



Universidad de Granada

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

TESIS DOCTORAL:

**Estudio de la Dinámica Poblacional de la
Procesionaria del pino en el Espacio
Natural de Sierra Nevada, dentro del
Marco de Cambio Global.
Análisis aplicado para una Gestión
Adaptativa**

Lucía Torres Muros

Dirigida por:

José A. Hódar
Regino Zamora
Francisco J. Bonet

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales

Autora: Lucía Torres Muros

ISBN: 978-84-9125-534-5

URI: <http://hdl.handle.net/10481/42606>

Tesis presentada por **Lucía Torres Muros** para optar al grado de Doctora con Mención Internacional en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.

Fdo. Lucía Torres Muros

Tesis dirigida por los Doctores en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada, **José Antonio Hódar**, **Regino Zamora** y **Francisco J. Bonet**.

Fdo. José Antonio Hódar

Fdo. Regino Zamora

Fdo. Francisco J. Bonet

El doctorando **Lucía Torres Muros** y los directores de la tesis **José Antonio Hódar**, **Regino Zamora** y **Francisco J. Bonet** garantizamos, al firmar esta tesis doctoral, que el trabajo ha sido realizado por el doctorando bajo la dirección de los directores de la tesis y hasta donde nuestro conocimiento alcanza, en la realización del trabajo, se han respetado los derechos de otros autores a ser citados, cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Granada, de 2015

Doctorando

Fdo.: Lucía Torres Muros

Directores de la Tesis

Fdo.: José Antonio Hódar

Fdo.: Regino Zamora

Fdo. Francisco J. Bonet

A Jose, a Yaín y a la personita que engendro en mi vientre

“Cada día sabemos más y entendemos menos”
Albert Einstein (1879-1955)

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero dar las Gracias a quienes confiaron en mí para realizar este trabajo. Porque me han dado la oportunidad no solo de acceder al título de Doctor, sino también (y lo más importante para mí) me dieron la oportunidad, ofreciéndome pedir una FPU con ellos, de tener una vivencia realmente determinante, llena de experiencias, con innumerables destrezas adquiridas y muchos buenos ratos, pero también llena de momentos de mucha reflexión sobre la Vida en general y sobre mí misma en particular. He (re)aprendido el significado de la palabra esfuerzo y que solo focalizando la intención se avanza de verdad, que aunque se piense que alguna herramienta es complicada, siempre se puede llegar a conocer y manejar y que todo está ahí, dispuesto para ser encontrado y leído por nosotros: solo hay que buscarlo. Y todas estas cuestiones no solo son importantes para mi vida académica o profesional, son importantes para Aprender a Vivir. Y por eso GRACIAS. Gracias Regino por ofrecerme la oportunidad y por tu enriquecedora y veterana visión de este mundo de papers y datos. Millones de Gracias a Jose Antonio, porque he sentido un apoyo incondicional durante todo el proceso. Tengo la sensación de que has sabido estar en todo momento, con la palabra o con el silencio, apoyándome. Gracias por estar ahí y por hacer de esto un camino mucho más fácil. Gracias por todos tus refranes, sobre todo por el de “eso solo pasa las mil primeras veces”. Y gracias por mostrarme que en el mundo científico también cabe ‘leer novelas por las tardes’. Y por último, Gracias a Curro. Porque en estos años también se ha forjado una amistad. Y eso lo dice todo. Gracias por ponerle cara en mi cabeza a la palabra Asertivo: tú! Y gracias por ser mi confesor en muchos momentos (bastante graciosos) de esta tesis. Pero no basta con la oportunidad y el apoyo de quienes han dirigido este trabajo. Durante la mayor parte del tiempo que he dedicado a la realización de esta tesis, me ha sostenido (materialmente) un sueldo

proveniente de una beca FPU, pagada por todos los contribuyentes de este ‘santo Estado’. En los tiempos de crisis socioeconómica que corren, donde muchos pilares básicos (sociales) se tambalean, es de agradecer que haya podido disfrutar de un sueldo digno, de la posibilidad de hacer estancias en el extranjero, de asistir a congresos y a cursos de formación e incluso del derecho a una baja maternal, cosas que hace unos años eran impensables, y que de cara al futuro, al menos algunas de estas cuestiones, desgraciadamente tienen pinta de volver a serlo. Y afortunadamente no todo es trabajo ni sostén material. Hay algo muy importante que es la red emocional que me ha sostenido y ayudado durante todo este proceso. Algunas partes de esa red llevan tejidas desde antes de que naciera! (mamá!! papá!!) Pero a otros ‘componentes’ me los he ido encontrando en esta parte del camino. Gracias a los compañeros becarios. Por los momentos de risa y apoyo mutuo vividos. Ana, Alex, os siento cerca. Ana, gracias por enseñarme mucho más de lo que crees con tu forma de ver las cosas. Alex, Gracias por tu inmensa Positividad. Alba, gracias por tus sesiones de R. A los demás, antiguos y recién llegados, genéticos, botánicos, zoólogos o ecólogos: Gracias por los momentos compartidos. Karim! Me atrevo a decir que casi ni un solo dato de esta tesis no ha pasado por tus manos en el campo: Gracias! Grandes jornadas de campo nos hemos metido juntos. Susana, la química entre las químicas, Ramón Puche, Xoaquin Moreira, Gracias por vuestro trabajo. Quiero agradecer también a todos mis amigos, compañeros de camino, a los de toda la vida, que llevan un tiempo sabiendo que estoy “liada con la tesis”, pues bien: ya la he terminado. Gracias por todo el apoyo y los buenos momentos compartidos estos años (y todos los anteriores!). Irene, Dani, Sueki, Ruso, Flor, Ana, Iago, Alex, Adri, Javichin, Frenchelli. . . a todos: Gracias! A los amigos de mi pueblo adoptivo, Cullár: Gracias!! Especialmente a Paco y a Sara, por su apoyo y por tus foticos Paco! Santi e Irene: Gracias! Toni y Ele! Gracias! Ele: Mil Gracias por tu trabajo con la maquetación, eres la mejorX. Gracias Ugo Melone

(Ugiiiiitooo) por tus fotos, y por tu apoyo moral todo este tiempo! Gracias Betty y demás amigos y compañeros alicantinos (Dani!! Marga!! Mil Gracias!!!) que nos acompañaron en la fase de los cursos de doctorado, donde se forjaron grandes amistades. A mis compañeros y amigos ceameros: Gracias por las jornadas de trabajo ceameras, con esas sinceras conversaciones alrededor de la mesa al almorzar... como las buenas familias bien avenidas!! Y por las acampadas con zagales! Magnífica iniciativa Roberto! Digoo... Ricardo! Gracias Pepa por tu sonrisa y tu confianza. Gracias Antonio por tu paciencia en los momentos de enRedos: tu apoyo y tu colaboración en los capítulos uno y tres ha sido clave para mí. Gracias Ramón!!! Eres un genio de los de verdad y encima apaño y normal y corriente! (a pesar de ser informático... que es aun más difícil!;) Todo a la vez! En definitiva: Gracias ceameros por hacerme sentir una más desde el minuto uno. Y Gracias a todos, amigos y compañeros, que de una forma u otra me habéis ayudado, acompañado o inspirado durante estos años. Y dejando lo mejor para el final... quiero dar las gracias a toda mi Familia. A esa red que me acompaña desde antiguo. A mi madre, porque eres un apoyo incondicional al que valoro infinitamente. Te quiero. A mi padre, porque en estos años, sobre todo en este último, has sido uno de los principales motivos para continuar cuando las dudas me alcanzaban. Y aquí estoy. A mi hermana, porque he sentido tu apoyo y tu compañía, sobre todo en los ratos de desconexión, que tan importantes son. Y por supuesto a mi nueva red familiar que se empezó a tejer hace ya años y de la que el nodo principal es mi pareja y compañero de andanzas, Jose. Gracias por todo lo que me has dado en este tiempo, que figúrate si es grande y bonito que incluye a un enano de 4 años, y a otro hijo que viene en camino, entre otras muchas experiencias y momentos. Gracias por tu apoyo incondicional, gracias por tu Amor y tu comprensión. Gracias por tu respeto y por tu escucha. Doy Gracias a la Vida de tenerte cerca y no me canso de tomar conciencia de lo Afortunada que soy. Y como no?! También

tengo que agradecer al que me (nos) pone los pies en la tierra (si o si) para que deje de ver luces de colores o códigos de R, para que me dé cuenta de lo que es realmente importante cuando creo estar pasando un momento difícil y me hace disfrutar a tope los momentos más felices: Gracias Yaín. Eres nuestra mayor Aventura. A todos Gracias y Mil veces Gracias. Por poner música a mí día a día. Por lo cotidiano, por las sonrisas y por los sueños. Gracias por formar parte de mí y de mi historia, de la que ahora también forma parte este 'pequeño librito'. A TODOS, GRACIAS.

ÍNDICE GENERAL

Resumen General	21
0 Introducción General	25
0.1 Los ecosistemas Mediterráneos y sus Pinares	27
0.2 Plagas Forestales y Cambio Climático	30
0.3 <i>Thaumetopoea pityocampa</i>	36
0.4 Área de Estudio y Diseño Experimental	42
0.5 Objetivos de la Tesis	46
Bibliografía	51
1 Estudio de la morfología de las puestas, parasitación y eficacia biológica de la procesionaria del pino (<i>Thaumetopoea pityocampa</i>) a lo largo de un gradiente altitudinal	61
1.1 Introducción	63
1.2 Material y métodos	68
1.3 Resultados	75
1.4 Discusión	84
Bibliografía	91
2 Timing and intensity of bush cricket predation on egg batches of pine processionary moth: no evidence of population control	101

2.1	Introduction	104
2.2	Materials and methods	107
2.3	Results	111
2.4	Discussion	118
	Bibliography	123
3	No evidence of induced defence after defoliation in three pine species against an expanding pest, the pine processionary moth	129
3.1	Introduction	131
3.2	Material and methods	135
3.3	Results	140
3.4	Discussion	148
3.5	Conclusions	152
	Bibliography	155
	Supplementary material	165
4	Out of sight, out of mind? Habitat and climate determine the fate of buried pupae of a forest pest	169
4.1	Introduction	171
4.2	Materials and methods	175
4.3	Results	181
4.4	Discussion	188
4.5	Conclusions	192
	Bibliography	195
5	Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino. Descripción de un modelo basado en agentes espacial y temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada.	205
5.1	Introducción	207

5.2	Objetivos del Modelo	213
5.3	Zona de Estudio	214
5.4	Entidades, Variables de estado y Escalas	215
5.4.1	Paisaje	219
5.4.2	Hospedador	221
5.4.3	Bolsón	224
5.4.4	Grupo de Crisálidas	228
5.4.5	Mariposas emergidas	230
5.5	Visión General y Planificación del Proceso	232
5.6	Conceptos de diseño	234
5.7	Inicialización	239
5.8	Entrada de datos	240
5.9	Submodelos	240
	Anexo I	247
	Bibliografía	257
6	Discusión General	263
	Bibliografía	273
7	Conclusiones/ Conclusions	281

RESUMEN GENERAL

El estudio del efecto que el cambio global está teniendo sobre las dinámicas poblacionales está cobrando cada vez mayor importancia debido a sus posibles repercusiones sobre especies de interés para el ser humano. Dentro de las especies sobre las que se estudia dicho efecto las plagas forestales tienen un especial interés, ya que son causantes de considerables daños ecológicos y económicos y sobre ellas se ejerce un manejo por parte del hombre que puede ser determinante. En la presente tesis doctoral tratamos de analizar cómo afectan los parasitoides, los depredadores, la calidad de la planta como alimento y el clima a la dinámica poblacional de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Shiffermüller), una de las plagas más importantes en la región circunmediterránea, dentro del marco del cambio global. Para contemplar el efecto del cambio global, en cada uno de los estudios realizados se han considerado o bien gradientes altitudinales de montaña, en los que han existido parcelas desde el nivel del mar hasta las altas cumbres, donde la llegada de la plaga es relativamente reciente, o bien se han llevado a cabo experimentos con diferentes escenarios climáticos. En el **Capítulo 1** de esta tesis se estudia cómo varían las características de la puesta, la eficacia biológica y la parasitación de huevos, todo ello a lo largo de un gradiente altitudinal durante un periodo de cuatro años que incluye un pico poblacional. Observamos que la eficacia biológica de la procesionaria del pino es mayor a cotas más elevadas debido a una falta de acoplamiento con sus parasitoides y que no existe un balance entre las características morfológicas estudiadas, que fueron tamaño de huevos y número total de huevos por puesta. En el **Capítulo 2** estudiamos la interacción entre la plaga y uno de sus depredadores potenciales, los efipigéridos, constatando cuál es el grado de acoplamiento y de sincronía entre ambas especies a lo largo de un gradiente altitudinal. Observamos que la sincronía fenológica entre ambas especies es baja, y que aunque la depredación por efipigéridos puede ser considerable, es completamente independiente de la densidad

de puestas existente. En el **Capítulo 3** estudiamos a lo largo de un gradiente altitudinal cómo es la interacción planta- procesionaria desde un punto de vista químico, determinando cómo varían los niveles de las sustancias defensivas en el pino, como son terpenos, taninos y fenoles, tras una defoliación por procesionaria, y como esas variaciones afectan a la siguiente generación de procesionaria. Los resultados mostraron que los pinos no tuvieron ningún cambio químico significativo, sugiriendo así que las defensas químicas en este caso son de tipo constitutivo y no inducidas por la plaga. Sin embargo, dichas defensas constitutivas no disuaden a la procesionaria, cuya supervivencia no varió en función del daño anterior sufrido en los árboles. En el **Capítulo 4** analizamos cómo el hábitat y las condiciones climáticas determinan el destino de las pupas de la procesionaria del pino. Para ello realizamos enterramientos controlados de larvas en quinto instar en los tres hábitat dominantes en nuestra región, realizando además un experimento con diferentes condiciones de humedad en el hábitat predilecto de enterramiento. Pudimos comprobar que en nuestra latitud la procesionaria se comporta como univoltina, con menos de un 3% de las pupas entrando en diapausa prolongada. Asimismo observamos cómo en los hábitats con cobertura vegetal el éxito de pupación es muy escaso, y cómo las condiciones de humedad afectan a la fenología de emergencia en el hábitat predilecto, retrasándola cuando la humedad es mayor. Finalmente con el **Capítulo 5** hemos querido avanzar en el estudio de técnicas de modelización que pueden ayudar en la gestión adaptativa de la especie. Para ello hemos descrito un modelo basado en agentes (ABM) que ha integrado la información recopilada en capítulos anteriores, además de parte de la información bibliográfica disponible sobre la especie. Con la descripción de este ABM se hace posible la implementación de una herramienta para la simulación de la dinámica poblacional de la procesionaria del pino, con la que se podrían tener en cuenta los posibles escenarios climáticos futuros, hecho de gran utilidad para la

gestión de la especie.

0

INTRODUCCIÓN GENERAL

El estudio de las dinámicas poblacionales dentro del marco del cambio global se hace fundamental en nuestros días, ya que los efectos de dicho cambio son cada vez más evidentes. Entre las regiones europeas, las del Mediterráneo aparecen como las más vulnerables al cambio global, principalmente debido al aumento de la temperatura y la reducción de las precipitaciones (Schröter et al., 2005). Son muchas las especies con las que el hombre interacciona y desde la antigüedad se ha dedicado gran cantidad de esfuerzo al conocimiento de aquellas que nos aportan un beneficio directo, normalmente tangible, o de las especies que nos lo restan. Este último es el caso de las denominadas plagas forestales, cuya propia definición como “plaga” conlleva una pérdida de valor en algún recurso explotado por nuestra especie, en este caso ligado a los bosques. A lo largo del trabajo que con estas líneas comienza se pretende avanzar en el conocimiento de la dinámica poblacional de una de estas plagas forestales, la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiff.), una de las plagas más importantes de la Región Circunmediterránea.

0.1. Los ecosistemas Mediterráneos y sus Pinares

Los ecosistemas mediterráneos tienen unos rasgos climáticos y bióticos muy peculiares que los hacen netamente característicos y de gran atractivo desde el punto de vista ecológico y científico. Tan solo el 5% de la superficie de la tierra se caracteriza por tener veranos secos y calurosos e inviernos húmedos y suaves, componiendo así el denominado clima Mediterráneo. Aunque este porcentaje es pequeño, está presente en todos los continentes habitados: cuenca Mediterránea, California, Chile central, el sur y el suroeste de Australia y África del Sur (Fouseki & Margaris, 1981). Las llamativas similitudes fisiológicas

observadas entre las diferentes especies de estas regiones hicieron de estas zonas una fuente para los estudios de evolución convergente.

A nivel Europeo, la Península Ibérica es una de las zonas más ricas y biodiversas, solo comparable a otros países mediterráneos como Grecia e Italia. Se calcula que incluye entre 7500 y 8000 especies o razas de plantas vasculares, muchas de ellas (el 15 %) endemismos (López González, 2007). Son típicos de esta región los bosques de coníferas y esclerófilas (con el género *Quercus sp.* como protagonista) y los matorrales y vegetación de hoja perenne, adaptados a medio pobres en nutrientes y con abundancia de sustancias recalcitrantes. De hecho una de las características de la vegetación de este clima es la retirada eficiente de los nutrientes antes de la caída de hojas, reduciendo así la dependencia del sistema suelo por parte de las plantas (Rapp et al., 1999).

Los pinares, cuya presencia natural se ha visto muy desfigurada por los frecuentes cultivos y repoblaciones y también por haberse favorecido activamente mediante rozas y talas (López González, 2007), son un componente importante de la flora en la cuenca mediterránea, cubriendo el 25 % de su superficie forestal. Las especies del género *Pinus sp.* poseen una notable plasticidad ecológica y con frecuencia se desarrollan en condiciones ambientales adversas o en altitudes elevadas. Esa alta plasticidad probablemente explica el comportamiento de la mayoría de los pinares, que desarrollan importantes funciones en la dinámica de la vegetación de la cuenca del Mediterráneo, donde se producen muchas perturbaciones provocadas por el hombre desde la antigüedad (Barbéro et al., 2000).

La historia de los pinares en nuestro país está ligada a la conformación de la doctrina forestal moderna, dentro de la cual cabe distinguir dos etapas diferenciadas. La primera, a lo largo de la segunda mitad del siglo XIX, estuvo protagonizada por una fuerte influencia de la dasonomía alemana y con el nacimiento del Cuerpo de Ingenieros de Montes. Durante esta etapa dominó una orientación

naturalista preocupada por la defensa y catalogación de la propiedad pública forestal y por el desarrollo de normas de explotación científica de los montes (u ordenación de los aprovechamientos forestales). La segunda etapa comienza a partir del segundo decenio del siglo XX, ya bien consolidado el Cuerpo de Ingenieros de Montes. La orientación en este caso fue más técnica y enfocada al mercado. Fue en este contexto cuando la cuestión de la repoblación forestal recibió una creciente atención que llevó a aconsejar la introducción de especies de crecimiento rápido y el acortamiento de turnos de corta (Gorostiza & Aznar, 2001).

En la actualidad, el 34.5% de la superficie forestal española está compuesta por bosque de coníferas (unas 6.4 millones de hectáreas). El crecimiento anual de la madera de este tipo de bosques es del orden de tres veces superior a la cuantía que realmente se corta y aprovecha (45 millones de m^3 frente a 15 millones de m^3 por año). A pesar de esto, el consumo anual es de unos 32 millones de m^3 , por lo que debemos importar de otros países más de 15 millones de m^3 (Montero & Serrada, 2013). Pero no solo nos ofrecen la madera, nos proporcionan además otra una serie de servicios ecosistémicos de abastecimiento (leña, piñones), de regulación (secuestro de carbono y mitigación del cambio climático, formación y protección del suelo, mejora de calidad del aire y agua) y culturales (recreativos, paisajísticos, de identidad cultural).

Centrándonos en la zona que más nos atañe en este trabajo, lo que es en la actualidad el Espacio Natural de Sierra Nevada, la primera referencia que nos encontramos acerca de estas formaciones boscosas es de Boissier en el año 1837 (Prieto, 1975), precisamente en una de las que ha sido nuestras áreas de estudio predilecta: la zona del Trevenque. Pero en general, los pinares y prácticamente cualquier tipo de bosque, fueron muy escasos, por no decir casi inexistentes, en el que es hoy uno de nuestros Parques Nacionales más emblemáticos (Prieto, 1975; Titos, 1998b). De hecho la desforestación,

resultado de una abusiva explotación por parte del hombre, fue algo que durante un periodo tuvo un gran eco en los amantes de la Sierra y que periódicamente levantó voces de denuncia (Titos, 1998b,a). Las primeras reforestaciones que se hacen en este territorio, a pesar de que existieron presiones anteriores durante décadas para conseguirlo, se hicieron en 1929 en otra de nuestras zonas de estudio, en el Valle de Lanjarón (Titos, 1998a). Y desde entonces y hasta hace relativamente poco tiempo (finales de la década de los 70) se continuó con este tipo de reforestaciones, enfocadas al mercado y a la explotación forestal y en algunos lugares enfocadas a frenar procesos de erosión. Uno de los resultados de aquellas prácticas, que aún está presente en muchos de nuestros bosques, es la existencia de grandes masas arbóreas monoespecíficas y coetáneas, y por tanto especialmente susceptibles a grandes perturbaciones como pueden ser los incendios o las plagas forestales (Moreno, 1999; Maestre & Cortina, 2004).

0.2. Plagas Forestales y cambio climático: Gestión en un ambiente cambiante

Una de las amenazas naturales de importancia para los bosques es la existencia de plagas forestales. Dichas plagas pueden llegar a provocar epidemias o a tener periodos más agudos, y para ello deben coincidir una serie de circunstancias como que los hospedadores estén homogéneamente distribuidos, no habiendo (o habiendo pocos) individuos resistentes, que los hospedadores estén muy juntos o apiñados, que el clima y otros factores sean favorables y que todo ello se mantenga lo suficiente en el tiempo y en el espacio como para provocar una epidemia (Jarvis, 2000).

Las plagas forestales pueden tener diferente origen pero la

mayor parte, y entre las que se encuentran las más importantes de nuestra región, vienen provocadas por distintos grupos de artrópodos. A pesar de ello, son muy pocos los insectos que son capaces de causar daños forestales de importancia. En todos los tipos de bosques, tan solo de una a seis especies de insectos actúan como parásitos principales (Dajoz, 2001). Dependiendo del tipo de recurso aprovechado pueden clasificarse como defoliadores, xilófagos, chupadores de savia, comedores de flores, conos y semillas o comedores de floema. Pero otra forma de clasificación es en función de los daños causados en los hospedadores, así nos encontramos que podemos clasificarlos bajos cuatro epígrafes:

- a) *Plagas que producen una depreciación de las cualidades tecnológicas de la madera después de la explotación de los árboles.* Aquí estarían incluidos los insectos que causan carcomas y picaduras negras en la madera (*Pissodes strobi*, *Saperda carcharias*, *Platypus cylindrus*, *Xyleborus domesticus* y *Xyleborus monographus*, *Hylotrupes bajulus*).
- b) *Especies que llevan a una pérdida de producción de crecimientos debido a procesos de defoliaciones masivas.* Suelen ir ligadas a este tipo de daño muchas de las especies de lepidópteros cuyas larvas son defoliadoras, como son nuestra especie de estudio, *Thaumetopoea pityocampa*, *Lymantria dispar* o *Tortrix viridana*. Estas defoliaciones pueden ir ligadas a la aparición de insectos xilófagos, ya que la defoliación disminuye la resistencia de árbol, reduce la fotosíntesis y la formación de órganos reproductores, lo que puede comprometer la regeneración. Un ejemplo de ello es que el control de *Tortrix viridana* en nuestro país ha aumentado la producción de bellotas de 150 a 600 kg por ha y por año (Dajoz, 2001).
- c) *Especies que pueden matar a los hospedadores directamente en caso*

de ataques masivos. En estos casos también puede repercutir sobre valor de su madera degradándolo. Es el caso de algunos coleópteros como la cochinilla del pino marítimo, *Matsucoccus feytaudi*. Estos ataques facilitan la propagación de incendios cuando los árboles muertos quedan en el lugar.

- d) Y por último, *especies que se comportan como vectores de enfermedades producidas por virus o por hongos patógenos*. Es el caso de la propagación del nematodo fitopatógeno *Bursaphelenchus xylophilus*, responsable de la enfermedad del pino, que es diseminado por Cerámbridos del género *Monochamus sp.* entre otros (Dajoz, 2001).

Para nosotros, son de especial interés las plagas que producen defoliaciones masivas, que están en muchos casos producidas por macrolepidópteros. A pesar de que el porcentaje medio de defoliación en un bosque por estas plagas es muy bajo en comparación con el papel de los herbívoros en otros ecosistemas, se producen cambios drásticos en las tasas de defoliación cuando estas plagas son capaces de producir los denominados outbreak (término anglosajón). Los brotes de plagas de insectos dañan casi 35 millones de hectáreas de bosque cada año, principalmente en las zonas templadas y boreales (Montero & Serrada, 2013). Por ello algunos trabajos han destacado la importancia de estudiar la respuesta de los insectos ante el cambio global, ya que tendrá efectos demostrables en la frecuencia, intensidad, duración y épocas en las que se producen las alteraciones por brotes de plagas (Ayres & Lombardero, 2000; Volney & Fleming, 2000; Montero & Serrada, 2013). Y a la vez éstas, podrían tener un fuerte efecto sobre la producción, la biodiversidad, la estructura y la composición del bosque (Rosenzweig et al., 2007).

Según Hunter (1991), los picos poblacionales existentes en las especies de macrolepidópteros podrían estar producidos como

respuesta al clima, la predación y los cambios en el hospedador. Por lo general, estos insectos tienen mayor fecundidad y alcance que el hospedador, lo que les permite extenderse rápidamente cuando las condiciones son favorables. Por otra parte, menos del 2% de las especies de macrolepidópteros que se alimentan de árboles son capaces de producir outbreaks (Nothnagle & Schultz, 1987), y de esas especies solo el 7% son solitarias, las demás son gregarias. O dicho de otra forma: de las especies de macrolepidópteros capaces de producir brotes, el 93% son gregarias. Este gregarismo se ha vinculado con dos características fundamentales: una ovoposición en conjuntos de huevos y una escasa capacidad de volar por parte de las hembras (Hunter, 1991). De hecho (Tanmaru & Haukioja, 1996) conecta directamente la capacidad de outbreak de los lepidópteros con un ciclo de vida de “la cría de capital” (en inglés, capital breeders), que son aquellas especies en la que los adultos dependen principalmente de los recursos derivados del período larval, proponiendo que es este tipo de ciclo de vida el que está relacionado con la baja movilidad en el sexo femenino, la agrupación de huevos y el gregarismo de larvas.

En la labor de identificar el efecto del cambio climático sobre las plagas forestales nos encontramos con que los procesos implicados son múltiples e interactivos, y muchos de ellos son simultáneamente consecuencia de un cambio y causa de otro cambio. Los efectos del cambio climático, por ejemplo, son con frecuencia difíciles de distinguir de los efectos del cambio de uso del territorio, y estos últimos generan a su vez cambios climáticos a nivel local (Zavala et al., 2004). Por tanto, para estudiar el impacto del cambio climático sobre la dinámica poblacional en una plaga forestal, deberíamos recurrir a dos asuntos clave. Por una parte, a la recogida de datos en ambientes naturales y a la experimentación en campo, para comprobar la respuesta de la especie a las condiciones a las que se expone. Esta recogida de datos será básica para el conocimiento de la propia especie de estudio, y de cara a la gestión del medio ambiente se torna fundamental para

conocer el funcionamiento de lo que se quiere conservar o, en el caso de las plagas, gestionar (Bradshaw & Borchers, 2000). Y por otra parte, se hace necesaria la realización de estudios a largo plazo y las simulaciones con modelos espacial y temporalmente explícitos, con el fin de recoger la información derivada de cruzar los datos que tenemos sobre la dinámica poblacional y las predicciones ligadas al cambio climático. Esto se torna de vital importancia para determinar cómo se comportará la especie en los escenarios climáticos que se prevén y cuáles serán las actuaciones más apropiadas de cara al futuro.

Actualmente son muchos los intereses en avanzar en el estudio de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas en general y sobre determinadas dinámicas poblacionales en particular. Y por tanto son muchos los estudios que se están generando en estos ámbitos (Hódar et al., 2012; Graham et al., 1992; Volney & Fleming, 2000). En la cuenca Mediterránea, el incremento de temperaturas, unido a la reducción de precipitaciones, provocará cambios en la composición y estructura de la vegetación, predominando los bosques menos densos (Parry et al., 2007; Gao & Giorgi, 2008; Giorgi & Lionello, 2008). Al contrario de lo que ocurre en muchas otras zonas del planeta, el área forestal de esta región está incrementando su superficie debido al abandono de las prácticas agrícolas (e.g., Debussche et al., 1999; Poyatos et al., 2003). Y al mismo tiempo, el aprovechamiento del bosque ha cambiado sustancialmente en las últimas décadas, lo que ha provocado importantes modificaciones en la composición y estructura, tanto de las plantaciones de pinos como de los bosques seminaturales remanentes (Crecente-Campo et al., 2009; Linares et al., 2011). Todo esto constituye un efecto especialmente complejo del Cambio Global sobre los bosques de la cuenca mediterránea. Estos cambios que afectan directamente a la vegetación, repercutirán sin duda en la dinámica espaciotemporal de las principales plagas forestales de nuestros bosques. Por otro lado, el ser humano se ha convertido en el ‘gestor’ de los ecosistemas en los que vive y a partir de los cuales

cubre sus necesidades. Y esto es debido a que posee gran capacidad de influenciar en su desarrollo y en su conservación (Wackernagel & Rees, 1998). Es en este punto en el que la transmisión de información entre investigadores y gestores, propiamente dichos, se torna de vital importancia. A pesar de ello son inevitables las dificultades encontradas en este ámbito, tanto por la formación académica dispar de unos y otros como por la falta de un marco adecuado en donde ésta debe llevarse a cabo. Sin embargo, en ausencia de esta transmisión, la gestión corre peligro de transformarse en actuaciones rutinarias que satisfagan ciertos trámites administrativos pero vacías de contenido científico-técnico (Zavala et al., 2004). Esto conlleva el gran riesgo de no satisfacer el objetivo prioritario común que es el de la conservación a largo plazo de la estructura y función de los ecosistemas, en este caso los forestales. La inquietud por facilitar esa comunicación debe nacer en ambos lados, dado que la responsabilidad de conservar, aunque a niveles diferentes, recae también en ambos. Desde el mundo científico existe la oportunidad de acercarnos a la creación de herramientas de gestión que incorporen los resultados y conclusiones de nuestros estudios más rigurosos y que tengan la finalidad no solo de ser susceptibles de generar calidad científica en forma de publicación, sino también de acercar la realidad ecosistémica a los gestores, colaborando de este modo activamente en ese proceso de gestión ecosistémica. Frente a esta situación ‘los ecólogos tenemos una grave responsabilidad adicional (. . .), que es la de contribuir en esos procesos de conservación y restauración de ecosistemas, que proporcionan los alimentos, los recursos y los servicios que sustentan la vida en el planeta’ (Zamora, 2005).

0.3. *Thaumetopoea pityocampa*: Historia e Importancia

El nombre del género al que pertenece nuestra especie de estudio proviene del griego y significa [insecto que] “hace cosas maravillosas” [posiblemente con origen en “*θαυμα*” que significa “milagro” y “*πιω*” que significa “hacer”]. Supuestamente referido a la capacidad para realizar nidos de seda en las copas de los árboles y proceder a enterrarse para pupar mediante largas procesiones de individuos (Battisti et al., 2015).

Este género de Lepidoptera tiene una amplia variabilidad respecto a ciclos de vida: hay especies típicamente de invierno pero también de verano. Hay especies adaptadas a los climas fríos y de altas montañas y otras al clima mediterráneo y climas subdesérticos. Los ciclos de vida son típicamente anuales aunque pueden presentar diapausa prolongadas (de hasta 9 años) en la fase pupa. Pero si algo es realmente destacable de este género es, por un lado, el comportamiento gregario que poseen desde que nacen y que permanece en todas sus fases del desarrollo larvario, posiblemente ligado a la dependencia de los recursos de los estadios larvarios (Tammaru & Haukioja, 1996), y por otro, la protección que tienen ante depredadores mediante sus pelos urticantes que pueden diseminar y que le otorgan un papel importante como causante de severas dermatitis e incluso muerte tisular.

El género *Thaumetopoea* Hübner *sensu lato* se incluye en la subfamilia Thaumetopoeinae, que anteriormente era considerada como una familia autónoma (Thaumetopoeidae) dentro de la familia Notodontidae. Los estudios cladísticos de (Miller, 1991) indicaron que la subfamilia era bastante homogénea y que posee 100 especies repartidas dentro de 23 géneros diferentes, repartidos por África, la cuenca Mediterránea, desde el sur de Europa al norte de la India, Australia y Nueva Caledonia (Kiriakoff, 1970;

Schintlmeister, 2008). Dentro del género *Thaumetopoea sensu lato* y mediante el uso de caracteres morfológicos de los individuos adultos se caracterizaron, entre 1982 y 1987 por Freina & Witt, tres géneros diferentes: *Thaumetopoea sensu stricto*, *Traumatocampa* y *Heliantocampa* (Kerdelhue et al., 2014) (Ver Tabla 1).

Tabla 1: Taxonomía de la subfamilia Thaumepoidae hasta 1991. Tabla tomada de (Roques et al., 2014).

<i>Género</i>	<i>Especie</i>	<i>Distribución</i>
<i>Thaumetopoea</i>	<i>procissionea</i>	Europa
	<i>solitaria</i>	Europa y Oriente Medio
<i>Traumatocampa</i>	<i>apologetic</i>	África
	<i>bonjeani</i>	Norte y Oeste de África
	<i>cheela</i>	Paquistán
	<i>jordana</i>	Valles de Jordán
	<i>libanotica</i>	Libano
	<i>pinivora</i>	Europa
	<i>pityocampa</i>	Europa, OM y N África
	<i>wilkinsoni</i>	Oriente Medio (OM)
	<i>dhofarensis</i>	Península Arábiga
	<i>ispartaensis</i>	Turquía
	<i>seDIRICA</i>	Turquía
<i>torosica</i>	Turquía	
<i>Heliantocampa</i>	<i>herculeana</i>	Europa y Oriente Medio

Un reciente estudio de filogeografía molecular (Simonato et al., 2013; Kerdelhue et al., 2014) sustenta la diferenciación de los caracteres morfológicos que se utilizaron anteriormente en la separación de esos tres géneros, pero sus resultados sugieren que por ahora todas las especies sean tratadas dentro del género *Thaumetopoea*

sensu lato aunando incluso algunas de las especies en una sola (ver Tabla 2).

Tabla 2: Lista de especies de *Thaumetopoea* según los últimos estudios de filogeografía molecular. Tabla tomada de (Roques et al., 2014)

<i>Especie</i>	<i>Distribución</i>
<i>pityocampa</i>	Europa, Oriente Medio y Este de África
<i>wilkinsoni</i>	Oriente Medio
<i>pinivora</i>	Europa
<i>bonjeani</i>	Noroeste de África
<i>ispartaensis</i>	Turquía
<i>libanotica</i>	Líbano
<i>processionea</i>	Europa
<i>solitaria</i>	Europa, Oriente Medio
<i>jordana</i>	Valle de Jordán
<i>herculeana</i>	Europa y Oriente Medio
<i>cheela</i>	Pakistan
<i>apologetica</i>	Este de África

Nuestra especie de estudio es *Thaumetopoea pityocampa*, una especie oligófaga que afecta fundamentalmente al género *Pinus sp.*, pudiendo también afectar a cedros (*Cedrus sp.*) y ocasionalmente a abetos de Douglas (*Pseudotsuga sp.*) (Roques et al., 2014). Actualmente se extiende por todo el área circunmediterránea, desde el norte de África a todo el sur de Europa, desde la costa atlántica hasta la parte occidental de Turquía.

Morfológicamente los adultos tienen antenas pectinadas, tórax cubierto de pelos grisáceos y alas de coloración grisácea con bandas difusas más oscuras. La hembra es ligeramente mayor que el macho (36-49 mm vs. 31-39 mm de envergadura). El abdomen es cilíndrico,

grueso y está recubierto por unas escamas doradas, en hembras. Y en machos es ligeramente apuntado en su parte posterior y más estilizado. Las puestas son situadas por la hembra envolviendo dos acículas de una misma vaina y posteriormente la cubre con las escamas doradas de su abdomen. Los huevos son esféricos de color blanquecino y duros. La coloca helicoidalmente sobre las acículas formando al final unas filas de huevecillos normalmente muy bien estructuradas. La oruga pasa por cinco estadios larvarios y desde el momento de su nacimiento muestra un comportamiento gregario. Recién emergida del huevo mide unos 3 mm y alcanza, tras la cuarta muda, durante el quinto estadio, entre 25 y 40 mm. A partir del tercer estadio tienen el aspecto característico, mostrándose pelosas, de coloración parda, con los pelos blanquecinos y con un poder altamente urticante. Una vez que han completado su desarrollo larvario, bajan de los pinos hospedadores formando las características procesiones que le dan el nombre vulgar a la especie. Estas procesiones están encabezadas siempre por una hembra, que es la que guía y elige el lugar donde se producirán los enterramientos masivos para la formación de las crisálidas o pupas. Dichas crisálidas están protegidas por un capullo de seda y tienen una forma ovoidea. Son de color castaño rojizo y tienen unos 20mm de longitud, siendo de mayor tamaño en hembras que en machos y diferenciándose entre sexos, además de por el tamaño, por la distancia existente entre los poros anal y genital.

La procesionaria del pino tiene un peculiar ciclo de vida anual que se diferencia de otras especies de su mismo género y de la gran mayoría de los defoliadores, ya que todos los estadios larvarios se desarrollan durante el invierno. Como resultado de esto, la emergencia de los adultos está muy influenciada por la temperatura y a su vez, para el momento de la ovoposición es determinante esta variable abiótica. En los sitios más fríos, a altitudes o latitudes elevadas, la emergencia de adultos se produce a partir del mes de junio, mientras que en sitios más cálidos puede darse hasta en septiembre (Démolin, 1969;

Huchon & Demolin, 1971; Zamoum & Démolin, 2005; Pimentel et al., 2010). En general, las hembras suelen vivir alrededor de uno o dos días mientras que los machos pueden vivir algo más de tiempo (Zhang & Paiva, 1998). Los machos localizan a las hembras mediante feromonas. La capacidad de dispersión de la hembra es limitada, aunque se han descrito vuelos de hasta 10 km, y los machos se pueden dispersar aún más (Battisti et al., 2015). Las hembras fecundadas ponen grupos de huevos de 150- 350 huevos. La hembra realiza una única puesta y los huevos eclosionan en julio en los lugares más fríos y en octubre en los lugares más cálidos, tras aproximadamente unos 30-40 días de desarrollo embrionario. Las larvas de una misma puesta se mantienen unidas desde su nacimiento, aunque en estadios más avanzados, y si existen más grupos de larvas en el mismo pino, se unen los grupos formando agregados de varios cientos de individuos. Desde el principio forman nidos de seda en los que se protegen, y los cuales dejan vacíos cuando se van trasladando a zonas dentro del mismo árbol que estén más expuestas al sol. Normalmente estas larvas se alimentan durante la noche y se protegen de depredadores y de condiciones abióticas perjudiciales durante el día dentro de sus nidos, siendo la temperatura uno de los factores más influyentes en su desarrollo larvario. Es en primavera, durante los meses de marzo, abril e incluso mayo, cuando se producen las típicas procesiones, que dan nombre común a la plaga, son las procesiones de larvas de quinto instar buscando sitio para enterrarse. Estas procesiones están guiadas en todo momento por una hembra y tienen por objetivo encontrar un lugar adecuado para pupar. Los lugares de pupación óptimos son sitios con insolación y no mucha cobertura vegetal (Robredo, 1963; Dulaurent et al., 2011). El ciclo de vida de la procesionaria del pino es anual, aunque puede verse afectado por diapausa prolongada en la fase pupa (Démolin, 1974; Masutti & Battisti, 1990; Aimi et al., 2006).

Como hemos visto en el epígrafe anterior, las plagas forestales se van a ver favorecidas por el cambio climático, aumentando

su expansión en la mayoría de los casos. La expansión de la procesionaria del pino, tanto a nivel altitudinal como latitudinal ya es visible (Battisti et al., 2005; Hódar & Zamora, 2004). Y son fundamentalmente tres tipos de amenazas las que esto conlleva:

En primer lugar, ésta expansión de la plaga supone un *problema de salud forestal*. Los pinares circunmediterráneos son atacados por la procesionaria del pino (o sus especies hermanas, como *Th. wilkinsoni*), produciendo defoliaciones masivas que dan lugar a importantes problemas económicos, debido al descenso en la producción de madera de los bosques y un debilitamiento general del estatus del pinar, tanto en pinares naturales como reforestados (Jactel et al., 2006; Laurent-Hervouet, 1986; Carus, 2004; Kanat et al., 2005). Tales defoliaciones parecen ajustarse a una dinámica cíclica (Démolin, 1969; Geri, 1983; Montoya, 1970; Battisti, 1988; Hódar & Zamora, 2009), con años de infestación baja o nula y otros con defoliaciones considerables consecuencia de los ya mencionados outbreaks, los cuales presentan patrones muy variables dependiendo de las características del sitio.

En segundo lugar, la expansión de esta plaga forestal supone un *problema ecológico*. La expansión en latitud y altitud de la procesionaria del pino está conduciéndola a zonas donde hasta ahora no había estado presente (Battisti et al., 2005, 2006), por lo que el proceso reúne todas las características de una invasión biológica. En estas zonas de expansión las especies de pino usadas como hospedador nunca han experimentado contactos previos con la procesionaria, por lo que sufren defoliaciones masivas sin aparente posibilidad de reacción. Mientras que en las zonas en las que la procesionaria siempre ha estado presente los pinos son relativamente resistentes a la defoliación (*P. halepensis*, *P. pinea*, *P. brutia*) los nuevos hospedadores son muy susceptibles (*P. sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*, *P. cembra*) y pueden incluso morir si la defoliación es reiterada (Hódar et al., 2003). Las defoliaciones masivas en pinares hasta ahora libres de procesionaria pueden alterar profundamente

el funcionamiento de estas comunidades, y dada la singularidad de algunos de sus componentes, amenazar su diversidad biológica. Así, en nuestra zona de estudio, la procesionaria ya es un serio problema para la subespecie *nevadense* del pino albar, *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (Hódar et al., 2003).

Y por último también supone un *problema de salud humana y veterinaria*. Esta plaga es bien conocida por las alergias cutáneas que puede producir en el ser humano y animales domésticos de sangre caliente (Pérez-Contreras & Tierno, 1997; Rebollo et al., 2002; Vega et al., 2003, 2004), y como hemos descrito están causadas por los pelos urticantes de algunos de sus estadios larvarios. La expansión de la procesionaria debido al aumento de la temperatura causará problemas de salud en zonas hasta ahora libres de ella, y previsiblemente los incrementará en los sitios donde ya está presente. La respuesta que podamos ofrecer a todos estos problemas es completamente dependiente de la cantidad y calidad de la información que tengamos sobre la biología de la procesionaria.

0.4. Área de Estudio y Diseño Experimental General

Nuestros estudios se han llevado a cabo en una serie de parcelas distribuidas a lo largo de toda la provincia de Granada, situada en el sureste de la Península Ibérica. En total hemos tenido 17 puntos de muestreo, estando la mayor parte de ellos (un total de 10) localizados dentro de dos Espacios Naturales Protegidos de esta provincia: el Parque Nacional de Sierra Nevada y el Parque Natural de Sierra de Baza (Ver Figura 1). La distribución general del conjunto de las parcelas ha supuesto un muestreo desde las cotas más bajas, prácticamente a nivel del mar, hasta las altas cumbres de nuestras

Sierras. En este conjunto de parcelas ha habido tres gradientes de montaña, con cotas de 1300, 1700 y 2100 m.s.n.m. Dos de estos gradientes situados dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada, uno con orientación sur y otro con orientación norte, y el tercero situado dentro del Parque Natural de Sierra de Baza con orientación noroeste. Durante cuatro años consecutivos en cada una de las parcelas se han llevado a cabo la recogida de material para el estudio de las características de la puesta y sus parasitoides (**Capítulo 1**). La finalidad de dichos muestreos fue recoger 30 puestas de procesionaria del pino por año y parcela, para analizar la cantidad de huevos nacidos y no nacidos, y estudiar las características morfológicas, así como el impacto de la parasitación en huevos y las especies predominantes de parasitoides.

De forma paralela a estos muestreos anuales se desarrollaron experimentos de campo específicos para profundizar en el estudio de las demás fases de vida de este Lepidóptero. Esto se hizo solo en determinadas parcelas del conjunto descrito anteriormente, todas ellas siempre dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada y fueron elegidas tanto por sus características, como por la abundancia de la plaga y por la importancia ecológica de dicho Espacio Natural. Fue a lo largo del que denominamos gradiente de Lanjarón, compuesto por las parcelas Cortijo Quemado, Cruce de Tello y Peña Caballera (Ver Figura 1) donde se realizaron los estudios de depredación de puestas por efigéridos (**Capítulo 2**) y el estudio de la respuesta inducida en el hospedador por la plaga (**Capítulo 3**).

Por último, fue dentro de la parcela que se denomina Jardín Botánico, situada dentro del Jardín botánico de la Cortijuela, en las proximidades del pico del Trevenque, donde se desarrollaron los estudios relacionados con las fases de crisálida y fase adulto (**Capítulo 4**) y donde se ha implementado el modelo basado en agentes sobre el que versa el último capítulo de esta tesis (**Capítulo 5**), para el cual se han incluido gran parte de los alrededores de las parcelas Jardín

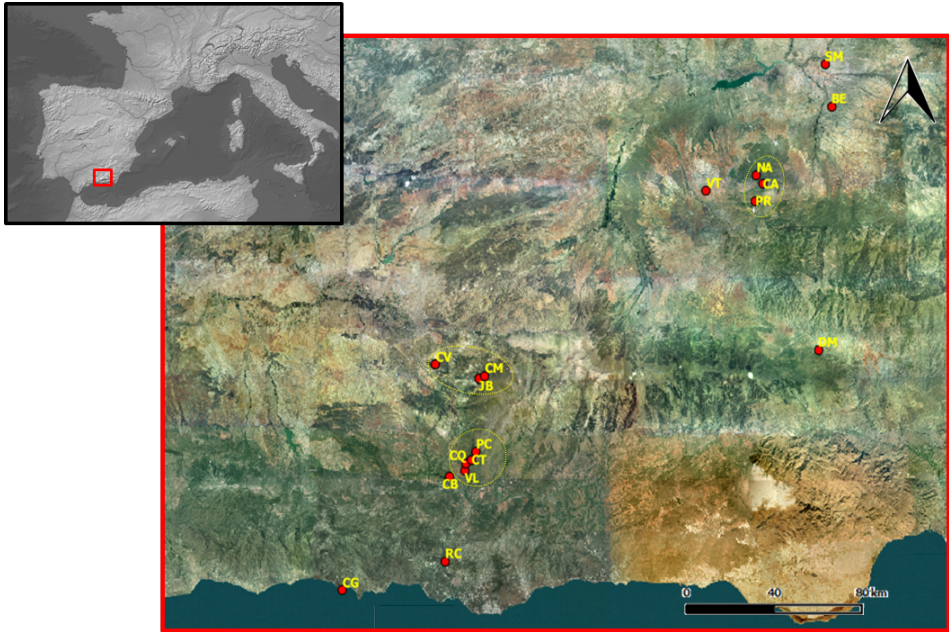


Figura 1: Distribución de las parcelas (puntos rojos) con siglas de los nombres de cada una de ellas (ver tabla 3). Rodeada en círculos punteados se señalan los tres gradientes de montaña.

Botánico y Cerro del Mirador, ambas incluidas.

