



VNIVERSITAT D VALÈNCIA

TESIS DOCTORAL

Estudio de la dinámica poblacional del lepidóptero *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Notodontidae) en la provincia de Valencia (España).

Memoria adscrita al Programa de Doctorado en Biodiversidad, presentada por Emili López Sebastián en satisfacción de los requisitos establecidos para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Valencia mediante su lectura y defensa públicas.

Fdo.: Emili López Sebastián.

Trabajo desarrollado bajo la dirección de los Doctores en Ciencias Biológicas, D. Jesús Selfa Arlandis del Departamento de Zoología de la Universidad de Valencia, D. Miguel Guara Requena del Departamento de Botánica de la Universidad de Valencia y D. José Tormos Ferrando del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Salamanca.

Los Directores,

Fdo.: Jesús Selfa Arlandis.

José Tormos Ferrando.

Miguel Guara Requena.

Burjasot (Valencia), Mayo de 2014

**A mis padres,
A mi mujer,
A mis hijos.**

“Salí al monte con una procesión de ideas,
pasé los días anotando una procesión de datos,
y volví a casa con una procesión de dudas”

Emili.

AGRADECIMIENTOS.

Mi más sincero agradecimiento al Dr. Jesús Selfa por su siempre grata acogida en el Departamento de Zoología, por haber confiado en mí y en todas mis descabelladas ideas durante estos años, y por haber alimentado con sabiduría las ilusiones de este humilde amante de la ciencia. Igualmente, quisiera agradecer a los Drs. José Tormos y Miguel Guara su plena disposición a ayudarme en todas las fases del proyecto.

A mis Padres les debo todo lo que soy. Cómplices de esa exacerbada afición por la zoología que mostré ya desde la infancia, promotores de mi formación académica, seguidores incondicionales de todas mis correrías silvestres y patrocinadores de todas las expediciones, incluso las más infructuosas. Sin ellos, nada de esto hubiera sido posible, por lo que nunca dejaré de recordar la inmensa suerte que he tenido de crecer a su lado, como persona y como naturalista. También dedicar este manuscrito a mis hermanos, a quienes siempre creo que les alegró la idea de tener un “hippie excéntrico” en la familia.

A mi mujer, detonante azaroso que la vida puso en mi camino quizá, en los momentos más difíciles de mi existencia. Su amor por la entomología y la botánica me contagiaron de ganas por seguir aprendiendo y me incentivaron a la hora de emprender el duro camino de la disciplina científica. Con ella recorrí las primeras montañas en busca de bolsones de procesionaria, y con ella, casi veinte años después, sigo viviendo rodeado de orugas “peludas” en la Sierra Calderona.

A mis dos hijos, Andreu y Guillem; sin ellos, esta Tesis se hubiera acabado en la mitad de tiempo, aunque no hubiera sido tan emotiva. Gracias por haber hecho de la consecución de este manuscrito un gran reto.

A mis suegros, Jesús y Teresa, por haber dejado que convirtiera su casa en mi primer laboratorio de pruebas, y por haberme dado cobijo y trabajo en los orígenes de esta pequeña aventura.

A Enric Frago Clois por su incalculable y desinteresada colaboración. Agradecerle la puesta a punto de los datos de campo, sus consejos y ayuda a la hora del análisis estadístico y otras muchas cuestiones dentro del campo de la entomología forestal. Sin su ayuda, esta Tesis no hubiera sido la misma. También agradecer a Juan Vilata y Ezequiel Prieto el apoyo prestado.

A mis amigos de la infancia, Juan Carlos, Manolo y José Vicente por su ayuda en las tareas de campo, y por compartir tantas y tantas noches en la soledad de la montaña.

A Manolo Quiles y Juan Antonio Gómez, Agentes Forestales de La Yesa y Alpuente respectivamente, por dejarme campar a mis anchas por las repoblaciones de pinos de su jurisprudencia.

A Eduardo Pérez Laorga, Técnico de la Conselleria de Medi Ambient, por proporcionarme los primeros datos bibliográficos de peso acerca de la procesionaria del pino, las primeras trampas G y todo el contingente de feromonas que utilicé a lo largo de los tres años de estudio. Agradecer igualmente sus inestimables consejos en el campo de la entomología aplicada.

A Rodolfo Hernández y Víctor Fortea (Laboratorio Sanidad Forestal de Rubielos de Mora) por aquella grata mañana de hace ya quince años en la que pusieron a nuestro servicio todo su conocimiento y experiencia en el estudio de esta insigne plaga forestal, especialmente en el campo del control biológico.

Por otra parte, todo el complejo de especies que aparecen en este estudio, no se hubieran podido identificar sin la ayuda desinteresada de un importante conjunto de especialistas en taxonomía a lo largo y ancho de Europa, y que mencionamos a continuación. El conjunto de dípteros parasitoides fueron determinados por el Dr. Hans-Peter Tschorsnig del Museo de Historia Natural de Stuttgart (Alemania). El resto de insectos parasitoides, todos ellos himenópteros, fueron determinados por los siguientes especialistas: familia Trichogrammatidae: Dr. Bernard Pintureau del INRA/INSA de Lyon (Francia). familia Scelionidae: Dr. Peter Neerup Buhl, de la Universidad de Copenhague (Dinamarca). familia Braconidae y Ichneumonidae: Dra. María Teresa Oltra de la Universidad de Valencia, y Martin Schwarz, colaborador del Oberösterreich Museum de Linz (Austria). familia Pteromalidae: Dr. Hannes Baur del Museo de Historia Natural de Berna (Suiza) y Dr. Dick Askew de la Universidad de Manchester (Inglaterra). familia Eulophidae: Dra. María Jesús Verdú del IVIA de Valencia. En el campo de los depredadores, podríamos citar a: familia Tettigoniidae: María Dolores García de la Universidad de Murcia. familia Formicidae: Alberto Tinaut de la Universidad de Granada. familia Pentatomidae: María Angeles Vázquez de la Universidad Complutense de Madrid. En última instancia, en el campo de los hongos entomopatógenos citar a Vicent Pérez Llorca de la Universidad de Alicante.

Finalmente, a todas aquellas personas que de una manera u otra, se han preocupado por mi trabajo de manera desinteresada, y me han animado siempre a seguir adelante.

INDICE.

Introducción, 19.

1. Orugas gregarias. Un paradigma del poder colectivo, 19.
 - 1.1 Origen del gregarismo larval en macrolepidópteros forestales, 19.
 - 1.2 Orugas gregarias. Estrategias de comportamiento y consecuencias ecológicas, 20.
 - 1.3 Niveles de complejidad en las orugas gregarias, 21.
 - 1.3.1 Comportamiento de búsqueda de alimento, 22.
 - 1.3.2 La comunicación en las colonias de orugas, 22.
 - 1.3.3 Sincronización de las colonias: tiempo de alimentación y ciclo circadiano de actividad, 23.
 - 1.3.4 Desplazamiento colectivo: procesiones, 24.
 - 1.3.5 Termorregulación, 25.
2. La subfamilia *Thaumetopoeinae*. Un taxón discutido, 27.
 - 2.1 Particularidades taxonómicas, 27.
 - 2.2 El género *Thaumetopoea* Hübner, [1820], 30.
3. *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller, 1775. “La procesionaria del pino”, 35.
 - 3.1 Breve descripción de los imagos, 35.
 - 3.2 Un estrategia invernal al acecho del bosque, 36.
4. Un importante factor de contención, el complejo de enemigos naturales, 38.
 - 4.1 Principio de homeostasis en poblaciones naturales, 39.
 - 4.2 Bases ecológicas del control natural, 40.
 - 4.3 Generalidades sobre el complejo de enemigos naturales y su acción, 42.
 - 4.4 Enemigos naturales de la procesionaria del pino, 46.
 - 4.4.1 Patógenos, 46.
 - 4.4.2 Parasitoides, 48.
 - 4.4.3 Depredadores, 52.
5. La “procesionaria del pino” como plaga de los bosques de coníferas mediterráneos. Impacto socio-económico, 57.
 - 5.1 Estudio de la procesionaria del pino. Antecedentes históricos, 57.
 - 5.2 Dinámica poblacional y clima, 59.
 - 5.3 Daños económicos y forestales, 60.
 - 5.4 La procesionaria del pino y la salud humana, 64.

Objetivos, 67.

Materiales y métodos, 69.

1. Áreas de estudio. Características fisiográficas, 69.
2. Características del clima local, 71.
 - 2.1 Índices de termicidad, 71.
 - 2.2 Régimen de precipitaciones, 72.
 - 2.3 Diagramas ombroclimáticos, 72.
3. Características de la masa forestal. Estructura y diversidad, 75.
4. Dinámica poblacional. Niveles de infestación, 76.
 - 4.1 Método observacional directo, 76.
 - 4.2 Evaluación de la densidad poblacional, 77.
5. Ciclo biológico de *Thaumetopoea pityocampa* y complejo de enemigos naturales, 78.
 - 5.1 Trampas de feromona y capturas de imagos, 78.
 - 5.2 Estudio de la puesta de huevos, 79.

- 5.2.1 Caracterización de los árboles hospedadores, 80.
- 5.2.2 Ubicación de la puesta en la copa del árbol, 82.
- 5.2.3 Biometría de la puesta, 82.
- 5.2.4 Estudio del complejo de ooparasitoides, 84.
- 5.2.5 Seguimiento del período de eclosión, 85.
- 5.3 Muestreos en fase de oruga: estadios larvales, características de los nidos, parasitoidismo larval y larval-pupal, 85.
- 5.4 Muestreos en fase de pupa. Características de los enterramientos y parasitoidismo pupal, 88.
- 5.5. Fenología de la procesionaria del pino, 88.
- 6. Tabla de vida y curva de supervivencia. Tasas de ataque marginal y k-valor, 89.
- 7. Análisis estadístico, 91.

Resultados, 93.

- 1. Áreas de estudio. Características de la masa forestal, 93.
- 2. Dinámica poblacional. Niveles de infestación, 96.
- 3. Ciclo biológico de *Thaumetopoea pityocampa*, 100.
 - 3.1 Trampas de feromonas y capturas de imagos, 100.
 - 3.2 Curvas de vuelo, 101.
 - 3.3 Período de puesta, 106.
 - 3.4 Ubicación de las puestas de huevos, 107.
 - 3.5 Biometría de la puesta, 111.
 - 3.5.1 Características de la acícula soporte, 111.
 - 3.5.2 Dimensiones de la puesta de huevos, 114.
 - 3.6 Fertilidad, fecundidad efectiva y mortalidad total, 116.
 - 3.7 Fase de larva: evolución, 120.
 - 3.7.1 Características de los nidos, 124.
 - 3.8 Fase de pupa y período imaginal, 129.
 - 3.9 Tabla de vida y curva de supervivencia, 131.
 - 3.10 Fenología de *Thaumetopoea pityocampa*, 134.
- 4. Enemigos naturales. Depredación y parasitoidismo, 137.
 - 4.1 Elenco de especies, 137.
 - 4.2 Análisis de los factores de mortalidad de *Thaumetopoea pityocampa*, 140.
 - 4.3 Entomopatógenos, 142.
 - 4.4 Fase de huevo. Depredadores y parasitoides, 143.
 - 4.4.1 Tetigónidos oófagos, 143.
 - 4.4.2 *Crematogaster scutellaris*, 145.
 - 4.4.3 *Holcogaster weberi*, 147.
 - 4.4.4 Complejo de ooparasitoides, 148.
 - 4.4.5 Distribución del parasitoidismo en fase de huevo según los diferentes niveles de agregación espacial: masa forestal, árbol y puesta, 158.
 - 4.5 Fase de oruga: parasitoides larvales, 164.
 - 4.6 Fase de pupa: parasitoides larval-pupales y pupales, 168.
 - 4.7 Otros enemigos naturales, 172.

Comentario final y Discusión, 175.

- 1. Consideraciones ambientales. Diversidad del medio y efecto plaga, 175.
 - 1.1 Resiliencia. La heterogeneidad forestal como principal factor de control natural, 175.
 - 1.2 La dinámica poblacional. Un puzzle intrincado de niveles de infestación, 179.
- 2. Particularidades fenológicas de *Thaumetopoea pityocampa*, 182.

- 2.1 Trampas de feromona y captura de imagos. Curvas de vuelo, 182.
- 2.2 Puesta, ubicación de los huevos y biometría de la puesta, 186.
- 2.3 Características de la puesta de huevos, 189.
- 2.4 Fertilidad, fecundidad efectiva y mortalidad total, 190.
- 2.5 Fase de oruga: evolución, 193.
- 2.6 Fase de pupa y período hipogeo, 199.
- 3. Tabla de vida y curvas de supervivencia, 200.
- 4. Enemigos naturales. El valor añadido de la conservación, 202.
 - 4.1 Un arsenal biológico al servicio de nadie. Elenco de especies, 205.
 - 4.1.1 Patógenos, 206.
 - 4.1.2 Insectos depredadores de huevos, 208.
 - 4.1.2.1 Tetigónidos oófagos, 208.
 - 4.1.2.2 *Crematogaster scutellaris*, 209.
 - 4.1.2.3 *Holcogaster weberi*, 210.
 - 4.1.3 La importancia del complejo de ooparasitoides, 211.
 - 4.1.3.1 Período de eclosión y diapausa, 216
 - 4.1.3.2 Distribución sobre la puesta, 218.
 - 4.1.3.3 Apuntes sobre los microhimenópteros ooparasitoides, 220.
 - 4.1.4 Parasitoides larvales, larvo-pupales y pupales, 224.
 - 4.1.5 Otros enemigos naturales, 235.
 - 4.1.6 Consideraciones finales, 239.

Conclusiones, 241.

Bibliografía, 243.

Anexo 1. Inventario botánico, 295.

Anexo 2. Tasas de ataque marginal y k-valor, 299.

Anexo 3. Imágenes de la procesionaria del pino, 303.

Anexo 4. Imágenes de enemigos naturales, 304.

Anexo 5. Pies de figura explicativos de los anexos 3 y 4, 305.

INDICE DE FIGURAS.

- Figura 1.** Distribución de la procesionaria del pino. *Thaumetopoea pityocampa/Thaumetopoea wilkinsoni*, 34.
- Figura 2.** Distribución geográfica de los tres clados identificados a partir de las secuencias mitocondriales, y árbol filogenético de los haplotipos correspondientes, 34.
- Figura 3.** Resultados de la Red Europea de Seguimiento de Daños en los Bosques. Nivel I. (Período 1987-2010), 61.
- Figura 4.** Superficie afectada por la procesionaria del pino en la Comunidad valenciana durante el período 2000-2011, 63.
- Figura 5.** Porcentaje de área forestal afectada por los diferentes grados de infestación de la procesionaria del pino en la Comunidad valenciana (período 2000-2011), 63.
- Figura 6.** Áreas de estudio, 69.
- Figura 7.** Diagramas ombroclimáticos elaborados a partir de las estaciones meteorológicas representativas, 74.
- Figura 8.** Transecto en banda para el cálculo de la densidad de nidos de invierno por unidad de superficie, 78.
- Figura 9.** Trampa de feromona tipo G, 79.
- Figura 10.** Método utilizado para aproximar la altura de los árboles y medidas acerca de las características dendrométricas de los árboles hospedadores, 80.
- Figura 11.** Medidas acerca de la ubicación de las puestas de huevos en el árbol, y de la situación de los árboles en la masa forestal, 81.
- Figura 12.** Biometría de la puesta, 83.
- Figura 13.** Aspecto de una puesta de huevos descamada, mostrando los orificios de eclosión de las orugas y de las diferentes especies de ooparasitoides. También se muestran los meconios característicos de las dos principales especies de ooparasitoides, 85.
- Figura 14.** Medición de los nidos de invierno y trampa embudo para la recolección de pupas, 87.
- Figura 15.** Características dendrométricas de las masas forestales, 93.
- Figura 16.** Frecuencia relativa de las clases de altura de los pinares, 95.
- Figura 17.** Variaciones en la densidad de nidos de invierno en las áreas de estudio, 96.
- Figura 18.** Variaciones interanuales en la densidad de nidos de invierno, 97.

- Figura 19.** Frecuencia de nidos de invierno según la orientación en la masa forestal, 98.
- Figura 20.** Evolución interanual de los niveles de infestación según la orientación en la masa forestal, 99.
- Figura 21.** Número total de capturas de imagos macho de *Thaumetopoea pityocampa* agrupadas según el área y el año de estudio, 100.
- Figura 22.** Evolución de las capturas de imagos en Loma Valluenga, 101.
- Figura 23.** Evolución de las capturas de imagos en Los Ances, 102.
- Figura 24.** Evolución de las capturas de imagos en La Jarilla, 103.
- Figura 25.** Evolución de las capturas de imagos en Las Umbrías, 103.
- Figura 26.** Evolución de las capturas de imagos en Pla de l'Albercoquer – Corral de Pija, 104.
- Figura 27.** Distribución de las emergencias de imagos en Los Serranos, 105.
- Figura 28.** Distribución de las emergencias de imagos en la Sierra Calderona, 105.
- Figura 29.** Períodos de puesta en las áreas de estudio, 106.
- Figura 30.** Distribución de las puestas según la altura, 107.
- Figura 31.** Distribución de las puestas en el plano horizontal (distancia al tronco), 108.
- Figura 32.** Orientación de las puestas en la copa del árbol, 109.
- Figura 33.** Distribución de las puestas de huevos según la orientación en la copa del árbol, 110.
- Figura 34.** Distribución de las puestas de huevos según la orientación en la masa forestal, 110.
- Figura 35.** Longitud de las acículas portadoras de puestas, 111.
- Figura 36.** Grosor de las acículas soporte, 112.
- Figura 37.** Distancia de la puesta a la base de la acícula, 113.
- Figura 38.** Longitud de la puesta, 114.
- Figura 39.** Diámetro de la puesta, 115.
- Figura 40.** Factor tamaño del huevo (medido como nº de huevos/cm de puesta), 116.
- Figura 41.** Total de huevos por puesta, 117.
- Figura 42.** Fecundidad efectiva, 118.

- Figura 43.** Regresión lineal entre el número de huevos y la longitud de la puesta de *Thaumetopoea pityocampa*, 119.
- Figura 44.** Mortalidad en fase de huevo, 120.
- Figura 45.** Evolución de los estadios larvales de procesionaria del pino a lo largo del período de estudio (Las Umbrías), 122.
- Figura 46.** Evolución de los estadios larvales de procesionaria del pino a lo largo del período de estudio (Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija), 123.
- Figura 47.** Fases en la evolución larval de la procesionaria del pino, 124.
- Figura 48.** Distribución en altura y número de nidos según el estadio de desarrollo, 125.
- Figura 49.** Dimensiones del nido (longitud y anchura), 126.
- Figura 50.** Ajuste a un Modelo de regresión lineal para describir la relación entre volumen del nido, nº de orugas y estadio de desarrollo, 127.
- Figura 51.** Orientación de los nidos estudiados, 128.
- Figura 52.** Proporción de sexos y diapausa, 129.
- Figura 53.** Niveles y duración del período de diapausa en la Sierra Calderona y Los Serranos, 130.
- Figura 54.** Mortalidad en fase de pupa, 131.
- Figura 55.** Curva de supervivencia para las cohortes de la procesionaria del pino durante el período de estudio 1999-2001, 132.
- Figura 56.** Fenología de *Thaumetopoea pityocampa*, 136.
- Figura 57.** Complejo de enemigos naturales asociados a las diferentes etapas del ciclo biológico de la procesionaria del pino en el conjunto de las poblaciones estudiadas, 139.
- Figura 58.** Período de actividad de los tetigónidos oófagos en Los Serranos, 144.
- Figura 59.** Frecuencia de puestas descamadas según la orientación en Pla de l'Albercoquer, 146.
- Figura 60.** Período de actividad de *Crematogaster scutellaris* sobre las puestas de la procesionaria del pino en la Sierra Calderona, 146.
- Figura 61.** Período de actividad de *Holcogaster weberi* sobre las puestas de la procesionaria del pino en la Sierra Calderona, 147.
- Figura 62.** Mortalidad en fase de huevo por la acción de los parasitoides, 148.
- Figura 63.** Elenco de las principales especies de ooparasitoides y *ratio* de las generaciones, 149.

- Figura 64.** Mortalidad por otras causas en fase de huevo, 150.
- Figura 65.** Tasas de ataque marginal para el complejo de ooparasitoides de *T. pityocampa*, calculadas a partir de las puestas procedentes de Las Umbrías y Pla de l'Albercoquer – Corral de Pija, 151.
- Figura 66.** Distribución de las eclosiones para la especie *Ooencyrtus pityocampae*, 152.
- Figura 67.** Distribución de las eclosiones para la especie *Baryscapus servadeii*, 154.
- Figura 68.** Distribución de las eclosiones para la especie *Trichogamma embryophagum*, 156.
- Figura 69.** Período de vuelo de los ooparasitoides en Los Serranos, 157.
- Figura 70.** Período de vuelo de los ooparasitoides en la Sierra Calderona, 157.
- Figura 71.** Período de vuelo de los ooparasitoides de carácter esporádico en la Sierra Calderona, 158.
- Figura 72.** Número de orugas recolectadas del exterior de los nidos de invierno durante el período de estudio, 164.
- Figura 73.** Tasas de ataque marginal para el complejo de parasitoides larvales de *T. pityocampa*, 165.
- Figura 74.** Fenología de *P. caudata* basada en el parasitoidismo derivado del ataque a orugas de la procesionaria del pino, 166.
- Figura 75.** Fenología de *M. versicolor* basada en el parasitoidismo sobre L1 y L2 en orugas de la procesionaria del pino, 167.
- Figura 76.** Complejo de hiperparasitoides pupales de *Meteorus versicolor* y tasas de incidencia, 168.
- Figura 77.** Tasas de ataque marginal para el complejo de parasitoides larvo-pupales y pupales de *T. pityocampa*, 169.
- Figura 78.** Fenología de *P. caudata* como parasitoide larvo-pupal de la procesionaria del pino, 170.
- Figura 79.** Fenología de *E. femorator* como parasitoide larvo-pupal de la procesionaria del pino, 170.
- Figura 80.** Fenología de *C. rudis* como parasitoide pupal de la procesionaria del pino, 171.
- Figura 81.** Fenología de *Villa sp.* como parasitoide pupal de la procesionaria del pino, 171.
- Figura 82.** Histórico de los niveles de infestación en las áreas de estudio, 180.
- Figura 83.** Fertilidad promedio de *Thaumetopoea pityocampa* en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes, 192.
- Figura 84.** Tasas de eclosión promedio de *Thaumetopoea pityocampa* registradas en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes, 192.

Figura 85. Mortalidad residual promedio en fase de huevo registradas en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes, 193.

Figura 86. Gráficos de interacción entre los parámetros de estado de la plaga (Tasa de reproducción neta y Densidad de población) y los niveles de mortalidad, 201.

Figura 87. Tasas de ooparasitoidismo en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes, 212.

Figura 88. Incidencia del ooparasitoidismo en el Mediterráneo según aspectos geográficos, 214.

Figura 89. Tasas de parasitoidismo de las dos especies más relevantes del complejo en la cuenca mediterránea, 214.

Figura 90. Porcentajes de ooparasitoidismo según la especie de pino hospedador la cuenca mediterránea, 215.

Figura 91. Distribución del parasitoidismo en los diferentes sectores de la puesta de huevos en la cuenca mediterránea, 219.

Figura 92. Preferencias específicas por los diferentes sectores de la puesta de huevos en la cuenca mediterránea, 220.

INDICE DE TABLAS.

- Tabla 1.** Relación de géneros paleárticos de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae), 28.
- Tabla 2.** Relación de géneros australianos de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae), 28.
- Tabla 3.** Relación de géneros etiópico-malgaches de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae), 29.
- Tabla 4.** Relación de géneros orientales de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae), 30.
- Tabla 5.** Comparativa de los ciclos de vida de las procesionarias paleárticas con la especie australiana *Ochrogaster lunifer* y la especie africana *Anaphe panda*, 33.
- Tabla 6.** Complejo de patógenos aislados de *Thaumetopoea pityocampa* – *Thaumetopoea wilkinsoni*, 47.
- Tabla 7.** Complejo de ooparasitoides de *Thaumetopoea pityocampa* - *Thaumetopoea wilkinsoni*, 50.
- Tabla 8.** Complejo de parasitoides larvales, larval-pupales y pupales de *Thaumetopoea pityocampa* – *Thaumetopoea wilkinsoni*, 51.
- Tabla 9.** Complejo de depredadores de *Thaumetopoea pityocampa* – *Thaumetopoea wilkinsoni*, 53.
- Tabla 10.** Características de las Estaciones del Instituto Nacional de Meteorología (INM - AEMET) utilizadas en el presente estudio, 71.
- Tabla 11.** Características ombrotérmicas de las áreas en estudio, 72.
- Tabla 12.** Otros datos climáticos de interés referentes a las áreas en estudio, 72.
- Tabla 13.** Fisonomía de las masas forestales, 94.
- Tabla 14.** Diversidad estructural y específica de las masas forestales, 95.
- Tabla 15.** Biometría de las acículas-soporte de huevos de la procesionaria del pino, 111.
- Tabla 16.** Biometría de la puesta de huevos de la procesionaria del pino, 113.
- Tabla 17.** Fertilidad y fecundidad efectivas de la procesionaria del pino, 116.
- Tabla 18.** Variabilidad en la fecundidad de las diferentes poblaciones de *Thaumetopoea pityocampa* para el período de estudio 1999-2001, 118.
- Tabla 19.** Tabla de vida para procesionaria del pino, 133.
- Tabla 20.** Elenco de especies de enemigos naturales para procesionaria del pino durante el período de estudio, 140.
- Tabla 21.** Valores para la tasa neta de reproducción (R_0), mortalidad total y mortalidad a causa de los enemigos naturales, 141.

Tabla 22. K-valores para los diferentes factores de mortalidad durante el período de estudio, 142.

Tabla 23. Tasas de ataque de los tetigónidos oófagos en Los Serranos, 144.

Tabla 24. Datos acerca de la predación de ooparasitoides por parte de *Crematogaster scutellaris*, 145.

Tabla 25. Proporción de sexos para el complejo de ooparasitoides de procesionaria del pino, 153.

Tabla 26. Resultados del análisis de inferencia AIC (Importancia) para la variable respuesta “fertilidad”, 159.

Tabla 27. Resultados del análisis de inferencia AIC (Importancia) para las variables respuesta “parasitoidismo total” y “parasitismo específico” (distribución de Poisson), 162.

Tabla 28. Resultados del análisis de inferencia AIC (Importancia) para las variables respuesta “probabilidad parasitoidismo total” y “probabilidad parasitismo específico” (distribución Binomial), 163.

Tabla 29. Otros enemigos naturales, principalmente depredadores esporádicos, no evaluados en el presente estudio. Fase: 0=puesta; 1=nidos; 2=procesiones; 3=vuelos diurnos; 4=vuelos nocturnos; 5=enterramientos, 173.

Tabla 30. Períodos de vuelo de la procesionaria del pino en el ámbito mediterráneo, 186.

RESUMEN.

Se estudió la dinámica poblacional de *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Lepidoptera; Notodontidae) en cinco áreas de pinar ubicadas en el norte de la provincia de Valencia (España): Loma Valluenga (Rincón de Ademuz), Los Ances, La Jarilla y Las Umbrías (Los Serranos) y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (Camp de Túria); la primera y última de estas masas forestales son de origen natural y regeneración espontánea, mientras que el resto son repoblaciones de origen artificial. Además, a excepción de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija con masas de *Pinus halepensis* Mill., el resto de áreas albergaron principalmente pinares de la especie *Pinus nigra salzmanni* Arnold. La marcada gradación de termo y ombro-tipos existente entre las montañas del interior y el litoral de la provincia de Valencia nos permitió describir diferencias muy patentes tanto en los hábitos alimenticios, como en la fenología, dinámica poblacional y complejo de enemigos naturales, de las diferentes poblaciones del lepidóptero plaga.

La procesionaria del pino se mostró como una especie semélpara, con un único episodio de reproducción centrado en la época estival, y en donde todos los descendientes fueron producidos de forma sincronizada. Además, atendiendo a la duración de la vida, pudimos identificar un ciclo biológico semélparo superpuesto en donde los individuos de diferentes generaciones coexisten debido al fenómeno de la diapausa. Los ciclos se avanzaron alrededor de un mes en las montañas del interior, con vuelos más prematuros (Junio-Julio) y enterramientos más tardíos (Marzo-Abril) que en la Sierra Calderona (Agosto-October y Enero-Febrero, respectivamente). Las dinámicas poblacionales fueron de tipo epidémico en las repoblaciones de pinos del interior, con máximos gradativos cada 3-4 años, mientras que en las áreas de carácter más litoral las gradaciones fueron lentas, fluctuando a niveles de infestación más bajos. La orientación Sur fue el cuadrante más afectado en todas las masas forestales estudiadas. La regulación de las poblaciones de orugas se manifestó muy supeditada a la rápida merma del recurso alimenticio a lo largo de las gradaciones y al impacto de factores ambientales esporádicos de tipo extremo tales como episodios de lluvias torrenciales o períodos de frío.

También se pudieron constatar diferencias significativas en la ecología, composición, hábitos tróficos y estructura de las colonias según las áreas estudiadas. A tenor de los resultados, parece evidente que la procesionaria del pino seleccionó de manera activa el hospedador vegetal a la hora de ovipositar. Características dendrométricas (altura y cubiada cubierta), ecológicas (localización del árbol en la masa forestal), así como parámetros ambientales derivados claramente de la localidad y el año de estudio, parecieron influir en el comportamiento de las hembras grávidas de procesionaria. En este sentido, pensamos que el piso bioclimático podría ser el principal factor de selección a la hora de fijar el número de huevos por puesta, y por tanto el número de individuos por colonia que la especie debe de poner en juego, para garantizar la supervivencia de las poblaciones. El período de oviposición duró unos 15 días más de promedio en las áreas del interior, mostrando un calado poco variable a lo largo del período de estudio. Por otra parte, mientras en Las Umbrías el 50% de las puestas de huevos se obtuvieron hacia la última semana de Junio y primera de Julio, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija este valor se alcanzó hacia la última semana de Agosto, aproximadamente unos 2 meses después. Los imagos hembra mostraron una clara tendencia a ovipositar en el tercio inferior de la copa de los pinos, lo cual podría evidenciar una capacidad de dispersión limitada; además, prácticamente todo el contingente de huevos estudiados se situó en el sector SE-SO de las copas. Las puestas de las montañas del interior contuvieron unos 66 huevos/puesta más, de promedio, que en la Sierra Calderona, hecho que podría estar relacionado con las limitaciones térmicas de la zona.

Las tasas promedio de avivamiento fueron del 57% para la Sierra Calderona, y del 79% para Los Serranos, evidenciándose una mayor mortalidad en fase de huevo para Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija. Los períodos de mayor mortalidad fueron la fase de huevo y primeros estadios larvarios, y la fase de pupa. El volumen de los nidos fue mayor en las áreas frías del interior (hasta 4500 cm³) que en la Sierra Calderona (1500 cm³), estando directamente relacionado con el número de orugas integrante del agregado y el estadio. Las condiciones térmicas invernales condicionaron el tamaño de los nidos en las áreas del interior, con un incremento en la actividad de tejido a partir del estadio L3. El número de individuos que llegaron a la fase hipogea fue mayor en las áreas del interior (aproximadamente un 50% más), siendo las tasas de diapausa en estas áreas considerablemente mayores que en el litoral (19,7% frente a un 3,6%). Aunque el porcentaje de individuos con puposis diferida fue mayor en los machos (65-100%), se pudo apreciar que la diapausa fue un fenómeno común en ambos sexos (entorno a un 21-33% de hembras) durante los dos años de estudio. Los períodos de latencia fueron importantes, con un máximo de 6 años. El 94% de los individuos diapausantes emergieron en los 3 primeros años de latencia, con un 40% para el primer año.

Los parámetros referentes a la tasa reproductora básica (R_0) y la fertilidad relativa ($l_x \cdot m_x$) disminuyeron en el caso de Las Umbrías y aumentaron para Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, durante los dos ciclos estudiados, pudiendo ser la merma en la calidad del factor trófico el responsable del incipiente decaimiento de la población en Las Umbrías. El estudio de los k-valor (k_x) nos mostró como los factores de mortalidad clave para Los Serranos acontecieron en fase de huevo y pupa, mientras que para La Sierra Calderona lo hicieron en fase de huevo y últimos estadios larvales (L4-L5). La fuerza de la mortalidad en la fase larval se mantuvo, en general, a niveles bajos, cobrando cierta relevancia a partir del estadio L3 en La Sierra Calderona y de L5 en Los Serranos. Del análisis de los diferentes factores de mortalidad que afectaron a las poblaciones en estudio, se pudo apreciar la importancia de los enemigos naturales. A lo largo de todo el ciclo fenológico de procesionaria del pino pudimos constatar la presencia de 42 especies de antagonistas biológicos: 20 depredadores (2 mamíferos, 7 aves, 6 insectos y 3 arácnidos), 3 entomopatógenos y 19 insectos parasitoides. La aportación del complejo de enemigos naturales a la mortalidad total presentó diferencias importantes según el ciclo y el área estudiadas, alcanzándose valores máximos del 44%. Respecto a la importancia del impacto de las diferentes especies de enemigos naturales, podríamos resaltar a grandes rasgos la acción de los parasitoides de huevos en la Sierra Calderona, y los parasitoides que atacaron las últimas fases de desarrollo de la procesionaria del pino en Los Serranos. El sumatorio total de los k-valor según la especie situaron a *B. servadeii* como el factor biótico con mayor "fuerza de mortalidad" ($k = 0,273$), seguido de *P. caudata* ($k = 0,122$) y *O. pityocampae* ($k = 0,093$). Por otra parte, se estudió en profundidad la distribución a todos los niveles espaciales (puesta, árbol y masa forestal) de los ooparasitoides y del lepidóptero, pudiéndose apreciar una gran influencia del medio forestal sobre las tasas de aparición de los diferentes ooparasitoides.

Adicionalmente, se describen relaciones tritróficas novedosas para la ciencia, y se aportan datos de numerosos depredadores (algunos de ellos como citas novedosas, y con una acción muy relevante dentro del complejo, como los tetigónidos, formícidos, páridos y quirópteros) que aunque no pudieron ser estudiados en profundidad dentro del marco de este trabajo, si que se pudo dejar constancia de su incidencia, marcando la dirección de futuros estudios al respecto.

INTRODUCCION.

1. Orugas gregarias. Un paradigma del poder colectivo.

1.1 Origen del gregarismo larval en macrolepidópteros forestales.

El gregarismo es la tendencia que presentan los individuos de determinadas especies a mantenerse unidos o agrupados, unas veces de forma constante (como ocurre en las especies sociales), otras veces en determinadas fases del ciclo fenológico, o bajo determinadas condiciones ecológicas (caso de la formación de los enjambres de langostas o la hibernación en las mariquitas). En torno a 160.000 especies de lepidópteros muestran en la actualidad estadios larvales de vida solitaria, mientras que tan solo unas 300 especies (pertenecientes a 20 familias) tienen estilos de vida gregarios durante la mayor parte de su fase de desarrollo larval (COSTA & FITZGERALD, 1996; COSTA & PIERCE, 1997; RUF, 2002). Aunque todavía se desconoce la biología de gran parte de las especies tropicales, parece obvio que la evolución ha favorecido los estilos de vida solitarios en la mayoría de las especies estudiadas.

El gregarismo en lepidópteros podría estar directamente relacionado con la aparición de coloraciones aposemáticas y la presencia de estructuras defensivas, pudiendo ambos sistemas de protección ser el origen de la sociabilidad a partir de especies con estilos de vida solitarios (TULLBERG, 1988; TULLBERG & HUNTER, 1996). La probabilidad de desarrollar comportamientos gregarios parece ser alta en presencia de defensas físico-químicas y de coloraciones de advertencia; sin embargo, dado que la aparición de ambas características también podría estar correlacionada positivamente, resulta difícil separar el efecto o aportación de cada sistema defensivo individual en la adquisición de “tendencias de grupo”. Por otra parte, las larvas gregarias de macrolepidópteros forestales son más proclives a manifestar defensas repelentes y aposemáticas que coloraciones crípticas, lo cual podría estar ratificando la importancia de la aparición de estos sistemas defensivos en la consolidación de los comportamientos gregarios en este grupo de lepidópteros. Dado que las especies que se alimentan de hierbas y arbustos suelen ser polífagas, y dispersan sus huevos por un amplio elenco de especies vegetales formando agregados de pocos individuos por hospedador, es poco probable que pudieran dar origen a estrategias adaptativas que evolucionaran como transición al gregarismo (TULLBERG & HUNTER, 1996).

La asociación entre sistemas defensivos y “conductas de grupo” podría haber desencadenado toda una serie de ventajas que acabarían reforzando el comportamiento gregario: la amplificación de las señales de advertencia (TULLBERG & LEIMAR, 1988), la optimización fisiológica y el incremento de la eficiencia en la alimentación (RUF, 2002), o la defensa contra los enemigos naturales (VULINEC, 1990). A este respecto, comentar que los riesgos que podrían entrañar las agrupaciones de larvas (mayor detectabilidad y accesibilidad) podrían quedar minimizados ya que los depredadores (sobre todo visuales) aprenderían pronto a identificar el peligro de atacar a estos agregados de orugas.

Sin embargo, tal y como apunta YOUNG (1983), la disponibilidad de recursos y la distribución espacial de las plantas hospedadoras podrían ser más importantes que la depredación a la hora de condicionar estrategias que desembocaran en un gregarismo. Al parecer, las defensas aposemáticas actuarían de manera más eficaz sobre depredadores que sobre parasitoides (HUNTER, 1991). Este hecho parece quedar corroborado por los estudios de SHEEHAN (1992), en los cuales se observó que los parasitoides se podrían beneficiar del hacinamiento de las orugas gregarias al ser más fáciles de detectar; así, los parasitoides generalistas podrían verse favorecidos con el aumento del tamaño de los agregados.

