.cat

Oriol Grau

Parc Natural de l'Alt Pirineu
ID 0000-0002-3816-9499; grau.oriol@gmail.com

Constantí Stefanescu

Museu de Ciències Naturals de Granollers. Grup de recerca BiBio
ID 0000-0001-8952-7869; cstefanescu@mcng.cat



© dels autors i les autores

Recepció: abril de 2026
Acceptació: maig de 2026
Publicació: juliol de 2026

Citació recomanada: DE GRACIA, Cristina; ORO, Daniel; UBACH, Andreu; CASAS, Carme; SALVAT, Andreu; GRAU, Oriol i STEFANESCU, Constantí (2026). «Resposta de plantes i papallones als gradients ambientals i de pastura. Una aproximació d'alta resolució basada en el comportament del ramat». *Documents d'Anàlisi Geogràfica*, 72(2), 317-340. <<https://doi.org/10.5565/rev/dag.1603>>

Resum

Els prats subalpins del Pirineu estan sotmesos a pressions creixents d'abandonament i sobrepastura, amb efectes importants sobre la biodiversitat. Aquest estudi analitza la resposta de les comunitats de plantes i papallones a gradients d'intensitat de pastura i condicions ambientals en deu parcel·les de la Coma de Burg (Pallars Sobirà), utilitzant dades precises de comportament del ramat obtingudes per GPS. S'hi calculen índexs de comunitat basats en valors indicadors ambientals, comparables entre els dos grups taxonòmics. Els resultats mostren que la riquesa de papallones segueix la hipòtesi de la pertorbació intermèdia i que la pastura intensa redueix l'especialització de les comunitats. Els índexs de comunitat de plantes i papallones mostren correspondències coherents, la qual cosa reflecteix la dependència tròfica entre els dos grups. La topografia i la pastura estructuraren la biodiversitat de forma independent i complementària, amb implicacions rellevants per a la gestió ramadera adaptativa en el context del canvi climàtic.

Paraules clau: pastura; papallones; prats subalpins; índexs de comunitat; GPS

Resumen. *La respuesta de plantas y mariposas a los gradientes ambientales y de pastoreo. Una aproximación de alta resolución basada en el comportamiento del rebaño*

Los prados subalpinos del Pirineo están sometidos a crecientes presiones de abandono y sobrepastoreo, con efectos importantes sobre la biodiversidad. Este estudio analiza la respuesta de las comunidades de plantas y mariposas a gradientes de intensidad de pastoreo y condiciones ambientales en diez parcelas de la Coma de Burg (Pallars Sobirà), utilizando datos precisos de comportamiento del rebaño obtenidos mediante GPS. Se calculan índices de comunidad basados en valores indicadores ambientales, comparables entre ambos grupos taxonómicos. Los resultados muestran que la riqueza de mariposas sigue la hipótesis de la perturbación intermedia y que el pastoreo intenso reduce la especialización de las comunidades. Los índices de comunidad de plantas y mariposas muestran correspondencias coherentes, lo que refleja la dependencia trófica entre ambos grupos. La topografía y el pastoreo estructuran la biodiversidad de forma independiente y complementaria, con implicaciones relevantes para la gestión ganadera adaptativa en el contexto del cambio climático.

Palabras clave: pastoreo; mariposas; prados subalpinos; índices de comunidad; GPS

Résumé. *La réponse des plantes et des papillons aux gradients environnementaux et de pâture : une approche à haute résolution fondée sur le comportement du troupeau*

Les prairies subalpines pyrénéennes sont soumises à des pressions croissantes d'abandon et de surpâturage, avec des effets importants sur la biodiversité. Cette étude analyse la réponse des communautés de plantes et de papillons aux gradients d'intensité de pâture et aux conditions environnementales sur dix parcelles de la Coma de Burg (Pallars Sobirà), en utilisant des données précises sur le comportement du troupeau obtenues par GPS. Des indices de communauté basés sur des valeurs indicatrices environnementales, comparables entre les deux groupes taxonomiques, ont été calculés. Les résultats montrent que la richesse en papillons suit l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, et que le pâturage intense réduit la spécialisation des communautés. Les indices de communauté des plantes et des papillons montrent des correspondances cohérentes, reflétant la dépendance trophique entre les deux groupes. La topographie et le pâturage structurent la biodiversité de façon indépendante et complémentaire, avec des implications pour la gestion adaptative du bétail face au changement climatique.

Mots-clés : pâture; papillons; prairies subalpines; indices de communauté; GPS

Abstract. *Plant and butterfly responses to environmental gradients and grazing: A high-resolution approach based on livestock behaviour*

Pyrenean subalpine grasslands face increasing pressures from abandonment and overgrazing, with significant effects on biodiversity. This study analyses the response of plant and butterfly communities to grazing intensity gradients and environmental conditions across ten plots in the Coma de Burg (Pallars Sobirà), using precise livestock behavioural data obtained via GPS tracking. Community indices based on environmental indicator values, comparable between both taxonomic groups, were calculated. Results show that butterfly species richness follows the intermediate disturbance hypothesis, and that intense grazing reduces community specialisation. Plant and butterfly community indices show coherent correspondences, reflecting the trophic dependence between both groups. Topography and grazing independently and complementarily structure biodiversity, with relevant implications for adaptive livestock management in the context of climate change.

Keywords: grazing; butterflies; subalpine grasslands; community indices; GPS

Sumari

- | | |
|----------------|-----------------------------|
| 1. Introducció | 4. Discussió |
| 2. Metodologia | Referències bibliogràfiques |
| 3. Resultats | |

1. Introducció

La pastura, reconeguda pel seu paper clau en la configuració dels ecosistemes, s'ha associat tant a efectes positius com negatius sobre la biodiversitat. Existeix una abundant literatura que tracta sobre els diversos factors que influeixen sobre aquest balanç, acceptant-se en general que uns nivells de pastura intermedis maximitzen la diversitat de les comunitats de plantes afectades d'acord amb la hipòtesi de la pertorbació intermèdia (Huston, 1979; Gao i Carmel, 2020). En el marc d'aquesta hipòtesi, l'absència de la pertorbació que suposa la pastura portaria a un augment per part d'algunes espècies molt competitives, mentre que una pastura excessiva suposaria un estrès desmesurat que només podrien suportar algunes espècies de caràcter oportunista. Tanmateix, aquest model no sempre és aplicable, ja que el balanç entre la riquesa d'espècies i el grau de pastura es pot veure modificat per factors ambientals (com ara la humitat) i per la història evolutiva de les interaccions entre les plantes i els megaherbívors salvatges i, més recentment, domèstics, que modelen aquests paisatges (Milchunas et al., 1988). Els efectes de la pertorbació per pastura no es limiten a les comunitats de plantes, sinó que s'han documentat respostes similars en altres grups faunístics, com ara els insectes pol·linitzadors (Öckinger et al., 2006; De Gracia et al., 2026) i els ocells de prats oberts (Vickery et al., 2001), reflectint la naturalesa multitròfica d'aquests ecosistemes (Filazzola et al., 2020).

Els prats subalpins del Pirineu exemplifiquen un tipus d'hàbitat caracteritzat per una alta biodiversitat, que s'ha mantingut durant molts segles gràcies a la pràctica d'una pastura tradicional fonamentada en la transhumància dels

ramats (Komac et al., 2014). Actualment, però, una part d'aquests prats estan patint un procés de degradació a causa tant de l'abandonament de terres (Feranec et al., 2010) com de la sobrepastura causada per la tendència a la concentració dels ramats en poques àrees (Lasanta et al., 2017; Casasús et al., 2007). L'abandonament de la pastura comporta una resposta complexa dels patrons de riquesa dels diferents organismes presents a l'ecosistema. Per exemple, s'observa una clara disminució de la riquesa de plantes (Sebastià et al., 2008) i també dels insectes herbívors que en depenen (Slancarova et al., 2016), si bé altres grups biològics poden ser afavorits per l'emmatament de les pastures (Grau et al., 2019). En tot cas, és ben conegut el cas de les papallones diürnes, que en aquests ambients oberts mantenen comunitats excepcionalment diverses (Stefanescu et al., 2011) i que es veuen molt negativament afectades pel tancament dels hàbitats (Ubach et al., 2020).

En els darrers anys s'han iniciat una sèrie d'estudis per aprofundir en l'impacte de la pastura i de la pèrdua d'aquesta pràctica en les comunitats de plantes i papallones pirinenques i d'altres ambients de la muntanya mitjana catalana (Krauss et al., 2010; Ubach et al., 2023; De Gracia et al., 2025, 2026). Aquests estudis confirmen l'abandonament i el tancament de la vegetació com un dels problemes més greus per a la conservació de la fauna de papallones i, alhora, posen de manifest l'estreta relació que s'estableix entre les comunitats de plantes i aquests insectes. Per exemple, Ubach et al. (2023) van comprovar experimentalment amb el tancament de parcel·les que l'acció de la pastura d'un ramat de vaques en transhumància en una vall del Pirineu oriental exercia un efecte positiu sobre la riquesa i l'abundància de plantes i papallones fruit dels moviments altitudinals del ramat dins la pròpia vall. Recentment, l'ampliació de les prospeccions a quatre zones que cobreixen el conjunt del Pirineu català ha confirmat que el grau de pastura condiciona la riquesa de les comunitats de plantes i papallones segons el que prediu la hipòtesi de la pertorbació intermèdia, amb efectes similars en tots dos grups de tàxons (De Gracia et al., 2026).