La importancia que el Parque Nacional de Sierra Nevada ha tenido en este trabajo como lugar experimental y de muestreo, pone de manifiesto nuestro interés por vincular los resultados de estudios científicos a los Espacios Naturales Protegidos. Las características específicas de cada una de estas parcelas, tanto climáticas como de posición, así como los experimentos o muestreos que se han llevado a cabo en cada una de ellas, se detallan en la Tabla 3.

Tabla 3: Parcelas de estudio. Se indica la posición (latitud y longitud de un punto medio de la parcela), la altitud, especie de pino presente y los datos climáticos de cada una de ellas: temperaturas mínima, media y máxima en grados centígrados (°C), y la precipitación anual media en mm por metro cuadrado (mm/m²). Dichos datos climáticos han sido obtenidos Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM). En la última columna se indica en que capítulos ha estado implicada cada una de las parcelas.

Parcela	Lat.	Long.	Alt.	Especie	Tmin	Tmed	Tmax	Precip	Cap.
Cerro Gordo (CG)	36.73421	-3.76718	50	<i>P. halepensis</i>	11.98877	18.19404	25.47264	359.23895	1
Rambla Cañizares (RC)	36.78351	-3.54112	50	<i>P. halepensis</i>	11.9112	18.25405	25.69203	330.78442	1
Cruce de Béznar (CB)	36.92317	-3.53142	550	<i>P. halepensis</i>	9.61159	16.07658	24.21877	539.75879	1
Vinero Lanjarrón (VL)	36.93335	-3.49909	1050	<i>P. canariensis</i>	7.72005	14.11666	22.6683	723.49915	1
Cortijo Quemado (CQ)	36.94511	-3.4967	1300	<i>P. pinaster</i>	6.33571	12.67851	21.52832	860.33124	1,2,3
Cruce de Tello (CT)	36.95071	-3.4839	1700	<i>P. nigra</i>	4.89141	11.10474	20.15394	991.83136	1,2,3
Peña Caballera (PC)	36.964	-3.4738	2100	<i>P. sylvestris</i>	2.78747	8.91381	18.41022	1199.59937	1,2,3
Cumbres Verdes (CV)	37.1067	-3.5643	1300	<i>P. halepensis</i>	7.32637	14.06416	23.0864	756.60352	1
Jardín Botánico (JB)	37.08493	-3.46916	1700	<i>P. nigra</i>	4.37272	10.94271	20.54743	1043.59045	1,4,5
Cerro Minador (CM)	37.08909	-3.45507	2100	<i>P. sylvestris</i>	3.22363	9.74243	19.58872	1156.30151	1,5
Narváez (NA)	37.41982	-2.85261	1300	<i>P. pinaster</i>	5.02855	12.30634	22.48389	852.4278	1
Canaleja Alta (CA)	37.40549	-2.83877	1700	<i>P. nigra</i>	3.94685	11.13674	21.5056	961.50885	1
Padros del Rey (PR)	37.37756	-2.85559	2100	<i>P. sylvestris</i>	1.98331	9.15702	20.08163	1185.82983	1
Villanueva de las Torres (VT)	37.39423	-2.9644	1150	<i>P. halepensis</i>	5.66854	12.94176	22.93599	805.08582	1
Barranco del Espartal (BE)	37.53296	-2.68567	750	<i>P. halepensis</i>	7.65158	15.25957	25.12296	553.51068	1
San Marcos- Benamareal (SM)	37.6023	-2.69984	700	<i>P. halepensis</i>	7.84816	15.5273	25.36744	514.53619	1
Doña María (DM)	37.1324	-2.71669	750	<i>P. halepensis</i>	8.43357	15.42343	24.52563	548.26782	1

0.5. Objetivos y Estructura de la Tesis

El clima, la calidad de la planta como alimento, y los depredadores y patógenos, son las explicaciones más usuales a las que se atribuye la dinámica cíclica de una población animal. Más que averiguar cuál de ellas es cierta o encontrar una explicación general para todas las poblaciones cíclicas, la tendencia actual es entender qué peso tiene cada una de ellas en los distintos sistemas que pueden ser objeto de análisis. En este trabajo se ha pretendido determinar el efecto que la combinación de estos tres factores puede tener en la población de nuestra especie de estudio, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiff.), en expansión debido al incremento de temperaturas y por lo tanto alterando las interacciones ecológicas que sostenía en sus zonas endémicas y estableciendo otras nuevas en las zonas de invasión. Para ello, hemos combinado estudios observacionales y experimentales, que nos han aportado información básica sobre la biología de la procesionaria y su efecto en las plantas hospedadoras, con un análisis integrador basado en modelado, que nos ha permitido avanzar en la predicción a corto plazo las erupciones poblacionales en un espacio acotado y a largo plazo en la predicción de la expansión de la especie debida al cambio global. Con todo ello, hemos intentado responder a relevantes preguntas ecológicas para aportar respuestas útiles para la gestión de la plaga. El Parque Nacional de Sierra Nevada nos ha ofrecido la oportunidad para estudiar estos fenómenos, gracias a sus abundantes pinares, naturales y repoblados, y a su gradiente altitudinal, que permite estudiar los movimientos de la procesionaria en una escala manejable.

Uno de los objetivos generales de la ecología es la investigación de los factores que intervienen en la determinación de la abundancia de las diversas especies. Estos factores pueden ser abióticos, independientes de la intervención de seres vivos, o bióticos, provocados por la

intervención de seres vivos (Dajoz, 2001). El objetivo general de esta tesis ha sido aunar el estudio de la influencia de factores abióticos y bióticos, respecto a la abundancia de la procesionaria del pino, para profundizar en el conocimiento de la dinámica poblacional de la plaga. Así, cada uno de los capítulos tiene por fin avanzar en el conocimiento del efecto de una interacción, biótica o abiótica, sobre una fase determinada del ciclo de vida de esta plaga. Puesto que a pesar de todos los conocimientos existentes sobre la biología de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., muchos interrogantes de esta importante plaga forestal se encuentran por resolver. Con la presente tesis doctoral se pretende dar respuesta a algunos de ellos, en particular a los que se desglosan en los siguientes objetivos específicos:

1. Con respecto a la fase huevo y a los parasitoides que afectan a esta fase del ciclo ¿Varían las características morfológicas de la puesta con la altitud? ¿Se ve la fitness y la parasitación afectadas por las características morfológicas de la puesta? ¿Están determinadas la fitness y la parasitación por el momento de la dinámica poblacional en la que se encuentre la plaga? ¿Qué poblaciones de parasitoides existen en la zona de estudio y cómo varían dichas las poblaciones de parasitoides a lo largo del rango espacial y temporal estudiado? Para dar respuesta a estas preguntas nosotros recogimos puestas de procesionaria a lo largo de todas las parcelas distribuidas por la provincia de Granada y que han sido descritas anteriormente de forma general, durante cuatro años consecutivos. Estas muestras se analizaron en laboratorio posteriormente, determinando la carga parasítica y las características morfológicas de las puestas, y todos estos datos fueron relacionados posteriormente con algunas de las variables ambientales ligadas a las zonas de estudio. Las cuestiones de este primer objetivo se desarrollan en el **Capítulo 1** de esta Tesis.

2. Uno de los depredadores de puestas descritos hasta ahora para esta plaga, y sobre el cual solo existían datos meramente descriptivos, son los Efigíeridos. Pero ¿hay un ajuste entre la fenología de la procesionaria y la actividad de los efigíeridos? ¿Cómo de importante es la tasa de depredación de estos Ortópteros sobre las puestas? ¿Hay correlación entre las densidades de puestas de procesionaria y la densidad de efigíeridos? ¿Es capaz de responder a los cambios de densidad de puestas este supuesto depredador? Y por tanto, ¿pueden considerarse un controlador natural de las poblaciones de procesionaria, al menos durante los períodos de baja densidad de la plaga? A estas preguntas se dan respuesta en el **Capítulo 2** de esta Tesis, para lo cual se realizaron diferentes experimentos en uno de nuestros gradientes altitudinales, el de la loma de Lanjarón, durante dos años consecutivos.
3. Con respecto a la fase larva de nuestra especie nos planteamos cuestiones ligadas a la posible respuesta inducida que produce la defoliación sobre el pino hospedador: ¿provoca la defoliación de la procesionaria cambios en la composición química de acículas de pino? ¿esos cambios reducen la capacidad de supervivencia de las larvas de procesionaria? es decir, ¿esos cambios inducidos constituyen una verdadera defensa? Para dar respuesta a estas cuestiones realizamos un experimento de campo que se desarrolló también a lo largo de un gradiente altitudinal, permitiendo testar así la respuesta de las diferentes especies de pino ante la plaga. Todo ello se desarrolla en el **Capítulo 3** de esta Tesis.
4. En relación a la fase pupa y a la fase adulta de *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiff.), quisimos conocer cómo los diferentes hábitats disponibles y/o escenarios climáticos

influenciaban en el éxito y la supervivencia de pupación, en el desarrollo de diapausas prolongadas y en la emergencia y fenología de las mariposas. Para ello llevamos a cabo una serie de experimentos dentro del Jardín Botánico de la Cortijuela cuyos resultados se exponen en el **Capítulo 4** de esta Tesis.

5. Por último, quisimos plantearnos la integración de toda la información ecológica recopilada en los capítulos anteriores para constituir una posible herramienta para los gestores, de utilidad en el proceso de toma de decisiones sobre esta plaga forestal. Se trata de desarrollar un modelo espacialmente explícito que simule el comportamiento de la plaga teniendo en cuenta las condiciones ambientales existentes y la interacción de la misma con la fisiología del árbol. Para lograr este objetivo hemos desarrollado un modelo basado en agentes (en inglés Agent- based Model o ABM) que integra tanto las conclusiones obtenidas en nuestros estudios como parte de la información existente sobre la dinámica poblacional de esta plaga. Dicho modelo es espacial y temporalmente explícito, y supone una herramienta para la predicción del comportamiento de la plaga en una zona acotada (la de la Cortijuela) tomando como predicciones climáticas los diferentes escenarios descritos en la actualidad. Este será el contenido desarrollado en el **Capítulo 5** de esta Tesis.

Bibliografía

- Aimi, A., Hellrigl, K., Zocca, A., Gatto, P., Minerbi, S., & Battisti, A. (2006). The outbreak of the pine processionary moth in Venosta/Vinschgau: ecological and economic aspects. *For. Obs.*, 2(3), 69–80.
- Ayres, M. P., & Lombardero, M. J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Sci. Total Environ.*, 262(3), 263–86.
- Barbéro, M., Loisel, R., Quézel, P., Richardson, D., & Romane, F. (2000). 8 Pines of the Mediterranean Basin. *Ecol. Biogeogr. Pinus*, (pp. 153–170).
- Battisti, A. (1988). Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller). *J. Appl. Entomol.*, 105, 393–402.
- Battisti, A., Avci, M., Avtzis, D. N., Jamaa, M. L. B., Berardi, L., Berretima, W., & Zamoum, M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 2, (pp. 15–79). Springer ed.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E., & Larsson, S. (2006). A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Glob. Chang. Biol.*, 12(4), 662–671.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Apl.*, 15(6), 2084–2096.

- Bradshshaw, G. A., & Borchers, J. G. (2000). Uncertainty as information: narrowing the Science-policy gap. *Conserv. Ecol.*, 4.
- Carus, S. (2004). Impact of defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) on radial, height and volume growth of Calabrian pine (*Pinus brutia*) trees in Turkey. *Phytoparasitica*, 32, 459–469.
- Crecente-Campo, F., Marshall, P., & Rodríguez-Soalleiro, R. (2009). Modeling non-catastrophic individual-tree mortality for *Pinus radiata* plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.*, 257, 1542–1550.
- Dajoz, R. (2001). *Entomología forestal. Los insectos y el bosque*. Madrid, Mundi Pren ed.
- Debussche, M., Lepart, J., & Dervieux, A. (1999). Mediterranean landscape changes : evidence from old postcards. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 8, 3–15.
- Démolin, G. (1969). Comportment des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance Écologique. *Ann. Sci.forest*, 26(1), 81–102.
- Démolin, G. (1974). Réflexions générales sur la diapause et les diapauses renforcées chez la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis et Schiff., Lepidoptera Thaumetopoeidae. In *Compte-rendu la Dir. Générale la Rech. Sci. Tech.*.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011). A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, 261(6), 1069–1076.

- Fouseki, E., & Margaris, N. (1981). Soil Metabolism and Decomposition in a Phrygic (East Mediterranean) Ecosystem. *Oecologia*, 50, 417–421.
- Gao, X., & Giorgi, F. (2008). Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Glob. Planet. Change*, 62(3), 195–209.
- Geri, C. (1983). Dynamique de la processionnaire du pin dans la vallée de Niolo en Corse au cours des cycles 1965-1966, 1967-1968, 1969-1970. Role de certains caracteres du milieu forestier. *Ann. des Sci. For.*, 40(2), 123–156.
- Giorgi, F., & Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change*, 63, 90–104.
- Gorostiza, J., & Aznar, E. (2001). *Ideas económicas y Gestión forestal en el ámbito ibérico 1848-1936 (I): España*, vol. 1936. Madrid, Universidad Complutense ed.
- Graham, A. E., Kreith, G., & Staton, M. (1992). Global Climate Change. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 42, 93–100.
- Hódar, J. A., Castro, J., & Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conserv.*, 110, 123–129.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine. *Biodivers. Conserv.*, 13, 493–500.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2009). Influencia de los factores abióticos y bióticos en la defoliación por la procesionaria del pino

- (*Thaumetopoea pityocampa*) en los pinares andaluces. In *Proceedings of the 5th Spanish Forestry Congress, Ávila, Spain*, (pp. 1–12).
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Cayuela, L. (2012). Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Clim. Change*, *113*(3-4), 699–711.
- Huchon, H., & Demolin, G. (1971). La bioécologie de la Processionnaire du pin. Dispersion potentielle- Dispersion actuelle. *Phytoma*, *23*, 11–20.
- Hunter, A. F. (1991). Trails that distinguish outbreaking and nonoutbreaking macrolepidoptera feeding on northern hardwood trees. *Oikos*, *60*, 275–282.
- Jactel, H., Menassieu, P., Vétillard, F., Barthélémy, B., Piou, D., Frérot, B., Rousselet, J., Goussard, F., Branco, M., & Battisti, A. (2006). Population monitoring of the pine processionary moth (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) with pheromone-baited traps. *For. Ecol. Manage.*, *235*(1-3), 96–106.
- Jarvis, P. J. (2000). *Ecological principles and environmental issues*. Nueva York, EEUU, Pearson ed.
- Kanat, M., Alma, M., & Sivrikaya, F. (2005). Effect of defoliation by *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) on annual diameter increment of *Pinus brutia* Ten. in Turkey. *Ann. For. Sci*, *62*(1), 91–94.
- Kerdelhue, C., Battisti, A., Burban, C., Branco, M., Cassel-Lundhagen, A., Ipekdal, K., & Zane, L. (2014). Genetic diversity and structure at different spatial scales in the processionary

- moths. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 4, (pp. 163–226). Springer n ed.
- Kiriakoff, S. G. (1970). Lepidoptera Familia Thaumetopoeidae. In P. Wytsman (Ed.) *Genera Insectorum*, (pp. 1–54).
- Laurent- Hervouet, N. (1986). Mesure des pertes de croissance radiale sur quelques espèces de *Pinus* dues à deux défoliateurs forestiers. I Cas de la processionnaire du pin en région méditerranéenne. *Ann. des Sci. For.*, 43, 239–262.
- Linares, J. C., Delgado-Huertas, A., & Carreira, J. A. (2011). Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo-Pinus halepensis* forest. *Clim. Change*, 105, 67–90.
- López González, G. (2007). *Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares*. Madrid, Spain, MundiPrens ed.
- Maestre, F. T., & Cortina, J. (2004). Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas?. *For. Ecol. Manage.*, 198(1), 303–317.
- Masutti, L., & Battisti, A. (1990). *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff) in Italy. Bionomics and perspectives of integrated control. *J. Appl. Entomol.*, 110, 229–234.
- Miller, J. S. (1991). Cladistics and classification of the Notodontidae (Lepidoptera, Noctuoidea) based on larval and adult morphology. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.*, 204, 1–230.
- Montero, G., & Serrada, R. (2013). *Informe de la situación de los bosques y el sector forestal en España*. Sociedad Española de Ciencias Forestales ed.

- Montoya, R. (1970). Zona de Mora de Rubielos. Descripción, programas y trabajos efectuados en 1970. *Bol.Serv.Plagas For.*, *XIII*(26), 119–129.
- Moreno, J. M. (1999). Forest fires: trends and implications in desertification prone areas of Southern Europe. In M. Balabanis, P., Peter, D., Ghazi, A., Tsogas (Ed.) *Mediterr. Desertif. Res. results policy Implic.*, (pp. 115–150). Luxembourg.
- Nothnagle, P. J., & Schultz, J. C. (1987). What is a forest pest? In P. Barbosa, & Schults (Eds.) *Insect outbreaks*, (pp. 59–80).
- Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., van der Linden, P. J., & Hanson, C. E. (2007). IPCC, 2007: climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Pérez-Contreras, T., & Tierno, M. (1997). Estudio de la puesta de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. 1775 (Lepidoptera : Thaumetopoeidae) en relación al pino parasitado. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, *21*(3-4), 119–125.
- Pimentel, C., Ferreira, C., & Nilsson, J. (2010). Latitudinal gradients and the shaping of life-history traits in a gregarious caterpillar. *Biol. J. Linn. Soc.*, *100*(1), 224–236.
- Poyatos, R., Latron, J., & Llorens, P. (2003). Land Use and Land Cover Change After Agricultural Abandonment. *Mt. Res. Dev.*, *23*(4), 362–368.
- Prieto, P. (1975). Los Bosques de Sierra Nevada. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, *32*(2), 1099–1129.

- Rapp, M., Santa Regina, I., Rico, M., & Gallego, H. A. (1999). Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *For. Ecol. Manage.*, 119(1-3), 39–49.
- Rebollo, S., Moneo, I., Vega, J. M., Herrera, I., & Caballero, M. L. (2002). Pine processionary caterpillar allergenicity increases during larval development. *Int. Arch. Allergy Immunol.*, 128, 310–314.
- Robredo, F. (1963). Las procesiones de crisolización de *Thaumetopoea pityocampa*. *Bol.Serv.Plagas For.*.
- Roques, A., Battisti, A., Legem, A., & Vi, J. D. (2014). Introduction. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, vol. 2, chap. 1, (pp. 343–346).
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Imeson, A., Karoly, D. J., Chunzhen, L., Menzel, A., Rawlins, S., L., R. T., Seguin, B., & Tryjanowski, P. (2007). Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In *Clim. Chang. 2007 Impacts, Adapt. Vulnerability. Contrib. Work. Gr. II to Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang.*, (pp. 79–131).
- Schintlmeister, A. (2008). *Palaeartic Macrolepidoptera Volume 1: Notodontidae.*. Denmark, Apollo Boo ed.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I., Araújo, M., Arnell, N., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T., Gracia, C., de la Vega-Leinert, A., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J., Kankaanpää, S., Klein, R., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M., Meyer, J., Mitchell, T., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., & Zierl, B. (2005). Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science (80-.)*, 310(5752), 1333–7.

- Simonato, M., Battisti, A., Kerdelhué, C., Burban, C., Lopez-Vaamonde, C., Pivotto, I., Salvato, P., & Negrisoló, N. (2013). Host and phenology shifts in the evolution of the social moth genus *Thaumetopoea*. *PLoS One*, 8(2), e57192.
- Tammaru, T., & Haukioja, E. (1996). Capital breeders and income breeders among Lepidoptera – consequences to population dynamics. *Oikos*, 77, 561–564.
- Titos, M. (1998a). Especies amenazadas y devastación forestal. In *Sierra Nevada, una Gran Historia*, chap. 83. Universidad de Granada ed.
- Titos, M. (1998b). Revitalización del valle de Genil: La prolongación del tranvía de la Sierra. In *Sierra Nevada, una Gran Historia*, chap. 89. Universidad de Granada ed.
- Vega, J., Vega, J. M., Moneo, I., Armentia, A., Caballero, M. L., & Miranda, A. (2004). Occupational immunologic contact urticaria from pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa*): experience in 30 cases. *Contact Dermatitis*, 50, 60–64.
- Vega, J. M., Vega, J., Vega, M. L., Moneo, I., Armentia, A., & Sánchez, B. (2003). Skin reactions to pine processionary caterpillar. *Allergy*, 58, 87–88.
- Volney, W., & Fleming, R. (2000). Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 82, 283–294.
- Wackernagel, M., & Rees, W. (1998). *Our ecological footprint: reducing human impact on the earth (No. 9)*. New Societ ed.
- Zamora, R. (2005). Aquí y ahora: una llamada al compromiso y la acción. *Ecosistemas*, 14(2), 92–96.

- Zamoum, M., & Démolin, G. (2005). The life cycle of the pine processionary caterpillar in the bioclimatic conditions of a sub-Saharan region. In F. Lieutier, & D. Ghaïoule (Eds.) *Entomol. Res. Mediterr. For. Ecosyst.*, (pp. 107–116). Paris, inra ed.
- Zavala, M. A., Zamora, R., Pulido, F., Blanco, J., Imbert, J., Mara, T., & Castillo, F. (2004). Nuevas perspectivas en la conservación, restauración y gestión sostenible del bosque mediterráneo. In F. Valladares (Ed.) *Ecol. del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.*, chap. 18, (pp. 509–530).
- Zhang, Q. H., & Paiva, M. R. (1998). Female calling behaviour and male response to the sex pheromone in *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *J. Appl. Entomol.*, 122, 353–360.

1

**ESTUDIO DE LA MORFOLOGÍA DE LAS
PUESTAS, PARASITACIÓN Y EFICACIA
BIOLÓGICA DE LA PROCESIONARIA
DEL PINO (*THAUMETOPOEA
PITYOCAMPA*) A LO LARGO DE UN
GRADIENTE ALTITUDINAL**

Lucía Torres-Muros, Antonio J. Pérez-Luque,
José A. Hódar.

Resumen

El estudio de la fase de huevo resulta interesante porque ofrece información tanto de la progenie como del adulto que la genera. Aquí analizamos como afecta la altitud y la especie de pino hospedador a las características de la puesta de una importante plaga forestal, la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) y posteriormente estudiamos cual es el efecto de las características morfológicas estudiadas, la altitud y la especie de pino sobre la eficacia biológica de la especie, medida en huevos nacidos, y sobre la parasitación en esta fase huevo. Para ello colectamos puestas en un total de 17 parcelas durante cuatro años consecutivos, que incluyeron un pico poblacional de la plaga. Los resultados muestran que la eficacia biológica de la procesionaria es mayor a altitudes más elevadas debido a una falta de acoplamiento entre la plaga y sus parasitoides de la fase huevo a esas cotas altitudinales. También se observó que no existe una compensación entre el tamaño y el número de huevos, siendo la característica morfológica que más varió el número total de huevos por puesta, que lo hizo en función de la especie de pino hospedador y del momento de la dinámica poblacional.

Palabras clave: Tamaño de huevo, número de huevos total por puesta, eficacia biológica, parasitación.

1.1. Introducción

Uno de los caracteres que determina en mayor medida el patrón de ciclo de vida en las especies ovíparas es el tamaño del huevo (Pimentel et al., 2010). Dicho carácter es hereditario y depende de la estrategia de vida seguida por la madre, ya que provoca un fuerte trueque entre invertir en un número elevado de huevos pero de pequeño tamaño, o un número menor de huevos pero más grandes. Además, la fase

huevo dentro del ciclo vital nos proporciona información tanto de la progenie como del adulto que da lugar a ella, y por esta razón ha sido objeto de estudio durante décadas (Smith & Fretwell, 1974; Lloyd, 1987; Elgar, 1990; Einum & Fleming, 2000; Heath et al., 2003). El aumento del tamaño del huevo con el aumento de la latitud y de la altitud, y por tanto ligado a un descenso de temperatura, ha sido un rasgo comúnmente observado en animales ectotermos incluyendo peces (Llanos-Rivera & Castro, 2004), crustáceos (Wilhelm & Schindler, 2000), reptiles (Ji & Wang, 2005) e insectos (Ayres & Scriber, 1994; Parry et al., 2001; Pimentel et al., 2010). Según Atkinson et al. (2001), dicho aumento de tamaño sería independiente del tamaño de la madre, y el incremento de la masa por huevo determinaría a su vez un menor número total de huevos por puesta, y viceversa.

Este balance entre tamaño y número de huevos no sólo se encuentra condicionado por factores abióticos como la temperatura, también puede estarlo por factores bióticos como las interacciones interespecíficas que afectan al riesgo de depredación (Orians & Janzen, 1974). Un huevo es una presa energética y nutritivamente muy rentable y por lo general inmóvil, que resulta muy apetecible para cualquier depredador o parasitoide. Invertir en un mayor tamaño de huevo supone algunas ventajas, pero las pérdidas por depredación o parasitación de un mismo número de huevos supondría una mayor pérdida en términos de eficacia biológica (más materia y energía, menor proporción de descendientes con posibilidades de alcanzar la siguiente generación). Por tanto, la estrategia adoptada por la madre debe tomar en consideración este balance entre tamaño y número de huevos en lugares con elevada presión parasítica o depredadora.

Si la especie ovípara considerada es además gregaria, como es el caso de muchos lepidópteros, nos encontramos con un interesante caso en el que confluyen aspectos importantes: por un lado la talla individual, por otro, el tamaño de la colonia y por último la interacción de esto con la presión parasítica y/o depredadora que exista sobre

esa fase del ciclo. Para cada individuo aislado, tener un mayor tamaño siempre puede ser positivo; sin embargo, cuando se vive en colonia, ser un poco más pequeño pero participar de la ventaja de una colonia más grande puede ser más ventajoso, por ejemplo frente a un medio hostil. Desde este punto de vista, una estrategia óptima para una especie gregaria sería minimizar el tamaño del huevo para incrementar su número. Con ello se conseguirían tres efectos positivos simultáneos: incrementar el número de descendientes, como consecuencia incrementar el número de componentes de la colonia (favoreciendo la capacidad de ésta para protegerse de condiciones hostiles), y disminuir la probabilidad de depredación/parasitación, ya que un huevo de tamaño demasiado pequeño puede no ser un bocado tan rentable para los parasitoides y depredadores, que tan importante papel en la regulación de las poblaciones de insectos herbívoros tienen (Lewis et al., 1997).

Pero de nuevo, este aparente balance positivo tiene una contraparte: un tamaño excesivamente pequeño del huevo determina que los recursos *per capita* con los que parte el nuevo organismo recién nacido son escasos. Y como consecuencia, el neonato necesitará adquirir recursos de calidad, rápida y abundantemente, con el fin de desarrollarse adecuadamente, cosa que no siempre es posible. Por ejemplo, en lepidópteros, se estima que más del 90 % de las larvas de primer instar mueren sin alcanzar el segundo como consecuencia de condiciones ambientales inadecuadas, depredación, parasitismo o falta de alimento adecuado (Zalucki et al., 2002), ya que esos primeros estadios larvarios son especialmente sensibles a la calidad del alimento (Hódar et al., 2002).

Estas diferentes estrategias para equilibrar el balance entre tamaño y número de huevos deben ser estudiadas dentro del marco actual de cambio climático, ya que el aumento de las temperaturas que se está registrando a escala global (IPCC, 2007) está afectando no sólo a la fenología, crecimiento o dinámica de las especies (Harrington

et al., 1999; Parmesan & Yohe, 2003; Parmesan, 2006), sino también a las interacciones bióticas existentes entre ellas, ya sea por la alteración de estas o por la aparición de otras nuevas (Hughes, 2000; Suttle et al., 2007). Así, por ejemplo, la estrategia que siguen ciertos individuos coloniales, aumentando el número de huevos a altitudes mayores, podría dejar de ser una estrategia ventajosa. En este escenario, un tamaño de colonia mayor no haría más que potenciar ese aumento de temperatura y podría suponer la dispersión de los individuos, aumentando así el riesgo de depredación o parasitación de las fases post-embriónicas. Por tanto, nos encontramos con la necesidad de profundizar en la cuantificación de los efectos del cambio climático sobre las interacciones interespecíficas, para conocer con mayor precisión los efectos acumulativos de este aumento de las temperaturas (Schmitz et al., 2003).

Un buen caso de estudio para estas cuestiones, que cumple muchas de las condiciones descritas anteriormente, es la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa*. Esta especie, además de ser uno de los principales defoliadores de las masas forestales de pinar en el entorno circunmediterráneo, se ha convertido en un caso paradigmático a la hora de analizar los efectos del cambio climático sobre las plagas forestales (Battisti, 2008; Netherer & Schopf, 2010). La procesionaria del pino se encuentra actualmente en un momento de expansión tanto latitudinal como altitudinal (Hódar et al., 2003a, 2004; Battisti et al., 2005, 2006; Robinet et al., 2007a) y la mayor parte de sus estadios larvarios se desarrollan durante el invierno, cuando las condiciones de temperatura son más hostiles. Las hembras de esta especie hacen una única puesta con huevos pequeños y numerosos alrededor de las acículas del pino hospedador y dichas puestas están sometidas a la acción de depredadores y parasitoides. Además, sus larvas se mantienen juntas en grupo desde que nacen, lo cual es de suma importancia para la protección ante depredadores y la correcta termorregulación de los individuos (Ronnas et al., 2010). Esta plaga

se ve afectada por muchos y diversos enemigos naturales, que incluyen parasitoides, depredadores y patógenos, a los que son susceptibles en todas las fases de su vida.

El incremento en frecuencia e intensidad de los brotes de plagas forestales debido al aumento de las temperaturas, ha sido descrito en diversos trabajos (por ej. Volney & Fleming, 2000; Stireman et al., 2005; Haynes et al., 2014) . La preocupación ante esta situación, que deriva en consecuencias tanto ecológicas como económicas, hace que sean más frecuentes los estudios que intenten dar respuesta a la incertidumbre de qué pasará con determinadas plagas y cuáles serán las medidas más adecuadas para gestionarlas teniendo en cuenta el cambio climático.

En este trabajo se estudia la influencia que tienen diferentes factores ambientales, como la altitud y la especie de pino, sobre dos características morfológicas de la puesta como son el tamaño y número de huevos, y el efecto de esos factores ambientales, y de las características morfológicas estudiadas, sobre el éxito reproductivo y parasitación de huevos de la procesionaria del pino. Para ello se han colectado puestas en 17 parcelas distribuidas por toda la provincia de Granada (España), durante cuatro años consecutivos desde 2008. Los años de muestreo incluyen los años previos y posteriores a un pico poblacional de la plaga en la región de estudio. Específicamente, los interrogantes a los que se pretende dar respuesta con este estudio son los siguientes: (I) ¿Varían las características de la puesta, tales como el número total de huevos y el tamaño medio del huevo, a lo largo del gradiente altitudinal elegido? En particular nos fijamos en la altitud y la especie de pino hospedador, esta última variable biológica íntimamente ligada a las condiciones climáticas del lugar que habita. (II) ¿Se ven el éxito reproductivo y la parasitación afectadas por las características morfológicas de la puesta? ¿Existe un balance entre ambos parámetros? (III) ¿Están afectadas las características de la puesta, por un lado, y el éxito reproductivo y la parasitación, por

otro, por el momento de la dinámica poblacional en la que se encuentre la plaga? Y por último, (IV) ¿qué poblaciones de parasitoides existen en la zona de estudio y cómo varían a lo largo del rango espacial y temporal estudiado?

1.2. Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio ha sido la provincia de Granada (España), situada en el sureste de la Península Ibérica. En total se determinaron 17 puntos de muestreo distribuidos por todo el territorio, con los que se quiso recopilar un gradiente altitudinal amplio y continuado desde las cotas más bajas hasta las altas cumbres sin dejar de lado las zonas de interior (ver Fig. 1). Se hizo especial hincapié en zonas de montaña, por ello nueve de las parcelas pertenecen a tres gradientes de montaña situados dentro del Espacio Natural de Sierra Nevada y el Parque Natural de Sierra Baza. Estos tres gradientes tienen las parcelas a altitudes de 1300, 1700 y 2100 m.s.n.m. aproximadamente, existiendo diferente especie de pino en cada uno de esos niveles altitudinales. Para más detalles ver Tabla 1.1.

Tabla 1.1: Descripción de las parcelas de estudio. Se indica la altitud, especie de pino presente y las temperaturas mínima (T.min), media (T.med), y máxima (T.max) en grados centígrados (datos tomados de los modelos generados por la Red de Información Ambiental de Andalucía, REDIAM). Además se indica el número de puestas muestreadas en cada parcela a lo largo de los cuatro años de estudio.

Nombre Parcela (abrev.)	Altitud (m)	Especie de Pino	T.min	T.med	T.max	Puestas recolectadas			Totales
						2008	2009	2010	
Cerro Gordo (CG)	50	<i>P. halepensis</i>	11.98	18.19	25.47	21	30	30	111
Rambla Cañizares (RC)	50	<i>P. halepensis</i> + <i>P. canariensis</i>	11.91	18.25	25.69	30	30	30	111
Cruce de Béznar (CB)	550	<i>P. halepensis</i> + <i>P. canariensis</i>	9.61	16.07	24.21	30	30	29	119
Vivero Lanjarón (VL)	1050	<i>P. canariensis</i>	7.72	14.11	22.66	30	30	30	120
Cortijo Quemado (CQ)	1300	<i>P. pinaster</i>	6.33	12.67	21.52	30	30	30	120
Cruce de Tello (CT)	1700	<i>P. nigra</i>	4.89	11.1	20.15	18	30	30	17
Peña Caballera (PC)	2100	<i>P. sylvestris</i>	2.78	8.913	18.41	18	30	29	107
Cumbres Verdes (CV)	1300	<i>P. halepensis</i>	7.32	14.06	23.08	25	30	29	114
Jardín Botánico (JB)	1700	<i>P. nigra</i>	4.37	10.94	20.54	30	30	29	119
Cerro Mirador (CM)	2100	<i>P. sylvestris</i>	3.22	9.74	19.58	30	30	25	115
Narváez (NA)	1300	<i>P. pinaster</i>	5.02	12.3	22.48	0	20	29	3
Canaleja Alta (CA)	1700	<i>P. nigra</i>	3.94	11.13	21.51	9	30	28	11
Padros del Rey (PR)	2100	<i>P. sylvestris</i>	1.98	9.15	20.08	6	6	-	4
Villanueva de las Torres (VT)	1150	<i>P. halepensis</i>	5.66	12.94	22.93	30	30	30	120
Barranco del Espartal (BE)	750	<i>P. halepensis</i>	7.65	15.25	25.12	30	30	30	120
San Marcos- Benamaurel (SM)	700	<i>P. halepensis</i>	7.84	15.52	25.36	30	30	30	90
Doña María (DM)	750	<i>P. halepensis</i>	8.43	15.42	24.52	30	30	30	120

El clima en todas las parcelas se corresponde con un clima típicamente mediterráneo, con veranos calurosos y secos e inviernos suaves y húmedos. La precipitación media anual es de 787.22 ± 67.97 ml/m² y la temperatura mínima y máxima, respectivamente, es de 6.51 ± 0.71 °C y 22.55 ± 0.55 °C. Estos valores han sido tomados de los modelos generados por la Red de Información Ambiental de Andalucía (REDIAM), para mayor información climática sobre cada una de las parcelas ver Tabla 1.1. Un hecho destacable es la presencia de nieve en las parcelas más altas, la cual persiste, por lo general, desde noviembre a marzo por encima de 2000 m de altitud.

Especies de estudio

La procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller) (Lepidoptera, Notodontidae) tiene un importante papel defoliador en los pinares circunmediterráneos, considerándose una de las principales plagas de dicha zona. Puede afectar al género *Cedrus sp.*, aunque generalmente defolia a los individuos del género *Pinus sp.* Este lepidóptero realiza sus puestas sobre las acículas de los hospedadores, colocando los huevos de forma helicoidal alrededor de ellas, lo que da a la puesta una peculiar forma cilíndrica compuesta por numerosas filas que, en la mayor parte de los casos, quedan perfectamente alineadas. La hembra vive tan solo unas horas, no se alimenta y al realizar la puesta la va recubriendo con escamas de su zona ventral para proteger a los huevos durante su desarrollo embrionario, el cual dura aproximadamente de 25 a 40 días. Durante ese tiempo, los huevos están expuestos a la posibilidad tanto de depredación como a la de ser parasitados por algunas especies de himenópteros.

En nuestra latitud las puestas de procesionaria son parasitadas fundamentalmente por dos parasitoides: *Baryscapus servadeii* (Domenichini) (Himenoptera, Eulophidae) y *Ooencyrtus pityocampae*

(Mercet) (Himenoptera, Encyrtidae). Estas dos especies de himenópteros son los parasitoides de huevos de mayor importancia para la procesionaria del pino tanto por su abundancia como por su eficiencia. Ambos pueden comportarse como bivoltinos, y emergiendo dos veces al año a partir de los huevos de *Th. pityocampa*: durante el verano, de los huevos frescos, y a finales de primavera, a partir de los huevos parasitados en el año anterior. Sin embargo, *B. servadeii* puede también surgir sólo una vez al año en la temporada de primavera, o incluso una vez cada 2 años (Masutti, 1964; Géri, 1980). Ambos parasitoides son generalmente solitarios y muestran la reproducción unisexual partenogenética. De hecho los machos solo se han registrado en raras ocasiones. *Ooencyrtus pityocampae* fue considerado ocasionalmente específico de la procesionaria del pino (García Mercet, 1924; García Fuentes, 1965) pero se demostró años más tarde que tal especificidad no era cierta, pudiendo afectar a otras muchas especies de lepidópteros o incluso a otros grupos como los heterópteros (López-Sebastián et al., 2004; Battisti, 1989; Masutti, 1964; Tiberi, 1978; Battisti, 1988; Halperin, 1990). *Baryscapus servadii* es considerado como un oófago primario de los huevos de la procesionaria del pino, específico del género *Thaumetopoea* sp. y uno de los más importantes por su tasa de incidencia (Masutti, 1964; García Fuentes, 1965; Battisti, 1989; Tiberi, 1990).

Protocolo de muestreo

Durante 4 años consecutivos, desde 2008 a 2011, se recogieron alrededor de 30 puestas de procesionaria en cada una de las parcelas. El año 2009 se correspondió con un pico poblacional de procesionaria en la zona de estudio, por tanto los años muestreados van desde el pico poblacional u outbreak hasta el valle poblacional de la plaga. Las puestas eran recogidas una vez que ya habían eclosionado todos los huevos y después de que emergiese la primera tanda de parasitoides,

entre los meses de septiembre y diciembre. Más tarde, en laboratorio, se examinaron a la lupa cada una de las puestas haciendo un conteo, por filas, de cada uno de los huevos presentes y anotando su condición de huevo nacido, no nacido o parasitado. Estos conteos a lupa se hicieron siempre dejando un tiempo prudencial de espera, comprendido entre 6 y 8 meses, para asegurar la mayor emergencia posible de parasitoides. La información se almacenó en una base de datos relacional.

Morfología de la puesta

Para el estudio de las características morfológicas de las puestas, se midió la longitud de cada una de las filas de huevos que componía cada puesta y se contó el número de huevos de cada tipo (nacido, no nacido y parasitado) existente en cada fila. Con dichos datos, se hizo una estima de tamaño medio de huevo, primero por fila dividiendo la longitud total de la fila entre el número de huevos por fila, y después por puesta.

Estas medidas solo se efectuaron en 7 de las 17 parcelas, las comprendidas desde Cerro Gordo hasta Peña Caballera (ver Figura 1), durante todos los años de estudio. Dichas parcelas comprenden un amplio rango altitudinal en una mínima distancia horizontal, desde los 50 m hasta los 2100 m, abarcando todo el gradiente estudiado con la totalidad de las parcelas. Será con los datos de estas parcelas con los que también se estudie la influencia de la morfología de los huevos sobre la eficacia biológica y la parasitación.

El número total de huevos por puesta fue el parámetro elegido para el estudio del tamaño de la puesta. Este parámetro fue considerado el más apropiado para analizar las diferencias sobre el tamaño de puesta debido a que en este tipo de puestas la longitud de la misma no nos da información real acerca de su tamaño, puesto que depende de la longitud y grosor de las acículas sobre las cuales estén ovopositando las

mariposas. Así por ejemplo, se pueden encontrar puestas más largas que contengan menor cantidad de huevos que otras de menor longitud que tienen mayor número de filas (por decirlo de alguna forma, que son más “anchas”). Para el estudio de este parámetro se utilizaron las mismas parcelas que con el tamaño de huevo, con el fin de realizar comparaciones entre estas dos características morfológicas.

Eficacia biológica y parasitación

Con los datos de huevos parasitados y nacidos, y conociendo el total de huevos de cada puesta, se pudo medir la eficacia biológica, en porcentaje de huevos nacidos, y el grado de parasitación de cada una de las puestas, en porcentaje de parasitación. Para esta última medida se tuvieron en cuenta los huevos parasitados y los no nacidos. Esta opción deriva de las observaciones realizadas por el Laboratorio de Sanidad Forestal en Mora de Rubielos (Teruel, España) a través de las cuales demostraron que más del 90 % de los huevos no nacidos se corresponden con huevos que albergan parasitoides en su interior, que por algún motivo no han eclosionado (Datos sin publicar). En cualquier caso, los análisis se repitieron excluyendo los huevos no nacidos del total de parasitados, sin que ello afectara de forma significativa a las conclusiones del estudio.

Se estudió la relación de la eficacia biológica y la parasitación con las características de la puesta. Y por otra parte la eficacia biológica y la parasitación fueron estudiadas en función de la altitud y de las especies hospedadoras de pino y a lo largo del gradiente temporal estudiado, cuatro años, para observar las diferencias entre las distintas partes del ciclo de vida de la plaga.

Parasitoides

En cada puesta se determinó de forma genérica la presencia/ausencia de las dos especies de parasitoides existentes en nuestra zona de estudio, *Baryscapus servadeii* y *Ooencyrtus pityocampae*. Las observaciones se realizaron en 2013, una vez que la emergencia de parasitoides estaba suficientemente avanzada, y consistieron en el análisis a lupa de todas las bolsas que contenían las puestas para determinar cuáles eran las especies de parasitoides allí presentes. Con esos datos se ha pretendido estudiar si hay diferencias poblacionales ligadas a presencia/ausencia de parasitoides, a lo largo del rango espacial estudiado, y si estas poblaciones de parasitoides varían con la densidad poblacional de la procesionaria a lo largo del periodo de estudio.

Análisis estadísticos

Para el estudio de cada una de las características morfológicas de las puestas se desarrollaron dos modelos diferentes para cada variable respuesta (tamaño de huevo y tamaño de la puesta), uno en el que se tenía en cuenta la altitud, el año y la interacción de ambas, y otro en el que la altitud era sustituida por la especie hospedadora, ya que por su alta correlación (0.96) no pudieron utilizarse especie y altitud en el mismo modelo y nos interesaba ver el efecto de cada una de estas variables sobre las características morfológicas estudiadas. Para el tamaño de huevo se aplicó un modelo lineal generalizado (GLM) de distribución gamma. Y para el estudio del tamaño de la puesta también se aplicó un GLM pero con distribución negativa binomial, por la existencia de sobredispersión.

Para estudiar la influencia del tamaño del huevo sobre la eficacia biológica y la parasitación se llevó a cabo un modelo lineal generalizado quasibinomial solo con los datos de las 7 parcelas donde estudiamos la

morfología de las puestas. Para el estudio de la variación de la eficacia biológica y la parasitación se aplicó un modelo lineal generalizado de tipo quasibinomial a la totalidad de los datos (17 plots) en el que las variables explicativas fueron la altitud y el año.

Por último, para el estudio de las poblaciones de parasitoides se usaron modelos lineales generalizados de tipo binomial en el que de nuevo las variables explicativas fueron altitud y año. Todos los análisis fueron realizados con R (R Core Team, 2013).

1.3. Resultados

Un total de 1727 puestas fueron analizadas en laboratorio, y todas ellas fueron utilizadas para los análisis de la eficacia biológica, parasitación y observaciones de presencia/ausencia de parasitoides. De esas puestas se estudiaron los aspectos morfológicos (tamaño de huevo y tamaño de puesta) en 783, en las que se midió la longitud de cada fila, para el cálculo del tamaño medio de huevo, y se realizaron los análisis correspondientes para esa variable y para el tamaño de puesta, medido en número total de huevos por puesta.

Morfología de la puesta

El tamaño de huevo se vio significativamente afectado tanto por la altitud ($F_{1,3} = 7,47, P = 0,006$) como por el año y la interacción de ambas variables ($F_{3,3} = 27,65, F_{3,3} = 8,48$ respectivamente y ambos $P < 0,001$), aunque no mostró ningún patrón definido a lo largo del periodo de estudio (ver Figura 1.1a). En el modelo resultante de sustituir la altitud por la especie de pino, las variables explicativas y la interacción de ambas también resultaron ser muy significativas (todas con $P < 0,001$, ver Tabla 1.2). A pesar de estos resultados se consideró bastante homogénea esta medida, ya que las diferencias

observadas suponen menos de un 5 % de cambio del tamaño de huevo, con valores medios que oscilaban entre 0,98 y 1,04 milímetros. Por ello quisimos comprobar la relación de esta variable con el grado de compactación de los huevos dentro de una puesta, entendiendo que alrededor de una misma acícula, cuanto mayor sea el número de filas tenga una puesta, mayor compresión lateral sufrirán los huevos. Con este propósito se analizó el tamaño medio de huevo en función del número total de filas de la puesta. Con dicho análisis se observó un efecto muy significativo de la nueva variable explicativa ($F_{1,748} = 21,88, P < 0,001$) y una correlación lineal positiva que se repite para cada uno de los años analizados de forma casi invariable (Figura 1.2).

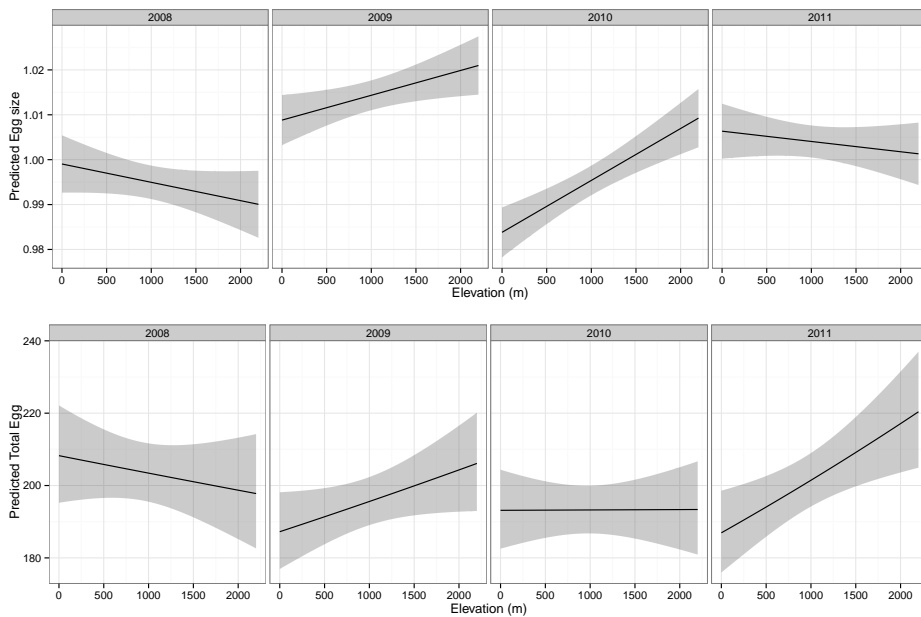


Figura 1.1: Variación del tamaño de huevo (mm) y de puesta (número total de huevos por puesta) a lo largo del gradiente altitudinal para cada uno de los años de estudio. En esta gráfica se muestran los valores predichos por el modelo a lo largo del gradiente completo sin tener en cuenta cada una de las especies hospedadoras, mostrando así la tendencia general a lo largo del gradiente altitudinal.

Tabla 1.2: Los resultados de los modelos para las variables morfológicas estudiadas frente a la altitud, el año y la interacción de ambas variables y frente a la especie de pino hospedador, el año y la interacción de ambas variables. Las cifras son valores de F, en negrita cuando significativa (***) P < 0,001, ** P < 0,01, * P < 0,05).