1.2 Orugas gregarias. Estrategias de comportamiento y consecuencias ecológicas.

Las agregaciones larvales son comunidades de provecho mutuo, por lo tanto, éstas tan solo podrán desarrollarse y persistir si cada individuo dentro del grupo puede beneficiarse de la presencia de sus congéneres y de su estancia en la colonia (HAMILTON, 1971). Al contrario de lo observado en insectos eusociales (hormigas, abejas o termitas), aspectos como la selección por consanguinidad no serían relevantes en las agregaciones larvales (HAMILTON, 1964), no existiendo la discriminación por parentesco (COSTA & ROSS, 1993), y siendo frecuente el intercambio de individuos o la unificación entre colonias a escala inter o intraespecífica (EBERT, 1994; FITZGERALD, 1995). Sin embargo, la vida gregaria puede comportar un alto coste para las comunidades de larvas. Las orugas suelen tener movimientos lentos y sufren importantes bajas por ataques de predadores y parasitoides. Además, los agregados de orugas tienen un alto riesgo de ser infectados por patógenos (HOCHBERG, 1991), y de sobreexplotar rápidamente los recursos ambientales debido a la fuerte competencia por el alimento, lo cual podría provocar la alteración de los ciclos de desarrollo y la muerte de toda la colonia (TSUBAKI, 1995).

Los principales factores implicados en la implantación del gregarismo, la consolidación de las colonias de orugas y la superación de la intensa presión de selección serían:

- ❖ Incapacidad en la fase de imago para ingerir alimento. La reducción o desaparición de la probóscide en los imagos suele estar correlacionada con el grado de “agregación” de los huevos, respondiendo a una necesidad de ahorro energético por parte de las hembras progenitoras (MILLER 1996; TAMMARU & HAUKIOJA, 1996; HEBERT, 1983). Este hecho es especialmente importante en especies que no se alimentan en su fase de imago y tienen una vida corta. Un incremento en la fecundidad estaría correlacionado con un aumento del tamaño del abdomen y, consecuentemente, con un aumento en el coste energético del vuelo de las hembras (WICKMAN & KARLSSON, 1989). El agrupamiento de los huevos podría comportar ciertos beneficios para la progenie, tales como la protección frente a la desecación (CLARK & FAETH, 1997), que podrían favorecer posteriormente la aparición de estilos de vida gregarios por parte de las orugas, llegando a ser más abundantes las formas gregarias en especies con adultos que no se alimentan (HUNTER, 1991).
- ❖ Presencia de colores aposemáticos en las larvas. Los agregados de orugas con coloraciones aposemáticas podrían “amplificar” la señal de advertencia, acelerando el proceso de aprendizaje por parte de los depredadores (CAGLIARDO & GUILFORD, 1993; GAMBERALE & TULLBERG, 1998). Además, los comportamientos especiales de defensa exhibidos por algunas especies de orugas se podrían ver claramente potenciados por el efecto de grupo (PETERSON *et al.*, 1987; STAMP, 1984). Así, las glándulas con secreciones repelentes, setas largas o espinosas, movimientos laterales coordinados de la cápsula cefálica, liberación al aire de tricomas urticantes, o la regurgitación de las toxinas de la planta hospedadora o sustancias irritantes, son tácticas defensivas que podrían resultar más eficientes en grupos numerosos con comportamientos sincronizados (GAMBERALE & TULLBERG, 1996, 1998; HUNTER, 2000; RUF, 2002). Si tenemos en cuenta que los enemigos naturales son la primera causa de mortalidad en los insectos herbívoros inmaduros (CORNELL & HAWKINS, 1995; CORNELL *et al.*, 1998), el comportamiento gregario podría aumentar los niveles de supervivencia de estas especies. Además, dichas defensas podrían compensar la clara desventaja de formar grupos de orugas lentos, voluminosos y muy visibles (HUNTER, 2000).

- ❖ Posibilidad de construir nidos o telas de seda. Las construcciones de seda, bien sean telas o nidos densos, suelen ser estructuras “multifuncionales” que permiten a las colonias optimizar numerosos procesos vitales: protección contra la desecación, los depredadores y parasitoides (STAMP, 1981; DAMMAN, 1987, COSTA & PIERCE, 1997), transferencia de vibraciones que potenciarían la cohesión y el comportamiento sincronizado del grupo (COSTA, 1997, RUF & FIEDLER, 2000b; RUF, 2002), termorregulación (BREUER & DEVKOTA, 1990; JOOS *et al.*, 1988) o el incremento de la temperatura cuando el grupo está expuesto a la radiación solar (JOOS *et al.*, 1988; BREUER *et al.*, 1989; RUF & FIEDLER, 2002a).
- ❖ Alimentación en grupos. El comportamiento gregario a la hora de alimentarse podría favorecer la superación de las estructuras defensivas de las plantas (MATSUMOTO, 1989; CLARK & FAETH, 1997; DENNO & BENREY, 1997; FORDYCE & AGRAWAL, 2001), la explotación óptima de los recursos vegetales (TSUBAKI & SHIOTSU, 1982; LE MASURIER, 1994) o, como en el caso de fuentes de alimento distribuidas en agregados, podría suponer el desarrollo de sistemas de comunicación altamente desarrollados que facilitarían la búsqueda del alimento de mayor calidad nutricional (FITZGERALD & PETERSON, 1988; PETERSON, 1987, FITZGERALD, 2003). Este último aspecto también podría derivar de la propia sobreexplotación de los recursos alimenticios por parte de las colonias grandes, de tal forma que los sistemas de comunicación perfeccionados podrían ser consecuencia del comportamiento social y no el principio de este tipo de relaciones.
- ❖ Termorregulación en grupos. Las orugas solitarias son capaces de elevar su temperatura corporal exponiendo sus cuerpos coloreados (preferentemente de tonos oscuros) a la radiación solar, lo cual aumenta la tasa de digestión y consecuentemente la tasa de desarrollo (CASEY *et al.*, 1988; BRYANT, *et al.*, 2000). Sin embargo, las ganancias de temperatura están usualmente en un rango de unos pocos grados centígrados. Con la agregación, las orugas multiplican su masa corporal efectiva lo cual se traduce en una ganancia de temperatura mucho más amplia que en una larva solitaria (KNAPP & CASEY, 1986; JOOS *et al.*, 1988; CASEY, 1993). Por otra parte, la relación entre las características físicas de los nidos y su función como acumulador de calor no queda del todo esclarecida. Es interesante apuntar que el gregarismo de las orugas combinado con la construcción de nidos ocurre en especies que se desarrollan a principio de la primavera o a finales del otoño, cuando las condiciones térmicas son más restrictivas para los insectos ectotérmicos.

1.3 Niveles de complejidad en las orugas gregarias.

De acuerdo con los beneficios y ventajas que procura el gregarismo (termorregulación, construcción de un nido comunal, alimentación en grupo, etc.) parece crucial para las orugas el poder sincronizar al máximo su actividad (CASEY *et al.*, 1988). Sin embargo, aunque se han realizado estudios descriptivos de los períodos de actividad sincronizada y búsqueda en *Malacosoma neustria* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera; Lasiocampidae) (FITZGERALD, 1980; FITZGERALD & PETERSON, 1988) y *Eriogaster lanestris* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera; Lasiocampidae) (RUF *et al.*, 2001), sería necesario extender dichos estudios a otras muchas especies para poder aproximar la importancia del comportamiento sincronizado en las orugas gregarias. Dado que la concomitancia implica necesariamente costes (por ejemplo, la necesidad individual podría quedar suprimida temporalmente), es de crucial importancia conocer cómo las orugas gestionan la sincronización o sus actividades coordinadas.

Por otra parte, las orugas sociales no muestran patrones en tareas cooperativas, y además no existe contacto intergeneracional. Sin embargo, como en ningún otro sistema grupal, la complejidad del comportamiento interespecífico es tal que nos permite categorizar estas “sociedades” mediante un conjunto amplio de características.

1.3.1 Comportamiento de búsqueda de alimento.

Las estrategias a la hora de buscar alimento son uno de los aspectos más utilizados a la hora de diferenciar de manera primaria los niveles de complejidad social en las orugas, y aunque el conjunto de dichas estrategias de búsqueda en las orugas sociales formaría un continuo, a grandes rasgos se pueden identificar tres patrones diferenciadores (FITZGERALD & PETERSON, 1988):

- ❖ Búsqueda de alimento restringida a un territorio. Representaría la forma más simple de gregarismo. Estas especies normalmente quedan en el mismo emplazamiento durante todo el desarrollo larval, protegidas dentro de telas-refugio y se alimentan de las hojas que engloban estas estructuras de seda. Las telas se expanden progresivamente hasta que recubren por completo los arbustos o árboles (HOEBKE, 1987). Las habilidades comunicativas son muy básicas, mediando principalmente en la cohesión del grupo.
- ❖ Búsqueda de alimento de carácter nómada. Las colonias nómadas se mueven en grupos buscando los agregados de alimento, abandonando regularmente los lugares sobreexplotados. Estas orugas no construyen refugios de seda tridimensionales pero a menudo construyen lechos de seda para descansar o mudar. La comunicación es usada para la cohesión, la defensa del grupo y la orientación espacial entre los lugares de alimentación y de descanso (RUF, 2002).
- ❖ Búsqueda de alimento a partir de emplazamientos fijos. El sistema más complejo de gregarismo en orugas estaría representado por las especies que construyen nidos a partir de los cuales realizan expediciones de alimentación, para retornar después a su refugio. A diferencia de las especies restringidas a un territorio, estas especies se alimentan de la vegetación circundante, fuera de las estructuras de seda. Como los lugares de alimentación quedan cada vez más dispersos a lo largo del desarrollo de las orugas, es indispensable desarrollar un sofisticado sistema de comunicación que incluya la cohesión y defensa del grupo, la orientación espacial, y el intercambio de información acerca de los lugares de alimentación.

1.3.2 La comunicación en las colonias de orugas.

En la mayor parte de especies de orugas gregarias, la comunicación entre individuos es básicamente feromonal (COSTA & LOUQUE, 2001; COSTA *et al.*, 2003; FITZGERALD & PETERSON, 1988; FITZGERALD & UNDERWOOD, 1998b; RUF *et al.*, 2001), aunque los tactismos también pueden jugar un papel importante, a menudo en combinación con las feromonas. El contacto entre individuos probablemente esté implicado en la formación de grupos de alimentación en la mayoría de especies de orugas gregarias (COSTA *et al.*, 2003).

Los rastros feromonales son componentes centrales de los sistemas de comunicación de estas colonias y como tales, sus propiedades pueden ser específicas a la hora de cubrir las necesidades de las colonias. El tiempo de permanencia de las feromonas en el medio es un rasgo importante en los rastros de las larvas de lepidópteros. Los rastros de los defoliadores con refugio central, *Malacosoma* (Linnaeus, 1758) (FITZGERALD, 1995), *Eucheria Aurivillius* 1894 (FITZGERALD & UNDERWOOD, 1998b),

Gloveria Linnaeus, 1758 (FITZGERALD Y UNDERWOOD, 1998a), *Thaumetopoea* Hübner, 1820 (FITZGERALD, 2003), y *Eriogaster* Germar, 1810 (RUF *et al.*, 2001; RUF & FIEDLER, 2002b) tienen componentes moleculares de vida larga que facilitan el retorno de la colonia a los lugares de alimentación días después de su descubrimiento inicial. Para evitar las interferencias que podrían darse si sus lugares de alimentación llegarán a confundirse con rastros de larga duración diseminados anteriormente, éstas incorporan un componente molecular lábil que permitiría identificar o discernir la edad relativa del rastro. Por el contrario, el rastro feromonal de otras especies como *Phylera distigma* (Boheman, 1842) (Coleoptera; Curculionidae) son de vida corta (COSTA *et al.*, 2004). La razón de estas diferencias podría ser que las pequeñas larvas de esta última especie son de carácter nómada, moviéndose solo durante cortas distancias hasta el lugar de alimentación próximo, y sin expectativas de retornar a las zonas expoliadas.

La complejidad de la información codificada en los rastros también varía y ha sido tema central de varios estudios. En las larvas sedentarias o nómadas, los rastros químicos tan solo sirven como un medio de cohesión y procuran poca o ninguna información sobre los lugares de alimentación, fallando en el reclutamiento de individuos (FITZGERALD & COSTA, 1986). Esto podría deberse a que estas especies de orugas viven cerca de las fuentes nutricias y no necesitan señales para la búsqueda del alimento. Cuando el sustento escasea, los defoliadores sedentarios podrían simplemente expandir los límites de su colonia a núcleos adyacentes, y las nómadas desplazarse hacia un nuevo agregado. En contraste a estos dos modos de alimentación, los defoliadores con un refugio central podrían beneficiarse de la orientación coordinada hacia agregados de alimento. Así, los defoliadores *E. lanestris*, *Malacosoma americanum* (Fabricius, 1793) y *M. neustria* (Lepidoptera; Lasiocampidae), codifican información en sus rastros de feromonas y dirigen a los miembros del grupo a las fuentes de alimento más óptimas (FITZGERALD & PETERSON, 1983; FITZGERALD & COSTA, 1999; PETERSON, 1988).

FITZGERALD & UNDERWOOD (1998b) sugieren que la fragmentación del alimento, la necesidad de buscar extensivamente las fuentes nutricias, y los desarrollos larvales relativamente cortos y de carácter diurno, podrían haber hecho evolucionar en complejidad estos sistemas de comunicación. Por el contrario, en orugas con desarrollo lento y de actividad trófica nocturna, tales como *Gloveria* spp. y *Eucheria* spp., no se darían estas ventajas selectivas para desarrollar un sistema de alimentación altamente sofisticado caracterizado por incursiones en el alimento cortas y eficientes, tales como las exhibidas por *M. americanum* y *E. lanestris*.

1.3.3 Sincronización de las colonias: tiempo de alimentación y ciclo circadiano de actividad.

Los ciclos sincronizados de actividad circadiana son altamente variables, y dependen principalmente de los períodos de actividad de los depredadores visuales o del efecto de la temperatura sobre la fisiología ectotérmica de estas especies. Así, encontramos especies diurnas, nocturnas, o que se alimentan tanto de día como de noche (RUF & FIEDLER, 2002b). La plasticidad de los horarios de alimentación en relación a la variabilidad medioambiental también difiere entre especies: *M. americanum* y *Eucheria socialis* Beutelspacher, 1983 exhiben ambos horarios de alimentación circadianos fijos (FITZGERALD *et al.*, 1988; FITZGERALD & UNDERWOOD, 1998b). En este caso, el comportamiento está supeditado a la aparición de rastros sincronizados y no necesariamente reflejan unos requerimientos alimentarios. En efecto, FITZGERALD & VISSCHER (1996) mostraron que las colonias de orugas se alimentan con menor frecuencia que las orugas individuales, y postulan que la fuerte presión de selección de la alimentación sincrónica podría anular la tendencia de los individuos a alimentarse de acuerdo con sus niveles de hambre. Esto sugiere que si la alimentación por parte de las orugas individuales estuviera mediada por la temperatura, podría dificultar el seguimiento de las actividades sincronizadas de la colonia (CASEY *et al.*, 1988). Sin embargo, *E. lanestris* y *Malacosoma disstria* Hübner, 1820 pueden alimentarse en diferentes momentos del día, estando dicha actividad altamente

influenciada por la temperatura. Esta plasticidad puede dotar a los miembros del grupo de habilidades para alimentarse en diferentes medios (RUF & FIEDLER, 2002b; PETERS & DESPLAND, 2006).

Por otra parte, se conoce poco acerca de cómo los miembros del grupo alcanzan un consenso a la hora de alimentarse. LONG (1955) apunta que en los grupos larvales de *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera; Pieridae) y de *Plusia gamma* Ostreykowna 1924 (Lepidoptera; Noctuidae), los cambios de dirección en la marcha de una oruga son seguidos por las larvas adyacentes. RANDS *et al.* (2003) sugieren que la diferenciación espontánea entre “líderes” y “seguidores” temporales es debida a la aparición de diferencias en sus estados energéticos. El individuo con las reservas más bajas se podría revelar como “la liebre” o “marcapasos”, y llegar a determinar el inicio de la alimentación colectiva. Ahora bien, dado que a medida que aumenta el número de individuos hambrientos aumentaría el nivel de “impaciencia” en la colonia, el efecto de grupo actuaría como un atenuante de los niveles de excitación. Es muy probable que el incremento en el número de contactos físicos entre orugas sea el detonante de la alimentación colectiva, aunque sigue siendo una incógnita qué determina que ciertos individuos tomen la iniciativa. La mayoría de especies que se alimentan en grupos se mueven en masa, y esta aversión a alimentarse individualmente podría reforzar la cohesión de la colonia durante la exploración de nuevos territorios (COLASURDO & DESPLAND, 2005).

1.3.4 Desplazamiento colectivo: procesiones.

La procesión de orugas es una forma coordinada de locomoción en la cual las cohortes de insectos viajan en una fila simple en donde se mantiene el contacto “cabeza-cola”. Este comportamiento es distinto del mostrado por aquellas especies en donde los individuos se mueven de manera independiente, a una distancia típica unos de otros, y con la única referencia del rastro feromonal dejado por las orugas precedentes. El comportamiento de desplazarse en procesión es característico de la subfamilia Hemileucinae (Lepidoptera; Saturniidae), donde ha sido investigada en *Hemileuca* Walter, 1855 e *Hylesia* Hübner [1820] (FITZGERALD & PESCADOR-RUBIO, 2002; FITZGERALD *et al.*, 2004). También aparece particularmente bien desarrollado en los géneros *Thaumetopoea* y *Ochrogaster* Herrich-Schäffer, [1855] (Lepidoptera; Notodontidae) (FITZGERALD, 2003; FITZGERALD *et al.*, 2004). En las orugas procesionarias *Hylesia lineata* Druce 1886 y *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller, 1775) tanto las señales químicas como los tigmotactismos muestran un papel importante en la formación y cohesión de las procesiones (FITZGERALD & PESCADOR-RUBIO, 2002; FITZGERALD, 2003).

Dentro de estas formaciones de orugas, destaca el papel determinante del líder. La oruga que encabeza la procesión invierte más energía que el resto a la hora de trazar los recorridos en las incursiones exploratorias, y tiene un mayor riesgo de padecer los ataques frontales de pequeños depredadores que cazan al acecho como las arañas. Por ejemplo, en *T. pityocampa*, las orugas que encabezan las procesiones realizan un esfuerzo extra en la locomoción, disfrutando el resto de individuos de la fila de una economía de movimientos remarcable. En caso de percance o indecisión en la marcha, las orugas de vanguardia pueden ser reclutadas como líderes, incitadas por las orugas que avanzan en fila detrás de ellas (FITZGERALD, 2003).

Diversos estudios de laboratorio apuntan a que las hembras de *T. pityocampa* suelen liderar las procesiones más a menudo que los machos; esto podría ser indicio de una cierta división sexual de funciones en la colonia (polietismo), en donde las hembras se mostrarían más predisuestas al dispendio de energía y a la asunción de riesgos que los machos (FITZGERALD, 2003). También UNDERWOOD & SHAPIRO (1999) citan un comportamiento parecido en las colonias de *E. socialis*, en donde las orugas “macho” tejen y exploran con mayor frecuencia que las hembras. Aunque el polietismo ya fue citado en las orugas sociales por WELLINGTON (1957), como una mezcla “adaptativa” de

hermanos con diferentes niveles de actividad, estudios subsiguientes ponen en tela de juicio esta afirmación, apuntando que esta división de roles además de no quedar claramente diferenciada, tampoco pasaría por ser la norma en las colonias de orugas (EDGERLY & FITZGERALD, 1982; FLOWERS & COSTA, 2003).

Para la mayoría de especies de orugas procesionarias, las diferencias en el estado fisiológico podría ser el factor determinante de que ciertos individuos ocupen los primeros puestos de avance y se encarguen de trazar las rutas exploratorias. Los individuos “hambrientos” establecerían posiciones relativas en la colonia en función de su estado interno y mostrarían tendencia a ocupar posiciones vanguardistas, situándose en zonas de riesgo sin mayor beneficio que el hallazgo de la fuente de alimento (FITZGERALD, 2003). Así, la alternancia en el liderazgo podría establecerse como un balance entre ser el primero en encontrar una fuente de alimento (nivel de hambre) y el riesgo de encontrar depredadores.

Finalmente, comentar el caso particular de *Malacosoma* spp., en donde los individuos de vanguardia avanzan una corta distancia y retroceden con regularidad; esto provoca que la oruga de cabeza sea reemplazada constantemente por otra no existiendo un liderazgo bien definido durante la locomoción. Sin embargo, dado que la colonia mantiene el movimiento hacia los nuevos rastros marcados, el grupo progresa de manera lenta (FITZGERALD & COSTA, 1986; PETERSON, 1988).

1.3.5 Termorregulación.

La termorregulación en organismos ectotérmicos se limita básicamente a la absorción de energía solar (RUF & FIEDLER, 2002a), y en el caso de las orugas, no suelen alcanzar temperaturas muy superiores a las del medioambiente. Aunque se ha planteado la posibilidad de que pudiera existir una componente metabólica derivada del comportamiento gregario de las orugas (MOSEBACH-PUKOWSKI, 1937), el control de la temperatura corporal por medios fisiológicos parece improbable debido a su pequeño tamaño (elevada relación superficie/volumen), la forma homogénea del cuerpo y la falta de control del flujo de la hemolinfa hacia las diferentes regiones corporales (RAWLINS & LEDERHOUSE, 1981; KNAPP & CASEY, 1986; CASEY, 1993; KARBAN, 1998). La termorregulación de las orugas se lleva a cabo básicamente mediante fuentes de calor externas y patrones del comportamiento que optimizan su aprovechamiento.

Los flujos de calor corporal en las orugas se producen por tres fenómenos que actúan de manera simultánea: conducción, convección y radiación. Sin embargo, en condiciones naturales, el balance térmico de la oruga estaría influenciado básicamente por la absorción de radiación solar (y en el caso de orugas gregarias, también por la radiación que emiten sus nidos), y por fenómenos de convección que podrían enfriar el cuerpo de la oruga tales como el viento (RUF, 2002). Los agregados de orugas, en ausencia de radiación solar, nunca alcanzan temperaturas corporales significativamente mayores que las del medio circundante. Así, con el ocaso, las temperaturas corporales de las orugas decrecen hasta igualarse con la temperatura ambiental externa.

Entre las principales características de las orugas gregarias con comportamientos de termorregulación podríamos citar:

- ❖ Estadios larvales con cuerpos de coloración oscura (contrastando con combinaciones de colores cromáticos y llamativos), y recubiertos de setas que reducirían el intercambio convectivo de calor sin afectar a la ganancia de temperatura por radiación (CASEY & HEGEL, 1981). En las orugas solitarias, el color y la estructura de la cutícula podrían ser cruciales a la hora de condicionar la cantidad de radiación absorbida y determinar la entrada máxima de

energía, mientras que los balances de calor por conducción serían poco importantes. Además, la estructura de la superficie corporal podría reducir la pérdida de calor convectivo (CASEY & HEGEL, 1981). Así, colores oscuros podrían aumentar los niveles de absorbancia en longitudes de onda corta, siendo idóneos para optimizar la ganancia de calor a partir de fuentes externas, y las estructuras tales como setas o espinas podrían reducir o aumentar los niveles de calor debido a la convección forzada o a la conducción, respectivamente.

- ❖ Agrupaciones de orugas que maximizan la absorción de calor por radiación, y reducen el intercambio de calor por convección minimizando la superficie corporal relativa expuesta (JOOS *et al.*, 1988). Los grupos de orugas obtienen mayores ganancias térmicas que las orugas solitarias (PORTER, 1982; KNAPP & CASEY, 1986; CASEY *et al.*, 1988; JOOS *et al.*, 1988; KLOK & CHOWN, 1999) ya que, al agruparse, multiplican su masa corporal efectiva incrementando su máximo de ganancia de calor. Las agrupaciones de orugas pueden aumentar la ganancia potencial de temperatura en unos 10°C, lo cual podría doblar la velocidad de los procesos fisiológicos y facilitar la sincronía en el crecimiento de la colonia. Por otra parte, agrupaciones pequeñas de orugas podrían no alcanzar temperaturas corporales significativas, mientras que grupos notables en número podrían alcanzar temperaturas en el rango de pequeños vertebrados ectotérmicos tales como lagartos (HALPERIN, 1990). En consecuencia, estos agregados de orugas podrían alcanzar temperaturas óptimas para la digestión y mantenerlas durante algunas horas al día, mientras que las orugas solitarias tan solo alcanzarían el óptimo durante franjas circadianas de corta duración (RUF & FIEDLER, 2002a). Además, la pendiente de la relación masa corporal/ganancia térmica o curva de STEVENSON (1985) puede verse ampliamente afectada por el comportamiento (selección del microhábitat y exposición por termopreferendum), parámetros medioambientales (viento, radiación), así como efectos físicos del sustrato (conducción) y del integumento (absorción de radiaciones de longitud de onda corta).
- ❖ Construcción de nidos de seda que sirven de refugio, y al cual retornan las orugas después de los períodos de alimentación. Tales nidos funcionan como invernaderos que aportan una ganancia adicional de calor (CARLBERG, 1980; KNAPP & CASEY, 1986; JOOS *et al.*, 1988; BREUER & DEVKOTA, 1990). Estas estructuras retrasan la pérdida de la temperatura de la colonia y atenúan el impacto de las oscilaciones térmicas externas. Las capas de seda reflejan el calor desprendido por la masa de orugas hacia el interior reduciendo las pérdidas térmicas por convección (RUF, 2002). La temperatura del aire en el interior del nido fluctúa de acuerdo con la actividad de las colonias de orugas. Así, la temperatura del aire aumenta lentamente en torno a 2,5–3°C cuando las orugas se hacinan en el nido después de alimentarse, y decrece rápidamente cuando las larvas dejan el nido. La energía térmica del nido puede conservarse durante unas pocas horas después del descenso de la temperatura ambiental hecho que podría explicarse por la producción de calor metabólico. Este calor adicional podría reducir el tiempo de desarrollo (LANCE *et al.*, 1987), y los agregados en sus nidos, podrían beneficiarse de ventajas selectivas frente a períodos de meteorología adversa o por la noche, cuando la termorregulación no es posible.

En especies tales como *Eriogaster lanestris* (RUF & FIEDLER, 2000; RUF & FIEDLER, 2002a), *Thaumetopoea pityocampa* (BREUER *et al.*, 1989; FITZGERALD & PANADES I BLAS, 2003), *Malacosoma neustria* (JOOS *et al.*, 1988) o *Eucheria socialis* (FITZGERALD & UNDERWOOD, 2000), los aspectos referentes a la termorregulación de las colonias han sido bien estudiados, manifestando diferencias importantes según la fenología. Así, en especies primaverales (con ciclos fenológicos cortos) como *E. lanestris* o *M. neustria*, los nidos podrían jugar un papel termorregulador tan solo en los primeros estadios (inicios de primavera), mientras que el papel predominante sería de protección contra los

enemigos naturales (sobre todo frente a las aves insectívoras) (RUF & FIEDLER, 2002a). Sin embargo, en el caso de orugas de desarrollo invernal (con ciclos fenológicos largos), como *T. pityocampa*, la función termorreguladora del nido pasaría a ser más relevante debido a la dependencia directa de las colonias respecto a las temperaturas que dichos nidos podrían alcanzar durante el día (DÉMOLIN, 1969b).

2. La subfamilia *Thaumetopoeinae*. Un taxón discutido.

2.1 Particularidades taxonómicas.

En palabras de KIRIAKOFF (1970), se trata de uno de los grupos de lepidópteros más controvertidos. En los últimos 150 años ha sido tratado como *Eupterotidae*, *Melalophidae*, *Striphnopterigidae*, *Apatelodinae*, *Janinae*, *Thaumetopoeinae*, *Setioinae*, *Notodontinae* y *Thaumetopoeidae* (AGENJO, 1941). En el año 1900, se eleva a la categoría de familia – *Thaumetopoeidae* (AURIVILLIUS, 1891) – estando integrada por un solo género, *Thaumetopoea* (HÜBNER, 1822); hasta aquella fecha todas las especies estaban englobadas en el género *Cnethocampa* (STEPHENS, 1828) dentro de la familia *Notodontidae*. La creación de esta familia respondió a una “exagénesis” de los caracteres sistemáticos y biológicos de las especies que la componen, teniendo en cuenta sin embargo las afinidades con *Notodontidae*, *Liparidae* y *Lasiocampidae* (AGENJO, 1941).

Aunque la posición taxonómica de este grupo de lepidópteros sigue siendo motivo de debate, con autores partidarios de considerarla como una subfamilia – *Thaumetopoeinae* – dentro de los *Notodontidae* (TURNER, 1922; BOURGOGNE, 1951; HERBULOT, 1958, COMMON, 1970; BALACHOWSKY, 1972, ROUGEOT & VIETTE, 1978) o como una familia aparte – *Thaumetopoeidae* – (STRAND, 1913; LHOMME, 1923-1935; FORSTER & WOHLFAHRT, 1960; KIRIAKOFF, 1970; KLOET & HINCKS, 1972; SILVA CRUZ & GONÇALVES, 1977; GÓMEZ BUSTILLO, 1977), actualmente parece afianzarse la primera postura, interpretándose los caracteres taxonómicos diferenciales (estructuras genitales, pelota de escamas “anal” y órganos timpánicos torácicos) como puramente de morfología externa. Además, los patrones etológicos de las orugas, afines en géneros muy distantes geográficamente (*Thaumetopoea* Hübner, [1820]; *Anaphe* Walter, 1855; *Epicoma* Hübner, 1819), podrían ser calificados de sinapomorfia, más que de convergencia.

La subfamilia *Thaumetopoeinae* engloba géneros africanos, euroasiáticos y australianos (TURNER, 1922), incluyendo el género *Gazalina* (WALKER, 1965) de la región oriental (Tablas 1, 2, 3 y 4). En Eurasia encontramos el género *Thaumetopoea*, cuyos representantes periféricos pueblan igualmente la región paleártica africana y se extienden al sur hasta Etiopía y Burundi. Así, las numerosas especies que habitan la región zoogeográfica Etiópica-Malgache no ocupan una zona de repartición desconectada del grupo euro-asiático; si se exceptúan las regiones desérticas, tanto del norte como del sur, se puede decir que los *Thaumetopoeinae* ocupan toda África continental y Madagascar. Al norte del Sahara y en las montañas orientales se encuentran representantes del género *Thaumetopoea*, que establecerían una continuidad geográfica de repartición con el resto de géneros africanos.

GÉNERO	AUTOR	ESPECIE	AUTOR
<i>Thaumetopoea</i>	Hübner, [1820]	<i>T. pityocampa</i>	(Denis & Schiffermüller, 1775)
		<i>T. wilkinsoni</i>	Tams, 1924
		<i>T. processionea</i>	(Linnaeus, 1758)
		<i>T. pinivora</i>	(Treichske, 1834)
		<i>T. herculeana</i>	(Rambur, 1840)
		<i>T. libanotica</i>	Kiriakoff & Talhouk, 1975
		<i>T. bonjeani</i>	(Powell, 1922)
		<i>T. jordana</i>	Staudinger, 1894
		<i>T. solitaria</i>	(Freyer, 1838)

Tabla 1. Relación de géneros Paleárticos de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae).

GÉNERO	AUTOR	ESPECIE	AUTOR
<i>Aglaosoma</i>	Scott, 1864	<i>A. periblepta</i>	(Turner, 1922)
		<i>A. variegata</i>	(Walker, 1855)
<i>Axiocleta</i>	Turner, 1911	<i>A. perisema</i>	Turner, 1911
<i>Cynosarga</i>	Walker, 1865	<i>C. ornata</i>	Walker, 1865
<i>Epicoma</i>	Hübner, 1819	<i>E. anisozyga</i>	Turner, 1922
		<i>E. argentata</i>	(Walker, 1865)
		<i>E. argentosa</i>	(Lucas, 1890)
		<i>E. asbolina</i>	Turner, 1902
		<i>E. barnardi</i>	(Lucas, 1890)
		<i>E. barytima</i>	Turner, 1917
		<i>E. chrysosema</i>	Turner, 1922
		<i>E. contristis</i>	Hübner, 1823
		<i>E. derbyana</i>	Strand, 1929
		<i>E. dispar</i>	Turner, 1922
		<i>E. melanospila</i>	(Wallengren, 1860)
		<i>E. melanosticta</i>	(Donovan, 1805)
		<i>E. phoenura</i>	Turner, 1922
		<i>E. pontificalis</i>	Rosenstock, 1885
		<i>E. protrahens</i>	(Lucas, 1890)
		<i>E. signata</i>	(Walker, 1855)
<i>E. tristis</i>	(Donovan, 1805)		
<i>E. nigrolineata</i>	Joicey & Talbot, 1916		
<i>E. zelotes</i>	Turner, 1902		
<i>Mesodrepta</i>	Turner, 1924	<i>M. harpotoma</i>	Turner, 1924
<i>Diceratucha</i>	Swinhoe, 1904	<i>D. xenopis</i>	(Lower, 1902)
<i>Ochrogaster</i>	Herrich-Schäffer, [1855]	<i>O. lunifer</i>	(Herrich-Schäffer, [1855])
<i>Tanystola</i>	Turner, 1922	<i>T. isabella</i>	(White, 1841)
		<i>T. ochrogutta</i>	(Herrich-Schäffer, [1856])
<i>Trichiocercus</i>	Stephens, 1835	<i>T. mesomelas</i>	(Walker, 1855)
		<i>T. sparshalli</i>	(Curtis, 1830)

Tabla 2. Relación de géneros australianos de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae).

GÉNERO	AUTOR	ESPECIE	AUTOR
<i>Anaphe</i>	Walker, 1855	<i>A. aurea</i> <i>A. dempwolfii</i> <i>A. etiennei</i> <i>A. johnstonei</i> <i>A. panda</i> <i>A. perobscura</i> <i>A. reticulata</i> <i>A. stellata</i> <i>A. subsordida</i> <i>A. venata</i> <i>A. zombitsyana</i>	Butler, 1892 Strand, 1909 Schouteden, 1912 Tams, 1932 (Boisduval, 1847) Berio, 1937 Walker, 1855 Guérin-Méneville, 1844 Butler, 1893 Butler, 1878 Viette, 1965
<i>Adrallia</i>	Walker, 1865	<i>A. bipunctata</i>	Walker, 1865
<i>Epanaphe</i>	Aurivillius, 1904	<i>E. bergeri</i> <i>E. candezei</i> <i>E. carteri</i> <i>E. clara</i> <i>E. clarilla</i> <i>E. distalis</i> <i>E. ealana</i> <i>E. fasciata</i> <i>E. maynei</i> <i>E. moloneyi</i> <i>E. nigripicta</i> <i>E. parva</i> <i>E. subsordida</i> <i>E. unifascia</i>	Kiriakoff, 1970 Hulstaert, 1924 (Walsingham, 1885) (Holland, 1893) Aurivillius, 1904 Gaede, 1928 Strand, 1922 (Aurivillius, 1925) Hulstaert, 1924 (Druce, 1887) Hulstaert, 1924 (Aurivillius, 1891) Holland, 1893 Hulstaert, 1924
<i>Fanambana</i>	Kiriakoff & Viette, 1969	<i>F. anomoeotina</i> <i>F. piralidina</i>	Kiriakoff & Viette, 1969 Kiriakoff & Viette, 1970
<i>Hypsoides</i>	Butler, 1882	<i>H. ambrensis</i> <i>H. anosibeana</i> <i>H. antsianakana</i> <i>H. barrei</i> <i>H. befotakana</i> <i>H. bipars</i> <i>H. cleotis</i> <i>H. conglomerata</i> <i>H. culminidentata</i> <i>H. diego</i> <i>H. flavens</i> <i>H. kiriakoffi</i> <i>H. lambertoni</i> <i>H. meloui</i> <i>H. paulinus</i> <i>H. placidus</i> <i>H. radama</i> <i>H. semifusca</i> <i>H. singularis</i> <i>H. timoleon</i>	Poujade, 1903 (Oberthür, 1922) (Oberthür, 1922) (Mabille, 1891) Viette, 1965 Butler, 1882 Swinhoe, 1907 (Oberthür, 1923) (Oberthür, 1923) (Coquerel, 1855) (Mabille, 1891) Viette, 1965 (Oberthür, 1922) (Oberthür, 1922) (Oberthür, 1923) (Oberthür, 1923) (Coquerel, 1855) Kiriakoff, 1969 Kiriakoff, 1969 (Oberthür, 1923)
<i>Nesanaphe</i>	Kiriakoff, 1969	<i>N. mirabilis</i> <i>N. zombitsyana</i>	(Viette, 1955) (Viette, 1965)
<i>Paradrallia</i>	Bethune-Baker, 1908	<i>P. punctigera</i> <i>P. rhodesi</i>	Hulstaert, 1924 Bethune-Baker, 1908
<i>Pseudohypsoides</i>	Viette, 1960	<i>P. bicolor</i> <i>P. unicolor</i> <i>P. vadoni</i>	Viette, 1960 Viette, 1960 Viette, 1960
<i>Thaumetopoea</i>	Hübner, [1820]	<i>T. dhofarensis</i> <i>T. abyssinia</i> <i>T. apologetica</i>	Wittshire, 1980 Strand, 1911 Strand, 1909

Tabla 3. Relación de géneros Etiópico-malgaches de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae).

Por otra parte, el género *Gazalina*, y en menor medida *Thaumetopoea*, distribuidos por la región biogeográfica oriental, conectarían con las especies de Asia Menor, y establecerían a través del archipiélago malayo-indonesio un puente con las especies periféricas de origen australiano establecidas en Nueva Guinea (*Epicoma*) y algunas islas de Oceanía (COMMON, 1990; HOLLOWAY *et al.*, 2002). El bloque de especies australianas, tan homogéneo como el etiópico, muestra sin embargo algunos hábitos diferenciales respecto al tronco africano-eurasiático. Así, la subfamilia *Thaumetopoeinae*, independientemente de si su origen es monofilético o polifilético, a partir de una línea ancestral proto-notodontoide, y como consecuencia de su aislamiento geográfico total o parcial, han tenido tiempo suficiente para manifestar una acusada diferenciación específica (GÓMEZ BUSTILLO, 1977).