Aquests treballs han avaluat l'impacte de la pastura de forma categòrica (per exemple, utilitzant dades d'estoc de bestiar o categories d'hàbitat dins del gradient d'abandonament com a mesura indirecta), però, fins on sabem, no existeixen estudis que utilitzin mesures més precises de la intensitat de pastura per quantificar-ne l'impacte sobre la biodiversitat a diferents nivells tròfics. Aquesta mancança limita la fiabilitat de la informació que se'n pot extreure, sobretot pel fet que les mesures de la intensitat de pastura són forçosament aproximades i potencialment poden presentar biaixos importants. Per exemple, no tenen en compte la selecció de microhàbitats per part del bestiar, de manera que es tendeix a considerar els efectes de la pastura molt més homogenis del que realment són sobre el terreny. La recerca que presentem en aquest treball pretén omplir aquest buit i, a partir de les dades precises del moviment del bestiar localitzat amb collars GPS, analitzar els efectes de la pastura sobre les comunitats de plantes i papallones a nivell de parcel·la, és a dir, amb una resolució molt més fina que en estudis anteriors. La informació obtinguda hauria de ser clau per guiar els propietaris i gestors del terreny en l'atenció efectiva

a les necessitats de conservació d'aquests tàxons dins dels paisatges pastorals. Per fer-ho, ens hem proposat dos objectius específics:

Objectiu 1. Adaptar i aplicar valors indicadors existents, tant per plantes com per papallones, per construir índexs de comunitat que permetin comparar les condicions ambientals percebudes per les comunitats de plantes i papallones entre parcel·les amb una intensitat de pastura diferent.

En relació amb aquest objectiu, la nostra hipòtesi és que els índexs de comunitat de papallones mostraran una associació positiva amb els índexs de comunitat de plantes per a les variables ambientals pels quals han estat desenvolupats, la qual cosa reflectirà la dependència ecològica entre els dos grups taxonòmics.

Objectiu 2. Avaluar com varien els índexs de comunitat de plantes i papallones a través de gradients d'intensitat de pastura i d'activitat del bestiar, condicions topogràfiques i ambientals.

Aquí ens plantejem com a hipòtesi de treball que tant els índexs de comunitat de plantes com els de papallones variïn en funció de la intensitat de pastura, i que mostrin respostes coherents a les variacions en la topografia (p. ex., pendent i orientació). Així mateix, esperem que a les zones de repòs del ramat, que solen tenir una recursivitat més elevada a causa de la filopàtria del bestiar, els efectes negatius siguin més grans que a les zones més pasturades.

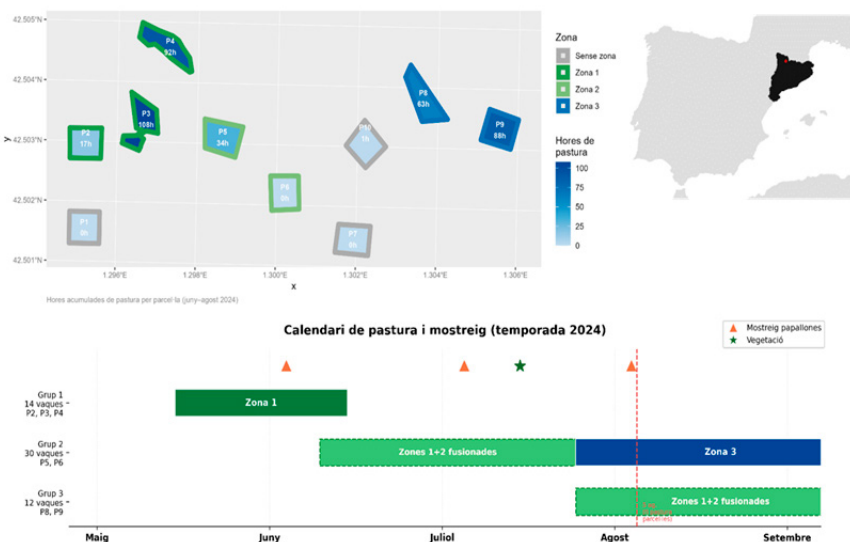
El treball que es presenta forma part del projecte *(Re)pensar la gestió dels espais oberts i de la ramaderia extensiva a l'Alt Pirineu en el context del Canvi climàtic (RePiCa)*, i està centrat en les pastures de la Coma de Burg, al municipi de Farrera (Pallars Sobirà), dins del Parc Natural de l'Alt Pirineu. En darrer terme, pretén testar una metodologia fins ara poc utilitzada per poder precisar com la pastura afecta la biodiversitat dels prats subalpins, alhora que oferir una eina útil per gestionar aquest espai natural i d'altres.

2. Metodologia

2.1 Àrea d'estudi

La recerca es va desenvolupar l'estiu de 2024 al sistema de prats de pastura de la Coma de Burg (Pallars Sobirà), dins del Parc Natural de l'Alt Pirineu, situats a l'estatge subalpí, en un rang altitudinal de 1500-1900 m. Aquesta ubicació es va considerar ideal per fer-hi l'estudi gràcies a la diversitat de condicions que ofereix, incloent-hi nombrosos prats pasturats amb intensitats de pastura contrastades, tot en un gradient altitudinal moderat. A més, es disposava de dades prèvies sobre papallones d'aquesta zona, facilitades per la presència d'un itinerari del Catalan Butterfly Monitoring Scheme (CBMS-193; <<https://www.catalanbms.org/>>) i també d'un coneixement de l'activitat de pastura a la zona proporcionat per les comunitats locals.

Figura 1. Localització de les parcel·les de mostreig i calendari de pastura. A dalt: mapa de les parcel·les de mostreig ($n = 10$) acolorides segons les hores acumulades de pastura (juny-agost de 2024). El contorn indica la zona de pastura a la qual pertany cada parcel·la (zona 1: P2, P3 i P4; zona 2: P5 i P6; zona 3: P8 i P9; sense zona assignada: P1, P7 i P10). A baix: calendari de pastura per zona i grup de bestiar durant la temporada 2024. Els triangles indiquen els mostreigs de papallones (juny, juliol i agost), i l'estrella, el mostreig de vegetació (juliol). La línia puntejada marca el 5 d'agost, data a partir de la qual no es van registrar vaques dins les parcel·les de mostreig



Font: elaboració pròpia.

En aquest lloc es van seleccionar 10 parcel·les de 0,36 ha cadascuna, en les quals es van estudiar les comunitats de plantes i de papallones seguint la metodologia descrita més avall. La majoria de les parcel·les eren quadrades (60×60 m), si bé algunes van adoptar formes diferents per adaptar-se a la topografia local mantenint la mateixa superfície. Les parcel·les es van distribuir estratègicament per reduir la variabilitat de les comunitats de plantes i papallones produïda per les diferències ambientals associades al gradient altitudinal, però, alhora, per capturar un rang divers d'intensitats de pastura i estructures de vegetació (figura 1).

2.2. Caracterització de les parcel·les

2.2.1. Dades topogràfiques

Per obtenir les variables topogràfiques, es va utilitzar la capa del model digital d'elevacions (DEM) proporcionada per l'Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya (ICGC), de 2×2 m de resolució. La mitjana de l'orientació (*aspect*)

i el pendent (*slope*) de cada parcel·la es van calcular mitjançant QGIS versió 3.34.8-Prizren.

A més, es va estimar la insolació mitjana de tota la temporada d'estudi (de maig a agost) utilitzant la funció *r.sun.insoltime* del paquet GRASS dins QGIS, que permet calcular la radiació solar diària sobre la superfície tenint en compte factors topogràfics.

2.2.2. Intensitat de pastura

Durant l'any de l'estudi, un ramat amb un total de 56 vaques va utilitzar les pastures de la Coma de Burg. La gestió ramadera en aquest indret segueix un règim transhumant, de manera que les vaques només pasturen als prats durant la primavera i l'estiu. Concretament, el ramat es divideix en tres grups que pasturen en diferents moments i àrees al llarg de la temporada (figura 1): el primer grup pastura exclusivament a la zona 1 i al juny es trasllada a una altra vall; el segon grup comença a pasturar a la zona 2 al juny i posteriorment es trasllada a la zona 3, on hi roman fins al setembre, i el tercer grup es mou només per la zona 3 al juliol i a l'agost.

Per quantificar la intensitat de pastura real a cada parcel·la es va disposar d'informació precisa de les hores que el bestiar hi pasturava o hi reposava mitjançant tecnologia de seguiment per GPS (Oro et al., 2026). Un total de 26 vaques repartides equitativament entre els 3 grups esmentats (entre el 25 i el 50% del ramat, segons el moment de l'estació i la gestió dels animals) van ser marcades amb collars GPS. Els dispositius (model Digitanimal IP67) enviaven posicions cada 12 minuts, que és la màxima resolució temporal que garanteix que la bateria duri tota la temporada (de maig a setembre). Vam confirmar que l'interval efectiu entre localitzacions GPS era reduït (mitjana i desviació estàndard: $13,06 \pm 2,20$ minuts). També vàrem estimar l'error de lectura dels dispositius (mediana: 12 m) (Oro et al., 2026). La resolució espacial i temporal va permetre conèixer amb detall els moviments diaris de les vaques marcades entre maig i setembre, i vàrem assumir que són representatives com a índex spatiotemporal de la intensitat de pastura.