	Modelo Altitud			Modelo Especie hospedador		
	Altitud	Año	Altitud: Año	Especie	Año	Especie: Año
Df	1	3	3	4	3	12
Tamaño de huevo	7,4782**	27,64***	8,48***	42,09***	31,01***	8,61***
Tamaño de puesta	3.55	1.78	2,70*	9,28***	1.34	2,04*

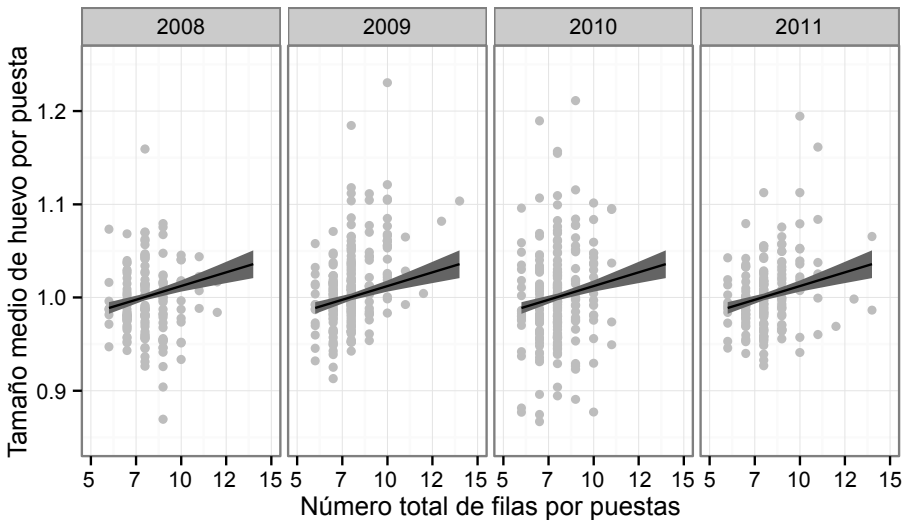


Figura 1.2: Variación del tamaño de huevo (mm) con respecto al número de filas que compongan la puesta. Los datos representados con puntos grises son los datos reales y los representados mediante el smoth son los datos predichos por el modelo que tiene en cuenta el grado de compactación.

Esto demuestra que la estima realizada del tamaño de huevo es mayor cuantas más filas tenga la puesta, en todas las parcelas y especies hospedadoras estudiadas. Lo cual lleva a pensar sobre la posibilidad de que exista un efecto de compactación de los huevos sobre la medida considerada, ya que aumentando las filas, o en otras palabras, la compactación lateral de los huevos, la longitud del huevo es mayor.

Por otra parte, el tamaño de la puesta no se vió significativamente afectado ni por la altitud ni por el año, pero sí por la interacción de ambas variables (ver Tabla 1.2). Sin embargo, al sustituir en el mismo modelo la altitud por la especie de pino se ve como la especie afecta muy significativamente al tamaño de puesta ($F_{4,12} = 10,03, P <$

0,001), y de nuevo el año no es significativo pero sí la interacción de especie y año (ver Tabla 1.2). Fueron *P. canariensis* y *P. pinaster* los que presentaron puestas de mayor tamaño, con una media de $220,2 \pm 3,9$ y $207,9 \pm 3,9$ huevos por puesta respectivamente. Las puestas más pequeñas se encontraron en el pino carrasco ($189,4 \pm 2,5$ huevos), presentando tanto *P. nigra* como *P. sylvestris* puestas muy similares de tamaños intermedios ($193,2 \pm 4,5$ huevos).

Por último, no se observó una compensación generalizada entre tamaño y número de huevos (Figura 1.3), habiendo, de hecho, una tendencia a que las larvas que generaron el pico poblacional de 2009 proviniesen de huevos más grandes y más numerosos, independientemente de la especie hospedadora (Figura 1.1 a y b).

Eficacia biológica y parasitación

El eficacia biológica y la parasitación no se vieron afectadas significativamente por el tamaño de los huevos ($F_{1,1} = 0,63, P = 0,424$) y sí mostraron respuesta al tamaño de la puesta ($F_{1,1} = 26,79, P < 0,001$). Sin embargo, existe un efecto muy significativo de la altitud, el año ($F_{1,3} = 281,72$ y $F_{1,3} = 21,55$ respectivamente, ambos $P < 0,001$) y la interacción de ambas variables ($F_{1,3} = 5,30, P < 0,01$). La altitud muestra una clara correlación positiva con la eficacia biológica y negativa con la parasitación, es decir, a cotas altitudinales más elevadas existe un mayor eficacia biológica y una menor parasitación. Esa tendencia general se mantiene a lo largo de los cuatro años de estudio existiendo ligeras variaciones según el momento en el que nos encontremos dentro del periodo estudiado (Figura 1.4).

Parasitoides

En general, se observa cómo con el aumento de la altitud disminuye el control biológico de la plaga, en este caso medido en probabilidad de

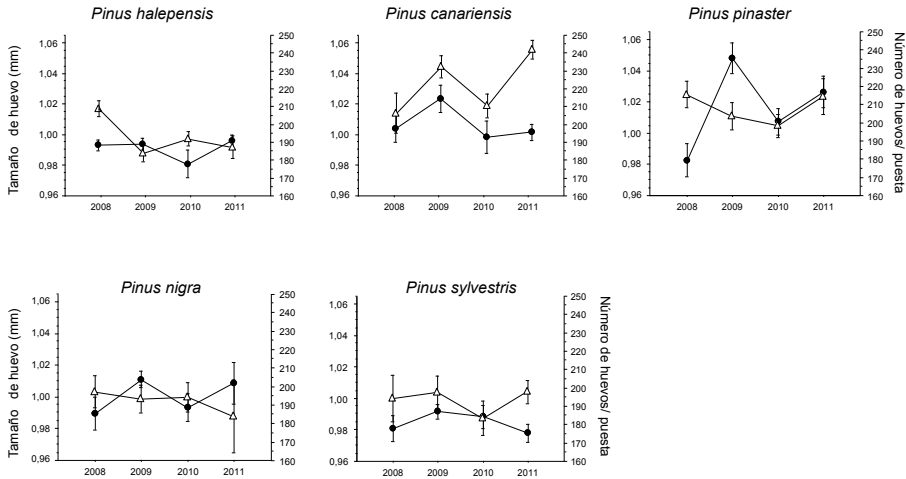


Figura 1.3: Variación del tamaño de huevo (mm), círculos negros, y tamaño de la puesta (número total de huevos por puesta), triángulos blancos, comparando los diferentes años dentro de cada una de las especies de estudio.

presencia de parasitoides (Figura 1.5 a y b). Para el modelo binomial que tiene en cuenta la presencia/ausencia de estos parasitoides, la altitud y el año tienen un efecto muy significativo ($F_{1,3} = 54,12$ y $F_{3,3} = 6,59$ respectivamente, ambos con $P < 0,001$) y la interacción de ambas variables explicativas también resulta significativa ($F_{3,3} = 3,38, P = 0,017$). Es el parasitoide más específico, *Baryscapus servadeii*, el que mejor responde a la presencia de la plaga mostrando una respuesta más ajustada a los cambios de densidad de la misma. Este parasitoide tiene una clara respuesta al aumento de la densidad poblacional de procesionaria tras el año de outbreak (ver Figura 1.5

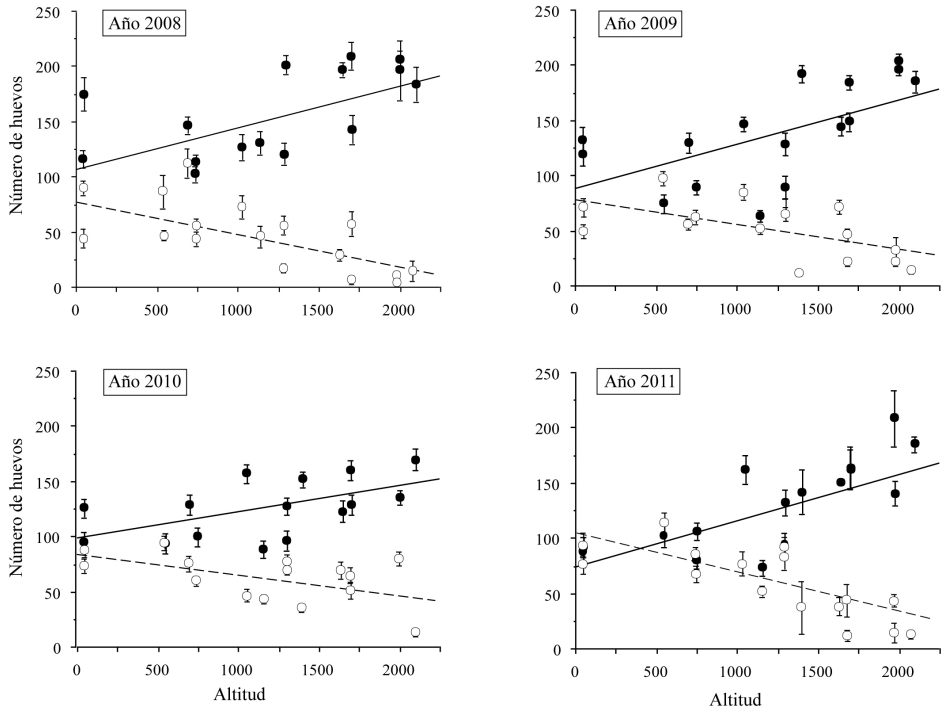


Figura 1.4: Representación gráfica de los datos medios de fitness (puntos negros) \pm SE y su recta de regresión (línea continua) y parasitación (puntos blancos) \pm SE y su recta de regresión (línea discontinua), a lo largo del gradiente altitudinal en cada uno de los años.

c). Para *Ooncyrtus pityocampae*, sin embargo, nos encontramos una respuesta de la probabilidad de presencia frente a la altitud más lineal, menos adaptada a fluctuaciones de la plaga, aunque para el año 2010, al igual que el parasitoide específico, muestra una evidente respuesta numérica, pero que en este caso se desvincula por completo de la altitud (Figura 1.5 d).

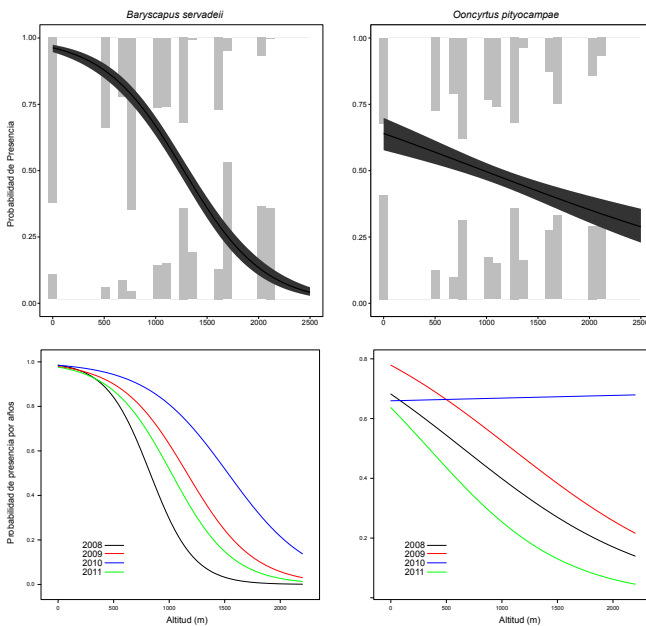


Figura 1.5: Variación de las densidades poblacionales de los parasitoides a lo largo del rango altitudinal. (a) corresponde a la densidad de *Baryscapus servadeii*, parasitoide específico y (b) *Ooencyrtus pityocampae*, parasitoide generalista. Y esos mismo datos segregados por años para *B. servadeii* (c) y *O. pityocampae* (d).

1.4. Discusión

Un reciente estudio de Hódar et al. (2012) indica que es en las cotas más elevadas donde los outbreak de *T. pityocampa* tienen mayor éxito en comparación con cotas bajas, donde son más moderados y constantes. Los resultados del presente trabajo corroboran estas conclusiones, y sugieren que en gran medida ese hecho se debe a que a altitudes mayores cambian sustancialmente ciertas interacciones interespecíficas claves para el control biológico de la plaga. La reciente llegada de la procesionaria del pino a esas altitudes debido al aumento de temperaturas (Hódar et al., 2003b; Hódar & Zamora, 2004; Battisti et al., 2005, 2006; Robinet et al., 2007b) denota una falta de acoplamiento entre la plaga y sus propios parasitoides. Y esto provoca que la cantidad de larvas que consiguen emerger sea significativamente mayor a altitudes más elevadas.

Morfología de la puesta

Diversos trabajos han estudiado durante décadas el balance entre el tamaño de huevo y el tamaño de la puesta encontrando normalmente una compensación entre ambos rasgos morfológicos (por ej. Stearns, 1992; Einum & Fleming, 2000). La base de estos estudios fue un modelo desarrollado por Smith & Fretwell (1974) sobre el balance entre tamaño y número de progenie. Nosotros hemos observado en la procesionaria del pino una ausencia de compensación entre las dos características morfológicas estudiadas. Este no es un caso aislado, ya que existen casos documentados en los que no existe esa compensación, e incluso algunos casos en los que esa relación era positiva y no inversa, cosa que también fue corroborada por otros autores (Roff, 1992; Bernardo, 1994). Además, para nuestra especie de estudio tampoco hemos encontrado un cambio a mayor tamaño de huevos o mayor tamaño de la colonia ligado al incremento en altitud, siguiendo la

regla de Bergmann en este caso. De hecho, el número total de huevos por puesta, el rasgo morfológico que parece variar en mayor medida, está ligado a la especie de pino hospedador y al momento de la dinámica poblacional (año) pero no a las condiciones climáticas donde se realice la puesta (en nuestro modelo representadas con la variable altitud). Esta relación entre tamaño de puesta y tipo de hospedador ha sido descrita para otros insectos en diversos estudios (Wilson & Lessells, 1994; Messina, 1998).

Para entender la conexión entre el tamaño de puesta y el año dentro de la dinámica de la procesionaria quizá debamos tener en cuenta que las hembras de procesionaria son proovogénicas (Jervis et al., 2001), es decir, todos los huevos son producidos íntegramente con los nutrientes obtenidos durante el desarrollo larvario, ya que los adultos no se alimentan (Démolin, 1969). Por tanto, el desarrollo larvario previo afectaría no sólo a la morfología del adulto, sino también a su eficacia biológica (Boggs & Freeman, 2005; Boggs, 2009; O'Brien et al., 2002; Rivero et al., 2001), que según hemos visto está vinculada al momento de la dinámica poblacional en la que nos encontremos. Esto hace que para esta especie el estudio de las condiciones ecológicas de la generación previa al desarrollo del adulto, cobre importancia no solo para conocer las características de esa generación (Bernardo, 1996a,b; Fox & Czesak, 2000), sino también para el estudio de las generaciones venideras y por tanto de la dinámica poblacional.

Nuestros resultados muestran que las defoliaciones masivas producidas durante los años de pico poblacional son producidas por larvas que provienen de puestas significativamente más grandes y con huevos de mayor tamaño, hecho que anteriormente no se había descrito. De hecho, en nuestro modelo para el tamaño de la puesta, la altitud sólo mostró un efecto significativo si se considera el momento de la dinámica poblacional en la que se desarrolla la puesta (altitud:año). Esa ausencia de una respuesta morfológica de la puesta ante las diferencias climáticas apunta la posibilidad de que sea durante el

desarrollo larvario donde se establezcan los patrones que modifiquen características morfológicas clave para la dinámica poblacional de la especie.

Eficacia biológica y Parasitación

Son muchos los estudios que relacionan directa y positivamente la eficacia biológica con el tamaño de huevo (por ejemplo Bernardo, 1996b; Fox & Czesak, 2000). En nuestro caso el tamaño se mantiene prácticamente constante, existiendo tan solo cambios de tamaño de puesta. Obviamente, a mayor número de huevos mayor probabilidad de incrementar la eficacia biológica y la parasitación en la puesta.

Mayor interés tienen las interacciones que hemos observado de la comparación de la eficacia biológica y la parasitación con el gradiente altitudinal estudiado, ya que existió una respuesta clara de estas variables ante la altitud (Fig. 1.4). La eficacia biológica fue más elevada a altitudes mayores, donde la plaga ha llegado recientemente, y en principio donde debería estar menos adaptada. El éxito en esas zonas no se debe a una mayor calidad de las características morfológicas de los huevos a cotas más elevadas, sino a que en esas cotas existe un menor impacto por parte de los parasitoides, que (tanto específicos como generalistas) disminuyen su presencia a altitudes mayores. Este hecho pone en evidencia cómo cambios en la distribución de la especie de estudio, debidos al aumento de las temperaturas (ver por ejemplo Hódar & Zamora, 2004; Robinet et al., 2007b), están repercutiendo sobre interacciones bióticas determinantes, poniendo de manifiesto la importancia de la interacción parasitoide/huevo en esta fase del ciclo de vida de la procesionaria. Dicha importancia está descrita en estudios previos (Hawkins et al., 1997) que encuentran que en insectos herbívoros exófitos (en inglés exophytics), como es el caso de nuestra especie de estudio, la fase huevo es la que se ve mayormente afectada por el ataque de parasitoides en comparación con los insectos endófitos

(endophytics).

Los trabajos que han demostrado la expansión altitudinal de la procesionaria del pino (Hódar et al., 2003b, 2004; Battisti et al., 2005, 2006; Robinet et al., 2007b) sugieren que los inviernos suaves promueven la supervivencia de las larvas y un mayor número de adultos, provocando así los picos poblacionales típicos de su dinámica poblacional. Sin embargo, existen otros trabajos que han sugerido también que sean ciertos factores bióticos los responsables de los outbreaks de esta especie, ya sea presencia de parasitoides/depredadores, calidad/cantidad de alimento, o ambos factores a la vez (Battisti, 1988; Robinet, 2006; Hódar & Zamora, 2009).

Seguramente no estemos cerca de poner luz de forma definitiva a este debate sobre la dinámica de poblaciones, que actualmente tiene en cuenta una amalgama de factores endógenos y exógenos operando conjuntamente (Bjørnstad & Grenfell, 2001). Pero sí que podemos concluir que en la fase huevo del ciclo de vida de la procesionaria la dinámica poblacional está principalmente regida por factores bióticos ligados a la parasitación, aunque a partir del mismo momento del nacimiento de las larvas otros factores sean los responsables mayoritarios del éxito de los individuos.

Con respecto a la eficacia biológica podemos observar como la mayor parte de la varianza es explicada por la carga parasítica, y no tanto por las condiciones morfológicas de la propia puesta. Por tanto, en zonas con menor control biológico la plaga tendrá mayor éxito reproductivo, al menos en esta fase de su ciclo de vida. Hecho que corrobora los estudios que afirman que es en las cotas más elevadas donde los outbreaks son más agresivos (Hódar et al., 2012).

Parasitoides

Nuestro estudio muestra una clara relación del parasitoide específico, *Baryscapus servadei*, con la dinámica de la plaga, teniendo éste un patrón más adaptado a la densidad de la procesionaria que el parasitoide generalista, el cual aparece de forma más constante a lo largo del gradiente altitudinal. Y aunque también *Ooncyrtus pityocampae* muestra un descenso de la probabilidad de aparición en cotas más elevadas, probablemente esté más ligado a la falta de diversidad de recursos alternativos en esas cotas y no tanto a la procesionaria en sí, ya que estos parasitoides se alimentan de otros lepidópteros y recursos polínicos diversos cuya presencia a esas altitudes es baja (Dulaurent et al., 2011a). En principio cabría esperar un aumento de la presencia del parasitoide específico, *Baryscapus servadei*, con el paso del tiempo. Pero para ello se debería mantener el estudio en el tiempo y establecer relación entre ambas especies a lo largo de todo el ciclo.

Es en las cotas con menor control biológico donde la interacción plaga-hospedador es más reciente, ya que son zonas de reciente expansión debido, entre otras cosas, al aumento de las temperaturas. Precisamente es esta situación de interacción reciente, unida a las condiciones climáticas a esas altitudes, lo que hace que la presencia de los parasitoides sea menor, denotando una falta de acoplamiento en esta interacción, descrita anteriormente en algunas poblaciones de cotas altitudinales elevadas en Francia (Roques et al., 2015). Y aunque lo esperable sería que con el tiempo se estabilizasen las poblaciones de parasitoides también a cotas mayores, en consonancia con la "hipótesis de seguimiento del hospedador" (en inglés, "host-tracking hypothesis") (Kohnen et al., 2012; Stone et al., 2012), esta llegada en principio es incierta. Los recursos existentes podrían no ser los mismos que a altitudes menores, al menos para la especie más generalista, dependiente también de otros recursos como el néctar y

otros lepidópteros (Dulaurent et al., 2011c,b).

Por tanto, medidas como la diversificación de los bosques serían apropiadas tanto para impedir el avance de la plaga a altitudes mayores como para promocionar la llegada de parasitoides a esas zonas de expansión de la procesionaria. Medidas como esas proporcionarían un control más integral y un menor uso de sustancias pesticidas y medidas de manejo que se demuestran menos eficaces a largo plazo (Lewis et al., 1997; Cayuela et al., 2011).

Bibliografía

- Atkinson, D., Morley, S. A., Weetman, D., & Hughes, R. N. (2001). Offspring size responses to maternal temperature in ectotherms. In *Environment and animal development: genes, life histories, plasticity*, (pp. 269–285). Oxford: BIOS Scientific Publishers.
- Ayres, M. P., & Scriber, J. M. (1994). Local adaptation to regional climates in *Papilio canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae). *Ecol. Monogr.*, *64*, 465–482.
- Battisti, A. (1988). Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller). *J. Appl. Entomol.*, *105*, 393–402.
- Battisti, A. (1989). Field studies on the behaviour of two egg parasitoids of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *BioControl*, *34*(1), 29–38.
- Battisti, A. (2008). Forests and climate change—lessons from insects. *iForest*, *1*(1), 1–5.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E., & Larsson, S. (2006). A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Glob. Chang. Biol.*, *12*(4), 662–671.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.*, *15*(6), 2084–2096.
- Bernardo, J. (1994). Life history *deja vu*. *Systematic Biology*, *43*(1), pp. 139–148.

- Bernardo, J. (1996a). Maternal Effects in Animal Ecology. *Amer. Zool.*, *36*, 83–105.
- Bernardo, J. (1996b). The Particular Maternal Effect of Propagule Size , Especially Egg Size :. *Amer. Zool.*, *36*, 216–236.
- Bjørnstad, O. N., & Grenfell, B. T. (2001). Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, *293*(5530), 638–643.
- Boggs, C. (2009). Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Funct. Ecol.*, *23*, 27–37.
- Boggs, C., & Freeman, K. (2005). Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia*, *144*, 353–61.
- Cayuela, L., Hódar, J. A., & Zamora, R. (2011). Is insecticide spraying a viable and cost-efficient management practice to control pine processionary moth in Mediterranean woodlands? *For. Ecol. Manage.*, *261*(11), 1732–1737.
- Démolin, G. (1969). Comportment des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance Écologique. *Ann. Sci.forest.*, *26*(1), 81–102.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011a). A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, *261*(6), 1069–1076.
- Dulaurent, A., Porté, A. J., Halder, I. V., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011b). Forest Ecology and Management A case of habitat complementation in forest pests : Pine processionary moth

- pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, 261(6), 1069–1076.
- Dulaurent, A., Rossi, J.-P., Deborde, C., Moing, A., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011c). Honeydew feeding increased the longevity of two egg parasitoids of the pine processionary moth. *J. Appl. Entomol.*, 135(3), 184–194.
- Einum, S., & Fleming, I. a. (2000). Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature*, 405(1981), 565–567.
- Elgar, M. A. (1990). Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: Comparative evidence in teleost fish. *Oikos*, 59(2), pp. 283–287.
- Fox, C., & Czesak, M. (2000). Evolutionary Ecology of progeny size. *Annu. Rev. Entomol.*, 45, 341–369.
- García Fuentes, M. (1965). Notas biológicas sobre parásitos de huevo de la *Thaumetopoea pityocampa*. Schiff. *Bol. del Serv. Plagas*, VIII(15).
- García Mercet, R. (1924). Parásitos de la procesionaria del pino. *Rev. Fitopatol.*, 25.
- Géri, C. (1980). *Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers. Cas de Diprion pini (Hyménoptère Diprionidae). Dynamique des populations de la processionnaire du pin Thaumetopoea pityocampa Schiff. (Lépidoptère Thaumetopoeidae) dans .* Ph.D. thesis, University of Paris-Sud, Paris.
- Halperin, J. (1990). Life history of *Thaumetopoea* spp.(Lep., Thaumetopoeidae) in Israel. *J. Appl. Entomol.*, 110(15), 1–6.

- Harrington, R., Woiwod, I., & Sparks, T. (1999). Climate change and trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, *14*(4), 146–150.
- Hawkins, B., Cornell, H., & Hochberg, M. (1997). Predators, parasitoids and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, *78*(7), 2145–2152.
- Haynes, K., Allstadt, A., & Klimetzek, D. (2014). Forest defoliator outbreaks under climate change: effects on the frequency and severity of outbreaks of five pine insect pests. *Glob. Chang. Biol.*, (pp. 1–15).
- Heath, D., Heath, J., Bryden, C., Johnson, R., & Fox, C. (2003). Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Science*, *299*, 1738–1740.
- Hódar, J., Zamora, R., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta Oecologica*, *26*, 203–210.
- Hódar, J. A., Castro, J., & Zamora, R. (2003a). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biol. Conserv.*, *110*, 123–129.
- Hódar, J. A., Castro, J., & Zamora, R. (2003b). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conserv.*, *110*, 123–129.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine. *Biodivers. Conserv.*, *13*, 493–500.

- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2009). Influencia de los factores abióticos y bióticos en la defoliación por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en los pinares andaluces. In *Proceedings of the 5th Spanish Forestry Congress, Ávila, Spain*, (pp. 1–12).
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Castro, J. (2002). Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecol. Entomol.*, *27*, 292–301.
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Cayuela, L. (2012). Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Clim. Change*, *113*(3-4), 699–711.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global. *Trends Ecol. Evol.*, *15*(2), 56–61.
- IPCC (2007). *Fourth Assessment Report: Climate Change 2007: The AR4 Synthesis Report*. Geneva: IPCC.
- Jervis, M., Heimpel, G., Ferns, P., Harvey, J., & Kidd, N. (2001). Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'Ovigeny'. *J. Anim. Ecol.*, *70*(3), 442–458.
- Ji, W., & Wang, Z.-W. (2005). Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). *Biol. J. Linn. Soc.*, *85*, 27–40.
- Kohnen, A., Richter, I., & Brandl, R. (2012). No concordant phylogeographies of the rose gall wasp *Diplolepis rosae* (hymenoptera, cynipidae) and two associated parasitoids across europe. *PLoS ONE*, *7*(10), e47156.

- Lewis, W. J., van Lenteren, J. C., Phatak, S. C., & Tumlinson, J. H. (1997). A total system approach to sustainable pest management. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *94*(23), 12243–12248.
- Llanos-Rivera, A., & Castro, L. R. (2004). Latitudinal and seasonal egg-size variation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) off the Chilean coast. *Fish. Bull. Ocean. Atmos. Adm.*, *102*(1), 207–212.
- Lloyd, D. G. (1987). Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *The American Naturalist*, *129*(6), pp. 800–817.
- López-Sebastián, E., Selfa, J., & Ylla, J. (2004). Primeros datos del parasitismo de *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet, 1921) sobre *Graellsia isabelae* (Graells, 1849) en condiciones de laboratorio. *Graellsia*, *60*(1), 121–123.
- Masutti, L. (1964). Ricerche sui parassiti oofagi della *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Ann. del Cent. di Econ. Mont. delle Venezie*, *4*, 205–271.
- Messina, F. J. (1998). Maternal influences on larval competition in insects. *Maternal effects as adaptations*, (pp. 227–243).
- Netherer, S., & Schopf, A. (2010). Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. *For. Ecol. Manage.*, *259*(4), 831–838.
- O'Brien, D. M., Fogel, M. L., & Boggs, C. L. (2002). Renewable and nonrenewable resources: amino acid turnover and allocation to reproduction in Lepidoptera. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, *99*(7), 4413–8.

- Orians, G. H., & Janzen, D. H. (1974). Why are embryos so tasty? *Am. Nat.*, (pp. 581–592).
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37(1), 637–669.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37–42.
- Parry, D., Goyer, R. A., & Lenhard, G. J. (2001). Macrogeographic clines in fecundity, reproductive allocation, and offspring size of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria*. *Ecol. Entomol.*, 26(3), 281–291.
- Pimentel, C., Ferreira, C., & Nilsson, J. (2010). Latitudinal gradients and the shaping of life-history traits in a gregarious caterpillar. *Biol. J. Linn. Soc.*, 100(1), 224–236.
- R Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rivero, A., Giron, D., & Casas, J. (2001). Lifetime allocation of juvenile and adult nutritional resources to egg production in a holometabolous insect. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.*, 268(1473), 1231–7.
- Robinet, C. (2006). *Modélisation mathématique des phénomènes d' invasion en écologie : exemple de la chenille processionnaire du pin THÈSE*. Ph.D. thesis, INRA.
- Robinet, C., Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., & Roques, A. (2007a). Modelling the effects of climate change on the potential

- feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 16(4), 460–471.
- Robinet, C., Roques, A., & Battisti, A. (2007b). Effects of climate change on the pine processionary moth range expansion : observations and predictions. Tech. Rep. 2006.
- Roff, D. A. (Ed.) (1992). *Evolution of life histories: theory and analysis..* Springer s ed.
- Ronnas, C., Larsson, S., Pitacco, A., & Battisti, A. (2010). Effects of colony size on larval performance in a processionary moth. *Ecol. Entomol.*, 35, 436–445.
- Roques et al. (2015). Climate warming and past and present distribution of the processionary moths (*Thaumetopoea spp.*) in europe, asia minor and north africa. In A. Roques (Ed.) *Processionary Moths and Climate Change : An Update*, (pp. 81–161). Springer Netherlands.
- Schmitz, O., Post, E., Burns, C., & Johnston, K. (2003). Ecosystem responses to global climate change: Moving beyond color mapping. *Bioscience*, 53(12), 1199–1205.
- Smith, C. C., & Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.*, (pp. 499–506).
- Stearns, S. (1992). *The evolution of life histories..* Oxford uni ed.
- Stireman, J., Dyer, L., Janzen, D., Singer, M., Lill, J., Marquis, R., Ricklefs, R., Gentry, G., Hallwachs, W., Coley, P. D., Barone, J. A., Greeney, H. F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H. C., & Diniz, I. R. (2005). Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming. *PNAS*, 102(48), 17384–7.

- Stone, G. N., Lohse, K., Nicholls, J. A., Fuentes-Utrilla, P., Sinclair, F., Schoenrogge, K., Csoka, G., Melika, G., Nieves-Aldrey, J.-L., Pujade-Villar, J., Tavakoli, M., Askew, R. R., & Hickerson, M. J. (2012). Reconstructing Community Assembly in Time and Space Reveals Enemy Escape in a Western Palearctic Insect Community. *Current Biology*, 22(6), 532–537.
- Suttle, K., Thomsen, M., & Power, M. (2007). Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science (80-.)*, 315(5812), 640–2.
- Tiberi, R. (1978). Preliminary notes on the incidence of egg parasites in the populations of the pine processionary caterpillar in young pine plantations of central Italy. *Redia*, 41, 487–501.
- Tiberi, R. (1990). Egg parasitoids of the pine processionary caterpillar, *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.)(Lep., Thaumetopoeidae) in Italy: distribution and activity in different areas. *J. Appl. Entomol.*, 110(15), 14–18.
- Volney, W., & Fleming, R. (2000). Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 82, 283–294.
- Wilhelm, F. M., & Schindler, D. W. (2000). Reproductive strategies of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) along an elevation gradient. *Funct. Ecol.*, 14, 413–422.
- Wilson, K., & Lessells, C. M. (1994). Evolution of clutch size in insects. i. a review of static optimality models. *Journal of Evolutionary Biology*, 7(3), 339–363.
- Zalucki, M. P., Clarke, A. R., & Malcolm, S. B. (2002). Ecology and behaviour of first-instar larval Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 361–393.

2

**TIMING AND INTENSITY OF BUSH
CRICKET PREDATION ON EGG
BATCHES OF PINE PROCESSIONARY
MOTH: NO EVIDENCE OF
POPULATION CONTROL**

José A. Hódar, Lucía Torres-Muros,
Karim Senhadji

Published in: Agricultural and Forest Entomology

Abstract

1. Bush crickets (Orthoptera, Tettigoniidae) are known predators of egg batches of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*, Lepidoptera: Notodontidae), a severe pest in Mediterranean pine woodlands. Bush crickets have been proposed as controllers of *T. pityocampa* populations, but their character of generalist predators suggest that this would be possible only during the low-density phases of the processionary population cycle.
2. We combined observational and experimental approaches in order to elucidate the role played by the bush cricket *Steropleurus andalusius* as a controller of *T. pityocampa*.
3. The adjustment between the phenology of the *T. pityocampa* egg batches and the activity of the bush crickets was poor, the activity of bush crickets being longer than the availability period of egg batches.
4. The predation rate of bush crickets reached high levels (up to 23%), but varied in time and space, and proved independent of *T. pityocampa* egg-batch density. There was no clear match between the egg-batch densities and bush crickets, and no response to experimental variations in egg-batch density was found.
5. The analysis of microhabitat selection suggests that *T. pityocampa* egg-batch predation is a by-product of the substrate selected by bush crickets for mating, and does not correspond to an active search of egg batches as food.
6. These findings do not completely rule out bush crickets as

natural controllers of the *T. pityocampa* populations, but limit the possibilities of future use in biological control.

keywords: Egg-batch predation, habitat selection, phenological match, numerical response, generalist predator.

2.1. Introduction

Many of the forest insect pests exhibit cyclic population dynamics, alternating years of severe impact with years of almost total absence (Berryman, 1996, 2002). The reasons for these dynamics are still the subject of intense controversy, within the never-ending debate concerning whether the main factors regulating wild animal populations are abiotic (climate), biotic (endogenous density-dependent), or both (endogenous and exogenous) (Bjørnstad & Grenfell, 2001), although there is general agreement that population cyclicity is shaped by biotic factors, either predators-parasitoids, food quality-quantity, or both (Berryman, 1996, 2002; Turchin, 2003). Among the natural enemies of pests, the main controlling role is usually attributed to specific predators-parasitoids, while generalist predators are often overlooked because of their interaction with pests in a directly density-dependent way, instead of a delayed density-dependent one (Elkinton et al., 1996; Klemola et al., 2002; Turchin, 2003).

Specialist predators offer better possibilities as potential biological controllers (e.g. Jarvis, 2000). However, while biological controllers are useful for reinstalling the pest at endemic densities, generalist predators keep pest populations at endemic densities and stabilize their cyclic population dynamics (Hanski et al., 1991; Elkinton et al., 1996; Klemola et al., 2002). Therefore, the scant importance given to the role of generalist predators as controllers of pests is striking

(but see Symondson et al., 2002). Understanding the influence that generalist predators exert on their prey-population dynamics requires good knowledge of predator responses to variations in prey density (Heisswolf et al., 2009). In a situation of low prey density, the activity of generalist predators could be sufficient to keep the pest at endemic density, other regulating factors such as specialists predators coming into play when the pest surpasses this density (Berryman et al., 1987).

The pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Denis and Schiffermüller, Lepidoptera: Notodontidae; EPPO/CABI, 1997) is the main defoliating insect of the genus *Pinus* and one of the best-studied pests in Mediterranean pine woodlands (Dajoz, 2000). This insect causes severe economic and ecologic problems, and is in the process of expanding both latitudinally and altitudinally as a consequence of climatic change (Hódar & Zamora, 2004; Battisti et al., 2005; Robinet et al., 2007). Furthermore, their larvae are urticant, thus representing also a health concern for humans and pets (Vega et al., 1999). *T. pityocampa* shows cyclic dynamics, the cycle length varying depending on the conditions of site, but is usually around six years (Robinet, 2006; ?). During the life cycle, their populations are affected by many predators, both specialists and generalists, and due to its relevance as a pest, it has been subject of control and management mainly by using different insecticides, either biological (Btk) or chemical (Diflubenzon) with ample diversity of criteria and results (Battisti et al., 1998). Recently, however, some controversy has emerged regarding the usefulness of these treatments, in terms both of economics (Aimi et al., 2006; Gatto et al., 2009) as well as effectiveness (Cayuela et al., 2011). Thus, many efforts have been made to find new possibilities to control *T. pityocampa* by using less-aggressive procedures, such as biological control (Vargas Osuna et al., 1994; Barbaro & Battisti, 2011), habitat management (Dulaurent et al., 2011, 2012), or both. Bush crickets (Orthoptera, Tettigoniidae) are predators that affect the eggs and first larval stages of *T. pityocampa*.

This has been known for many years (Demolin & Delmas, 1967; Ceballos, 1969; Ledesma, 1971; Halperin, 1990; Montoya & Hernández, 1998; López-Sebastián et al., 2004), although knowledge was usually restricted to verifying the phenological coincidence between bush crickets and *T. pityocampa* egg batches, and reporting predation intensities. Bush crickets can attack up to half of the egg batches in a given area, although figures are quite variable (Demolin & Delmas, 1967; Ceballos, 1969; Ledesma, 1971; López-Sebastián et al., 2004). On the basis of this evidence, some authors attributed a role of bush crickets as potential controllers (Demolin & Delmas, 1967; López-Sebastián et al., 2004). Nevertheless, until now bush crickets did not reach the level of other generalist predators such as birds or carabid beetles, for which its promotion or artificial production has been proposed as a way to control *T. pityocampa* (Kanat & Ozbolat, 2006; Barbaro & Battisti, 2011).

In this study, we combined observational and experimental approaches in order to elucidate the role played by the bush cricket *Steropleurus andalusius* Rambur (Orthoptera, Tettigoniidae) as a controller of *T. pityocampa*, at least when it occurs at low densities during the lower part of its population cycle. We were especially interested in the responses of bush cricket to changes in *T. pityocampa* egg-batch density. Thus, we sought to answer the following questions I) Is there a fit between the phenology of the pine processionary moth and the activity of the bush crickets?; II) How heavy is the predation rate of bush crickets on egg-batches?; III) Is there a spatial or temporal match between the densities of egg batches and bush crickets?; IV) Are bush crickets able to respond to changes in egg batch density? As a result, the general question raised by this work is V) Can bush crickets can be considered natural controllers of *T. pityocampa* populations, at least during the periods of low pest density?

2.2. Materials and methods

Study area

The study was performed in the Loma de Lanjarón, Sierra Nevada Natural and National Park, Granada, south-eastern Spain. The study area presented reforested pine trees that were 35-45 years old, but a fire burned 1300 ha of pine woodlands in September 2005, and only scattered unburned patches and some natural regeneration remained to the present. We selected three plots at these unburnt areas across an elevational gradient, ca. 1 ha each. Plots had similar orientation (south-westerly), slope, and bedrock (micaschists). Three pine species were present, differing in each plot according to their ecological requirements along this elevational and moisture gradient. Thus, the cluster pine *Pinus pinaster* dominated in the lowest plot, (Cortijo Quemado, altitude 1350 m), black pine *P. nigra* in the intermediate plot (Cruce de Tello, 1700 m), and Scots pine *P. sylvestris* in the highest plot (Peña Caballera, 2050 m). All three species are native to the region, although they were extensively planted in the area for forestry purposes. The three plots selected have trees mostly from spontaneous regeneration, between 1.5-4 m height, as well as unburnt adult trees in the surroundings. During the two study years, 2009 corresponded to a peak in *T. pityocampa* population cycle, although defoliation was not severe in the area, while 2010 had a much lower infestation.

The climate in the area is Mediterranean, with hot, dry summers and wet, mild winters. Mean annual precipitation is 470 ± 50 mm (1988-2008; climatic data from a meteorological station at 1450 m a.s.l.). Snow falls during winter, usually persisting from November to March above 2000 m a.s.l. The mean annual temperature is $12.3\pm 0.4^\circ\text{C}$ at 1650 m a.s.l. (State Meteorological Agency, period 1994-2008. Ministry of Environment). Along the altitudinal gradient,

temperature decreases around 0.5°C and rainfall increases 27 mm every 100 m of increase in altitude. A more detailed description of climate and soil in the area can be found in Cuadros & Francia (1999).

Bush cricket censuses

We marked six transects 25 m in length and 2 m wide in each plot, perpendicular to slope and 30 m apart. Although bush crickets were present in plots from May to September, we focused our study on the period July-September, the period in which both activity and coincidence with *T. pityocampa* egg batches is maximum. Thus, we censused bush crickets in these transects, totalling 19 census days distributed over 11 weeks in 2009 and 18 days in 10 weeks for 2010. The minimum interval between two consecutive censuses at the same transect was 2 h. For every contact with bush crickets during censuses, we recorded the substrate (plant species in which the insect was found, see *Microhabitat selection by bush crickets*), and the perpendicular distance to transect. Bush crickets were conspicuous and easily detectable due to its behaviour of occupying the top of shrubs or twigs in trees. All contacts were visual; some sightings began by identifying the song, whereupon we searched until finding the insect.

Predation by bush crickets

Predation on egg batches by bush crickets was analysed following two different procedures. In 2009, as a part of a different study, we collected around 150 egg batches in each plot, outside the transects and their immediacy but within the same landscape unit. These egg batches were marked in the nearest twig with a plastic band as soon as located and, once larvae hatched, the empty egg batches were collected and examined in laboratory. In 2010 we restricted the collection to the egg batches marked in transects and their immediate surroundings,

and the number was 30 per plot. In the laboratory, egg batches were examined under binocular microscope to determine the percentage of eggs lost by predation. When an egg batch was totally consumed, we recorded the number of eggs lost equivalent to the average number of eggs per egg batch for that year and plot, estimated from the non-depredated egg batches.

Bush crickets also prey on newly hatched larvae (López-Sebastián et al., 2004), but losses in this phase of the life cycle are difficult to discriminate from other predation or losses due to climate or lack of food. Thus, we restricted our analysis to damage to egg batches before hatching. We devoted special attention in the field in order to detect the presence or activity evidence of other potential predators (ants, birds) in the plots. To discriminate between different types of predators, we kept two bush crickets in the lab for two weeks, fed with fresh egg batches, and we observed the kind of damage inflicted on the egg batches. Ants remove newly hatched larvae and leave the egg batch untouched, whereas birds usually broke the egg batch. Conversely, bush crickets chewed the egg batch (including the protective scales) from one of the ends, rarely in the middle, usually leaving intact the pine needle sustaining the egg batch.

Relationship between egg-batch densities and bush crickets

The effect of egg-batch density on bush cricket density was analysed in two different ways. In 2009 we experimentally increased the egg-batch density in four additional transects (three in plot 2 and one in plot 3), in which the bush cricket density was censused the week before and the week after the setting of batches (three census days each). The experiment was conducted during the period of maximum appearance of egg batches (late August-early September). In 2010 we used transects set for censusing bush crickets also for censusing egg batches. Thus, once per week during the period of censusing

bush crickets, egg batches appearing within transects were marked in order to avoid repeated counts and to estimate the predation rate (see *Predation by bush crickets*). We then related the density of egg batches with density of bush crickets over the activity season of bush crickets, looking for both phenological and/or density-dependent relationships.

Microhabitat selection of bush crickets

An active searching for *T. pityocampa* egg batches by bush crickets would imply a positive selection of pines, the oviposition site, against other substrates. Thus, we examined the habitat selection by bush crickets during the oviposition period. The habitat structure of the plots was assessed by recording the presence or absence and the identity of vegetation covering the ground every meter of the censused transect as well as 1 m from both sides of the transect, for a total of 75 points/transect (450 points/plot). We compared the habitat use by bush crickets with the habitat available in the plots. Selectivity was quantified using the Wi Savage index, and significance of selection evaluated by χ^2 test, with *a posteriori* correction of significance by the sequential Bonferroni procedure (Manly et al., 1993). Since bare soil represents $\approx 50\%$ of cover but less than 0.25% of bush crickets were recorded on it (one ovipositing, three moving from one plant to another), the consideration of bare soil as a potential choice or not by bush crickets can disproportionately bias the selectivity analysis. Thus, for a better adjustment between microhabitat availability and use (Wolda, 1990), we performed the selectivity analysis both including and excluding bare soil.

Statistical analysis

The changes in density of bush crickets were analysed with generalized mixed linear models (glmer function of R), taking transect

as the random variable; year and plot as fixed ones, week of sampling as a repeated measure within year, and average weekly density of bush crickets as the response variable. Differences in density of bush crickets between years and plots were tested with an ANOVA. The relationship between the densities of egg batches and bush crickets was analysed by regression analysis, taking egg-batch density as the independent variable and bush cricket density as the response variable. The changes in bush cricket density after manipulation of egg-batch density were tested by Kruskal-Wallis (non-parametric tests). All analyses were performed with R environment (R Core Team, 2009).

2.3. Results

A total of 2018 censuses were conducted in the study area (1147 in 2009, 871 in 2010). During these censuses, a total of 1801 bush crickets were recorded (1046 in 2009, 755 in 2010).

There were no significant differences in bush cricket density between years ($F_{1,337} = 0.12, p = 0.7278$, two-way ANOVA), while differences between plots were very significant ($F_{2,337} = 135.31, p < 0.0001$, two-way ANOVA), highest densities being found at Cruce de Tello and the lowest at Cortijo Quemado (Fig. 1). The differences in densities between plots were the same for both study years (interaction year x plot, $F_{2,337} = 0.04, p = 0.9583$, two-way ANOVA). Due to the low density of bush crickets in Cortijo Quemado (Figure 2.1), we centred the rest of the study on the two other plots, although we continued with the censusing programme.

Predation by bush crickets

Losses associated to the predatory activity of bush crickets were higher in 2009 than in 2010 (Table 2.1). In 2009 the percentage of egg

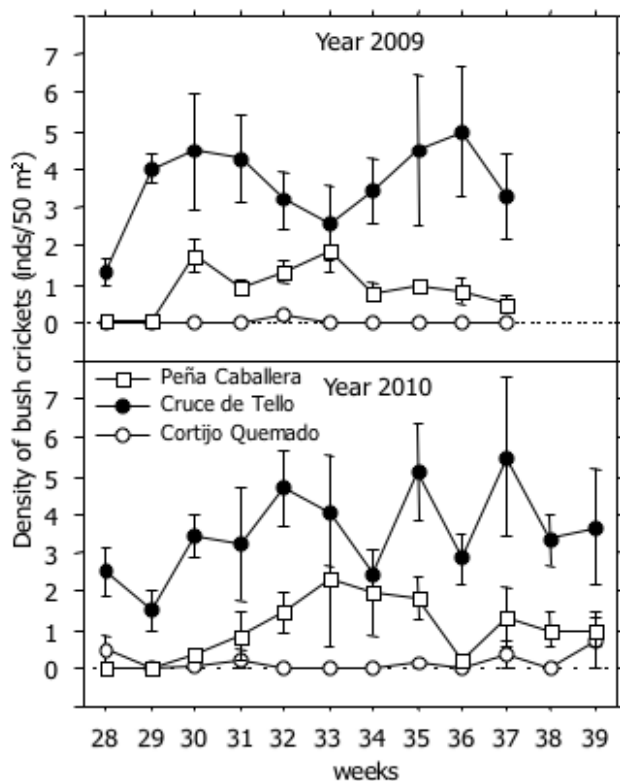


Figure 2.1: Weekly density average (bush crickets/transect, mean±SE) for the three plots during the two study years.

batches attacked and eggs lost were higher in Cruce de Tello than in Peña Caballera, while in 2010 both the attack rate and eggs lost were similar.

No other egg predators, apart of parasitoids, were recorded in the plots. Other bush cricket species such as *Thyreonotus corsicus* Rambur, present in Sierra Nevada and a known predator of *T.*

Table 2.1: Predation rates of egg batches in the study plots during years 2009 and 2010. Attacked egg batches are either partially or totally consumed, while the percentage of eggs lost represents an estimate of overall egg consumed.