GÉNERO	AUTOR	ESPECIE	AUTOR
<i>Thaumetopoea</i>	Hübner, [1820]	<i>T. cheela</i>	Moore, 1883
<i>Gazalina</i>	Walker, 1865	<i>G. venosata</i>	Walker, 1865
		<i>G. apsara</i>	(Moore, 1859)
		<i>G. Chrysolopha</i>	(Kollar, [1844])
		<i>G. intermixta</i>	Swinhoe, 1900
		<i>G. nervosa</i>	Felder, 1874
		<i>G. transversa</i>	(Moore, 1879)
		<i>G. purificata</i>	Sugi, 1993

Tabla 4. Relación de géneros Orientales de la subfamilia *Thaumetopoeinae* (Notodontidae).

2.2 El género *Thaumetopoea* Hübner, [1820]

El género *Thaumetopoea* está constituido por 12 especies (Tablas 1, 3 y 4) con las siguientes características (AGENJO, 1941):

- ❖ Adultos de tamaño mediano, con antenas cortas y bipectinadas, que apenas llegan a la mitad del borde anterior de las alas; las pectinaciones son más largas en los machos que en las hembras, y el primer artejo está provisto de un pincel de setas rígidas dirigidas hacia delante.
- ❖ Frente provista de una protuberancia córnea o *canthus*. Ojos desnudos y sin ocelos. Trompa atrofiada. Palpos muy pequeños, velludos y extendidos hacia delante, con solo dos artejos, el primero más grueso que el segundo.
- ❖ Tórax con pubescencia lanosa. Patas anteriores con las epíffisis tibiales bien desarrolladas, más fuertes en los machos que en las hembras. En unas especies con las tibias inermes, y en otras guarnecidas de una fuerte espina situada en el lado interno de la cara anterior; las patas intermedias armadas con dos espolones apicales; las posteriores provistas también de un solo par de espolones de la misma clase.
- ❖ Abdomen cónico en los machos y adornado de un pincel anal; en las hembras cilíndrico, con la abertura genital rodeada en su parte dorsal de un semianillo de escamas aplicadas unas contra otras, en las que reside un magnífico carácter para la diferenciación de las especies, ya que resultan distintas en cada una de ellas.
- ❖ Venación alar muy semejante a la del resto de Notodontidae. En las alas anteriores la vena subcostal está separada de todas las demás y termina a los 2/3 de la longitud del borde costal a partir de la base.

- ❖ Casi siempre la envergadura es menor en los machos que en las hembras.
- ❖ El aspecto y color de las alas es muy característico y uniforme en seis especies, apartándose algo del tipo general en las dos restantes; en los machos de aquéllas el anverso de las alas anteriores es de color grisáceo, adornado por tres líneas transversales y el punto celular; el de las hembras resulta de un color gris, casi siempre más claro, con las líneas y dibujos menos marcados. Las alas posteriores son blancas, decoradas en alguna especie por una banda transversal y con una mancha negra en el ángulo anal. El reverso de las alas anteriores es grisáceo más o menos uniforme, y el de las posteriores blanco.
- ❖ El aparato copulador masculino es característico. En posición de reposo, el “unco”, que tiene dos apéndices o lóbulos iguales y homólogos insertados en su base, está situado casi perpendicular al tegumento o formando con él un ángulo agudo, y dichos apéndices quedan por debajo. El “tegumento” resulta bien desarrollado y el “saco” es poco característico. Los “parámetros” carecen de “harpas” (garfios paramerales), salvo en dos especies en que las presentan rudimentarias. La “fultura”, que es convexa, resulta peculiar en cada una, está bien desarrollada y se inserta por detrás del edeago, que se desliza entre ella y los parámetros. El edeago típico es de tamaño mediano, recto o casi recto en su parte proximal, y ensanchado y curvado hacia atrás en la distal, sin “cornutis” ni “espículas”.
- ❖ El aparato genital de las hembras, visto por fuera, está constituido por un hexágono regular, en cuyo centro se destacan las papilas anales. Los tres lados superiores de dicha figura geométrica están formados por los bordes terminales del noveno terguito y los tres inferiores por los del noveno esternito; el canal copulador no está quitinizado y la bolsa copulatriz carece de *laminae dentatae*.
- ❖ Los caracteres más importantes para la clasificación de los machos de todas las especies reside en la forma del parámetro y de la fultura y, en algunos casos, en la del unco y el tegumento. Sin embargo, la forma del noveno terguito y noveno esternito, vistos disociados y en preparación, y especialmente la inserción de ambas piezas, son los únicos caracteres que sirven para separar las especies a partir de la genitalia de las hembras.
- ❖ Las polillas vuelan de noche. En estado de reposo colocan las alas en forma de tejado. Los huevos son esféricos. La hembra los coloca en placa o anillos y los cubre con una sustancia cimentadora, a la que va mezclada las escamas y las setas abdominales. Tanto la forma como el color de las escamas abdominales pueden utilizarse para discriminar las diferentes especies (TSANKOV *et al.*, 1991).
- ❖ Las orugas tienen 16 patas y se parecen a las de los *Lasiocampidae*. Son cortas y cilíndricas, y pueden estar cubiertas de una pubescencia rapada y regular; otras presentan verrugas, en las que se insertan pinceles de setas finas, frágiles y largas, que, vistas al microscopio, son unciformes; en algunas especies están impregnadas de sustancias tóxicas tales como ácido fórmico y proteínas alergénicas. Las orugas de las especies de este género, y las de la propia subfamilia *Thaumetopoeinae*, viven reunidas en grupos; algunas habitan en bolsones tejidos con sus propias sedas, que sitúan entre las ramas de los árboles, cuyas hojas les sirven de alimento; otras, no fabrican bolsones, aunque viven reunidas. En ciertos casos, varían sus costumbres; así, cuando el alimento escasea, las especies que habitualmente construyen nidos, pueden prescindir de hacerlos.

- ❖ Algunas orugas de este género pupan dentro de los nidos en las copas de los árboles; otras descienden de ellos y se ocultan entre la hojarasca o se entierran para transformarse. Para ir de un sitio a otro lo hacen en procesión, de donde les viene el nombre de “procesionarias”, con el que se les conoce vulgarmente, colocándose en formación de una manera peculiar según las especies.

Todas las polillas procesionarias identificadas hasta el momento en la cuenca mediterránea pertenecen al género *Thaumetopoea*, que en su vertiente paleártica se compone de nueve especies (AGENJO, 1941), y de las cuales cuatro están citadas en la Península Ibérica: *Thaumetopoea processionea* (Linnaeus, 1758), *T. pityocampa*, *Thaumetopoea herculeana* (Rambur, 1840) y *Thaumetopoea pinivora* (Treichske, 1834). Las especies que integran este género se caracterizan principalmente porque ovipositan en paquetes de huevos y suelen ser gregarias. Aunque algunas de las especies que viven en áreas cálidas han perdido la capacidad de elaborar nidos, las larvas de todas las especies se mueven siguiendo rastros de seda y de feromonas durante las procesiones. En todas las especies el desarrollo larval se produce en cinco estadios y la pupación se da en el suelo, excepto *T. processionea*, la cual se desarrolla en seis estadios y pupa en el nido. El comportamiento nocturno en los últimos estadios y en los adultos, así como las propiedades urticantes en estadios de desarrollo avanzado, son también rasgos comunes (Tabla 5) (AGENJO, 1941; DÉMOLIN, 1969b; FURTH & HALPERIN, 1979; HALPERIN, 1983; PASCUAL, 1988; GÓMEZ DE AIZPÚRUA, 1989; SCHMIDT *et al.*, 1989; EL YOUSFI, 1989; HALPERIN, 1990; FLOATER & ZALUCKI, 1999; FLOATER & ZALUCKI, 2000; LEHMANN, 2002; SELFA *et al.*, 2005; LARSSON *et al.*, 2006; MBAHIN *et al.*, 2012).

Las procesionarias paleárticas pueden ser agrupadas en especies que tienen diapausa en fase de huevo, denominadas “procesionarias de verano” (*T. pinivora*, *T. processionea*, *Thaumetopoea bonjeani* (Powell, 1922), *Thaumetopoea solitaria* (Freyer, 1838) y *T. herculeana*), y especies que presentan diapausa pupal, denominadas “procesionarias de invierno” (*T. pityocampa*, *Thaumetopoea wilkinsoni* Tams, 1924 y *Thaumetopoea jordana* Staudinger, 1894 (DOUMA-PETRIDOU, 1989; SCHMIDT *et al.*, 1989; HALPERIN, 1990). El estudio de los componentes feromonales pone de manifiesto la relación existente entre la mayor parte de especies de estas procesionarias, excepto en el caso de *T. solitaria*, la cual difiere de ambos grupos (FREROT & DEMOLIN, 1993).

Estudios genéticos recientes, en poblaciones del grupo *T. pityocampa/T. wilkinsoni* identifican tres clados bien diferenciados. Un primer clado comprendería las poblaciones establecidas al norte de la cuenca mediterránea, desde la Península Ibérica hasta Bulgaria, un segundo clado estaría situado en la región oriental mediterránea (Turquía, Chipre y Oriente Próximo), y un tercer clado comprendería las poblaciones establecidas en el norte de África, abarcando la mitad oriental de Argelia, Túnez y Libia (Figuras 1 y 2).

ESPECIE	CICLO	DIAPAUSA	PERÍODO DE VUELO	PERÍODO LARVAL	NIDO	HOSPEDADOR	DISTRIBUCIÓN
<i>T. pinivora</i>	Bian Univ	Huevo+Pupa Pupa	Jul-Ago Abr-Jun	Abr-Jul Jun-Ago	Si	<i>Pinus</i> spp.	Centro y Sur de Europa
<i>T. bonjeani</i>	Univ	Huevo	Ago-Sept	Mar-Jul	Si	<i>Cedrus atlantica</i>	Norte de África
<i>T. processionea</i>	Univ	Huevo	Ago-Sept	Abr-Jul	Si	<i>Quercus</i> spp.	Centro y Sur de Europa
<i>T. solitaria</i>	Univ	Huevo	Ago-Nov	Feb-Mar	No	<i>Pistacea</i> spp. <i>Cupressus</i> spp.	Mediterráneo Este
<i>T. herculeana</i>	Univ	Huevo	Ago-Nov	Primavera	Si	<i>Cistus</i> spp. <i>Helianthemum</i> spp. <i>Erodium</i> spp.	Península Ibérica, Norte de África, Palestina.
<i>T. pityocampa</i>	Univ	Pupa	Jul-Sept	Sept-Mar	Si	<i>Pinus</i> spp. <i>Cedrus</i> spp.	Cuenca mediterránea
<i>T. wilkinsoni</i>	Univ	Pupa	Ago-Nov	Oct-Mar	Si	<i>Pinus</i> spp.	Chipre, Israel y Jordania
<i>T. jordana</i>	Univ	Pupa	Sept-Dic	Nov-Mar	No	<i>Rhus tripartita</i>	Israel, Jordan, Arabia Saudi
<i>O. lunifer</i>	Univ	Pupa	Nov-Dic	Ene-Jun	Si	<i>Acacia</i> spp. <i>Eucalyptus</i> spp.	Australia
<i>A. panda</i>	Univ	Pupa	Oct-Abr	Ene-Sept	Si	<i>Bridelia micrantha</i>	África central

Tabla 5. Comparativa de los ciclos de vida de las procesionarias paleárticas con la especie australiana *Ochrogaster lunifer* y la especie africana *Anaphe panda*. Bian=ciclo bianual; Univ=ciclo univoltino.

Mediante el estudio detallado de los haplotipos mitocondriales del “clado *pityocampa*” se ha podido identificar un núcleo de población mayoritariamente continental (haplotipo principal europeo) caracterizado por una fuerte reducción de la diversidad genética, y un conjunto de poblaciones residuales que conservan parte de su diversidad genética ancestral (haplotipos endémicos muy diferenciados del resto como los encontrados en orugas procedentes de Córcega, Creta o Chipre). Las oscilaciones climáticas acontecidas durante el Período Cuaternario (período glacial) podrían ser la explicación de esta reducción de diversidad genética en las poblaciones asentadas en la porción continental mediterránea, mientras que las poblaciones más meridionales podrían haber escapado de la influencia negativa del clima; esto, unido al relativo aislamiento de las poblaciones isleñas, podría haber favorecido la conservación del acervo genético en estos núcleos de población (Figura 2) (KERDELHUÉ *et al.*, 2009). Por otra parte, las poblaciones ibéricas de procesionaria del pino se diferenciaron genéticamente de sus congéneres europeas hace 1,8 millones de años, presentando mayor número de afinidades con las poblaciones de Marruecos y Argelia.

Todas las especies son capaces de causar gradaciones poblacionales en bosques de caducifolias y coníferas, excepto *T. herculeana* que se alimenta sobre geraniáceas.

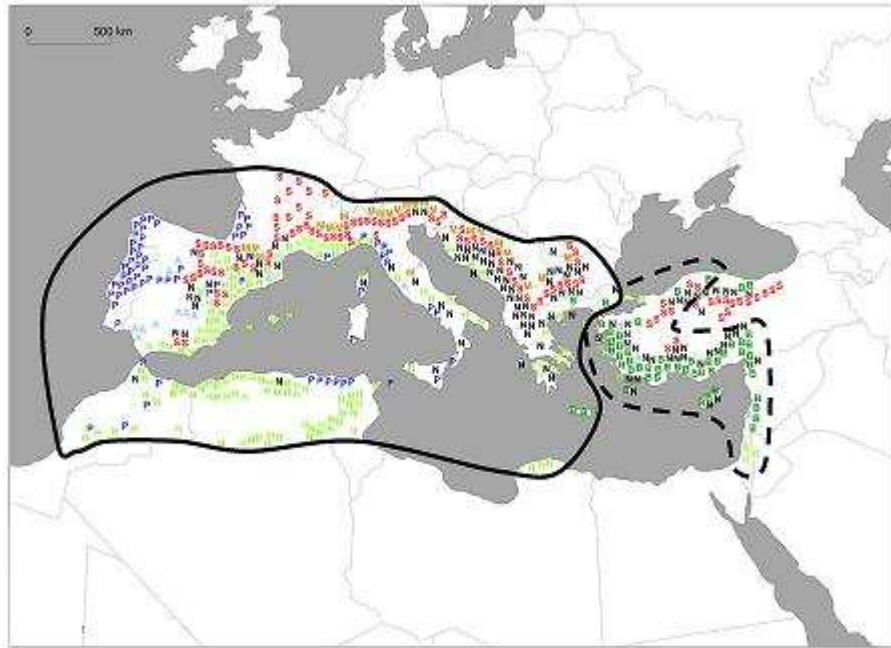


Figura 1. Distribución de la procesionaria del pino. *Thaumetopoea pityocampa* (línea continua); *Thaumetopoea wilkinsoni* (línea discontinua); **A** = *Pinus pinea*; **B** = *Pinus brutia*; **H** = *Pinus halepensis*; **M** = *Pinus mugo*; **N** = *Pinus nigra*; **P** = *Pinus pinaster*; **S** = *Pinus sylvestris*. Las letras hacen referencia a la especie dominante (aunque no exclusiva) de pino en cada área (RICHARDSON, 1998; KERDELHUÉ, 2009).

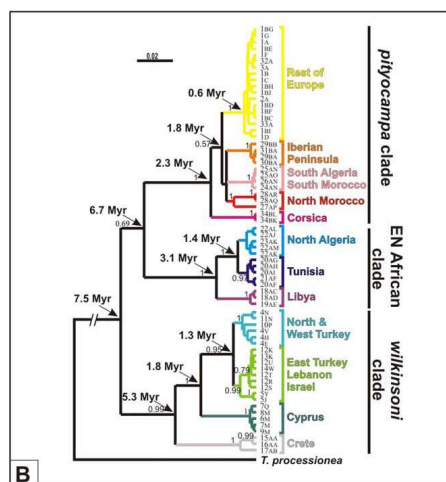
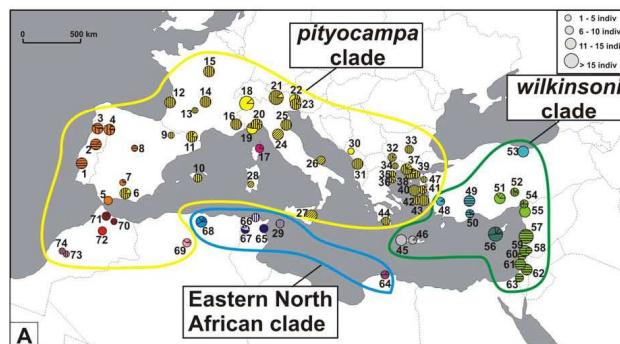


Figura 2. Distribución geográfica de los tres clados identificados según las secuencias mitocondriales (A), y árbol filogenético de los haplotipos correspondientes (B) (KERDELHUÉ, 2009).

3. *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller, 1775). “La procesionaria del pino”.

3.1 Breve descripción de los imagos.

Los imagos macho tiene una envergadura de unos 31 a 39 mm. Tórax negruzco o negruzco grisáceo. Abdomen amarillento dorado. Alas anteriores con el fondo del anverso de color gris, cubierto de un espolvoreado de escamas negruzcas (de intensidad variable) y adornadas por tres líneas transversales, de las que la acodada suele ser más angulosa; la separación sobre el borde anterior de esta línea y la extrabasal es aproximadamente la misma que sobre el borde interno, pero este carácter presenta excepciones; punto discoidal grueso. Fimbria formada por trazos negruzcos interrumpidos por haces pequeñas setas insertadas en la terminación de las venas. Fondo del reverso de las alas anteriores gris negruzco, más aclarado hacia el centro, sobre el que se destacan en negro el borde costal, las venas, la fimbria y la línea acodada, especialmente en su tercio anterior. Anverso de las alas posteriores blanco, sin línea transversal alguna, con el borde externo finamente contorneado de negro y una mancha del mismo color en el borde anal. Fimbria blanca. Reverso semejante, con las venas subcostal y principio de la radial dibujadas de negro. En algunos ejemplares se percibe con claridad una línea transversal sinuosa que va por detrás de la bifurcación de la subcostal y la radial, perdiéndose antes del borde anal por delante de la mancha del mismo nombre. Esta línea resulta siempre más interna, teniendo en cuenta la mayor longitud del ala en *T. pityocampa* que en especies afines (AGENJO, 1941). Antenas con pectinaciones largas y amarillentas. Los palpos son robustos, con el primer artejo más largo y grueso que el segundo. Canthus cóncavo, con cuatro quillas transversales. Las patas tienen las tibias anteriores provistas en la cara delantera de una fuerte espina externa. El unco presenta los apéndices curvados, con la punta distal roma, aumentando de anchura de modo paulatino hasta el borde proximal, que es recto y presenta en el ángulo interno una pequeña uña. Tegumento como en *T. processionea*. Parámero con el borde inferior convexo y el superior cóncavo, más estrecho en la parte distal, que es redondeada, que en la proximal, donde resulta casi recta. Fultura más grande que en *T. processionea*, con el borde superior un poco deprimido en el centro y los laterales al principio convexos y luego rectos. Edeago más largo y robusto que en dicha especie, tanto como en *T. solitaria*, pero más curvado.

Por otra parte las hembras presentan una envergadura entre 36 a 49 mm. Tórax grisáceo y abdomen dorado. Anverso de las alas anteriores de color gris ceniciento, con las líneas, mancha discoidal y fimbria de color gris más oscuro. Reverso de las alas anteriores gris uniforme, y anverso y reverso de las posteriores como en el macho, si bien la mancha anal es en la hembra más grande, y en general de tonalidad menos intensa. Antenas mucho más largas que en los machos y con las pectinaciones bastante más cortas; las primeras extraordinariamente más largas que en la hembra de *T. processionea*, y las segundas algo más cortas. Patas más fuertes que en el resto de especies paleárticas, con la espina del primer par robusta. Canthus como en el macho. El aparato genital de la hembra presenta el noveno esternito mucho más grande que en *T. processionea*, en forma de trapecio isósceles, con la base más larga, correspondiendo al borde distal, que resulta algo cóncavo; en el centro del proximal se aprecia una hendidura triangular, en la que la quitina desaparece. Noveno terguito más largo que en *T. processionea*, con el contorno externo formando un ángulo bien definido y el interno con una concavidad central, dos convexidades, una a cada lado de la primera, y dos concavidades a continuación de ellas. Las extremidades del terguito resultan triangulares y el borde terminal recto. Papilas anales mucho más robustas que en *T. processionea*, con apodemas de longitud variable, pero siempre más largos que en aquella. Escamas anales mucho más grandes que en el resto de especies, más claras y de bordes casi siempre convexos.

Se consideran ejemplares típicos de *T. pityocampa* aquellos en que el fondo del anverso de las alas anteriores es gris oscuro, más aclarado en la hembra, con las líneas extrabasal y acodada bien marcadas y casi equidistantes sobre los bordes costal e interno. Sin embargo, AGENJO (1941) cita hasta 13 formas o variedades de *T. pityocampa*, que difieren en la coloración del anverso y las alas posteriores, y la forma y coloración de las líneas de las alas anteriores, y que pueden ordenarse desde la más clara a la más oscura de la siguiente manera: var. *pujoli* Agenjo, var. *cancioi* Agenjo, var. *clara* Agenjo, var. *vareai* Agenjo, var. *ceballosi* Agenjo, var. *orana* Staudinger, var. *renegata* Dannehl (= *illineata* Schawerda), var. *pityocampa* Schiffermüller, var. *convergens* Dannehl, var. *insignipennis* Strand, var. *nigrofasciata* Nitsche, var. *bicolor* Reisser y var. *nigra* Bang-Haas (=obscura Vorbrodtt).

3.2 Un estrategia invernal al acecho del bosque.

El ciclo biológico de una generación de la procesionaria del pino dura en general un año aunque, en algunos casos, parte de la población puede extenderlo durante dos o más años mediante el fenómeno de diapausa. Este ciclo comprende dos etapas que se desarrollan en dos estratos diferenciados del ecosistema forestal: una "aérea" o "epigea" sobre el pino (fases de imago, huevo y larva), y otra "subterránea" o "hipogea" (fase de pupa) (ANDROIC, 1957; DÉMOLIN, 1987; SELFA *et al.*, 2005). El paso de una etapa a otra se caracteriza por una migración primaveral y colectiva de las orugas que, ya maduras, abandonan el nido para ir a enterrarse a algunos centímetros bajo tierra, y después en verano por la emergencia de los imagos que aseguran el retorno sobre el hospedador vegetal.

Las polillas salen de los capullos durante las horas crepusculares y a primeras horas de la noche, ayudándose de unas crestas dentadas y esclerotizadas (*canthus*) que se encuentran en la parte delantera de la cabeza. Las hembras suelen empezar a emerger unos 4-5 días después de la aparición de los machos y presentan un período de vuelo más breve que éstos, fenómeno denominado "proterandria" (DÉMOLIN, 1962a; BATTISTI, 1988; DEVKOTA *et al.*, 1992). Como es norma general en el género *Thaumetopoea*, las hembras son más voluminosas que los machos debido a que albergan en su abdomen los huevos y las escamas que luego serán utilizadas para protegerlos (DÉMOLIN, 1962a; GÓMEZ DE AIZPÚRUA, 1989).

Las hembras recién emergidas se instalan en un lugar elevado o quedan inmóviles, desplegando sus alas después, y al cabo de 2-4 horas de inactividad evaginan su armadura genital y atraen a los machos mediante la emisión de feromonas. Los machos, después de un vuelo itinerante de algunas horas, son atraídos por la feromona sexual de la hembra mediante olfacción antenal (DÉMOLIN, 1962a; CADAHÍA *et al.*, 1975; CAMPS *et al.*, 1988). El acoplamiento dura cerca de una hora, después de la cual ambos sexos se separan elevándose y la hembra se posa sobre un pino seleccionado por estímulos visuales y semioquímicos (DÉMOLIN, 1969a; DÉMOLIN, 1987; SUBCHEV *et al.*, 1994). Las polillas no suelen vivir más de 24 horas.

La puesta de huevos comienza generalmente por la base de las hojas del pino o acículas, seleccionadas por estímulos táctiles (acículas entre 1,5 - 2 mm de grosor y estructura rugosa debido a los estomas). Cada huevo está recubierto por un pequeño paquete de escamas que la hembra posee en abundancia en el extremo del abdomen. La puesta se realiza una sola vez, generalmente sobre un par de acículas, y en el mismo día de la emergencia de las hembras. Para ovipositar, la hembra, dirigiéndose hacia la cúspide del braquiblasto, describe un helicoide alrededor de las acículas (DÉMOLIN, 1962a).

Los huevos están agrupados en canutillos de 2-4 cm. de longitud, y recubiertos de unas escamas de color beis claro procedentes del penacho de la extremidad del abdomen de la hembra. Estas escamas, que suelen estar dispuestas en forma de tejado, confieren a la puesta varias propiedades: homocromía y disrupción entre las acículas del pino, barrera de protección frente al agua y los ooparasitoides, y funciones de termorregulación. La puesta puede contar generalmente entre 70 y 300 huevos (DÉMOLIN, 1987; MILANI, 1990; TSANKOV *et al.*, 1991; SELFA *et al.*, 2005).

Los huevos eclosionan entre 36-40 días después de la puesta, durante 2-3 días, para todas las orugas nacidas de una misma puesta (BATTISTI, 1988; DÉMOLIN, 1969b). El desarrollo embrionario depende en gran medida de factores ambientales, siendo necesarios unos 780°C de suma de las temperaturas medias diarias para asegurar la incubación (integral térmica contabilizada desde la puesta hasta la eclosión de los huevos) (DÉMOLIN, 1987). Los individuos quedarán ligados durante toda su vida larvaria por rastros de seda, pistas feromonales y contactos táctiles, formando grupos coordinados simples de naturaleza temporal (MALLMANN, 1962; DÉMOLIN, 1967; FITZGERALD, 2003).

Las orugas de la procesionaria del pino se caracterizan por tener el cuerpo cilíndrico, recubierto de setas cortas, y la cabeza grande, globosa y negra (AGENJO, 1941; GÓMEZ DE AIZPÚRUA, 1989). Existen cinco estadios larvarios en el transcurso de los cuales las orugas se desplazan por el follaje a medida que las acículas son devoradas. La evolución larvaria se puede dividir en dos períodos: un período “ambulatorio”, que va desde la eclosión a los primeros fríos (L1 a L3), en el cual las orugas dejan todo un rastro de ramillos devorados y pequeños bolsones de seda (protonidos) mientras se desplazan por el árbol según las preferencias térmicas y las necesidades alimenticias, y el período de “nido de invierno” (L4 a L5), durante el cual la colonia no cambia de lugar, salvo los desplazamientos alimentarios, que poco a poco se hacen nocturnos. Los valores medios para la duración de cada estadio larvario son de 12 días para L1, 14 días para L2, 30 días para L3, y de 30-60 días para L4 y L5. Los “espejos” portadores de los tricomas urticantes aparecen en el tercer estadio (DÉMOLIN, 1967).

El nido de invierno es una bolsa de seda voluminosa, que puede llegar a los 20 cm de longitud, y en donde las orugas pasan la estación desfavorable. Es un abrigo que asegura la cohesión del grupo, la protección de la colonia, y que actúa como un acumulador de calor. La temperatura puede elevarse en su interior 1,5°C por hora de insolación. Se han llegado a apuntar diferencias de temperatura de 18°C entre el interior y el exterior del nido (ANDROIC, 1957; BILIOTTI, 1962). Así, este habitáculo asegura a la colonia una reactivación térmica diaria permitiendo a las orugas, después de buscar el alimento durante la noche, digerirlo de día. El nido de invierno da la posibilidad a la colonia de poder resistir por efecto de “masa” e insolación, temperaturas de hasta -12°C. Los nidos de invierno se sitúan con preferencia sobre las ramas más asoleadas, de orientación Sur en los pinos, y quedan así protegidos de los vientos de componente Norte y Oeste (DÉMOLIN, 1969b; BREUER *et al.*, 1989). Sin embargo, cuando el alimento escasea de manera brusca debido a gradaciones poblacionales rápidas, pueden no fabricarlos, agrupándose entonces en las bifurcaciones de las ramas (AGENJO, 1941).

La acción gregaria de producción de seda y el entretejido del nido por parte de las orugas tiene lugar caída la noche, antes de salir a realizar la toma de alimento. Cuando las temperaturas se vuelven más benignas y la insolación se hace más importante, las orugas comienzan a aumentar sus reservas, tal y como ocurre hacia finales del invierno. Estas reservas deben de ser abundantes, pues le serán necesarias para asegurar la producción de huevos después de la formación del imago, el cual no se alimenta (DÉMOLIN, 1967, 1969b).

Las procesiones de pupación se dan al final del quinto estadio, en general de febrero a abril (BILIOTTI, 1964; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002a; SELFA *et al.*, 2005). Si la temperatura es superior a 10°C, las orugas parten en procesión, descendiendo a lo largo del tronco para buscar los claros más soleados. Este modo de desplazamiento es el resultado de una suma considerable de mecanismos sociales. La oruga de cabecera es en general un individuo destinado a ser hembra. Existe una ligadura material entre cada oruga bajo la forma de un hilo de seda o “hilo de Ariadna”, pero igualmente una comunicación táctil y feromonal entre los individuos que permite, tanto la cohesión y organización de la procesión, como la reorganización después de un desmantelamiento accidental o provocado (DÉMOLIN, 1962b; FITZGERALD *et al.*, 2003). Los enterramientos se llevan a cabo siempre que la temperatura del suelo este comprendida entre 10 y 22°C; a temperaturas inferiores, las orugas quedan agrupadas en la superficie, y a temperaturas superiores se entierran si su estructura lo permite. En consecuencia, si el suelo esta frío, los enterramientos tendrán lugar sobre todo en medio de los claros, pero si esta caliente pueden darse en el sotobosque e incluso al pie de los árboles (ROBREDO, 1963).

Después del enterramiento, a algunos centímetros bajo tierra (5-20 cm), las orugas tejen un capullo individual de pupación. De 10-15 días después de su formación, la pupa presenta una parada de desarrollo caracterizada por una actividad metabólica muy reducida. El desarrollo hacia la morfogénesis del adulto no se llevará a cabo hasta una fecha muy precisa, que asegurará la eclosión de los adultos en un período de tiempo que permita el ritmo anual de desarrollo larvario. Una ralentización en el desarrollo embrionario o larvario, provocada por las condiciones térmicas, será la base para el paso a un ciclo plurianual (BILIOTTI *et al.*, 1964; HALPERIN, 1970; DÉMOLIN, 1987). Una diapausa más o menos larga según las condiciones climáticas corresponde a una parada total del desarrollo, y éste se retoma solamente un mes antes de la salida de los imagos. Este período de un mes supone la transformación de la pupa en insecto adulto.

El principio de la morfogénesis se caracteriza por la evolución de los esbozos genitales. Las hembras ponen en sus ovarios todos los ovocitos disponibles. El número de huevos que resultará es función de la cantidad y de la calidad de la alimentación ingerida, puesta en reserva por las orugas L5. La morfogénesis necesita como mínimo 1 mes. Después de iniciarse el desarrollo de la pupa, la evolución hacia la salida del imago es irreversible. El desarrollo pupal será más rápido si las temperaturas son altas, y en cambio, se ralentizará si son bajas (DÉMOLIN, 1987). De esta manera, entre los meses de junio y septiembre, las mariposas vuelven a volar en los pinares iniciándose un nuevo ciclo (DÉMOLIN, 1969b; SELFA *et al.*, 2005).

4. Un importante factor de contención, el complejo de enemigos naturales.

Todas las especies vegetales y animales tienen enemigos naturales (parásitos, parasitoides, depredadores o patógenos) que atacan los diferentes estadios del ciclo de vida. El impacto de esos enemigos naturales va desde un efecto temporal o menor hasta la muerte del hospedador o presa.

El control natural o “balance de la naturaleza” se define como el mantenimiento del número de la población (o biomasa) dentro de ciertos límites máximos y mínimos por la acción de un medio ambiente global, mediante la inclusión necesaria de un elemento regulador que es inducido por la densidad, y que se encuentra en relación con las propiedades de las especies implicadas y con las condiciones medioambientales (HUFFAKER, 1971). Es una acción combinada de los factores bióticos y abióticos que mantienen la población de cualquier especie a un nivel característico, aunque oscilante. Éste tiene límites máximos y mínimos que varían de un área geográfica a otra, o que cambian con el tiempo en la misma área en función de lo que las condiciones se modifican.

En general, se acepta el hecho de que las especies tiendan a permanecer dentro de una abundancia característica para un conjunto determinado de condiciones bióticas y abióticas, pero durante años se ha debatido sobre los factores que los mantienen en esas condiciones y la manera en que operan. Gran parte de la controversia tiene que ver con el significado de conceptos tales como regulación, mortalidad dependiente de la densidad y mortalidad independiente de la densidad. Básicamente, los factores climáticos, edafológicos o físicos (como el fotoperíodo) se consideran independientes de la densidad, mientras que la acción de los enemigos naturales o la competencia por el alimento se consideran relacionadas con la densidad (HUFFAKER & MESSENGER, 1976).

Los enemigos naturales tienen el potencial para ayudar, en muchos casos, a mantener estable la densidad de las especies plaga en lo que se denomina "control biológico natural" (METCALF & LUCKMANN, 1990). Los estudios ecológicos sobre la interacción de los enemigos naturales nativos con la plaga son necesarios para decidir si éstos pueden regular la plaga, si existen vacíos en el sistema que puedan ser cubiertos por el manejo de alguna especie, o si cualquier requerimiento importante de dichos enemigos naturales se puede satisfacer a través del manejo de los mismos. La importancia de los depredadores, parásitos y patógenos nativos en la reducción de las poblaciones de plagas potenciales de los bosques es crucial. Aproximadamente, el 99% de las plagas forestales potenciales no suelen ocasionar daños económicos graves, o alcanzan un nivel de población epidémico (COPPEL & MERTINS, 1977), y con frecuencia los enemigos naturales se encuentran entre los principales factores de contención de estas poblaciones de plagas endémicas.

4.1 Principio de homeostasis en poblaciones naturales.

La tendencia de los sistemas vivos a mantener sus propios medios reguladores para lograr su estabilidad interna se conoce como homeostasis (SPENCER, 1897). Asimismo, el número de formas que la energía adopta en su curso a través de las cadenas tróficas, es una medida de la estabilidad de la comunidad (MACARTHUR, 1955). Se considera que las comunidades de seres vivos son más estables en medios en donde es mayor la complejidad de elementos bióticos; esta heterogeneidad proporciona un sistema de control y balance más adecuado para responder a los cambios del medio. Sin embargo, en comunidades homogéneas simples, la tendencia a manifestar fluctuaciones cíclicas es más pronunciada, probablemente debido a la falta de un sistema neutralizador eficaz.

Una mayor adaptación de los organismos vivos frente a los cambios medioambientales, particularmente si éstos varían en intensidad y duración, les garantiza una posición más segura y afianzada dentro de la comunidad (ALLEE *et al.*, 1949); de aquí se deduce que las especies interrelacionadas en tal comunidad, y por lo tanto el total de organismos asociados es más estable. Lo mismo podría aplicarse al origen de las relaciones interespecíficas, más constantes entre diferentes especies u organismos dentro del ecosistema. El concepto de homeostasis se aplica así al individuo, la población, la comunidad biótica o el ecosistema (ALLEE *et al.*, 1949; HUTCHINSON, 1954; ODUM & ALLE, 1954).

El punto de vista de la mayor estabilidad de los sistemas más complejos es de gran importancia en el control natural (SPENCER, 1897). El estado heterogéneo abarca una mayor compensación contra disturbios de control, particularmente cuando es originado por condiciones alteradas (SOLOMON, 1957), ya que todos los organismos no tienen igual tolerancia o susceptibilidad a esta alteración de las condiciones. CHAPMAN (1931) estableció el concepto determinista de las poblaciones como un balance entre el "potencial biótico" y la "resistencia ambiental". En su concepción más bien ambigua, el potencial biótico de un organismo es considerado como su máximo grado inherente de reproducción, pero solo bajo una serie de condiciones dadas que se consideren fijas. Se considera que la resistencia ambiental es la totalidad de factores que tienden a limitar el crecimiento actual de las poblaciones. Ya que el

potencial biótico es considerado como un valor fijo, la resistencia ambiental es considerada como variable, dependiendo de las condiciones externas del medio por un lado y de la densidad de los organismos por otro. Así, se considera que organismos con un potencial biótico alto están sometidos a una resistencia ambiental alta y viceversa.

Las premisas básicas de la teoría logística del crecimiento de las poblaciones de VERHULST-PEARL (1838) y la teoría del balance “potencial biótico-resistencia ambiental” de CHAPMAN (1931), introducen un concepto de fundamental importancia en la ecología de las poblaciones, el de la “densidad de equilibrio” o el “nivel característico de abundancia de poblaciones en la naturaleza” (balance natural). Bajo ciertas circunstancias, los organismos tienden a alcanzar, pero no a exceder, algún nivel de abundancia máxima. Así, las densidades de las poblaciones naturales, a pesar de que tienden a fluctuar en el tiempo, alcanzan niveles característicos de abundancia en lugar de incrementarse sin límite o decrecer hasta la desaparición. En las condiciones en las cuales las tendencias expansivas de la población y las fuerzas represivas del medio ambiente son de tal naturaleza como para producir la densidad “promedio” de la población, se establece un “balance” o equilibrio dinámico que puede llegar a ser estable durante largos períodos de tiempo.

4.2 Bases ecológicas del control natural.

El control natural se define como el mantenimiento de una densidad de población más o menos fluctuante dentro de ciertos límites definibles superiores e inferiores, sobre un período de tiempo, por la acción combinada de todo el medio ambiente (SOLOMON, 1949). Los factores que actúan sobre un organismo se dividen en bióticos, o sea, los que involucran a otros organismos, y factores abióticos, tales como el clima, suelo, aire, espacio y luz.