Les dades GPS es van utilitzar per calcular la mitjana d'hores de presència de les vaques dins de cada parcel·la, separant les hores de pastura de les de descans. Per fer aquesta distinció, es va analitzar la suma quadràtica de les desviacions estàndard (QSSD) dels tres eixos de l'acceleròmetre incorporat al collar GPS, un mètode que assigna més pes als valors elevats d'activitat i minimitza els valors baixos, millorant la capacitat de distingir entre activitat i inactivitat (Oro et al., 2026). Els llindars de classificació es van establir a partir d'anàlisis exploratòries amb dispositius GPS estàtics: les posicions amb QSSD inferior a 388 es van classificar com a descans; les superiors a 940, com a pastura, i les intermèdies, com a sense classificar. Aquestes últimes es van reclassificar posteriorment si quedaven flanquejades per posicions de la mateixa activitat en un interval inferior a 15 minuts, amb la condició addicional, per al descans, que la distància a la posició anterior o posterior fos inferior a 30 m. El nombre de posicions classificades com a pastura o descans dins de cada parcel·la es va normalitzar pel nombre de dispositius GPS desplegats i es va considerar com a proxy fiable de la inten-

sitat de pastura, com també de l'estrès químic (per acumulació d'urea i nitrats) i mecànic en el cas de les zones de descans (Oro et al., 2026).

2.3. Mesures de biodiversitat

Els inventaris de plantes i papallones es van fer seguint la metodologia descrita a Ubach et al. (2023). Per a l'avaluació de la vegetació es va establir un transsecte de 500 m de llargada i 50 m d'amplada (25 m a cada costat de la línia de progressió), amb un traçat en zig-zag dins de cada parcel·la. Durant el pic de floració a mitjan juliol (figura 1), es van registrar totes les espècies de plantes vasculares presents al llarg del transsecte en un únic mostreig. L'abundància de cada espècie es va categoritzar en sis nivells, des de molt rara fins a molt comuna (Bolòs et al., 2005).

Les papallones diürnes (ropalòcers) es van censar al llarg del mateix transsecte, segons el mètode estàndard conegut com a Pollard Walk, que consisteix a comptar i identificar a nivell d'espècie tots els exemplars detectats en una caixa imaginària de 2,5 m als costats i 5 m per davant de l'investigador, mentre aquest progressa a un ritme constant (Pollard i Yates, 1994). Els censos es van fer únicament quan hi va haver unes condicions meteorològiques adequades per a l'activitat de les papallones, en tres moments de la temporada (finals de maig, principis de juliol i principis d'agost, figura 1), durant els quals es va cobrir el període de vol de la majoria de les espècies presents en aquesta zona de muntanya.

Amb aquestes dades, es van calcular els valors de riquesa i abundància per parcel·la, tant per a les plantes com per a les papallones (dades acumulades pels tres mostreigs, en aquest darrer grup). La llista completa d'espècies de plantes i papallones detectades a cada parcel·la es presenta a l'apèndix 1.

2.4. Índexs de comunitat en plantes i papallones

A partir dels censos es van calcular diferents índexs de comunitat, tant per a papallones com per a plantes, en referència a cadascuna de les parcel·les d'estudi.

Els indicadors de comunitats de plantes es van calcular a partir dels índexs d'Ellenberg (Ellenberg et al., 1991), que es basen en una classificació ordinal senzilla de les plantes segons la posició del seu nínxol ecològic al llarg de diversos gradients ambientals. El valor de cada índex oscil·la entre 0 i 10, i indica la preferència d'una espècie per a una determinada condició ambiental. En aquest estudi s'ha treballat amb quatre índexs: humitat, temperatura, nitrogen i llum (taula 1), extrets de la base de dades desenvolupada per Tichý et al. (2023), que proporciona un conjunt harmonitzat de valors indicadors tipus Ellenberg aplicables a escala europea. Els tàxons sense valors Ellenberg disponibles ($n = 11$) van ser exclosos del càlcul dels índexs mitjans per plot, però van ser inclosos en el càlculs de riquesa i abundància.

En el cas de les comunitats de papallones, es van utilitzar cinc índexs que posicionaven les espècies al llarg de diferents gradients ambientals, quatre dels quals eren molt similars i comparables als utilitzats per a les plantes (taula 1). Aquests índexs

Taula 1. Índexs utilitzats per calcular els indicadors de comunitats de plantes i papallones per als diferents factors ambientals considerats

Factor ambiental	Índex plantes	Valor indicador	Índex papallones	Valor indicador	Comparabilitat
Humitat	H	D'1 (molt sec) a 12 (submergit)	SPI-CPI (índex de precipitació de l'espècie)	De 429 mm a 1.323 mm per a espècies de climes secs a humits	Alta
Temperatura	T	D'1 (alpí i sub-nival) a 9 (mediterrani)	STI-CTI (índex de temperatura de l'espècie)	De 3 °C a 16 °C per a espècies de climes freds a càlids	Alta
Nitrogen	N	D'1 (mínim) a 9 (excés)	SNI-CNI (índex de nitrogen de l'espècie)	1-4 = baix 4-6 = mitjà >6 = alt 0 = indiferent	Alta
Llum	L	D'1 (ombra) a 9 (tot llum)	TAO (preferència tancat-obert)	De -1 per a ambients tancats a +1 per a ambients oberts	Alta
Diversitat d'hàbitats			SSI-CSI (índex d'especialització de l'espècie)	De 0 per a generalistes a 4 per a especialistes	

Font: elaboració pròpia.

han estat àmpliament emprats i testats en estudis de papallones (vegeu el box 1 per la definició de cada índex i les fonts originals d'on han estat extrets).

Els índexs de comunitat de papallones (CTI, CPI, CTAO, CNI i CSI) es van calcular com la mitjana dels índexs individuals de les espècies presents, ponderada per l'arrel quadrada de l'abundància de cada espècie a la parcel·la.

2.5. Anàlisi de les dades

Totes les anàlisis estadístiques es van dur a terme amb l'entorn R versió 4.3.2 (R Core Team, 2024) i RStudio versió 1.3.1093, i les visualitzacions de dades es van crear amb ggplot2 versió 4.0.1 (Wickham, 2016) i patchwork versió 1.3.2 (Pedersen, 2025), tret que s'indiqui el contrari. La distribució dels errors de les variables resposta (índexs de comunitat de plantes i papallones, riquesa i abundància) es va verificar prèviament mitjançant el test de Shapiro-Wilk i gràfics Q-Q, confirmant que s'ajustaven a una distribució normal. Atès el nombre reduït d'observacions (n = 10 parcel·les), es van utilitzar models lineals (LMs) sense efectes aleatoris. Els models lineals es van ajustar mitjançant la funció lm (linear model) del paquet base de R (R Core Team, 2024), i la multicol·linealitat entre predictors es va compro-

Box 1. Índexs utilitzats per calcular els indicadors ambientals en les comunitats de plantes i papallones

Plantes

Valor d'Ellenberg de temperatura (T), que reflecteix les condicions tèrmiques en què una espècie vegetal assolix la seva abundància més gran, en una escala d'1 (espècies d'ambients freds, alpins) a 9 (espècies de climes càlids, mediterranis) (Ellenberg et al., 1991). És l'equivalent per a plantes de l'STI de papallones.

Valor d'Ellenberg d'humitat (F), que indica les condicions d'humitat del sòl preferides per cada espècie vegetal, amb valors que van d'1 (espècies de sòls molt secs) a 12 (espècies aquàtiques) (Ellenberg et al., 1991). És l'equivalent per a plantes de l'SPI de papallones.

Valor d'Ellenberg de llum (L), que caracteritza la preferència de cada espècie per la disponibilitat de llum, en una escala d'1 (espècies d'ombra profunda) a 9 (espècies de plena llum, pròpies d'hàbitats oberts) (Ellenberg et al., 1991). És l'equivalent per a plantes de l'índex TAO de papallones.

Valor d'Ellenberg de nitrogen (N), que indica la disponibilitat de nutrients, principalment nitrogen, en el sòl on l'espècie es troba habitualment, amb valors d'1 (sòls molt pobres en nutrients) a 9 (sòls molt rics) (Ellenberg et al., 1991). És l'equivalent per a plantes de l'SNI de papallones.

Els índexs de comunitat de plantes es van calcular com la mitjana aritmètica dels valors d'Ellenberg de les espècies presents a cada parcel·la.

Papallones

Índex de temperatura de l'espècie (STI) i índex de precipitació de l'espècie (SPI), basats en la distribució de l'espècie a la península Ibèrica (Herrando et al., 2019). L'STI i l'SPI corresponen als valors mitjans a llarg termini de temperatura i precipitació que experimenten les poblacions de l'espècie en el conjunt del seu rang de distribució. L'STI és comparable amb el valor d'Ellenberg de temperatura per a plantes (Van Swaay et al., 2008).

Índex de preferència tancat-obert (TAO), d'Ubach et al. (2020), que situa una espècie al llarg d'un gradient de preferència que va des d'àrees tancades (bosc, -1) fins a àrees obertes (prats, +1). Aquest índex és equivalent al valor d'Ellenberg de llum per a plantes.