Plot	Year 2009			Year 2010		
	n	% attacked egg batches	% eggs lost	n	% attacked egg batches	% eggs lost
Peña Caballera	170	10.00	8.90	30	13.33	0.66
Cruce de Tello	170	22.35	21.24	30	13.33	0.69
Cortijo Quemado	163	2.45	2.45	30	0	0

pityocampa egg batches, were not recorded in the study plots during the two years of study. Birds, in particular tits, were conspicuously scarce due to the low height of trees and the deforestation in the surroundings due to the past burn. Thus, the lack of evidence of other possible predators and the similarity between the egg batches damaged in the field and in laboratory suggest that all egg-batch predation in our study plot was by *Steropleurus andalusius*.

Relationship between bush crickets and egg-batch density

Field manipulation meant a five-fold increase in the egg-batch density over natural values (4.75 ± 1.25 egg batches/transect before to 22.25 ± 2.50 after, Fig. 2.2). However, bush crickets did not respond to this increase in density ($p = 0.9769$, $n = 24$, Mann-Whitney U test).

The phenological comparison between bush crickets and the presence of egg batches clearly indicates that, while bush crickets are present throughout the season with scant variations, *T. pityocampa* egg batches showed a shorter availability period, of around five weeks in each plot. The phenological peak of egg batches was earlier as the plot rose in altitude (Fig. 2.3). It bears noting that the plot Cortijo Quemado, showing the greatest egg-batch density,

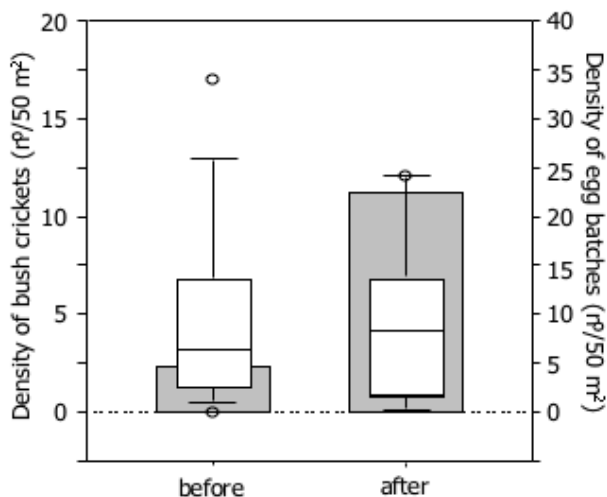


Figure 2.2: Density of *T. pityocampa* egg batches before and after manipulation (dark bars) and density of bush crickets the week before and after manipulation (average for three days of census each). The 3 horizontal bars in the box from top to bottom are the 75th, 50th (median), and 25th percentiles. The whiskers represent the 90th and the 10th percentile. Outliers are represented by circles.

was the one with the fewest bush crickets. The other two plots registered different densities of bush crickets, but again there was no direct relationship with the egg-batch density (Peña Caballera $R^2 = 0.026, p = 0.2186, n = 60$; Cruce de Tello $R^2 = 0.007, p = 0.4777, n = 72$), even after restricting the match for the six weeks in which the egg batch density was higher (Peña Caballera weeks 30-35, $R^2 = 0.054, p = 0.1725$; Cruce de Tello weeks 31-36, $R^2 = 0.001, p = 0.9807; n = 36$ both).

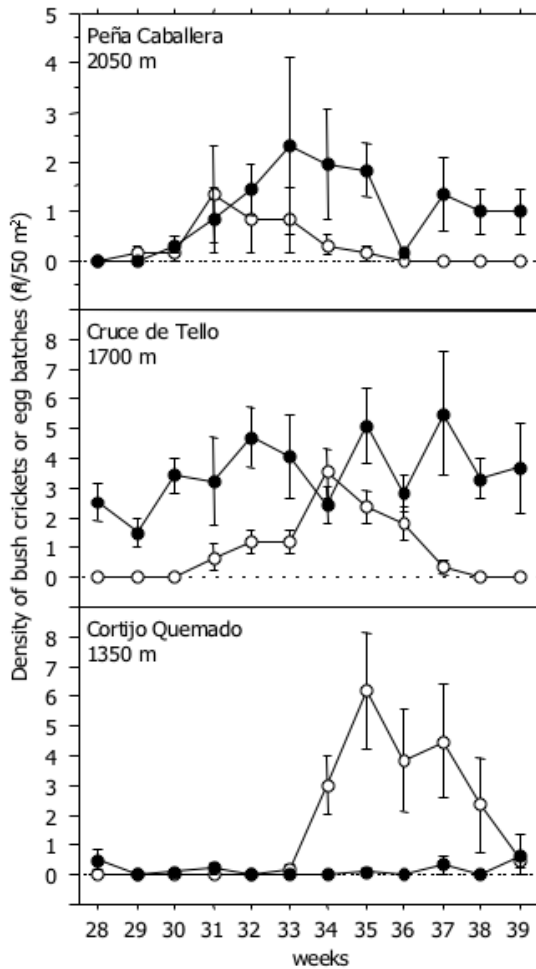


Figure 2.3: Match between densities of PPM egg batches (white dots) and bush crickets (black dots) in 2010 (mean \pm SE).

Microhabitat selection by bush crickets

Bare soil, when included within the habitat availability, was in all cases significantly rejected as the substrate, while positive selection

was found only for the most abundant pine species in 2009, “Others” (miscellaneous plant species with very low cover) in Cruce de Tello 2010, and *Helichrysum stoechas* in Peña Caballera 2010 (Table 2.2). However, when bare soil and annuals were considered only as a transient habitat and thus deleted from the analysis, the result proved quite different: none of the plant substrates was either selected or rejected, suggesting that bush crickets stayed in any of the available plant species simply according to plant availability (Table 2.2).

Table 2.2: Selectivity values (W_i Savage’s index) for the different substrates used by bush crickets in two of the plots analysed in Lanjarón during the years 2009 and 2010. Selectivity analysis was performed with the raw data of percentage of cover (W_i 1) and with corrected data deleting the category “Bare soil/others” (W_i 2). See text for a full explanation of this procedure. Figures in bold are significant after a correction with *a posteriori* sequential Bonferroni procedure.

Species			2009			2010	
	Cover	Use	W_i 1	W_i 2	Use	W_i 1	W_i 2
<i>Andryala integrifolia</i>	3.5	4.7	1,343	0.634	1.9	0.543	0.258
<i>Artemisia campestris</i>	1.4	2.6	1,857	0.877	6.7	4,786	2,271
<i>Carlina corymbosa</i>	1.4	2.1	1,500	0.708	5.4	3,857	1,831
<i>Chondrilla juncea</i>	1.4	3.9	2,786	1,316	1.4	1,007	0.475
<i>Eryngium campestris</i>	0.7	3.4	4,857	2,294	4.0	5,714	2,712
<i>Festuca sp.</i>	1.4	0	–	–	0.3	0.214	0.102
<i>Helichrysum stoechas</i>	8.8	13.3	1,511	0.714	19.2	2,182	1,036
<i>Pinus nigra</i>	17.6	46.8	2,659	1,256	31.0	1,761	0.836
<i>Pinus pinaster</i>	0.2	0	–	–	0.2	1,050	0.475
<i>Pinus sylvestris</i>	0.5	1.3	1,857	0.877	0.7	1,400	0.664
<i>Rumex induratus</i>	0.9	0.5	0.556	0.262	0.7	0.778	0.369
<i>Santolina sp.</i>	0.2	0	–	–	0.7	3,500	1,661
<i>Ulex parviflorus</i>	7.9	20.9	2,646	1,249	20.1	2,544	1,208
Others	0.9	0.2	0.080	0.038	7.6	8,444	4,008
Bare soil/annuals	53.2	0.4	0.008	–	0.2	0.004	0.258
Peña Caballera							
<i>Andryala integrifolia</i>	0.5	1.1	2,200	0.937	3.7	7,400	3,176
<i>Artemisia campestris</i>	9.5	23.5	2,474	1,054	24.2	2,547	1,093
<i>Festuca sp.</i>	10.9	6.0	0.550	0.235	1.2	0.110	0.047
<i>Genista baetica</i>	7.4	20.8	2,811	1,198	21.1	2,851	1,224
<i>Helichrysum stoechas</i>	3.0	16.4	5,467	2,330	22.4	7,467	3,204
<i>Pinus sylvestris</i>	5.6	30.1	5,375	2,290	16.8	3,000	1,287
<i>Thymus masticina</i>	3.5	1.6	0.457	0.195	2.5	0.714	0.307
<i>Thymus zygis</i>	0.7	0			3.1	4,429	1,901
Others	1.4	0	0.000	0.000	3.7	2,643	1,134
Bare soil/annuals	57.6	0.5	0.009	–	1.2	0.021	3,176

2.4. Discussion

The results suggest that, as predicted by their being generalist predators, bush crickets did not clearly respond to variations in *T. pityocampa* egg-batch density. Bush crickets registered a higher predation rate in 2009 than in 2010, in correspondence to a higher *T. pityocampa* population level, but the density of bush crickets was roughly the same both years, and the higher egg-batch predation can be interpreted as a simple increase in probability of encounter. On a broad scale, the plot with highest egg-batch density (Cortijo Quemado) had the lowest bush cricket density, while the plot with highest bush cricket density (Cruce de Tello) had intermediate egg-batch density. In the plot at the highest elevation, bush crickets are perhaps limited by a short summer and low temperatures, but the reason for the almost total absence in the plot at the lowest elevation is not clear. In any case, these results evidence a mismatch between densities of egg batches and bush crickets at the between-plot scale. The same was true at the intra-plot scale: again no clear correspondence was found between the density of egg batches and density of bush crickets. Furthermore, bush crickets did not react to concentration when egg-batch density was artificially increased. With respect to the analysis of phenology, bush crickets were present before egg batches were available, remained active after the larvae hatched and vanished as a food source, and bush cricket density did not change over the summer according to the appearance of the egg batches. All these results constitute evidence that bush crickets failed to respond numerically to the variations in egg batch density—that is, bush cricket density was entirely independent of the egg-batch density, although this food source could be an advantage in the bush cricket diet.

Bush crickets are catalogued as omnivores because of their

opportunistic feeding (Gwynne, 2008), frequently consuming animal products such as carrion, chicks, other insects including other bush crickets (e.g. Simpson et al., 2006), or any other proteinaceous food available (Gangwere, 1961; Gwynne, 2008). During mating, male bush crickets offer females a large spermatophora, and a relationship has been demonstrated between the size of this offer and the male mating success (Gwynne, 2001). Some studies have related such proteinaceous food with key processes such as courtship role reversal, and increased sexual selection by females in relation to the size of the spermatophora (Gwynne, 2001, 2008), but our results suggest that these potential benefits are not great enough to prompt active searching by bush crickets during their mating period.

The spatio-temporal overlap of *T. pityocampa* egg batches and bush crickets is promoted by several features of the mating behaviour of bush crickets. Both the males and the females climb shrubs and trees and, from these vantage points, males stridulate to compete with other males and attract females (Samways, 1976; Robinson & Hall, 2002). This behaviour spans the entire summer, regardless of the presence of egg batches, and pines are not preferentially selected against other plant species available. An active search for egg batches would imply a preferential location of bush crickets in pines, the only place where *T. pityocampa* oviposition occurs, but our analysis of habitat selection suggests that this is not the case. All these results suggest that, for bush crickets at this time of the year, the primary aim is mating. They look for vantage points, regardless of the plant species, some of these species only incidentally being pines bearing egg batches. When they happen upon an egg batch, bush crickets feed on them, but without necessarily hunting. This incidental feeding would also explain the extreme variation in predation rates reported by previous works, even within the same area (Demolin & Delmas, 1967; Ceballos, 1969; Ledesma, 1971; Halperin, 1990; López-Sebastián et al., 2004). Despite the apparent advantages of the egg-batch consumption, other factors

as limited time for searching for a mate or postcoital vigilance, defence of vantage points, predator or parasitoid risk, or all of these together, prevent greater use of this resource. Demolin & Delmas (1967) attributed the movements of bush crickets in trees during summer to the selection of a better microclimate, while López-Sebastián et al. (2004) suggested that bush crickets were perhaps able to identify some semiochemicals from the egg batches, and this would drive a change in food preferences. However, these hypotheses lack evidence, and our results do not support these ideas.

In conclusion, our study characterizes bush crickets as opportunistic, generalist predators of egg batches of *T. pityocampa*, despite the high predation rates occasionally reported. These findings do not completely rule out bush crickets as natural controllers of the *T. pityocampa* populations, rather the opposite, since they may be able to keep the pest at endemic density (Berryman et al., 1987). Given that *T. pityocampa* is expanding and increasingly prone to outbreaks, the knowledge of what factors are able to keep the plague at chronic densities is invaluable information. Conversely, it limits the possibilities of future use of bush crickets as controllers of outbreaks, since at high densities of the pests other regulating factors, such as specialists predators, would be more important (Heisswolf et al., 2009). Thus, a better knowledge of predator responses to variations in prey density, and a full understanding of the influence that generalist predators exert on their prey-population dynamics, are needed to ascertain the overall effects of bush crickets on the *T. pityocampa* population dynamics.

Acknowledgements

The Andalusian Environmental Council, Junta de Andalucía, and the Direction of the Sierra Nevada National Park provided

permission to work in Lanjarón. Helena Ruiz helped us in the field work. Felipe Pascual identified the bush crickets and provided us of valuable bibliography. An earlier version of the manuscript benefitted from the comments of Regino Zamora and three anonymous referees. David Nesbitt looked over the English version of the manuscript. The study was supported by projects PROPINOL (OAPN 022/2008) and MONTES (MCYT-CONSOLIDER excellence project CSD2008-00040), and FPU predoctoral grant from MCYT to LTM.

Bibliography

- Aimi, A., Hellrigl, K., Zocca, A., Gatto, P., Minerbi, S., & Battisti, A. (2006). The outbreak of the pine processionary moth in Venosta/Vinschgau: ecological and economic aspects. *For. Obs.*, *2*(3), 69–80.
- Barbaro, L., & Battisti, A. (2011). Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera: Notodontidae). *Biol. Control*, *56*(2), 107–114.
- Battisti, A., Longo, S., Tiberi, R., & Triggiani, O. (1998). Results and perspectives in the use of *Bacillus thuringiensis* Berl. var. *kurstaki* and other pathogens against *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiff.) in Italy (Lep., Thaumetopoeidae). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, *71*(4), 72–76.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.*, *15*(6), 2084–2096.
- Berryman, A. (1996). What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends Ecol. Evol.*, *11*, 28–32.
- Berryman, A. (2002). *Population Cycles: The Case of Trophic Interactions*. New York, oxford uni ed.
- Berryman, A., Stenseth, N., & Isaev, A. (1987). Natural regulation of herbivorous forest insect populations. *Oecologia*, *71*, 174–184.
- Bjørnstad, O. N., & Grenfell, B. T. (2001). Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science (80-)*, *293*(5530), 638–43.

- Cayuela, L., Hódar, J. A., & Zamora, R. (2011). Is insecticide spraying a viable and cost-efficient management practice to control pine processionary moth in Mediterranean woodlands? *For. Ecol. Manage.*, *261*(11), 1732–1737.
- Ceballos, P. (1969). Predadores de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. y posibilidades de utilización. *Bol. Serv. Plagas*, *12*, 35–38.
- Cuadros, R., & Francia, J. R. (1999). Caracterización del sitio de ensayo de especies forestales de Lanjarón, vertiente sur de Sierra Nevada. Aspectos climatológicos y fitoclimáticos. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.*, *1*, 143–158.
- Dajoz, R. (2000). *Insects and Forests – The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment..* Lavoisier, ed.
- Demolin, G., & Delmas, J. (1967). Les éphippigères [Orthoptères Tettigoniidae] prédateurs occasionnels, mais importants de *thaumetopoea pityocampa* Schiff. *EPPO Bull.*, *12*(4), 399–401.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011). A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, *261*(6), 1069–1076.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2012). Hide and seek in forests: Colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agric. For. Entomol.*, *14*, 19–27.
- Elkinton, J., Healy, W., Buonaccorsi, J., Boettner, G., Hazzard, A., & Smith, H. (1996). Interactions among Gypsy Moths, White-footed Mice, and Acorns. *Ecology*, *77*(8), 2332–2342.

- Gangwere, S. (1961). A monograph on food selection in Orthoptera. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 87, 67–230.
- Gatto, P., Zocca, A., Battisti, A., Barrento, M., Branco, M., & Paiva, M. (2009). Economic assessment of managing processionary moth in pine forests: A case-study in Portugal. *J. Environ. Manage.*, 90(2), 683–691.
- Gwynne, D. (2001). *Katydids and Bush Crickets: Reproductive Behavior and Evolution of the Tettigoniidae.* New York, Cornell un ed.
- Gwynne, D. (2008). Katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). In *Encycl. Entomol.*, (pp. 2080–2083). Netherlands, Springer ed.
- Halperin, J. (1990). Natural enemies of *Thaumetopoea* spp (Lep, Thaumetopoeidae) in Israel. *J. Appl. Entomol.*, 109, 425–435.
- Hanski, I., Hansson, L., & Henttonen, H. (1991). Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.*, 60(1), 353–367.
- Heisswolf, A., Klemola, N., Ammunét, T., & Klemola, T. (2009). Responses of generalist invertebrate predators to pupal densities of autumnal and winter moths under field conditions. *Ecol. Entomol.*, 34, 709–717.
- Hódar, J. a., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodivers. Conserv.*, 13(3), 493–500.
- Jarvis, P. J. (2000). *Ecological principles and environmental issues.* Nueva York, EEUU, Pearson ed.

- Kanat, M., & Ozbolat, M. (2006). Mass Production and Release of *Calosoma sycophanta* L. (Coleoptera: Carabidae) Used against the Pine Processionary Moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae), in Biological Control. *Turkish J. Zool.*, 30(2), 181.
- Klemola, T., Tanhuanpa, M., Korpima, E., & Ruohoma, K. (2002). Specialist and generalist natural enemies as an explanation for geographical gradients in population cycles of northern herbivores. *Oikos*, 1(April), 83–94.
- Ledesma, L. (1971). Notas relativas a la distribución y predación de puestas de "procesionaria del pino" (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) sobre pines en edades de monte bravo y latizal de pino negral (*Pinus laricio* Poir.). *Bol. del Serv. plagas For.*, 14, 71–80.
- López-Sebastián, E., García, M., & Selfa, J. (2004). *Thyreonotus corsicus corsicus*" y "*Steropleurus andalusius*"(Orthoptera, Tettigoniidae) como depredadores de "*Thaumetopoea pityocampa*"(Lepidoptera, Notodontidae) en el noroeste de Valencia (España). *An. Biol.*, 26, 29–34.
- Manly, B., McDonald, L., & Thomas, D. (1993). *Resource Selection by Animals..* U.K., Chapman & ed.
- Montoya, R., & Hernández, R. (1998). La procesionaria del pino. In OAPN-Ministerio de Medio Ambiente (Ed.) *Plagas de insectos en las masas Forestales españolas.*, (pp. 67–84). Madrid, Spain.
- R Core Team (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Robinet, C. (2006). *Mathematical modelling of invasion processes in ecology: the pine processionary moth as a case study..* Ph.D. thesis, École des Hautes Études en Sciences Sociales, France.
- Robinet, C., Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., & Roques, A. (2007). Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 16(4), 460–471.
- Robinson, D., & Hall, M. (2002). Sound signalling in Orthoptera. In P. Evans (Ed.) *Adv. In Insect Phys.*, (pp. 151–278). The Netherlands, elsevier. ed.
- Samways, M. (1976). Habitats and habits of *Platycleis* spp. (Orthoptera, Tettigoniidae) in southern France. *J. Nat. Hist.*, 10, 643–667.
- Simpson, S., Sword, G., Lorch, P., & Couzin, I. (2006). Cannibal crickets on a forced march for protein and salt. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 103, 4152–4156.
- Symondson, W., Sunderland, K., & Greenstone, M. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 561–594.
- Turchin, P. (2003). *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis..* New Jersey, university ed.
- Vargas Osuna, E., Muñoz Ledesma, J., Aldebis, H., & Santiago-Alvarez, C. (1994). Patógenos y parásitos para el control de la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa* (D. y Schiff.) (Lep.: Notodontidae). *Bol. San. Veg. Plagas*, 20, 511–515.

Vega, J., Moneo, I., Armentia, A., Fernández, A., De La Fuente, R., & Sánchez, P. (1999). Allergy to the pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa*). *Clin. Exp. Allergy*, *29*, 1418–1423.

Wolda, H. (1990). Food availability for an insectivore and how to measure it. *Stud. Avian Biol.*, *13*, 38–43.

3

**NO EVIDENCE OF INDUCED DEFENCE
AFTER DEFOLIATION IN THREE PINE
SPECIES AGAINST AN EXPANDING
PEST, THE PINE PROCESSIONARY
MOTH**

José A. Hódar, Lucía Torres-Muros, Regino Zamora, Antonio J. Pérez-Luque, Karim Senhadji

Under review in: Forest Ecology and Management

Abstract

Trees may react against defoliation by producing new tissues having morphological and nutritive changes, in order to prevent future herbivore attacks. In this work, we analyse the capacity of three pine species, namely cluster (*Pinus pinaster*), black (*P. nigra*) and Scots (*P. sylvestris*) pines, naturally set along an altitudinal gradient (1350-2000 m a.s.l. in SE Spain), to produce an induced defence against defoliation by an expanding pest, the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. Pines were subjected to experimental defoliation, and the tree response was analysed by means of chemical analysis and bioassays with first-instar larvae of *T. pityocampa*. None of the pine species showed a notable change in chemistry after experimental defoliation, suggesting that chemical defences in pines represent constitutive rather than inducible defences. However, constitutive defences do not deter *T. pityocampa*, and larval survival did not vary depending of the previous damage suffered by trees. These results indicate that the three pine species analysed have a low capacity of response after the pest attack, and thus a limited induced response against the herbivory caused by a specialist insect like *T. pityocampa*.

keywords: Bioassay, Chemical defence, Defoliation, Food quality, Lepidoptera.

3.1. Introduction

Plants have developed a wide array of defences against defoliators. These defences can broadly be divided into permanent constitutive defences and inducible defence that are elicited by herbivore damage (Agrawal & Karban, 1999; Mumm & Hilker, 2006; Mithöfer & Boland, 2012; Heil, 2010). Although most plants possess both types of

defences, they cannot launch both strategies at the same time because they are costly (Bezemer & van Vdam, 2005; Mumm & Hilker, 2006; Mithöfer & Boland, 2012). Thus, constitutive and inducible defences represent alternative adaptive strategies, which evolve depending of the herbivory pattern (Karban et al., 1999).

The constitutive defence is optimal if the amount of biomass lost is not so small and the probability of herbivory is high (Ito & Sakai, 2009), that is, when herbivory attack is predictable and constant. This defence has the advantage of immediate effectiveness against herbivory, but has the drawback that plants cannot change when herbivores circumvent it or when herbivory varies over time (Karban & Baldwin, 1997; Ruiz et al., 2002). In contrast, if the biomass loss is not so small but the probability of herbivory is low, the induced defence or no-defence is optimal (Ito & Sakai, 2009). The effectiveness of constitutive or inducible defences depend, thus, on the abiotic (climate, resource availability) and biotic (herbivores, competitors) framework in which the interaction takes place, but differences in such strategies among species are also genetically determined depending on the plant's phylogeny (Kempel et al., 2011). This means that in a situation of global change, with both abiotic and biotic conditions changing, herbivory rates among them (Kienast et al., 1999; Ayres & Lombardero, 2000; Bale et al., 2002; De Sassi & Tylianakis, 2012), the plant defence strategies effective until now would no longer work in the same way.

Several theories seek to elucidate how different plant species engage one kind of defence or the other. The growth-rate or resource-availability hypothesis (Coley et al., 1985) states that slow-growing plant species, which typically evolved in resource-limited environments, are less able to replace lost tissue than fast-growing plant species from more productive and competitive environments, and should therefore invest in constitutive rather than induced resistance (Kempel et al., 2011). According to this theory, most conifers should

have higher levels of constitutive than inducible defences. Conifers are an old and successful group that have colonized terrestrial systems to a greater extent than any other group of plants, and the success of the conifers derives in part from their highly evolved defence systems (Phillips & Croteau, 1999). Conifers display resistance against most generalist herbivorous insects, but some specialized insect species among bark beetles (Scolytidae), shoot and root weevils (Curculionidae), sawflies (Hymenopterae), caterpillars or budworms (Lepidopterae) are known to cause substantial damage in conifer forests (Dajoz, 2000). Conifers base their defence on resins and terpenes (Keeling & Bohlmann, 2006), which can be both constitutive and inducible against herbivore damage. For instance, Lewinsohn et al. (1991) found that species of *Abies* and *Picea*, with low to moderate levels of constitutive monoterpene cyclase activity, exhibited a sharp increase in cyclase activity after being wounded relative to unwounded controls, while *Pinus* species, with high levels of constitutive cyclase activity, did not significantly increase the level of cyclase activity after being wounded. Among conifers, pines in fact have the highest constitutive production of resin, which is stored in an intricate network of resin ducts (Trapp & Croteau, 2001).

The genus *Pinus* has been one of the most extensively used trees in afforestation worldwide, and particularly in Central and Southern Europe (Richardson et al., 2007). Apart from the areas originally covered by pines, forestry practices have considerably increased the cover of *Pinus* species, some of them exotic, either with economic (timber) or ecological (soil protection and erosion prevention) purposes (Richardson et al., 2007). In this framework, specific pests such as the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) may thrive (Battisti et al., 2015). The pine processionary moth was known in mild areas from both Mediterranean rims, affecting diverse *Pinus* species at different intensities depending on the pine species, the age and density of the plots, and the changes in weather conditions from

one year to another (Netherer & Schopf, 2010). However, in recent decades, the distribution limit of the pine processionary moth has steadily ascended in elevation (upslope) and in latitude (polewards), invading areas rarely or never previously attacked (Hódar & Zamora, 2004; Battisti et al., 2005, 2015).

While many works explain and document the differential capacity of the pine processionary moth to develop by feeding on different pine species (Avtzis, 1986; Devkota & Schmidt, 1990; Hódar et al., 2002; Arnaldo & Torres, 2006; Stastny et al., 2006), the information available on the different chemical response of these pine species against defoliation is scant (Battisti, 1988; Hódar et al., 2004; Achotegui-Castells et al., 2013; Jactel et al., 2015). This is a key question because the effects of the expanding forest pest will change not only depending on the susceptibility of the pine species that the moth finds in its expansion, but also on how these pine species react against this defoliator. The previous information in this respect indicates that only after severe and repeated defoliations is the pine processionary moth unable to develop on defoliated pines (Hódar et al., 2004), and that, after defoliation, changes in pine chemistry are slight (Hódar et al., 2004; Achotegui-Castells et al., 2013; Jactel et al., 2015). However, this evidence is based on Scots pine (*Pinus sylvestris*), which in reason of its distribution is not one of their main hosts, while is lacking for Aleppo (*P. halepensis*), black (*P. nigra*) or Cluster (*P. pinaster*) pines, species that are more frequently attacked.

In this work, our aim is to evaluate the capacity of three pine species, namely Cluster (*Pinus pinaster*), black (*P. nigra*) and Scots (*P. sylvestris*) pines, to produce an induced defence against defoliation by the pine processionary moth. These pine species differ in their degree of susceptibility to defoliation by the pine processionary moth (Jactel et al., 2015). The Cluster pine is the least susceptible of the three species, the Black pine is the main host for the pine processionary moth in W Europe, and Scots pine has been less common as a host

until recent years, due to the higher elevations/latitudes inhabited by this pine (e.g. Montoya & Hernández, 1998; Hódar et al., 2003; Hódar & Zamora, 2004; Stastny et al., 2006). The distribution of these three pine species along an altitudinal gradient in Sierra Nevada mountains (SE Spain) allows us to work with them simultaneously under the same environmental conditions, an optimal approach to envisage the future outbreak dynamics in forests as a consequence of climatic change (Björkman et al., 2011; Fischer et al., 2011). The hypotheses we specifically wish to test are: (1) defoliation by pine processionary moth provokes changes in the chemical composition of pine needles; (2) these changes reduce the subsequent survival capacity of PPM larvae (i.e. these changes constitute a true induced defence); and (3) the induced response differs among pine species according to the initial degree of susceptibility to the defoliator (susceptibility: *P. nigra* \approx *P. sylvestris* > *P. pinaster*). We test these hypotheses by a field experiment.

3.2. Material and methods

Study Site

The study area was the Loma de Lanjarón, in Sierra Nevada Natural and National Park (Granada SE Spain). This area is composed by scattered patches of reforested pine trees, 35-45 years old, and some spontaneous regeneration areas, with younger individuals. We established three sites along the elevational gradient. The sites had similar orientation (south-westerly), slope, and bedrock (micaschists). Three pine species were present, differing in site according to their ecological requirements along this elevational and moisture gradient. That is, the Cluster pine *P. pinaster* was in the lowest site (Cortijo Quemado, 1350 m a.s.l.), black pine *P. nigra* in the intermediate site

(Cruce de Tello, 1700 m), and Scots pine *P. sylvestris* in the highest site (Peña Caballera, 2050 m). All three species are native to the region, although they were extensively planted in the area for forestry purposes. The three sites had vigorous and healthy trees mostly from spontaneous regeneration, 7-15 years old and between 1.5 to 4 m high.

The climate in the area is Mediterranean, with hot, dry summers and wet, mild winters. Mean annual precipitation is 470 ± 50 mm (\pm SE, 1988-2008; climatic data from a meteorological station at 1450 m a.s.l.). Snow falls during winter, usually persisting from November to March above 2000 m a.s.l. The mean annual temperature is $12.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$ at 1650 m a.s.l. (State Meteorological Agency, period 1994-2008, Ministry of the Environment). Along the elevational gradient, temperature decreases around 0.5°C and rainfall increases 27 mm every 100 m of increase in elevation. A more detailed description of climate and soil in the area can be found in (Cuadros & Francia, 1999).

Experimental setting

In September 2008 we labelled in each site 30-39 trees, belonging to the dominant species at the site (*P. pinaster* in Cortijo Quemado, *P. nigra* in Cruce de Tello, *P. sylvestris* in Peña Caballera). The choice of trees was made in function of their similarity in height and appearance (2 to 4 m), and all them had no signs of defoliation by the pine processionary moth for at least the two previous winters. The number of trees per site varied because it depended of the availability of suitable trees for the experiment: 30 trees for *P. pinaster* and 39 for *P. nigra* and *P. sylvestris*. All trees in each site were within an area of ca. 1 ha. A sample of current-year needles was collected from each tree at the same time the pines were chosen. Needles were kept fresh with ice and quickly frozen at -20°C until analysis.

In October 2008, we assigned one-third of the pines of each site

to the control treatment, and the other two-thirds to the herbivory treatment. For this, we left untouched the control trees, while we infested the other pines with 3-6 colonies of pine processionary moth bearing 3rd-instar larvae, collected in the nearby trees. The number of colonies per tree varied according to both tree and colonies size, because the aim was to generate at least 90% defoliation in the tree herbivory treatment. That level of defoliation is possible because the late instars of the pine processionary larvae feed on all needle age classes, and may cause massive defoliation in the pine. However, because the colonies can die when the winter is cold, we assigned twice the number of trees to the defoliation treatment respect to control, in order to ensure trees enough with a high level of defoliation. We fixed colonies between 1.5 and 2.5 m in height within each tree. We checked the defoliating activity across the winter whenever the snow cover allowed the access to the study sites.

In spring 2009, before the flush of the new needles, we evaluated the degree of defoliation in infested trees. Winter defoliation developed well, so most of the initially selected trees were kept; as a consequence, the final number of defoliated trees almost doubled the control ones. Four trees were disregarded because they had not produced enough current-year needles for an adequate sampling. We also discarded two control trees, one *P. nigra* and other *P. sylvestris*, showing symptoms of damage by other herbivores (ungulates) and by frost, respectively. Then, in September 2009, we collected again current-year needles from the trees, just as in September 2008.

Bioassay experiment

In September 2009, we fixed six egg batches of pine processionary moth per tree, in all pines. We fixed the egg batches to current-year needles with adhesive tape, and we checked larval hatching and development twice per week until larvae moulted to the second instar

(see Hóðar et al., 2002, 2004, for a similar procedure). Then, we collected the egg batches as well as the silk tent with larvae. In laboratory, we counted the number of hatched eggs in the batch and the number of larvae reaching the second instar in the tent, this giving us the percentage of success at this level of development. Therefore, the larval performance was estimated as percentage of hatched larvae reaching second instar. We restricted the analysis to larvae reaching the second-instar because the first instar is the larval phase most strictly dependent on food quality (Zalucki et al., 2002; Hóðar et al., 2002, 2004).

Chemical analysis of needles

Mono- and sesquiterpenes were analysed following the procedure described by Kainulainen et al. (1992), with some modifications. The extraction was made for 500 mg of freshly thawed needles, clipped in small pieces (≤ 1 mm) with scissors, and placed overnight in 4 ml of n-hexane at room temperature. The internal standard was 1-chlorooctane (0.1 ml/L). The extract was analysed in a high-resolution gas chromatograph Agilent 7890A (Agilent Technologies, USA) containing a ZB-5MS capillary column (30 m \times 0.25 mm \times 0.25 μ m) in apolar phase, coupled to a gas spectrometer Quattro micro GC (Waters Chromatography, USA). The terpenes were identified by comparison with known samples and the NIST/NBS library. Terpene amounts are expressed as mg \cdot g⁻¹ of fresh needle weight.

The rest of the needle sample was cleaned and left dry between 30 and 40°C in darkness. When dry, the sample was milled and sieved (1 mm pore size), and then used for the analysis of N, C, total phenols, and condensed tannins. N and C were determined by combustion at 850°C in a Leco TruSpec autoanalyzer, and the content expressed as a percentage of dry weight. We determined the total phenol content

by the Folin-Ciocalteu method, and the results were expressed as mg of tannic acid equivalents by g of sample dry weight. For condensed tannins the proanthocyanidin assay was used, and the results were expressed as mg of quebracho equivalents by g of dry weight of the sample (Waterman & Mole, 1994).

Statistical analyses

Prior to statistical analyses, we checked all the response variables to fit the requirements of normality and homoscedasticity. Equality of residual variance across treatments was tested in all cases, but significant deviations were not found. When necessary, normality was achieved by transforming the original variables. We used log, squared root or arcsine transformations, according to the nature of data (Quinn & Keough, 2002).

We sought to determine both the chemical differences between species, as well as on the changes in chemical characteristics according to the experimental defoliation. To that end, we set two different blocks of statistical analyses. In the first block we analysed the 2008 dataset, in order to verify the absence of initial differences between pines before performing the defoliation treatments. Our response variables were N, C, C/N, tannins, phenols, monoterpenes, sesquiterpenes, total terpenes, and a total of 15 individual terpenes. We fitted for these variables a model as a function of pine species and treatment (control vs. defoliated), as well as the interaction. In the second block we analysed the effect of defoliation treatments, once these were carried out, by using the 2009 dataset. Firstly, we performed a principal component analysis (PCA) to reduce the number of variables and to detect structure in the relationships between chemical variables. In this analysis we used all individual chemical variables, excluding the summations variables like total terpenes, sesquiterpenes, monoterpenes and C/N. The PCA was

carried out with the raw data for better interpretation of results. The score coordinates of the PCA variables were subjected to two-way ANOVAs (pine species, treatment, and the interactions), retaining the axis with eigenvalue > 1 and with cumulative variance $> 60\%$. Finally, the most correlated variables with each of the selected axis were also analyzed with two-way ANOVAs to observe the individual behavior of each of them.

Larval performance, measured as the percentage of larvae reaching the 2nd instar on a tree basis, was also analysed with a linear model, as a function of pine species and treatment. Means are expressed \pm SE.

Comparisons between treatment levels within pine species were performed after ANOVAs, both for chemical differences in 2009 and for bioassay, by using Tukey HSD test.

All analyses were run on R environment, version 3.0.1 (R Core Team, 2013).

3.3. Results

Initial differences of experimental pines

The initial analysis of chemical features in the pines evidenced pronounced differences between species, whereas the treatment effect showed no significant differences between control and defoliated trees for any of the variables analysed, with the exception of N content. Overall, the pines subject to defoliation registered a higher initial N content than control (Supplementary material Table 3.5); however, these differences vanished when control was compared with each species of defoliated trees using the Tukey HSD test, and thus we considered adequate the tree assignment to groups for the experiment.

Nitrogen, carbon, C/N ratio, phenols, sesquiterpenes, and total terpenes, as well as a total of nine of the fifteen individual terpenes

reviewed, show marked differences between species, notably the higher content of sesquiterpenes in *P. sylvestris* than in *P. nigra* or *P. pinaster* (Table 3.1). Apart from N, there were no initial differences neither between treatment nor in the species x treatment interaction.

Table 3.1: Results of the two-way ANOVA for the main chemical variables analysed of the 2008 dataset, depending on pine species (*Pinus pinaster*, *P. nigra* and *P. sylvestris*), treatment (control vs defoliated), and the interaction between the two factors. Figures are F values, in bold when significant (***) P<0.001, ** P<0.01, * P<0.05). See Supplementary material Table 3.5 for the results of this analysis for all chemical variables and the initial values of the variables in 2008.

	R^2	Species	Treatment	SxT
d.f.		2	1	2
% N	0.57	43.88***	4.58*	0.00
% C	0.52	23.42***	0.25	1.79
Phenols	0.18	6.85***	0.17	0.05
Tannins	0.25	2.32	0.96	0.53
Monoterpenes	0.03	0.63	1.51	0.60
Sesquiterpenes	0.18	25.79***	0.35	0.26
Total terpenes	0.06	6.01	1.87	0.33

Effect of defoliation treatments

The PCA gathered 62% of the variance by the first three PCs (those with eigenvalue >1, Table 3.2). PC1 was linked to monoterpenes (α -Pinene, Ocimene and β -Myrcene) and some sesquiterpene like Elemene. PC2 was mainly linked to sesquiterpenes (β -Caryophyllene and α -Caryophyllene) and PC3 to phenols, tannins and C/N ratio

(Table 3.2). The ANOVA analysis on the PCA scores (Table 3.3) revealed that only PC3 shows significant differences for treatment ($F_{1,96} = 3.45, P = 0.03$) and species ($F_{2,96} = 47.09, P < 0.001$).

The analysis of the variables selected by PCA revealed scant differences between species and treatment after the experimental defoliation (Table 3.4). In agreement to the PCA results, only the variables linked to PC, i.e. %N, %C, phenols, and tannins proved significant differences between species, while treatment was significant for %N and tannins (Table 3.4, Fig. 3.1; see Supplementary material 3.6 for all the variables). Nevertheless, when considering differences between treatments within species were always non-significant (Fig 3.1).

Results of the bioassay

In agreement with the scant differences shown by the pine characteristics, the bioassay revealed only minor differences between treatments. Larval survival followed the pattern $P. sylvestris \approx P. nigra > P. pinaster$, although differences between species were not significant ($F_{2,48} = 1.7415, P = 0.1861$). Defoliation had a null effect in $P. pinaster$, while $P. sylvestris$ registered a slightly higher survival rate in defoliated pines, and $P. nigra$ a higher survival rate in control (Fig. 3.2), but again the differences were not significant, whether within species (Tukey HSD between -0.1969 and 0.1493, P always > 0.16) or overall ($F_{1,48} = 0.0110, P = 0.9168$).

Table 3.2: Results of the PCA for all chemical variables analysed in all experimental pines. The PCA was performed with untransformed data of 2009, after the application for the defoliation treatment. Figures in bold indicate the highest correlations of variables with the PCs.

Variables	PC1	PC2	PC3
%N	-0.01	0.06	0.62
%C	0.12	0.24	0.63
Phenols	0.11	0	0.85
Tannins	0.39	-0.23	0.68
Triciclene	0.63	-0.72	-0.02
α -Pinene	0.87	-0.27	-0.05
Camphene	0.64	-0.72	-0.01
β -Pinene	0.37	-0.02	-0.21
β -Myrcene	0.73	-0.03	0.01
D-Limonene	0.27	0.42	0.3
β -Fellandrene	0.43	0.11	-0.26
Ocimene	0.77	-0.21	0.06
Linalool	0.35	0.47	-0.17
β -Caryophyllene	0.38	0.87	-0.04
α -Caryophyllene	0.4	0.86	-0.04
Germacrene-D	0.53	0.61	-0.05
Elemene	0.81	-0.16	-0.2
Cadinol	0.63	0.36	-0.03
Eigenvalues	5.02	3.7	2.26
% Variance explained	28	21	13

Table 3.3: Results of the three-way ANOVAs on the scores obtained from the PCA analysis. Figures are exact F values, in bold when significant ($P < 0.05$).

Variables	R2	Species	Treatment	S x T
d.f.		2	1	2
PC1	0.02	0.29	0.01	0.97
PC2	0.03	1.23	0.11	0.28
PC3	0.51	47.09	3.45	1.14

Table 3.4: Results of the two-way ANOVA for the main chemical variables most correlated with each of the selected PCA axis. Figures are F values, in bold when significant (** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$). See Supplementary material Table 3.6 for the initial values of the variables in 2009 and for the results of this analysis.

Variables		R ²	Species	Treatment	SxT
PCA axis	d.f.		2	1	2
PC1	α -Pinene	0.01	0.22	0.03	0.50
PC1	β -Myrcene	0.02	0.23	0.33	0.47
PC1	Ocimene	0.02	0.49	0.39	0.22
PC1	Elemene	0.03	1.24	0.08	0.46
PC2	Tricyclene	0.02	0.24	0.13	0.52
PC2	Camphene	0.02	0.27	0.08	0.58
PC2	β -Caryophyllene	0.03	1.60	0.00	0.23
PC2	α -Caryophyllene	0.04	1.75	0.00	0.26
PC3	% N	0.65	85.98	6.97	0.12
PC3	% C	0.55	56.11	0.42	3.31
PC3	Phenols	0.24	14.84	1.03	0.16
PC3	Tannins	0.15	5.84	3.86	0.53

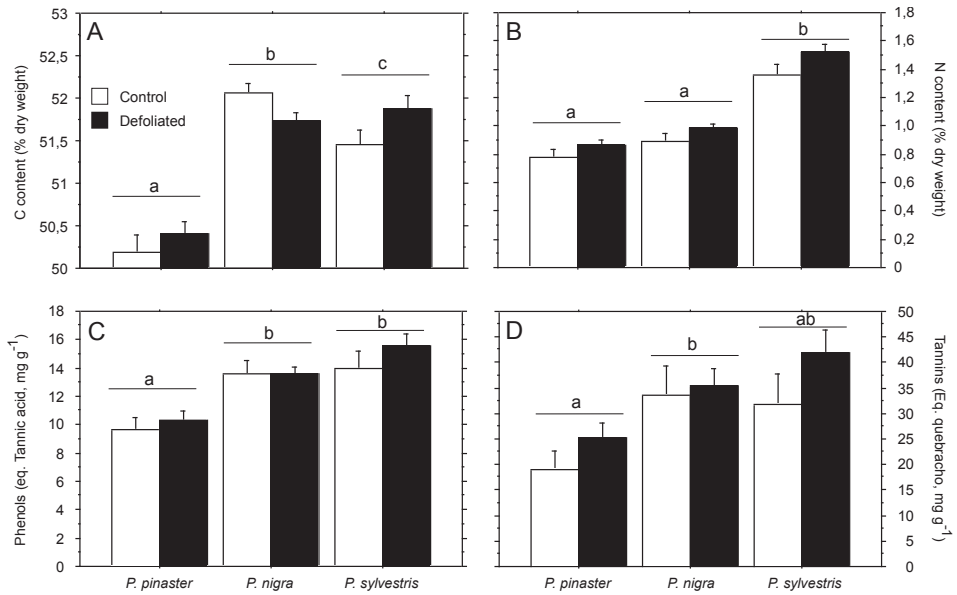


Figure 3.1: Needle content in total carbon (A), nitrogen (B), phenols (C) and tannins (D), (bars represent mean + SE) in the three pine species analysed, after applying defoliation treatments (2009 dataset). Carbon and nitrogen and are expressed as percent of dry weight, phenols and tannins as equivalents of tannic acid and quebracho, respectively. Different lowercase letters mean significant differences between species irrespective of treatment. Differences between treatments within species (LS means, Tukey HSD test, $P < 0.05$) were always non-significant.

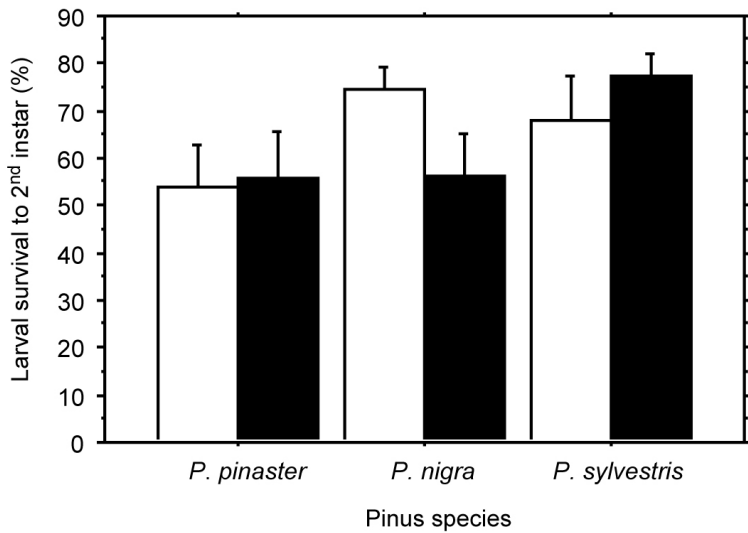


Figure 3.2: Larval survival (until 2nd instar, bars represent mean + SE) of pine processionary larvae feeding on control (white bars) and defoliated pines (black bars). Differences between treatments within species (LS means, Tukey HSD test, $P < 0.05$) were always non-significant.

3.4. Discussion

Our results provide evidence that defoliation by the pine processionary moth does not promote chemical changes in pines that could be identified as an induced defence, since the moth performs equally well when feeding on defoliated pines or control. This was true at least for a single and complete whole-tree defoliation. Pines keep rather constant their levels of defensive compounds, and the pattern is the same for the three pine species, irrespective of their susceptibility to defoliation by the pine processionary moth.

No evidence of induced defence after defoliation

The changes in needle quality after defoliation were in general meagre. Since the experimental defoliation was severe (all the infested trees registered above 90% defoliation), this lack of response seems surprising, although it is not unique in comparison to previous similar experiments (Hóðar et al., 2004; Palacio et al., 2012). Apart of the slight increase in N content and tannins after defoliation, the other variables showed minor or null variations (Fig. 3.1, Table 3.4). In fact, the between-species changes (Table 3.1), or the simple variability between individuals proved far greater than the expected impact of defoliation.

Defoliated pines in general show higher N content and lower C/N ratio (Smits & Larsson, 1999; Nykänen & Koricheva, 2004; Hóðar et al., 2004), which could offer better quality for larval feeding. However, phenols and tannins also increase, which are known to be digestion inhibitors (Waterman & Mole, 1994). Interestingly, these three variables link together in the PC3. In a previous work on a near study site (Hóðar et al., 2002) the differences in larval survival between the same three pine species studied here were attributed to the N content in needles, while no significant differences were found

in phenols and tannins, but in this case only pines that were not previously defoliated were included. By contrast, in Schopf & Avtzis (1987), variations in larval survival between different pine species were related to the quantity of phenols and silica in the needles. Thus, the role of phenolics for conifer defence remains ambiguous, because their effect against herbivores can be positive, neutral, or negative (see Table 1 in Mumm & Hilker, 2006, for a review). Although N, phenols, and tannins increased and C/N decreases after defoliation, this tendency was not always significant (Fig. 3.1, Table 3.4; see Supplementary material Table 3.6 for details). The increase in N content after defoliation is usually considered a plant reaction to boost photosynthetic activity and, consequently, recover the tissues and reserves lost to defoliation (Palacio et al., 2012); therefore it cannot be interpreted as an induced defence since a higher N content and a lower C/N ratio would in fact be positive for herbivores. Only the faint increase in phenols and tannins resembles a true induced defence against defoliation (Roitto et al., 2009), but of limited effectiveness.