La importancia de los enemigos naturales, en particular de los insectos entomófagos, en el control de los insectos plaga fue establecida tanto práctica como teóricamente ya en el siglo XIX (KÖLLAR, 1837; RATZEBURG, 1844; DARWIN, 1859; FITCH, 1865; WALSH, 1866), mientras que el estudio de patógenos tuvo que esperar hasta mediados del siglo XX (STEINHAUS, 1954). El complejo de patógenos, parasitoides y depredadores actúa como un agente regulador evitando el crecimiento continuado de las especies plaga hasta alcanzar umbrales de daño (HOWARD, 1897; MARCHAL, 1908).

Las causas naturales de mortalidad son clasificadas dentro de dos grupos, las que destruyen una proporción constante de la población sin importar la densidad (factores independientes de la densidad), y los que destruyen un porcentaje que se incrementa a medida que la densidad de los organismos aumenta (factores dependientes de la densidad) (HOWARD & FISKE, 1911; SMITH, 1935). En general, los factores dependientes de la densidad son en su mayoría de origen biótico, mientras que los agentes de mortalidad densidad-independientes son primordialmente físicos o abióticos, y principalmente climáticos. Sin embargo, otros factores como la competencia por el alimento y otras necesidades también son considerados como dependientes de la densidad.

Ambos grupos de factores producen mortalidad en las poblaciones, pero tan sólo los que actúan como dependientes de la densidad pueden, por la misma naturaleza de su acción, determinar el promedio de abundancia de población o nivel de equilibrio. SMITH (1935) consideró que los factores abióticos o factores densidad-independientes no pueden por sí solos determinar estos niveles de población; el clima afecta en forma tan obvia los niveles de promedio de población, que tal acción debe estar asociada de algún modo a los factores dependientes de la densidad, posiblemente involucrando barreras protectoras.

Los primeros modelos para formular relaciones cuantitativas entre especies animales coexistentes, tales como parasitoides y sus insectos hospedadores, principalmente se basaron en el carácter de fecundidad de las especies implicadas (MARCHAL, 1908; MUIR, 1914). Sin embargo, los factores involucrados en el control natural son mucho más numerosos de lo que tales modelos sugerían. Hiperparasitoides, parasitoides coexistentes, hospedadores coexistentes, depredadores generalistas, efectos diferenciales climáticos sobre hospedadores y enemigos naturales, desarrollo no sincronizado de generaciones y, por lo tanto, una desincronización (en tiempo) entre hospedador y parasitoide, habilidad del parasitoide para encontrar hospedador, variaciones en la proporción de sexos del hospedador y/o el parasitoide, o el superparasitoidismo (acción parasítica densidad-modificada), fueron factores ignorados por la mayoría de los supuestos teóricos iniciales.

Con posterioridad, surgieron modelos más complejos en el intento de integrar algunos de estos factores en la explicación del comportamiento cíclico de las relaciones hospedador-parasitoide (LOTKA, 1923; VOLTERRA, 1926; NICHOLSON & BAILEY, 1935; SMITH, 1935; THOMPSON, 1939; ULLYETT, 1953; ANDREWARTHA & BIRCH, 1954), y salvar las situaciones teóricas un tanto artificiales que limitaban el poder interpretativo de los postulados. Por otra parte, con el rápido avance logrado durante la última mitad del siglo XIX en el conocimiento cuantitativo de cómo los factores físicos (sobre todo el clima) influyen en la reproducción, desarrollo y supervivencia de los animales, el papel de los factores abióticos en el fenómeno de la población se ha podido entender mucho mejor. Así, se ha podido demostrar que los factores climáticos tienen influencias dominantes sobre aspectos del ciclo de vida individual de los insectos, tales como la reproducción, desarrollo, fecundidad y longevidad (SHELFORD, 1913; CHAPMAN, 1931; UVAROV, 1931; BIRCH, 1945; HOWE, 1953).

Sin embargo, la importancia relativa de los factores abióticos frente a los bióticos como determinantes de la dinámica de las poblaciones naturales sigue siendo en la actualidad objeto de debate en los estudios ecológicos (SINCLAIR 1989; BJØRNSTAD & GRENFELL 2001, HIXON *et al.* 2002). La interacción entre ambos tipos de factores está lejos de ser comprendida en su totalidad, y siguen siendo necesarios estudios que aborden las diferentes dinámicas que los organismos pueden presentar dependiendo de que se rijan preferentemente por factores independientes de la densidad, dependientes de la densidad, o una combinación de ambos. Una de las razones por las que sigue haciendo falta información adicional es porque de nuestro entendimiento de los factores que determinan la dinámica de las poblaciones naturales depende nuestra capacidad para manejarlas.

Las fuerzas abióticas interactúan con los factores bióticos en una vasta complejidad de formas, en donde el clima puede determinar la abundancia o escasez de alimentos y su calidad, la naturaleza y abundancia de los microhábitats tolerables y requerimientos especiales sobre el lugar para vivir, lo complejo de, y eficiencia de, especies aliadas a una forma dada u hostiles a ella, o a los umbrales en las cuales la sobrepoblación se puede volver efectiva.

Para entender las limitaciones y potencialidades de los enemigos naturales que afectan el control biológico de las plagas de insectos, debemos relacionar su acción con todas las fuerzas del medio ambiente que se encuentran afectando, ya sea a su propio éxito o al de la especie que atacan. Así pues, es necesario considerar todos los factores que contribuyen a la abundancia de los organismos.

El control natural involucra las acciones combinadas de todo el medio ambiente en el mantenimiento de las densidades características de población. Mientras mayor sea la complejidad de los controles y balances existentes en las comunidades bióticas, mayor será la estabilidad dentro de las poblaciones de insectos y del propio ecosistema (VOÛTE, 1946; SOLOMON, 1949; ODUM, 1953; HUFFAKER & KENNETT, 1956; MACARTHUR, 1955; KLOMP, 1958; ELTON, 1958; HOLLING, 1959). Dado que las diferentes especies, de formas afines competidoras y enemigos naturales asociados con especies de

una población, son afectadas en forma diferencial por las condiciones cambiantes, la existencia e incremento de un complejo de enemigos naturales, por ejemplo, disminuye el número total de organismos que sobreviven o escapan a los ataques, particularmente cuando se presenta un cambio significativo en las condiciones medioambientales.

4.3 Generalidades sobre el complejo de enemigos naturales y su acción.

Las larvas de lepidópteros son muy vulnerables, sobre todo durante los primeros estadios de vida, y los factores que contribuyen a la mortalidad de las orugas son numerosos y muy variados tanto en intensidad espacial como temporal (HEINRICH, 1993; MONTLLOR & BERNAYS, 1993; REAVEY, 1993). Dichas variaciones espacio-temporales en los factores de mortalidad se interpretan como el efecto conjunto del mosaico de fluctuaciones medioambientales y estocásticas. Dentro de esta secuencia de factores de mortalidad, los enemigos naturales tienen un papel preponderante (COSTA, 1993; CORNELL *et al.*, 1998).

Los artrópodos se ven afectados con frecuencia por microorganismos capaces de causar enfermedades y mortalidad en sus poblaciones. Estos agentes bióticos infecciosos pueden ser bacterias, virus, hongos, protozoarios o riquetsias; además, aquí también se incluiría a los nematodos, que a pesar de no ser microorganismos, son muy comunes como inductores de patogenias en insectos.

Las bacterias constituyen el grupo más numeroso y quizás el más estudiado entre los microorganismos asociados con artrópodos (BUCHER, 1960; HEIMPEL, 1967; HEIMPEL & ANGUS, 1963; ANDERSON & ROGOFF, 1966; FALCON, 1971). Las bacterias más importantes son las aeróbicas esporulantes del género *Bacillus* (Bacillaceae) que son capaces de producir endosporas que persisten, durante mucho tiempo y en estado de quiescencia, bien en el interior o en el exterior del cadáver del hospedador. En general, los entomopatógenos bacterianos se clasifican en patógenos cristalíferos formadores de esporas, patógenos obligados, patógenos facultativos y patógenos potenciales. Las bacterias que no producen esporas generalmente se comportan como patógenos "potenciales", porque en condiciones normales no provocan enfermedad mientras permanecen en la luz intestinal; sin embargo, pueden llegar a comportarse como patógenos obligados si penetran en la hemolinfa del insecto. Algunos factores que provocan alteraciones del equilibrio fisiológico (estrés), tales como temperaturas extremas, otros patógenos, parásitos y calidad deficiente del alimento, pueden dar lugar a condiciones que permiten a estas bacterias acceder al hemocele e inducir una septicemia.

Los virus que causan enfermedades en insectos juegan un papel muy importante en la regulación de sus poblaciones en condiciones naturales (HUGHES, 1977; MARTIGNONI & IWAI, 1977). Dichos virus, a diferencia de las bacterias, son más específicos e infecciosos, y se han podido aislar de los órdenes Lepidoptera e Hymenoptera, y en menor medida Diptera, Coleoptera, Orthoptera, Hemiptera, Neuroptera y Trichoptera (DAVID, 1975). Los entomovirus se dividen en tres familias principales: Baculoviridae (ADN), virus citoplasmáticos (Reoviridae) (ARN), entomopoxvirus (Poxviridae) (ADN), y otras familias menos frecuentes como Ascoviridae, Iridoviridae, Nonaviridae, Parvoviridae, Picornaviridae, Polydnviridae o Tetraviridae. Los virus, al igual que las bacterias y la mayoría de patógenos, deben de ser ingeridos para que cursen en enfermedad y provoquen la muerte del hospedador; así, de acuerdo al grupo, pueden afectar órganos específicos dentro del insecto y destruir sus células. Es así como algunos se multiplican con preferencia en los tejidos corporales internos derivados del mesodermo y ectodermo, mientras que otros afectan al tejido adiposo, a la epidermis, o a las células epiteliales del intestino medio. El proceso de infección depende de varios factores, internos y externos, tales como la susceptibilidad del insecto, la edad o el tamaño, la disponibilidad de alimento, la competencia por el espacio, la virulencia de la cepa y la temperatura. Las enfermedades víricas se caracterizan por inapetencia, flacidez corporal, tropismos hacia la parte superior de las plantas,

posiciones colgantes y derrames de fluido corporal a través del tegumento. Se sabe que los virus pueden sobrevivir en una población de insectos durante varias generaciones sin causar síntomas visibles (virus latentes u ocultos); sin embargo, cuando el hospedador es sometido a condiciones desfavorables, las infecciones virales se activan causando en muchos casos epizootias de grandes proporciones. Por otra parte, muchos virus pueden mostrar asociación con entomófagos (parasitoides) de tal manera que pasan, de ser formas no encapsuladas libres (forma episomal), a integrarse en las células del parasitoide para ser transportados, incubados y finalmente inoculados dentro de otro hospedador, junto con el huevo y el veneno.

Las infecciones fúngicas son muy comunes en insectos y relativamente fáciles de detectar debido a que generalmente sus cuerpos aparecen cubiertos por el micelio o los cuerpos fructíferos. Hasta el momento se han registrado unos 40 géneros de hongos entomopatógenos, sin embargo solo unos pocos se han investigado con el fin de usarlos para programas de control biológico: *Beauveria*, *Metarrhizium*, *Entomophthora*, *Coelomomyces*, *Cordyceps*, *Nomuraea*, *Aschersonia* e *Hirsutella* (YENDOL & ROBERTS, 1970; ROBERTS & YENDOL, 1971; ROBERTS, 1973; FERRON, 1978). Los hongos entomopatógenos pueden causar infección en cualquier estadio de desarrollo del insecto. A diferencia de las bacterias y virus, que deben ser ingeridos con el alimento, los hongos atacan a través del tegumento. Al entrar en contacto con la cutícula, las esporas inician el proceso de germinación, el cual requiere de condiciones específicas de temperatura y humedad. Durante la germinación producen enzimas que destruyen la pared celular y permiten que el hongo alcance la cavidad hemocélica, donde se reproduce vegetativamente hasta ocupar toda la cavidad interna del insecto. La muerte sobreviene, bien por el daño mecánico inflingido a los diversos órganos, o por la liberación de toxinas resultantes del metabolismo fúngico. Cuando las condiciones ambientales son favorables ocurre la esporulación, que se manifiesta extra corporalmente por el desarrollo de los cuerpos fructíferos (ST. LEGER *et al.*, 1986; GUPTA *et al.*, 1992; ST. LEGER, 1995).

Los nematodos entomopatógenos pertenecen generalmente a las familias *Mermithidae*, *Neoaplectanidae*, *Spherulariidae* (especies depredadoras y parásitas), y *Steinernematidae*, *Heterorhabditidae* (especies comedoras de bacterias) (NICKLE, 1972, 1973; POINAR, 1971; WELCH, 1963, 1965). Son parásitos obligados que presentan cuatro mudas, de huevo a adulto, denominados estadios juveniles. Estos estadios actúan como formas infectivas, buscando y penetrando activamente en los cuerpos de larvas, pupas o adultos de insectos. Pueden introducirse en el hospedador bien por la cutícula o por el tubo digestivo. Para ello utilizan unos estiletes que, con la ayuda de secreciones enzimáticas (procedentes de las glándulas esofágicas), son capaces de perforar el exoesqueleto en unos pocos minutos. Una vez dentro de la cavidad corporal, el nematodo obtiene alimento de la hemolinfa por difusión a través de su cutícula, utilizando algunos de los aminoácidos y ésteres que el insecto produce para su nutrición y producción de huevos. Por lo tanto, en los hospedadores infectados, es común la esterilidad o la reducción en la fecundidad. Después de un rápido crecimiento, los estadios juveniles pueden dejar el cuerpo del hospedador para mudar en el suelo, o pueden desarrollar dos o más generaciones dentro de la cavidad del hemocele. Los géneros *Heterorhabditis* sp. y *Steinernema* sp. son simbioses con bacterias, las cuales transportan e inoculan. Las mismas producen la muerte del insecto y posteriormente los nematodos se alimentan de las bacterias y del tejido muerto.

Los protozoarios, a diferencia de virus y bacterias, necesitan un mayor tiempo de actuación para matar al hospedador y no ejercen un control inmediato de las poblaciones de insectos. Sin embargo, se les atribuye un papel complementario muy importante dentro del complejo de enemigos naturales (WEISER, 1963; MCLAUGHLIN, 1971; PRAMER & AL-RABIAI, 1973; HENRY, 1981), siendo el grupo de las neogregarinas y los microsporidios aislados con frecuencia de Lepidoptera, Coleoptera y Orthoptera. La ruta primaria de infección de los protozoarios es el tracto digestivo, y para alcanzar esta vía deben de ser ingeridos. Una vez en el intestino, penetran hacia la cavidad hemocélica en donde se multiplican y

causan infección. Su acción es muy lenta, tomando varios meses para desarrollar la enfermedad y posterior muerte del insecto. Rara vez alteran las funciones vitales del hospedador, a no ser que cursen de manera encadenada con alguna septicemia o virosis. Otros grupos de patógenos obligados como las riquetsias, no tienen la importancia de los grupos anteriormente comentados, manteniendo procesos infecciosos similares a virus y bacterias (VAUGHN *et al.*, 1974).

El parasitoidismo es una relación interespecífica intermedia entre la depredación y el parasitismo. Los parasitoides (en su gran mayoría insectos), como parte de su ciclo de vida, depositan un huevo en o cerca de su hospedador (también generalmente un insecto); luego, según la especie, las larvas viven como ectoparasitoides o endoparasitoides. De esta manera, la larva se desarrolla a expensas de su víctima, y el parasitoide adulto vive como un animal libre que puede ser tanto herbívoro como depredador. Los parasitoides se caracterizan por poseer casi el mismo tamaño que su hospedador, pertenecer al mismo filo taxonómico que éste, y requerir tan solo uno (al cual mata) para completar su ciclo de vida. Generalmente, suelen tener hábitos parasitarios durante su fase larval y de vida libre durante su fase imaginal. Actualmente, se han descrito unos 5 órdenes y más de 80 familias que comprenden insectos parasitoides (SWEETMAN, 1958). No obstante, solo dos, Hymenoptera y Diptera, incluyen familias cuyos miembros desempeñan una función crucial como parasitoides de plagas forestales.

En torno a 40 familias de himenópteros albergan especies de parasitoides estrictos, y según apreciaciones de COPPEL & MERTINS (1977) podrían haber alrededor de 500.000 especies de himenópteros parasitoides todavía no descritos. Los de acción más relevante pertenecen a las superfamilias Ichneumonoidea (familias Ichneumonidae y Braconidae) y Chalcidoidea (unas 20 familias).

La familia Ichneumonidae es una de las más numerosas dentro de la clase Insecta con unas 65.000 especies descritas (TOWNES, 1969; ANENTO & SELFA, 1997); todas las avispas icneumónidas son parasitoides, estando presentes en una amplia variedad de hábitats, aunque aparecen con mayor frecuencia en masas forestales; atacan una gran variedad de hospedadores, y aunque algunas especies son de carácter polífago, la mayoría suelen ser específicas; con frecuencia se comportan como endoparasitoides larvales o larvo-pupales de Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera y Diptera; los adultos se alimentan de materia vegetal como polen, néctar, melaza y del líquido corporal de sus hospedadores (SWEETMAN, 1958; ASKEW, 1971; TOWNES, 1972). Por su parte, las avispas braconíidas (unas 40.000 especies según ACHTENBERG, 1984) suelen ser mucho más pequeñas que las icneumónidas (rara vez superan los 15 mm de longitud), tienen un cuerpo más grueso y no poseen colores tan brillantes; son parasitoides comunes de lepidópteros y coleópteros, aunque también pueden atacar las larvas de algunos dípteros, himenópteros y homópteros. Muchas especies de braconíidos pasan su fase de pupa dentro de capullos de seda en el exterior del hospedador, mientras que los icneumónidos normalmente lo hacen en capullos dentro del hospedador (MATTHEWS, 1974).

Las avispas de la superfamilia Chalcidoidea, corresponden a unas 100.000 especies distribuidas en 20 familias (NOYES, 1978). Se identifican fácilmente gracias a su pequeño tamaño (entre 2-15 mm), su venación alar reducida y su coloración oscura (muchas especies son de color azul o verde metalizado). Son parasitoides muy importantes de los huevos o larvas de lepidópteros, coleópteros, dípteros y homópteros. Comprende la inmensa mayoría de los ooparasitoides que atacan a las plagas forestales, siendo de crucial importancia en la reducción de las poblaciones de lepidópteros defoliadores como *Ennomos subsignaria* Hübner, 1818, *Alsophila pometaria* (Harris, 1841) y *Paleacrita vernata* (Peck, 1795) (Lepidoptera; Geometridae) (COULSON & WITTER, 1990).

Tan sólo 7 familias del orden Diptera son exclusivamente parasitoides; sin embargo, todos los miembros de la familia Tachinidae son parasitoides obligados. Hay especies monófagas y polífagas (en el caso de *Compsilura concinnata* (Meigen, 1824) [Diptera; Tachinidae] se ha podido criar en más de 200 hospedadores) y la puesta se puede llevar a cabo situando directamente los huevos tanto en el interior como en el exterior de la larva hospedadora, depositándolos en el follaje (microtipos), o directamente dejan sus larvas vivas en el exterior del cuerpo del hospedador. Algunas especies de la familia *Sarcophagidae* actúan como parasitoides o saprófagos (atacando formas sanas, moribundas o incluso muertas) de pupas de lepidópteros. *Sarcophaga aldrichi* Parker, 1916 (Diptera; Sarcophagidae) es uno de los sarcófagidos más comunes que se relacionan con brotes epidémicos de poblaciones de defoliadores forestales como *Malacosoma disstria*, *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera; Lymantriidae) y *Choristoneura fumiferana* Clemens 1865 (Lepidoptera; Tortricidae), llegando a alcanzar tasas de parasitoidismo en torno al 75% en el tercer o cuarto año de un brote. Por otra parte, los depredadores más comunes dentro del orden Diptera pertenecen a las familias *Syrphidae* y *Asilidae*. Los sírfidos en fase adulta son frecuentes en las flores y se alimentan de polen y néctar; sin embargo, las larvas pueden ser depredadoras de pequeños insectos. Los asílidos son moscas de vuelo rápido y enérgico, que se alimentan de insectos que cazan al vuelo, por lo que les convierte en depredadores consumados de lepidópteros en fase adulta; las larvas viven en el suelo y en la madera en descomposición, y se alimentan de huevos y larvas que encuentran en el sustrato.

Los depredadores normalmente matan y consumen más de un hospedador individual para alcanzar la madurez y son organismos de vida libre durante todo su ciclo vital. La mayoría son depredadores tanto en sus estadios inmaduros como en la fase de imago, pero algunos como las crisopas y los sírfidos son depredadores consumados en la fase de larva. Los grupos más importantes de depredadores de insectos forestales suelen ser artrópodos y vertebrados insectívoros. Las especies de insectos depredadores pertenecen a 16 órdenes y más de 200 familias (SWEETMAN, 1958). Los depredadores más comunes en los ecosistemas forestales pertenecen a los órdenes Coleoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Hemiptera, Diptera, Orthoptera y Odonata.

Entre los depredadores artrópodos más relevantes en el ámbito forestal podríamos citar a los coleópteros *Coccinellidae*, *Carabidae* y *Cleridae*. Las larvas y los adultos de los carábidos se encuentran generalmente debajo de las hojas, troncos, rocas, o bien sobre la superficie del suelo. Muchas especies se esconden durante el día y son activas durante la noche. La mayoría de los escarabajos del suelo son depredadores tanto en fase de larva como de imago, y son de carácter polífago. Los carábidos del género *Calosoma* son depredadores muy importantes de larvas de lepidópteros forestales como *L. dispar*, *E. subsignaria* y *M. disstria*; algunas especies como *Calosoma calidum* (Fabricius, 1775) trepan a los árboles tanto en fase de larva como de imago y se alimentan de las larvas de lepidópteros que viven en los árboles.

Las larvas e imagos de crisópidos, dentro del orden Neuroptera, son insectos activos y muy voraces (frecuentes en pastos, malezas y entre el follaje de árboles y arbustos), que pueden atacar a las orugas en los primeros estadios de vida. También entre los hemípteros podemos encontrar algunas familias (principalmente *Pentatomidae*, *Reduvidae* y *Miridae*) que incluyen especies depredadoras durante todo su ciclo de vida, o una parte del mismo. Estos hemípteros depredadores se alimentan de larvas de lepidópteros entre otros grupos de insectos.

También podríamos citar a los órdenes Mantodea (familia Mantidae) y Odonata como depredadores estrictos durante todo su ciclo biológico. Por otra parte, muchos arácnidos (arañas, ácaros, escorpiones, pseudoescorpiones y opiliones) y miriápodos son depredadores muy abundantes en el ámbito forestal; aunque faltan estudios que determinen la eficacia de estos grupos de artrópodos como enemigos naturales, las arañas y los ácaros son los artrópodos no insectos más eficaces en el

control de plagas forestales. DAHLSTEN *et al.* (1977) y MORRIS (1963) proporcionan información acerca de las arañas que se alimentan de larvas de *Orgyia pseudotsugata* (McDunnough, 1921) (Lepidoptera; Lymantriidae) y *Ch. fumiferana*, respectivamente.

Finalmente, dentro del Phylum *Chordata* encontramos varias clases que de manera frecuente se alimentan de insectos durante la totalidad o parte de su ciclo biológico. Así, Aves (pájaros), Mammalia (topos, topillos, musarañas, ratones de campo, ratones domésticos, lirones), Amphibia (ranas, sapos y salamandras) y Reptilia (serpientes y saurios), por orden de importancia, engloban la mayor parte de los depredadores vertebrados forestales. Con algunas excepciones, se dispone de muy poca información cuantitativa acerca del efecto de los vertebrados insectívoros en la dinámica de poblaciones de los insectos, aunque en el caso de aves y mamíferos, el impacto depredador sobre las poblaciones de insectos forestales debe de ser muy importante, sobre todo estacionalmente y a escala endémica de plaga (WARREN, 1971; DICKSON *et al.*, 1979).

4.4 Enemigos naturales de la procesionaria del pino.

El complejo de enemigos naturales de la procesionaria del pino está formado por un variado contingente de organismos, que durante todo el ciclo fenológico de la plaga, atacan los diferentes estadios de desarrollo, llegando a producir tasas de mortalidad global en torno al 60-70% de la población (DÉMOLIN, 1970; HALPERIN, 1990; SCHMIDT *et al.*, 1989; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002).

4.4.1 Patógenos.

Un importante contingente de enfermedades víricas y bacterianas han sido descritas sobre la procesionaria del pino con sintomatologías muy variadas (Tabla 6) (VAGO, 1953; VAGO, 1958; VAGO, 1959; GRISON, 1962; BILIOTTI *et al.*, 1962; ATGER, 1964; RUPÉREZ, 1966; GÓMEZ DE AIZPÚRUA & RUPÉREZ, 1967; CONDE, 1968; RUPÉREZ, 1969; RUPÉREZ, 1970; TRIGGIANI, 1979; TRIGGIANI & SIDOR, 1982; MARKALAS, 1989; HALPERIN, 1990; DÉMOLIN *et al.*, 1993; TRIGGIANI *et al.*, 1993; TARASCO & TRIGGIANI, 1994; BATTISTI *et al.*, 1998; INCE *et al.*, 2007; INCE *et al.*, 2008; ALBERGHINI *et al.*, 2008; FRANQUET, 2009; SEVIM *et al.*, 2010), aunque los niveles de incidencia y versatilidad de los virus de la poliedrosis y las bacterias del grupo *Bacillus cereus - thuringiensis* han decantado los estudios hacia estos microorganismos por su aplicación en el campo del control biológico (GRISON, 1961; RUPÉREZ, 1966; TRIGGIANI, 1979; TRIGGIANI & SIDOR, 1982; SANCHIS *et al.*, 1990; DÉMOLIN *et al.*, 1993).

La aparición de infecciones por bacilos coliformes se manifiestan, sobre todo, durante la vida en el nido (BILIOTTI, 1959), y algunas bacterias como *Pseudomonas* spp. pueden causar trastornos digestivos cuando se varía la composición en la alimentación de las orugas. Por otra parte, la enfermedad de las "orugas cortas" es debida a choques fisiológicos provocados por microorganismos que acaban manifestándose como alteraciones del crecimiento (VAGO, 1963). También las complicaciones bacterio-virales suelen ser comunes en la procesionaria del pino. Se han podido aislar varias especies de bacterias entéricas capaces de desarrollar una acción sinérgica con las virosis, y de producir septicemias "simultáneas" que, por otra parte, son imposibles de reproducir en individuos sanos (VAGO, 1956 b; ATGER, 1964; ATGER *et al.*, 1964). Este sería el caso de la bacteria anaeróbica *Clostridium* spp., o de bacterias esporulantes tipo *Mycoides* spp. (RUPÉREZ, 1969). De manera genérica, la poliedrosis nuclear (*Borrelinavirus* spp.) suele ir ligada al desarrollo de bacterias coliformes y la poliedrosis citoplásmica (*Smithiavirus* spp.) a bacterias entéricas anaerobias de tipo esporulado (VAGO, 1962).

Espece	Reino	Familia	Estadio
<i>Smithiavirus pityocampae</i> Vago, 1951	Monera (Virus)	Reoviridae	L1-L5
<i>Smithiavirus wilkinsoni</i> Vago, 1951		Reoviridae	L1-L5
<i>Borrelinavirus=Baculovirus</i> sp. Paillot, 1926		Baculoviridae	L1-L5
<i>Bacillus thuringiensis</i> Berliner, 1915	Monera (Bacteria)	Bacillaceae	L1-L3
<i>Bacillus entomocidus</i> Heimpel & Angus 1958		Bacillaceae	L1-L5
<i>Bacillus c.f lentus</i> Gibson 1935		Bacillaceae	L1-L5
<i>Bacillus simplex</i> Priest, Goodfellow & Todd 1989		Bacillaceae	L1-L5
<i>Bacillus licheniformis</i> (Weigmann) Chester 1901		Bacillaceae	L1-L5
<i>Bacillus pumilus</i> Meyer & Gottheil 1901		Bacillaceae	L1-L5
<i>Bacillus subtilis</i> (Ehrenberg 1835) Cohn 1872		Bacillaceae	L1-L5
<i>Serratia liquefaciens</i> (Grimes & Hennerty 1931)		Enterobacteriaceae	L1-L5
<i>Xenorhabdus</i> spp. Thomas & Poinar, 1979		Enterobacteriaceae	L3-L5
<i>Photorhabdus</i> spp. Thomas & Poinar, 1979		Enterobacteriaceae	L3-L5
<i>Staphylococcus</i> spp. Rosenbach 1884		Staphylococcaceae	L1-L5
<i>Staphylococcus cohnii</i> Scheifer & Kloos, 1975		Staphylococcaceae	L1-L5
<i>Clostridium</i> spp. Prazmowski, 1880		Clostridiaceae	L1-L5
<i>Streptococcus</i> spp. Rosenbach, 1884		Streptococaceae	L1-L5
<i>Bacterium paracoli</i> Kayser 1900		Enterobacteriaceae	L1-L5
<i>Brevibacterium</i> spp. Breed 1953		Brevibacteriaceae	L1-L5
<i>Arthrobacter</i> spp. Conn & Dimmick, 1947		Micrococcaceae	L1-L5
<i>Pseudomonas</i> spp. Migula, 1894		Pseudomonadaceae	L1-L5
<i>Paraclostridium aerogenoides</i> Borman, Stuart & Wheeler 1944		Enterobacteriaceae	L1-L5
<i>Beauveria bassiana</i> (Balsamo.-Criv.) Vuillemin 1912	Fungi	Clavicipitaceae	L4-L5/Pupa
<i>Metarhizium</i> spp. Sorokin		Clavicipitaceae	Pupa
<i>Cordyceps militaris</i> (Linnaeus: Fries) Link 1833		Clavicipitaceae	Pupa
<i>Metarhizium anisopliae</i> (Metschnikoff) Sorokin 1883		Clavicipitaceae	L5/Pupa
<i>Paecilomyces farinosus</i> (Homslk) A. H. S. Brown. & G. Smith, 1957		Clavicipitaceae	L1-L5/Pupa
<i>Paecilomyces fumosoroseus</i> (Wize) A. H. S. Brown & G. Smith, (1957)		Trichomaceae	Pupa
<i>Paecilomyces</i> sp. Samson 1974		Trichomaceae	Pupa
<i>Syspastospora parasitica</i> (Tul.) P. F. Cannon & D. Hawksw, (1982)		Trichomaceae	Pupa
<i>Aspergillus flavus</i> Johann Heinrich Friedrich Link, 1809		Hypocreaceae	Pupa
<i>Verticillium</i> spp. Nees 1816-17		Trichomaceae	Pupa
<i>Scopulariopsis</i> spp. Bainier, 1907	Hypocreaceae	Pupa	
		Microascaceae	Pupa
<i>Steirnermema feltiae</i> (Filipjev, 1934) Wouts Mracek Gerdin & Bedding 1982	Animalia		Oruga
<i>Steirnermema carpocapsae</i> (Weiser 1955) Wouts Mracek Gerdin & Bedding 1982		Rhabditidae	Oruga
<i>Heterorhabditis bacteriophora</i> Poinar 1976			Oruga
<i>Hexameris</i> spp. Steiner 1924		Mermithidae	Pupa

Tabla 6. Complejo de patógenos aislados de *Thaumetopoea pityocampa* – *Thaumetopoea wilkinsoni* . En la tabla también se reflejan los estadios más sensibles.

A menudo, el análisis histopatológico de septicemias producidas por cepas de *Bacterium paracoli* Kayser 1900 poco virulentas, revelaron la presencia de lesiones víricas de tipo poliédrico. El efecto letal de una poliedrosis complicada con una septicemia es acelerado en relación al de una virosis simple (VAGO, 1956a). La patogénesis comienza con la evolución de la poliedrosis, y cuando ésta se aproxima a la generalización, aparece un gran número de bacterias en la hemolinfa; la poliedrosis continúa generalizándose más lentamente que la septicemia, mitigándose ante el efecto letal de esta última. El síndrome de septicemia bacteriana puede ser consecutivo a una virosis preexistente, la cual podría pasar desapercibida (VAGO, 1959). Estos estados son denominados “entidades mórbidas” o “enfermedades encadenadas” (BURGERJON & GRISON, 1959) y pueden ser consecuencia normal en el curso de la virosis.

Cambios drásticos en la temperatura, humedad relativa, dieta y períodos de inanición podrían desarrollar espontáneamente una epizootia (ATGER, 1962). Aunque se desconocen las causas ecológicas que puedan desencadenar los episodios de ataques por patógenos en la naturaleza, se ha

podido observar que las virosis son más proclives a cursar en condiciones de temperatura y humedad altas, mientras que los ataques bacterianos se presentan con mayor frecuencia a temperaturas altas y ambiente seco (RUPÉREZ, 1969).

También los parasitoides podrían actuar como importantes vectores de virosis infectando a sus hospedadores durante la puesta (BILIOTTI, 1956). Ciertos pseudotumores, acompañados de septicemias provocadas por *Bacillus cereus* Frankland & Frankland, 1887, se han podido reproducir en individuos sanos mediante inoculaciones por inyección en el hemocele (ROSMOORE & RUPÉREZ, 1966; RUPÉREZ, 1967). Sin embargo, la compatibilidad entre los parasitoides entomófagos y las enfermedades provocadas por patógenos, podría estar condicionada solo al cuarto estadio (BILIOTTI, 1959); así, en algunos casos, se ha podido observar que las larvas de dípteros taquínidos pueden sobrevivir al desarrollo de septicemias durante esta fase del ciclo fenológico del hospedador (BILIOTTI, 1955).

Algunos virus de la poliedrosis nuclear son muy comunes en el medio y con frecuencia son un factor importante del decaimiento de las poblaciones de defoliadores como *O. pseudotsugata*, *L. dispar*, y *Gilpinia hercyniae* (Hartig, 1837) (Hymenoptera; Diprionidae) (COULSON & WITTER, 1990). Sin embargo, el impacto en las poblaciones de procesionaria del pino podría ser menor y menos frecuente que en otras especies de lepidópteros forestales (VAGO, 1958; ANDROIC, 1961; VAGO, 1963). En España, se han podido constatar epizootias naturales por *Smithiavirus* spp. en Madrid, Segovia, Guipúzcoa, Zaragoza y Córdoba (GÓMEZ DE AIZPÚRUA & RUPÉREZ, 1967; VARGAS OSUNA *et al.*, 1994). También se han citado epizootias del tipo granulosis en Córcega (BILIOTTI, 1959). Los niveles de mortalidad observados oscilaron entre un 16-90% (DÉMOLIN, 1987; HALPERIN, 1990).

La infección por *Borrelinavirus* spp. produce en las orugas una virosis poliédrica intranuclear que se manifiesta en el ataque al cuerpo graso, la matriz traqueal y finalmente se generaliza al resto del organismo (XEROS, 1956). Por otra parte, la infección por *Smithiavirus* spp. comienza su acción a partir del epitelio intestinal provocando una poliedrosis citoplásmica. La incidencia de las enfermedades víricas se hace más patente en torno a la primera muda y durante el segundo estadio larvario (BILIOTTI, 1959), y en algunos casos se ha podido evidenciar la transmisión a la generación siguiente por transición transovarial (RUPÉREZ, 1962; ATGER, 1964), sobre todo si las virosis se desarrollan en los últimos estadios larvales.

Por otra parte, se han podido aislar a los hongos *Beauveria bassiana* (Balsamo.-Criv.) Vuillemin 1912, *Scopulariopsis* spp. y *Spicaria* spp. (= *Paecilomyces* spp.) tanto de colonias enterradas en el suelo como de los nidos, y a *Metharrizium* sp. únicamente de enterramientos (BILIOTTI, 1959; HALPERIN, 1970; GÉRI, 1980; TRIGGIANI *et al.*, 1993). Circunstancialmente, en orugas infectadas por *B. bassiana* se ha podido observar asociado el hongo hiperparásito *Melanospora* (= *Syspastospora*) *parasitica* M. p. (Tul.) Tul. & C. Tul. 1865 (MÜLLER-KÖGLER, 1965). Las micosis pueden atacar a las orugas tanto en la fase epigea como hipogea, llegando en el segundo caso a alcanzar tasas de incidencia próximas al 100% (RUPÉREZ, 1969; HALPERIN, 1990). Sin embargo, la acción de estos hongos parece muy supeditada a las condiciones de humedad del suelo, y al tipo y estructura de la masa forestal (MARKALAS, 1989; DULAURENT, 2010), lo cual puede condicionar los períodos de eficacia del patógeno.

4.4.2 Parasitoides.

Entre los organismos de acción más relevante dentro de este complejo podríamos citar los microhimenópteros ooparasitoides, los cuales desarrollan sus estadios larvarios en el interior de los huevos de la procesionaria del pino y a expensas de su contenido. Para una población en equilibrio natural constante, el parasitoidismo de huevos se podría situar en torno a un 35%. Sin embargo, alcanzados los niveles de culminación, o en plena fase de gradación negativa poblacional del

hospedador, las tasas de parasitoidismo de huevos podrían llegar a cotas en torno al 60% (DÉMOLIN, 1970; TIBERI, 1990). En la cuenca mediterránea, este complejo de ooparasitoides resulta con frecuencia un factor de contención importante de las poblaciones de la procesionaria del pino (BILIOTTI, 1958; KAILIDIS, 1962; MASUTTI, 1964; GARCÍA-FUENTES 1965; TIBERI, 1978a; HALPERIN, 1990; SELFA *et al.*, 2005), variando su nivel de incidencia principalmente con la densidad de la plaga y las condiciones meteorológicas (TIBERI, 1983; HALPERIN, 1990).

La acción parasitaria de estos microhimenópteros se centra en el período estival, en áreas montañosas de clima continental (junio-agosto), y hacia finales del estío y primera mitad del otoño en áreas montañosas de transición y el litoral (agosto-noviembre) (LÓPEZ-SEBASTIAN, 2002a). La localización de los huevos está basada principalmente en la detección de trazas de feromona sexual emitidas por las puestas del lepidóptero (BATTISTI, 1989), y la puesta se lleva a cabo mediante diferentes estrategias que les permite acceder a los huevos que se encuentran debajo de la capa de escamas.