Índex de nitrogen de l'espècie (SNI), que reflecteix les condicions de disponibilitat de nitrogen en les quals una espècie de papallona tendeix a trobar-se. El valor de *N* de cada espècie es va calcular com la mitjana ponderada dels valors d'Ellenberg *N* (Ellenberg et al., 1991) de les seves plantes nutrícies, els pesos de les quals corresponen al grau de preferència de cada espècie de papallona per cadascuna de les seves plantes nutrícies a Catalunya (base de dades interna del grup). Un valor elevat indica que l'espècie s'associa a ambients rics en nitrogen, mentre que un valor baix indica una associació amb ambients poc nitrificats.

Índex d'especialització de l'espècie (SSI), que avalua el grau d'especialització de l'espècie en l'ús de diferents tipus d'hàbitats. Es deriva de la distribució de densitat dels individus adults en les seccions dels itineraris del Catalan Butterfly Monitoring Scheme (CBMS), assignades a 20 categories d'hàbitats basades en l'adaptació del codi Corine a les comunitats de plantes de Catalunya (Carreras et al., 2015).

var mitjançant el factor d'inflació de la variança (VIF) amb el paquet car versió 3.1.2 (Fox i Weisberg, 2019).

La relació entre els índexs de comunitats de plantes i papallones i els diversos factors ambientals mesurats (insolació, topografia i intensitat de pastura) es va avaluar mitjançant una selecció exhaustiva de models amb el paquet MuMIn versió 1.47.5 (Bartoń, 2023), que compara tots els models possibles i en selecciona els millors basant-se en el criteri d'informació d'Akaike corregit per a mostres petites (AICc). Prèviament a la construcció dels models, es va calcular la matriu de correlació de Pearson entre tots els predictors candidats,

visualitzada amb el paquet *corrplot* versió 0.95 (Wei i Simko, 2024), i es van excloure del mateix model aquelles variables amb $|r| > 0,6$ per evitar multicolinearietat. Es van considerar com a models estadísticament equivalents els que presentaven una diferència d'AICc ($\Delta AICc$) inferior a 2 respecte al millor model (Diniz-Filho et al., 2008). Les variables amb $VIF > 5$ es van excloure del mateix model. La bondat d'ajust dels residuals dels models seleccionats es va verificar visualment amb el paquet *DHARMA* versió 0.4.7 (Hartig, 2024).

Per explorar els patrons de covariació entre els índexs de comunitat de plantes i papallones i les variables ambientals mesurades, es va dur a terme una anàlisi de components principals (PCA) amb el paquet *factoextra* versió 1.0.7 (Kassambara i Mundt, 2020) de R, centrada i escalada. Prèviament a l'anàlisi, es va calcular la matriu de correlació de Pearson entre totes les variables candidates i es van excloure les que presentaven una correlació superior a $|r| > 0,6$ amb una altra variable per evitar el sobreajustament (Dormann et al., 2013). Aquest criteri va portar a excloure les variables d'hores de descans, CTI, requeriment d'humitat de les plantes, requeriment de llum de les plantes, insolació de la parcel·la i abundància de papallones, i el PCA final es va realitzar sobre 9 variables i 10 parcel·les.

3. Resultats

3.1. Relació entre els índexs de comunitats de plantes i papallones i els factors ambientals

En les 10 parcel·les es van detectar 197 espècies de plantes i 77 espècies de papallones (vegeu l'apèndix 1 per tenir-ne la llista completa). Entre les papallones, en destaquen les espècies *Phengaris alcon*, *Lycaena hippothoe* i *Boloria eunomia*, que consten com a amenaçades al catàleg de fauna salvatge autòctona de Catalunya (Decret 172/2002). La riquesa va oscil·lar entre 51 i 84 ($69 \pm 10,6$) espècies de plantes, i entre 23 i 32 ($28 \pm 3,3$) espècies de papallones per parcel·la. Hi va haver 9 espècies de papallones que van ser detectades a totes les parcel·les (*Aporia crataegi*, *Coenonympha pamphilus*, *Colias crocea*, *Issoria lathonia*, *Maniola jurtina*, *Melitaea parthenoides*, *Pieris brassicae*, *Polyommatus icarus* i *Speyeria aglaja*), mentre que 26 espècies van ser detectades en una única parcel·la.

Cap dels predictors considerats va mostrar associació amb la riquesa de plantes, i el model nul va obtenir el millor suport (taula 2: pes = 0,577). Pel que fa als requeriments de les plantes, el lumínic va mostrar una relació quadràtica significativa amb la intensitat de pastura (R^2 aj. = 0,636; $p = 0,012$; taula 2), de manera que les parcel·les amb intensitats de pastura intermèdies presenten comunitats vegetals amb més requeriments lumínics. El requeriment de temperatura va mostrar una tendència negativa amb la insolació ($-0,087 \pm 0,057$; $p = 0,169$; taula 2), tot i que sense prou suport estadístic. Els requeriments de nitrogen i humitat no van mostrar associació amb cap dels predictors considerats, i en tots dos el model nul va obtenir el millor suport.

Pel que fa a les papallones, la riquesa i l'abundància que n'hi ha es relaciona principalment amb variables biòtiques. L'abundància mostra una relació lineal positiva significativa amb la riquesa de plantes ($+4,68 \pm 1,66$ individus per

Taula 2. Millors models (selecció per AICc) per a cada variable resposta. S'hi indiquen els coeficients ($\pm$ error estàndard) dels predictors retinguts, el p -valor del model global i el pes del model (Weight). Els models amb únicament l'intercepte indiquen que no hi va haver cap predictor que millorés l'ajust

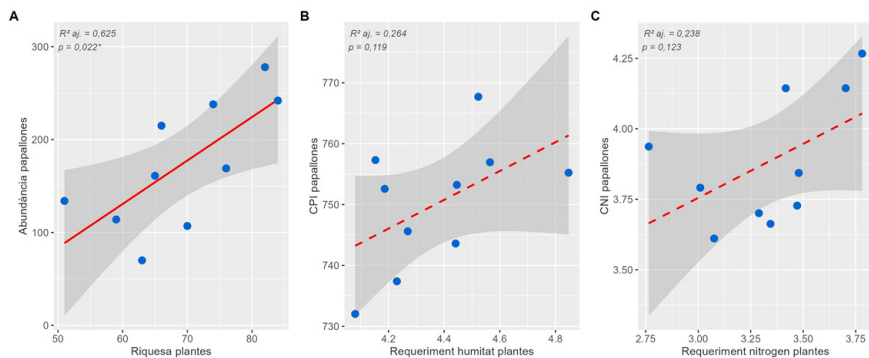
Variable resposta	Predictor	Coeficient ($\pm$ SE)	p-model	Pes
Plantes				
Riquesa plantes	(intercepte)	—	—	—0,577
Nitrogen plantes	(intercepte)	—	—	0,601
Humitat plantes	(intercepte)	—	—	0,587
Llum plantes	Pastura	$-0,0020 \pm 0,0008$	0,012	0,371
	Pastura ²	$+0,000106 \pm 0,000026$		
Temperatura plantes	Insolació	$-0,087 \pm 0,057$	0,169	0,216
Papallones				
Riquesa papallones	Pastura ²	$-0,0013 \pm 0,0009$	0,167	0,180
Abundància papallones	Riquesa plantes	$4,678 \pm 1,66$	0,0225	0,625
CSI	Pastura	$-0,0013 \pm 0,0009$	0,182	0,498
TAO	(intercepte)	—	—	0,456
CTI	(intercepte)	—	—	0,572
CPI	Humitat planta	$+23,6 \pm 13,54$	0,119	0,264
CNI	Nitrogen planta	$+0,383 \pm 0,222$	0,123	0,238

En negreta els valors significatius per a $p < 0,05$.

Font: elaboració pròpia.

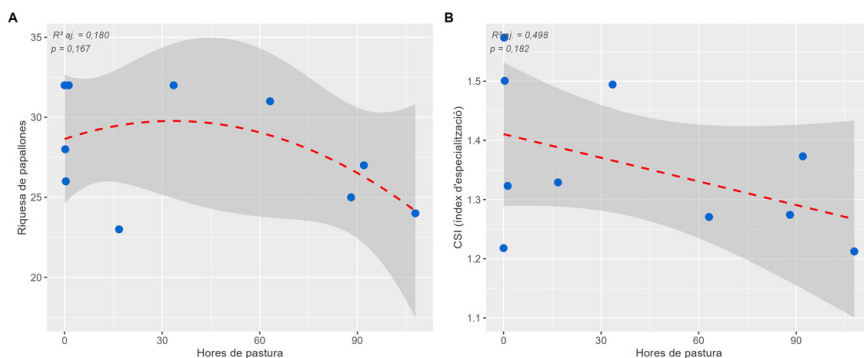
espècie addicional de planta; $p = 0,023$; R^2 aj. = $0,436$; figura 2A), de manera que les parcel·les amb més diversitat vegetal alberguen comunitats amb més abundància de papallones. La riquesa de papallones mostra una tendència quadràtica amb la intensitat de pastura consistent amb la hipòtesi de la pertorbació intermèdia ($-0,0013 \pm 0,0009$; R^2 aj. = $0,127$; figura 3A), tot i que l'efecte no assoleix la significació estadística ($p = 0,167$), probablement a causa de la mida mostral reduïda. Dels cinc indicadors de comunitat de papallones, n'hi ha tres que mostren tendències amb alguns dels predictors (taula 2; figura 2), tot i que no assoleixen la significació estadística. L'índex d'especialització (CSI) decreix amb la intensitat de pastura ($-0,0013 \pm 0,0009$; $p = 0,182$; R^2 aj. = $0,112$; figura 3B), la qual cosa suggereix que la pastura afavoreix comunitats de papallones menys especialistes. Els índexs de precipitació (CPI) i de nitrogen (CNI) mostren tendències positives amb els requeriments d'humitat ($+23,6 \pm 13,5$; $p = 0,119$; figura 2B) i de nitrogen de les plantes ($+0,383 \pm 0,222$; $p = 0,123$; figura 2C), respectivament, la qual cosa suggereix una certa correspondència entre els requeriments ecològics de les comunitats de papallones i de plantes, però sense prou suport estadístic. Els índexs TAO i CTI no van mostrar associació amb cap dels predictors considerats, i el model nul va obtenir el millor suport en tots dos casos (Pes = $0,456$ i $0,572$, respectivament).