One of the most clear-cut results in our experiment was the lack of response in terpenes, which differed only slightly even between species. This is not surprising, as a lack of change or even a reduction in terpenes after herbivory has been repeatedly reported in previous studies (Vourc'h et al., 2003), but also the opposite (Wallin & Raffa, 1999). In a recent study with two varieties of Scots pine, Achotegui-Castells et al. (2013) in fact reported lower amounts of terpenes in trees defoliated by the pine processionary moth compared to control (and in defoliated branches compared to undefoliated ones within the same tree), although they suggest a higher production of monoterpenes coupled to a higher emission due to the herbivore activity. This case is not totally equivalent to our experiment, since Achotegui-Castells et al. (2013) refers to needle composition and emissions at the end of winter, the period of maximum consumption by the late-instar caterpillars of the pine processionary moth, while our

results refer to the end of summer, when first-instar larvae consume the needles produced after a whole-tree defoliation. Nevertheless, the pattern is similar: terpenes in general registered lower amounts in defoliated pines, contrary to expectations of an induced defence, and the individual terpenes that increased after defoliation were invariably sesquiterpenes in very low amounts. This suggests that terpenes are much more constitutive than inducible (Lewinsohn et al., 1991; Muzika, 1993; Haukioja et al., 1998), and thus their role as a true induced defence would be doubtful (Mumm & Hilker, 2006).

In conclusion, the changes in the pines seem to be due more to variation between species than to the effect of previous defoliation. Thus, there is no evidence of induced defence after defoliation.

Defoliated pines do not significantly reduce larval survival

The results of the bioassay revealed no difference in larval survival between control and defoliated trees for any of the species considered (Fig. 3.2). Even between pine species the contrasts were scant: larval survival in defoliated *P. nigra* was slightly (not significantly) lower than in control ones, while those in *P. pinaster* and *P. sylvestris* were virtually identical (Fig. 3.2). In a previous study only with *P. sylvestris* in a nearby area, larval survival varied from 65% in previously undefoliated pines to 53% in defoliated ones (Hódar et al., 2004), similar to the figures reported here. However, this work also showed survival falling to 32% when the trees suffered defoliation in two consecutive winters (Hódar et al., 2004).

Defoliated pines do not significantly reduce larval survival (Fig. 3.1), and consequently the bioassay follows this pattern (Fig. 3.2). The three pine species analysed show the same pattern of chemical variation, and changes are too meagre (Table 3.4) to produce an effect on larval survival. Overall, the effect of a single event of defoliation on the chemistry of the pines (and subsequent larval survival) was

equally negligible for the three pine species, suggesting that the pines are unable to generate an induced defence to prevent later defoliations after a previous attack (see Watt et al., 1991; Clark et al., 2010, for similar cases).

Two questions emerge from these statements: why chemical compounds usually acknowledged as defence against defoliators do not seem to work against a main one, and why pines do not develop specific defences against this main defoliator. The first one probably is due to the character of the pine processionary moth as a specialized herbivore (Ali & Agrawal, 2012; Mithöfer & Boland, 2012), which is able not only to circumvent the basal (constitutive) defences of pines, but even use as cues for host recognition (Keeling & Bohlmann, 2006). The second one is dependent on the selective pressure that pine processionary moth represents for Mediterranean pines. Some recent works suggest that the main controllers of the pine processionary moth are climate and parasitoids (Zovi et al., 2008; Pimentel et al., 2011; Hódar et al., 2012), ascribing plant response a limited or irrelevant role in this sense. Furthermore, the defoliation by the pine processionary moth rarely kills trees, and the long-term effects of the pine processionary attack on trees (growth and reproduction reductions) are not as bad as suggested until now (Palacio et al., 2012; Linares et al., 2014) (but see Jacquet et al., 2012, 2013). With these premises, and even recognizing the role of the pine processionary moth as a main defoliator for pines, the development of a specific defence would not be advantageous. Pines are attacked by many different herbivores, and the susceptibility of the different herbivores might require different chemical defences, compromising the capacity of trees to develop induced defences against a single one (Iason et al., 2011; Henery, 2011). Thus, pines maintain a high level of constitutive, generalistic defences against a wide array of defoliators, but present a rather limited capacity for induced defences. This generalistic defence does not deter specialist herbivores such as the pine processionary moth, being unable to prevent for episodic

defoliations.

3.5. Conclusions

The lack of induced response and stable levels of constitutive defence of the three pine species against the pine processionary moth represent the logical framework in the present conditions: the pine processionary moth can eventually cause severe defoliations, but they are episodic and not reiterated in time (Hóðar et al., 2012), pines compensate after defoliation (Palacio et al., 2012; Linares et al., 2014), and pines have many other herbivores to avoid or react (Iason et al., 2011). Furthermore, this lack of response is not dependent of the initial susceptibility of the pine species (Jactel et al., 2015). Constitutive defences are an optimal strategy to counter predictable attacks by herbivores (Karban & Baldwin, 1997), which represent the "average" situation, but not to cope with a scenario where extreme episodes are becoming more and more frequent. However, these circumstances can emerge in the future if the frequency and/or intensity of the processionary outbreaks rises as a biotic response to the increase of climatic variability associated to global warming (Bidart-Bouzat & Imeh-Nathaniel, 2008; Björkman et al., 2011).

Acknowledgements

The Andalusian Environmental Council, Junta de Andalucía, and the Direction of the Sierra Nevada National and Natural Park provided permission to work in Lanjarón. David Nesbitt looked over the English version of the manuscript. Several anonymous referees contributed to improve a previous version of the manuscript. The study was supported by projects PROPINOL (OAPN 022/2008) and MONTES

3 No evidence of induced defence after defoliation in three pine species against an expanding pest, the pine processionary moth **153**

(MCYT-CONSOLIDER excellence project CSD2008-00040), contract MICINN (PTA2009-1782-I) to Susana Hitos (lab technician), and FPU predoctoral grant from MCYT to LTM.

Bibliography

- Achotegui-Castells, A., Llusjà, J., Hódar, J. A., & Peñuelas, J. (2013). Needle terpene concentrations and emissions of two coexisting subspecies of Scots pine attacked by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*). *Acta Physiol. Plant.*, *35*(10), 3047–3058.
- Agrawal, A., & Karban, R. (1999). Why induced defences may be favored over constitutive strategies in plants. In R. Tollrian, & C. Harvell (Eds.) *Ecol. Evol. inducible defences*, (pp. 45–61). New Jersey, Princeton ed.
- Ali, J. G., & Agrawal, A. A. (2012). Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, *5*(17), 293–302.
- Arnaldo, P. S., & Torres, L. M. (2006). Effect of different hosts on *Thaumetopoea pityocampa* populations in northeast Portugal. *Phytoparasitica*, *34*, 523–530.
- Avtzis, N. (1986). Development of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) in relation to food consumption. *For. Ecol. Manage.*, *15*, 65–68.
- Ayres, M. P., & Lombardero, M. J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Sci. Total Environ.*, *262*(3), 263–86.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D.,

- & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob. Chang. Biol.*, *8*(1), 1–16.
- Battisti, A. (1988). Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller). *J. Appl. Entomol.*, *105*, 393–402.
- Battisti, A., Avci, M., Avtzi, D. N., Jamaa, M. L. B., Berardi, L., Berretima, W., & Zamoum, M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 2, (pp. 15–79). Springer ed.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.*, *15*(6), 2084–2096.
- Bezemer, T. M., & van Vandon, N. M. (2005). Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends Ecol. Evol.*, *20*, 617–624.
- Bidart-Bouzat, M., & Imeh-Nathaniel, A. (2008). Global change effects on plant chemical defenses against insect herbivores. *J. Integr. Plant Biol.*, *50*, 1339–1354.
- Björkman, C., Bylund, H., Klapwijk, M., Kollberg, I., & Schroeder, M. (2011). Insect pests in future forests: more severe problems? *Forests*, *2*, 474–485.
- Clark, E. L., Carroll, A. L., & Huber, D. P. (2010). Differences in the constitutive terpene profile of lodgepole pine across a geographical

- range in British Columbia, and correlation with historical attack by mountain pine beetle. *Can. Entomol.*, 142(06), 557–573.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895–899.
- Cuadros, R., & Francia, J. R. (1999). Caracterización del sitio de ensayo de especies forestales de Lanjarón, vertiente sur de Sierra Nevada. Aspectos climatológicos y fitoclimáticos. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.*, 1, 143–158.
- Dajoz, R. (2000). *Insects and Forests – The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment*. Lavoisier, ed.
- De Sassi, C., & Tylianakis, J. M. (2012). Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass. *PLoS One*, 7(7), e40557.
- Devkota, B., & Schmidt, G. (1990). Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *J. Appl. Entomol.*, 109, 321–330.
- Fischer, A., Blaschke, M., & Bässler, C. (2011). Altitudinal gradients in biodiversity research: the state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforsch. und Naturschutz*, 11, 35–47.
- Haukioja, E., Ossipov, V., Koricheva, J., Honkanen, T., Larsson, S., & Lempa, K. (1998). Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology*, 8, 133–139.

- Heil, M. (2010). Plastic defence expression in plants. *Evol. Ecol.*, *24*, 555–569.
- Henery, M. L. (2011). The constraints of selecting for insect resistance in plantation trees. *Agric. For. Entomol.*, *13*(2), 111–120.
- Hódar, J., Zamora, R., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta Oecologica*, *26*, 203–210.
- Hódar, J. A., Castro, J., & Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conserv.*, *110*, 123–129.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine. *Biodivers. Conserv.*, *13*, 493–500.
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Castro, J. (2002). Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecol. Entomol.*, *27*, 292–301.
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Cayuela, L. (2012). Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Clim. Change*, *113*(3-4), 699–711.
- Iason, G. R., O'Reilly-Wapstra, J. M., Brewer, M. J., Summers, R. W., & Moore, B. D. (2011). Do multiple herbivores maintain chemical diversity of Scots pine monoterpenes? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, *366*, 1377–1345.

- Ito, K., & Sakai, S. (2009). Optimal defense strategy against herbivory in plants: Conditions selecting for induced defense, constitutive defense, and no-defense. *J. Theor. Biol.*, *260*, 453–459.
- Jacquet, J. S., Bosc, A., O’Grady, A., & Jactel, H. (2013). Pine growth response to processionary moth defoliation across a 40 year chronosequence. *For. Ecol. Manage.*, *293*, 29–38.
- Jacquet, J. S., Orazio, C., & Jactel, H. (2012). Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review. *Annals of Forest Science*, *69*(8), 857–866.
- Jactel, H., Barbaro, L., Battisti, A., Bosc, A., Branco, M., Brockerhoff, E., Castagneyrol, B., Dulaurent, A. M., Hódar, J. A., Jacquet, J. S., Mateus, E., Paiva, M. R., Roques, A., Samalens, J. C., Santos, H., & Schlyter, F. (2015). Insect – Tree interactions in *Thaumetopoea pityocampa*. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 6, (pp. 265–310).
- Kainulainen, P., Oksanen, J., Palomäki, V., Holopainen, J., & Holopainen, T. (1992). Effect of drought and waterlogging stress on needle monoterpenes of *Picea abies*. *Can. J. Bot.*, *70*, 1613–1616.
- Karban, R., Agrawal, A., Thaler, J., & Adler, L. (1999). Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Trends Ecol. Evol.*, *14*, 443–447.
- Karban, R., & Baldwin, R. (1997). *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press ed.
- Keeling, C. I., & Bohlmann, J. (2006). Susceptibility of various species of lepidopterous pupae to the entomogenous nematode *Neoplectana carpocapsae*. *New Phytologist*, *4*(170), 657–675.

- Kempel, A., Schädler, M., Chrobock, T., Fischer, M., & van Kleunen, M. (2011). Tradeoffs associated with constitutive and induced plant resistance against herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(14), 5685–5689.
- Kienast, F., Fritschi, J., Bissegger, M., & Abderhalden, W. (1999). Modeling successional patterns of high-elevation forests under changing herbivore pressure – responses at the landscape level. *For. Ecol. Manage.*, *120*, 35–46.
- Lewinsohn, E., Gijzen, M., & Croteau, R. (1991). Defence mechanisms of conifers. Differences in constitutive and wound-induced monoterpene biosynthesis among species. *Plant Physiol.*, *96*(1), 44–49.
- Linares, J. C., Senhadji, K., Herrero, A., & Hódar, J. (2014). Growth patterns at the southern range edge of Scots pine: Disentangling the effects of drought and defoliation by the pine processionary caterpillar. *For. Ecol. Manage.*, *315*, 129–137.
- Mithöfer, A., & Boland, W. (2012). Plant defence against herbivores: chemical aspects. *Annu. rev. Plant Biol.*, *63*, 431–450.
- Montoya, R., & Hernández, R. (1998). La procesionaria del pino. In OAPN-Ministerio de Medio Ambiente (Ed.) *Plagas de insectos en las masas Forestales españolas.*, (pp. 67–84). Madrid, Spain.
- Mumm, R., & Hilker, M. (2006). Direct and indirect chemical defence of pine against folivorous insects. *Trends Plant Sci.*, *11*, 351–358.
- Muzika, R. M. (1993). Terpenes and phenolics in response to nitrogen fertilization: a test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Chemoecology*, *4*, 3–7.

- Netherer, S., & Schopf, A. (2010). Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. *For. Ecol. Manage.*, *259*(4), 831–838.
- Nykänen, H., & Koricheva, J. (2004). Induced non-specific responses of woody plants to herbivore damage: a meta-analysis. *Oikos*, *104*, 247–268.
- Palacio, S., Hernández, R., Maestro-Martínez, M., & Camarero, J. J. (2012). Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the re-growth ability of trees. *Trees Struct. Funct.*, *26*(5), 1627–1640.
- Phillips, M. A., & Croteau, R. B. (1999). Resin-based defenses in conifers. *Trends Plant Sci.*, *4*, 184–190.
- Pimentel, C., Calvão, T., & Ayres, M. P. (2011). Impact of climatic variation on populations of pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* in a core area of its distribution. *Agric. For. Entomol.*, *13*(3), 273–281.
- Quinn, G., & Keough, M. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge ed.
- R Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richardson, D. M., Rundel, P. W., Jackson, S. T., Teskey, R. O., Aronson, J., Bytnerowicz, A., Wingfield, M. J., & Proches, S. (2007). Human impacts in pine forests: past, present, and future. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, *38*, 275–297.

- Roitto, M., Rautio, P., Markkola, A. M., Julkunen-Tiitto, R., Varama, M., Kuikka, K., & Tuomi, J. (2009). Induced accumulation of phenolics and sawfly performance in Scots pine in response to previous defoliation. *Tree Physiol.*, *29*, 207–216.
- Ruiz, N., Ward, D., & Saltz, D. (2002). Calcium oxalate crystals in leaves of *Pancreatium sickenbergeri*: constitutive or induced defence? *Funct. Ecol.*, *16*, 99–105.
- Schopf, R., & Avtzis, N. (1987). The importance of needle compounds on the predisposition of 5 pine species to the attack by *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.). *J. Appl. Entomol.*, *103*(4), 340–350.
- Smits, A., & Larsson, S. (1999). Effects of previous defoliation on pine looper larval performance. *Agric. For. Entomol.*, *1*, 19–26.
- Stastny, M., Battisti, A., Petrucco-Toffolo, E., Schlyter, F., & Larsson, S. (2006). Host-plant use in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Ecol. Entomol.*, *31*(5), 481–490.
- Trapp, S., & Croteau, R. (2001). Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annu. Rev. Plant Biol.*, *52*(1), 689–724.
- Vourc'h, G., Russell, J. H., Gillon, D., & Martin, J. L. (2003). Short-term effect of defoliation on terpene content in *Thuja plicata*. *Écoscience*, *10*, 161–167.
- Wallin, K. F., & Raffa, K. F. (1999). Altered constitutive and inducible phloem monoterpenes following natural defoliation of jack pine: implications to host mediated interguild interactions and plant defence theories. *J. Chem. Ecol.*, *25*, 861–880.

- Waterman, P. G., & Mole, S. (1994). *Analysis of plant phenolic metabolites*. Oxford, England, Blackwell ed.
- Watt, A. D., Leather, S. R., & Forrest, G. I. (1991). The effect of previous defoliation of pole-stage lodgepole pine on plant chemistry, and on the growth and survival of pine beauty moth (*Panolis flammea*) larvae. *Oecologia*, 86, 31–35.
- Zalucki, M. P., Clarke, A. R., & Malcolm, S. B. (2002). Ecology and behaviour of first-instar larval Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 361–393.
- Zovi, D., Stastny, M., Battisti, A., & Larsson, S. (2008). Ecological costs on local adaptation of an insect herbivore imposed by host plants and enemies. *Ecology*, 89(5), 1388–1398.

Supplementary material

Table 3.5: Mean values (\pm SE) and results of the two-way ANOVAs (F values, in bold when $P < 0.05$) for the main chemical variables analysed in 2008 at the experimental pines, depending on pine species (*Pinus pinaster*, *P. nigra* and *P. sylvestris*), treatment (control vs. defoliated), and the interaction between the two factors. Note that pines assigned to the Defoliation treatment were not yet defoliated. Nitrogen and carbon are expressed as percent of dry weight, phenols and tannins as equivalents of tannic acid and quebracho, respectively, of dry weight, and terpenes are expressed both as $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ of fresh needle and as percentage.

Year	<i>P. pinaster</i>			<i>P. nigra</i>			<i>P. sylvestris</i>			Species	Def	SxD
	Control	Defoliated		Control	Defoliated		Control	Defoliated				
	10	19		13	26		13	26				
% N	1.174 \pm 0.044	1.276 \pm 0.044		0.810 \pm 0.049	0.898 \pm 0.048		1.206 \pm 0.066	1.303 \pm 0.048		43.88	4.58	0.00
% C	50.91 \pm 0.12	51.04 \pm 0.12		51.52 \pm 0.11	51.34 \pm 0.09		50.54 \pm 0.11	50.76 \pm 0.10		23.42	0.25	1.79
C/N	43.95 \pm 1.71	40.86 \pm 1.42		66.13 \pm 3.58	60.16 \pm 2.41		43.47 \pm 2.40	40.28 \pm 1.48		55.61	4.63	0.08
Phenols	12.29 \pm 1.13	13.54 \pm 0.90		12.52 \pm 0.98	12.39 \pm 0.58		15.44 \pm 0.62	15.97 \pm 0.70		6.85	0.16	0.05
Tannins	43.08 \pm 6.39	56.69 \pm 6.36		47.43 \pm 6.53	43.58 \pm 3.00		51.91 \pm 7.68	65.00 \pm 8.08		2.32	0.96	0.53
Monoterpenes	2.77 \pm 0.49	2.04 \pm 0.37		2.11 \pm 0.32	1.81 \pm 0.25		2.30 \pm 0.50	2.25 \pm 0.28		0.63	1.51	0.60
Sesquiterpenes	0.74 \pm 0.11	0.80 \pm 0.11		1.19 \pm 0.34	0.94 \pm 0.20		2.54 \pm 0.36	2.49 \pm 0.28		25.79	0.35	0.26
Total Terpenes	3.51 \pm 0.54	2.84 \pm 0.44		3.31 \pm 0.58	2.75 \pm 0.37		4.84 \pm 0.75	4.74 \pm 0.53		6.01	1.87	0.33
Tricyclene	0.085 \pm 0.016	0.068 \pm 0.017		0.058 \pm 0.014	0.050 \pm 0.012		0.004 \pm 0.001	0.004 \pm 0.000		16.91	1.76	0.49
α -Pinene	1.859 \pm 0.357	1.322 \pm 0.245		1.516 \pm 0.269	1.161 \pm 0.160		1.674 \pm 0.393	1.531 \pm 0.189		0.81	2.57	0.49
Camphene	0.354 \pm 0.068	0.284 \pm 0.068		0.232 \pm 0.058	0.218 \pm 0.052		0.024 \pm 0.006	0.022 \pm 0.003		14.51	1.35	0.43
β -Pinene	0.282 \pm 0.089	0.206 \pm 0.049		0.153 \pm 0.021	0.222 \pm 0.038		0.278 \pm 0.107	0.400 \pm 0.104		1.51	0.47	1.12
β -Myrcene	0.119 \pm 0.021	0.086 \pm 0.015		0.087 \pm 0.015	0.089 \pm 0.016		0.198 \pm 0.050	0.160 \pm 0.033		3.41	1.42	0.13
D-Limonene	0.023 \pm 0.006	0.021 \pm 0.007		0.015 \pm 0.002	0.020 \pm 0.003		0.055 \pm 0.019	0.067 \pm 0.018		8.75	0.13	0.37
β -Fellandrene	0.001 \pm 0.001	0.001 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.000 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		1.65	0.81	0.01
Ocimene	0.036 \pm 0.010	0.038 \pm 0.008		0.040 \pm 0.007	0.038 \pm 0.008		0.045 \pm 0.007	0.048 \pm 0.006		1.18	0.07	0.27
Linalool	0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		5.22	0.23	1.35
β -Caryophyllene	0.120 \pm 0.018	0.181 \pm 0.027		0.280 \pm 0.083	0.219 \pm 0.045		0.780 \pm 0.107	0.787 \pm 0.098		44.81	2.1E-07	0.48
α -Caryophyllene	0.056 \pm 0.040	0.029 \pm 0.004		0.043 \pm 0.011	0.035 \pm 0.006		0.113 \pm 0.015	0.113 \pm 0.013		32.12	0.74	0.12
Germacrene-D	0.452 \pm 0.093	0.526 \pm 0.094		0.779 \pm 0.241	0.607 \pm 0.134		1.505 \pm 0.249	1.418 \pm 0.177		16.09	0.31	0.30
Elemene	0.006 \pm 0.002	0.004 \pm 0.001		0.003 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001		0.003 \pm 0.001	0.004 \pm 0.001		1.35	0.71	1.44
Cadinol	0.060 \pm 0.019	0.034 \pm 0.009		0.064 \pm 0.016	0.053 \pm 0.021		0.119 \pm 0.024	0.141 \pm 0.030		10.72	0.91	0.56

Table 3.6: Mean values (\pm SE) and results of the two-way ANOVAs (F values, in bold when $P < 0.05$) for the main chemical variables analysed in 2009 at the experimental pines, depending on pine species (*Pinus pinaster*, *P. nigra* and *P. sylvestris*), treatment (control vs defoliated), the interaction between the two factors. Nitrogen and carbon are expressed as percent of dry weight, phenols and tannins as equivalents of tannic acid and quebracho, respectively, of dry weight, and terpenes are expressed both as $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ of fresh needle and as percentage.

Year	<i>P. pinaster</i>			<i>P. nigra</i>			<i>P. sylvestris</i>			Spec	Def	SxD
	Control	Defoliated		Control	Defoliated		Control	Defoliated				
	9	18		13	26		12	25				
% N	0.782 \pm 0.049	0.827 \pm 0.053		0.912 \pm 0.053	0.980 \pm 0.031		1.360 \pm 0.079	1.518 \pm 0.054	85.98	6.97	0.12	
% C	50.19 \pm 0.20	50.36 \pm 0.14		51.96 \pm 0.14	51.73 \pm 0.10		51.45 \pm 0.18	51.88 \pm 0.16	56.11	0.42	3.31	
C/N	66.40 \pm 4.52	69.38 \pm 8.99		61.24 \pm 3.48	54.11 \pm 1.72		39.36 \pm 2.44	35.10 \pm 1.12	76.42	7.47	0.05	
Phenols	9.67 \pm 0.86	10.51 \pm 0.62		13.47 \pm 0.82	13.61 \pm 0.41		13.92 \pm 1.27	15.54 \pm 0.85	14.84	1.03	0.166	
Tannins	18.98 \pm 3.72	24.62 \pm 2.67		34.00 \pm 4.81	35.34 \pm 3.52		31.69 \pm 6.11	41.88 \pm 4.51	5.84	3.86	0.53	
Monoterpenes	3.15 \pm 1.04	2.37 \pm 0.44		2.71 \pm 0.46	2.45 \pm 0.26		2.22 \pm 0.36	2.55 \pm 0.41	0.12	0.00	0.20	
Sesquiterpenes	1.55 \pm 0.40	1.50 \pm 0.29		1.56 \pm 0.25	1.61 \pm 0.20		1.26 \pm 0.35	1.71 \pm 0.35	0.36	0.15	0.22	
Total Terpenes	4.70 \pm 1.23	3.87 \pm 0.56		4.27 \pm 0.56	4.06 \pm 0.32		3.48 \pm 0.60	4.25 \pm 0.61	0.20	0.05	0.18	
Tricyclene	0.103 \pm 0.055	0.050 \pm 0.018		0.065 \pm 0.025	0.050 \pm 0.014		0.048 \pm 0.017	0.049 \pm 0.016	0.24	0.13	0.52	
α -Pinene	2.098 \pm 0.617	1.521 \pm 0.254		1.616 \pm 0.271	1.543 \pm 0.155		1.410 \pm 0.250	1.762 \pm 0.301	0.23	0.03	0.50	
Camphene	0.475 \pm 0.239	0.226 \pm 0.081		0.301 \pm 0.114	0.234 \pm 0.063		0.222 \pm 0.081	0.230 \pm 0.072	0.27	0.08	0.58	
β -Pinene	0.213 \pm 0.066	0.360 \pm 0.121		0.450 \pm 0.130	0.408 \pm 0.103		0.336 \pm 0.072	0.260 \pm 0.049	0.76	0.07	0.88	
β -Myrcene	0.175 \pm 0.062	0.126 \pm 0.025		0.166 \pm 0.033	0.106 \pm 0.018		0.115 \pm 0.023	0.144 \pm 0.025	0.23	0.33	0.47	
D-Limonene	0.018 \pm 0.004	0.029 \pm 0.012		0.042 \pm 0.018	0.043 \pm 0.011		0.040 \pm 0.020	0.043 \pm 0.012	1.01	0.17	0.02	
β -Fellandrene	0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000	0.54	0.02	0.22	
Ocimene	0.049 \pm 0.019	0.042 \pm 0.009		0.049 \pm 0.011	0.050 \pm 0.006		0.038 \pm 0.009	0.040 \pm 0.007	0.49	0.39	0.22	
Linalool	0.002 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.002 \pm 0.000		0.001 \pm 0.000	0.001 \pm 0.000	1.81	0.26	1.01	
β -Caryophyllene	0.407 \pm 0.151	0.340 \pm 0.072		0.469 \pm 0.109	0.474 \pm 0.075		0.314 \pm 0.100	0.384 \pm 0.076	1.60	0.00	0.23	
α -Caryophyllene	0.058 \pm 0.020	0.049 \pm 0.009		0.067 \pm 0.015	0.067 \pm 0.010		0.044 \pm 0.013	0.055 \pm 0.010	1.75	0.00	0.26	
Germacrene-D	0.884 \pm 0.227	1.003 \pm 0.215		0.874 \pm 0.137	0.907 \pm 0.125		0.828 \pm 0.244	1.145 \pm 0.251	0.09	0.25	0.21	
Elemene	0.006 \pm 0.002	0.005 \pm 0.001		0.004 \pm 0.001	0.005 \pm 0.001		0.003 \pm 0.001	0.004 \pm 0.001	1.24	0.08	0.46	
Cadinol	0.155 \pm 0.045	0.069 \pm 0.015		0.118 \pm 0.026	0.121 \pm 0.019		0.049 \pm 0.014	0.094 \pm 0.028	1.95	0.13	1.64	

4

OUT OF SIGHT, OUT OF MIND? HABITAT AND CLIMATE DETERMINE THE FATE OF BURIED PUPAE OF A FOREST PEST

Lucía Torres-Muros, José A. Hódar,
Regino Zamora.

Abstract

Habitat selection is especially important for pupae of holometabolous insects, since pupae are usually immobile and rather unable to react to environmental changes. Here, we analyze how habitat and climatic conditions determine the fate of pupae of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*, a pest defoliator in pine woodlands of Europe and the Circunmediterranean region. The pine processionary moth pupates buried in soil, and eventually can spend several years in an extra-long diapause. We considered the impact that different habitats as well as the manipulation of soil moisture in the most preferred habitat can exert on pupation. Less than half of the buried larvae successfully pupated, even in the most favorable habitats and watering scenarios, while 2.5% on average underwent extra-long pupae diapause (two years after pupation). While habitat influenced mainly pupation success and pupal survival, changing moisture conditions in the preferred habitat affected primarily the phenology of emergence, whereas pupal survival remained unaffected. These results reveal the importance of both habitat and soil moisture on the pupa stage in this forest pest, highlighting the necessity to consider all life-cycle phases of an organism, even those less apparent and least prone to changes, in order to adequately forecast the effects of changes in climate or land use on them.

keywords: Climatic change, habitat, moth phenology, pupal diapause, soil moisture.

4.1. Introduction

The pupal stage of holometabolous insects is a critical step of their life history. The lack of mobility makes pupae susceptible to high rates

of predation, parasitism, and/or disease, and also limits their reaction capacity against extreme abiotic conditions (Cornell & Hawkings, 1995; Hawkins et al., 1997). Thus, larvae often select a protected site before pupation, seeking shelter, camouflage, and frequently adding a silk cocoon as protection (Sims & Shapiro, 1983; Ruszczyk, 1996; Stefanescu, 2004; Zheng et al., 2011). A common solution is burrowing into the soil, where temperature changes are tempered and many predators and pathogens are excluded (Hogdson et al., 1998), but on the contrary there is a notable risk of flooding, rotting by action of fungi and bacteria, and specialist predators (Kaya & Haya, 1981; Murray & Zalucki, 1990; Hogdson et al., 1998; Zheng et al., 2011). The pupal period imposes spatial immobility but allows temporal flexibility, to suit the emergence time as an adult to favorable ambient conditions aboveground (Tauber & Tauber, 1976; Hayes, 1982; Tauber et al., 1986; Denlinger, 2002; Kingsolver et al., 2011).

The extension of the pupation period, beyond time strictly needed for metamorphosis, can be due to mere quiescence a simple arrest of the development lasting until ambient conditions change (e.g. until temperature increases) or diapause, a break of the development rather independent of ambient conditions and centrally or physiologically controlled (Danks, 1987) (and see also Kostál, 2006, for diapause-related terminology). At the very end, the time spent in all the life phases for an univoltine species must add up to approximately one year, and a change in the time spent as pupae can help to achieve this fit; otherwise the adult would become active at the wrong time. However, when the time spent in all the life phases adds up to more than one year, an option is to miss the present breeding season and prolong the pupal arrestment, waiting for a future opportunity for emergence (extra-long diapause sensu Hanski, 1988). Therefore prolonged diapause may be considered as an adaptive response to environmental uncertainty (Sims, 1983; Hanski, 1988; Menu & Debouzie, 1993; Wu et al., 2006).

Even for the cases in which there is a strict control by the genetic program, both the entry and the exit of diapause, extra-long or normal, can be partially modulated of ambient conditions (Denlinger, 2002), (but see Menu et al., 2000). The entry in pupal diapause can be promoted by food during the larval period (Liu et al., 2010; Metspalu et al., 2013), as well as photoperiod and/or temperature (Kay, 1982; Sims & Shapiro, 1983; Xiao et al., 2013), and the same can be said for the exit (Shimoda & Kiuchi, 1997; Chen et al., 2013). Thus, habitat selection for pupation is important not only for predation risk or shelter against adverse environmental conditions, but also for conditions of abiotic stimuli perceived by pupae, which, in turn, determine whether the pupae continue or end diapause. In the current context of change in environmental conditions due to climate change, many of these abiotic stimuli experienced so far by these organisms are expected to vary substantially.

All the differing responses of multiple life stages are essential to understand the ecological and evolutionary consequences of climate change (Kingsolver et al., 2011). However, life stages out of sight and difficult to study, such as underground pupation, remain practically ignored (out of mind) in favor of more conspicuous and/or manipulable stages, despite the critical implications it may have for future population dynamics. With this consideration, we followed a field-experimental approach to analyze how different habitat and climate conditions affect the survival and phenology of a moth species that engages in soil pupation. As a model species, we chose the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. This species represents an excellent case study, because it combines univoltine life cycles with prolonged pupal diapause, and because of its ecological and economic importance as a forest pest (Battisti et al., 2015). Unlike most temperate and Mediterranean Lepidoptera, the pine processionary moth has a peculiar one-year development cycle, because the larvae feed over the winter and pupate in early spring

(Battisti et al., 2015). Furthermore, the information available on the biology of the pine processionary adult and larva is quickly increasing (Battisti et al., 2005; Stastny et al., 2006; Buffo et al., 2007; Hoch et al., 2009; Dulaurent et al., 2012), while knowledge of the pupa remains scant (but see Markalas, S., 1989; Aimi et al., 2006; Dulaurent et al., 2011).

To analyze the effect of habitat on the survival and phenology of pine processionary, we chose a mosaic landscape composed of patches of native forest and degraded habitats (hereafter, Habitat experiment). Selected habitats were open areas, shrubland and forest, the main ones in the Mediterranean mountains, representing the trend towards replacement of cropland and pastures with shrubland and woodland. To determine how the effects of climatic variability affect the survival and phenology of pine processionary (hereafter, Water experiment), we experimentally varied two climatic conditions that could appear during the coming decades in the Mediterranean area, i.e. drier and wetter summer conditions. We simulated: (1) sporadic wetter conditions during the growing season, based on maximum historical records from the study area (Matías et al., 2011), and (2) drier climatic conditions during the growing season (according to the A-2 scenario from IPCC).

Thus, our goal was to test the effect of different habitats (Habitat experiment) and soil moisture (Water experiment) conditions on 1) pupation success, 2) pupal survival, 3) extra-long pupal diapause, and 4) moth emergence and phenology. These two experiments will provide information on how this important forest pest will be affected by two of the main drivers of global change.

4.2. Materials and methods

Study area

The study was performed in La Cortijuela Botanical Garden, within Sierra Nevada National Park (1650 m.a.s.l; 37°05' N, 3°28' W, Granada, SE Spain). This mountain area has a continental Mediterranean climate, with cold winters and hot, dry summers. Rainfall is 870 ± 70 mm/year, mostly during spring and autumn, and mean temperatures of coldest and hottest months (January and July, respectively) are 3.0 ± 0.3 and $21.6 \pm 0.4^\circ\text{C}$, respectively (mean \pm SE 1990-2012). The vegetation in the area is composed of patches under different management, namely pine plantations (*Pinus sylvestris* and *P. nigra*) with intermingled oaks (*Quercus ilex*), shrublands, open areas, and patches of native forest (*P. sylvestris* var. *nevadensis*, *Acer opalus* ssp. *granatense*, *Taxus baccata*). The study lasted three years, starting in 2010, a peak in the pine processionary moth population cycle, with severe defoliation in the area, while 2011 and 2012 had much lower infestations.

Experimental design

To analyze how the habitat affects the survival and phenology of pine processionary, we chose a mosaic landscape composed of patches of native forest and degraded habitats. The Habitat experiment had three levels: Open, in bare ground with null or sparse herbaceous vegetation; Shrubland, in areas covered by the dominant shrubs at the site (e.g. *Crataegus monogyna*, *Prunus ramburii*, and *Genista speciosa*); and Woodland, formed by mixed forests of *P. sylvestris*, *P. nigra*, and *Q. ilex*. Each level had three replicates, consisting in 2 x 2 m plots, in which the controlled burials of larvae were set. For that purpose, each plot had 11 breathable buried bags: 10 for larval

pupation and one for the microclimatic stations. Pine processionary caterpillars in pre-pupation processions were collected to burial into the bags. A total of 50 larvae by bag were buried. Thus, the initial setting was 3 levels x 3 replicates x 10 bags x 50 larvae for habitat experiment, for a total of 4500 larvae.

The Water experiment also had three levels: Drought, Control, and Watering. All levels were set in the same bare-ground area, the preferred burial habitat (Robredo, 1963; Dulaurent et al., 2011), and the soil-water input was manipulated. The differentiation in these climate scenarios was based on the work of Matías et al. (2011). The Drought treatment was arranged by means of rain-exclusion shelters (Yahdjian & Sala, 2002) formed by a 2 x 2 m metal frame supporting V-shaped clear methacrylate bands without UV filters (Barlocast; Faberplast S.L., Madrid), covering 35% of the surface, and intercepting the same percentage of natural water supply (rain). The level for rain exclusion was based on the SRES A-2 model by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, 2007)), where a reduction in summer rainfall of 30% is predicted from 1980-1999 to 2080-2099 for Mediterranean areas. Rainout shelters were placed from April to September, simulating drier and longer summers. The control treatment involved squares exposed to natural rainy conditions over the experimental period. In the Watering treatment, the sporadic summer storms characteristic of Mediterranean mountains were simulated. For this, a water-addition system composed of four sprinklers at the corners of the squares was set. Each week from the beginning of May to the end of September, a quantity of 12 mm of water was added, simulating a summer storm. If a natural storm occurred in a week, the irrigation pulse was not added. The total water added during the summer was 180 mm, equivalent to the mean summer rainfall of the five wettest summers of the 1902-2006 series in the study area. Each water level had three replicates, consisting also in 2 x 2 m plots, with the same setting than habitat experiment: 10

bags for larval pupation and one for the microclimatic stations. Thus, the initial setting also was 3 levels x 3 replicates x 10 bags x 50 larvae for Water experiment, a total of 4500 larvae.

Plots for both experiments were selected in September 2009. Holes, approximately 20 cm in diameter and 40 cm depth, were open with a power auger, and then bags were filled with the same soil extracted and placed into holes, ensuring the absence of previous processionary pupae. All bags were 80 cm long by 20 cm diameter of fine wire netting (mesh size 1x1 mm), and once set in soil the upper part of the bag, not buried in soil, could be sealed to retain the emerging moths. Bags were left then untouched during six months, in order to approach as much as possible the level of soil compaction of the natural habitat. In March 2010, pine processionary caterpillars in pre-pupation processions were collected in a forest gap 200 m far from the burial site. All larvae collected were pooled to make a mixture of genetic origins. Each bag within each plot, in both experiments, received 50 larvae and was sealed to avoid escapes. All burials were done the same day. Two days after making burials, all bags were checked to count the larvae that remained in top soil because failed to bury. They were not replaced, but the number of larvae failing to bury was recorded, to have an exact number of larvae buried in each of the experimental bags.

The initial scheme included in each experiment one bag extraction, randomly selected, per plot and year, before the period of moth emergence (May) in order to check pupal survival. However, several bags in the Open (habitat) and Control (climate) treatments were accidentally damaged after the set up of the experiment, which reduced the initial number of bags. In order to keep a balanced number of bags for moth emergence in all squares, they were not replaced, and instead the extraction bags for these treatments were merged. Consequently, the estimation of pupae survival was made on the basis of the same three extraction bags per year for the Open treatment

of the habitat experiment and the Control treatment of the Water experiment (Open/Control hereafter).

Micro-climatic conditions

Soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) was monitored on the soil surface (T_e) and 10 cm deep (T_i) using TMC6-HD air/water/soil temperature sensors (Onset Comp. Corp., Cape Cod, MA, USA). Soil relative humidity (% Volumetric Water Content) was measured with ECH_2O Dielectric Aquameter EC-20 sensors (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA), integrating the values of the top 20 cm of soil. Total sun radiation (W/m^2) was monitored with Silicon Pyranometer smart sensors (S-LIB-M003, Onset Comp. Corp.). All sensors were connected to HOBO U-12 data loggers (Onset Comp. Corp.). All plots for both experiments had the whole set of microclimatic measurements except radiation, recorded only in the habitat experiment. All variables were recorded every 30 min and, on a daily basis, for the analysis we calculated the average, maximum, and minimum soil temperatures, average soil moisture, and average total irradiation from 1000 to 1400 solar time. The recording system was set for the whole study period; however, we restrict the analysis of environmental variables to the first experimental season. For temperatures and irradiance, the period spanned April to September 2010. For soil VWC the period was restricted to mid-May to September 2010, since water addition was delayed until the end of the spring rains (see Fig. 4.1). Winter conditions were analyzed for the period December to February.

Insect development assessment

Pupal survival per season was estimated by digging up one bag per plot and year (except for Open and Control, see Experimental design; total 15 bags per year). For this, the bag was gently extracted, the

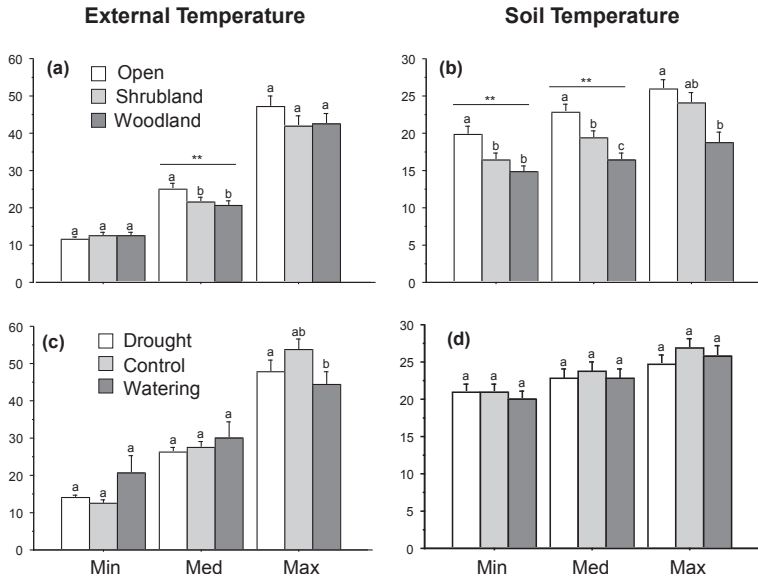


Figure 4.1: Soil temperatures in the Habitat (upper panels) and Water (lower panels) experiments for the period June-August 2010. Bars represent mean (*pmSE*) of minimum, mean, and maximum temperatures in soil surface (a, c) and 10-cm depth (b, d). Letters on bars show the differences between treatments (multiple comparisons by Tukey means of contrasts) and symbols (*) show the effect of treatment at each temperature.

mesh opened, and the soil cylinder carefully teased out, recording the number of larvae or pupae alive, emerged, or dead, as well as the depth (in 2 cm-intervals) at which pupae were found. Since all larvae were collected in the same place and adequately mixed before being buried, the presence of larval endoparasites was assumed to be homogeneous among treatments.

From the beginning of June until the end of September, and for the years 2010 and 2011, the bags were checked every other day to

collect emerged moths from burials. These periodic samplings were programmed well before and after the usual emergence period, to prevent information loss. The rate at which moths emerged was estimated as the proportion of moths emerged per day in relation to the larvae successfully buried for a given bag.

The initial aim was to continue the experiment as long as possible in time, in order to gather information on extra-long pupae diapause. However, due to the extremely low moth emergence the second season of study, as well as the low percentage of pupae in extra-long diapause at the beginning of the third season, the experiment was ended in May 2012. At that time, all the bags were unearthed, carefully checked, and the number of pupae still alive recorded.

Statistical analyses

Data were recorded and analyzed on a plot basis for climatic data and on a bag basis for burial success, pupation survival, and moth emergence. All data were analyzed with generalized linear models, due to a lack of normality and homoscedasticity, with the exception of climatic data, which were analyzed with linear mixed models. Differences between treatments for each variable were analyzed with Tukey's HSD all-pairwise comparisons. Habitat and Water experiments were analyzed independently except for pupae survival (see Experimental design above).

Climatic data were analyzed with linear mixed models, a different model was used for each variable, and in all models plot was considered the random factor and treatment the fixed one.

Larval burial success was analyzed using a generalized linear model (GLM) with a binomial response, the treatment being the explanatory variable. The data from bag extractions, merging habitat and watering treatments and using the same data for Open in Habitat and Control in Water experiment, generated two types of analysis. Pupation depth

was analyzed using one-way ANOVA with treatment as a factor. Pupal survival was tested using a generalized linear mixed model (GLMM) in which random factor was plot and fixed factors were treatment and year.

With respect to the number of emerged moths, it was analyzed using a GLM with Poisson distribution, again with the treatment as explanatory variable. Finally, to analyze the differences in phenology of moth emergence, we implemented two generalized linear models (GLM) with gamma error, one for each experiment, habitat and climate. We used treatment as the single explanatory factor in both models, and the response variable was the number of days between burial and emergence.

Mixed models were generated using the ‘lme4’ R package (Bates, 2011), and the *a posteriori* multiple comparisons with the ‘multcomp’ R package (Hothorn et al., 2008). All statistical analyses were performed into the open source statistical language R, version 3.0.1 (R Core Team, 2013).

4.3. Results

Around 94.6% of larvae (8512 out of 9000) successfully buried to pupate. There were differences between habitats and also between climatic scenarios in burial success (both $P < 0.001$). For the Habitat experiment, 100% of larvae buried successfully in Woodland and Shrubland, while $96.7 \pm 0.1\%$ did in Open, which significantly differed from the other treatments (Open-Woodland and Open-Shrubland, $P < 0.001$; Woodland-Shrubland $P = 0.999$). For the Water experiment, the lowest success was in Drought ($84.8 \pm 0.1\%$) and the highest in Watering ($94.5 \pm 0.1\%$), Control being intermediate ($90.7 \pm 0.1\%$). In this case, Drought significantly differed from the other treatments (Drought-Control and Drought-Watering $P < 0.001$;

Control-Watering $P = 0.151$). The depth at which larvae bury to pupate proved quite similar between treatments, regardless of the Habitat ($P = 0.1368$) or Water experiments ($P = 0.6774$). Almost all (97.4%) of the pupae were found between 4-10 cm, more than half (56.2%) at the interval 6-8 cm.

Micro-climatic conditions

From April to September, mean surface and soil temperatures, as well as minimum soil temperatures, were significantly different between treatments in the Habitat experiment (Fig. 4.1 a, b), being higher in Open and lower in Woodland. This was also the pattern for irradiance, with the lowest value for Woodland although similar to Shrubland ($P = 0.178$), and Open with the highest record and significantly different from the other two habitats (both $P < 0.0001$, Table 4.1). With respect to soil VWC, there were significant differences between habitats ($P < 0.002$), Open and Woodland showing similar figures ($P = 0.975$), while the lowest values were in Shrubland (Shrubland-Woodland $P = 0.01$, Open-Shrubland $P < 0.02$; Figure 4.2 a).

Table 4.1: Climatic description of the different treatments: mean values (± 1 SE) of soil surface temperature T_e , soil (10-cm depth) temperature T_i , radiation (Rad), and % volumetric water content (% VWC), in summer and winter for each experiment (Habitat and Water experiments). Summer comprises April-September period (except % VWC, May-September), and winter comprises December-February. F (ANOVA) and P values are also shown.