Las especies más relevantes en su acción presentan una reproducción por partenogénesis telitócica, con aparición de machos de manera muy esporádica (SCHMIDT *et al.*, 1999), y tanto la longevidad como el potencial biótico de las hembras podrían quedar supeditadas a la disponibilidad de agua, fuentes de azúcares externas (tales como melaza de áfidos) o a la temperatura ambiente (TIBERI, 1983; HALPERIN, 1990; DULAURENT, 2010).

Según las condiciones ambientales pueden desarrollar hasta tres generaciones estivales sobre una misma puesta o atacando diferentes masas de huevos (MASUTTI, 1964; HALPERIN, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993). Éstos pueden bien eclosionar en verano o hibernar como larva madura dentro de los huevos hospedadores hasta la primavera siguiente (MASUTTI, 1964; BATTISTI, 1989). Normalmente, todas las especies son solitarias, excepto *Trichogramma embryophagum* (Hartig, 1838) (Hymenoptera; Trichogrammatidae), la cual es poliembriónica (TSANKOV *et al.*, 1996a).

El complejo de ooparasitoides puede mostrar variaciones en cuanto a la composición en especies y su eficacia parasitaria según las áreas de estudio y los niveles de infestación exhibidos por la procesionaria del pino tal y como se ha podido constatar a partir de los numerosos estudios que se han llevado a cabo en diversos países circunmediterráneos (Tabla 7) (BILIOTTI, 1958; CEBALLOS & SÁNCHEZ, 1962; MASUTTI, 1964; GARCÍA-FUENTES, 1965; HALPERIN, 1970; TIBERI, 1983; LOURDES-FIGO, 1983; PUJADE-VILLAR, 1986; TSANKOV, 1990; ALEMANY *et al.*, 1994; TIBERI, 1990; BELLIN *et al.*, 1990; HALPERIN, 1990b; MASUTTI & BATTISTI, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; TRIGGIANI *et al.*, 1993; TSANKOV *et al.*, 1995; TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b; SCHMIDT *et al.*, 1997a; SCHMIDT *et al.*, 1997b; MIHAJLOVIC & ROGANOVIC, 1997; SCHMIDT *et al.*, 1998; MIRCHEV *et al.*, 1998; TSANKOV *et al.*, 1998; MIRCHEV *et al.*, 1999; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2002b; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2003a; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2003b; MIRCHEV *et al.*, 2004; MIRCHEV *et al.*, 2007; SELFA *et al.*, 2009; MIRCHEV *et al.*, 2012).

Especie	Clase(Orden)	Familia	Estatus
<i>Ooencyrtus pityocampae</i> (Mercet, 1921)	Insecta (Hymenoptera)	Encyrtidae	Parasitoide primario
<i>Ooencyrtus telenomicida</i> (Vassiliev, 1904)		Encyrtidae	
<i>Trichogramma embryophagum</i> (Hartig, 1838)		Trichogrammatidae	
<i>Anastatus bifasciatus</i> (Geoffroy, 1875)		Eupelmidae	
<i>Macroneura vesicularis</i> (Retzius, 1783)		Eupelmidae	
<i>Pediobius obtusiceps</i> Boucek, 1965		Eulophidae	
<i>Pediobius</i> spp. Forst		Eulophidae	
<i>Baryscapus servadeii</i> (Domenichini, 1965)		Eulophidae	
<i>Telenomus thaumetopoeae</i> Buhl, 2009		Scelionidae	
<i>Pediobius bruchicida</i> (Rondani, 1872)	Insecta (Hymenoptera)	Eulophidae	Hiperparasitoide
<i>Eupelmus urozonus</i> Dalman, 1820		Eupelmidae	
<i>Eupelmus seculatus</i> (Ferrière, 1954)		Eupelmidae	
<i>Baryscapus transversalis</i> Graham, 1991		Eulophidae	

Tabla 7. Complejo de ooparasitoides de *Thaumetopoea pityocampa* - *Thaumetopoea wilkinsoni*.

De todos los microhimenópteros asociados a la procesionaria del pino, sólo *Baryscapus servadeii* (Domenichini, 1965) (Hymenoptera, Eulophidae) se comporta como un ooparasitoide específico, pudiendo el resto de especies desarrollarse sobre otros hospedadores alternativos (TIBERI, 1983; HALPERIN, 1989; BATTISTI *et al.*, 1990; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004a). Así, *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet, 1921) (Hymenoptera; Encyrtidae) y *B. servadeii* son las especies más comunes, seguidas de *T. embryophagum* y *Anastatus bifasciatus* (Geoffroy, 1875) (Hymenoptera; Eupelmidae) las cuales tienen una baja incidencia, y finalmente *Ooencyrtus telenomicida* (Vassiliev, 1904) (Hymenoptera; Encyrtidae), *Pediobius obtusiceps* Boucek, 1965 (Hymenoptera; Eulophidae), *Macroneura vesicularis* (Retzius, 1783) (Hymenoptera; Eupelmidae), *Telenomus thaumetopoeae* Buhl, 2009 (Hymenoptera, Scelionidae) y *Pediobius* spp. Forst, las cuales están presentes de manera muy esporádica. Asimismo, la procesionaria del pino también posee un importante complejo de hiperparasitoides asociado a las especies de ooparasitoides primarios (Figura 9) (TRIGGIANI *et al.*, 1993; TSANKOV *et al.*, 1996a; SCHMIDT *et al.*, 1997b; MIRCHEV *et al.*, 1998, 1999, 2004; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2002b, 2003a).

El complejo de parasitoides asociado a las fases de larva y pupa de la procesionaria del pino resulta ser en general poco conocido a causa de la dificultad que entraña su estudio en condiciones de campo. La amplia distribución de esta insigne plaga forestal a lo largo de la cuenca mediterránea podría presuponer, *a priori*, que el número de parasitoides asociados, tanto primarios como secundarios, podría resultar muy importante (Tabla 8) (WILKINSON *et al.*, 1926; SCHIMITSCHEK, 1944; CADAHIA *et al.*, 1967; DU MERLE, 1969; DÉMOLIN, 1970; CABRAL, 1979; SCHMIDT *et al.*, 1989; BUXTON, 1990; HALPERIN, 1990b; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991; TRIGGIANI *et al.*, 1993; VARGAS-OSUNA *et al.*, 1994; TARASCO & TRIGGIANI, 1994; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2005; FISCHER *et al.*, 2006; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2007; BONNET *et al.*, 2008). Esta fracción de parasitoides idio- o cenobiontes ataca la procesionaria del pino entre los estadios L2-L5, y en algunos casos acompañarán a la especie hospedadora hasta la fase de pupa. Sin embargo, pocas especies se comportan como específicas y consiguen una perfecta sincronización con el lepidóptero hospedador, lo cual hace de su acción un factor de control irregular y en la mayoría de casos esporádico (BILIOTTI, 1958; DÉMOLIN, 1970; SCHMIDT *et al.*, 1989; HALPERIN, 1990b; TRIGGIANI *et al.*, 1993; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2007).

Espece	Clase (Orden)	Familia	Estadio	Estatus	
<i>Compsilura concinnata</i> (Meigen, 1824) <i>Exorista larvarum</i> (Linnaeus, 1758) <i>Exorista segregata</i> (Rondani, 1859) <i>Phorocera grandis</i> (Rondani, 1859) <i>Phryxe caudata</i> (Rondani, 1859) <i>Ctenophorocera</i> spp. Brauer & Bergenstamm 1891 <i>Muscina prolapsa</i> (Harris, 1780) (= <i>pabulorum</i> Fallén)	Insecta (Diptera)	Tachinidae	L2-L5 L2-L5 L2-L5 L2-L5 L2-L5 L2-L5	Parasitoides primarios	
		Muscidae	Oruga		
<i>Meteorus versicolor</i> (Wesmael, 1835) <i>Meteorus rubens</i> (Nees, 1811) <i>Apanteles</i> spp. Foerster 1862 <i>Apanteles vestalis</i> (Haliday)	Insecta (Hymenoptera)	Braconidae (Hymenoptera)	L2-L5 L2-L5 Oruga Oruga		
<i>Erigorgus femorator</i> Aubert, 1960 <i>Coelichneumon rudis</i> (Fonscolombe, 1847) <i>Cryptus</i> spp. Fabricius 1805	Insecta (Hymenoptera)	Ichneumonidae	L4-L5 Pupa Pupa		
<i>Conomorium eremita</i> (Förster, 1841) <i>Conomorium pityocampae</i> Graham, 1992 <i>Psychophagus omnivorus</i> (Walker, 1835)	Insecta (Hymenoptera)	Pteromalidae	Pupa Pupa Pupa		
<i>Villa brunnea</i> Becker, 1916	Insecta (Diptera)	Bombyliidae	Pupa		
<i>Hemipenthes morio</i> (Linnaeus, 1758) <i>Hemipenthes velutina</i> (Meigen, 1820) <i>Exyalanthrax afer</i> (Fabricius, 1794) (= <i>fimbriata</i> Meigen)	Insecta (Diptera)	Bombyliidae	Pupa Pupa Pupa		Hiperparasitoides
<i>Smicromyrme ausonia</i> Invrea, 1950	Insecta (Hymenoptera)	Mutillidae	Pupa		
<i>Trichopria</i> spp. Ashmead, 1893	Insecta (Hymenoptera)	Diapriidae	Pupa		
<i>Angiometopa falleni</i> Pape, 1986 (= <i>ruralis</i> Fallén) <i>Sarcophaga</i> spp. Meigen, 1826	Insecta (Diptera)	Muscidae	Oruga Oruga		
<i>Pteromalus chrysos</i> Walker, 1836	Insecta (Hymenoptera)	Pteromalidae	Oruga		
<i>Gelis liparae</i> (Giraud, 1863) <i>Gelis carbonarius</i> (Stefani, 1884)	Insecta (Hymenoptera)	Ichneumonidae	Oruga Oruga		
<i>Brachymeria secundaria</i> (Ruschka, 1922)	Insecta (Hymenoptera)	Chalcididae	Oruga		
<i>Dybrachis cavus</i> (Walker, 1835)	Insecta (Hymenoptera)	Pteromalidae	Oruga		
<i>Eudinostigma</i> spp. Tobias, 1986	Insecta (Hymenoptera)	Braconidae	Oruga		

Tabla 8. Complejo de parasitoides larvales, larvo-pupales y pupales de *Thaumetopoea pityocampa* – *Thaumetopoea wilkinsoni* . . En la tabla también se reflejan los estadios más sensibles.

Para acceder a los agregados de orugas, o bien atacan los primeros estadios de desarrollo, cuando los nidos de seda todavía son incipientes, o bien ovipositan sobre las orugas escondidas en los nidos de invierno atravesando las paredes de seda con sus largos oviscaptos, o las abordan cuando abandonan el nido para alimentarse, desplazarse o enterrarse (LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002). Los parasitoides detectan las colonias siguiendo los rastros de kairomonas producidas tanto por el hacinamiento de las orugas (heces, exuvias, etc.), como la propia acción defoliadora de la colonia (acículas y ramillos de pino dañadas). Los únicos parasitoides primarios específicos de la plaga encontrados hasta el momento son *Phryxe caudata* (Rondani, 1859) (Diptera; Tachinidae), y *Erigorgus femorator* Aubert, 1960 (Hymenoptera; Ichneumonidae) atacando larvas, y *Coelichneumon rudis* (Fonscolombe, 1847) (Hymenoptera; Ichneumonidae) y *Villa brunnea* Becker, 1916 (Diptera; Bombyliidae) atacando pupas. Estas especies pueden alcanzar de manera puntual tasas de parasitoidismo de hasta un 75%, manteniendo en situaciones de equilibrio poblacional tasas en torno al

5-10% (BILIOTTI, 1958; DEMOLIN, 1970). Sin embargo, los ataques de hiperparasitoides y sobre todo de hongos hipogeos parecen mermar con frecuencia el contingente de estas especies, provocando descensos acusados en los niveles de incidencia de un año para otro.

Por otra parte, la sincronización de los ciclos del hospedador y de los parasitoides, asegurada por mecanismos fisiológicos (BILIOTTI, 1956), no parece bien ajustada en términos fenológicos; así, la segunda generación de *P. caudata* puede mostrar dificultades de coincidencia con su hospedador, siendo los primeros imagos en aparecer los que jugarían el papel más importante (BILIOTTI, 1956). En este contexto, el hiperparasitoide *Dibrachys cavus* (Walker, 1835) (Hymenoptera; Pteromalidae) podría tener un impacto muy grande sobre la eficacia del taquínido al atacar las primeras pupas aparecidas en los nidos de invierno. Por otra parte, modificaciones en la duración del último estadio de las orugas debidas a la integral térmica, pueden desincronizar de manera importante los ciclos de parasitoides tales como *E. femorator* y *P. caudata* haciendo descender de manera considerable sus tasas de ataque.

4.4.3 Depredadores.

La acción de los depredadores complementa en gran medida la secuencia de ataque de los parasitoides a lo largo del ciclo fenológico del lepidóptero. Su carácter generalista les permite balancear los niveles de ataque según las dinámicas de las presas más abundantes, sincronizándose de modo temporal con sus ciclos, y confiriéndoles una importante capacidad de respuesta frente a las gradaciones poblacionales de los organismos diana. Además, su condición polífaga supone una gran capacidad de supervivencia en períodos adversos, cuando la población del hospedador mayoritario entra en recesión o se ve alterada de manera repentina por algún factor de mortalidad estocástico (PAUL DE BACH, 1968). Por lo tanto, la predación adquiere un doble papel, evolutivo y ecológico, por presión selectiva y adaptación de los ciclos fenológicos (BARBARO, 2008). Este complejo de depredadores esta formado por un importante contingente de organismos (Tabla 9) (SMITH, 1936; PAVAN, 1950; PAVAN, 1951; CEBALLOS & SÁNCHEZ, 1962; KAILIDIS, 1963; CEBALLOS, 1968; CEBALLOS, 1969; DÉMOLIN & DELMAS, 1967; SCHMIDT *et al.*, 1989; HALPERIN, 1990b; TRIGGIANI *et al.*, 1993; WAY *et al.*, 1999; BATTISTI *et al.*, 2000; OGURLU, 2000; TRIGGIANI & TARASCO, 2001; AMENGUAL *et al.*, 2004; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004b; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004c; LÓPEZ -SEBASTIÁN *et al.*, 2006; KANAT & TOPRAK, 2005; KANAT & ÖZBOLAT, 2006; KANAT & MOL, 2008; BARBARO *et al.*, 2008; BARBARO, 2008; BONNET *et al.*, 2008; MAS I GISBERT & PÉREZ-LAORGA, 2008; PIMENTEL & NILSSON, 2009), que se nutren de las poblaciones de la procesionaria del pino en diferentes épocas del año. Entre los invertebrados podríamos resaltar el impacto de tetigónidos y formícidos, mientras que entre los vertebrados podríamos citar la acción de las aves y mamíferos insectívoros, sobre todo las paseriformes y los microquirópteros.

Orthoptera (Tetiigoniidae). Los tetigónidos constituyen una importante familia de ortópteros depredadores y polípagos, en su mayor parte de hábitos crepusculares o nocturnos. Ciertas especies, durante determinadas épocas del año, pueden llegar a ser uno de los principales enemigos naturales de *T. pityocampa*, atacando con avidez las puestas de huevos no eclosionadas y los primeros estadios de oruga (DEMOLIN & DELMAS, 1967; LEDESMA, 1971; HALPERIN, 1990; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991; TSANKOV *et al.*, 1996b; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004b).

Espece	Clase/(Orden)	Familia	Status
<i>Holcogaster weberi</i> Wagner, 1964	Insecta (Hemiptera)	Pentatomidae	Huevo
<i>Thyreonotus corsicus corsicus</i> Rambur, 1839 <i>Steropleurus andalusius</i> (Rambur, 1839) <i>Steropleurus stalii</i> (Bolivar, 1877) <i>Rhacocleis germanica</i> (Herrich-Schaffer, 1840) <i>Ephippiger ephippiger</i> (Fiebig, 1784) <i>Barbitistes fischeri</i> (Yersin, 1854)	Insecta (Orthoptera)	Tetiigoniidae	Huevo/L1-L3 Huevo/L1-L3 Huevo/L1-L3 Huevo Huevo/L1-L3 Huevo/L1-L3
<i>Creमतogaster scutellaris</i> (Olivier, 1791) <i>Linepithema humile</i> (May, 1868) A [Green 1992] <i>Formica rufa</i> Linnaeus, 1761 <i>Formica lugubris</i> Zetterstedt, 1840 <i>Formica aquilonia</i> Yarrow, 1955 <i>Formica polyctena</i> Foerster, 1850 <i>Monomorium</i> spp. Mayr, 1855 <i>Monomorium subopacum ebraicum</i> Menozzi, 1933 <i>Monomorium gracillimum</i> (Smith 1861) <i>Tapinoma simrothi phoenicium</i> Emery, 1925	Insecta (Hymenoptera)	Formicidae	Huevo/L1-L2 L1-L5 L1-L5 L1-L5 L1-L5 L1-L5 Huevo Huevo, L1-L5 Huevo Huevo, L1-L5
<i>Xanthandrus comtus</i> Harris, 1780	Insecta (Diptera)	Syrphidae Asyliidae	Oruga Imago
<i>Calosoma sycophanta</i> (Linnaeus, 1758) <i>Carabus graecus</i> Dejean, 1826 <i>Pristonychus</i> spp. <i>Chilocorus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Coccinella septempunctata</i> (Linnaeus, 1758) <i>Synharmonia conglobata</i> Mader 1926	Insecta (Coleoptera)	Carabidae Coccinellidae	Oruga Oruga L1-L2 L1-L2 L1-L2
<i>Sphodromantis viridis</i> (Forsk., 1775)	Insecta (Mantodea)	Mantidae	L1-L2
<i>Labidura riparia</i> (Pallas, 1773) <i>Forficula auricularia</i> Linnaeus, 1758	Insecta (Dermaptera)	Labiduridae Forficulidae	L1-L4 L1-L2
<i>Chrysoperla carnea</i> (Stephens 1836)	Insecta (Neuroptera)	Chrysopidae	L1-L2
<i>Thomisus citrinellus</i> Simon, 1875 <i>Xysticus</i> spp. Koch, 1835 Clubionidae Wagner, 1887 Salticidae Blackwall, 1842	Arachnida (Araneae)	Thomisidae Cluvionidae Salticidae	L1-L3 L1-L3 L1-L3
<i>Bufo viridis</i> (Weismann 1971) <i>Hyla arborea savignyi</i> Audion 1827	Vertebrata (Amphibia)	Bufoinae Hylidae	L5 L3-L4
<i>Agama stellio</i> (Linnaeus, 1758)	Vertebrata (Reptilia)	Agamidae	L3-L5
<i>Upupa epops</i> (Linnaeus, 1758) <i>Caprimulgus europaeus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Clamator glandarius</i> (Linnaeus, 1758) <i>Cuculus canorus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Parus caeruleus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Parus major</i> (Linnaeus, 1758) <i>Parus ater</i> (Linnaeus, 1758) <i>Parus cristatus</i> (Linnaeus, 1758)	Vertebrata (Aves)	Upupidae Caprimulgidae Cuculidae Paridae	L5-pupa Imago L4-L5 L1-L5 Huevo, L1-L2 L1-L2 L1-L5 L1-L5 L1-L5
<i>Pica pica</i> Linnaeus, 1758 <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758		Corvidae	Huevo, L4-L5, imago L4-L5
<i>Soricidae</i> Fischer de Waldheim, 1817 <i>Microchiroptera</i> Dobson, 1875 <i>Eliomys quercinus</i> (Linnaeus, 1766) <i>Muridae</i> Illiger, 1815	Vertebrata (Mammalia)	Insectivora Insectivora Gliridae Rodentia	L1-L5/ pupa L1-L5/pupa Imago L1-L5/pupa

Tabla 9. Complejo de depredadores de *Thaumetopoea pityocampa* – *Thaumetopoea wilkinsoni*. En la tabla también se reflejan los estadios más sensibles.

Aunque en el Mediterráneo oriental, TSANKOV *et al.* (1996a) citaron las especies *Ephippiger ephippiger* (Fiebig, 1784) y *Rhacocleis germanica* (Herrich-Schaffer, 1840) (Orthoptera; Tettigoniidae) como depredadores de huevos de *T. pityocampa*, y HALPERIN (1990) pudo encontrar tetigónidos sobre *T. wilkinsoni* mostrando tasas de depredación de un 3% (con puestas que presentaban hasta un 50% de los huevos devorados), al parecer la incidencia de las diferentes especies de este grupo sobre la procesionaria del pino ha resultado ser más importante en el Mediterráneo occidental. Efectivamente, DEMOLIN & DELMAS (1967) observaron un 40% de puestas atacadas episódicamente por ejemplares de Ephippigerinae, y especialmente por *E. ephippiger* en el macizo del Mont Ventoux (Francia). En España (provincia de Cuenca), CEBALLOS (1969) encontró niveles de ataque en torno al 24% de las puestas. LEDESMA (1971), observó también en la misma provincia porcentajes de depredación de puestas situadas entre el 30-50%, con un promedio de un 37,80% (con puestas que exhibieron hasta un 30% de los huevos devorados). Sin embargo, ambos autores no precisaron la identidad del depredador. Por otra parte, LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.* (2004b) citan para la provincia de Valencia tasas globales de depredación en torno a 13-32,1%, con una media de unos 30 huevos devorados por puesta, derivadas de la acción de dos especies *Steropleurus andalusius* (Rambur, 1839) (Orthoptera; Tettigoniidae) y *Thyreonotus corsicus corsicus* Rambur, 1839 (Orthoptera; Tettigoniidae).

Hymenoptera (Formicidae). Aproximadamente el 25% de las familias del orden Hymenoptera son depredadores estrictos, y la mayoría de las familias con hábitos depredadores son insectos sociales y viven en colonias. Las hormigas (Formicidae) son los depredadores más importantes de este orden junto con avispas cazadoras de las familias *Vespidae* y *Sphecidae* (COULSON & WITTER, 1990). Varios son los géneros de hormigas conocidos como importantes agentes de control biológico, entre los que podríamos citar a *Oecophylla* Smith [1860], *Formica* Linnaeus, 1758, *Dolichoderus* (Smith, 1858) y *Solenopsis* Westwood, 1840 (WAY & KHOO, 1992; WAY *et al.*, 1999).

En torno a ocho especies del género *Formica* spp. son depredadores muy importantes de insectos fitófagos (sobre todo en fases de larva y pupa), y mantienen en niveles endémicos numerosas especies de plagas forestales potenciales en Alemania, Italia y Rusia (FINNEGAN, 1974). Por término medio, se calcula que cada hormiguero puede llegar a consumir al año unos 15 kilogramos de insectos (CEBALLOS & SANCHEZ, 1962). Estas hormigas son muy abundantes, desarrollan comunidades numerosas (hormigueros), forrajean en áreas extensas y son capaces de sobrevivir gracias a la melaza de los áfidos cuando escasean sus presas (hasta el 62% de la dieta en *Formica rufa* Linnaeus, 1761 [Hymenoptera; Formicidae]). Dadas las potencialidades de este grupo de hormigas como depredadores, en Italia se llegaron a diseñar programas de manejo de estos insectos para potenciar la lucha contra la procesionaria del pino, translocando colonias de unas áreas a otras (PAVAN, 1950, 1951; 1979). La mortalidad de las orugas de procesionaria del pino por formícidos llega a ser verdaderamente importante en los primeros estadios del ciclo (TOHMÉ & TOHMÉ, 1982; WAY *et al.*, 1999), disminuyendo hacia el estadio L5, justo cuando la oruga alcanza aproximadamente unos 4 cm de longitud. En ese momento, las orugas pueden secretar por sus setas una toxina que contribuye a ahuyentar o matar a las hormigas (ZIPRKOWSKI & ROLANT, 1966). Otras especies de carácter más arborícola, tales como *Crematogaster scutellaris* (Olivier, 1791) o *Crematogaster auberti* Emery, 1869 (Hymenoptera; Formicidae) pueden atacar la procesionaria del pino ya desde la fase de huevo, pudiendo desescamar la totalidad de la puesta en algunos casos, favoreciendo la acción del complejo de microhimenópteros oófagos, y en consecuencia disminuyendo de manera importante el potencial de supervivencia de las colonias de orugas (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004c).

Aves (Paridae-Upupidae-Cuculidae-Caprimulgidae). SWEETMAN (1958) constató que entre el 50-67% de todo el alimento consumido por las aves son insectos. Los lepidópteros son la base de la alimentación de los pájaros insectívoros forestales (entre un 50 – 70% del régimen alimentario en carboneros y herrerillos). El 95% de los lepidópteros son consumidos en forma de oruga, con una clara preferencia por las orugas desnudas con un tamaño mayor de 5 mm (KRISTIN & PATOCKA, 1997). La depredación de lepidópteros por aves alcanza tasas importantes en primavera (período de reproducción y cría), otoño (migración post-nupcial debido al máximo de abundancia) y en invierno (período de exposición máximo de las orugas en el caso de procesionaria del pino), llegando a presentar cotas máximas de depredación en los estadios larvarios maduros (BARBARO, 2008a).

Si bien la procesionaria del pino escapa a menudo de la depredación por parte de la mayoría de aves insectívoras, algunas especies muestran adaptaciones importantes como impedir la ingestión de los tricomas urticantes (estructura de la molleja en cucos), desenterrar las pupas y frotarlas en el suelo (estructura del pico en abubillas), consumir los imagos (vuelos nocturnos en chotacabras) y consumir los huevos, larvas en L1-L2 o extraer el tubo digestivo en los estadios urticantes después de separar la cápsula cefálica con el pico (páridos)(GONZÁLEZ-CANO, 1981).

Las diferentes especies de pájaros insectívoros actúan sobre el ciclo de *T. pityocampa* de una manera secuencial desde el verano y principios de otoño, atacando puestas de huevos y orugas en estadios L1-L3 (mitos, herrerillos y carboneros). Los ataques a los nidos de invierno durante finales de otoño e invierno (sobre orugas en L4 y L5) son perpetrados principalmente por el carbonero común, el carbonero garrapinos y en algunas zonas incluso por el herrerillo crestado (GONZÁLEZ-CANO, 1981).

Estas especies pueden especializarse localmente en la procesionaria del pino en zonas de fuerte infestación, llegando incluso a ajustar las épocas de puesta con el pico de biomasa de orugas (BARBARO, 2008a); esto unido a su hiperactividad de búsqueda y los niveles de requerimiento alimenticio, hacen de estas aves unos depredadores altamente eficaces (GONZÁLEZ-CANO, 1981). Se ha podido observar una sincronización fenológica entre las poblaciones de páridos y la procesionaria del pino de ciclo corto en Portugal, coincidiendo el segundo máximo de densidad primaveral de las aves con la época de vuelo y puesta de esta población de “procesionaria del pino estival” (PIMENTEL & NILSSON, 2007).

Hacia finales de invierno e inicios de la primavera, especies como el críalo, y el cuco depredan orugas maduras, bien en los nidos de invierno o sobre las procesiones de enterramiento (HOYAS & LÓPEZ, 1998). Estas aves están especializadas en alimentarse sobre orugas gregarias urticantes, y en el caso del críalo, los machos pueden llegar a seleccionar su territorio primaveral según la densidad disponible de procesionaria del pino (HOYAS & LÓPEZ, 1998; BARBARO, 2008a).

Por otra parte, hacia finales de invierno las abubillas pueden atacar las procesiones de orugas L5 y, durante la primavera e inicios del verano, alimentar su prole a base de pupas pudiendo alcanzar tasas de incidencia en torno al 70% (BATTISTI *et al.*, 2000; FOURNIER & ARLETTAZ, 2001). Estas aves se nutren en los bordes de las áreas forestales, generalmente en zonas herbáceas en torno a las pistas, y se ha podido evaluar cómo el éxito reproductivo de las abubillas disminuye cuando descienden los niveles de densidad poblacional del lepidóptero, y cómo la intensidad de depredación aumenta consecuentemente (BARBARO, 2008b).

Para completar la secuencia de aves depredadoras, los individuos adultos y juveniles de chotacabras cazan al vuelo importantes cantidades de imagos del lepidóptero durante las noches de verano. Especialista en la captura de polillas, llega a completar su régimen alimenticio hasta con un 80-

95% de mariposas nocturnas (SIERRO *et al.*, 2001). No caza en las plantaciones, bajo el bosque denso, sino que lo suele hacer sobre las copas o en los márgenes de la masa forestal.

Mammalia (Insectivora-Rodentia-Chiroptera). Varios órdenes de mamíferos se comportan como insectívoros estrictos o complementan su dieta de manera habitual con artrópodos de todo tipo. Los más notables son Insectivora (topos y musarañas), Rodentia (algunos ratones domésticos y de campo, lirones y musgaños) y Chiroptera (murciélagos). Los insectívoros y los roedores incluyen varias especies que depredan insectos forestales y que en algunos casos como *Sorex cinereus* Kerr 1792 se han utilizado como agentes de control biológico (COPPEL & MERTINS, 1977). La mayoría de las especies son terrestres y, por lo tanto, se alimentan de larvas y pupas que encuentran en el suelo y entre la hojarasca. Sin embargo, los murciélagos son depredadores de insectos voladores vespertinos y nocturnos.

La mayor parte de los murciélagos europeos son insectívoros (aproximadamente el 70%). Según HILL & SMITH (1985), los murciélagos pueden ingerir en el transcurso de una noche una porción de insectos comprendida entre una cuarta parte y la mitad de su peso corporal. Los recursos tróficos ingeridos por los murciélagos dependen del tipo de hábitat, de la abundancia de las especies de insectos, de los periodos estacionales, etc. Estudios realizados sobre la dieta de *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817), muestran que una parte importante de su alimentación se basa en la ingestión de lepidópteros (13-46%) (SULLIVAN *et al.*, 1993; WATERS *et al.*, 1999). *Nyctalus leisleri* es una especie forestal cuya actividad se inicia muy pronto, cuando todavía no ha anochecido, coincidiendo con las horas de actividad de *T. pityocampa*. Su carácter forestal, el tipo de recursos tróficos que ingiere y la etología de este microquiróptero aumentan la probabilidad de captura de imagos de procesionaria del pino.

En el caso de *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) (Chiroptera, Vespertilionidae), las polillas no parecen constituir una fracción importante de su espectro alimentario, representando aproximadamente entre el 1 y el 5% de su dieta (HOARE, 1991; SULLIVAN *et al.*, 1993). Sin embargo, teniendo en cuenta que estos estudios tróficos fueron realizados en latitudes nórdicas, donde la abundancia de lepidópteros es escasa, podrían existir notables diferencias respecto a la conducta alimentaria de las poblaciones mediterráneas. Además, también hay que tener en cuenta que *P. pipistrellus* es una especie ubiquista y que no selecciona sus presas ni el tamaño de éstas, alimentándose de los insectos más abundantes en cada período del año (SWIFT *et al.*, 1985). Esta característica le da un carácter importante como agente regulador de la demografía estacional de las poblaciones de insectos.

La mayoría de las especies mediterráneas cazan preferentemente en áreas forestales, claros boscosos, límites de bosques y especialmente en límites costeros. También pueden frecuentar en menor medida campos de cultivo y zonas urbanizadas, donde se las puede observar capturando sus presas alrededor de las luces (AMENGUAL *et al.*, 2004). Sus áreas de caza generalmente no suelen estar situadas muy lejos de los refugios que utilizan, a excepción de *Tadarida teniotis* Rafinesque, 1814 (Chiroptera; Molossidae), capaz de recorrer distancias muy largas y cazar a gran altura (incluso a 300 m del suelo).

El ciclo biológico de los murciélagos se solapa perfectamente con el de la procesionaria del pino. Las mariposas adultas empiezan a volar y a reproducirse en agosto/septiembre, período en que la mayoría de las especies de quirópteros han terminado la cría de su prole. Es en esta época del año cuando se produce una elevada depredación de insectos debido a la mayor abundancia de murciélagos, al incorporarse a la población adulta los efectivos nacidos a principios de verano; además, los elevados requerimientos energéticos de las hembras y de los jóvenes (las primeras para recuperarse de la lactación y los segundos para procurarse un crecimiento rápido que les permita afrontar con éxito la

supervivencia durante el período invernal), harían aumentar las tasas de captura de manera significativa (AMENGUAL *et al.*, 2004).

Aunque aún no se ha podido determinar la efectividad de los quirópteros en el control de las poblaciones de procesionaria del pino, se están llevando a cabo planes de recuperación, conservación y estimulación de las poblaciones de murciélagos en las Islas Baleares, que podrían aportar en un futuro datos interesantes al respecto (AMENGUAL *et al.*, 2004).

5. La “procesionaria del pino” como plaga de los bosques de coníferas mediterráneos. Impacto socio-económico.

5.1 El estudio de la procesionaria del pino. Antecedentes históricos.

Un caso especialmente interesante en el sector forestal ibérico y mediterráneo es el de *Thaumetopoea pityocampa*, tanto como plaga forestal por los perjuicios ecológicos y económicos que causa en los pinares, como desde un punto de vista estrictamente ecológico, ya que los factores a los que se ha atribuido su dinámica irruptiva son variados e inciertos.

Aunque ya en el siglo XIX se habían realizado algunas observaciones muy interesantes en torno a la biología de este lepidóptero plaga (CALAS, 1897; FABRE, 1899), el estudio detallado de su fenología y del complejo de enemigos naturales asociado comienza en la década de los 50 del siglo XX, justo cuando se plantea por primera vez la lucha microbiológica como alternativa a la utilización masiva de insecticidas en los ecosistemas forestales (VAGO, 1953; GRISON & SEGUIN, 1954; VAGO, 1958).

La evolución de estos estudios ecológicos adquiere a final de los años 60 una clara trascendencia internacional, abarcando además aspectos biométricos de la plaga, seguimiento de dinámica de poblaciones y evaluación de umbrales de riesgo (ANDROIC, 1956; BILIOTTI, 1956; BILIOTTI *et al.*, 1964; DÉMOLIN, 1962, 1967, 1969a, 1969b, 1970, 1971, 1974). Así, a fin de poseer una visión global de la problemática, se procedió a evaluar en todos los países de la cuenca mediterránea la magnitud de las infestaciones y el daño causado por este lepidóptero: Turquía (MALAZGIRT, 1966), Israel (HALPERIN, 1966), Argelia (DIR. DES FÔRETS ET DE LA DRS-ARGELIA, 1966), Portugal (CASTELAO & AZEVEDO E SILVA, 1966), Francia (BILIOTTI, 1966), Italia (ARRU *et al.*, 1966), Yugoslavia (ANDROIC, 1956) y Grecia (KAILIDIS, 1966).

Con la finalidad de unificar criterios a partir de los resultados obtenidos con las diferentes líneas de investigación, se creó hacia 1969 el “Grupo Internacional de Estudio sobre la procesionaria del pino” dentro del marco de la O.I.L.B (Organización Internacional de Lucha Biológica), bajo la dirección científica conjunta de los doctores Guy Démolin y Ramón Montoya al inicio de la década de los 70. Desde entonces, y hasta la actualidad, se siguen llevando a cabo numerosos estudios para profundizar en el conocimiento de la plaga y de sus enemigos naturales, para definir nuevas estrategias de lucha, y siempre teniendo en cuenta la fragilidad de los ecosistemas forestales (especial atención al fomento de insecticidas biológicos o biorracionales para el control de este defoliador primario). En esta línea, también podríamos resaltar las investigaciones realizadas a lo largo de las décadas de los 80-90 por BATTISTI (1985, 1988) y TRIGGIANI *et al.* (1993) en Italia, SCHMIDT (1990) en Grecia, GERI (1983) y DÉMOLIN (1987) en Francia, y HALPERIN (1990) en Israel.

Entre las principales referencias al control mediado por factores abióticos está el trabajo ya clásico de DÉMOLIN (1969b). El clima, en particular la temperatura, ha sido el factor al que tradicionalmente se ha atribuido una mayor importancia en la dinámica de las poblaciones cíclicas

(BERRYMAN, 2002) y de la procesionaria en particular (DÉMOLIN, 1969b, MONTOYA, 1970). Algunos estudios han conseguido encontrar esta conexión entre temperatura y defoliación por procesionaria a una escala local (HÓDAR & ZAMORA, 2004; PIMENTEL *et al.*, 2011), y basándose en esta misma relación, se ha intentado explicar la expansión altitudinal y latitudinal que la especie está mostrando en los últimos años como consecuencia del cambio climático (BATTISTI *et al.*, 2005, 2006; ROUSSELET, 2008).

Recientemente se ha comprobado que la dependencia de la temperatura en la dinámica poblacional de la procesionaria del pino se basa en la capacidad digestiva de la larva: durante su desarrollo, la larva necesita unos ciertos márgenes de temperatura para poder digerir el alimento; de otro modo, incluso aunque la temperatura no alcance niveles letales, la larva muere, y por eso también la supervivencia de las larvas se modela mejor con un promedio invernal que con temperaturas extremas (BUFFO *et al.*, 2007; ROBINET *et al.*, 2007). Sin embargo, es también interesante resaltar que la mayor parte de estos trabajos se centran sobre todo en la temperatura durante el período de desarrollo larvario, y han dejado de lado otros factores ambientales que pueden tener gran importancia, como la humedad del suelo, de la que se sabe es responsable de la supervivencia de la pupa en diapausa (MARKALAS, 1989).

En favor del control mediado por factores bióticos hay también una larga tradición de estudio. La mayor parte de estos trabajos se han centrado en los cambios de calidad (y cantidad) del alimento en la planta nutricia. Se sabe que no todas las especies de pino son comestibles en el mismo grado (AVTZIS, 1986; MENDEL, 1988; HÓDAR *et al.*, 2002; STASNY *et al.*, 2006), pero de hecho no se sabe por qué. Numerosos estudios han intentado determinar las razones de estas diferencias de palatabilidad, y se ha atribuido al contenido en nitrógeno y fibra de las acículas (BATTISTI, 1988; DEVKOTA & SCHMIDT, 1990; HÓDAR *et al.*, 2003), sílice y fenoles (SCHOPF & AVTZIS, 1987), terpenos (TIBERI *et al.*, 1999; PETRAKIS *et al.*, 2001), pero sin resultados concluyentes. Tampoco se sabe si el pino es capaz de generar una respuesta inducida; aunque al menos dos estudios lo sugieren (BATTISTI 1988; HÓDAR *et al.*, 2004), no se identificaron la sustancia (o sustancias) que determinan la disminución de supervivencia en las larvas de la procesionaria, aunque evidenciaron este posible efecto.