Figura 2. Relacions univariants destacades que s'estableixen entre les comunitats de plantes i papallones a l'àrea d'estudi pels tres indicadors de comunitats equivalents. La línia indica el model de regressió, i la banda grisa, l'interval de confiança del 95%. Els punts representen les 10 parcel·les de mostreig



Font: elaboració pròpia.

Figura 3. Relació entre les hores de pastura i les comunitats de papallones. A: riquesa d'espècies de papallones en funció de les hores de pastura acumulades, amb tendència quadràtica consistent amb la hipòtesi de la pertorbació intermèdia. B: índex d'especialització de la comunitat (CSI) en funció de les hores de pastura. La línia indica el model de regressió, i la banda grisa, l'interval de confiança del 95%. Els punts representen les 10 parcel·les de mostreig



Font: elaboració pròpia.

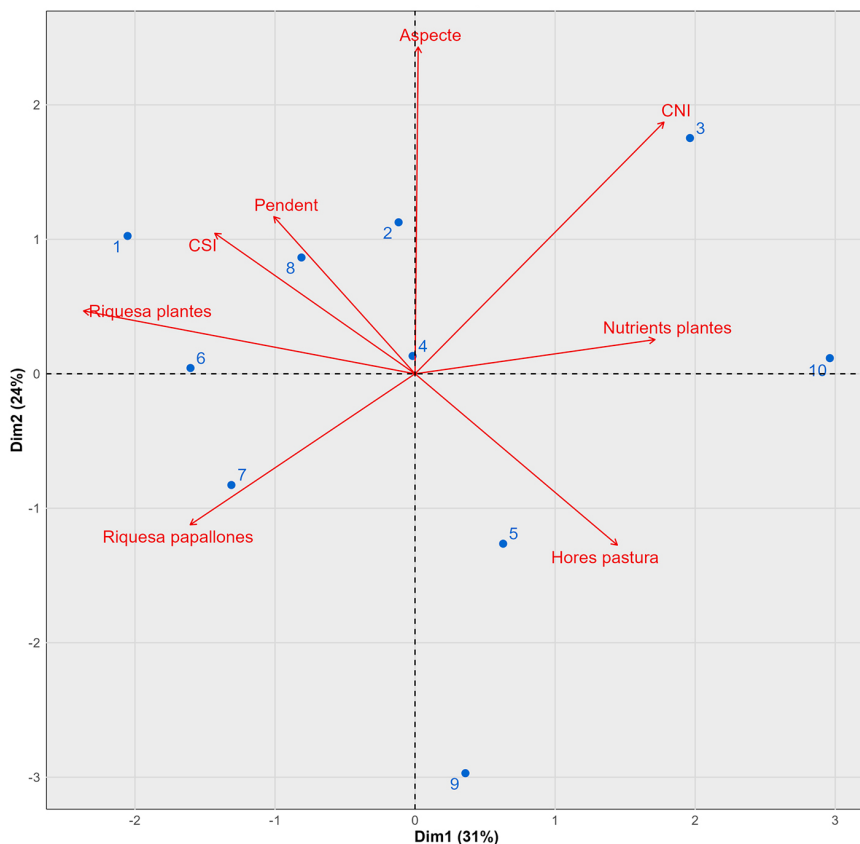
Cal destacar que, malgrat la manca de significació estadística en la majoria dels models, en gairebé tots els casos s'observa un senyal ecològic consistent amb les hipòtesis plantejades: els coeficients presenten el signe esperat, i les R^2 ajustades oscil·len entre 0,11 i 0,44, la qual cosa indica efectes de magnitud moderada o moderada-alta. En un disseny amb tan sols 10 parcel·les, la potència estadística és inherentment limitada, i és probable que efectes ecològicament

rellevants no assoleixen el llindar convencional de significació ($p < 0,05$). Així, els resultats han d'interpretar-se com a patrons tendencials consistents que justifiquen estudis amb més replicació, més que com a absència d'efecte.

3.2. Gradients ecològics en les comunitats de plantes i papallones

L'anàlisi PCA ha posat en relleu patrons de covariació entre els índexs de comunitats de la vegetació i de les papallones, i les variables ambientals estudiades (figura 4). Els primers dos eixos acumulen un 55% de la variació total (Dim1: 31%; Dim2: 24%) i representen dos gradients ecològics interpretables.

Figura 4. Biplot de l'anàlisi de components principals (PCA) que representa els dos primers eixos de variació (Dim 1: 31%; Dim 2: 24%). Els punts representen les 10 parcel·les de mos- treig, i els fletxes, les variables ambientals i els índexs de comunitat. Les línies discontinúes marquen l'origen de coordenades

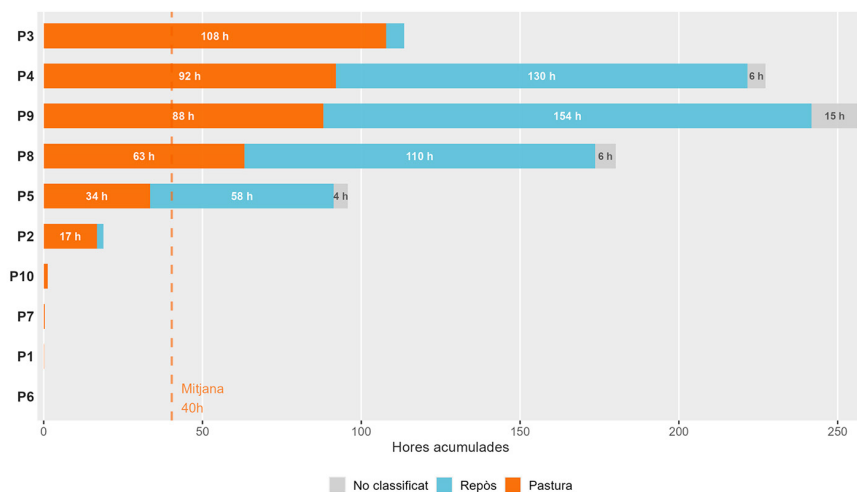


Font: elaboració pròpia.

Al primer eix (Dim1) hi contribueixen principalment la riquesa de plantes (~29%), el CNI (~16%), els nutrients de les plantes (~15%), la riquesa de papallones (~13%), les hores de pastura (~11%) i el CSI (~11%). Aquest eix es pot interpretar com un gradient que integra la intensitat de pastura amb la diversitat i els requeriments nutricionals de les comunitats: l'extrem positiu agrupa les parcel·les amb més pressió de pastura i més requeriments de nitrogen (P3 i P10), mentre que l'extrem negatiu agrupa les parcel·les amb menys pressió de pastura, més riquesa de plantes i de papallones, i més especialització de la comunitat de papallones (P1 i P6). Al segon eix (Dim2) hi contribueixen principalment l'aspecte (~39%) i el CNI (~23%), amb contribucions menors de les hores de pastura (~12%), el pendent (~9%) i la riquesa de papallones (~8%). Aquest eix captura un gradient essencialment topogràfic, independent de la intensitat de pastura: l'aspecte, l'orientació del vessant, determina les condicions locals de radiació i temperatura. Les parcel·les P3 i P2 s'agrupen a l'extrem positiu d'aquest eix, associades a orientacions i requeriments de nitrogen elevats, mentre que la parcel·la P9 s'agrupa a l'extrem negatiu. Per altra banda, cal destacar el cas de P4, que, tot i acumular un nombre elevat d'hores tant de pastura com de descans, s'ubica prop del centre del biplot, sense associar-se clarament a cap dels dos gradients principals, cosa que suggereix que la seva comunitat de plantes i papallones respon a condicions microambientals locals que no queden ben capturades per aquestes dues dimensions.

La intensitat de pastura va variar considerablement entre parcel·les (figura 5). N'hi ha quatre que corresponen a parcel·les d'exclusió ramadera (P1,

Figura 5. Hores acumulades de pastura i repòs per parcel·la durant la temporada 2024 (collars GPS, juny-agost). Les parcel·les estan ordenades de més a menys intensitat de pastura. La línia discontinua indica la mitjana de pastura (≈ 40 h). Les etiquetes indiquen les hores totals de cada comportament per parcel·la



Font: elaboració pròpia.