Habitat	Summer						Winter					
	Open	Shrubland	Woodland	F	P		Open	Shrubland	Woodland	F	P	
T_e min	9.34 \pm 0.18	10.28 \pm 0.17	10.32 \pm 0.17	0.79	0.49		-0.27 \pm 0.13	0.21 \pm 0.13	1.36 \pm 0.14	14.07	0.00***	
T_e med	21.02 \pm 0.29	18.22 \pm 0.24	17.82 \pm 0.23	7.10	0.02*		2.32 \pm 0.14	1.84 \pm 0.15	3.19 \pm 0.16	7.56	0.02*	
T_e max	40.40 \pm 0.58	35.29 \pm 0.57	38.01 \pm 0.58	1.20	0.36		8.36 \pm 0.35	6.12 \pm 0.36	8.27 \pm 0.42	1.38	0.32	
T_i min	16.98 \pm 0.21	13.71 \pm 0.20	13.28 \pm 0.13	11.92	0.00***		2.61 \pm 0.09	1.95 \pm 0.1	4.04 \pm 0.11	9.84	0.01**	
T_i med	19.79 \pm 0.22	16.64 \pm 0.20	14.81 \pm 0.15	21.55	0.00***		3.25 \pm 0.1	2.36 \pm 0.12	4.50 \pm 0.12	14.83	0.00***	
T_i max	22.78 \pm 0.22	21.23 \pm 0.27	16.89 \pm 0.20	3.66	0.09		4.12 \pm 0.11	2.96 \pm 0.14	5.2 \pm 0.12	35.21	0.00***	
Rad	1179.0 \pm 22.86	621.5 \pm 12.54	412.9 \pm 10.6	22.65	0.00***		942.08 \pm 15.60	503.43 \pm 8.48	362.59 \pm 9.09	0.48	0.64	
%VWC	10.41 \pm 0.15	7.64 \pm 0.16	10.22 \pm 0.26	7.98	0.00***		24.06 \pm 0.35	14.17 \pm 0.19	23.73 \pm 0.5	6.11	0.00***	
Water	Drought	Control	Watering	F	P		Drought	Control	Watering	F	P	
T_e min	10.68 \pm 0.20	9.22 \pm 0.20	12.73 \pm 0.49	1.24	0.35		-0.14 \pm 0.14	-0.36 \pm 0.18	0.31 \pm 0.11	0.18	0.84	
T_e med	21.64 \pm 0.29	22.36 \pm 0.32	22.06 \pm 0.50	0.10	0.90		2.77 \pm 0.19	2.87 \pm 0.14	2.58 \pm 0.13	0.83	0.48	
T_e max	41.07 \pm 0.54	45.39 \pm 0.60	37.09 \pm 0.54	2.50	0.16		10.65 \pm 0.45	9.90 \pm 0.56	8.09 \pm 0.4	1.41	0.31	
T_i min	17.54 \pm 0.22	17.21 \pm 0.23	16.72 \pm 0.21	2.33	0.17		3.08 \pm 0.1	3.02 \pm 0.12	3.00 \pm 0.10	0.07	0.93	
T_i med	19.30 \pm 0.23	19.87 \pm 0.24	19.14 \pm 0.23	0.66	0.54		3.57 \pm 0.09	3.71 \pm 0.12	3.65 \pm 0.1	0.19	0.84	
T_i max	21.09 \pm 0.24	22.73 \pm 0.26	21.75 \pm 0.27	1.07	0.39		4.19 \pm 0.11	4.60 \pm 0.15	4.53 \pm 0.12	0.66	0.55	
%VWC	7.99 \pm 0.17	9.90 \pm 0.11	11.63 \pm 0.31	4.78	0.01**		17.00 \pm 0.37	24.06 \pm 0.35	23.73 \pm 0.50	2.65	0.06	

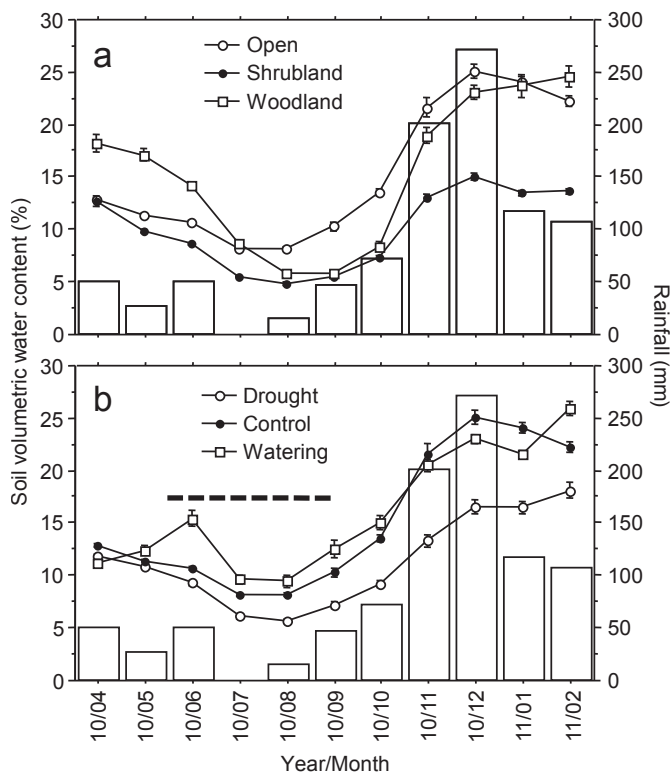


Figure 4.2: Soil volumetric water content (%; mean \pm 1 SE) over time in the Habitat (a) and Water (b) experiments. Bars represent the amount of natural rainfall. The dotted line in the panel b indicates the period of water addition in the Watering treatment and the rain exclusion in the Drought treatment.

Regarding the treatments of the Water experiment, no differences were found, either for surface or for soil temperatures (in all cases $P > 0.16$; Fig. 4.1 c, d, Table 4.1), while differences were found for soil VWC, this being lowest in Drought and highest in Watering (Drought-Control $P = 0.384$, Drought-Watering $P = 0.008$,

Control-Watering $P = 0.323$; Fig. 4.2 b).

The winter conditions showed a similar pattern to that of the summer ones, with marked differences between habitats in the Habitat experiment and null between treatments in the Water experiment (Table 4.1).

Pupation success and survival

For Habitat experiment, the initial proportion of larvae that successfully pupated greatly varied between different treatments (2010 data in Fig. 4.3). This was much higher in Open/Control ($39.4 \pm 6.5\%$; see Experiment design) than in Shrubland and Woodland ($2.7 \pm 0.7\%$ and $0.7 \pm 0.7\%$, respectively). Overall, significant differences were found between the Open and the other two habitats ($P < 0.001$), but not between Shrubland and Woodland ($P = 0.999$, Fig. 4.3 a).

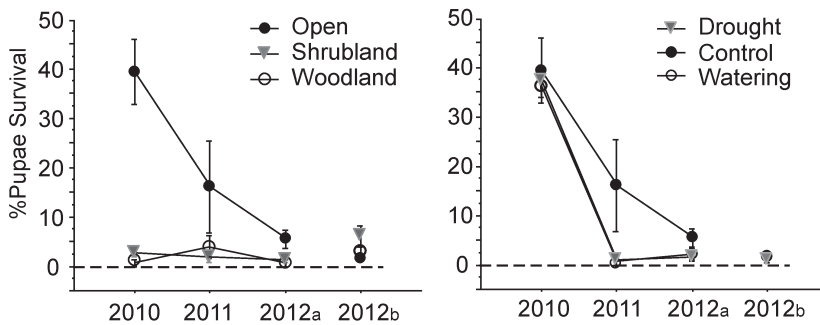


Figure 4.3: Mean (± 1 SE) percentage of pupal survival per bag over the years in the Habitat (left panel) and Water (right panel) experiments. For the year 2012, the results of the programmed (2012a) and the total lift (2012b, see text for details) are also shown.

In connection with Water experiment, the initial pupation success did not vary much between treatments. It was higher in Open/Control ($39.4\pm 6.5\%$) and Watering treatments ($34.0\%\pm 2.3\%$), and somewhat lower in Drought ($30.0\pm 6.4\%$). Climate treatments did not significantly differ ($P = 0.15$).

In both experiments, from these initial proportion of larvae that successfully pupated, the number of pupae remaining alive declined over time, both because of moth emergence and because some of the pupae died during the extended diapause (Fig. 4.3). At the beginning of the third season, the number of pupae remaining alive in extended diapause varied between 5.3% in the Control/Open treatment and a scant 0.7% in Woodland (Fig. 4.3 b).

Moth emergence and phenology

A total of 771 moths emerged during the three years of study; of these, 764 emerged the first summer (2010), thus we restricted our analysis to these data.

In the Habitat experiment, most of the moths were recorded in Open, registering the highest emergence rate ($12.3\pm 1.9\%$) in this treatment. Interestingly, this proportion was decreasing with increasing vegetation habitat. Thus, just a few emerged in Shrubland ($4.8\pm 1.1\%$ of successfully buried larvae) and no moths emerged in the Woodland treatment. The differences were significant between treatments ($P < 0.01$). Furthermore, emergence in the Shrubland treatment was much later in the season, the difference in emergence pattern being significant (Open-Shrubland $P < 0.01$; see Figure 4.4 a).

In the Water experiment, there were no differences between treatments in the number of emerged moths ($P = 0.66$). Moth emergence was slightly higher in the Drought treatment ($16.7\pm 2.2\%$), although differences with respect to other treatments were negligible

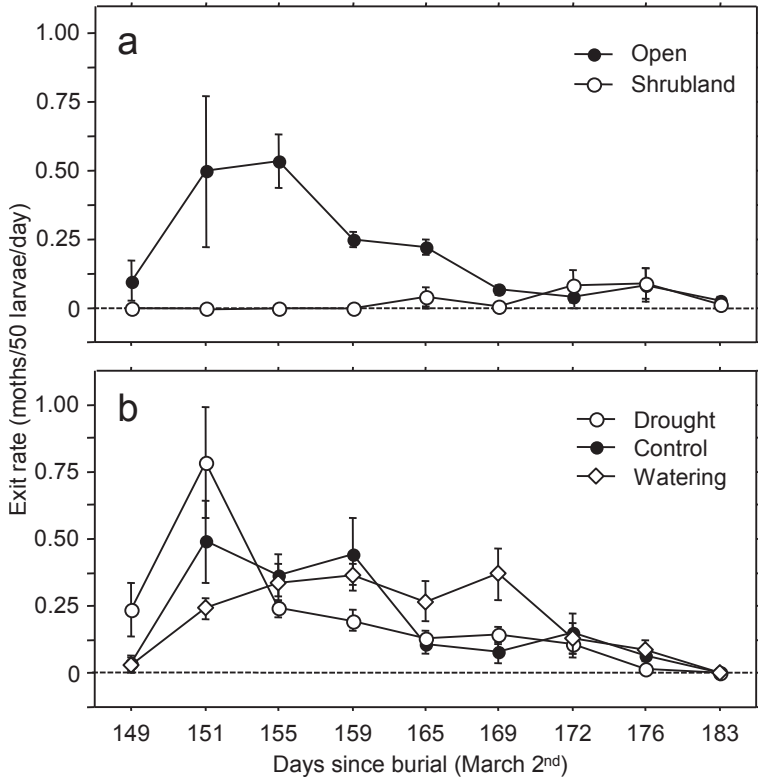


Figure 4.4: Timing of moth emergence for the Habitat (upper panel) and Water (lower panel) experiments. Results are expressed as mean moth emergence rate by bag and day (± 1 SE). There was no moth emergence in Woodland.

(Control: $16.4 \pm 1.4\%$, Watering: $15.3 \pm 1.5\%$; P values 0.940 – 0.724). This was not the case for the emergence pattern ($P < 0.001$, Fig. 4.4 b), being earliest in the Drought treatment, intermediate in Control, and latest in Watering (Watering-Control and Watering-Dry both $P < 0.001$; Control-Drought $P = 0.17$).

4.4. Discussion

Our experimental study provides strong evidence that the different climatic scenarios and the type of habitat significantly affect the survival of the pine processionary moth during its pupal stage. Furthermore, an important effect was also found on the phenology of non-diapausing moth emergence. These results offer valuable insights into how the life cycle of this forest pest can be conditioned by climate, providing relevant information about the differences in survival of pupae and moth emergence among the main habitats of its distribution area. In a context of global change in the Mediterranean region, with land use and climatic change as major drivers (Doblas-Miranda et al., 2015), the study of the effect of these environmental conditions has even more importance.

Burial and pupation success

Burial depth was quite constant in our field experiments, irrespective of treatment. Dulaurent et al. (2011) also failed to find significant differences between habitats, but did not report the usual depth for burial, the same as Markalas, S. (1989). Montoya & Hernández (1998) stated that burial depth depends on soil structure (see Zheng et al., 2011, for *Spodoptera exigua*), while Battisti et al. (2015) situates this variation at between 5 and 20 cm. A deeper burial provides greater protection against predators and soil abiotic conditions (see e.g. differences between T_i and T_e in Table 4.1). Nevertheless, deeper burial also represents a major handicap for moth emergence (Capinera, 2008), so that in hard, clay soils as is our case it could be disadvantageous.

After burial, survival was much higher in Open, and conspicuously low in Shrubland and, particularly, Woodland. That is, larvae buried themselves easily in these two habitats but once buried were unable

to pupate, as revealed by the fact that two months after burial the number of pupae still alive was extremely low (Fig. 4.3 a). Bare soil has been previously described (Démolin, 1969; Robredo, 1963; Huchon & Demolin, 1970; Dulaurent et al., 2011) as the most optimal habitat for pupation, and the percent of survival on it (around 40%) is within the figures presented in similar works (37-62.7% in Dulaurent et al. (2011), 44-90% in López-Sebastián (2014)). On the contrary, the easy burial on Woodland and Shrubland contrasts with the high mortality on these habitats, which were nevertheless systematically avoided by natural processions (Robredo, 1963), suggesting that some strong source of pupal mortality (presumably fungus like *Beauveria bassiana*; López-Sebastián, 2014), (Battisti et al., 2015) operates on them more intensely than in bare soil. Within the Water experiment, there was a lower burial success in Drought treatment and higher in Watering, but burial success differences between the two extreme treatments were less than 10%. Thus, bare soil is the best habitat for burial of the pine processionary larvae, although soil moisture seems to exert some effect.

Prolonged pupal diapause

The proportion of pupae entering prolonged diapause was low. Around 15% of initial larvae in Control/Open were alive as diapausing pupae at the beginning of the second season, and by the third season the live pupae were around 1-5%, depending on the treatment (Fig. 4.3). These figures are not so different from those of Abgrall (2001, $6.7 \pm 1.6\%$) and Dulaurent et al. (2011, $5.1 \pm 0.7\%$) in France, and López-Sebastián (2014, 3.6 and 19.7% in two different locations) in E Spain, but sharply contrast with Aimi et al. (2006, 50-100%) in the Italian Alps. The entry into pupal diapause has been attributed to the time spent by larvae in non-feeding and silk-weaving activities (see also Démolin, 1969; Masutti & Battisti, 1990), but also to

low temperatures during the pupal stage (12-14 °C; Démolin, 1974; Géri, 1980). Moreover, it does not seem probable that soil moisture determines extra-long diapause, but it could affect the survival of extra-long-diapausing pupae (Turnock et al., 1983; Leather, 1984; Markalas, S., 1989) and the exit of diapause, previously induced by those other variables (Beck, 1980; Saunders, 1982; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Kostál, 2006).

Independently of the exact factor determining the engagement in extra-long diapause, the low proportion of pupae showing this strategy suggests that our population is basically univoltine, and that diapausing pupae might represent a reserve for the periods of very low population. It should be noted that the proportion of diapausing pupae is low but the engagement happens during a population peak, so that the absolute number of pupae engaging in extra-long diapause is not low at all. The number of pupae remaining in extra-long diapause in the soil seems high enough to allow the local populations to persist during the low infestation phases, which recur in this area every 5-6 years (Hóðar et al., 2012). Aimi et al. (2006) found prolonged diapause as the usual strategy in two zones of the Southern Alps, as an adaptive mechanism to escape adverse conditions. Also in the Alps, Tamburini et al. (2013) failed to show any negative effect of temperature on the pine processionary moth population dynamics, and conversely found a negative density-dependent feedback with a 1-year lag as the main factor driving the population dynamics in both regions. These authors attribute this relationship to deterioration of host quality and increased mortality caused by pathogens. In our case, the low level of extra-long diapause would explain the rather direct response that the population of pine processionary moth shows to climatic effectors (Hóðar & Zamora, 2004; Hóðar et al., 2012). With a high proportion of pupae in extra-long diapause, producing high stocks of moths year after year, the responses to these climatic events should be necessarily smoothed or hidden (Tamburini et al., 2013). However, when this

response is based on the survival and reproductive success of the previous generation, due to the predominating univoltine strategy, the effect on the population is clear and direct (Hódar & Zamora, 2004; Hódar et al., 2012).

Moth phenology

We found contrasting results for the phenology of non-diapausing moth emergence. With respect to habitat, moth emergence was strongly determined by the pupal survival, but habitat also changed the phenology of emergence, this being delayed in Shrubland by around three weeks with respect to Open (Fig. 4.4 a). Regarding to different watering scenarios, the proportion of emerging moths was similar between treatments, but phenology varied from early in Drought to late in Watering (Fig. 4.4 b). These results show that soil-water content and temperature can operate as a cue for moth emergence.

Previous works concerning the effect of habitat and/or soil moisture on moth emergence (Markalas, S., 1989; Dulaurent et al., 2011) have analyzed only the number of moths that emerged and not moth phenology, which prevents comparisons. These issues are pivotal, since the soil moisture varies due to climatic change (i.e. Harvell et al., 2002) and the time of moth emergence determines the time available for early-instar larvae in autumn, before winter arrives (Arnaldo et al., 2011), and consequently the fate of these young larvae. Our field experiments suggest that the drier the soil, the sooner the moth emerges (Fig. 4.4 b). Thus, taking into account the aridification trends for the Mediterranean basin, we would expect an early ovoposition and more time under optimal climatic conditions for the development of young larvae. That is, an advantageous scenario for the pest to survive during winter.

4.5. Conclusions

The expected declining frequency of wet summers, as well as the trend of steadily drier ones, may induce changes in spatio-temporal population dynamics of the pine processionary moth. In the Mediterranean basin, the effect of global change on forests is particularly complex. Unlike what happens in many other parts of the world, the Mediterranean forest area is increasing due to agricultural abandonment (e.g. Debussche et al., 1999; Poyatos et al., 2003). At the same time, the use of forest resources has changed substantially in recent decades, leading to major changes in the composition and structure both of pine plantations and of the remaining semi-natural forests (Crecente-Campo et al., 2009; Linares et al., 2011). Finally, increased temperatures, particularly coupled with lower rainfall, will trigger changes not only in the composition and structure of the vegetation, decreasing the forest density (IPCC, 2007; Gao & Giorgi, 2008; Giorgi & Lionello, 2008), but also in the emergence pattern, as our water experiment demonstrated. These land uses and climatic changes may exert a major impact on the spatiotemporal dynamics of specialist herbivore populations, such as the pine processionary moth.

Our experimental results reveal the critical implications that this stage of the insect's life cycle may have in determining future population dynamics, and thus pupation in the pine processionary moth, though out of sight, should be borne in mind when analyzing the outbreak patterns of this pest. This is a key issue for an insect showing winter larval development. Larvae hatch in late summer or early autumn, and need to reach a certain degree of development in order to build the communal tent for overwintering (Buffo et al., 2007; Hoch et al., 2009), or otherwise the probability of death during winter becomes high. An open and dry pupation site promotes an earlier emergence of moths, while vegetation cover or higher soil

moisture delays emergence. According to the predictions of the future climate-change scenarios, a good part of the Mediterranean basin will undergo higher temperatures and lower rainfall, as well as woodlands being replaced by shrublands (Gibelin & Déqué, 2003; Christensen et al., 2007; Matías et al., 2012), which would be advantageous for pupae in open soils, at least while the low moisture does not prevent the moth emergence. Thus, lower soil moisture, as the landscape changes resulting from this moisture change, could a priori favor this pest. Conversely, changes in land uses caused by the land abandonment may foster the recovery of the native vegetation cover (Peña et al., 2007), potentially hampering the development of this pest. Therefore, two possible scenarios arise: I) where aridification exerts more influence than land-use changes do, the processionary will have more places to bury itself successfully, finding more open areas for an advanced moth (and larval) phenology and II) where changes in land use are more important than climate, thus increasing the soil cover by shrubs and trees, the processionary will be less successful at this life stage. The pine processionary moth has displayed great demographic plasticity in contrasting situations, from quasi-univoltine strategy to preferential prolonged diapause, being also influenced by local characteristics of the habitat (open, shrub, forest). All these options represent a spatiotemporal complex scenario for the pine processionary moth interactions in the future (Arnaldo et al., 2011), stressing the need to consider all the phases within the life cycle of an organism, in order to adequately forecast the effects of global change on it.

Acknowledgements

The Andalusian Environmental Council, Junta de Andalucía, and the Direction of the Sierra Nevada National Park provided

permission to work in La Cortijuela. Karim Senhadji and Ramón Ruiz-Puche helped us while setting the experiments. David Nesbitt looked over the English version of the manuscript. The study was supported by projects PROPINOL (OAPN 022/2008) and CLAVINOVA CGL2011-29910 from the Spanish Ministry of Science and Innovation (MICINN), and FPU predoctoral grant from MCYT to LTM.

Bibliography

- Abgrall, J. F. (2001). *Le réseau surveillance processionnaire du pin en France 1969-1989. Conception- Historique- Résultats*. Paris.
- Aimi, A., Hellrigl, K., Zocca, A., Gatto, P., Minerbi, S., & Battisti, A. (2006). The outbreak of the pine processionary moth in Venosta/Vinschgau: ecological and economic aspects. *For. Obs.*, 2(3), 69–80.
- Arnaldo, P. S., Oliveira, I., Santos, J., & Leite, S. (2011). Climate change and forest plagues: the case of the pine processionary moth in Northeastern Portugal. *For. Syst.*, 20, 508–515.
- Bates, D. (2011). Linear mixed model implementation in lme4. *Manuscript, Univ. Wisconsin - Madison*, (pp. 1–32).
- Battisti, A., Avci, M., Avtzis, D. N., Jamaa, M. L. B., Berardi, L., Berretima, W., & Zamoum, M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 2, (pp. 15–79). Springer ed.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Apl.*, 15(6), 2084–2096.
- Beck, S. D. (1980). *Insect photoperiodism*. New York, academic press ed.
- Buffo, E., Battisti, A., Stastny, M., & Larsson, S. (2007). Temperature as a predictor of survival of the pine processionary moth in the Italian Alps. *Agric. For. Entomol.*, 9(1), 65–72.

- Capinera, J. L. (Ed.) (2008). *Encyclopedia of entomology*. Springer, Gainesville, Florida, USA ed.
- Chen, C., Xia, Q. W., Fu, S., Wu, X. F., & Xue, F. S. (2013). Effect of photoperiod and temperature on the intensity of pupal diapause in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Entomol. Res.*, 104, 12–18.
- Christensen, J. H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R. K., Kwon, W. T., Laprise, R., Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C. G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., & Whetton, P. (2007). Regional climate projections. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. Averyt, M. Tignor, & H. Miller (Eds.) *Clim. Chang. 2007 Phys. Sci. Basis. Contrib. Work. Gr. I to Fourth Assess. Rep. Intergove.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Cornell, H., & Hawkings, B. (1995). Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *Am. Nat.*, 145, 563–393.
- Crecente-Campo, F., Marshall, P., & Rodríguez-Soalleiro, R. (2009). Modeling non-catastrophic individual-tree mortality for *Pinus radiata* plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.*, 257, 1542–1550.
- Danks, H. V. (1987). Insect dormancy : an ecological perspective. *Biological Survey of Canada Monograph series No. 1*, 439 pp.
- Debussche, M., Lepart, J., & Dervieux, A. (1999). Mediterranean landscape changes : evidence from old postcards. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 8, 3–15.

- Démolin, G. (1969). Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance Écologique. *Ann. Sci. forest.*, 26(1), 81–102.
- Démolin, G. (1974). Réflexions générales sur la diapause et les diapauses renforcées chez la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis et Schiff., Lepidoptera Thaumetopoeidae. In *Compte-rendu la Dir. Générale la Rech. Sci. Tech.*
- Denlinger, D. (2002). Regulation of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 93–122.
- Doblas-Miranda, E., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Álvarez, A., Ávila, A., Bonet, F. J., Brotons, L., Castro, J., Curiel Yuste, J., Díaz, M., Ferrandis, P., García-Hurtado, E., Iriondo, J. M., Keenan, T. F., Latron, J., Llusià, J., Loepfe, L., Mayol, M., Moré, G., Moya, D., Peñuelas, J., Pons, X., Poyatos, R., Sardans, J., Sus, O., Vallejo, V. R., Vayreda, J., & Retana, J. (2015). Reassessing global change research priorities in mediterranean terrestrial ecosystems: how far have we come and where do we go from here? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 25–43.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011). A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, 261(6), 1069–1076.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2012). Hide and seek in forests: Colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agric. For. Entomol.*, 14, 19–27.
- Gao, X., & Giorgi, F. (2008). Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution

- simulations with a regional climate model. *Glob. Planet. Change*, 62(3), 195–209.
- Géri, C. (1980). *Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers. Cas de Diprion pini (Hyménoptère Diprionidae). Dynamique des populations de la processionnaire du pin Thaumetopoea pityocampa Schiff. (Lépidoptère Thaumetopoeidae) dans .* Ph.D. thesis, University of Paris-Sud, Paris.
- Gibelin, A., & Déqué, M. (2003). Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Clim. Dyn.*, 20, 327–339.
- Giorgi, F., & Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change*, 63, 90–104.
- Hanski, I. (1988). Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observation. *Ann. Zool. Fenn.*, 25, 37–53.
- Harvell, C., Mitchell, C., Ward, J., Altizer, S., Dobson, A., Ostfeld, R., & Samuel, M. (2002). Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science (80-)*, 296(5576), 2158–62.
- Hawkins, B., Cornell, H., & Hochberg, M. (1997). Predators, parasitoids and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78(7), 2145–2152.
- Hayes, J. (1982). A study of the relationships of diapause phenomena and other life history characters in temperate butterflies. *Am. Nat.*, 120, 160–170.
- Hoch, G., Toffolo, E., Netherer, S., Battisti, A., & Schopf, A. (2009). Survival at low temperature of larvae of the pine processionary moth

- Thaumetopoea pityocampa* from an area of range expansion. *Agric. For. Entomol.*, 11(3), 313–320.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine. *Biodivers. Conserv.*, 13, 493–500.
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Cayuela, L. (2012). Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Clim. Change*, 113(3-4), 699–711.
- Hogdson, P., Sivinsky, J., Quintero, G., Aluja, M., & Álvarez, S. (1998). Depth of pupation and survival of fruit fly (*Anastrepha* spp.: Tephritidae) pupae in a range of agricultural habitats. *Environ. Entomol.*, 27, 1310–1314.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical J.*, 50:, 346–363.
- Huchon, H., & Demolin, G. (1970). La bioécologie de la processionnaire du pin. *Rev. For. Française Fasc. thématique” La lutte Biol. en forêt”*.
- IPCC (2007). *Fourth Assessment Report: Climate Change 2007: The AR4 Synthesis Report*. Geneva: IPCC.
- Kay, I. R. (1982). The incidence and duration of pupal diapause in *Heliorhis armiger* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in southeast Queensland. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 21, 263–266.
- Kaya, H. K., & Haya, A. H. (1981). Susceptibility of various species of lepidopterous pupae to the entomogenous nematode *Neoplectana carpocapsae*. *J. Nematol.*, 13, 291–294.

- Kingsolver, J., Arthur Woods, H., Buckley, L., Potter, K., MacLean, H., & Higgins, J. (2011). Complex life cycles and the responses of insects to climate change. *Integr. Comp. Biol.*, *51*, 1–14.
- Kostál, V. (2006). Eco-physiological phases of insect diapause. *J. Insect Physiol.*, *52*(2), 113–27.
- Leather, S. R. (1984). Factors affecting pupal survival and eclosion in the pine beauty moth, *Panolis flammea*. *Oecologia*, (63), 75–79.
- Linares, J. C., Delgado-Huertas, A., & Carreira, J. A. (2011). Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo*-*Pinus halepensis* forest. *Clim. Change*, *105*, 67–90.
- Liu, Z., Gong, P., Li, D., & Wei, W. (2010). Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: Pupal weight is important. *J. Insect Physiol.*, *56*(12), 1863–1870.
- López-Sebastián, E. (2014). *Estudio de la dinámica poblacional del lepidóptero Thaumetopoea pityocampa (Denis & Schiffermüller, 1775) (Notodontidae) en la provincia de Valencia (España)*. Ph.D. thesis, Universitat de Valencia, Spain.
- Markalas, S. (1989). Influence of soil moisture on the mortality, fecundity and diapause of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff). *J. Appl. Entomol.*, *107*, 211–215.
- Masutti, L., & Battisti, A. (1990). *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff) in Italy. Bionomics and perspectives of integrated control. *J. Appl. Entomol.*, *110*, 229–234.

- Matías, L., Castro, J., & Zamora, R. (2012). Effect of Simulated Climate Change on Soil Respiration in a Mediterranean-Type Ecosystem: Rainfall and Habitat Type are More Important than Temperature or the Soil Carbon Pool. *Ecosystems*, *15*(2), 299–310.
- Matías, L., Zamora, R., & Castro, J. (2011). Repercussions of Simulated Climate Change on the Diversity of Woody-Recruit Bank in a Mediterranean-type Ecosystem. *Ecosystems*, *14*(4), 672–682.
- Menu, F., & Debouzie, D. (1993). Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia*, *93*(3), 367–373.
- Menu, F., Roebuck, J., & Viala, M. (2000). Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *Am. Nat.*, *155*, 724–734.
- Metspalu, L., Kruus, E., Jõgar, K., Kuusik, A., Williams, I., Veromann, E., Luik, A., Ploomi, A., Hiisaar, K., Kivimägi, I., & Mänd, M. (2013). Larval food plants can regulate the cabbage moth, *Mamestra brassicae* population. *Bull. Insectology*, *66*(1), 93–101.
- Montoya, R., & Hernández, R. (1998). La procesionaria del pino. In OAPN-Ministerio de Medio Ambiente (Ed.) *Plagas de insectos en las masas Forestales españolas.*, (pp. 67–84). Madrid, Spain.
- Murray, D., & Zalucki, M. (1990). Effect of soil moisture and simulated rainfall on pupal survival and moth emergence of *Heqcoverpa punctigera* and *H. armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Aust. ent. Soc.*, *29*, 193–197.
- Peña, J., Bonet, A., Bellot, J., Sánchez, J., Eisenhuth, D., Hallett, S., & Aledo, A. (2007). Driving forces of land-use change in a cultural landscape of Spain. A preliminary assessment of the

- human-mediated influences. In E. Koomen, J. Stillwell, A. Bakema, & H. Scholten (Eds.) *Modelling Land-Use Change*, vol. 90 of *The GeoJournal Library*, (pp. 97–116). Springer Netherlands.
- Poyatos, R., Latron, J., & Llorens, P. (2003). Land Use and Land Cover Change After Agricultural Abandonment. *Mt. Res. Dev.*, 23(4), 362–368.
- R Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robredo, F. (1963). Las procesiones de crisolización de *Thaumetopoea pityocampa*. *Bol.Serv.Plagas For.*
- Ruszczyk, A. (1996). Spatial patterns in pupal mortality in urban palm caterpillars. *Oecologia*, 107(3), 356–363.
- Saunders, D. S. (1982). *Insect Clocks*. Elsevier Science, Oxford, England, 2nd. ed.
- Shimoda, M., & Kiuchi, M. (1997). Effect of chilling of diapause pupa on adult emergence in the sweet potato hornworm, *Agrius convolvuli* (Linné) (Lepidoptera, Sphingidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 32, 617–624.
- Sims, S. R. (1983). Prolonged diapause and pupal survival of *Papilio zelicaon* Lucas (Lepidoptera: Papilionidae). *J. Lepid. Soc.*, 37, 29–37.
- Sims, S. R., & Shapiro, A. M. (1983). Pupal color dimorphism in California *Battus philenor* (L.) (Papilionidae): mortality factors and selective advantage. *J. Lepid. Soc.*, 37, 236–243.

- Stastny, M., Battisti, A., Petrucco-Toffolo, E., Schlyter, F., & Larsson, S. (2006). Host-plant use in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Ecol. Entomol.*, *31*(5), 481–490.
- Stefanescu, C. (2004). Seasonal change in pupation behaviour and pupal mortality in a swallowtail butterfly. *Anim. Biodivers. Conserv.*, *2*, 25–36.
- Tamburini, G., Marini, L., Hellrigl, K., Salvadori, C., & Battisti, A. (2013). Effects of climate and density-dependent factors on population dynamics of the pine processionary moth in the Southern Alps. *Clim. Change*, *121*(4), 701–712.
- Tauber, M. J., & Tauber, C. A. (1976). Insect seasonality: diapause maintenance, termination and postdiapause development. *Annu. Rev. Entomol.*, *21*, 81–107.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A., & Masaki, S. (1986). *Seasonal adaptations of insects*. New York, Oxford University Press ed.
- Turnock, W., Lamb, R., & Bodnaryk, R. (1983). Effects of cold stress during pupal diapause on the survival and development of *Mamestra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Oecologia*, *56*(2-3), 185–192.
- Wu, S., Yang, D., Lai, X., & Xue, F. (2006). Induction and termination of prepupal summer diapause in *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae). *J. Insect Physiol.*, *52*, 1095–1104.
- Xiao, H., Wu, S., Chen, C., & Xue, F. (2013). Optimal Low Temperature and Chilling Period for Both Summer and Winter Diapause Development in *Pieris melete*: Based on a Similar Mechanism. *PLoS One*, *8*(2), 1–9.

Yahdjian, L., & Sala, O. (2002). A rainout shelter desing for intercepting different amount of rainfall. *Oecologia*, *133*, 95–101.

Zheng, X. L., Cong, X. P., Wang, X. P., & Lei, C. L. (2011). Pupation behaviour, depth, and site of *Spodoptera exigua*. *Bull. Insectology*, *64*, 209–214.

**MODELO INTEGRAL DEL CICLO
BIOLÓGICO DE LA PROCESIONARIA
DEL PINO. DESCRIPCIÓN DE UN
MODELO BASADO EN AGENTES
ESPACIAL Y TEMPORALMENTE
EXPLÍCITO SOBRE LA DINÁMICA
POBLACIONAL DE LA ESPECIE
DENTRO DEL PARQUE NACIONAL DE
SIERRA NEVADA.**

Lucía Torres-Muros, Ramón Pérez Pérez,
Francisco J. Bonet.

Resumen

El objetivo con este trabajo es describir y diseñar un Modelo Basado en Agentes espacial y temporalmente explícito que simule el comportamiento de *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiff.), teniendo en cuenta las condiciones ambientales existentes y la interacción de la plaga con la fisiología del árbol. Este modelo integra tanto gran parte de los resultados obtenidos en nuestros estudios experimentales (descritos en los capítulos anteriores de esta tesis) como información existente en bibliografía sobre la dinámica poblacional de nuestra especie de estudio. Dicho modelo ayudará a comprender el comportamiento de la plaga, así como a suministrar valiosa información a los gestores para su gestión sostenible, constituyendo una herramienta para la predicción del comportamiento de la plaga en un escenario de cambio global (cambios de uso del suelo, cambio climático, etc.).

Palabras clave: Modelo Basado en Agentes, dinámica poblacional, herramienta de predicción, gestión sostenible.

5.1. Introducción

La procesionaria del pino puede considerarse un modelo biológico de especial importancia para el estudio de relaciones planta-herbívoro en el marco del cambio climático por diferentes motivos. En primer lugar porque la cuenca mediterránea, que es su área de distribución, es una de las zonas en las que los efectos del cambio climático serán más pronunciados, con un aumento constante de las temperaturas registradas durante el siglo pasado (Esteban-Parra et al., 1995; Pinol et al., 1998; Rodo & Comin, 2001). En segundo lugar, porque esta plaga se desarrolla en la mayoría de los bosques de pino mediterráneo, alimentándose de diferentes especies del género *Pinus*, desde el nivel

del mar hasta las altas cumbres. Además, las larvas se desarrollan precisamente durante el invierno, y su dinámica de poblacional depende en gran medida de las temperaturas invernales (ver Demolin, 1969; Huchon & Demolin, 1971; Masutti & Battisti, 1990; Hódar et al., 2002, y los capítulos anteriores de esta tesis, para más detalles sobre la biología de la especie). Y en tercer lugar, está mostrando un avance latitudinal y altitudinal en su distribución, atribuible al aumento de las temperaturas (Hódar & Zamora, 2004; Toffolo et al., 2006). A todo esto se suma que es una especie con gran importancia sanitaria y veterinaria, ya que produce dermatitis agudas tanto en humanos como en animales (Rebollo et al., 2002; Vega et al., 2003). Por lo que la necesidad de control, sobre todo en áreas públicas o con afluencia de público, se torna imprescindible en muchas ocasiones.

Todo lo anterior explica la importancia social, económica y ecológica de las defoliaciones producidas por la procesionaria del pino. En este sentido, es fundamental diseñar e implementar mecanismos de gestión adaptativa que minimicen sus impactos en un contexto de cambio global. Para ello es importante contar con herramientas que permitan la simulación de su comportamiento y su dinámica poblacional. Los modelos ecológicos son un buen ejemplo de estas herramientas de simulación. Hay multitud de ejemplos que modelan diferentes funciones ecológicas, como por ejemplo la producción de biomasa (Rosenberg et al., 2005), la fenología (Hanson et al., 2004) o que simulan la estructura de los ecosistemas (ej. Distribución de especies, Fernández et al., 2006). Estos modelos se construyen mediante procesos de abstracción, lo que facilita la comprensión de ciertos aspectos de la realidad. De este modo, parte de la complejidad del sistema real se pierde -de forma intencionada- en el proceso de creación del modelo. Y es mediante estos procesos de inferencia, mediante la construcción y el uso de modelos científicos, como mejoramos nuestro entendimiento de los sistemas reales observados (Izquierdo et al., 2008).

Tanto los modelos estadísticos, que permiten avanzar en el conocimiento de las relaciones causa-efecto, como los modelos más complejos de simulación, han evolucionado considerablemente en tiempos recientes, constituyendo una pieza clave en la ciencia ecológica del siglo XXI (Bonet-García et al., 2013). Proliferan los métodos de análisis, la simulación de procesos y los grupos de personas que se esfuerzan por modelizar las condiciones de nuestro entorno (Fegraus et al., 2005; Plaszczak & Wellner, 2005; Zuur et al., 2011). Una de las aproximaciones metodológicas más interesantes para simular procesos ecológicos son los Modelos Basados en Agentes (ABM, del inglés Agent Based Models) cuyos grandes requerimientos computacionales y la gran cantidad de datos necesaria para su validación y calibración, han hecho que su puesta en marcha haya sido posible solo en las últimas décadas.

Los ABM se utilizan para modelizar los sistemas complejos, entendiendo como sistemas complejos (organismos pluricelulares, ecosistemas, economías, sociedades...) los que están caracterizados por tener una estructura compuesta por varios niveles y cumplen una serie de premisas básicas (Vicsek, 2002; Gilbert, 2004) como son: (I) Los componentes de niveles jerárquicos inferiores suelen mostrar un grado de autonomía significativo. (II) El comportamiento del sistema surge a partir de la autorganización de sus componentes, sin que esta organización esté controlada ni dirigida por ningún ente exterior al sistema. (III) Los componentes básicos de estos sistemas complejos (células, individuos, poblaciones, empresas...) perciben su entorno y responden a cambios en él de forma potencialmente diferente. Y por si fueran poco estas premisas, muchos de estos sistemas complejos son también adaptativos, teniendo sus componentes básicos la capacidad de modificar su comportamiento según el ambiente al que esté expuesto (Grimm & Railsback, 2005; DeAngelis & Mooij,

2003). Se ha demostrado que los ABM son tremendamente útiles para simular este tipo de sistemas, tanto en ecología (Bousquet & Le Page, 2004; López Paredes & Hernández Iglesias, 2008), como en sistemas sociales (Gotts et al., 2003; Smajgl & Bohensky, 2013), economía y finanzas (Tsfatsion, 2002, 2003) o medicina (Bauer et al., 2009; Mansury & Deisboeck, 2004). Mediante los ABM el modelador reconoce explícitamente que los sistemas complejos son producto de comportamientos individuales y de sus interacciones. Los ABM se caracterizan por comprender varios agentes que son -en mayor o menor grado- autónomos, heterogéneos e independientes, que muestran cada uno sus propias metas y objetivos, y que generalmente son capaces de interaccionar entre sí y con su entorno.

En este capítulo describimos detalladamente el diseño de un ABM para simular la dinámica poblacional de la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiff.). Consideramos que la interacción de dicha plaga con los pinares mediterráneos y el diferente comportamiento y requerimientos que tienen cada una de sus fases de vida, constituyen un ejemplo interesante de un sistema complejo para el cual la simulación mediante ABM es muy apropiada. Nuestro sistema posee componentes individuales heterogéneos: por una parte está el pino, y por otra cada una de las fases de la procesionaria, con finalidades, requerimientos y comportamientos diferentes. Es un sistema adaptativo, en el que los componentes individuales reaccionan a los cambios del entorno o al grado de afección de la plaga, respondiendo con cambios en su comportamiento o incluso en su fisiología o desarrollo. Las interacciones entre individuos, influenciadas por el espacio geográfico en el que se ubica la simulación permitirá obtener información relevante sobre el comportamiento de la especie como plaga, pudiendo contabilizar los grados de afección potenciales dentro de una zona determinada, y extraer conclusiones a nivel de paisaje, con variables propias para ello (como puede ser por ejemplo la superficie afectada o el grado de afección).

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **211**

Para llevar a cabo la descripción de este modelo hemos seguido un protocolo establecido con este fin para los ABM. Es el llamado en inglés ‘ODD protocol’, derivado de las siglas de: Overview, Design concepts, and Details. Este protocolo fue diseñado por Grimm et al. (2006, 2010) con el objetivo de hacer más fácil y eficiente la escritura y lectura del diseño e implementación de este tipo de modelos. Mediante la estandarización del proceso de especificación, el diseño puede ser replicado y evaluado, promoviendo a su vez, una formulación más rigurosa. El protocolo proporciona una lista de verificación integral que abarca prácticamente la totalidad de las características clave que pueden caracterizar un modelo y que deben estar descritos dentro del mismo (Grimm et al., 2010).

Según el protocolo ODD para modelos basados en agentes (Grimm et al., 2006, 2010) tras la descripción de los objetivos del modelo el siguiente paso es describir estas entidades, sus variables de estado y las escalas de cada una de estas variables, para después abordar los procesos y el orden en los que transcurren dichos procesos. Una vez determinados los procesos, el protocolo ODD para ABM dedica un apartado a describir una serie de conceptos que serán determinantes en el desarrollo del modelo. Es en ese apartado donde se identifican los puntos del modelo en los que surgen procesos emergentes o estocásticos, por ejemplo. Y por último se pasa a la implementación en sí del modelo mediante software específicos como NetLogo. Para mayor detalle sobre las diferentes fases del protocolo ODD ver Tabla 5.1.

Tabla 5.1: Apartados del protocolo ODD según Grimm et al. (2010) . Se comienza describiendo el objetivo y las propuestas. Después se definen cada una de las entidades del modelo y sus variables de estado. El tercer paso es definir qué procesos se llevan a cabo y en qué orden. Tras esto hay un apartado de diseño de conceptos donde se exponen algunas características peculiares del modelo, si existieran, tales como la existencia de procesos emergentes o estocásticos. En un último bloque se describen parámetros relacionados con la puesta en marcha de las primeras versiones del modelo y que tienen que ver con la inicialización, la entrada de datos y la descripción de los submodelos existentes.

Overview	Desing Concepts	Details
1. Purpose	4. Design concepts	5. Initialization
2. Entities, state variables, and scales	Basic principles Emergence Adaptation Objectives	Sensing Interaction Stochasticity Collectives
3. Process overview and scheduling	Learning Prediction	6. Input data 7. Submodels

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino. Descripción de un modelo basado en agentes espacial y temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **213**

5.2. Objetivos del Modelo

El objetivo del modelo es simular el comportamiento de la procesionaria del pino cuantificando el impacto de la misma sobre los pinares de una manera temporal y espacial. Con la implementación del modelo tendremos una herramienta para la gestión que puede ayudar a visualizar el comportamiento de la procesionaria teniendo en cuenta su dinámica poblacional. Lo que nos permitirá gestionar las futuras zonas de expansión considerando las características de la zona de estudio y posibles cambios climáticos previstos en ella.

Los objetivos específicos serán:

1. Integrar gran parte del conocimiento generado en los demás capítulos de esta Tesis en el diseño de un modelo basado en agentes.
2. Establecer las reglas que permitirán evaluar el comportamiento de la procesionaria del pino en función de los escenarios de clima (futuro) y de los cambios de usos del suelo, principales motores del cambio global en el área de distribución de la especie de estudio.
3. Mejorar la integración de modelos ecológicos con modelos que simulan variables abióticas (hidrología, climatología, etc.). Dado que para este modelo se utilizaran datos generados por otros modelos (como WiMMed, que es un modelo hidrológico).
4. Mejorar la transferencia a los gestores del medio, contribuyendo con el diseño de una herramienta de ayuda a la gestión basada en conocimiento científico.

5.3. Zona de Estudio

Nuestro sitio de estudio está dentro del Espacio Natural de Sierra Nevada y es la zona del jardín Botánico de la Cortijuela (Figura 5.1). Hemos elegido esta zona en primer lugar por la importancia ecológica que posee, ya que es una zona relativamente bien conservada además de ser el límite sur de la distribución del pino silvestre autóctono, *P. sylvertris* subsp. *nevadensis*, una especie que también se está viendo afectada por la procesionaria del pino (Hódar et al., 2003). En segundo lugar porque tiene un innegable interés desde el punto de vista de gestión, ya que es una zona con un importante uso público, en la que por tanto pueden requerirse medidas contra la plaga. Y por último porque en esta zona están comprendidas muchas de las parcelas de trabajo de esta tesis y poseemos gran cantidad de conocimiento específico sobre ella.

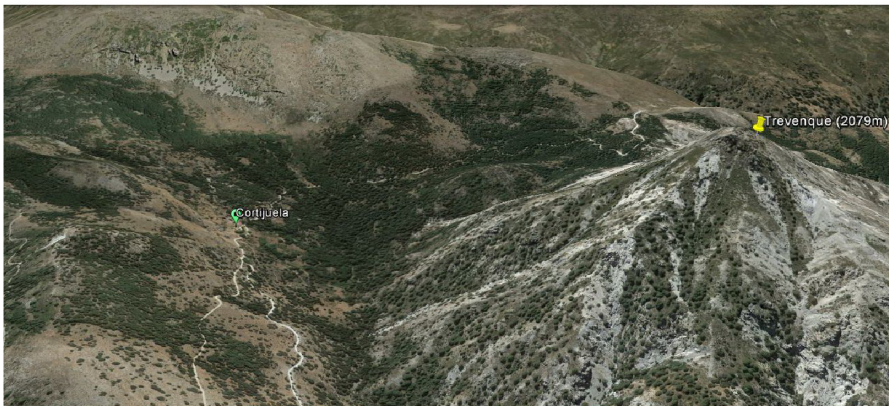


Figura 5.1: Imagen Landsat de la zona de estudio extraída de Google Earth. En la imagen aparecen señalizados el pico del Trevenque y el centro de visitantes de la Cortijuela.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **215**

Es una zona de montaña (1650 m.s.n.m.; 37°05' N, 3°28' W) con un clima continental mediterráneo en el que se desarrollan inviernos fríos y veranos calurosos y secos. Las precipitaciones son de 870 ± 70 mm/año y las temperaturas medias anuales del mes más frío y el mes más caluroso (Enero y Julio) son de 3.0 ± 0.3 y 21.6 ± 0.4 °C respectivamente (media \pm SE 1990-2012). La vegetación en esta área está compuesta por pinares de repoblación (*Pinus sylvestris* y *P. nigra*) con algunas encinas (*Quercus ilex*), matorral, zonas abiertas y parches de bosque autóctono (*P. sylvestris* var. *nevadensis*, *Acer opalus* ssp. *granatense*, *Taxus baccata*).

5.4. Entidades, Variables de estado y Escalas

Describiremos el modelo atendiendo a criterios estructurales, basándonos en la existencia de una serie de elementos que siguen una cierta jerarquía. En primer lugar, las entidades son las piezas elementales del modelo que tienen una correspondencia con el mundo real. Por ejemplo, en nuestro caso, el hospedador (pino) es una entidad clave del sistema. Además, cada una de estas entidades tiene unas propiedades que nos permiten describir su estado y su funcionamiento. Este segundo concepto es el de **variable de estado**. Siguiendo el ejemplo anterior, el grado de defoliación de un árbol es una variable de estado del mismo. En este caso la variable en cuestión cambia con el tiempo, pero hay otras que son fijas, como podría ser la posición espacial o su especie dentro del ejemplo del hospedador. El tercer elemento de la jerarquía estructural se corresponde con los **procesos** que provocan cambios en algunas de las variables de estado de cada una de las entidades. Los procesos se describen mediante funciones en los que la variable dependiente es la variable de estado en cuestión y

las variables independientes pueden ser variables dependientes de otras entidades (de esta manera se puede relacionar el comportamiento de varias entidades). Los procesos también pueden ser descritos como los patrones de comportamiento de las entidades. Esta estructura de entidades, variables de estado y procesos nos permite describir también el funcionamiento del sistema en su conjunto. Así, se pueden generar propiedades emergentes como consecuencia de la interacción de los elementos anteriores.