Por último, los estudios que hacen referencia al papel que parasitoides, depredadores y patógenos puedan jugar en el control natural también son muy numerosos, tal y como se expuso en el punto 4.4. Aunque los resultados coinciden en que solo son eficientes cuando de hecho la población plaga ya muestra una tendencia descendente (DÉMOLIN, 1970; TIBERI, 1978, SIDOR *et al.*, 1982; GÉRI, 1983), comportándose básicamente como seguidores del ciclo de la procesionaria del pino y siendo capaces de ejercer un cierto control solo a bajas densidades del lepidóptero, el uso de los parasitoides y depredadores como posible herramienta biológica frente a la procesionaria se sigue barajando como una alternativa de control en la cual es necesario seguir profundizando (MASUTTI & BATTISTI, 1990; ZIVI *et al.*, 2006).

Respecto a los estudios que se han realizado acerca de la ecología de la procesionaria del pino en España, podemos mencionar los trabajos clásicos de CADAHIA *et al.* (1962, 1963), CEBALLOS & SÁNCHEZ (1962), ROBREDO (1963), GARCÍA-FUENTES (1965), CUEVAS (1969), RUPÉREZ (1969), DÉMOLIN (1970), FERNÁNDEZ DE CÓRDOVA & CABEZUELO (1995) y VARGAS-OSUNA *et al.* (1996), además de la importante línea de investigación llevada a cabo por el Laboratorio de Sanidad Forestal de Mora de Rubielos (Teruel) bajo la dirección de Ramón Montoya y Rodolfo Hernández desde los años 60. En la actualidad podríamos resaltar diversos trabajos acerca de la dinámica poblacional e impacto sobre la masa forestal (HÓDAR *et al.*, 2004; HÓDAR & ZAMORA, 2009), cambio climático y ciclo fenológico (HÓDAR *et al.*, 2011), preferencias alimentarias (HÓDAR *et al.*, 2002), fenología y supervivencia (SELFA *et al.*, 2005) y enemigos naturales (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004b, 2004c, 2005; 2006; 2007).

En el territorio valenciano, los conocimientos de esta importante plaga forestal se encuentran todavía en un estado incipiente, limitándose principalmente a seguimientos de dinámica poblacional y curvas de vuelo, incluidos dentro del plan de control integrado de plagas forestales que la Conselleria d'Infraestructures, Territori i Medi ambient viene desarrollando desde el año 2000. Respecto a los factores de mortalidad que afectan a *T. pityocampa* en la Península Ibérica son poco conocidos, especialmente los que hacen referencia a los enemigos naturales. Así, este trabajo de investigación constituiría el primer intento de tratar, de manera global, todos los aspectos que modulan la dinámica poblacional de la procesionaria del pino, haciendo especial hincapié en el papel del control biológico.

5.2 Dinámica poblacional y clima.

Thaumetopoea pityocampa es un lepidóptero típico mediterráneo. Está presente en España, Portugal, Francia, Italia, algunas localidades de Alemania, Suiza, Hungría y Bulgaria, en las costas del Adriático, en Grecia, Turquía, Siria, Líbano, Palestina, Israel, Libia, Túnez, Argelia y Marruecos, además de en las Islas Baleares, Córcega, Cerdeña, Sicilia, Malta, Creta, Cícladas, Rodas y Chipre (AGENJO, 1941; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991). Su distribución geográfica esta esencialmente ligada a la influencia del clima, particularmente a la insolación y a la temperatura, factores estos que juegan un papel esencial sobre el ciclo biológico de este insecto (DÉMOLIN, 1969b; HUCHON & DEMOLIN, 1970). Así, este defoliador primario de coníferas presenta un ritmo en la sucesión de las gradaciones de población más o menos importantes según el clima y las áreas de distribución (DÉMOLIN, 1987; ABGRALL & BOUHOT, 1990).

Las orugas atacan todas las especies de pinos que existen en la Península Ibérica, entre ellas: *Pinus pinaster* Ait. s.l.; *Pinus sylvestris* L.; *Pinus pinea* L.; *Pinus nigra* Arnold. s.l.; *Pinus halepensis* Mill. y *Pinus uncinata* Ramond.

Una “gradación” es la denominación general dada al período durante el cual el lepidóptero presenta, de manera más o menos regular, unas fluctuaciones intensas con daños a los bosques que sobrepasan los umbrales de tolerancia o de “daño”, noción a menudo dejada a la apreciación de los gestores forestales. Las gradaciones están separadas por períodos más o menos largos de latencia, durante los cuales las poblaciones del insecto quedan en unos niveles muy bajos (BOVEY, 1971). Una gradación dura generalmente varios años y comporta tres fases: la “fase de gradación positiva”, que corresponde al período de aumento en la densidad poblacional, la “fase de culminación” que corresponde al período durante el cual las poblaciones mantienen niveles superiores al umbral de tolerancia de manera estacionaria, y la “fase de gradación negativa” que indica la vuelta más o menos progresiva al período de latencia, a veces incluso en plena fase de gradación positiva (SCHVESTER, 1985).

Las poblaciones de *T. pityocampa* se caracterizan por sus gradaciones periódicas, regulares en apariencia, bien localizadas y de duración relativamente corta (CALAS, 1897; DÉMOLIN, 1987). Generalizando, se podría afirmar que las gradaciones de la procesionaria del pino están ligadas primordialmente a cuestiones climáticas y que son los factores bióticos los que modulan la intensidad y la duración de estos períodos. Así, desequilibrios causados por el impacto de los enemigos naturales o por cuestiones tróficas (estrés alimentario por superpoblación y alteración cualitativa del follaje) en las fases de culminación inducirían gradaciones negativas más o menos acusadas (DÉMOLIN, 1969b; BATTISTI, 1988). La estructura de la masa forestal y la composición en especies de coníferas también juegan un papel muy importante en la evolución de las gradaciones. La procesionaria del pino se siente atraída por los árboles marginales o aislados (DÉMOLIN, 1969a), y las gradaciones se desarrollan más rápidamente en los repoblados jóvenes o en los claros. A su vez, si la masa esta compuesta por una especie preferencial de pino, y la distribución es homogénea como es el caso de las repoblaciones

artificiales, la dinámica poblacional puede verse potenciada en gran medida. Toda repoblación ubicada en zonas climáticas óptimas para el lepidóptero, sufrirán a partir del quinto año de establecimiento fuertes ataques que perdurarán durante al menos 20 años (HUCHON & DÉMOLIN, 1970). Después, el nivel de tolerancia de la masa forestal aumentará de manera considerable con el porte de los árboles.

Descensos importantes de población se corresponden con inviernos de heladas intensas. Los períodos de latencia son más acusados en áreas continentales o de altitud. En estas zonas, los adultos eclosionan en pleno verano, minimizando el riesgo térmico para los primeros estadios larvales, y procurando que las condiciones invernales afecten solo a estadios de desarrollo avanzados; así, las orugas podrían resistir los períodos de frío ayudadas por el efecto de masa de las colonias y sus nidos de invierno bien estructurados. En estos climas, las heladas y el déficit de insolación son las condiciones invernales más limitantes para el desarrollo de la plaga, aumentando sus poblaciones en el caso de una sucesión de años soleados y sin episodios de frío importantes.

En zonas de clima oceánico, con heladas poco acusadas y un aumento de la insolación (1900-2300 horas), las gradaciones se caracterizan por poseer fases de culminación más largas y unas fases de latencia más cortas, con infestaciones semi-continuas en las zonas más soleadas. Por otra parte, en la región mediterránea es necesario tener en cuenta la distribución particular de las pinadas en los diferentes pisos bioclimáticos, teniendo en las proximidades del mar *P. halepensis* y *P. pinaster*, y a más de 1000 m.s.n.m. *P. sylvestris* y *P. nigra*. La insolación es muy elevada, y la procesionaria del pino puede gracias a sus nidos de invierno infligir daños sobre la cubierta forestal con una dinámica muy diferente.

A nivel del mar, los fuertes calores del verano y del propio otoño representan el principal limitante climático para las poblaciones del lepidóptero; se caracterizan por presentar emergencias tardías de adultos (septiembre-octubre) y realizar todo su desarrollo larvario en el período más frío, gracias a una insolación máxima que sobrepasa regularmente las 2200 horas y períodos de heladas esporádicos y de poca magnitud. Esto explicaría que las culminaciones sean de poca intensidad pero con una duración muy larga, interrumpidas por períodos de latencia sensiblemente más cortos provocados por episodios de frío, calor o lluvias torrenciales. Además, la resistencia intrínseca de los bosques de pino de Aleppo, pino marítimo y pino piñonero al establecimiento de las poblaciones de la procesionaria del pino también podrían hacer que los períodos de gradación positiva y culminación sean más dilatados. A medida que aumenta la altitud, el período de vuelo de los adultos se hace más precoz (junio-julio), y el ciclo biológico se desarrollaría según los patrones de las zonas continentales; la importancia de las heladas y la ralentización del desarrollo invernal se podría traducir en un aumento de las tasas de diapausa “reforzadas” y en la aparición de ciclos plurianuales (GERI, 1983; SELFA *et al.*, 2005).

Una colonia promedio de 200 individuos puede consumir entre 1,5–2,0 kg de acículas (materia seca), de tal manera que 4 ó 5 nidos son suficientes para defoliar por completo un árbol de unos 20 años de edad. Así, aunque los árboles en la mayoría de casos se recuperan de la defoliación, incluso habiendo sido total, la tasa de crecimiento disminuye y aumenta la susceptibilidad a ser atacados por otras plagas o enfermedades. La recuperación de los pies atacados puede ser extremadamente delicada en condiciones extremas, tales como el establecimiento de bosques protectores en zonas de desertificación acentuada tal y como ocurre en el norte de África y algunas áreas del sureste de la Península Ibérica.

5.3 Daños económicos y forestales.

Son muy pocas las especies de insectos que representan un problema importante para los pinares (DAFAUCE, 1970). *Thaumetopoea pityocampa*, sustituida en Chipre e Israel por la especie vicariante *T. wilkinsoni*, es la plaga más extendida en el ámbito de los bosques de coníferas de la cuenca mediterránea, llegando a afectar a una tercera parte de los pinares en España, Israel y Portugal, y a un 60% en Francia (CASTELAO *et al.*, 1966; CADAHIA *et al.*, 1967b; HALPERIN, 1970; COUTROT, 1971). La superficie afectada anualmente es de tal entidad que los medios convencionales de que se dispone para el tratamiento de plagas, así como los recursos económicos, suelen ser insuficientes (MONTROYA & HERNÁNDEZ, 1991).

De manera paralela, desde la década de los años 70 los niveles de defoliación en los bosques de coníferas españoles ha ido aumentando progresivamente, sobre todo en niveles de daño intermedio (afectando entre el 11-25 % de la masa foliar) (Figura 3). Sin embargo, estas defoliaciones lejos de estar producidas por la acción de defoliadores, tienen una sintomatología común todavía no esclarecida, denominada “forest decline”, que cursa con defoliaciones, decoloraciones de las acículas y ataques de organismos nocivos saprófitos o semi-saprófitos.

En España, *T. pityocampa* tiene carácter endémico como plaga, siendo más intensos sus ataques en el Centro y en el Este del país. Está muy extendida, produciendo generalmente defoliaciones parciales, aunque el arbolado adulto no corre peligro de muerte. Ya en los años 60, ROMANYK (1966) citaba en España 1.750.000 ha de pinares invadidos por la procesionaria del pino, con más de 600.000 fuertemente afectadas, con ataques medios en unas 650.000 y con ataques leves en otras 500.000. Los resultados de las encuestas realizadas hacia el año 1977 acerca de la superficie de pinares amenazados ascendieron aproximadamente a un total de 1.200.000 ha (MONTROYA & HERNÁNDEZ, 1991).

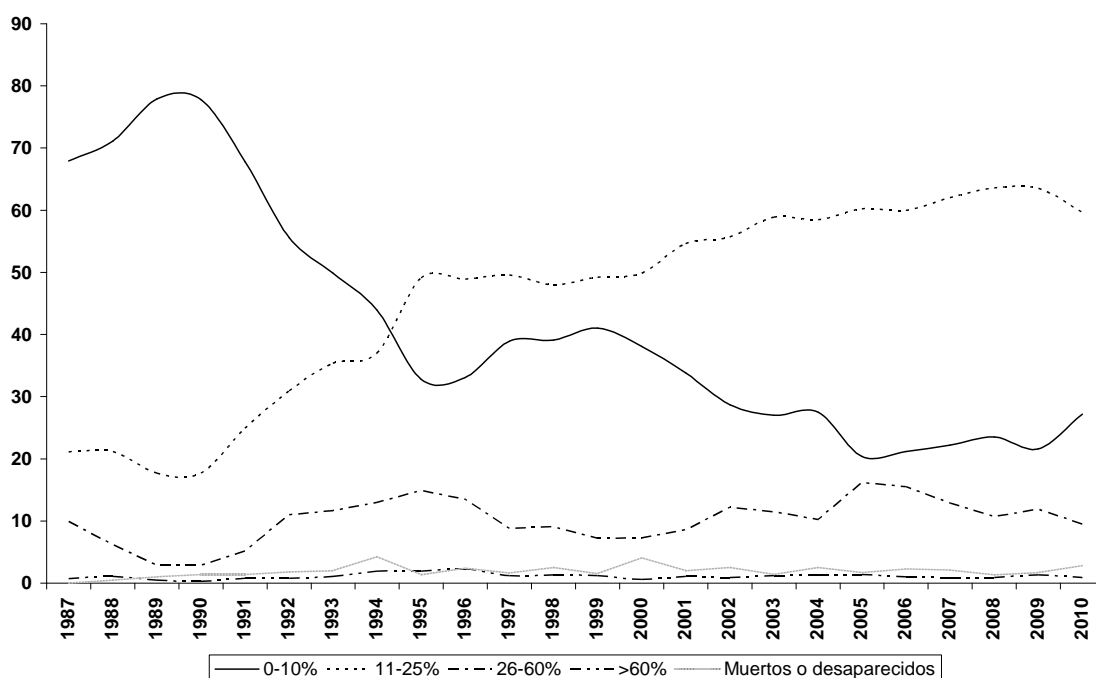


Figura 3. Resultados de la Red Europea de Seguimiento de Daños en los Bosques. Nivel I. (Período 1987-2010). Inventario UE-ECE de daños forestales (IDF-2010). Servicio de sanidad forestal y equilibrios biológicos.

En la actualidad, el ataque de los insectos supone un 31% de las causas de daños en las masas forestales ibéricas. Además, el 60% de dichos insectos plaga corresponde a defoliadores primarios, con la procesionaria del pino como el factor biótico más relevante. Sin embargo, solo un 3% de los árboles muertos es debido a la acción de insectos, frente a un 22% por factores abióticos (sequía, nieve o viento), un 7% por incendios forestales naturales o más de un 60% por factores antrópicos (cortas, incendios provocados, etc.) (SÁNCHEZ, 2010). Las masas de pino más afectadas siguen siendo las de *P. nigra* (Jaén, Almería, Huesca, Teruel, Guadalajara, La Rioja, Valencia, Cataluña Central, con fuertes defoliaciones en Cuenca y Navarra), aunque también se han visto afectadas las de *P. pinaster* (Granada, Cáceres, Toledo, Salamanca, Segovia, Burgos), *P. halepensis* (Granada, Murcia, Alicante, Mallorca, Menorca, Ibiza, Teruel y Zaragoza), *P. sylvestris* (Huesca, Pirineos catalanes) y *P. radiata* Don. (Asturias, La Rioja, Cataluña, País Vasco).

En la Comunidad Valenciana, *T. pityocampa* se muestra como el defoliador más importante de los bosques de coníferas, apareciendo en muchas áreas como una plaga endémica, y dando lugar de manera periódica a infestaciones más o menos relevantes, dependiendo principalmente de las condiciones climáticas. En la provincia de Valencia, la procesionaria del pino ataca las masas de pinos a lo largo de toda su extensión. *Pinus halepensis* es el principal hospedador del lepidóptero en los pisos bioclimáticos termo- y mesomediterráneos, mientras que *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris* son fuertemente atacados en el piso bioclimático supramediterráneo. Los niveles de infestación varían de manera considerable según los años y la región.

De las 504.402,803 ha de pinar prospectadas durante el año 2010, prácticamente el 100% tenía presencia de procesionaria del pino, aunque con diversos grados de infestación (Figuras 4 y 5). Un 84,50% de esta superficie manifestó un bajo nivel de infestación, mientras que el 13,7% mostró un nivel medio. Solo el 1,8% de las masas prospectadas exhibieron un nivel de infestación elevado. La provincia de Alicante se situó por encima de la media con un 3,5% de superficie con infestación alta y un 17,35% de infestación media. En la provincia de Valencia se trataron ese mismo año 5.965,43 ha de las 20.151,25 con grado de infestación 3 (el nivel de infestación sobre el cual los tratamientos dan los mejores resultados).

La trascendencia de este lepidóptero como plaga forestal se debe fundamentalmente a la mayor o menor extensión de las masas atacadas y, desde luego, a la intensidad de los daños. Los problemas que causa suelen ser de tipo económico y, en ocasiones, socio-económicos. La problemática a escala económica se fundamenta básicamente en la pérdida de la rentabilidad de la masa forestal; en el caso de los insectos defoliadores, como la procesionaria del pino, dichas pérdidas no son tangibles en la mayoría de casos debido a que las rentas de los bienes no se obtienen anualmente. De este modo, la pérdida o merma de la renta es muy difícil de valorar, e imposible de apreciar por el beneficiario del monte. Más patentes son los daños que afectan a las jóvenes repoblaciones artificiales e incluso a la regeneración natural del pinar, impidiendo el desarrollo de éstas. En este caso, los ataques de la procesionaria del pino, comprometen el futuro de la masa, con pérdida de la inversión realizada para lograr su establecimiento. Las infestaciones graves suelen tener lugar en la tercera parte de la superficie afectada por el lepidóptero, lo que viene a suponer el 10% y, excepcionalmente, el 20% de los pinares. En infestaciones de tipo medio, con un 20-40% de los árboles atacados, se ha estimado la pérdida de crecimiento anual en madera en el 10% (CADAHIA *et al.*, 1967b), cifra que hay que tomar con indudables reservas, dada la dificultad de la valoración y, sobre todo, de su generalización a diferentes especies forestales y climas. LAURENT-HERVOUET (1986) cita una disminución en el crecimiento de un 35% respecto del crecimiento anual, y BOUCHOUT & TOTH (1971) precisan pérdidas en volumen del orden del 45% en repoblados de *P. nigra* sometidos a ataques masivos. HALPERIN (1970) estimó también un retraso en el crecimiento del bosque afectado por defoliaciones de *T. wilkinsoni* de un 40-60%.

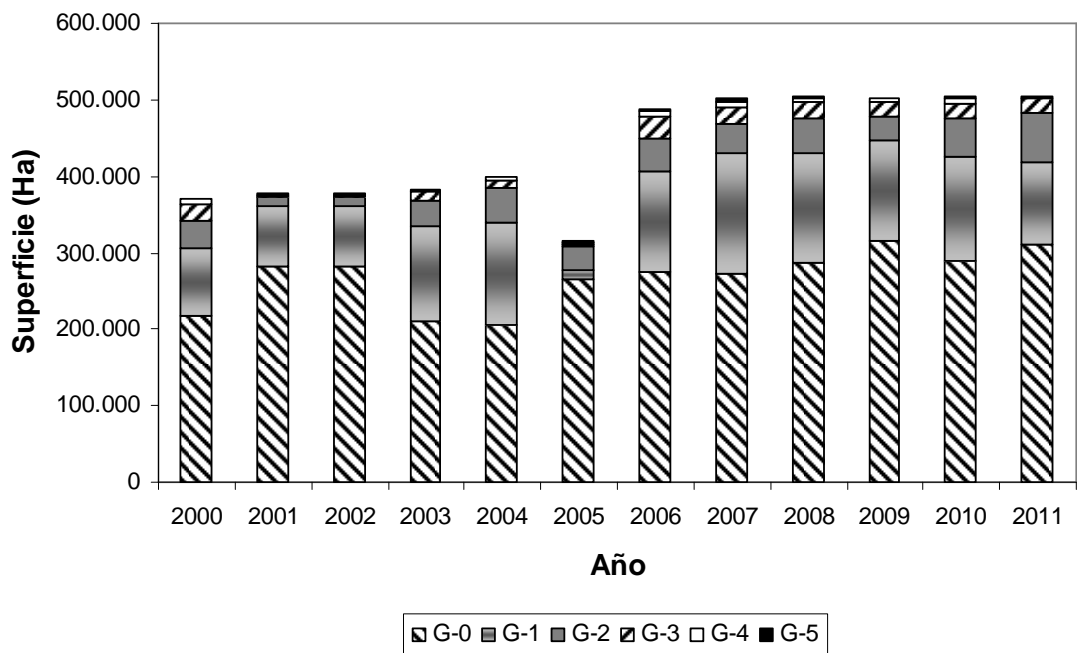


Figura 4. Superficie afectada por la procesionaria del pino en la Comunidad Valenciana durante el período 2000-2011. Grados de infestación: G-0 = Ninguna o algunas colonias muy diseminadas; G-1 = Algunas colonias en bordes de masa, claros y pies aislados; G-2 = Bastantes colonias en bordes de la masa, claros y algunas por el centro de la masa; G-3 = Defoliaciones parciales en bordes y pies aislados, y bastantes colonias por el centro; G-4 = Defoliaciones muy fuertes en bordes y pies aislados, y parciales en el resto de la masa; G-5 = Defoliaciones muy fuertes en toda la masa (Datos procedentes de la Conselleria de Territori i Habitatge, año 2012).

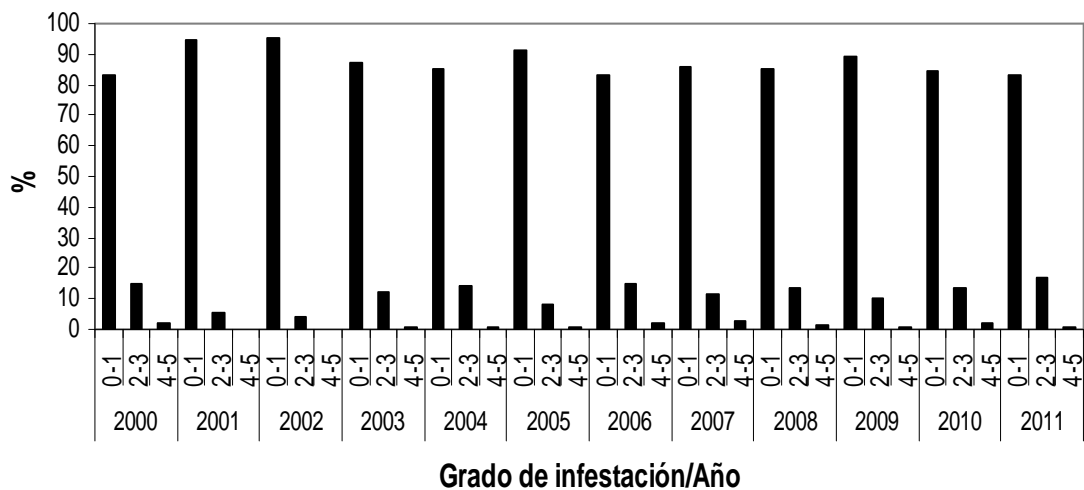


Figura 5. Porcentaje de área forestal afectada por los diferentes grados de infestación de la procesionaria del pino en la Comunidad Valenciana (período 2000-2011) (Estadísticas procedentes de la base de datos de la Conselleria de Territori i Habitatge, año 2012).

La pérdida de crecimiento en madera en los países del área mediterránea, debido a los ataques de la procesionaria del pino, y generalizando estimaciones efectuadas en algunos de aquellos –86.000 metros cúbicos en Portugal (CASTELAO & AZEVEDO, 1966) y 175.000 metros cúbicos en España (ROMANYK, 1966)– sería superior a los 400.000 m³ anuales; o sea, más de tres millones de euros. También, en España y durante el período de 1977-1978, el daño causado por las orugas de procesionaria del pino se valoró en más de 10 millones de euros (CUEVAS *et al.*, 1983), cuando un 21% del total de la masa de pinos fue defoliada. Mayor dificultad encierra la valoración de los daños producidos en la vitalidad de las repoblaciones. Un intento en este sentido fue el estudio llevado a cabo por CADAHIA & INSUA (1970), en donde se valoraba las pérdidas en volumen de madera entre el 14 y el 33%, o lo que es lo mismo en unos 4,5-8 euros por hectárea, para una repoblación de *P. radiata* entre 4-7 años de edad. También se ha calculado en las repoblaciones jóvenes una pérdida de crecimiento en diámetro y en altura del 30-40%, aunque no existen referencias a la infestación existente y al número de años de incidencia de la plaga. Esta pérdida en diámetro y en altura equivaldría a una pérdida en volumen de madera del 66 al 78% (M'SADDA en DAFAUCE, 1970). Además, parecen claras las consecuencias que un estado de debilidad provocado por las defoliaciones sucesivas, por ejemplo, puede tener en el futuro de la repoblación. Otros insectos, como los coleópteros escolítidos, pueden comprometer seriamente el establecimiento de la masa forestal.

Por otra parte, el aspecto socio-económico del problema hace referencia a la pérdida de los valores recreativos del monte como lugar de esparcimiento. En este sentido, las dificultades de valoración de pérdidas son prácticamente insuperables si tenemos en cuenta que muchos pinares son de vocación turística, total o parcialmente, y que las defoliaciones intensas de la procesionaria ocasionan perjuicios en el valor recreativo del monte, con repercusiones en la industria hotelera y en el comercio local por la abstención de visitantes, especialmente por la contaminación ambiental de los tricomas urticantes de las orugas. También se da el caso, cuando existen fuertes defoliaciones, de llegar a impedir los trabajos forestales, y en concreto, de hacer infructuosa la labor de recolección de la piña del *P. pinea*, con el consiguiente quebranto económico de las campañas (DAFAUCE, 1970).

Así pues, las orugas de *T. pityocampa* son una importante plaga forestal. La defoliación completa de los árboles no solo retrasa el crecimiento sino también la vitalidad de los árboles. Además, las altas poblaciones de este insecto representan un serio riesgo para la salud, ya que los tricomas urticantes y venenosos producidos a partir del tercer estadio larval, causan irritaciones en las membranas de la mucosa y en las partes desnudas del cuerpo, dando lugar a importantes reacciones alérgicas.

5.4 La procesionaria del pino y la salud humana.

Más de 50 especies de lepidópteros, distribuidas en unas 10 familias, son urticantes y poseen estructuras que incluyen sustancias alergénicas. En Europa y el norte de África, el género *Thaumetopoea* engloba la mayor parte de especies problemáticas desde un punto de vista sanitario. La gravedad de los síntomas ligados a las procesionarias dependerá de la importancia de la exposición, de la puerta de entrada y de la susceptibilidad del sujeto (VEGA *et al.*, 2003; LEGEAS *et al.*, 2006).

Las orugas de la procesionaria del pino poseen un mecanismo defensivo consistente en un auténtico arsenal de dardos envenenados (tricomas) que se acumulan en la región dorsal, y que pueden liberar a voluntad. Estos elementos, se desprenden de la oruga con suma facilidad, son de pequeño tamaño (80–415 μm de longitud; 3–6 μm de diámetro), pueden dispersarse alrededor de las orugas y ser aerotransportados contaminando el medio (hasta 7 tricomas/m³ de aire en zonas altamente infestadas) (VEGA *et al.*, 1999; WERNO & LAMY, 1990; WERNO *et al.*, 1993; OLIVEIRA *et al.*, 2003). Cada oruga tiene en torno a 1.000.000 de tricomas (= 0,8 mg) especialmente diseñados para clavarse en su

adversario. Los dos extremos del tricoma son sumamente afilados, aunque en uno de ellos aparecen púas orientadas a modo de anzuelo que impiden la extracción. Puede clavarse en la piel por contacto, y al daño físico producido por el dardo (penetración del tricoma), hay que sumarle el efecto del veneno que recubre su estructura y que facilitará la posterior infección de la herida. Los tricomas pueden mostrarse activos durante largos períodos de tiempo (5–7 años) (LAMY *et al.*, 1985; LAMY *et al.*, 1988).

La secreción de la sustancia tóxica “thaumetopoeina” (proteína del tricoma) tiene un efecto directo sobre los mastocitos provocando una degranulación IgE-independiente (LAMY *et al.*, 1985). Los síntomas generales incluyen picor repentino, hinchazón, enrojecimiento, linfangitis, leucocitosis y eosinofilia. A veces también puede aparecer flojedad, linfadenopatía, pústulas y choque anafiláctico. Los tricomas de las orugas causan pústulas y heridas en las mucosas oral y nasal de los vertebrados, y también pueden producir desórdenes gastrointestinales, vómitos y diarreas. En contacto con el sistema respiratorio, causa bronquitis aguda, congestión y tos severa. Los tricomas que se clavan en los ojos inducen hiperanemia, con dolor y urticaria sobre la conjuntiva, y heridas en la córnea, pudiendo llegar a causar ceguera en humanos por fisiopatías como “*ophtalmia nodosa*” (MARTIN *et al.*, 1986). Finalmente, en caso de comezón severa, las lesiones en la piel pueden ser infectadas por bacterias oportunistas como *Staphylococcus aureus* Rosenbach, 1884.

Al margen de estos procesos tóxico-irritativos, estudios más recientes también han podido identificar cuadros alérgicos mediados por mecanismos IgE-dependientes, con hipersensibilización inmediata en personas ocupacionalmente expuestas (agentes, capataces y operarios forestales; recolectores de piñas; entomólogos, etc.) (VEGA *et al.*, 1999). A este respecto, comentar que en torno al 52% de los pacientes atendidos por alergias en la ciudad de Valladolid fueron debidas a la procesionaria del pino (MONEO, 2002). Los síntomas más frecuentes en personas afectadas fueron urticarias de contacto (93,2%), edema (30,1%), dermatitis maculo-papular de una duración superior a 24 horas (9,6%), conjuntivitis (5,5%), rinitis (4,1%) y reacción anafiláctica (2,7%).

La magnitud de las infestaciones y de la superficie atacada cada año en la cuenca mediterránea, hace de esta plaga forestal un factor alergénico que puede causar auténticos problemas de salud, tanto en el ámbito rural como en áreas residenciales o turísticas.

OBJETIVOS.

A pesar del amplio conocimiento que se tiene en torno a la procesionaria del pino, siempre serán necesarios estudios que fundamenten las bases para un control integrado eficaz a escala local. Las fuertes restricciones en materia de tratamientos fitosanitarios dentro del ámbito forestal, derivadas de las nuevas políticas ambientales que desde hace aproximadamente una década vienen aplicando en el marco de la Unión Europea, hacen cada vez más necesarios planes de estudio que diluciden el papel del control biológico en el mantenimiento de los umbrales de plaga. En efecto, el conocimiento de la dinámica poblacional del lepidóptero, el complejo de enemigos naturales asociado, y sus niveles de impacto, deberían sentar las bases para futuras actuaciones en el campo de la conservación y manejo de las especies implicadas, dentro de los planes de control integrado de la procesionaria del pino en los pinares mediterráneos. En esta línea, y como contribución al conocimiento de esta insigne plaga forestal en la provincia de Valencia, la presente tesis doctoral se ha desarrollado según los siguientes objetivos:

1. Estudiar el ciclo vital de *Thaumetopoea pityocampa* como defoliador de los pinares tanto de repoblación como naturales, haciendo especial hincapié en aquellos aspectos relativos a la fenología, desarrollo, comportamiento de la fase larvaria, así como al potencial reproductivo de la especie.
2. Caracterizar el ciclo fenológico de la procesionaria del pino en la provincia de Valencia, con especial incidencia en como los termo y ombro-tipos afectan al desarrollo de la plaga.
3. Establecer los parámetros de estado de las diferentes poblaciones del lepidóptero mediante tablas de vida, y describir las gradaciones de la plaga en las áreas estudiadas.
4. Analizar la mortalidad asociada a las diferentes etapas del ciclo anual de la procesionaria del pino, mediante el análisis de los factores clave, y caracterizar, en la medida de lo posible, el ciclo vital de los diferentes antagonistas biológicos encontrados.

MATERIALES Y MÉTODOS.

1. Áreas de estudio. Características fisiográficas.

El presente trabajo de investigación se centró en cinco áreas de pinar ubicadas en la provincia de Valencia, al este de la Península Ibérica (Figura 6). Comprendidas todas ellas en la Cordillera Ibérica – División: sistema ibérico suroccidental; Unidad geológica: “sector ibérico valenciano septentrional” (SANCHIS *et al.*, 1989) –, estas zonas montañosas se caracterizan por tener una intensa tectónica de plegamiento y fracturación, y porque en ellas prácticamente tan solo afloran materiales calcáreos y silíceos mesozoicos (triásicos, jurásicos y cretácicos), según un sistema de sierras de dirección ibérica NO-SE, que se corresponden a pliegues y fracturas.

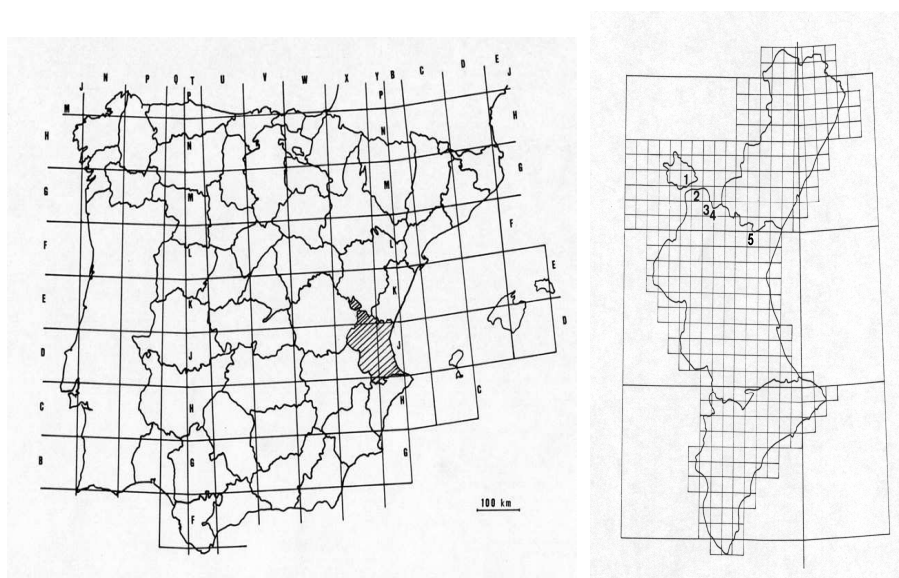


Figura 6. Áreas de estudio.

Las principales características de cada zona son las detalladas a continuación:

- ❖ Área 1. Loma Valluenga. Con una extensión aproximada de unas 565 ha, está ubicada en la confluencia de las sierras Tortajada y Javalambre, justo en el límite administrativo de las provincias de Valencia y Teruel, y a unos 5 km al SE de La Puebla de San Miguel (comarca de El Rincón de Ademuz); sus coordenadas UTM son: 30TXK5931. Las cotas de altitud están comprendidas entre los 1300-1500 msnm. Su masa forestal es compacta y heterogénea, compuesta mayoritariamente por pinos de la especie *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmanii* (Dunal) Franco, con formaciones de bosque natural irregular de edad comprendida entre 25-30 años. Entre la vegetación espontánea de la zona podemos citar a *Juniperus communis* L., *Amelanchier ovalis* Medik, *Prunus mahaleb* L., *Juniperus thurifera* L., *Juniperus sabina* L. y *Quercus ilex* L.

- ❖ Área 2. Los Ances. Área de 215 ha de extensión, situada a un 1 km en dirección NO de la población de El Collado (Alpuente; Comarca de Los Serranos), y cuyas coordenadas UTM son: 30SXK6527. Cotas de altitud entre los 1200-1400 msnm. Masa forestal compacta y uniforme, de origen artificial con estructura regular, de unos 25 años de edad, y compuesto por las especies *P. nigra* subsp. *salzmanii* y *P. nigra* subsp. *nigra*. En las zonas de mayor altitud aparecen núcleos de repoblación de la especie *Pinus sylvestris* L, y en las partes más bajas algún ejemplar de *Pinus halepensis* Mill. aislado. También crecen de manera espontánea *J. thurifera*, *Juniperus oxycedrus* L., *J. communis*, *A. ovalis*, *Juniperus phoenicea* L., *Quercus coccifera* L. y *Q. ilex*.
- ❖ Área 3. La Jarilla. Área de 65 ha de extensión, situada a 1 km en dirección N de la población de La Yesa (Los Serranos), con coordenadas UTM: 30SXK7418. Cotas de altitud alrededor de los 1100 msnm. La zona esta ubicada en un altiplano sin desniveles importantes. Masa forestal artificial regular, compacta y uniforme, de unos 20-25 años de edad, compuesta en su mayoría por la especie *Pinus nigra* subsp. *salzmanii*, aunque también aparece algún rodal de *P. sylvestris*. También crecen de manera espontánea las mismas especies citadas para el área 2.
- ❖ Área 4. Las Umbrias: Área de 90 ha de extensión, situada a unos 3,5 km en dirección SE de la población de La Yesa, cuyas coordenadas UTM son: 30SXK7716. Altitud comprendida entre los 1100-1200 msnm. Masa forestal artificial regular, compacta y uniforme, de unos 20-25 años de edad, y con una composición en especies arbóreas idéntica al área anterior, aunque con repoblaciones de *P. sylvestris* más extensas. También presente la especie *P. halepensis* aunque de manera dispersa. Crecen de manera espontánea las mismas especies que en las áreas 2 y 3.
- ❖ Área 5. Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija: Ambas áreas tienen una extensión que oscila entre 6000-8000 m², y están situadas a 1'7 Km. en dirección NE de Marines (Camp de Túria), con coordenadas UTM: 30SYJO898. Las características fisiográficas de la zona nos describen una llanura situada a los pies de la Sierra Calderona, con cotas de altitud en torno a los 300 msnm. Presentan una masa forestal compacta y heterogenea, compuesta mayoritariamente por pinos de la especie *P. halepensis*, con formaciones de bosque natural irregular de edad comprendida entre 5-40 años. Entre la vegetación espontánea de la zona podemos encontrar *J. oxycedrus*, *Pistacia lentiscus* L., *Q. coccifera*, *J. phoenicea*, *Rhamnus lycioides* L., *Rh. alaternus* L., *Chamaerops humilis* L., *Ceratonia siliqua* L. y *Olea europaea* L. var. *syvestris* (Mill.).