P6, P7 i P10), on no es va registrar cap hora de pastura durant la temporada 2024. A les parcel·les on el bestiar hi va tenir accés, les hores de pastura acumulades van oscil·lar entre 17 h (P2) i 108 h (P3), amb una mitjana de 40 h per parcel·la. Les que van presentar més pressió de pastura van ser P3, P4 i P9, que van superar les 88 h acumulades. Cal destacar que P3 presenta un patró particular: tot i acumular el màxim d'hores de pastura, registra molt poques hores de repòs, cosa que suggereix que el bestiar utilitza aquesta parcel·la principalment per alimentar-se i no com a zona de descans. En canvi, P4 i P9 mostren un ús més equilibrat, amb hores de repòs superiors fins i tot a les de pastura (130 h i 154 h respectivament), la qual cosa indica que aquestes parcel·les també actuen com a zones de descans del ramat.

4. Discussió

Els prats alpins i subalpins pirinencs es troben entre els ecosistemes més rics en biodiversitat al continent europeu (Körner, 2003; Spehn et al., 2006). L'existència d'aquests hàbitats està molt lligada a la pastura tradicional i, per aquest motiu, l'abandonament progressiu de les pràctiques seculars que s'està observant en moltes zones pirinenques s'ha convertit en un problema per a la conservació d'aquesta notable biodiversitat (Kornac et al., 2014; Lasanta et al., 2017). Estudis recents focalitzats en les comunitats subalpines de plantes i papallones apunten a la necessitat de mantenir una intensitat de pastura intermèdia per optimitzar la riquesa d'aquests tàxons (De Gracia et al., 2025, 2026), en la línia del que predià la hipòtesi de la pertorbació intermèdia per explicar els patrons de riquesa d'espècies de manera molt més general (Huston 1979; Gao i Carmel, 2020). Tanmateix, les estimes de la intensitat de pastura que s'han utilitzat en aquests estudis es basen en dades recollides a escales espacials o temporals força àmplies (per exemple, a nivell de tota una vall, o amb periodicitats setmanals o fins i tot mensuals), la qual cosa es tradueix en mesures forçosament poc precises i que no permeten concretar realment les zones pasturades a una escala fina. Aquesta mancança representa una limitació important a l'hora de prendre decisions per gestionar la biodiversitat de les pastures, especialment quan cal afavorir tàxons especialitzats i que ocupen àrees molt localitzades. El present estudi pretén abordar aquesta problemàtica a partir de l'ús del seguiment del ramat per GPS, un mètode que facilita una avaluació molt més acurada de l'impacte de la pastura (Perea et al., 2021).

4.1. *El paper de la pastura sobre les comunitats de plantes i papallones*

Les nostres dades han posat de manifest, en efecte, l'existència de variacions importants de la intensitat de pastura a nivell de microescala, detectables en una àrea reduïda dins d'una mateixa vall, que es relacionen amb el comportament i els moviments del ramat. Aquestes variacions condicionen la diversitat de les comunitats de plantes i papallones, com es desprèn de les relacions quadràtiques entre hores de pastura i riquesa de papallones (figura 3A), i entre

hores de pastura i requeriment lumínic de les comunitats vegetals (taula 2). Val a dir que el nostre sistema d'estudi es basa en una mostra reduïda de 10 parcel·les, la qual cosa limita el poder estadístic dels models. Caldria, doncs, nous estudis en sistemes similars per reforçar inequívocament els patrons que suggereixen els nostres resultats.

En el cas de les papallones, els resultats són molt coherents amb els d'altres estudis que s'han dut a terme a escales espacials més àmplies (De Gracia et al., 2025, 2026; Slancarova et al., 2016), i que també evidencien com la riquesa d'espècies segueix una tendència quadràtica amb la intensitat de pastura. D'acord amb la hipòtesi de la pertorbació intermèdia, no només esperem trobar un màxim de riquesa a pertorbacions intermèdies, sinó també que a alta intensitat de pertorbació esperem trobar comunitats dominades per espècies oportunistes i generalistes, en detriment de les especialistes (Gao i Carmel, 2020). Aquesta predicció és coherent amb la tendència negativa del CSI amb la intensitat de pastura que observem al present estudi, suggerint que la pastura intensa homogeneïtza les comunitats de papallones, un procés documentat en altres sistemes de prats europeus (Ekroos et al., 2010). Aquest patró és especialment evident quan s'examinen les espècies individuals: les parcel·les amb menys pressió de pastura concentren espècies amb SSI elevats i un alt valor de conservació, com ara *Lycaena hippothoe* (SSI = 3,17; detectada a la parcel·la P5) i *Phengaris alcon* (SSI = 2,47; detectada a les parcel·les P2 i P6). Totes dues espècies seleccionen microhàbitats higròfils ben conservats i poc pertorbats. *Phengaris alcon*, en particular, presenta requeriments ecològics molt estrictes: les seves larves depenen exclusivament de plantes del gènere *Gentiana* i completen el desenvolupament com a paràsits socials en formiguers de *Myrmica* (WallisDeVries et al., 2024), la qual cosa la converteix en especialment sensible a qualsevol pertorbació que alteri l'estructura de la vegetació o les comunitats de formigues hostes.

L'únic efecte de la pastura sobre les comunitats vegetals que assoleix significació estadística és el dels requeriments lumínics, que segueix un patró quadràtic. Per tant, una pastura moderada afavoreix comunitats vegetals amb més requeriments de llum, associades a condicions d'obertura i prat, mentre que tant l'absència de pastura com la sobrepastura tendeixen a reduir-los, probablement per l'emmatament de la vegetació en el primer cas (Mayer i Erschbamer, 2017) i per la simplificació de la comunitat vegetal en el segon (Gao i Carmel, 2020). El fet que el requeriment lumínic de les plantes sigui l'únic índex de la comunitat amb resposta significativa a la pastura apunta a aquest indicador com especialment sensible i útil per al seguiment de l'estat de conservació dels prats pasturats, i el situa com a un índex complementari al CSI de papallones per avaluar l'impacte de la gestió ramadera sobre la biodiversitat dels prats subalpins. No obstant això, calen més estudis per consolidar aquest resultat. D'altra banda, el primer eix del PCA (Dim1), dominat per la contribució de les hores de pastura, la riquesa de papallones i plantes i el CNI, confirma que la intensitat de pastura és el principal factor que estructura les comunitats de papallones a l'àrea d'estudi, per sobre de les

variables topogràfiques, i que les aproximacions tradicionals basades en càrregues ramaderes globals no n'haurien pogut detectar l'heterogeneïtat espacial a microescala (Casasús et al., 2007).

Cal tenir en compte, però, que els patrons observats l'any 2024 s'emmarquen en una vall amb una llarga i contínua tradició ramadera. L'economia de la vall ha estat sempre de caràcter agrari i ramader, amb una tradició documentada des del segle XI, i la cria de bestiar boví i oví ha estat una activitat central fins a l'actualitat. Les Bordes de Burg s'ubiquen en una zona de pastura al voltant d'uns 1.700 metres d'alçada, i la seva existència com a infraestructura ramadera és en si mateixa un indicador d'una gestió continuada del territori al llarg del temps. En aquest context, és probable que totes les parcel·les mostrejades, incloent-hi les que registren menys pressió de pastura, hagin estat pasturades de manera continuada durant dècades o segles, i que la seva riquesa actual de plantes i papallones sigui en part el resultat d'aquest llegat acumulat. De Gracia et al. (2026) demostren precisament que, en prats subalpins pirinencs, els beneficis de la pastura moderada sobre la biodiversitat estan impulsats per les herències de la història de pastura a llarg termini, més que no pas per canvis a curt termini en la dinàmica de pastura. Sota aquesta perspectiva, la presència d'espècies d'alt valor de conservació, com ara *Lycaena hippothoe* o *Phengaris alcon*, en les parcel·les amb menys pressió de pastura actual, no reflectiria necessàriament l'efecte d'una absència de pertorbació, sinó el manteniment d'unes condicions de prat obert i heterogeni forjades per una gestió ramadera tradicional i continuada. Caldrien estudis que integrin dades històriques d'ús del sòl i sèries temporals de seguiment per avaluar fins a quin punt els patrons de l'any 2024 capturen l'efecte de la temporada o el llegat acumulat de la gestió.

4.2. El paper de la topografia i les condicions microambientals

Al nostre estudi, l'única variable de la comunitat vegetal que mostra una tendència d'associació amb la topografia és el requeriment tèrmic (temperatura Ellenberg), que tendeix a disminuir amb la insolació. Aquest patró, aparentment contraintuïtiu, podria reflectir el fet que en prats d'alta muntanya la insolació no és un indicador directe de la temperatura experimentada per les plantes: les parcel·les més exposades solen ser vessants oberts sotmesos a vent i temperatures nocturnes baixes, mentre que les posicions més ombrívols poden ser microclimàticament més tèrmiques gràcies a l'ombrejat topogràfic i al drenatge d'aire fred (Bernath-Plaisted et al., 2023). Amb tot, atesa la mida mostral reduïda, aquest resultat ha d'interpretar-se amb cautela. Pel que fa a les comunitats de papallones, els nostres resultats evidencien la forta associació que estableixen amb les comunitats vegetals. Així, doncs, la diversitat vegetal és el principal determinant de l'abundància de papallones, un resultat que reflecteix la dependència fonamental d'aquests insectes respecte a la vegetació com a suport tròfic, tant per la disponibilitat de nèctar com per la presència de plantes nutrícies per a les larves (Öckinger et al., 2006; Ubach et al., 2023).