Nuestro sistema de estudio se compone de tres elementos básicos que son el paisaje (Entidad Paisaje), en el cual tiene lugar la totalidad del proceso ecológico que estamos estudiando, el hospedador (Entidad Hospedador), sobre el cual desarrolla la actividad la procesionaria del pino, y la propia procesionaria. Para el desarrollo de nuestro modelo hemos descrito un total de cinco entidades, ya que se ha considerado que el ciclo biológico de la plaga se describe bien usando tres entidades que hemos definido como: la Entidad Bolsón, que comprenderá las fases de huevo y todos los estadios larvarios, la Entidad Grupo de Crisálidas y la Entidad Mariposas (ver Figura 5.2 a modo de resumen y Tabla 5.2 para detalles sobre unidades)

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
 Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
 temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
 dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. 217

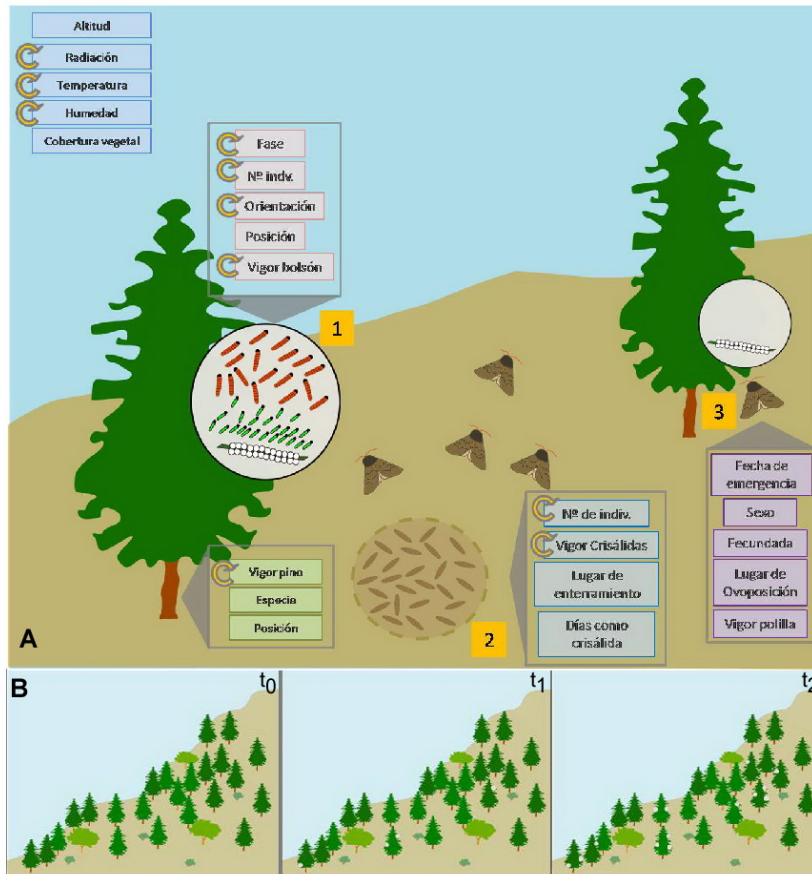


Figura 5.2: (A) Esquema visual de las diferentes entidades y sus variables correspondientes. En este esquema se puede comenzar por la entidad bolsón (1), que va cambiando de fase a lo largo de su desarrollo, para en el último momento, dar lugar a la entidad grupo de crisálidas (2) que finalmente dará origen a numerosas polillas (3) que cerrarán el ciclo ovopositando sobre otro (o sobre el mismo) hospedador. A lo largo de este ciclo las distintas variables de estado, tanto las relacionadas con la procesionaria como las del hospedador o el paisaje, van adoptando su valor que podrá variar o no a lo largo del tiempo. Las variables que se calculan diariamente están representadas con una flecha circular al lado. (B) Ese proceso mantenido a lo largo del tiempo, y extendido a escala de paisaje, nos llevará a un cambio de escenario donde la plaga se distribuirá en función de los valores que vayan adoptando las diferentes variables de nuestro modelo.

Tabla 5.2: Resumen de las entidades y sus variables de estado correspondientes. En la tabla se indican también las escalas o valores que toma cada una de las variables de estado.

ENTIDADES	VARIABLES	UNIDADES
PAISAJE	Altitud Radiación Humedad Temperatura Cobertura del suelo	m.s.n.m Kw/h.m2 % VWC °C Open/ Matorral/ Bosque
HOSPEDADOR	Posición Especie Vigor del hospedador	Coordenadas (x, y) <i>P. nigra</i> <i>P. sylvestris</i> <i>P. sylvestris subsp. Nevadensis</i> 100-0
BOLSÓN	Fase Número de individuos Hospedador/ posición Vigor del bolsón Posición del Bolsón	Huevo Larva 1 Larva 2 Nunca mayor que el número de huevos inicial (x, y, z) 100-0 Orientación (N, NE, NO, S, SO, SE)
GRUPO DE CRISÁLIDAS	Número de individuos pupa Lugar de enterramiento Fecha de enterramiento Días como crisálida Vigor del Grupo de Crisálidas	Número Coordenadas (x, y) Fecha Número 100-0
INDIVIDUOS MARIPOSA	Sexo Fecundación Vigor de mariposa Lugar de ovoposición	H/M Si/ No 100-0 Coordenadas (x, y, z)

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino. Descripción de un modelo basado en agentes espacial y temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **219**

5.4.1. Paisaje

El paisaje es el contexto espacial donde se desarrolla la actividad de las demás entidades. Lo definimos como el conjunto de elementos que actúan como contexto biofísico para el desarrollo del proceso que estamos analizando. Este contexto biofísico se define en nuestro modelo mediante un conjunto de píxeles sobre los cuales tenemos información relativa a diversas variables ambientales que serán las variables de estado de esta entidad paisaje. Por tanto cada uno de los píxeles que compone la entidad paisaje tendrá un dato de cada una de las variables de estado. Las variables de estado serán cinco: altitud, radiación solar, humedad, temperatura del aire y cobertura del suelo.

Altitud

Esta variable de estado del paisaje condiciona buena parte de los procesos fisiológicos implicados en el proceso ecológico que estudiamos. Tanto la especie de hospedador como muchas de las variables que afectan a la interacción entre pino y procesionaria se ven afectadas por esta variable. Además la altitud será utilizada para el cálculo de otras variables abióticas, como por ejemplo, la tasa de parasitación de huevos de la procesionaria (ver Capítulo 1 de esta Tesis). Como fuente de información utilizamos el Modelo Digital de Elevaciones (MDE) de la REDIAM a una resolución espacial de 30m.

Radiación solar

Es importante en la selección del lugar de enterramiento y afecta al desarrollo larvario de la procesionaria del pino, posiciones dentro del hospedador con mayor radiación solar son favorables (Pimentel et al., 2011; Demolin, 1969). En general también es un factor clave que actúa sobre la temperatura local y la humedad. Es medida en $Kw/h \cdot m^2$. La resolución espacial de esta variable será también de 30m, ya que

está condicionada por la resolución del MDE y la escala temporal que utilizamos es el día.

Humedad del suelo

En la fase de crisálida, la humedad del suelo condiciona la supervivencia de las pupas y afecta a la fenología de emergencia de la mariposa (ver Capítulo 4 de esta Tesis). Esta variable es medida en %VWC (volumetric water content) y tiene una resolución espacial de 30m y una escala temporal de un día.

Temperatura del aire

Dado que la procesionaria del pino es incapaz de regular su temperatura, esta variable afectará a la mortalidad de la plaga y a su ritmo de desarrollo. Existe gran cantidad de información bibliográfica que estudia cómo y en qué medida se ve afectada esta especie por cambios en la temperatura (Demolin, 1969; Hoch et al., 2009; Huchon & Demolin, 1970; Robinet et al., 2007, entre otros). La escala de medida utilizada para la Temperatura del aire ha sido °C máximos y °C mínimos. La resolución espacial es de 30m y la resolución temporal diaria.

Cobertura del suelo

El tipo de cobertura vegetal influye fundamentalmente sobre el momento de enterramiento de las larvas y el momento de ovoposición de las mariposas. Por tanto esta variable tendrá una relación directa con los lugares de incidencia y propagación de la plaga. Esta variable describe la vegetación existente dentro de nuestra zona de estudio. Las categorías establecidas que nos interesan son los tres hábitats contemplados en nuestros experimentos dentro del Capítulo 4 de esta Tesis, que son a su vez los predominantes en el ámbito

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **221**

circunmediterráneo: bosque, matorral y suelo desnudo. La forma de expresar esta variable es en % superficie ocupada por bosque, % superficie ocupada por matorral y % superficie ocupada por suelo desnudo. La escala espacial será de 30m y la escala temporal será un mapa estático basándonos en un mapa de vegetación. Esta información de base se podrá cambiar para testear el mismo modelo con diferentes capas de cobertura vegetal que contemplen los distintos escenarios vegetales posibles para nuestra zona de estudio en el futuro.

5.4.2. Hospedador

Los hospedadores son los individuos pino que hay en el lugar de estudio. Por tanto cada una de las entidades pino tiene una posición concreta e invariable dentro del conjunto de píxeles que forman la entidad paisaje. Es sobre estas entidades sobre las que se desarrollan las entidades que nosotros hemos denominado entidades bolsón (los huevos y larvas de procesionaria) y la mariposa. Hemos definido cuatro variables de estado que describen a cada entidad hospedador: la posición, la especie a la que pertenecen, la idoneidad de cada hospedador para la plaga y lo que hemos denominado el vigor del hospedador.

Posición espacial

La posición del pino es importante para caracterizar los impactos paisajísticos de la plaga y es fundamental para determinar el avance de la plaga en la zona de estudio. Además, esta posición de la entidad hospedador conlleva para la entidad bolsón, asumir una serie de variables abióticas concretas del lugar donde se ubica dentro de la entidad paisaje (altitud, radiación etc.). Obviamente la posición de cada pino será invariable y la expresaremos definiendo sus coordenadas x e y .

Especie

La procesionaria tiene distinta predilección por las diferentes especies de pino (Hódar et al., 2002), por ello es importante determinar a qué especie pertenece cada entidad hospedador. En nuestra zona de estudio están presentes *P. nigra* y *P. sylvestris*, existiendo de esta segunda especie una población dentro de nuestra zona de estudio de *P. sylvestris subsp. nevadensis*. Cómo resulta interesante modelizar el impacto de la procesionaria sobre la población autóctona mencionada, para la determinación de la especie de cada individuo haremos uso del conocimiento experto que tenemos sobre la zona, ya que la distribución aproximada de esta población la conocemos. Para el resto de entidades pino haremos uso del mismo mapa de vegetación 1:10.000 utilizado en la determinación de la posición, asignando la especie en función de la abundancia de cada una de las especies dentro de cada polígono. Por tanto cada una de las entidades hospedador pertenecerá a una de las tres categorías existentes: *P. nigra*, *P. sylvestris* y *P. sylvestris subsp. nevadensis*.

Idoneidad

La procesionaria del pino tiene mayor afinidad por los árboles que están situados en el borde de las masas (Régolini et al., 2014) o alrededor de claros, debido a que es en estos individuos sobre los que reciben una mayor cantidad de luz, y por tanto es ventajoso a nivel térmico (Demolin, 1969) y porque es en las zonas de claros donde tienen un mayor éxito de en la fase de crisolización (Dulaurent et al., 2011). Esta variable de la entidad hospedador estará por tanto relacionada directamente con la densidad de pinos que cada individuo tenga a su alrededor. La idoneidad irá aumentando o disminuyendo en función de la densidad de pinos que tenga cada hospedador alrededor pero también del estado de salud que tenga cada individuo. Esta

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino. Descripción de un modelo basado en agentes espacial y temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **223**

variable irá expresada en una escala del 1 al 100. La escala espacial irá determinada por la propia posición de cada una de las entidades hospedador y la escala temporal será el día.

Vigor del hospedador

Todos los sistemas vivos (organismos, poblaciones, y comunidades) pueden ser considerados como sistemas termodinámicos abiertos, que continuamente se nutren y transforman la energía del ambiente. Dichas transferencias y conversiones de energía obedecen estrictamente al primer y segundo principio de la termodinámica. Y por tanto, los cambios de energía en los organismos o en los ecosistemas deben ir acompañados del cambio de energía correspondiente en el medio ambiente (Zhou et al., 1996). Nosotros hemos utilizado la variable vigor para describir la capacidad que tiene un sistema, en este caso un pino, para la realización de trabajos por encima de lo que el mismo sistema poseería en equilibrio termodinámico. Con esta variable modelizaremos el estado de salud que tiene cada entidad, en este caso cada hospedador, aunque el concepto de esta variable se repite también para las entidades que componen el modelo. En el caso del vigor del hospedador, este nos valdrá para estimar cómo es el flujo de energía entre planta y herbívoro, ya que con ésta variable queremos recrear cómo la plaga afecta a la fisiología de su hospedador. El vigor del hospedador en este ABM puede parecerse al concepto de biomasa disponible. La idea es que cada entidad hospedador empiece su vida en el modelo con un nivel de vigor determinado y ese nivel inicial se vea afectado por entradas y salidas de energía que repercutan en el aumento o disminución de esta variable. Las entradas vendrán determinadas por el metabolismo del árbol y las salidas en principio solo por la carga de defoliación por procesionaria que sufra el hospedador, o sea, por el consumo de biomasa provocado por la plaga. La salida de vigor tendrá relación a priori únicamente con el número

de individuos que hay en cada bolsón y con lo que consume cada uno por unidad de tiempo, lo cual está muy relacionado a su vez con el ‘estado de salud’ de las larvas. Ambas cuestiones son abarcadas dentro de la entidad bolsón como variables de estado de esa entidad.

Este vigor irá aumentando o disminuyendo en función de que sean o no parasitados por la procesionaria. Esta variable irá expresada en una escala del 1 al 100. La escala espacial irá determinada por la propia posición de cada una de las entidades hospedador y la escala temporal será el día.

5.4.3. Bolsón

Cada una de las entidades bolsón que exista dentro del modelo comprenderá a todos los individuos procedentes de una misma puesta, por tanto una sola entidad bolsón contemplará a muchos individuos que se van a comportar de una forma similar. Esto es posible gracias al comportamiento colonial que posee nuestra especie de estudio desde el momento de la eclosión de las larvas. Por tanto, esta entidad englobará la fase huevo y los cinco estadios larvarios de los que consta *Thaumetopoea pityocampa*.

Hemos definido cinco variables de estado para describir cada una de las entidades bolsón que existan en el modelo. Estas son la posición en la que se encuentre cada entidad bolsón, que será a su vez la posición de una entidad hospedador determinada; la orientación en la que se encuentre dentro del hospedador, que afectará a su ritmo de desarrollo; la fase de vida en la que se encuentren los individuos que la componen; el número de individuos en cada momento y el vigor del bolsón, que se referirá al ‘estado de salud’ de los individuos que componen cada bolsón.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **225**

Posición del Bolsón

Puesto que los bolsones se desarrollan sobre los pinos, la posición de la entidad bolsón estará directamente asociada a la posición de la entidad hospedador sobre la que se esté desarrollando. Por tanto esta variable se expresará con las coordenadas x , y y z (altura) de la entidad hospedador correspondiente. Esta variable coincidirá en un primer momento con la variable ‘Lugar de ovoposición’ de la entidad mariposa que dio lugar a la entidad bolsón, como se describe más adelante (ver Entidad Mariposas Emergidas en la sección 5.4.5). Después tendrá la posibilidad de variar su coordenada z dentro del mismo pino para buscar zonas con mayor insolación (Demolin, 1969) o incluso cambiar de pino si el hospedador ha sido completamente defoliado antes de que las larvas completen su desarrollo, cosa que ocurre en los momentos de pico poblacional.

Orientación del Bolsón

La orientación en la que se sitúe la entidad bolsón dentro del hospedador afecta al proceso de regulación térmica de los individuos que componen cada bolsón. Por lo que orientaciones con mayor insolación (y por tanto con mayor temperatura) favorecen el desarrollo y la digestión de estos organismos (Demolin, 1969; Hoch et al., 2009). Esta variable estará relacionada con la variable de estado de esta misma entidad que hemos denominado ‘Vigor del bolsón’ y que describimos más adelante. Las categorías mediante las cuales se expresará esta variable de estado serán Norte, Sur, Nordeste, Noroeste, Sureste, Suroeste, Este y Oeste (N, S, NO, NE, SO, SE, E, O). La escala espacial estará vinculada a la posición de la entidad bolsón y la escala temporal será un día. La escala temporal en este caso sí es importante, ya que una vez que los individuos que componen una entidad bolsón determinada son larvas, tienen movilidad y pueden ir

variando la ubicación de su bolsón dentro del mismo hospedador.

Estado o Fase

Como la entidad bolsón comprende diferentes fases de vida de la procesionaria, se hace necesaria una variable que determine cuál es el estado o fase en la que se encuentran los individuos que componen cada una de las entidades bolsón en cada momento. Dentro del modelo las cinco fases larvarias por las que pasa la procesionaria del pino las hemos agrupado en dos estados debido a su similitud en comportamiento. Hablaremos de larvas en estado E.L. (Early Larvae), constituidas por los dos primeros estadios larvarios, y larvas en estado L.L. (Later Larvae), correspondiente a las larvas de 3^o, 4^o y 5^o instar. Esta subdivisión está fundada en los requerimientos fisiológicos que poseen los estadios agrupados y con el momento del año en el que se lleva a cabo su desarrollo. Así las E.L. (instar 1^o y 2^o) son las larvas que se desarrollan en verano y principios de otoño y son más susceptibles a la calidad del alimento (Hódar et al., 2002). En el modelo esa calidad del alimento estará representada por la variable de la entidad hospedador ‘vigor del hospedador’. Los individuos pertenecientes a la fase L.L. (instar 3^o, 4^o y 5^o) son las larvas que se desarrollan durante el invierno, cuando las temperaturas son más extremas. Sus requerimientos están más en relación con la temperatura y cantidad de alimento disponible (Demolin, 1969; Hoch et al., 2009; Huchon & Demolin, 1970; Robinet et al., 2007; Hódar et al., 2002). La cantidad de alimento, dentro de nuestro modelo, estará relacionada con el número de bolsones que tenga la entidad hospedador sobre la cual se estén desarrollando.

Las diferentes categorías en las que se expresará esta variable de estado serán por tanto fase huevo, fase E.L. y fase L.L.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **227**

Número de individuos

Esta variable define el número de individuos que tiene la entidad bolsón a lo largo del tiempo. Dado que cada una de las fases de vida se ve afectada por tasas de mortalidad diferentes existen distintas ecuaciones dependientes de la variable ‘estado o fase’ de la entidad Bolsón. En un primer momento el número de individuos de una entidad bolsón dependerá del número de huevos inicial y cuantas larvas consigan nacer pero, llegado un punto del desarrollo larvario, los individuos de diferentes bolsones podrán unirse para formar un bolsón de mayor tamaño.

Esta variable se expresará como número de individuos, cuya escala espacial coincidirá con la posición de la entidad bolsón. La escala temporal será diaria y por tanto nos irá diciendo el número de individuos pertenecientes a cada una de las fases.

Vigor del Bolsón

Esta variable da idea del vigor o ‘estado de salud’ general de cada entidad bolsón, al igual que en la entidad anterior. El número de individuos que forman parte de una misma entidad bolsón está condicionado por las tasas de mortalidad que se van aplicando en cada momento, y esta cuestión afecta directamente a la salud de toda la colonia, ya que a menor número de individuos por bolsón peor termorregulación tendrá la colonia (Ronnas et al., 2010). Pero solo con el número de individuos no es posible tener una idea del grado de vigor que tienen los individuos. La cantidad de días en los que las larvas pueden comer y digerir el alimento gracias a la existencia de una temperatura adecuada (Hoch et al., 2009) condicionan el grado de debilitamiento que poseen las larvas, y del efecto de las mismas sobre el hospedador. Con esta variable simulamos una de tasa de debilitamiento de las larvas en estados E.L. y L.L. Por tanto no es

calculada hasta que los individuos del bolsón no están en fase E.L. Mediante esta variable es posible, por ejemplo, diferenciar el efecto defoliador que podrían ejercer dos bolsones de tamaño similar cuyas condiciones térmicas fuesen bien distintas. Por tanto, tiene que ver con el estado de salud de los individuos, independientemente del número y la fase en la que se encuentren. Nos dará información acerca del vigor y de la actividad defoliadora (a mayor vigor, más capacidad de defoliar) que tengan ese conjunto de individuos.

La variable se expresa de 0-100, su escala espacial irá vinculada a la posición de la entidad bolsón correspondiente, y la escala temporal será el día.

5.4.4. Grupo de Crisálidas

Ésta entidad englobará al conjunto de individuos que, al finalizar su desarrollo larvario, bajan de los pinos hospedadores constituyendo las conocidas procesiones para buscar un lugar donde pupar. Por tanto estará constituida por los individuos de la entidad bolsón que lleguen a fase L.L. y sobrevivan. Estos individuos elegirán un lugar de enterramiento para el proceso de crisolización. En este sentido la entidad se comportará, al igual que la entidad bolsón, como un grupo de individuos que reacciona del mismo modo debido a un comportamiento colonial y gregario. Para describir a cada una de las entidades grupo de crisálidas hemos definido un total de cuatro variables de estado: lugar y fecha de enterramiento, número de individuos, y días como crisálida.

Lugar de enterramiento

Para el cálculo de esta nueva posición de la colonia se tiene en cuenta la posición de la entidad bolsón de la que proviene el grupo de crisálidas en cuestión y también el paisaje que existe alrededor de

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **229**

dicha posición. Fundamentalmente afectará la variable ‘cobertura de suelo’ de la entidad paisaje, pero también otras como la ‘radiación solar’, y la humedad del suelo.

Esta variable será expresada con unas coordenadas x e y que se corresponderán con algún punto contemplado dentro de la entidad paisaje. Y no existirá una escala temporal porque la posición de enterramiento no variará con el tiempo y pertenece a un proceso que la entidad solo realiza una vez.

Número de individuos pupa

Esta variable define el número de individuos que constituye el grupo de larvas en fase L.L. que consigue enterrarse y formar crisálidas, que a su vez, sobrevivan. Para su cálculo se irán aplicando una serie de tasas de mortalidad por éxito de enterramiento, mortalidad por parasitación etc. Esta variable se expresará como número de individuos, su escala espacial estará vinculada a la posición de enterramiento de la entidad correspondiente y la escala temporal será el día.

Días como crisálida

El tiempo que cada uno de los individuos pase como crisálida será determinante para el proceso de individualización que se produzca con el paso a la entidad mariposa. Por tanto con esta variable estamos contemplando un aspecto individual y no colonial. Se aplicarán tasas de diapausa y se irá determinando en función de la cobertura del lugar de enterramiento y otras variables cuánto tiempo queda para la emergencia de cada individuo. Esta variable será expresada como número de días y no contempla escala espacial. La escala temporal es la diaria.

Vigor del Grupo de Crisálidas

Al igual que las demás medidas de vigor en otras entidades, mide el ‘estado de salud’ del grupo de crisálidas, que principalmente dependerá del vigor de la entidad bolsón de la que proviene y de las condiciones climáticas del lugar donde se entierren, ligadas fundamentalmente a la humedad del suelo, la radiación y sobre todo a la cobertura vegetal.

La expresión de esta variable será un porcentaje que vaya del 0 al 100. Y la escala espacial y temporal serán respectivamente la posición de enterramiento y el día.

5.4.5. Mariposas emergidas

Esta entidad representa la fase adulta de nuestra especie de estudio y va a ser la entidad que dé lugar a nuevas entidades bolsones, cerrando así el ciclo de la plaga. Su localización inicial en el espacio, el lugar de emergencia, coincidirá con las coordenadas de la variable ‘lugar de enterramiento’ de la entidad grupo de crisálidas. Cada una de las entidades mariposa estará definida por el sexo al que pertenezca, si es o no fecundada, en caso de que sí lo sea, el lugar que elija para ovopositar y de nuevo, por la variable que determine la exergía de cada mariposa, que nos servirá para determinar la cantidad de huevos por puesta que ponga cada una.

Sexo

Esta variable de estado determina el sexo de cada individuo. Dicho dato será necesario para simular el proceso de apareamiento. La función que lleva a cabo la asignación del sexo a cada individuo es aleatoria con el previo establecimiento de unas sex ratio determinado. Las categorías de esta variable obviamente serán macho o hembra y

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **231**

no tendrá ni escala temporal ni espacial.

Fecundación

Es necesario medir el éxito de fecundación de las hembras para establecer las puestas que darán lugar a las nuevas entidades bolsón. Para la determinación de este estado existirá un cierto componente estocástico. Las categorías que puede tomar esta variable son fecundada vs. no fecundada y tampoco procede establecer para esta variable una escala espacial o temporal.

Vigor de la mariposa

Esta variable servirá para ponderar el grado de salud de cada ejemplar y establecer una variabilidad en el número de huevos que cada entidad mariposa ovoposita. Básicamente estará condicionado por el desarrollo larvario previo que haya tenido cada mariposa, que en nuestro modelo se traduce a una vinculación directa con la variable 'vigor del bolsón'. Esto lo justificamos con el hecho de que esta entidad depende de las reservas generadas durante la fase larvaria ya que la especie objeto de estudio no se alimentan durante el periodo adulto, es decir, que los huevos son producidos íntegramente con los nutrientes obtenidos durante el desarrollo larvario. El valor de esta variable se expresará en un porcentaje del 1 al 100. La escala espacial y temporal no procede contemplarlas.

Lugar de ovoposición

El lugar de ovoposición variará en función de la posición de emergencia de las mariposas, que está determinada por la variable 'lugar de enterramiento' de la entidad grupo de crisálidas del que provenga la entidad mariposa. Será expresada mediante unas coordenadas x e y que se corresponderán con los datos de la variable

‘posición espacial’ de una entidad hospedador determinada, y la altura dentro del hospedados (z). La fecha de ovoposición será considerado el “día cero” como fase huevo de una nueva entidad bolsón.

5.5. Visión General y Planificación del Proceso

A continuación se describen cada uno de los procesos ejecutados según transcurre el tiempo de la simulación por las diferentes entidades del modelo, para conocer qué hace cada entidad y en qué orden. Los procesos relacionados con la entidad paisaje no se describen, puesto que sólo existe una actualización de los valores ambientales, de radiación, humedad y temperatura, adaptados a la componente tiempo. En el Anexo I de esta tesis se pueden encontrar los procesos descritos con mayor detalle. Cada uno de los procesos tiene asignado un código en dicho Anexo, al cual se hará referencia en este texto.

Para llevar a cabo la descripción de los procesos vamos a partir de un determinado momento del ciclo de vida de la procesionaria del pino, por ejemplo el momento en el que la puesta está sobre el pino hospedador. En este punto del ciclo de vida, para una entidad bolsón determinada, el primer proceso que se ejecuta es el cálculo del número de huevos que no son parasitados, y que por tanto pasaran más adelante a ser las larvas E.L. de esa entidad bolsón. Esto lo haremos calculando los huevos parasitados (proceso PRB-H.1) y los huevos no nacidos (PRB-H.2); lo hacemos así por el tipo de datos que tenemos para validar del Capítulo 1 de esta tesis. Nosotros vamos a simular el efecto diario de los parasitoides sobre las puestas suponiendo que su actividad depende de las condiciones climáticas y esta relación la vamos a aplicar según los datos que tenemos que vinculan directamente al parasitoide con la altitud.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.

Descripción de un modelo basado en agentes espacial y temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **233**

Una vez calculados los huevos que nacerán de la puesta se calcula el tiempo que pasan en fase huevo hasta que se conviertan en larvas E.L. (proceso PRB-H.3). Transcurrido dicho tiempo los individuos del bolsón pasan a ser larvas E.L. y es mediante el siguiente proceso (PRB-E.L.1) mediante el cual se calcula cuántas de estas E.L. sobreviven. Y a continuación se calcula el tiempo que pasan esos individuos en la fase E.L. hasta convertirse en L.L. (PRB-E.L.2). Una vez transcurrido ese tiempo las E.L. pasarán a estar en fase L.L. Y a continuación se llevará a cabo el cálculo de la supervivencia de las larvas en esta nueva fase (PRB-L.L.1). El número obtenido aquí serán las larvas que pasen a formar parte de la entidad crisálida. Una vez calculado el número de L.L. que sobreviven se calcula el tiempo que tardarán estas larvas en pasar a formar el grupo de crisálidas (PRB-L.L.2). Y de forma paralela a estos dos últimos procesos se llevará cabo el cálculo del vigor del bolsón (PRB-L.L.3).

A partir de aquí se llevan a cabo los procesos que tienen que ver con la Entidad Crisálida. El primero de ellos es la selección del lugar para enterrarse (PRC.1). Una vez seleccionado el sitio de enterramiento y partiendo del número de individuos calculado en el PRB-L.L.3, se calcula la cantidad de pupas que sobreviven (PRC.2). De cada uno de los individuos que sabemos que va a sobrevivir, se calcula, de forma independiente, el número de días que va a pasar como crisálida (PRC.3). Es en este proceso cuando se individualizan cada uno de los componentes que han formado las entidades Bolsón y posteriormente grupo de crisálidas. Y es aquí cuando se considera la posibilidad de diapausa de la pupas. Una vez que agotado ese periodo de tiempo calculado para una pupa determinada, ésta pasará a ser mariposa (entidad Mariposa Emergida). Antes de que esto ocurra se calcula y una vez calculado el proceso anterior de individualización de crisálidas, se determina el vigor de cada crisálida (PRC.4). El primer proceso que se lleva a cabo ya como entidad mariposa es la determinación de su sexo (PRM.1). Posteriormente se calcula cuales de ellas van a

sobrevivir (PRM.2) y, para aquellas que hayan sobrevivido y además hayan sido clasificadas como hembras, se determina si han sido o no fecundadas (PRM.3). Si ha resultado ser un individuo hembra fecundado, el siguiente proceso es seleccionar cual va a ser el lugar de ovoposición (PRM.4) para lo cual se tendrá en cuenta un parámetro de idoneidad de cada pino (PRH.2). Y el último proceso de la entidad mariposa será determinar la cantidad de huevos que pone (PRM.6). De esta forma se cerraría el ciclo, volviendo de nuevo a la fase huevo.

La entidad hospedador actualizará su valor de vigor acorde al paso del tiempo, y a la demanda requerida por los huéspedes modelados (PRH.1). Y posteriormente se actualiza el valor de idoneidad de hospedador (PRH.2)

A continuación se muestra un esquema general de la secuencia de procesos y su relación con las entidades y variables de estado (ver Figura 5.3).

5.6. Conceptos de diseño

El principio básico de este modelo es el diseño del concepto de la plaga de la procesionaria afectando a una zona de pinar concreto a lo largo del tiempo. Dicho concepto de plaga se trata desde la emergencia de tres partes fundamentales en el modelo: el comportamiento adaptativo de las distintas entidades que forman la procesionaria frente al clima, el uso/consumo que realizan de su hospedador, y las características del paisaje en el que se desarrolla la plaga. El comportamiento adaptativo, frente al hospedador y al entorno, que presentan las entidades relacionadas con la plaga (bolsón, crisálidas y mariposa), está basado tanto en los estudios realizados en esta tesis (ver capítulos 1, 2 y 3 para la fase bolsón y capítulo 4 para las fases crisálida y mariposa), como en la información existente en bibliografía sobre la dinámica poblacional de la procesionaria del

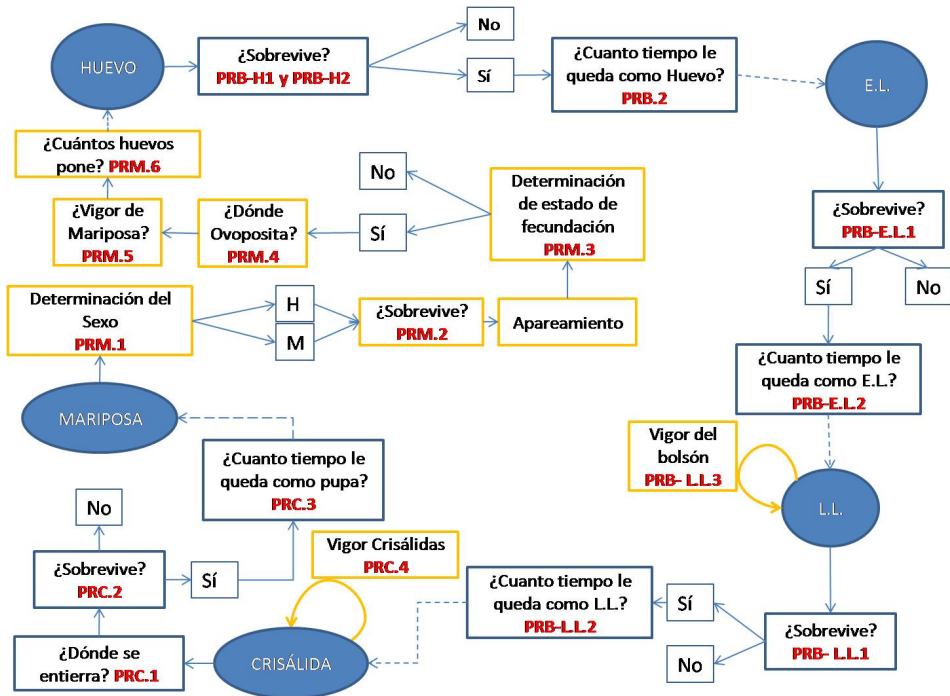


Figura 5.3: Procesos relacionados con la procesionaria y el orden en el que se llevan a cabo. En rojo se ven los códigos de cada uno de los procesos y en las cajas amarillas están los cálculos del vigor, que se señalizan junto a flechas circulares porque se recalculan en cada paso de tiempo mientras los individuos se encuentran en esa fase de su ciclo de vida. Paralelamente y de forma trasversal a los procesos que aquí se muestran, cada hospedador calcula su vigor, que se verá afectado negativamente por la defoliación de la procesionaria y positivamente por la ausencia de ésta, y su idoneidad, dependiente tanto de la densidad de pinos que tenga su alrededor como del vigor del hospedador.

pino. Toda esta información está debidamente representada mediante un conjunto de reglas en el Anexo I.

En el diseño propuesto se ha añadido el concepto de “vigor” como

medida de la capacidad de las entidades implicadas de mantener su propia actividad. Mediante este concepto, se justifican las decisiones realizadas desde las distintas entidades, buscando optimizar dicho parámetro, y por tanto adaptándose a las condiciones de cada momento. Sin embargo, no se ha considerado el aprendizaje de nuevos comportamientos o predicción de condiciones futuras que permitan mejorar el vigor obtenido en un determinado momento.

La detección de las condiciones climáticas, determinadas por la entidad Paisaje, es un factor importante en el desarrollo del modelo debido al factor limitante que condiciona, entre otros, la supervivencia de la especie de la plaga. A su vez, se establecen otros mecanismos de detección del medio, así como propiedades propias del espacio (radiación, humedad del suelo, etc), y del hospedador a “ocupar”.

El modelo incluye las siguientes relaciones:

- Paisaje-Hospedador: el incremento del vigor del hospedador dependerá del paisaje en el que se encuentre el mismo.
- Paisaje-Procesionaria: las condiciones climáticas, de radiación y humedad, condicionarán el desarrollo del huésped.
- Hospedador-Procesionaria: la buena salud del hospedador permitirá a la procesionaria mejor calidad de alimento, influenciando positivamente en su supervivencia.

Debido a la complejidad que entrañan algunos de los comportamientos de los organismos vivos, en este caso de la procesionaria, existen procesos que serán difíciles de modelizar, por ello, la componente estocástica nos ayudará a emularlos en los siguientes casos:

1. La selección del lugar de ovoposición estará determinada por una predilección de aquellas zonas del pino en el que la

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **237**

radiación solar sea mayor. En momentos de concurrencia de un individuo hospedador, se establecerán mecanismos estocásticos que permitan la selección de un lugar lo más apropiado posible dentro de las posibilidades existentes. Los datos bibliográficos en este sentido acotan la ecuación con respecto a la altura dentro del árbol hospedador y con respecto a la orientación de la puesta dentro del pino.

2. El número inicial de huevos por puesta estará condicionado por una regla con componente estocástica que permitirá seleccionar de entre un intervalo, establecido por la bibliografía analizada y los resultados obtenidos en el capítulo 1 de esta tesis, y condicionado por el vigor de la mariposa.
3. La parasitación de los huevos existentes en la primera de las fases del bolsón sabemos que depende de la altitud, pero debido a la complejidad previa del sistema, la parasitación tendrá una componente estocástica, dependiente de esa variable altitudinal pero obviando las condiciones climáticas y la presencia de las especies que los parasitan.
4. La parasitación de los individuos en la fase L.L. está condicionada por la presencia de diferentes parasitoides que afectan a los instar 3, 4 y 5. Al no tener datos concretos que nos permitan modelarlo, se establecerá una ecuación con una componente estocástica en la que se tengan en cuenta porcentajes de parasitación presentes en la bibliografía para estos instar.
5. La selección del lugar de enterramiento se realizará bajo la elección de un conjunto de lugares óptimos con una componente aleatoria.

6. Las tasas de mortalidad de pupas, calculadas a partir de datos bibliográficos y los resultados obtenidos en el capítulo 4 de esta tesis, se aplicarán de forma aleatoria sobre las crisálidas que posean cantidades de vigor similares.
7. Selección del sexo en la emergencia de las mariposas procedentes de los enterramientos. Este proceso será estocástico con un 50 % de probabilidad de ser hembra o macho.
8. Determinación del estado de la fecundación de las hembras será determinada por un proceso estocástico acotado por un porcentaje de éxito extraído de la bibliografía.

Debido al comportamiento gregario de las larvas desde un punto de vista de diseño, se han modelado como una única entidad (bolsón) con distintas fases. En este sentido, no se ha definido un comportamiento entre distintos individuos que modifique su forma de actuar o mejore su capacidad de adaptación al medio de forma individual.

Para la observación de la evolución de la plaga en el entorno emulado se han establecido las siguientes salidas ordenadas en distintas escalas espaciales:

1. Escala de Hospedador
 - a) Evolución del vigor medio de los hospedadores.
 - b) Número de bolsones por hospedador.
 - c) Número de hospedadores infectados.
 - d) Grado de infección del huésped en tiempo t y en $t-x$.
2. Escala de Huésped (plaga)
 - a) Número de individuos para las entidades de bolsón, crisálida y mariposa.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino. Descripción de un modelo basado en agentes espacial y temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **239**

b) Evolución del vigor medio de los individuos huésped.

3. Escala de Paisaje

- a)* Mapas de afección de la plaga. Esta salida podría considerarse como el método más adecuado para validar el modelo. Podemos usar la representación paisajística del estado de desarrollo de la plaga en un momento determinado para validar el funcionamiento de la simulación.
- b)* Mapas de sitios de enterramientos masivos de pupas. Esta salida podría ser una herramienta útil de gestión, por ejemplo para llevar a cabo la colocación de trampas con feromonas.
- c)* Mapas de zonas potencialmente en peligro de ser altamente defoliadas al año siguiente. Esta salida podría ser de gran utilidad como herramienta predictiva para los gestores del medio.

5.7. Inicialización

A continuación mostramos la inicialización establecida en cada una de las entidades diseñadas:

1. Paisaje: las variables de estado diseñadas son inicializadas basándonos en diversas fuentes de datos. Por un lado, las variables propias del espacio (orientación, altitud y cobertura vegetal) se basan en los datos generados por la REDIAM de la Junta de Andalucía. Las variables climáticas (temperatura, radiación y humedad) se establecen basándonos en la salida del modelo WiM-Med desarrollo por el Grupo de Dinámica de fluidos en el IIST.

2. **Hospedador:** para la zona seleccionada, se ha seguido un método mixto de selección manual de la posición de cada uno de los individuos hospedadores. El vigor previo del hospedador se realiza mediante un proceso estocástico en el caso de no existir información previa.
3. **Bolsón:** se seleccionarán un conjunto de hospedadores donde inicializar la posición del bolsón, y la cantidad de individuos en la fase inicial de huevo en función de la altitud, sin tener en cuenta, en este momento de inicialización, el vigor de las mariposas de las que provengan dichas puestas. Esta selección tendrá una componente estocástica basada en estudios previos sobre las zonas de máxima probabilidad de enterramiento de larvas.

5.8. Entrada de datos

El entorno del modelo cambiará con el paso del tiempo de la simulación (tick = 1 día) necesitando un conjunto de variables de entrada que actualizarán principalmente la entidad paisaje. De esta forma cada una de las variables ambientales que describen cada pixel del paisaje cambiará con cada tick de tiempo según los datos de la REDIAM utilizados y el modelo WinMed. A partir del cambio de estas variables se calcularán las demás variables que tengan dependencia del ambiente.

5.9. Submodelos

Todos los submodelos considerados en esta fase están representados en el Anexo I de este capítulo.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **241**

PRH.1

Este submodelo define el procedimiento mediante el cual se calcula el vigor del hospedador. Su vigor para un instante (t) dependerá de su estado en ($t-1$) más la cantidad de producción primaria que estará condicionada por el clima restándole el consumo que realiza cada uno de los bolsones existentes en el hospedador.

PRH.2

El cálculo de la idoneidad del hospedador permitirá a la mariposa seleccionar de entre los hospedadores disponibles en el momento de ovoposición. El cálculo estará basado en el número de vecinos existentes que limiten la cantidad de radiación solar disponible para el huésped, las condiciones climáticas y el vigor del hospedador.

PRB-H.1

El cálculo de la tasa de parasitación de huevos. Dicha tasa está correlacionada de forma inversa con la altitud.

PRB-H.2

El cálculo de los huevos no nacidos, que permitirá calcular el número final de individuos que pasan a la siguiente fase.

PRB-H.3

El cálculo del número de días que tardan en nacer los huevos de una puesta va a depender de las condiciones de temperatura y radiación del lugar donde se encuentre (orientación). Así, el número máximo y el número mínimo de días de desarrollo embrionario son tenidos en consideración para, a partir de un máximo, ir restando días si las

condiciones climáticas son las adecuadas para el desarrollo. Todas las larvas de una puesta nacerán a la vez.

PRB-EL.1

Este submodelo define el procedimiento mediante el cual se calcula el número de larvas E.L. que sobreviven. Así, el número de larvas en un tiempo (t) dependerá del número de larvas en ($t-1$) menos el número de individuos que mueren debido a la calidad de la comida. Para el cálculo de este número de larvas muertas se utilizará el vigor del hospedador (PRH.1) y se ponderará con un factor que transforme dicho valor en número de individuos determinado.

PRB-EL.2

Se partirá de un número máximo de días en esta fase, que irá disminuyendo con cada instante de tiempo, ponderado por los factores climáticos y de orientación.

PRB-LL.1

Este submodelo calcula el número de larvas L.L. que sobreviven. Así, el número de larvas en un tiempo (t) dependerá del número de larvas en ($t-1$) menos el número de individuos que mueren en relación a la cantidad y calidad de la comida, el parasitismo y las condiciones climáticas.

PRB-LL.2

Este submodelo se encarga de calcular los días necesarios hasta pasar a la siguiente fase, la crisálida. Dependerá fundamentalmente de las condiciones climáticas, que serán las que permitan la digestión de la comida digerida.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **243**

PRB-LL.3

El cálculo del vigor del bolsón se calculará en función del número total de individuos y el número de individuos iniciales en la fase L.L. La fusión de bolsones permitirá mejor las condiciones térmicas, y por consiguiente, la supervivencia de los individuos.

PRC.1

Este submodelo permitirá seleccionar el lugar de enterramiento de la entidad crisálida. Se aplicará una función multicriterio que permita escoger de entre la mejor cobertura existente en un radio de acción máximo de posible movimiento de las larvas de fase L.L. en el momento del enterramiento.

PRC.2

Este submodelo define el procedimiento mediante el cual se calcula el número de crisálidas que sobreviven. Así, el número de pupas en un tiempo (t_0) dependerá del número de larvas L.L. ($t-1$) menos el número de individuos que mueren durante el enterramiento teniendo en cuenta el tipo de cobertura vegetal del lugar donde se entierren. Después de esto se calculará propiamente el número de pupas que sobreviven en un momento t que dependerá del número de individuos en $t-1$ menos un factor que dependa de las condiciones del clima, del tipo de cobertura vegetal y de la parasitación o depredación que sufran en esta fase de pupa. Este valor se ponderará con un factor que transforme dicho valor en un número de individuos determinado.

PRC.3

Cálculo del tiempo restante como pupa. El número de individuos asociados a la entidad podrá ir disminuyendo el tiempo necesario

para pasar a la entidad mariposa. Se han considerado las condiciones climáticas como el factor determinante en esta fase.

PRM.1

Mediante este submodelo se determina el sexo al que pertenece cada una de las mariposas que consigue emerger. Es un proceso aleatorio, el 50 % de las mariposas emergidas serán hembras y el otro 50 % machos.

PRM.2

Cálculo de la supervivencia de las mariposas en la que se tiene en cuenta ante todo la depredación por murciélagos.

PRM.3

Submodelo que procesa la variable fecundada para las mariposas hembras. Se tendrá en cuenta un % de fertilidad preestablecido, condicionado a la existencia de mariposas macho en la zona y momento de emergencia.

PRM.4

La selección del hospedador estará condicionado por el posible rango de acción de la mariposa y la idoneidad asociada a cada hospedador. Se determinará a su vez, la altura y la orientación dentro del hospedador del lugar elegido por la mariposa.

PRM.5

Este submodelo ofrece el dato correspondiente al vigor de cada mariposa, que será iguala al vigor de la pupa de la que proviene.

5 Modelo integral del ciclo biológico de la procesionaria del pino.
Descripción de un modelo basado en agentes espacial y
temporalmente explícito sobre la dinámica poblacional de la especie
dentro del Parque Nacional de Sierra Nevada. **245**

WiMMed

Este submodelo permite obtener mapas de variables climáticas para un área espacial y un periodo temporal determinado. WiMMed es un modelo hidrológico y de sedimentos completo, distribuido y físico, desarrollado en el Grupo de Dinámica Fluvial e Hidrología de la Universidad de Granada (Herrero, 2007).

Anexo I

ANEXO I

Descripción de los procesos y submodelos enumerados en el Capítulo 5. Con respecto a la entidad Paisaje no aparece ningún proceso descrito en esta tabla porque no tiene ningún proceso impuesto, tan solo va cambiando los valores ambientales conforme va pasando el tiempo. Cada uno de los procesos descritos está vinculado a un código que será la referencia en el texto. Todos comienzan por las siglas PR (de proceso) y están seguidos por la primera inicial de la entidad a la que corresponden y por un número. En la columna *Observaciones* se detallan las evidencias científicas y resultados obtenidos del desarrollo de este trabajo y se detalla la procedencia de las observaciones realizadas.