2. Características del clima local.

Con la finalidad de aproximar las características climáticas de cada una de las zonas de estudio, se procedió a recopilar las series de temperatura y precipitación de algunas de las estaciones del Instituto Nacional de Meteorología (INM - AEMET) más próximas a las áreas en cuestión (Tabla 10):

C.M.	C	Ind	Nombre	Provincia	Longitud	Latitud	Altitud (msnm)	Serie años
Valencia	8	382C	Sesga	Valencia	01-11-37W	40-01-30	1150	1984-2002
Valencia	8	385C	Aras de los Olmos "Forestal"	Valencia	01-07-40W	39-55-10	910	1990-2002
Valencia	8	405B	Casinos "Agro"	Valencia	00-43-17W	39-41-40	300	1976-2001

Tabla 10. Características de las estaciones del Instituto Nacional de Meteorología (INM - AEMET) utilizadas en el presente estudio. C.M: Centro Meteorológico; C: Cuenca; Ind: Indicativo; msnm=metros sobre el nivel del mar.

A partir de esta información, se pudieron elaborar los diagramas ombroclimáticos correspondientes, y realizar el cálculo de los índices de termicidad necesarios para caracterizar los pisos bioclimáticos implicados.

2.1 Índices de termicidad.

El piso supramediterráneo se caracteriza por una temperatura media anual entre 8-13°C, una temperatura media del mes más frío entre -1 y 5°C, una temperatura media de las máximas del mes más frío entre 3 y 8°C, y un índice de termicidad entre 70-200. Por otra parte, el piso mesomediterráneo vendría caracterizado por una temperatura media anual entre 13-17°C, una temperatura media de las mínimas del mes más frío entre -1 y 5°C, una temperatura media de las máximas del mes más frío entre 8 y 14°C, y un índice de termicidad entre 200-360 (COSTA, 1986). Según nuestras estimaciones de los índices de termicidad, las áreas ubicadas en El Rincón de Ademuz y Los Serranos pertenecerían a los pisos mesomediterráneo superior ($I_t = 200-254$) y supramediterráneo medio ($I_t = 114-157$) (Tabla 11). Por otra parte, las áreas de la Sierra Calderona estarían encuadradas en el piso mesomediterráneo inferior en transición al termomediterráneo ($I_t = 334$).

Estación	P (mm)	T (°C)	T media mensual (°C)												M (°C)	m (°C)	D ₁	D ₂
			Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic				
Sesga It=235	526,9	12,4	3,9	5,6	7,7	9,1	13,4	18,9	22,5	22,5	18,2	13,7	8,2	5,2	9,9	1,2	68	47
Aras de los Olmos It=179	432,3	11,6	4,4	5,7	7,8	8,4	13,3	17,3	20,4	20,4	16,6	12,4	8,0	4,7	7,2	-0,9	78	32
Casinos It=334	121,7	17,7	10,5	10,4	16,0	15,0	17,4	22,5	23,9	25,7	20,8	18,3	10,4	7,8	13,4	2,3	8	62

Tabla 11. Características ombrotérmicas de las áreas en estudio. P = precipitación media anual; T = temperatura media anual; M = temperatura media de las máximas del mes más frío; m = temperatura media de las mínimas del mes más frío; t = temperatura media diaria; D₁ = Días con $t \leq 0^{\circ}\text{C}$; D₂ = Días con $t \geq 30^{\circ}\text{C}$; It = índice de termicidad $(T+M+m) \times 10$ (COSTA, 1986).

2.2 Régimen de precipitaciones.

Según COSTA (1986), el reparto de la precipitación media anual situaría a las áreas de Loma Valluenga y Los Ances dentro de un ombroclima subhúmedo (600-1000 mm), mientras que La Jarilla y Las Umbrías estarían caracterizadas por un ombroclima seco (350-600 mm). Sin embargo, las precipitaciones medias anuales referidas por los observatorios de Sesga y Aras de los Olmos sitúan a las cuatro zonas en un ombroclima seco. La circulación local de las tormentas primaverales y estivales sobre estas vertientes de la Sierra de Javalambre pudiera condicionar un régimen de precipitaciones superior a las zonas ubicadas en los llanos de La Yesa.

Área	D _{nieve}	Radiación solar		Horas de Sol	Frecuencia vientos	
		invierno	verano		invierno	verano
1 - 4	5	7	25	2500	W-NW	E-SE
5	0,5	8	24	2700	W-NW	E-SE

Tabla 12. Otros datos climáticos de interés referentes a las áreas en estudio. D_{nieve} = Número de días medio anual en que se registran precipitaciones en forma de nieve. Radiación solar = Estimación de radiación solar anual promedio (megajulios/m²/día). Horas de Sol = cantidad media anual de horas de Sol. Frecuencia vientos = componentes anuales predominantes de las direcciones de los vientos.

2.3 Diagramas ombroclimáticos.

Las áreas 1-4 estarían englobadas en el “clima de montaña del Noroeste” (ARMENGOT & PÉREZ-CUEVAS, 1989). Tal y como hemos podido constatar en el apartado anterior, es uno de los sectores del territorio valenciano más lluviosos, y sin duda el más frío (Tabla 12). El régimen pluviométrico presenta máximos en otoño y primavera, a veces sin que destaque ninguna estación. El verano es bastante húmedo y fresco en las tierras más altas, con una especial incidencia de las tormentas.

Es una zona que se beneficia de diversos tipos de precipitaciones: las causadas por situaciones frontales, con vientos de componente W, las originadas por temporales de levante, y las debidas a inestabilidad convectiva, facilitada por la orografía local. Ninguno de los tipos da lugar a cantidades de precipitación especialmente relevantes, pero al no depender básicamente de un único modelo de situación, las precipitaciones son notablemente más regulares que en otras zonas, y está menos expuesta a largos períodos de sequía.

Los diagramas ombrotérmicos correspondientes a las áreas de montaña del interior caracterizaron un clima “continental” (Figura 7), con temperaturas medias anuales en torno a los 12°C, y con heladas que pueden acontecer en gran parte del año (noviembre- abril). El período seco se extiende desde la primera mitad de junio hasta la segunda mitad de agosto-septiembre. El período húmedo se extiende desde la segunda mitad de agosto-septiembre hasta la primera mitad de junio, con dos máximos de precipitación: uno en primavera (el más importante), y otro en otoño. En el caso de Aras de los Olmos, hay que resaltar que ambos máximos de precipitaciones son más o menos equiparables, y que se da un mínimo de precipitaciones invernal (enero-marzo) que se acentúa casi a un período seco.

En general, el clima de El Rincón de Ademuz es más húmedo que el de Los Serranos, con diferencias de entre 100-150 mm de precipitación anuales. Dichas lluvias aparecen repartidas de manera más uniforme a lo largo del año, y sin mostrar un “período seco” invernal tan acusado, lo que podría corroborar el carácter subhúmedo de las áreas de La Loma Valluenga y quizás Los Ances, según el criterio de COSTA (1986).

El área 5 pertenecería al “clima de la franja de transición” (ARMENGOT & PÉREZ-CUEVAS, 1989), con características intermedias entre el clima de la llanura litoral septentrional y los climas del interior. Disminuye el máximo pluviométrico otoñal, se aprecia un máximo secundario en primavera, se reduce la sequedad estival y disminuyen las temperaturas medias. Las diferencias térmicas entre las partes más altas y septentrionales y las meridionales son notables; dentro del sector se pueden distinguir polos húmedos, como la Sierra del Espadán o algunas sierras del Maestrat, y secos, como el valle medio del Túria.

Por tanto, quizá el elemento definidor más común sea el del régimen de precipitaciones: se mantiene el máximo otoñal, centrado en octubre, pero con valores no tan acusados como los del sector costero, disminuye la sequedad estival, por la mayor frecuencia de tormentas en esta época, y se apunta, de forma clara ya, el máximo primaveral. Las nevadas son todavía escasas pero las heladas aún son bastante frecuentes, favorecidas además en las cubetas y valles interiores por procesos de inversión térmica en las noches despejadas de invierno.

Como podemos observar en los diagramas ombroclimáticos, aparecen dos períodos secos claramente diferenciados a lo largo del año. El primer período seco, de carácter “invernal”, se extiende desde la primera mitad de febrero hasta finales del mes de marzo. El segundo período seco, de carácter “estival” y mucho más marcado, se extiende desde finales del mes de abril hasta mediados de septiembre. Respecto al reparto de lluvias anual, encontramos dos períodos húmedos con dos máximos de precipitación característicos: uno en primavera (centrado en el mes de abril), y otro en otoño (el más importante, y que se extiende desde mediados de septiembre hasta finales de enero).

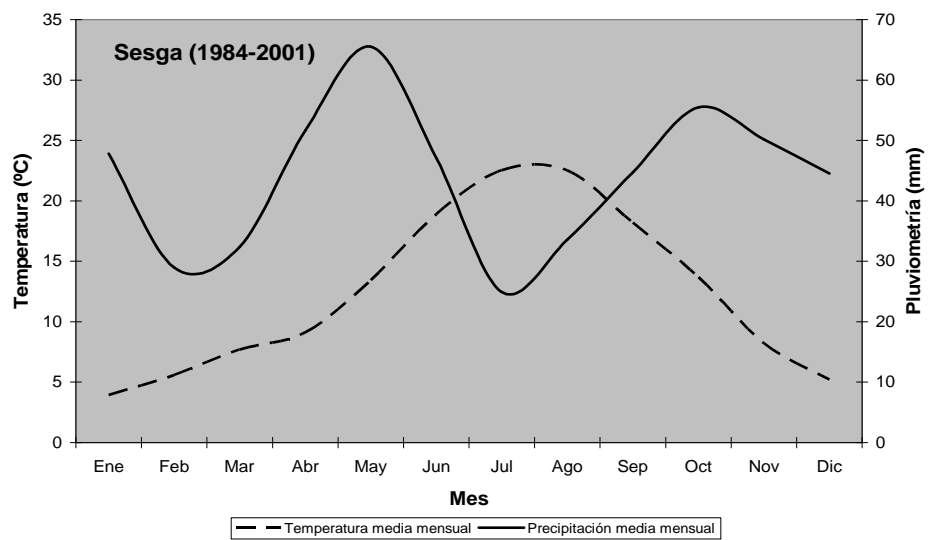
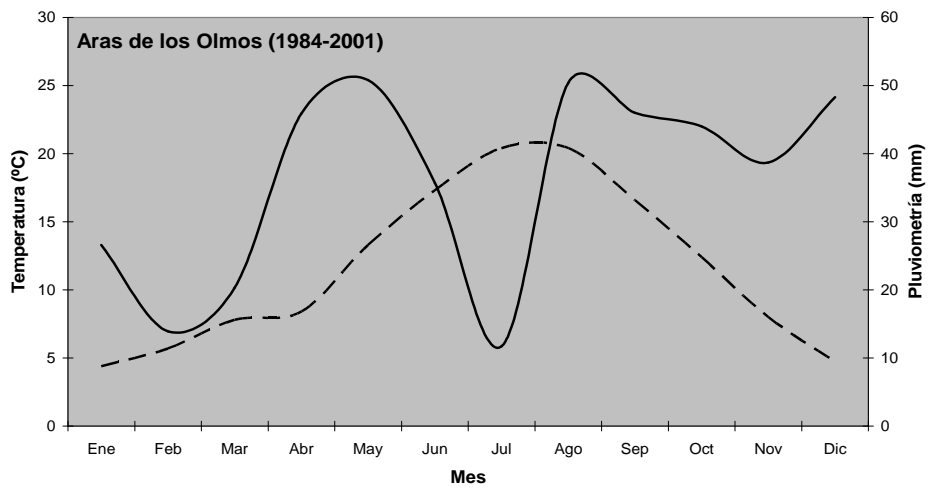
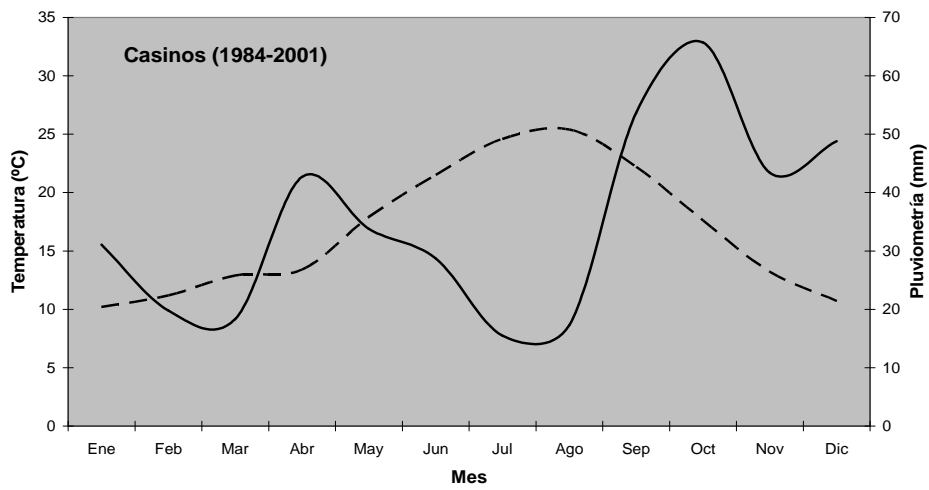


Figura 7. Diagramas ombrotérmicos elaborados a partir de las estaciones meteorológicas representativas.

3. Características de la masa forestal. Estructura y diversidad.

La caracterización de las masas arbóreas pasó por el estudio bibliográfico del inventario forestal de la Conselleria d'Infraestructures, Territori i Medi ambient, en donde pudimos recabar todo tipo de información acerca de las diferentes áreas y masas forestales: especies dominantes, porcentaje de cabida cubierta, distribución, origen y estructura.

Por otra parte, también utilizamos los datos epidendrométricos tomados a partir de los árboles hospedadores de la procesionaria del pino – altura del árbol, cabida cubierta, volumen de copa y perímetro normal del tronco (medido a 1,30 metros del suelo), etc. – para describir la diversidad estructural de la masa forestal:

- ❖ Número de estratos. Disposición de las copas de las clases dominantes en la masa forestal. Este parámetro se estimó realizando un histograma de frecuencias de las alturas de los árboles hospedadores de procesionaria del pino (portadores de puestas de huevos o nidos).
- ❖ Competencia. Estimada como la longitud de la copa viva (cabida cubierta) dividida por la altura del árbol. Con el cálculo de este parámetro pudimos estimar la proximidad entre árboles y de manera indirecta la naturaleza de la masa forestal (uniforme y compacta, o dispersa y agrupada). Valores pequeños de competencia serán indicio de masas compactas y uniformes en donde los árboles tienden a crecer en altura debido a la competencia por la luz.
- ❖ Clase diamétrica. Perímetro normal del tronco de la clase dominante. Este parámetro, al igual que el número de estratos, se estimó a partir del histograma de frecuencias de los perímetros normales del tronco de los árboles hospedadores de la procesionaria del pino.
- ❖ Regenerado. Área cubierta por pinos con más de un año de vida y con menos de 1,3 m de alzada (Abundante = 30-80%; Intermedia: 10-30%; Nula = ausencia de regeneración). Este parámetro se estimó basándonos en las parcelas establecidas para la realización de los censos botánicos.

Finalmente, mediante la aplicación del “índice de Diversidad de Margalef” (D_{MG}) pudimos aproximar la riqueza en especies botánicas de las diferentes comunidades forestales, a las que “a priori” consideramos homogéneas (Diversidad alfa) (WHITTAKER, 1972; MARGALEF, 1977; MAGURRAN, 1988). Este método se basa en la relación entre el número de especies y el número total de individuos observados.

$$D_{MG} = \frac{S - 1}{\ln N}$$

S = número de especies y N = número total de individuos.

Éste índice transforma el número de especies por muestra a una proporción a la cual las especies son añadidas por expansión de la muestra. Además, supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos $S = k\sqrt{N}$, donde k es constante (MAGURRAN, 1988). Usando $S-1$ como numerador (en lugar de S), el índice se sitúa en cero cuando hay una sola especie. La aplicación de este índice nos permitió comparar la diversidad botánica de las masas forestales.

La riqueza específica o número total de especies vegetales se estimó mediante un único censo en cada una de las comunidades forestales en estudio. Para el muestreo, se estableció una parcela de 70 x 70 m en cada una de las áreas, y en su interior se identificaron las diferentes especies y se estimaron las frecuencias de aparición. Dichos muestreos se realizaron entre los meses de mayo - junio del año 2000.

4. Dinámica poblacional. Niveles de infestación.

Para la evaluación y seguimiento de la densidad poblacional, y en consecuencia, del nivel de infestación de la procesionaria del pino sobre una determinada masa forestal, se utilizaron los métodos de "transectos en bandas" (ANDERSON & POSPAHALA, 1970) como estimador del número de nidos de invierno por unidad de área (densidad poblacional absoluta), y el método "observacional directo" (GÉRI, 1983; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991). De esta forma, con el primer método obtenemos datos cuantitativos de la infestación, y el segundo método complementa esta información con datos referentes a la distribución de los nidos de invierno en la masa, y el nivel de daño.

4.1 Método observacional directo.

En cada área, y desde elevaciones del terreno idóneas para tal fin, se describió la distribución de los nidos de invierno en el conjunto de la masa forestal. La sucesión gradológica de la infestación en el pinar se pudo resumir con los siguientes índices o niveles de infestación:

0. Ninguna o algunas colonias muy diseminadas.
1. Algunas colonias en bordes de la masa, claros y pies aislados.
2. Bastantes colonias en bordes y claros, y algunas por el centro de la masa.
3. Defoliaciones parciales en bordes y pies aislados, y bastantes colonias por el centro de la masa.
4. Defoliaciones muy fuertes en bordes y pies aislados, y parciales en el resto de la masa.
5. Defoliaciones muy fuertes en toda la masa.

Son seis índices (0-5), más los posibles intermedios (1-2), (2-3), etc., que nos permitieron definir 11 grados de infestación, y con los cuales pudimos fijar la situación gradológica de las poblaciones de la procesionaria del pino. Estos índices fueron estimados cuando las colonias se encontraron próximas al último estadio de desarrollo (L5) o en la época de enterramientos, con el fin de poder evaluar la población de orugas en el momento del ciclo más "estático" (con un porcentaje máximo de nidos de invierno permanentes).

4.2 Evaluación de la densidad poblacional.

El caso más simple de un “transecto en banda” ocurre cuando los objetos censados son fácilmente visibles (como los nidos de invierno permanentes), y lo suficientemente abundantes como para permitir el uso de una restricción en la anchura del transecto. Este método evalúa las muestras de una manera sencilla, utilizando parcelas largas y estrechas (Figura 8).

A partir de un transecto inicial establecido en el interior de la masa forestal mediante una cuerda de 100 m, con divisiones cada 5 m, comenzamos a recorrer su trayectoria y a anotar las distancias en ángulo recto de los bolsones visualizados a la cuerda (segmento numerado sobre el cual se proyecta la perpendicular del bolsón). Completado su recorrido, realizamos la representación gráfica de la frecuencia acumulativa de los nidos observados frente a la longitud y las distancias laterales observadas. Las curvas de distribución nos aproximaron la longitud y la anchura adecuada del transecto a la hora de obtener una estimación precisa del número de bolsones (fracción de nidos de invierno observada superior al 80% en todos los casos).

$$N = \omega / 2RL \xi$$

N = número de nidos de invierno/m².

ω = número de nidos de invierno observados.

R = longitud en ángulo recto.

L = longitud del transecto.

ξ = fracción de nidos de invierno observada.

La distancia lateral dentro de la cual se obtuvo la máxima fracción observada de nidos de invierno se utilizó en los muestreos como amplitud de la banda (esta distancia se multiplica por dos debido a que las observaciones se realizan a ambos lados del transecto).

Los transectos se elaboraron cada año, para cada orientación y área de estudio. Con el fin de adecuar las dimensiones de éstos, se escogieron las zonas menos infestadas dentro de cada masa forestal, ya que si partíamos de las zonas con mayor nivel de infestación corríamos el riesgo de que el tamaño del transecto fuese demasiado pequeño como para evaluar con precisión zonas de infestación leve.

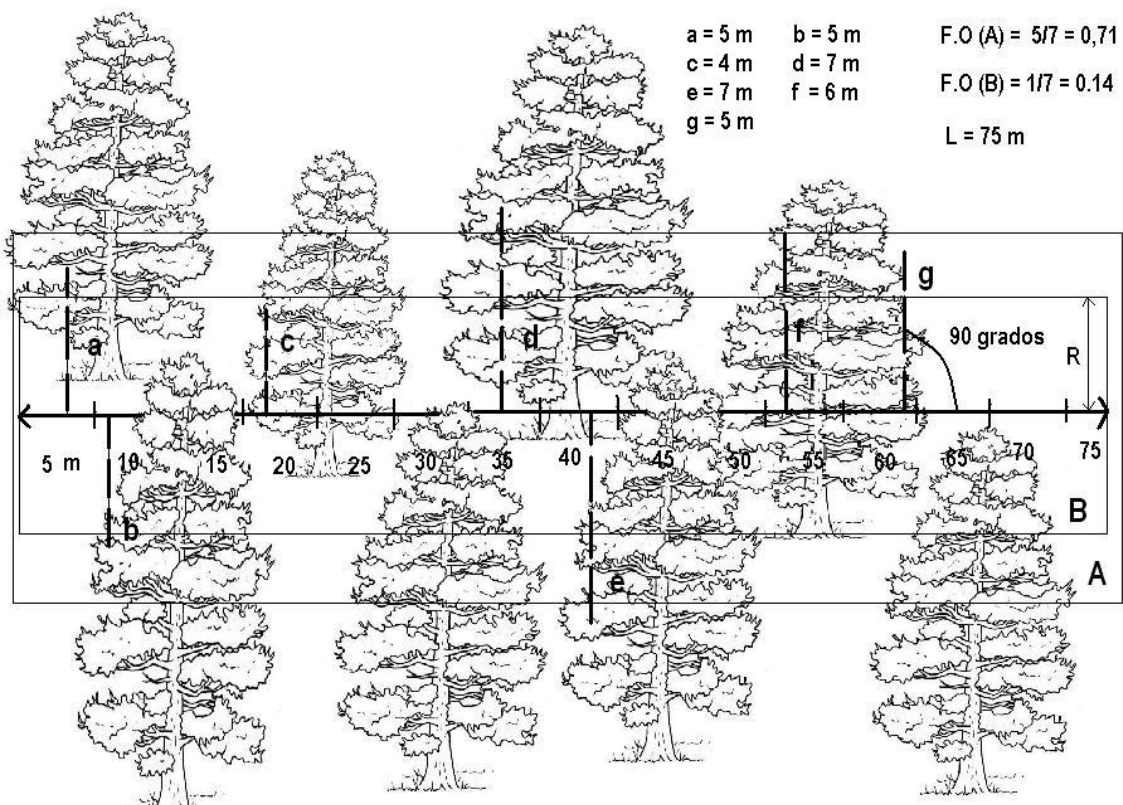


Figura 8. Transecto en banda para el cálculo de la densidad de nidos de invierno por unidad de superficie. **a-g:** distancia lateral “nido de invierno-transecto” en metros. **F. O (A)** = frecuencia observada de nidos en el transecto A. **F. O (B)** = frecuencia observada de nidos en el transecto B. **L** = longitud total del transecto. **R:** anchura lateral del transecto.

5. Ciclo biológico de *Thaumetopoea pityocampa* y complejo de enemigos naturales.

5.1 Trampas de feromona y capturas de imagos.

El seguimiento de la época de vuelo de los imagos macho de *T. pityocampa* se efectuó mediante trampas de tipo “G” (MONTROYA, 1984), cebadas con la feromona sintética “pityolure” -(Z)-13-hexadecen-11-inilo- (GUERRERO *et al.*, 1981). Esta trampa “seca” consta de una caja de color marrón con dos accesos laterales en embudo para permitir la entrada de las polillas, un orificio superior donde se inserta un tapón portador del dispensador de feromona y una abertura inferior que conecta con la bolsa receptora de las capturas (Figura 9). Las trampas fueron fijadas a las ramas de los pinos mediante alambres sujetos a los cuatro enganches presentes en la parte superior de la caja.

Las trampas funcionaron en el monte desde principios de mayo hasta finales de septiembre, a alturas comprendidas entre 1,5 y 2 m del suelo, en número de 10 por estación, y a una distancia de al menos 50 m entre ellas. Las series de trampas se situaron en la periferia de la masa forestal, y se las mantuvo en el mismo emplazamiento durante todo el período de estudio. Cada una de las trampas fue numerada, y posteriormente identificada mediante sus parámetros de ubicación tanto en la masa forestal como en el árbol (orientación, altura, etc.).



Figura 9. Trampa de feromona tipo G. Partes integrantes, estructura montada y dispensador de polietileno “anticracking” cebado con 1 mg de pityolure.

El control y el mantenimiento de las trampas, así como el conteo de los machos capturados fueron realizados semanalmente. Para extraer las capturas se practicó una sutura en uno de los ángulos inferiores de la bolsa, la cual se cerró con una pinza después de cada muestreo. La curva de vuelo se obtuvo al representar gráficamente el número de capturas/trampa/día frente a las fechas de muestreo.

Las cápsulas de polietileno (dispensadores) se conservaron en el refrigerador por debajo de 5°C con el fin de preservar la feromona hasta el momento de su utilización. Los dispensadores se sacaron del frigorífico unos días antes de su puesta en acción, y fueron sustituidos con una frecuencia mensual a lo largo de todo el período de actividad de los imagos de la procesionaria del pino. Todas las cápsulas de feromonas y gran parte de las trampas empleadas en el presente estudio se obtuvieron por gentileza del Área Forestal de la Conselleria d’Infraestructures, Territori i Medi ambient.

5.2 Estudio de la puesta de huevos y del complejo de ooparasitoides asociado.

Se realizó un estudio biométrico de una muestra de puestas recogidas al azar a lo largo de cada una de las diferentes zonas. Las puestas se encontraron principalmente en los claros y en el borde de la masa forestal, a alturas comprendidas entre 0 – 4 metros, y sobre árboles de diferentes clases de edad. El material se pasó a almacenar en el Departament de Zoologia (Laboratori d’Investigació d’Entomologia) de la Universitat de València, y para ello, las puestas previamente descamadas, fueron colocadas individualmente en viales de plástico de 6,5 ml, cerrados con algodón, y mantenidas a temperatura ambiente. Tras la eclosión de los ooparasitoides hibernantes, se pasó al estudio biométrico.

Todas las medidas acerca de las dimensiones de la puesta fueron llevadas a cabo con un calibre de precisión $1 \pm 0,05$ mm.

Llegado este punto, creemos conveniente aclarar que todos los muestreos llevados a cabo a lo largo del presente estudio fueron llevados a cabo por el propio doctorando, salvo en alguna ocasión puntual en la cual se precisó de la ayuda de otras personas (en este caso siempre fueron los mismos colaboradores).

5.2.1 Caracterización de los árboles hospedadores.

Los árboles en los cuales se localizaron puestas de huevos o nidos de procesionaria del pino fueron caracterizados mediante parámetros dendrométricos (Figura 10). Todas las medidas de longitud se realizaron con una cinta métrica de precisión $1,0 \pm 0,5$ cm, y para la determinación de la situación del árbol en la masa se utilizó una brújula de precisión $10,0 \pm 5,0$ grados.

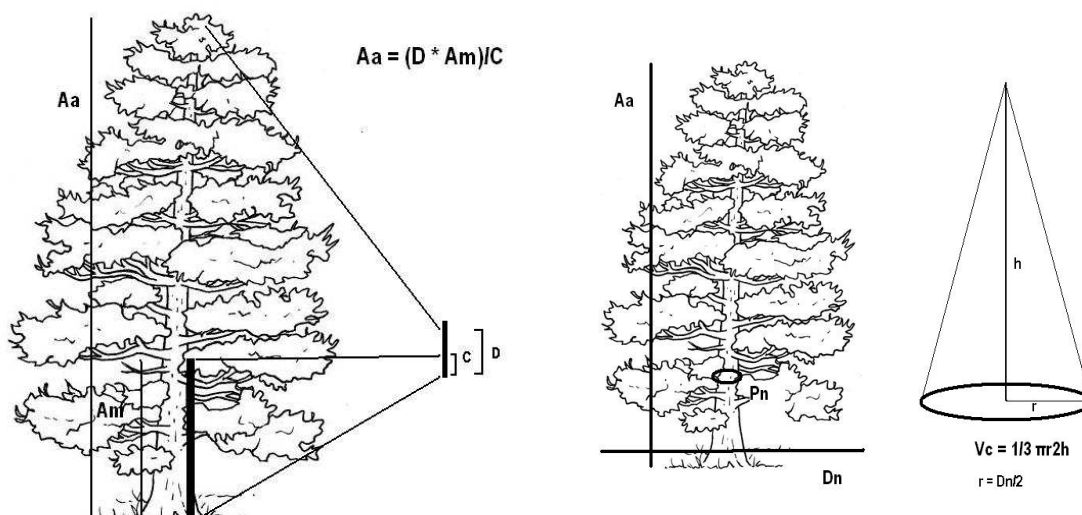


Figura 10. Método utilizado para aproximar la altura de los árboles (izquierda) y medidas acerca de las características dendrométricas de los árboles hospedadores (derecha). Aa = Altura del árbol. Am = Altura del jalón o muestra (1,25 m). C = medida aparente del jalón en la regla. D = medida aparente del árbol en la regla. Pn = Perímetro normal del tronco (a 1,30 m del suelo). Dn = diámetro de copa o cabida cubierta. Para aproximar el volumen de la copa del pino se utilizó la fórmula del cono circular recto.

- ❖ Altura del árbol. Este parámetro se estimó utilizando un método que, si bien no es de una gran precisión, si que nos permitió trabajar con eficacia y rapidez en el monte. Para ello, utilizamos una muestra de longitud conocida (una tabla de madera de 1,25 m) colocada en posición vertical en la base del árbol a medir, y con una regla de mano. Con la regla delante de los ojos y mirando de frente la muestra calibrada y el árbol en cuestión, nos alejamos de ambos hasta poder hacer coincidir el porte del árbol dentro de una medida de la regla. En este momento, también anotamos la medida que ocupa la tabla de madera en dicha regla. Después mediante una simple regla de tres aproximamos la altura del árbol en metros.
- ❖ Perímetro normal del tronco. El perímetro del tronco se estimó a 1,30 m del suelo, rodeando éste en su totalidad con una cinta métrica. Para facilitarnos la medición, primero averiguamos a que altura de nuestro cuerpo se situó la altura 1,30 m, con lo que para evaluar el perímetro tan sólo tuvimos que aproximarnos cada vez al árbol en cuestión.

- ❖ Díametro de copa. El diámetro de copa hace referencia a la máxima superficie de copa que el árbol proyecta sobre el suelo. Para estimar este parámetro, medimos con la cinta métrica la distancia que hay entre una punta y la otra de la copa, siempre basándonos en las ramas que más sobresalen en sentido opuesto.
- ❖ Orientación del árbol. Este parámetro nos da la situación en grados que tiene el árbol hospedador en la masa forestal como conjunto, siempre teniendo como referencia el norte magnético terrestre y la posición en los diferentes sectores derivados de las orientaciones cardinales principales.
- ❖ Volumen del árbol. Para aproximar el volumen del árbol utilizamos la fórmula del volumen del “cono circular recto” ($V_c = 1/3 \pi r^2 h$); la altura del cono corresponderá con la altura total del árbol, y el radio de la base lo calculamos dividiendo entre dos la cabida cubierta del árbol.

5.2.2 Ubicación de la puesta en la copa del árbol.

Con la finalidad de obtener datos acerca de cómo afecta la distribución espacial de las puestas de huevos en los niveles de incidencia del complejo de ooparasitoides, se procedió a ubicar el emplazamiento mediante parámetros de “posición” (Figura 11):

- ❖ Altura de la puesta. Es la distancia de la puesta al suelo en la vertical. Las medidas se realizaron de manera directa con una cinta métrica de precisión $1,0 \pm 0,5$ cm. Para la medición de puestas situadas a alturas por encima de los 2,5 m se utilizó una escalera.

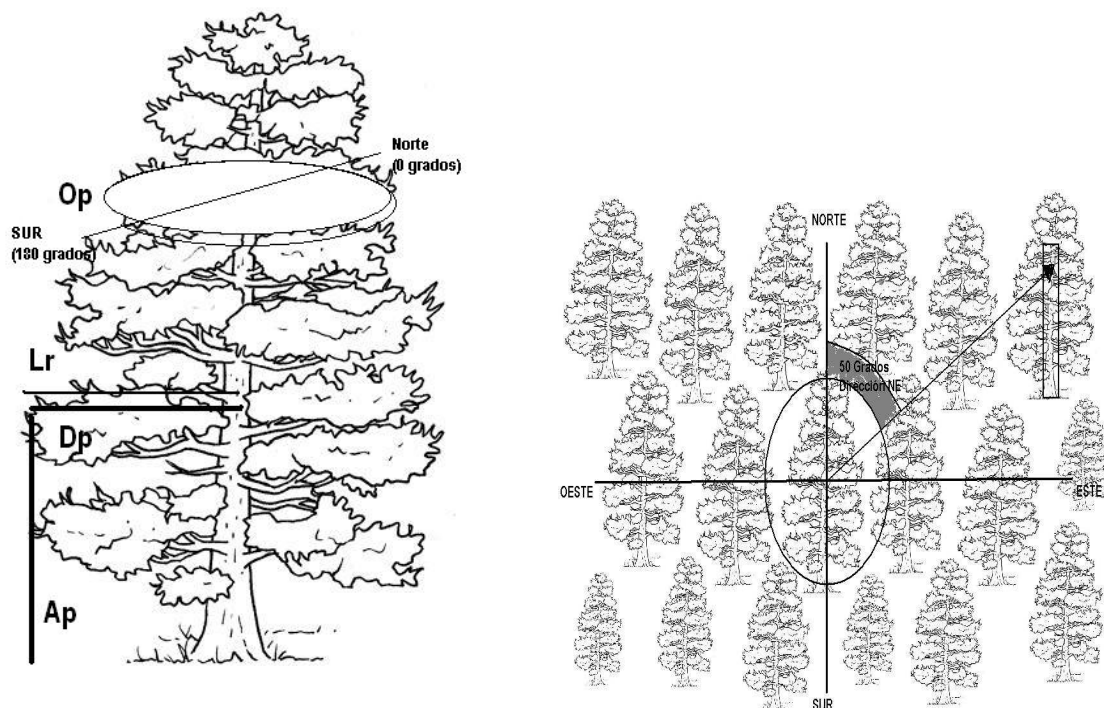


Figura 11. Izquierda: Medidas acerca de la ubicación de las puestas de huevos en el árbol. Op = Orientación de la puesta en grados (medida a partir del norte magnético [cero grados]). Lr = Longitud de la rama hospedadora. Dp = Distancia de la puesta al tronco. Ap = Altura de la puesta (distancia de la puesta al suelo). Derecha: ubicación de los árboles en la masa forestal.

- ❖ Distancia de la puesta al tronco. Es la distancia en metros desde la puesta al tronco en la horizontal. Este parámetro se expresó como un coeficiente con la finalidad de poder comparar medidas entre árboles y áreas, ya que de esta manera la distancia de la puesta al tronco quedaría relativizada por las dimensiones del árbol.

$$\text{Distancia} = \frac{\text{Distancia de la puesta al tronco}}{\text{Longitud total de la rama soporte}}$$

- ❖ Orientación de la puesta. Es la ubicación (grados) de la puesta en la copa del árbol suponiendo que ésta delimita una circunferencia, y teniendo como referencia el norte magnético terrestre. Para ello, se utilizó una brújula de precisión $10,0 \pm 5,0$ grados.

5.2.3 Biometría de la puesta.

Las características de las puestas de huevos de la procesionaria del pino se estudiaron basándonos en toda una serie de medidas descriptivas de las dimensiones, tanto de la propia masa de huevos como de la acícula soporte (Figura 12).

- ❖ Distancia de la puesta a la base del braquiblasto. Es la distancia en centímetros desde la base de la puesta a la base del braquiblasto.
- ❖ Grosor de la acícula. Es la medida en centímetros del grosor de la acícula obtenida de la porción de braquiblasto que sobresale de la puesta por la parte apical.
- ❖ Longitud de la acícula. Es la longitud total en centímetros, de la acícula soporte de la puesta, medida desde la base hasta el ápice del braquiblasto.
- ❖ Longitud de la puesta. Es la longitud en centímetros desde el ápice hasta la base de la masa de huevos.
- ❖ Díámetro de la puesta. Es el grosor en milímetros de la masa de huevos medido en la porción medial de ésta.
- ❖ Densidad de la puesta. La densidad de la puesta se aproximó de manera indirecta mediante un Factor "F" calculado a partir de las variables N = número total de huevos, n = número de filas de huevos por puesta y L = longitud de la puesta en centímetros. Este factor variable representaría el número de huevos que podríamos encontrar en un centímetro de la fila de huevos, y nos proporcionó información acerca del tamaño de los huevos.

$$F = N/(n \times L)$$

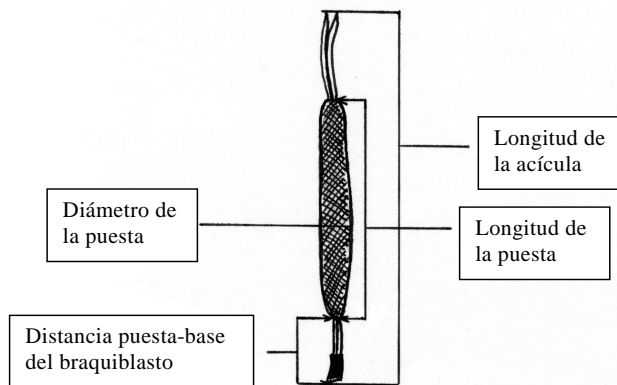


Figura 12. Biometría de la puesta.