La relació estreta entre aquests dos nivells tròfics també es pot observar en les correspondències entre els índexs de comunitat de papallones i de plantes: CPI amb la humitat de les plantes i CNI amb el nitrogen de les plantes. Tot i que aquestes relacions no assoleixen significació estadística, suggereixen que, amb una mostra més gran, aquests patrons podrien confirmar la dependència ecològica de les comunitats de papallones respecte a la composició de la vegetació (Krauss et al., 2010), en línia amb el que s'ha observat en estudis similars al Pirineu (Ubach et al., 2023; De Gracia et al., 2026).

El segon eix del PCA (Dim2), dominat per l'aspecte, captura precisament un gradient essencialment topogràfic independent de la intensitat de pastura. L'orientació del vessant determina les condicions locals de radiació, temperatura i humitat, i, en conseqüència, influeix sobre les comunitats de plantes i papallones. Aquest gradient s'il·lustra de manera especialment clara en el contrast entre les parcel·les P8 i P9: tot i la seva proximitat física i una pressió ramadera similar, P9 presenta una comunitat més higròfila i homogènia dominada per espècies generalistes abundants, mentre que P8 alberga una flora més heterogènia i una comunitat de papallones amb un component notable d'especialistes, incloent-hi *Boloria eunomia* i *Boloria euphrosyne*. Aquest contrast subratlla que la posició topogràfica i l'heterogeneïtat microambiental local poden generar gradients de biodiversitat a escales molt fines, i que la pressió ramadera per si sola no determina la composició de les comunitats quan les condicions microambientals són prou contrastades. En particular, les parcel·les P4 i P9, situades en la proximitat de zones humides de la vall, acumulen les màximes hores de descans del bestiar (130 h i 154 h respectivament; figura 5), un patró coincident amb la tendència documentada del bestiar a seleccionar zones planes i humides per al repòs (Perea et al., 2021), i que implica una pressió de nitrificació i compactació del sòl concentrada precisament als hàbitats més sensibles de l'àrea d'estudi.

En conjunt, la gestió ramadera i la topografia configuren la biodiversitat dels prats subalpins per vies independents i complementàries: la topografia determina unes condicions microambientals de base que preexisteixen a qualsevol decisió de gestió, mentre que la intensitat de pastura actua com una pertorbació sobreposada que modula el grau d'obertura de la vegetació i les comunitats que hi poden persistir (Sebastià et al., 2008; Komac et al., 2014). Mantenir l'heterogeneïtat microambiental de la vall, distribuint-ne la pressió de pastura de forma que se'n preservin tant les zones higròfiles com les zones obertes assolellades és, per tant, essencial per garantir la coexistència de comunitats funcionalment tan diverses com les que hem documentat en aquest estudi.

4.3. Canvi climàtic

Aquesta heterogeneïtat microambiental adquireix una rellevància encara més gran en el context del canvi climàtic, atès que els prats subalpins del Pirineu es troben entre els ecosistemes més vulnerables a l'escalfament global (Sebastià, 2007). Sota escenaris de canvi climàtic s'espera un desplaçament altitudinal

progressiu de les comunitats de plantes i papallones cap a cotes més elevades, amb la consegüent contracció dels hàbitats d'alta muntanya i l'augment del risc d'extinció local d'espècies especialistes (Wilson et al., 2007). En aquest escenari, la Coma de Burg il·lustra com la interacció entre la topografia local i una gestió ramadera adaptativa pot generar i mantenir una elevada heterogeneïtat microambiental, creant condicions favorables per a la persistència de comunitats especialitzades davant l'escalfament global (Suggitt et al., 2018). Extrapolar aquest principi a unes altres valls pirinenques, preservant o promovent activament aquesta heterogeneïtat microambiental mitjançant una gestió ramadera adaptativa, ofereix una via concreta per convertir els prats subalpins en refugis climàtics per a les espècies més vulnerables. La metodologia que presentem, basada en índexs de comunitat que posicionen les espècies al llarg de gradients ambientals i en dades precises de comportament del ramat obtingudes per GPS, ofereix precisament el marc idoni per fer el seguiment a llarg termini d'aquestes respostes biòtiques al canvi climàtic en prats pasturats, en línia amb els objectius del projecte RePiCa de desenvolupar indicadors de muntanya adaptats al context de l'Alt Pirineu. Una gestió ramadera adaptativa que tingui en compte la distribució espacial de la pressió de pastura i les necessitats específiques dels hàbitats més vulnerables podria contribuir a atenuar els efectes del canvi climàtic sobre la biodiversitat d'aquests sistemes, convertint els ramats transhumants, tradicionalment vistos com a agents de pertorbació, en una eina activa de conservació i adaptació climàtica.

Finançament

Aquest estudi s'ha realitzat en el marc del projecte *(Re)pensar la gestió dels espais oberts i de la ramaderia extensiva a l'Alt Pirineu en el context del Canvi climàtic (RePiCa)*, finançat pel Fons Climàtic de Catalunya (Ajuts per finançar projectes de recerca per a la mitigació i adaptació al canvi climàtic, referència 2023CLIMA00085). Aaron Pérez-Haase ens va facilitar els valors d'Ellenberg de les espècies de plantes que apareixen a les parcel·les d'aquest estudi.

Referències bibliogràfiques

- BARTHELHEIMER, M. i POSCHLOD, P. (2016). «Functional characterizations of Ellenberg indicator values – a review on ecophysiological determinants». *Functional Ecology*, 30(4), 506-516.
<<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12531>>
- BARTOŃ, K. (2022). *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.5*. <<https://CRAN.R-project.org/package=MumIn>>
- BERNATH-PLAISTED, J. S.; RIBIC, C. A.; HILLS, W. B.; TOWNSEND, P. A. i ZUCKERBERG, B. (2023). «Microclimate complexity in temperate grasslands: Implications for conservation and management under climate change». *Environmental Research Letters*, 18(6), 064023.
- BOLÒS, O.; VIGO, J.; MASALLES, R. M. i NINOT, J. M., (2005). *Flora manual dels Països Catalans* (3.^a ed.). Barcelona: Editorial Pòrtic.

- CARRERAS, J.; CARRILLO, E.; FERRÉ, A.; MASALLES, R. M.; MERCADÉ, A.; PÉREZ-HAASE, A.; MERCADAL, G.; VILAR, L.; AYMERICH, P.; GUARDIOLA, M.; SALVAT, A. i SOSTENIBILITAT, C. D. D. T. (2015). *Manual dels hàbitats de Catalunya: Catàleg dels hàbitats naturals reconeguts en el territori català d'acord amb els criteris establerts pel CORINE biotopes manual de la Unió Europea*. Volum I i introducció. 4 Boscos. Barcelona: Generalitat de Catalunya. Departament de Territori i Sostenibilitat.
- CASASÚ, I.; BERNUÉS, A.; SANZ, A.; VILLALBA, D.; RIEDEL, J. L. i REVILLA, R. (2007). «Vegetation dynamics in Mediterranean forest pastures as affected by beef cattle grazing». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(4), 365-370.
<<https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.11.012>>
- DE GRACIA, C.; ORO, D.; UBACH, A.; GUARDIOLA, M.; SANOSA-COLS, P. i STEFANESCU, C. (2026). «Grazing legacy shapes biodiversity: Impacts on plant and butterfly communities across successional stages in subalpine ecosystems». *Journal of Environmental Management*, 404, 129434.
<<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2026.129434>>
- DE GRACIA, C.; ORO, D.; UBACH, A.; JUBANY, J. i STEFANESCU, C. (2025). «Grazing and mowing practices drive complex dynamics in the structure of butterfly communities in semi-natural grasslands». *Insect Conservation and Diversity*, 18(4), 617-629.
<<https://doi.org/10.1111/icad.12828>>
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; RANGEL, T. F. L. V. B. i BINI, L. M. (2008). «Model selection and information theory in geographical ecology». *Global Ecology and Biogeography*, 17(4), 479-488.
<<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00395.x>>
- DORMANN, C. F.; ELITH, J.; BACHER, S. et al. (2013). «Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance». *Ecography*, 36(1), 27-46.
<<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>>
- EKKROOS, J.; HELIÖLÄ, J. i KUUSSAARI, M. (2010). «Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes». *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 459-467.
<<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01767.x>>
- ELLENBERG, H.; WEBER, H. E.; DÜLL, R.; WIRTH, V.; WERNER, W. i PAULISSEN, D. (1991). «Zeigerwerte von pflanzen in Mitteleuropa». *Scripta Geobotanica*, 18.
- FERANEC, J.; JAFFRAIN, G.; SOUKUP, T. i HAZEU, G. (2010). «Determining changes and flows in European landscapes 1990-2000 using CORINE land cover data». *Applied Geography*, 30(1), 19-35.
<<https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2009.07.003>>
- FILAZZOLA, A.; SHANK, N. i MACIVOR, J. S. (2020). «The direct and indirect effects of livestock grazing on biodiversity are strongly mediated by precipitation». *Global Change Biology*, 26(12), 6907-6920.
- FOX, J. i WEISBERG, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (3.^a ed.). Thousand Oaks, CA: Sage. <<https://www.john-fox.ca/Companion/>>
- GAO, J. i CARMEL, Y. (2020). «A global meta-analysis of grazing effects on plant richness». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 302, 107072.
<<https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107072>>
- GENERALITAT DE CATALUNYA (2022). «Decret 172/2022, de 29 de novembre, pel qual s'aprova el Catàleg de la fauna salvatge autòctona amenaçada de Catalunya i