Entidad Hospedador		
Proceso	Regla	Observaciones
<p>PRH.1 Cálculo del Vigor del Hospedador</p>	<p>Vigor de Hospedador (t) = Vigor pino (t-1) + Producción primaria árbol (clima) - Consumo Bolsón E.L. (número de individuos) - Consumo Bolsón L.L. (número de individuos)</p>	<p>La producción primaria árbol permitirá recuperar vigor a la entidad cuando no tenga carga de parásitos. Ésta producción primaria estará en relación con las condiciones climáticas.</p> <p>Sobre el vigor del pino afectará de forma negativa el consumo de acículas por parte de la procesionaria, y ese consumo será directamente proporcional al número de individuos que tengan los bolsones que habiten en un pino.</p>

<p>PRH.2 Cálculo de la idoneidad del Hospedador- Huésped</p>	<p>Idoneidad (t) = Disposición espacial del hospedador + Vigor del hospedador (t)</p>	<p>La idoneidad del hospedador se medirá en función del número de vecinos existentes en las distintas orientaciones. A mayor densidad de pinos en un rodal, menor % de pinos afectados por procesionaria (Régolini et al., 2014).</p> <p>Un hospedador que no tenga vecinos en una orientación Este será más idóneo puesto que recibirá más radiación, mejorando la supervivencia de las larvas (Demolin, 1969).</p> <p>Las hembras de procesionaria tienden a poner huevos en zonas soleadas del árbol (Moore et al. 1988).</p> <p>En esta medida de idoneidad tendremos en cuenta el vigor del pino, para que ante hospedadores con la misma densidad de pinos alrededor la procesionaria prefiera al más saludable, al que esté más saludable y tenga mayor vigor.</p>
---	--	---

Entidad Bolsón – Fase Huevo		
Código del proceso	Regla	Observaciones
<p>PRB-H.1 Cálculo del número de huevos parasitados</p>	<p>N_huevos_parasitados = + Condicionante Alitudinal + Condiciones climáticas</p>	<p>A mayor altitud, menos parasitación (Capítulo 1).</p> <p>Los datos del Capítulo 1 servirán para validar este proceso.</p>
<p>PRB-H.2 Cálculo de los huevos no nacidos</p>	<p>N_huevos_no_nacidos = + Condicionante Alitudinal + Condiciones climáticas</p>	<p>De la puesta realizada por la mariposa, podemos diferenciar no solo entre huevos parasitados y huevos nacidos también hay huevos no nacidos (Capítulo 1).</p>

<p>PRB-H.3 Cálculo del tiempo que le faltan a los huevos en nacer y pasar a la siguiente fase</p>	<p>$N_ticks(0)$ = Número de días máximos en esta fase</p> <p>$N_ticks(t) = N_ticks(t - 1) - 1$ (tick)</p> <ul style="list-style-type: none"> - Condiciones climáticas - Orientación en el hospedador 	<p>Esta regla establece un máximo de días necesario y va decreciendo en función de las buenas condiciones climáticas y la orientación del bolsón dentro del hospedador.</p> <p>El número máximo como huevos es de 45 días y el mínimo es de 25 (Demolin, 1969).</p>
--	---	---

Entidad Bolsón – Fase E.L		
Código del proceso	Regla	Observaciones
<p>PRB-EL.1 Cálculo de la supervivencia de las larvas L1</p>	<p>$N_individuos(t) = N_individuos(t - 1)$</p> <ul style="list-style-type: none"> - Calidad comida (hospedador, t) - Condiciones climáticas - Orientación en el hospedador 	<p>Se necesitan temperaturas nocturnas superiores a 0°C para que salgan a alimentarse (Demolin, 1969).</p> <p>La temperatura diurna necesaria para permitir la digestión de alimentos tiene que ser superior a 9°C (Hoch et al., 2009).</p> <p>A los primeros instars (1 y 2), lo que en el modelo hemos agrupado en la fase E.L., afecta a la supervivencia la calidad del alimento (Hódar et al., 2002).</p>

<p>PRB-EL.2 Cálculo del tiempo restante en pasar a ser L2</p>	<p>$N_ticks(0) =$ Número de días máximo en esta fase.</p> <p>$N_ticks(t) = N_ticks(t-1) - T(tick)$</p> <ul style="list-style-type: none"> - Condiciones climáticas - Orientación el hospedador 	<p>Las condiciones climáticas, en concreto la temperatura mínima de la noche, va a condicionar que puedan crecer adecuadamente y que adelanten su paso a la siguiente fase.</p> <p>La temperatura y por tanto la orientación del bolsón va a ser importante en el desarrollo de las larvas (Demolin, 1969).</p>
--	---	---

Entidad Bolsón – Fase L.L.

Código del proceso	Regla	Observaciones
<p>PRB-LL.1 Cálculo de la supervivencia de las larvas L2</p>	<p>$N_individuos(t) = N_individuos(t-1)$</p> <ul style="list-style-type: none"> - Calidad comida(hospedador, t) - Parasitismo (t, Altitud) - Condiciones climáticas 	<p>La calidad y cantidad de comida en esta fase, influirán en el número de individuos que sobreviven. Buena calidad y cantidad, sobrevivirán más individuos (Hódar et al., 2002).</p> <p>Proporción de parasitismo a final de 4º instar por <i>Phryse caudata</i> tiene un rango de 2.1±0.1% a 22.1±5.8%, y está relacionado negativamente con la temperatura en los primeros días de esta fase (Pimentel et al., 2011).</p> <p>La tasa máxima de parasitación por <i>Phryse caudata</i> es del 10% y la mortalidad por afeción del hongo <i>Beauveria bassiana</i> está entre 5-20% (Battisti et al., 2015).</p> <p>La temperatura dentro del bolsón se puede relacionar con la radiación: $T_i = T_{maxi} + (i \times 1,5)$, donde T_{maxi} es el máximo absoluto registrado a cubierto e i</p>

		<p>es la duración de horas de insolación por día (Demolin, 1969).</p> <p>(-7 °C): LLT (Low Lethal Temperature) de una larva aislada de 4° y 5° instar (Demolin, 1969).</p> <p>(-12°C) durante más de 10 horas: LLT para una colonia de tamaño medio (± 200 larvas) (Huchon & Demolin, 1970).</p> <p>Una media del 70.4% de las larvas sobrevive a -17°C durante una hora (Hoch et al., 2009).</p> <p>El rango de % de mortalidad de larvas en instar 3, es de 23\pm4% a 62\pm7% y estuvo relacionado negativamente con precipitación y temperatura (Pimentel et al., 2011)</p> <p>A temperatura de entre 9°C/ -5° el 90 % de las larvas son capaces de resistir 8 semanas. Si las condiciones son de 0°/-5° la supervivencia disminuye a partir de la segunda semana (Hoch et al., 2009)</p> <p>9 ° C / - 10 ° C: 3% supervivencia después de 2 semanas y 0 ° C / -10 ° C: 10% supervivencia después de 2 semanas (Hoch et al., 2009) .</p>
<p>PRB-LL.2 Cálculo del tiempo restante en pasar a ser crisálidas</p>	<p>$N_ticks(0)$ = Número de días máximo en esta fase. $N_ticks(t) = N_ticks(t-1) - T(tick)$ - Condiciones climáticas</p>	<p>La duración del desarrollo larvario no puede ser mayor a 5 meses en condiciones óptimas (Demolin, 1969).</p> <p>La duración del desarrollo larvario está positivamente relacionado con la precipitación y la temperatura min de octubre y negativamente relacionado con la radiación que reciba el bolsón (Pimentel et al., 2011).</p> <p>Años más húmedos comienzo de fase pupa en Marzo. (Pimentel et al., 2011).</p> <p>Años más secos comienzo fase pupa en Febrero. (Pimentel et al., 2011).</p> <p>Orientación sombra, cuando se suceden días con $T_{max} < 20^{\circ}C$ la colonia no evoluciona y existe una disminución progresiva de tomas de alimentación y producción de seda en cualquier fase larvaria (Demolin, 1969).</p>

<p>PRB-LL.3 Cálculo del vigor del Bolsón</p>	<p>Vigor del Bolsón = Número de individuos actuales + Número de individuos iniciales en esta fase</p>	<p>Bolsones con baja cantidad de vigor del bolsón tendrán condiciones de salud menores, y supondrá una ventaja para los individuos de la colonia fusionarse con bolsones existentes en el mismo hospedador. Así aumentará su probabilidad de supervivencia.</p> <p>Cuando la temperatura de la colonia llega a los 10°C se pone en marcha para buscar otro lugar con mayor iluminación y cuando encuentran un lugar con T>20°C paran y tejen nido, al día siguiente si no está al sol, repiten procedimiento hasta encontrar una ubicación mejor dentro del hospedador (Demolin, 1969).</p>
---	--	--

Entidad Crisálida		
Código del proceso	Regla	Observaciones
<p>PRC.1 Elección del lugar de enterramiento</p>	<p>Zona enterramiento = + Cobertura del lugar en un orden de preferencia + Menor distancia de entre las mejores coberturas en un radio máximo de 30m + Lugar con mejor insolación</p>	<p>Las larvas en el momento de buscar un lugar para enterrarse se mueven en un radio de aproximadamente 30 m.</p> <p>Entre los lugares disponibles en ese radio prefieren los lugares con más insolación, por tanto entre zonas con diferente hábitats prefieren open-matorral y bosque en ese orden (Capítulo 4)</p>
<p>PRC.2 Cálculo de la supervivencia de las crisálidas</p>	<p>N_individuos(0) = N_individuos en L2 - Tasa mortalidad según cobertura</p>	<p>En open el éxito de crisalización fue de 39.4±6.5% (Capítulo 4). Éxito de crisalización en matorral fue del 2.7±0.7% (Capítulo 4). Éxito de crisalización en bosque fue de 0.7±0.7% (Capítulo 4).</p>

	<p>N_individuos(t) = $N_individuos(t-1)$ - Condiciones climáticas - Parasitismo (t)</p>	<p>Valores extremos de humedad y temperatura del suelo (altos o bajos) tienen un efecto negativo sobre la supervivencia de pupas. Demolin (1974); Markalas (1989).</p> <p>La supervivencia de pupas aumenta cuando aumenta la humedad relativa y temperatura durante los meses siguientes al enterramiento (Abril y Mayo) Dulaurent et al. (2011).</p> <p>Tasa de mortalidad de pupas por parasitación de <i>Villa brunnea</i> es de 35% Battisti (2014).</p> <p>Mortalidad por hongo <i>Beauveria</i> es 5-20% Battisti (2014).</p> <p>La emergencia de mariposas en matorral fue de 4.8±1.1% de las larvas enterradas en ese hábitat. (Capítulo 4).</p> <p>El porcentaje de emergencia de mariposas en Open fue de 12.3±1.9% del total de larvas que consiguió enterrarse. (Capítulo 4).</p> <p>El 94,6% de las larvas se enterraron con éxito. (Capítulo 4).</p>
<p>PRC.3 Cálculo del tiempo restante como pupa</p>	<p>N_ticks(0) = Número de días máximo en esta fase. $N_ticks(t) = N_ticks(t - 1) - 1$ (tick) - Condiciones climáticas</p>	<p>Diapausa de pupas en Open es de 5.3% (Capítulo 4). Diapausa de pupas en matorral de 1,3 % (Capítulo 4). Diapausa en Bosque fue de 0,7% (Capítulo 4).</p> <p>La humedad condiciona la fenología de emergencia. A más humedad en verano, antes es la emergencia (Capítulo 4).</p> <p>La emergencia de los adultos va a depender mucho de la temperatura. (Demolin, 1969; Huchon & Demolin, 1971; Pimentel, Ferreira, & Nilsson, 2010).</p>

<p>PRC.4 Cálculo del vigor de las crisálidas</p>	<p>Vigor de la crisálida = Vigor del bolsón del que provienen – Condiciones climáticas</p>	<p>El vigor de la crisálida partirá siendo el mismo que el del bolsón del que proviene la crisálida y este valor se verá afectado por las condiciones climáticas que tengan lugar durante su etapa como crisálida.</p>
---	---	--

Entidad Mariposa		
Código del Proceso	Regla	Observaciones
<p>PRM.1 Determinación del Sexo</p>	<p>Sexo = Aleatorio 50% - H o M</p>	<p>Se determinará el sexo de cada mariposa emergida aleatoriamente partiendo de una sex ratio 1:1.</p>
<p>PRM.2 Cálculo de la supervivencia</p>	<p>N_mariposas(t) = N_mariposas(t-1) – Depredación</p>	<p>En los momentos de máxima emergencia de mariposas de procesionaria hay un aumento de depredación por murciélagos(Charbonnier, Barbaro, Theillout, & Jactel, 2014).</p>
<p>PRM.3 Determinación del estado de fecundación</p>	<p>Fecundada = Aleatorio en un % y en función de densidad de la presencia de machos en el entorno</p>	<p>Para la determinación de la fecundación se tendrá en cuenta un % de probabilidad en función del momento de emergencia, dado que los primeros y los últimos individuos en emerger tendrán menos probabilidades de encontrar pareja, porque habrá menos mariposas (distribución normal).</p>

<p>PRM.4 Selección del lugar de ovoposición</p>	<p>Selección_hospedador = Distancia y su orientación + Calidad hospedador + Orientaciones disponibles en el hospedador para la ovoposición.</p>	<p>Se producen infestaciones (medidas en % pinos afectados) altas en las orientaciones SW y W. Medias en orientaciones NW, S, SE y E. Y bajas en la N y NE (Régolini et al., 2014).</p>
<p>PRM.5 Cálculo del vigor de la mariposa</p>	<p>Vigor de la mariposa = Vigor de la Crisálida</p>	<p>Esta variable en el mejor de los casos será igual al vigor del bolsón del que provienen estos adultos.</p>
<p>PRM.6 Número de huevos de la puesta</p>	<p>N_huevos = Vigor_mariposa + Condicionante Altitudinal</p>	<p>Se ha observado que tanto <i>P. nigra</i> como <i>P. sylvestris</i> tienen tamaños de puestas muy similares con unos 193.2±4.5 huevos de media (Capítulo 1 de esta tesis).</p>

Capítulos de la tesis utilizados:

Capítulo 1: Estudio de la morfología de las puestas, parasitación y eficacia biológica de la Procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) a lo largo de un gradiente

Capítulo 4: Out of sight, out of mind? Habitat and climate determine the fate of buried pupae of a forest pest.

Bibliografía

- Bauer, A. L., a.a. Beauchemin, C., & Perelson, A. S. (2009). Agent-based modeling of host–pathogen systems: The successes and challenges. *Inf. Sci. (Ny)*, 179(10), 1379–1389.
- Bonet-García, F., Pérez-Pérez, R., Benito, B., Pérez-Luque, A., & Zamora, R. (2013). Documentación de modelos y flujos de trabajo: el siguiente reto en el manejo de información ecológica. *Ecosistemas*, 22(3), 37–45.
- Bousquet, F., & Le Page, C. (2004). Multi-agent simulations and ecosystem management: a review. *Ecol. Modell.*, 176, 313–332.
- DeAngelis, D., & Mooij, W. (2003). In praise of mechanistically-rich models. In C. Canham, J. Cole, & W. Lauenroth (Eds.) *Model. Ecosyst. Sci.*, (pp. 63–82). Princeton, New Jersey, princeton ed.
- Demolin, G. (1969). Bioecología de la "procesionaria del pino" *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climáticos. *Bol. del Serv. Plagas For.*, 12, 9–24.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011). A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, 261(6), 1069–1076.
- Esteban-Parra, M. J., Rodrigo, F. S., & Castro-Diez, Y. (1995). Temperature trends and change points in the northern Spanish plateau during the last 100 years. *Int. J. Climatol.*, 15, 1031–1042.
- Fegraus, E., Andelman, S., Jones, M., & Schildhauer, M. (2005). Maximizing the value of ecological data with structured metadata:

- an introduction to ecological metadata language (EML) and principles for metadata creation. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, 86, 158–168.
- Fernández, N., Delibes, M., & Palomares, F. (2006). Landscape Evaluation In Conservation: Molecular Sampling And Habitat Modeling For The Iberian Lynx. *Ecol. Appl.*, 16, 1037–1049.
- Gilbert, N. (2004). Agent-based social simulation : dealing with complexity. *Complex Syst. Netw. Excell.*, 9(25), 1–14.
- Gotts, N. M., Polhill, J. G., & Law, A. N. R. (2003). Agent-based simulation in the study of social dilemmas. *Artif. Intell. Rev.*, 19(1), 3–92.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., & Huse, G. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Modell.*, 198(1-2), 115–126.
- Grimm, V., Berger, U., Deangelis, D., Polhill, J. G., Giske, J., & Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol : a review and first update. *Ecol. Modell.*, 221, 2760–2768.
- Grimm, V., & Railsback, S. F. (2005). *Individual-based modeling and ecology*. Princeton, New Jersey, princeton ed.
- Hanson, P., Amthor, J., Wullschleger, S., Wilson, K., Grant, R., Hartley, A., Hui, D., Hunt, E., Johnson, D., Kimball, J., King, A., Luo, Y., McNulty, S., Sun, G., Thornton, P., Wang, S., Willians, M., Baldocchi, D., & Cushman, R. (2004). Oak Forest Carbon and Water Simulations : and Evaluations Model Intercomparisons Against Independent Data. *Ecol. Monogr.*, 74, 443–489.

- Herrero, J. (2007). *Modelo físico de acumulación y fusión de la nieve. Aplicación a Sierra Nevada (España)*. Ph.D. thesis, Universidad de Granada.
- Hoch, G., Toffolo, E., Netherer, S., Battisti, A., & Schopf, A. (2009). Survival at low temperature of larvae of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* from an area of range expansion. *Agric. For. Entomol.*, 11(3), 313–320.
- Hódar, J. A., Castro, J., & Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conserv.*, 110, 123–129.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine. *Biodivers. Conserv.*, 13, 493–500.
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Castro, J. (2002). Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecol. Entomol.*, 27, 292–301.
- Huchon, H., & Demolin, G. (1970). La bioécologie de la processionnaire du pin. *Rev. For. Française Fasc. thématique "La lutte Biol. en forêt"*.
- Huchon, H., & Demolin, G. (1971). La bioécologie de la Processionnaire du pin. Dispersion potentielle- Dispersion actuelle. *Phytoma*, 23, 11–20.
- Izquierdo, L., Galán, J., Santos, J., & Olmo, R. (2008). Modelado de sistemas complejos mediante simulación basada en agentes y

- mediante dinámica de sistemas. *EMPIRIA. Rev. Metodol. Ciencias Soc.*, 16, 85–112.
- López Paredes, A., & Hernández Iglesias, C. (2008). *Agent Based Modelling in Natural Resource Management..* Madrid, España, insisoc ed.
- Mansury, Y., & Deisboeck, T. (2004). Simulating the time series of a selected gene expression profile in an agent-based tumor model. *Phys. D Nonlinear Phenom.*, 196(1-2), 193–204.
- Masutti, L., & Battisti, A. (1990). *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff) in Italy. Bionomics and perspectives of integrated control. *J. Appl. Entomol.*, 110, 229–234.
- Pimentel, C., Calvão, T., & Ayres, M. P. (2011). Impact of climatic variation on populations of pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* in a core area of its distribution. *Agric. For. Entomol.*, 13(3), 273–281.
- Pinol, J., Terradas, J., & Lloret, F. (1998). Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Clim. Change*, 38, 345–357.
- Plaszczak, P., & Wellner, R. (2005). *Grid Computing. The Savvy Manager's Guide..* San Francisco, publishers ed.
- Rebollo, S., Moneo, I., Vega, J. M., Herrera, I., & Caballero, M. L. (2002). Pine processionary caterpillar allergenicity increases during larval development. *Int. Arch. Allergy Immunol.*, 128, 310–314.
- Régolini, M., Castagneyrol, B., Dulaurent-Mercadal, A.-M., Piou, D., Samalens, J.-C., & Jactel, H. (2014). Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *For. Ecol. Manage.*, 334, 185–192.

- Robinet, C., Roques, A., & Battisti, A. (2007). Effects of climate change on the pine processionary moth range expansion : observations and predictions. Tech. Rep. 2006.
- Rodo, X., & Comin, F. (2001). Fluctuaciones del clima mediterraneos: conexiones globales y consecuencias regionales. In R. Zamora, & F. Pugnaire (Eds.) *Ecosistemas Mediterr. Anal. Func.*. Madrid, Spain: CSIC-AEET, textos uni ed.
- Ronnas, C., Larsson, S., Pitacco, A., & Battisti, A. (2010). Effects of colony size on larval performance in a processionary moth. *Ecol. Entomol.*, 35, 436–445.
- Rosenberg, A. A., Bolster, W. J., Alexander, K. E., Leavenworth, W. B., Cooper, A. B., & McKenzie, M. G. (2005). The history of ocean resources: modeling cod biomass using historical records. *Front. Ecol. Environ.*, 3, 78–84.
- Smajgl, A., & Bohensky, E. (2013). Behaviour and space in agent-based modelling: Poverty patterns in East Kalimantan, Indonesia. *Environ. Model. Softw.*, 45, 8–14.
- Tesfatsion, L. (2002). Agent-Based Computational Economics : Growing Economies from the Bottom Up. *Artif. Life*, 8(1), 55–82.
- Tesfatsion, L. (2003). Agent-based computational economics : modeling economies as complex adaptive systems. *Inf. Sci. (Ny)*., 149, 263–269.
- Toffolo, E., Bernardinelli, I., Stergulc, F., & Battisti, A. (2006). Climate Change and Expansion of the Pine Processionary moth, *thaumetopoea pityocampa*, in Northern Italy. In *IUFRO Work. Party 7.03.10 Proc. Work.*, (p. 331). Gmunden, Austria.

- Vega, J. M., Vega, J., Vega, M. L., Moneo, I., Armentia, A., & Sánchez, B. (2003). Skin reactions to pine processionary caterpillar. *Allergy*, *58*, 87–88.
- Vicsek, T. (2002). Complexity: The bigger picture. *Nature*, *418*(6894), 131–131.
- Zhou, J., Ma, S., & Hinman, G. W. (1996). Ecological exergy analysis: A new method for ecological energetics research. *Ecol. Modell.*, *84*, 291–303.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2011). *Analysing Ecological Data*, vol. 36.

6

DISCUSIÓN GENERAL

Con la presente tesis se ha avanzado en el conocimiento sobre distintos aspectos de cada una de las fases del ciclo de vida de la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa*, en relación con los parasitoides y depredadores, la calidad de la planta como alimento y el clima. Se han analizado distintas cuestiones clave en torno a esos aspectos que afectan a la dinámica poblacional de la procesionaria del pino a lo largo de todo su ciclo vital: desde la fase huevo (capítulos 1 y 2) hasta la fase adulta (capítulo 4), pasando por la fase larva y pupa (capítulos 3 y 4 respectivamente). La intención no solo ha sido aproximarnos a un mayor conocimiento de esta importante plaga forestal, sino también avanzar en el estudio de cuestiones y técnicas de modelización que pueden ayudar en la gestión adaptativa de la especie, en un momento en el que la expansión altitudinal y latitudinal de la procesionaria, ligada al cambio climático, es más que evidente (Hódar & Zamora, 2004; Battisti et al., 2005; Robinet et al., 2007; Roques et al., 2015).

Procesionaria del pino y las altas cumbres

Nuestra área de estudio nos ha permitido tener una visión detallada de las zonas de alta montaña, que son sitios con especial sensibilidad al cambio climático (Moreno et al., 2005; Pepin et al., 2015). Los resultados obtenidos demuestran que es en las cotas más elevadas en las que la procesionaria del pino tiene un mayor éxito, corroborando el hecho de que las defoliaciones sean más intensas en las zonas de alta montaña (Hódar et al., 2012). Ese mayor éxito se puede relacionar con dos cuestiones derivadas de nuestros estudios. Por una parte, es en esas zonas donde la especie tiene un número significativamente mayor de huevos nacidos, debido principalmente a la falta de acoplamiento entre la procesionaria y sus parasitoides (Capítulo 1). El cambio climático está modificando no solo la distribución y diversidad de especies (Theurillat & Guisan, 2001), sino también las interacciones

interespecíficas, pudiendo cambiar su fuerza y signo de interacción (Leonard, 2000; Sanford, 1999). Este es un claro ejemplo en el que los cambios en la distribución de la procesionaria del pino debidos al aumento de la temperatura están produciendo un cambio en las relaciones interespecíficas que, en este caso, conlleva a un aumento del éxito de la plaga (Hódar et al., 2009). La hipótesis de la “liberación de enemigos” (en inglés, Enemy Release Hypothesis) sugiere que el éxito inicial de las especies invasoras podría estar relacionado con la de la escasez y la mala adaptación de sus enemigos naturales, como depredadores y parasitoides, en el medio ambiente invadido (Colautti et al., 2004; Keane & Crawley, 2002; Liu & Stiling, 2006). Esta hipótesis fue desarrollada principalmente en el contexto de las invasiones biológicas causadas por individuos transportados desde zonas remotas, donde la probabilidad de transporte de enemigos naturales junto con el anfitrión es bastante baja (Colautti et al., 2004; Nicholls et al., 2010). Pero algunos estudios recientes sugieren que esta hipótesis podría aplicarse también a las especies que están aumentando su área de distribución natural de forma gradual, incluso sin que exista una colonización a larga distancia (Menéndez et al., 2008; Hódar & Zamora, 2009). Al igual que en nuestro estudio, ha habido algunos trabajos que han detectado en otros lepidópteros un desajuste entre los parasitoides y su hospedador en lugares de reciente expansión (Grabenweger et al., 2010; Gröbler & Lewis, 2008). Es previsible que estos parasitoides sigan los cambios de distribución de sus especies hospedadoras a la vez (lo cual no se da en nuestro caso), o con un retraso temporal debido a una capacidad de dispersión inferior o a una limitada capacidad para detectar al hospedador cuando todavía se encuentra en bajas densidades (Kohnen et al., 2012; Stone et al., 2012). En este último caso, las tasas de parasitismo se reducirán significativamente cerca de los nuevos límites de la gama de huéspedes (Auger-Rozenberg et al., 2015).

La segunda cuestión derivada de nuestros resultados, que apoya

el hecho de que en las cotas más elevadas exista un mayor éxito de la procesionaria del pino, está relacionada con estudios relacionados con la fase pupa de esta memoria de tesis (Capítulo 4). Hemos visto cómo será en las zonas donde el peso del cambio climático sea mayor que los cambios de uso de suelo, donde las pupas tengan una mayor tasa de supervivencia y a su vez donde se encuentren unas condiciones de humedad que beneficien el adelanto de la fenología de emergencia de las mariposas, hecho determinante en las zonas de alta montaña, donde las condiciones climáticas extremas llegan antes que a cotas menos elevadas. Las altas cumbres son especialmente vulnerables al aumento de la temperatura que se está produciendo (Beniston et al., 1997; Pepin et al., 2015) y por tanto son zonas donde se cumple la condición de que, al menos a priori, el cambio climático tenga un mayor peso que los cambios de uso del suelo, lo que convierte a estas zonas en un escenario exitoso para la fase pupa de la procesionaria. Si a esto añadimos que, al menos en nuestra región, en estas zonas hay grandes masas homogéneas de pinares de repoblación y que como hemos visto, existe una menor presión parasítica sobre las puestas en dichas áreas, se suman una serie de condiciones que favorecen la propagación de la plaga en estas altitudes. Hecho que previsiblemente se continuará en el tiempo.

Los enemigos naturales de la procesionaria del pino

A lo largo de toda la cuenca del Mediterráneo existe una rica comunidad de parasitoides y depredadores asociada a la procesionaria del pino (Battisti et al., 2015). La mayoría de estas especies ataca específicamente a una etapa de desarrollo particular del hospedador, ya sean los huevos, las larvas en alguno de sus instars, las pupas o los adultos. A lo largo de esta tesis doctoral hemos trabajado con dos grupos de potenciales enemigos naturales y ambos reducen el número inicial de larvas del bolsón, afectando a la fase huevo. Nuestro

objetivo ha sido avanzar en el estudio de las relaciones establecidas entre nuestros dos grupos de estudio y la procesionaria del pino. Los enemigos naturales estudiados han sido por una parte con los parasitoides de los huevos y por otra con los Efipigéridos, depredadores de huevos. Con los resultados obtenidos en el Capítulo 2 de esta tesis hemos comprobado que los efipigéridos (y más concretamente, *Steropleurus andalusius*), que en alguna ocasión habían sido señalados como posibles controladores naturales (Demolin & Delmas, 1967; López-Sebastián et al., 2004), no son lo suficientemente específicos como para tenerlos en consideración en la lucha biológica contra esta plaga, debido fundamentalmente a la falta de respuesta por parte de los depredadores ante el aumento de densidad de puestas de procesionaria y a la baja sincronía fenológica entre ambas especies.

Entre los parasitoides himenópteros que afectan a las puestas han sido ampliamente estudiados, ya que podrían actuar como agentes de control biológico de la procesionaria modulando su dinámica eruptiva a través de una disminución del número de larvas por bolsón (Arnaldo & Torres, 2006; Pérez-Contreras & Soler, 2004) (Mirchev et al., 2004). Según López-Sebastián (2014) los ooparasitoides *Baryscapus servadeii* y *Ooencyrtus pityocampae*, los parasitoides larval-pupales *Meteorus versicolor* y *Phryxe caudata*, y el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*, podrían ser el objetivo de futuros estudios de conservación y/o manejo de sus poblaciones dentro de los planes de lucha integrada contra la procesionaria del pino. Nuestros resultados del Capítulo 1 corroboran la importancia que pueden llegar a tener los parasitoides de la fase huevo y por tanto la importancia que tendría para la gestión de la especie favorecer el avance de los parasitoides hasta las altas cumbres o el favorecer el aumento de los parasitoides de huevos generalistas mediante la gestión del medio.

Aunque las especies de pino como *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra* y *Pinus pinaster* a menudo se utilizan en plantaciones forestales monoespecíficas, también son naturales de las áreas que habitan

muchas frondosas especies como robles y abedules dentro de las zonas de distribución de la procesionaria. Existen estudios que apoyan que la gestión forestal que crea diversidad arbórea de las zonas que infecta la procesionaria, podría dar lugar a niveles de infestación más bajos por procesionaria (Geri, 1983; Jactel, 2014). Estas medidas contribuirían a su vez a desarrollar las condiciones óptimas para que parasitoides de huevos que dependan de otros recursos, como los polínicos, puedan establecerse con mayor facilidad (Dulaurent et al., 2011).

Interacción planta- hospedador. Estudio del efecto de la calidad de la planta

Los resultados obtenidos a este respecto en esta tesis muestran que los cambios químicos observados en los pinos se deben más a la variación entre las especies que al efecto de la defoliación por procesionaria en el año anterior. Por lo tanto, nuestros resultados proporcionan evidencia de que la defoliación de la procesionaria no promueve cambios químicos que pudieran identificarse como defensas inducidas, ya que las larvas se desarrollan igualmente bien cuando se alimentan de pinos defoliados como de pinos no defoliados.

Los cambios en la calidad de las acículas detectados tras la defoliación fueron en general escasos, cuestión que ha sido previamente detectada en otros estudios (Hódar et al., 2004; Palacio et al., 2012). Los pinos defoliados en general muestran un mayor contenido de N y menor relación C/N (Smits & Larsson, 1999; Nykänen & Koricheva, 2004; Hódar et al., 2004), lo que podría ofrecer una mejor calidad de alimentación de las larvas. Sin embargo, fenoles y taninos también aumentan, lo que se sabe que son inhibidores de digestión (Waterman & Mole, 1994). En un trabajo anterior en un área de estudio cercana (Hódar et al., 2002) las diferencias en la supervivencia de las larvas entre las mismas tres especies de pino estudiadas aquí se atribuye al

contenido de N en agujas, mientras que no se encontraron diferencias significativas en fenoles y taninos, pero en este caso sólo se incluyeron los pinos que no fueron defoliados previamente. Por el contrario, en Schopf & Avtzis (1987), las variaciones en la supervivencia larval entre diferentes especies de pino estaban relacionadas con la cantidad de fenoles y sílice en las agujas. Por tanto, esta cuestión sigue sin estar del todo clara. Quizá estudios químicos a otros niveles, como por ejemplo con metabolómica, podrían aportar luz sobre cómo reacciona el pino químicamente tras la defoliación.

Integrando información sobre la procesionaria con herramientas útiles para su gestión

Actualmente la procesionaria del pino supone solo a nuestra comunidad autónoma una inversión económica anual de 1.5 millones de euros (Fuente: Consejería de medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Comunicación personal), presupuesto que principalmente es empleado en medidas que tienen dudosa eficacia como por ejemplo las fumigaciones (Cayuela et al., 2011) y que suponen acciones cuanto menos polémicas por parte de la administración pública (ver por ejemplo <http://www.lavanguardia.com/local/madrid/20141103/54418519204/cientificos-y-ecologistas-contrarios-a-fumigaciones-aereas-a-procesionaria.html>). En un contexto socioeconómico en el que se mira cada vez más hacia tendencias sostenibles y menos impactantes, se torna de gran interés poder ofrecer alternativas a este tipo de tratamientos forestales ante una plaga como esta, o al menos, aportar información para que estos avances se produzcan. Teniendo en cuenta que la procesionaria del pino es una de las plagas más importantes en los países del Mediterráneo y afecta a diferentes especies de pino, algunas de las cuales han sido utilizadas en la reforestaciones masivas realizadas por

toda Europa (Dajoz, 2000), todos los estudios que vayan orientados hacia un avance del conocimiento de esta plaga y que puedan ayudar a desarrollar una buena gestión de la misma, se tornan un tema central en la silvicultura mediterránea.

Con la descripción de un modelo basado en agentes sobre la procesionaria como la que esta tesis contempla, se abre una puerta nueva hacia una herramienta de gestión potencialmente útil. Este tipo de técnicas, ampliamente desarrolladas en otras ciencias como la economía o la medicina (por ejemplo Mansury & Deisboeck, 2004; Tesfatsion, 2003) puede aplicarse a este sistema complejo perfectamente, aportando información no solo sobre el comportamiento actual de la plaga sobre diferentes escenarios sino también aportando información sobre su comportamiento ante escenarios climáticos futuros.

Bibliografía

- Arnaldo, P. S., & Torres, L. M. (2006). Effect of different hosts on *Thaumetopoea pityocampa* populations in northeast Portugal. *Phytoparasitica*, *34*, 523–530.
- Auger-Rozenberg, M. A., Barbaro, L., Battisti, A., Blache, S., Charbonnier, Y., Denux, O., & Vetillard, F. (2015). Ecological Responses of Parasitoids, Predators and Associated Insect Communities to the Climate-Driven Expansion of the Pine Processionary moth. In *Process. Moths Clim. Chang. An Updat.*, chap. 7, (pp. 311–357). Springer n ed.
- Battisti, A., Avci, M., Avtzis, D. N., Jamaa, M. L. B., Berardi, L., Berretima, W., & Zamoum, M. (2015). Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): New insights in relation to climate change. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 2, (pp. 15–79). Springer ed.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Apl.*, *15*(6), 2084–2096.
- Beniston, M., Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Climatic change at high elevation sites: An overview. In H. F. Diaz, M. Beniston, & R. Bradley (Eds.) *Climatic Change at High Elevation Sites*, (pp. 1–19). Springer Netherlands.
- Cayuela, L., Hódar, J. A., & Zamora, R. (2011). Is insecticide spraying a viable and cost-efficient management practice to control pine processionary moth in Mediterranean woodlands? *For. Ecol. Manage.*, *261*(11), 1732–1737.

- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7(8), 721–733.
- Dajoz, R. (2000). *Insects and Forests – The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment*. Lavoisier, ed.
- Demolin, G., & Delmas, J. (1967). Les éphippigères (Orthoptères Tettigoniidae) prédateurs occasionnels, mais importants de *thaumetopoea pityocampa* Schiff. *EPPO Bull.*, 12(4), 399–401.
- Dulaurent, A., Porté, A., Van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2011). A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For. Ecol. Manage.*, 261(6), 1069–1076.
- Geri, C. (1983). Dynamique de la processionnaire du pin dans la vallée de Niolo en Corse au cours des cycles 1965-1966, 1967-1968, 1969-1970. Role de certains caracteres du milieu forestier. *Ann. des Sci. For.*, 40(2), 123–156.
- Grabenweger, G., Kehrl, P., Zweimüller, I., Augustin, S., Avtzis, N., Bacher, S., Freise, J., Girardoz, S., Guichard, S., Heitland, W., Lethmayer, C., Stolz, M., Tomov, R., Volter, L., & Kenis, M. (2010). Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe. *Biol. Invasions*, 12(8), 2797–2813.
- Gröbler, B. C., & Lewis, O. T. (2008). Response of native parasitoids to a range-expanding host. *Ecol. Entomol.*, 33(4), 453–463.
- Hódar, J., Zamora, R., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary

- caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta Oecologica*, 26, 203–210.
- Hódar, J. A., Obeso, J. R., & Zamora, R. (2009). Cambio Climático y modificación de interacciones planta-animal. In R. Medel, M. Aizen, & R. Zamora (Eds.) *Ecol. y Evol. interacciones planta-animal conceptos y Apl.*
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine. *Biodivers. Conserv.*, 13, 493–500.
- Hódar, J. A., & Zamora, R. (2009). Influencia de los factores abióticos y bióticos en la defoliación por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en los pinares andaluces. In *Proceedings of the 5th Spanish Forestry Congress, Ávila, Spain*, (pp. 1–12).
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Castro, J. (2002). Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecol. Entomol.*, 27, 292–301.
- Hódar, J. A., Zamora, R., & Cayuela, L. (2012). Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Clim. Change*, 113(3-4), 699–711.
- Jactel, H. (2014). Insect – Tree interactions in *Thaumetopoea pityocampa*. In *Process. moths Clim. Chang. an Updat.*, chap. 6, (pp. 1–37).
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164 – 170.

- Kohnen, A., Richter, I., & Brandl, R. (2012). No concordant phylogeographies of the rose gall wasp *Diplolepis rosae* (hymenoptera, cynipidae) and two associated parasitoids across europe. *PLoS ONE*, 7(10), e47156.
- Leonard, G. (2000). Latitudinal variation in species interactions: a test in the New England intertidal zone. *Ecology*, 81(4), 1015–1030.
- Liu, H., & Stiling, P. (2006). Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8(7), 1535–1545.
- López-Sebastián, E. (2014). *Estudio de la dinámica poblacional del lepidóptero Thaumetopoea pityocampa (Denis & Schiffermüller, 1775) (Notodontidae) en la provincia de Valencia (España)*. Ph.D. thesis, Universitat de Valencia, Spain.
- López-Sebastián, E., Selfa, J., & Ylla, J. (2004). Primeros datos del parasitismo de *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet, 1921) sobre *Graellsia isabelae* (Graells, 1849) en condiciones de laboratorio. *Graellsia*, 60(1), 121–123.
- Mansury, Y., & Deisboeck, T. (2004). Simulating the time series of a selected gene expression profile in an agent-based tumor model. *Phys. D Nonlinear Phenom.*, 196(1-2), 193–204.
- Menéndez, R., González-Megías, A., Lewis, O. T., Shaw, M. R., & Thomas, C. D. (2008). Escape from natural enemies during climate-driven range expansion: a case study. *Ecol. Entomol.*, 33(3), 413–421.
- Mirchev, P., Schmidt, G. H., Tsankov, G., & Avcı, M. (2004). Egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) and their impact in SW Turkey. *J. Appl. Entomol.*, 128(8), 533–542.

- Moreno, J. M., Aguiló, E., Alonso, S., Cobelas, M. A., & Anadón, R. (2005). *A Preliminary Assessment of the Impacts in Spain due to the Effects of Climate Change*. Madrid, Spain, oecc ed.
- Nicholls, J., Fuentes-Utrilla, P., Hayward, A., Melika, G., Csoka, G., Nieves-Aldrey, J. L., Pujade-Villar, J., Tavakoli, M., Schonrogge, K., & Stone, G. N. (2010). Community impacts of anthropogenic disturbance, natural enemies exploit multiple routes in pursuit of invading herbivore hosts. *BMC Evolutionary Biology*, *10*, 322.
- Nykänen, H., & Koricheva, J. (2004). Induced non-specific responses of woody plants to herbivore damage: a meta-analysis. *Oikos*, *104*, 247–268.
- Palacio, S., Hernández, R., Maestro-Martínez, M., & Camarero, J. J. (2012). Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the re-growth ability of trees. *Trees Struct. Funct.*, *26*(5), 1627–1640.
- Pepin, N., Bradley, R. S., Diaz, H. F., Baraer, M., Caceres, E. B., Forsythe, N., Fowler, H., Greenwood, G., Hashmi, M. Z., Liu, X. D., Miller, J. R., Ning, L., Ohmura, a., Palazzi, E., Rangwala, I., Schöner, W., Severskiy, I., Shahgedanova, M., Wang, M. B., Williamson, S. N., & Yang, D. Q. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nat. Clim. Chang.*, *5*(5), 424–430.
- Pérez-Contreras, T., & Soler, J. J. (2004). Egg parasitoids select for large clutch sizes and covering layers in pine processionary moths (*Thaumetopoea pityocampa*). In *Ann. Zool. Fennici*, vol. 41, (pp. 587–597). Helsinki: Suomen Biologian Seura Vanamo, 1964-.
- Robinet, C., Roques, A., & Battisti, A. (2007). Effects of

- climate change on the pine processionary moth range expansion : observations and predictions. Tech. Rep. 2006.
- Roques et al. (2015). Climate warming and past and present distribution of the processionary moths (*Thaumetopoea spp.*) in Europe, Asia Minor and North Africa. In A. Roques (Ed.) *Processionary Moths and Climate Change : An Update*, (pp. 81–161). Springer Netherlands.
- Sanford, E. (1999). Regulation of Keystone Predation by Small Changes in Ocean Temperature. *Science (80-.)*, 283(5410), 2095–2097.
- Schopf, R., & Avtzis, N. (1987). The importance of needle compounds on the predisposition of 5 pine species to the attack by *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.). *J. Appl. Entomol.*, 103(4), 340–350.
- Smits, A., & Larsson, S. (1999). Effects of previous defoliation on pine looper larval performance. *Agric. For. Entomol.*, 1, 19–26.
- Stone, G. N., Lohse, K., Nicholls, J. A., Fuentes-Utrilla, P., Sinclair, F., Schoenrogge, K., Csoka, G., Melika, G., Nieves-Aldrey, J.-L., Pujade-Villar, J., Tavakoli, M., Askew, R. R., & Hickerson, M. J. (2012). Reconstructing Community Assembly in Time and Space Reveals Enemy Escape in a Western Palearctic Insect Community. *Current Biology*, 22(6), 532–537.
- Tesfatsion, L. (2003). Agent-based computational economics : modeling economies as complex adaptive systems. *Inf. Sci. (Ny)*, 149, 263–269.
- Theurillat, J. P., & Guisan, A. (2001). Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps : A Review. *Clim. Change*, 50, 77–109.

Waterman, P. G., & Mole, S. (1994). *Analysis of plant phenolic metabolites*. Oxford, England, Blackwell ed.

7

CONCLUSIONES/ CONCLUSIONS

7.1. Conclusiones

1. La eficacia biológica de la procesionaria del pino es mayor en cotas más elevadas debido a una falta de acoplamiento entre la plaga y sus parasitoides de la fase huevo. Esto provoca que la cantidad de larvas que consiguen emerger sea significativamente mayor a altitudes más elevadas.
2. No existe una compensación entre el tamaño de huevo y el número de huevos por puesta. La característica morfológica que más varía es el número de huevos, que lo hace en función de la especie de pino y el momento de la dinámica poblacional en el que se encuentren. Así, las defoliaciones masivas de los picos poblacionales son provocadas por larvas que provienen de puestas de mayor tamaño.
3. La sincronía fenológica de las puestas de procesionaria con la actividad de los efipigéridos (*Steropleurus andalusius*) es relativamente pobre, estando la actividad de los efipigéridos más extendida en el tiempo. Y aunque la tasa de depredación de los efipigéridos puede alcanzar el 23 %, se muestra variable en el tiempo y el espacio, y es independiente de la densidad de puestas de procesionaria. Además, el análisis de la selección de microhábitats sugiere que la depredación de puestas de *T. pityocampa* por parte de estos depredadores es un subproducto del sustrato seleccionado por los efipigéridos para el apareamiento, no correspondiéndose con una búsqueda activa de puestas de procesionaria como alimento. Todos estos datos limitan la posibilidad de utilizar estos depredadores como control biológico en el futuro.
4. *Pinus pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris* tienen una respuesta inducida limitada, al menos en lo que se refiere a terpenos,

taninos y fenoles, tras la herbivoría causada por *T. pityocampa*. Ninguna de las especies de pino estudiadas mostró cambios químicos notables después de una defoliación experimental, lo que sugiere que las defensas químicas en los pinos representan una defensa constitutiva en lugar de una defensa inducida por la plaga. Sin embargo, las defensas constitutivas no disuaden a un insecto especialista como *T. pityocampa*, y la supervivencia de las larvas no varía en función del daño previo sufrido en el árbol, al menos un año después de la defoliación.

5. En nuestra latitud la procesionaria del pino se comporta como univoltina y sólo una media de 2,5% de las pupas entran en diapausa extra-larga (más de dos años).
6. El éxito de pupación es cercano a cero en zonas con cobertura vegetal, pero incluso en zonas de suelo desnudo, el hábitat más favorable, menos de la mitad de las larvas enterradas pupan con éxito. Por el contrario, el cambio de las condiciones de humedad, en el hábitat más favorable, afecta directamente a la fenología de emergencia, retrasándola en condiciones de mayor humedad, pero no afecta a las tasas de supervivencia. Estos resultados destacan la necesidad de considerar todas las fases del ciclo de vida de un organismo, incluso las menos evidentes, con el fin de pronosticar adecuadamente el efecto de los cambios en el clima o en usos del suelo.
7. Teniendo en cuenta las predicciones de cambio global en la cuenca mediterránea, surgen dos posibles situaciones extremas para esta plaga: (I) cuando la aridificación ejerza más influencia que los cambios de uso del suelo, la procesionaria tendrá más lugares para enterrarse con éxito (mayor frecuencia de sitios abiertos) y su fenología se adelantará, disponiendo de más tiempo con condiciones climáticas adecuadas (II) cuando los

cambios en el uso del suelo sean más importantes que el clima, aumentando por tanto la cobertura del suelo por arbustos y árboles, la procesionaria tendrá menos éxito en la fase crisálida. El resultado final dependerá del balance entre estas dos fuerzas antagónicas.

8. Los modelos basados en agentes (ABM) suponen una herramienta de gran utilidad para la simulación de la dinámica poblacional de la procesionaria del pino y con la que se pueden tener en cuenta los posibles escenarios climáticos futuros. Por tanto los ABM pueden ser considerados una buena herramienta para la predicción del comportamiento y la gestión de la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa*.

7.2. Conclusions

1. The reproductive success of pine processionary moth is greater at higher levels due to a lack of coupling between the pest and its parasitoids of the egg stage. This causes the number of larvae emerging be significantly greater at higher altitudes.
2. There is not a tradeoff between egg size and number of eggs per egg batches. The morphological feature most variable is the total number of eggs, which is affected by host species pine and the moment of population dynamics. So, massive defoliation of the population peaks are caused by larvae originating from significantly larger egg batches.
3. The synchrony of the phenology of *T. pityocampa* egg batches and the activity of bush crickets (*Steropleurus andalusius*) was relatively poor, with the activity of bush crickets being longer than the period during which egg batches were available. And while the predation rate of bush crickets reached 23%, varied in time and space, and was independent of *T. pityocampa* egg-batch density. There was no relationship between the egg-batch densities and bush cricket abundance, and no response to experimental variations in egg-batch density. Furthermore, analysis of microhabitat selection suggests that *T. pityocampa* egg-batch predation is a by-product of the substrate selected by bush crickets for mating, and does not correspond with active searching of egg batches as food. These findings impose limits with respect to their future use in biological control.
4. *Pinus pinaster*, *P. nigra* and *P. sylvestris* have limited response induced after herbivory caused by *T. pityocampa*, at least at the level of terpenes, tannins and phenols. Neither pine species studied showed a significant chemical change after experimental

defoliation, suggesting that in the chemical defenses represent a constitutive defense pine rather than inducible defenses. However, the constitutive defenses do not discourage *T. Pityocampa*, and survival of larvae does not vary the previous damage to trees, at least one year after defoliation.

5. In our latitude pine processionary behaves like univoltine and only 2.5 % on average underwent extra-long pupae diapause (two years after pupation).
6. Pupation success is near zero in areas with vegetation cover, but even in areas of bare soil, the preferred habitat, less than half the larvae buried can pupate successfully. On the contrary, changing moisture conditions, in the most favorable habitat, the phenology of emergency changes significantly, delaying it in wetter conditions, but does not affect survival rates. These results highlighting the necessity to consider all life-cycle phases of an organism, even those less apparent and least prone to changes, in order to adequately forecast the effects of changes in climate or land use on them.
7. In accordance with previous findings and considering the predictions of global change in the Mediterranean basin there are two possible extreme situations for this pest: (I) where aridification exerts more influence than land-use changes do, the processionary will have more places to bury itself successfully (higher frequency of open areas) and phenology be advanced, having more time with suitable climatic conditions (II) where changes in land use are more important than climate, thus increasing the soil cover by shrubs and trees, the processionary will be less successful at this life stage. The final result will depend on the balance between these two opposing forces.

-
8. Agent-based models represent a useful tool to simulate the population dynamics of pine processionary and which can take into account possible future climate scenarios. Therefore the ABM can be considered a good tool for predicting the behavior and management of the pine processionary, *Thaumetopoea pityocampa*.