- es regulen les mesures de protecció d'espècies». *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya*, 8797.
- GRAU, O.; SARAVESI, K.; NINOT, J. M.; GEML, J.; MARKKOLA, A.; AHONEN, S. H. K. i PEÑUELAS, J. (2019). «Encroachment of shrubs into subalpine grasslands in the Pyrenees modifies the structure of soil fungal communities and soil properties». *Fems Microbiology Ecology*, 95(4), 1-16.
<<https://doi.org/10.1093/femsec/fiz028>>
- HARTIG, F. (2024). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.7*. <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>
- HERRANDO, S.; TITEUX, N.; BROTONS, L.; ANTON, M.; UBACH, A.; VILLERO, D.; GARCÍA-BARROS, E.; MUNGUIRA, M. L.; GODINHO, C. i STEFANESCU, C. (2019). «Contrasting impacts of precipitation on Mediterranean birds and butterflies». *Scientific Reports*, 9, 5680.
<<https://doi.org/10.1038/s41598-019-42171-4>>
- HUSTON, M. A. (1979). «A general hypothesis of species diversity». *The American Naturalist*, 113(1), 81-101.
<<https://doi.org/10.1086/283366>>
- KASSAMBARA, A. i MUNDT, F. (2020). *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7*. <<https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>>
- KOMAC, B.; ALADOS, C. L. i CAMARERO, J. J. (2011). «Influence of topography on the colonization of subalpine grasslands by the thorny cushion dwarf *Echinospartum horridum*». *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(4), 601-611.
<<https://doi.org/10.1657/1938-4246-43.4.601>>
- KOMAC, B.; DOMÈNECH, M. i FANLO, R. (2014). «Effects of grazing on plant species composition and conservation status of Pyrenean subalpine grasslands». *Grass and Forage Science*, 69(1), 1-11.
<<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.01.005>>
- KÖRNER, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (2.^a ed.). Nova York: Springer.
- KRAUSS, J.; BOMMARCO, R.; GUARDIOLA, M.; HEIKKINEN, R. K.; HELM, A.; KUUSAAARI, M.; LINDBORG, R.; ÖCKINGER, E.; PÄRTEL, M.; PINO, J.; PÖYRY, J.; RAATIKAINEN, K. M.; SANG, A.; STEFANESCU, C.; TEDER, T.; ZOBEL, M. i STEFFAN-DEWENTER, I. (2010). «Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels». *Ecology Letters*, 13(5), 597-605.
<<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>>
- LASANTA, T.; ARNÁEZ, J.; PASCUAL, N.; RUIZ-FLAÑO, P.; ERREA, M. P. i LANA-RENAULT, N. (2017). «Space-time process and drivers of land abandonment in Europe». *Catena*, 149, 810-823.
<<https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.02.024>>
- MAYER, R. i ERSCHBAMER, B. (2017). «Long-term effects of grazing on subalpine and alpine grasslands in the Central Alps, Austria». *Phytocoenologia*, 47(2), 157-174.
<<https://doi.org/10.1016/j.baee.2017.07.005>>
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O. E. i LAUENROTH, W. K. (1988). «A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure». *The American Naturalist*, 132(1), 87-106.
<<https://doi.org/10.1086/284839>>

- ÖCKINGER, E.; ERIKSSON, A. K. i SMITH, H. G. (2006). «Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants». *Biological Conservation*, 133(3), 291-300.
<<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.009>>
- ORO, D.; FERRER, A.; BAUZÀ, J.; GENOVART, M.; GUARDIOLA, M.; TIRABASSI, G. i ALDEZABAL, A. (2026). «Large herbivores and abiotic drivers jointly shape spatiotemporal grassland dynamics in a subalpine ecosystem». *Scientific Reports* (14 d'abril).
- PEDERSEN, T. L. (2025). *patchwork: The Composer of Plots. R package version 1.3.2*.
<<https://CRAN.R-project.org/package=patchwork>>
- PEREA, R.; SÁEZ, A.; GALLEGO, I. i GARCÍA-CALLEJAS, D. (2021). «Factors Affecting Site Use Preference of Grazing Cattle Studied from 2000 to 2020 through GPS Tracking: A Review». *Sensors*, 21(8), 2696.
<<https://doi.org/10.3390/s21082696>>
- POLLARD, E. i YATES, T. J. (1994). *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Londres: Chapman & Hall.
- R CORE TEAM (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. Viena: R Foundation for Statistical Computing. <<https://www.R-project.org/>>
- SEBASTIÀ, M. T. (2007). «Plant guilds drive biomass response to global warming and water availability in subalpine grassland». *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 158-167.
<<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01232.x>>
- SEBASTIÀ, M. T.; BELLO, F. de; PUIG, L. i TAUILL, M. (2008). «Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees». *Applied Vegetation Science*, 11(2), 215-222.
<<https://doi.org/10.3170/2008-7-18358>>
- SLANCAROVA, J.; BARTONOVA, A.; ZAPLETAL, M.; KOTILINEK, M.; FRIC, Z. F.; MICEVSKI, N.; KATI, V. i KONVICKA, M. (2016). «Life history traits reflect changes in mediterranean butterfly communities due to forest encroachment». *PLoS ONE*, 11(3), 1-18.
<<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152026>>
- SPEHN, E. M.; LIBERMAN, M. i KÖRNER, C. (eds.) (2006). *Land Use Change and Mountain Biodiversity*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- STEFANESCU, C.; CARNICER, J. i PEÑUELAS, J. (2011). «Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterflies: The dominant role of climate». *Journal of Biogeography*, 38(2), 321-334.
<<http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06264.x>>
- SUGGITT, A. J.; WILSON, R. J.; ISAAC, N. J. B.; BEALE, C. M.; AUFFRET, A. G.; AUGUST, T.; ... MACLEAN, I. M. D. (2018). «Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering». *Nature Climate Change*, 8, 713-717.
<<https://doi.org/10.1038/s41558-018-0231-9>>
- TICHÝ, L.; AXMANOVÁ, I.; DENGLER, J.; GUARINO, R.; JANSEN, F.; MIDOLO, G.; NOBIS, M. P.; VAN MEERBEEK, K.; AČIĆ, S.; ATTORRE, F.; BERGMEIER, E.; BIURRUN, I.; BONARI, G.; BRUELHEIDE, H.; CAMPOS, J. A.; ČARNI, A.; CHIARUCCI, A.; ČUK, M.; ČUŠTEREVSKA, R.; ... CHYTRÝ, M. (2023). «Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species». *Journal of Vegetation Science*, 34(1).
<<https://doi.org/10.1111/jvs.13168>>
- UBACH, A.; GUARDIOLA, M.; OLIVER, X.; LOCKWOOD, M.; ARTOLA, J. i STEFANESCU, C. (2023). «Spatial gradients and grazing effects of a transhumant herd on plants and insect herbivores in Pyrenean subalpine grasslands». *Journal of Insect Conservation*, 27(5), 767-779.
<<https://doi.org/10.1007/s10841-023-00496-6>>

- UBACH, A.; PÁRAMO, F.; GUTIÉRREZ, C. i STEFANESCU, C. (2020). «Vegetation encroachment drives changes in the composition of butterfly assemblages and species loss in Mediterranean ecosystems». *Insect Conservation and Diversity*, 13, 151-161. <<https://doi.org/10.1111/icad.12397>>
- VAN SWAAY, C. A. M.; VAN STRIEN, A. J.; JULLIARD, R.; SCHWEIGER, O.; BRERETON, T.; HELIÖLÄ, J.; KUUSAAARI, M.; ROY, D.; STEFANESCU, C.; WARREN, M. S. i SETTELE, J. (2008). *Developing a methodology for a European Butterfly Climate Change Indicator*. Report VS2008.40. Wageningen: De Vlinderstichting.
- VICKERY, J. A.; TALLOWIN, J. R.; FEBER, R. E.; ASTERAKI, E. J.; ATKINSON, P. W.; FULLER, R. J. i BROWN, V. K. (2001). «The management of lowland neutral grasslands in Britain: Effects of agricultural practices on birds and their food resources». *Journal of Applied Ecology*, 38(3), 647-664. <<https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00626.x>>
- WALLISDEVRIES, M. F., BOKELAAR, J., KOK, A. et al. (2024). «Alcon blues: recent shifts in limiting habitat factors challenge the persistence of an endangered butterfly». *Journal of Insect Conservation*, 28, 993-1006. <<https://doi.org/10.1007/s10841-024-00587-y>>
- WALLISDEVRIES, M. F. i VAN SWAAY, C. A. M. (2017). «A nitrogen index to track changes in butterfly species assemblages under nitrogen deposition». *Biological Conservation*, 212, 448-453. <<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.029>>
- WEI, T. i SIMKO, V. (2024). *R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix. Version 0.95*. <<https://github.com/taiyun/corrplot>>
- WICKHAM, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Nova York: Springer-Verlag. <<https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>>
- WILSON, R. J.; GUTIÉRREZ, D.; GUTIÉRREZ, J. i MONSERRAT, V. J. (2007). «An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change». *Global Change Biology*, 13, 1873-1887. <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x>>