Finalmente, el estudio de la fase de huevo nos permitió realizar estimaciones de los parámetros de estado de la plaga tales como la fertilidad (número de huevos por puesta), la fecundidad efectiva (número de huevos que eclosionan de manera viable) y la mortalidad total en fase de huevo (número de huevos no eclosionados, parasitados o simplemente abortados por cualquier otra causa biótica o abiótica).

- ❖ Total de huevos. Número total de huevos que integraron cada puesta.
- ❖ Eclosionados. Número total de huevos de los cuales eclosionaron orugas.
- ❖ No eclosionados. Número total de huevos sin eclosionar.
- ❖ Parasitoidismo total. Número de huevos de los cuales eclosionaron parasitoides.
- ❖ Parasitados 1. Número de huevos de los cuales eclosionaron parasitoides en el período de actividad estival.
- ❖ Parasitados 2. Número de huevos de los cuales eclosionaron parasitoides después del período de hibernación.
- ❖ Parasitados 3. Número de huevos de los cuales eclosionaron parasitoides después de una diapausa prolongada de 24 meses aproximadamente.
- ❖ Otras causas. Número total de huevos sin eclosionar por causas distintas al parasitoidismo al menos de manera directa.
- ❖ Parasitoidismo específico. Se estudiaron los diferentes niveles de parasitoidismo para cada generación (estival y post-diapausa), anotando de cada puesta el número de individuos perteneciente a cada especie.

- ❖ Distribución del parasitoidismo. Cada puesta se dividió en tres fracciones iguales (basal, medial y apical), y se obtuvo la frecuencia de ataque y la distribución específica en cada sector a partir del estudio de la generación estival de los ooparasitoides.

5.2.4 Estudio del complejo de ooparasitoides.

El inicio del período de muestreo de las puestas de la procesionaria del pino se fijó a partir del seguimiento de las capturas de imagos macho del lepidóptero con las trampas de feromonas (DEVKOTA *et al.*, 1992), y se recolectaron de los árboles cuando el 100% de las puestas habían avivado.

Las masas de huevos estudiadas fueron recolectadas hacia el mes de diciembre de los años 1999, 2000 y 2001, y estuvieron expuestas al parasitoidismo durante todo el período de desarrollo embrionario del hospedador. Tras la eclosión de los ooparasitoides, se pasó a la determinación de las diferentes especies. Los parasitoides que ya habían emergido antes del muestreo de las puestas (generaciones estivales), fueron identificados por las características específicas de sus meconios (SCHMIDT & KITT, 1994; TANZEN & SCHMIDT, 1995) (Figura 13). El conteo, separación, identificación y asignación de los ooparasitoides a los orificios de eclosión y a los meconios presentes en los huevos se realizó mediante la utilización de un estéreo-microscopio LEICA MZ 7,5 (x40 aumentos).

Para el cálculo de las tasas de parasitoidismo se tuvieron en cuenta los individuos adultos eclosionados antes y después del periodo de hibernación, y los imagos muertos dentro de los huevos abiertos durante la fase de eclosión. Por lo tanto, las tasas de huevos muertos por otras causas, hacen referencia a las mortalidades producidas en las diferentes fases del desarrollo embrionario, tanto del hospedador como de los parasitoides, dentro del huevo.

El estudio de la fenología de los microhimenópteros se llevó a cabo a lo largo del período de eclosión post-diapausa (P2), en donde a intervalos de 4 días se procedió al muestreo de la colección de viales con puestas. A su vez, y para poder contrastar dichos datos con observaciones de campo, procedimos a colocar una veintena de puestas contenidas en una malla de color negro y con un tubo transparente, que actuó a modo de receptor de los ooparasitoides eclosionados (mediante fototropismo positivo). Dichos "testigos" se muestrearon semanalmente.

5.2.5 Seguimiento del período de eclosión.

Para el estudio de la curva de eclosión de las orugas se establecieron transectos de pinos (siempre en el borde de la masa forestal), y sobre los cuales se localizaron y etiquetaron el mayor número de puestas posibles. Con una periodicidad semanal, se visitaron las diferentes masas de huevos y se constató su estado de evolución, pudiéndose aproximar las tasas de eclosión de las larvas L1.

5.3 Muestreos en fase de oruga: estadios larvales, características de los nidos, parasitoidismo larval y larval-pupal.

El estudio de las diferentes fases de desarrollo de las orugas de la procesionaria del pino se pudo llevar a cabo de manera completa tan sólo en las áreas de Las Umbrías y en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, ya que el resto de zonas, o bien presentaron niveles de infestación tan bajos que no permitieron el muestreo de un número suficiente de nidos (Loma Valluenga), o bien sufrieron descensos de población súbitos debido a intervenciones con fitosanitarios (Los Ances) o a epizootias repentinas (La Jarilla).

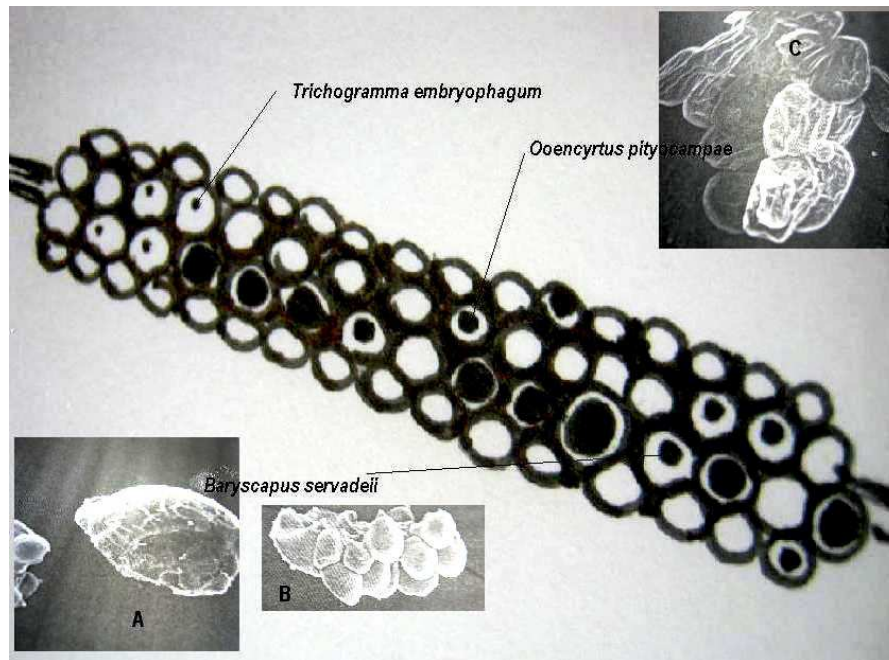


Figura 13. Dibujo realizado a partir de una puesta de huevos descamada, mostrando los orificios de eclosión de las orugas (más grandes) y de las diferentes especies de ooparasitoides (en el caso de los tricogramátidos fácilmente destacables por sus pequeñas dimensiones). También se muestran los meconios característicos de las dos principales especies de ooparasitoides, a partir de los cuales pudimos identificar si procedían de individuos diapausantes (A) o no (B) en el caso de *Baryscapus servadeii*. Para *Ooencyrtus pityocampae*, los meconios en forma de plaquitas son más grandes y de color rojizo en las generaciones estivales y de color más apagado y de menor tamaño en los individuos diapausantes.

Se muestrearon al azar 20 nidos de invierno con una frecuencia mensual, desde el mismo instante de la eclosión de las colonias (verano) hasta la época de enterramientos (primavera). Para el estudio destructivo de las estructuras de seda se procedió a separar los bolsones de seda de las ramas portadoras, y se introdujeron en una disolución de hipoclorito sódico (10 %), con la finalidad de poder destruir el entramado de sedas y acceder a las orugas. De esta manera, pudimos estudiar la evolución de los agregados de orugas y la presencia de parasitoides. Cada nido fue caracterizado mediante la medición de los siguientes parámetros:

- ❖ Altura del árbol. Es la altura total del árbol portador del nido en metros. La medición se realizó con la misma metodología que en el caso de las puestas.
- ❖ Orientación del árbol. Al igual que en el caso de las puestas de huevos, se fijó la orientación en grados de los árboles portadores de nidos en el contexto de la masa forestal respecto al norte magnético terrestre.
- ❖ Orientación del nido en la copa del árbol. Se evaluó de la misma manera que en el caso de las puestas de huevos.
- ❖ Altura del nido. Es la distancia en metros desde la estructura de seda hasta el suelo en la vertical.

- ❖ Número de nidos. Es el número de estructuras de sedas construidas por la misma colonia en el momento del muestreo.
- ❖ Longitud y anchura del nido. Teniendo en cuenta la naturaleza ovoide de los nidos, estas medidas hacen referencia a los diámetros mayor y menor de las estructuras de seda, en centímetros.
- ❖ Volumen del nido. El número de unidades de volumen se aproximó mediante el cuerpo geométrico de un esferoide prolato utilizando la fórmula $V = 4/3 (a \times b^2 \times \pi)$, y siendo a y b la medida de los semiejes mayor y menor respectivamente. Tanto el diámetro mayor (α) como el diámetro menor (β) se midieron mediante un calibre de precisión $1 \pm 0,1$ cm (Figura 14 A).
- ❖ Número de orugas. Es el número de individuos que integraron cada colonia en el momento del muestreo.
- ❖ Fase. Nicho que ocupaban las colonias en el momento del muestreo. Se diferenciaron principalmente una fase epigea arbórea (huevo y oruga) y una fase hipogea o de desarrollo pupal.
- ❖ Estadio de desarrollo. Estadio al que pertenecían las orugas de las diferentes colonias muestreadas. Dado que todos los individuos no suelen llevar un crecimiento sincronizado, se caracterizó la colonia por el estadio predominante en el momento de la disección del nido. La identificación del nivel de desarrollo de las orugas fue visual y se realizó a partir de características morfológicas, como el tamaño de las cápsulas cefálicas y el aspecto y coloración del cuerpo.
- ❖ Orugas solitarias. Antes de la corta de la estructura de seda se procedió a recolectar todas las orugas presentes en el exterior del nido con el fin de mantenerlas aisladas y poder identificar los agentes causantes de su comportamiento atípico.
- ❖ Mortalidad total. Calculada a partir de la suma de las orugas encontradas en los exteriores del nido (vivas o muertas), y de los restos de pupas, exuvias u otros despojos indicios de la actividad de parasitoides y/o depredadores.
- ❖ Parasitoidismo específico. Se realizaron estimaciones de la tasa de parasitoidismo aportada por cada especie al total de mortalidad de cada colonia con el fin de diferenciar la importancia de los ataques. La identificación se llevó a cabo bien a partir de individuos vivos, como de manera indirecta a partir de puparios u otros restos.
- ❖ Otras causas. En este apartado incluimos todas aquellas orugas que aunque recolectadas del exterior de los nidos con claros síntomas de alguna afección (apatía, desincronización, inactividad, aislamiento, etc.), no manifestaron actividad de microorganismos patógenos ni de parasitoides.

Para el estudio de los enemigos naturales (depredadores, parasitoides y patógenos) se procedió a muestrear de manera exhaustiva los nidos seleccionados, recolectando posibles individuos afectados y anotando la presencia/ausencia de depredadores potenciales tanto en las estructuras de seda como en los alrededores.

Por una parte, se recolectaron todas las orugas presentes en el exterior de los nidos; hay que mencionar que la mayoría de estas orugas se mostraron apáticas e inactivas, quedando entre las sedas del nido o en las ramas próximas a éste, perdiendo toda actividad y coordinación con el resto de la colonia (LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002). Dichas orugas se guardaron en viales de plástico estéril con tapones de algodón para permitir la aireación de las muestras y evitar así la proliferación de hongos oportunistas. Cada semana se procedió a la revisión de las colecciones de larvas y se registraron las eclosiones de parasitoides. Por otra parte, el estudio de las pupas u otros indicios de la actividad de los parasitoides en el interior de los nidos nos permitió completar la evaluación de las tasas de ataque.

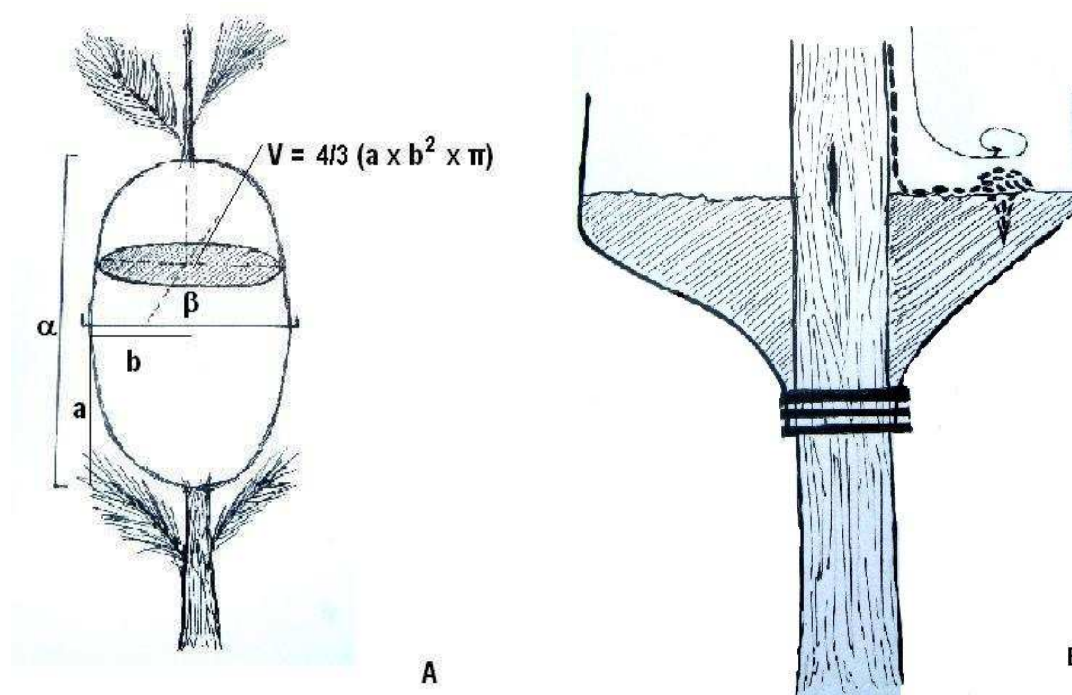


Figura 14. Medición de los nidos de invierno (A): diámetro mayor (a), diámetro menor (b) y fórmula aplicada para calcular el volumen del esferoide prolato. Trampa embudo (B): mediante un cartón de dimensiones apropiadas, se da forma a un embudo fijando el extremo inferior de éste al tronco, y reforzando la boca superior para dar solidez a la estructura. Las fijaciones y refuerzos se realizaron mediante cuerdas. Dentro del embudo se puede apreciar el recinto recolector de las procesiones de orugas y el sustrato de tierra que permite los enterramientos y la posterior recolección de pupas para su estudio.

5.4 Muestreos en fase de pupa. Características de los enterramientos y parasitoidismo pupal.

Para la detección de colonias en fase de enterramiento y la posterior recolección de pupas, se emplearon dos técnicas de muestreo:

- ❖ Muestreo directo. Visualización y marcado de enterramientos. Se recorrieron las diferentes áreas de estudio en la época de pupación (marzo-abril), preferentemente claros y sendas forestales, y se marcaron los enterramientos con estacas para facilitar su posterior identificación. A su vez, se tomaron datos acerca del número de orugas que integraban las procesiones, y se realizaron observaciones *in situ* de ataques de depredadores o parasitoides sobre las colonias.

- ❖ Muestreo indirecto. Utilización de trampas embudo y círculos de cartón. Se delimitó la base de los árboles con el fin de poder recoger las procesiones que descendían por el tronco, y obligarlas a pupar dentro de dichas estructuras (BUXTON, 1990); en el caso de los embudos, se procedió a rellenarlos con tierra. Dado el geotropismo positivo tan acentuado que muestran las colonias durante esta fase del desarrollo nos fue posible forzar los enterramientos con relativa eficacia (Figura 14B).

Dos meses después de los enterramientos (junio-julio), se recolectaron los capullos. Para ello, tuvimos que protegernos las partes desnudas del cuerpo (cara, cuello y manos), con el fin de minimizar el erucismo producido por los tricomas urticantes remanentes en el sustrato. Los capullos se almacenaron sobre hojas de cartón estriado dentro de bandejas de plástico de cierre hermético, y se mantuvieron en un lugar fresco durante todo el período de estudio. Además, se les proporcionó un grado de humedad adecuado mediante pulverizaciones esporádicas de agua (CARTER & HARGREAVES, 1987). Semanalmente, se anotaron las eclosiones de imagos del lepidóptero y de parasitoides, obteniendo datos acerca de la proporción de sexos, proterandria, período de vuelo y tasas de ataque marginal. Para el estudio de la diapausa pupal, el seguimiento de las emergencias de imagos se prolongó hasta el año 2010. La determinación de todas las especies del complejo de enemigos naturales fue llevada a cabo por especialistas en los diferentes taxones implicados.

5.5. Fenología de la procesionaria del pino.

El estudio de la fenología se llevo a cabo a partir de los muestreos sobre las diferentes etapas del ciclo biológico del lepidóptero (duración de los estadios y densidad poblacional), y de los registros meteorológicos de las estaciones anteriormente mencionadas. La confrontación de la evolución de la plaga con los datos climáticos nos permitió discernir diferencias importantes entre las fenologías de las poblaciones estudiadas.

Dado que el nido de invierno actúa como un acumulador solar que permite la continuación de la evolución en función directa de la insolación invernal (dándose aumentos de las temperaturas máximas diarias de 1,5°C por hora de insolación), se calculó el parámetro “temperatura media mensual de las temperaturas integradas, T_i ” (DEMOLIN, 1969b) a partir de la fórmula:

$$T_i = T_{\max} + \frac{1,5 \times m}{D}$$

T_{\max} = media mensual de las temperaturas máximas absolutas registradas a cubierto.

m = media mensual de horas de sol.

D = días del mes en cuestión.

6. Tabla de vida y curva de supervivencia. Tasas de ataque marginal y k-valor.

Se elaboraron tablas de vida para las cohortes de procesionaria del pino de las áreas de Las Umbrías y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija durante los dos ciclos en estudio. Dichas tablas representan una aproximación al análisis de la supervivencia y la reproducción de dichas poblaciones, y nos permitió estimar parámetros acerca del crecimiento y del tiempo generacional basándonos en los datos de estadio específicos.

Dado que la fecundidad y supervivencia de las poblaciones son función de la edad de los individuos, genotipo, sexo, rango social y circunstancias azarosas (enfermedades, predación, etc.), y a

que la mayoría de estos factores son de difícil medición, nos decidimos por aproximar la estructura de edades de las poblaciones, y pasar a evaluar las tasas de fecundidad y probabilidades de muerte dentro de cada clase de edad. Las tablas de vida de cohorte se construyen, desde el nacimiento hasta la muerte del último individuo, siguiendo la supervivencia y fecundidad por edades (estadios) de una cohorte de individuos que forman parte de una población (RICKLEFS, 1990).

Los parámetros calculados a partir del muestreo periódico de los diferentes estadios de desarrollo fueron:

- ❖ Fase (x) = Fase de desarrollo
- ❖ ax = Número de individuos observados en cada fase.
- ❖ lx = Proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de cada fase.
- ❖ dx = Proporción de la cohorte original que muere en el paso de una fase a la siguiente ($dx = lx - [lx+1]$). Los valores de dx pueden ser sumados para obtener el dx de "categorías" más grandes.
- ❖ qx = Tasa de mortalidad específica de cada clase ($qx = dx/lx$), mide la fracción de individuos que muere en cada clase; es decir, es la probabilidad que tiene cada individuo de morir en cada fase. Nótese que los valores qx de distintas fases no pueden ser sumados, sólo permiten ver si la tasa de mortalidad se mantiene o varía entre fases.
- ❖ kx = Se denomina "fuerza de mortalidad" y también informa de la tasa de mortalidad de las distintas fases, aunque en este caso los valores del índice sí pueden ser sumados, permitiendo valoraciones de las tasas de mortalidad de categorías más grandes – $kx = \log_{10} ax - \log_{10} ax+1 = \log_{10} (ax/ax+1)$ –. Nótese que debido a que los valores de kx están estandarizados (se han obtenido a partir de un cociente), es posible la comparación de parámetros kx obtenidos en estudios distintos.
- ❖ Cuadro de fertilidad: Se denomina así al cuadro formado por las tres últimas columnas de la tabla de vida (Fx, mx y Lx*mx).
- ❖ Fx: Huevos producidos en cada fase.
- ❖ mx: Huevos producidos por cada individuo superviviente en cada fase; nótese que mx es una tasa de fertilidad individual que mide la media de huevos producidos por cada individuo, macho o hembra, superviviente, luego, el número de huevos por hembra sería aproximadamente el doble.
- ❖ Lx*mx = Huevos producidos por cada individuo original en cada fase; informa de la fertilidad relativa de cada una de las fases.
- ❖ R0 = Índice reproductivo neto. Es el cociente entre el número de hembras nacidas en la generación n+1 y el nacido en la n. Una $R_0 = 1$ implica una población estacionaria, y valores significativamente más altos o más bajos que 1 implican un incremento o un descenso de la población, respectivamente (SOUTHWOOD & HENDERSON, 2000).
- ❖ Tc = Tiempo generacional de la cohorte = $\sum(x*lx*mx)/R_0$.

- ❖ r = Tasa instantánea de crecimiento poblacional = $\log_e R_0 / T_c$.
- ❖ e_x = Expectativa de vida de la clase de edad x.

El cálculo de los parámetros para las tablas de vida de las cohortes estudiadas supuso el compendio total de resultados procedentes de los muestreos en cada una de las fases de desarrollo de la procesionaria del pino. Hay que tener en cuenta, que tanto los estadios larvales como las pupas estudiadas representan una muestra de la población extraída a intervalos mensuales, a partir de las cuales se han obtenido los parámetros promedio para la tabla de vida.

Se elaboraron cuatro tablas de vida, dos para Las Umbrías y dos para Pla de l'Albercoquer durante las generaciones 1999-2000 y 2000-2001. Para cada tabla de vida, el ciclo de *Thaumetopoea pityocampa* se dividió en ocho fases (de huevo a imago), estimándose la densidad y la mortalidad para cada una de las respectivas fases de desarrollo. La disminución en la densidad de las colonias fue el principal estimador de la mortalidad, la cual fue dividida en los diferentes agentes de morbilidad hallados durante los muestreos que abarcaron todo el ciclo biológico de la especie.

Un agente de mortalidad denominado "otras causas" fue asociado a los individuos recolectados en el campo y que murieron en el laboratorio por causas desconocidas. Se denominó como "mortalidad residual" al descenso en la densidad menos la proporción de individuos muertos en las colecciones de muestras. Esta mortalidad incluyó el parasitoidismo desconocido o "residual".

En la estimación de los impactos de los factores de la mortalidad sobre la densidad poblacional hicimos un uso espacial del K-valor para expresar los efectos porcentuales.

- ❖ % Mortalidad Real (MR): Porcentaje de individuos que mueren como una proporción del número de vivos al inicio de la generación.
- ❖ % Mortalidad Aparente (MA): Porcentaje de individuos que mueren en cada estadio como una proporción del número de vivos al inicio del mismo estadio.
- ❖ Tasa de mortalidad marginal (TMM): La proporción de los individuos que serán atacados por un agente si éste hubiera actuado de manera individual en lugar de actuar simultáneamente con otros factores existentes de mortalidad, es decir, TMM es una estimación separada del impacto de los factores simultáneos de mortandad. La tasa de mortalidad marginal o TMM = $1 - (1 - d)^{(di/d)}$, donde d = tasa de ataque de todos los factores y di = tasa de ataque del iésimo factor (ELKINTON *et al.*, 1992). Para factores no simultáneos TMM = MA (BELLOWS *et al.*, 1992).
- ❖ K-valor ó "Fuerza de la mortalidad": Para cada agente de mortalidad, la transformación logarítmica de las tasas de ataque marginal. La adición de todos los k-valor sería la mortalidad total en la generación.

7. Análisis estadístico.

Todos los datos de campo se almacenaron en archivos ofimáticos EXCEL (Microsoft® Office Excel 2003; Microsoft Office Professional Edition 2003; Copyright © 1985-2003 Microsoft Corporation) para su posterior análisis. El tratamiento estadístico de las diferentes variables se llevó a cabo mediante los programas estadísticos STATGRAPHICS PLUS versión 5.1 (Copyright © 1994-2000 Statistical Graphics Corporation), SPSS versión 11.5.1 (Copyright © 1989-2002 SPSS Inc.) y el paquete estadístico R (RCore Team, 2013).

Se estudiaron la independencia, homogeneidad de la varianza, la normalidad y la aditividad de los diferentes parámetros. La normalidad de los datos se comprobó mediante el test de Kolmogorov-Smirnov, siendo transformados en caso contrario (\log , \arcsen , \cos , $\sqrt{\quad}$ ó \arctan). Finalmente, si estas transformaciones tampoco permitieron la normalización de las variables (que nos permitieran aplicar pruebas paramétricas tales como ANOVA o “t-test”), se pasó al uso de pruebas no paramétricas análogas.

Para el estudio de las diferencias en las medias (siempre bajo la asunción de homocedasticidad) se realizaron test de comparación múltiples “post hoc” para detectar que grupos eran significativamente diferentes del resto. En el caso de variables no normales, se utilizó el test U-Mann Whitney para dos muestras, y el test de Kruskal-Wallis para varias muestras. En este caso el estudio “post hoc” se realizó comparando de manera individual los rangos y aplicando la corrección de Bonferroni a los niveles de significación. Los modelos de regresión lineal se utilizaron para explicar los cambios de la variable dependiente en términos de una función lineal de la variable independiente. La regresión también se utilizó como un método para discernir los cambios de la variable dependiente “y” en términos de la variable independiente “x”. Las regresiones múltiples fueron utilizadas para discernir la variación de la variable dependiente “y” en términos de la variación de varias variables independientes “x”. Para determinar si dos variables fueron independientes o covariantes se determinaron los coeficientes de correlación y su significación (correlación de Pearson). Estas pruebas fueron utilizadas con variables continuas y la significación se aceptó al nivel del 5 %.

Finalmente, para el estudio de los niveles de parasitoidismo según las características de las puestas (año, localidad, ubicación en la masa forestal, ubicación en el árbol, etc.), se utilizó el método de “Inferencias Multi-modelo” mediante el paquete estadístico R. Con esta prueba evaluamos el peso de cada variable en los diferentes modelos de regresión; se calcularon todas las combinaciones de variables posibles y se obtuvo el “valor Akaike” (que da un estadístico de verosimilitud que facilita la comparación entre los distintos modelos ajustados) dando un peso a cada variable específica. De todos los modelos posibles, se seleccionaron aquellos que explicaron la variable respuesta en un 95% de nivel de significación. Indicar finalmente que se realizaron GLM (Modelo lineal generalizado) con distribución de Poisson para el caso de variables recuento y distribución binomial o logística en el caso de variables presencia/ausencia.

Se aplicaron modelos aditivos generalizados (GAM) empleando el paquete estadístico “mgcv” de R (RCore Team, 2013). Los GAMs relacionan una variable respuesta con la función de distribución de los predictores. Específicamente, el valor esperado de la variable respuesta se asume por ser descrito como una función de distribución conocida aplicada a la suma de las funciones de distribución de la predicción. Las funciones incógnitas se estimaron a partir de los datos, pudiéndose aproximar varios modelos para la variación de las observaciones respuesta acerca de sus valores esperados (HASTIE & TIBSHIRANI, 1990; WOOD, 2006). Se utilizó una distribución gaussiana con una función de “identidad de relación” basada en el criterio de información Akaike – una medida basada en la probabilidad del modelo de ajuste, AIC (AKAIKE, 1974) –. Las funciones de distribución fueron

representadas utilizando una regresión de “splines penalizados”, y los parámetros de ajuste fueron escogidos en orden a minimizar la validación generalizada de los puntos de corte (WOOD, 2008). Para evitar un número excesivo de pruebas, los términos de distribución se restringieron a cuatro.

La importancia de cada variable predictora en el modelo GAM fue evaluada calculando para cada variable respuesta todas las posibles combinaciones de hasta 1-6 predictores no categóricos. Debido a que los mejores modelos son a menudo muy similares (WHITTINGHAM *et al.*, 2006), se seleccionaron aquellos con un peso Akaike acumulativo del 0,95 (un 95% de nivel de confianza) (ver BURNHAM & ANDERSON, 2002; JOHNSON & OMLAND, 2004 para obtener más detalles). Además, se evaluó la importancia de cada predictor basándonos en sus funciones de distribución.

Se consideró que las variables predictoras importantes a un 95% de nivel de confianza tendrían una relación consistente con la variable respuesta, y que la región de confianza de la distribución podría no incluir el cero siempre (WOOD & AUGUSTIN, 2002). La aproximación mediante la inferencia multi-modelo podría resultar especialmente adecuada en el presente estudio porque evita los prejuicios y defectos del método de las regresiones múltiples “paso a paso”. Tales problemas podrían presentarse en estudios de la misma índole que el que nos ocupa, ya que se exploran muchas variables predictoras potenciales (WHITTINGHAM *et al.*, 2006).

En resumen, con este método el valor Akaike sirve para seleccionar de todos los modelos posibles (por ejemplo si hay 4 variables explicativas se dan un total de 6 modelos, sin contar con las interacciones), los mejores en base a aquellos que dan un AIC menor. De todos los modelos, se recalculó su precisión ponderando los AIC de manera que la suma total fuese 1 (AIC ponderados a 1). Según esta ponderación, se seleccionaron los modelos que sumaron 0,95 (o sea una probabilidad del 95% de seleccionar el mejor modelo); una vez hecho ésto, se evaluó dentro de cada modelo de este subgrupo del 95%, cuales eran las variables explicativas integrantes y en función de ésto se les dio un peso.

RESULTADOS.

1. Áreas de estudio. Características de la masa forestal.

A partir de las dimensiones de los árboles hospedadores de la procesionaria del pino pudimos aproximar las características generales de las diferentes masas forestales en estudio. El análisis estadístico de los parámetros dendrométricos nos ayudó a diferenciar tres grupos homogéneos en cuanto a la estructura de la floresta. Por una parte, las áreas de Loma Valluenga y Los Ances diferenciándose de La Jarilla y Las Umbrías dentro de Los Serranos, y por otra parte Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija en la Sierra Calderona como ente forestal claramente diferenciado del resto (Figura 15).

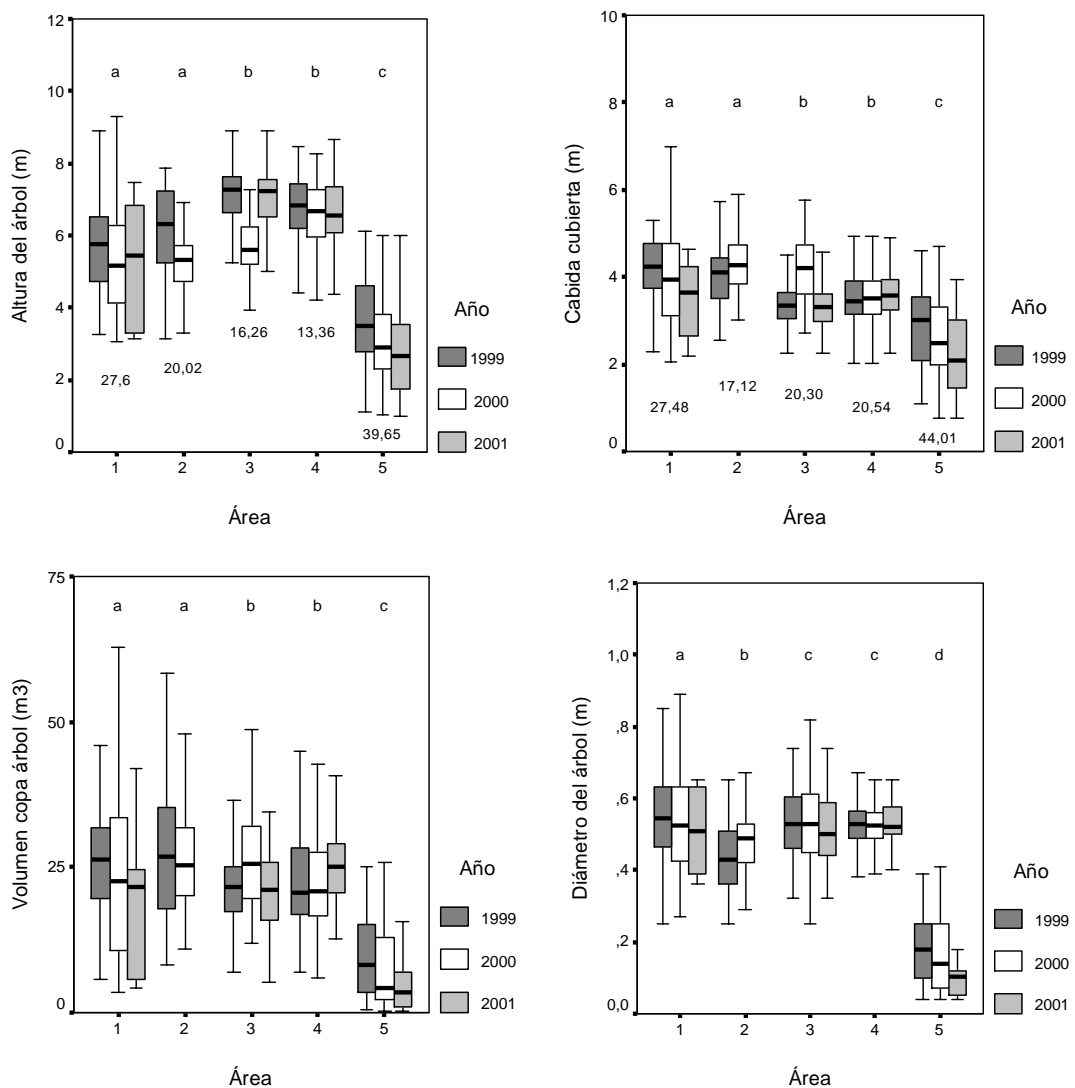


Figura 15. Características dendrométricas de las masas forestales. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0,005$ para área, después de la corrección de Bonferroni). Las cajas representan el 25% y el 75% de los percentiles y las barras de error indican la dispersión muestral. La línea horizontal corresponde al valor de la media muestral. Los valores numéricos que aparecen en la parte inferior de cada grupo de cajas hacen referencia al Coeficiente de variación de la muestra (CV). Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Las masas forestales de Los Serranos estuvieron básicamente formadas por repoblados de *Pinus nigra salzmanii*, con algunos rodales de *Pinus sylvestris* (caso de Los Ances y Las Umbrías), *Pinus nigra austriaca* (subespecie autóctona asilvestrada presente tan sólo en Los Ances) y ejemplares dispersos de *Pinus halepensis* (Los Ances y Las Umbrías). Respecto a los pinares de la Sierra Calderona, fue únicamente la especie *Pinus halepensis* la que integró estas masas de carácter monoespecífico.

Respecto al origen y naturaleza de las masas arbóreas podríamos diferenciar tres grupos, Loma Valluenga y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (de origen natural irregular y regeneración espontánea), Los Ances (con zonas naturalizadas y amplias repoblaciones) y La Jarilla-Las Umbrías (como repoblados homogéneos continuos) (Tabla 13).

Área	Superficie	Especie	% Cubierta	Distribución	Origen	% < 3m
1	565	<i>Juniperus thurifera</i>	10	Diseminada/aleatoria	Natural irregular	20
		<i>Pinus nigra</i>	60	Uniforme/grupos	Natural irregular	20
		<i>Quercus ilex</i>	30	Diseminada/aleatoria	Natural irregular	10
2	215	<i>Juniperus thurifera</i>	20	Diseminada/aleatoria	Natural regular	10
		<i>Pinus nigra</i>	25	Uniforme	Artificial	0
		<i>Quercus ilex</i>	20	Diseminada/aleatoria	Natural regular	50
3	65	<i>Pinus nigra</i>	75	Uniforme	Artificial	0
4	90	<i>Pinus nigra</i>	80	Uniforme	Artificial	0
		<i>Pinus sylvestris</i>	10	Uniforme	Artificial	0
5	10	<i>Pinus halepensis</i>	40	Uniforme/grupos	Natural irregular	40
		<i>Ceratonia siliqua</i>	5	Diseminada	Artificial	0
		<i>Olea europaea</i>	5	Diseminada	Artificial	0

Tabla 13. Fisonomía de las masas forestales. Área 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 =La Jarilla; 4 = Las Umbrías; 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija. En el caso de las áreas de Los Serranos, los datos procedieron del inventario forestal de la Conselleria de Medi Ambient. **Superficie:** extensión en ha del área de estudio. **% Cubierta:** porcentaje de superficie bajo cubierta de arbolado. **% < 3m:** porcentaje de pies con menos de 3 m de alzada.

En cuanto a la diversidad de las masas, en la Tabla 14 podemos observar como Loma Valluenga, Los Ances y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija presentaron los valores más altos para el Índice de Diversidad de Margalef (D_{MG}) (ver Anexo I), con clases diamétricas propias de pinares maduros o en franca regeneración, estructura vertical bien diferenciada (masas muy "dinámicas" tal y como reflejan la importancia de los regenerados y el número de estratos), y con un factor de competencia que indicaría una clara tendencia a la laxitud de las interferencias entre pies (masas abiertas o por grupos).

En contraposición, las áreas de La Jarilla y Las Umbrías manifestaron índices de diversidad bajos, con un nivel de estratificación poco importante (Tabla 14 y Figura 16) (propio de masas forestales coetáneas con clases de edad homogéneas), regenerado inexistente o marginado a la periferia de los repoblados, como consecuencia del carácter continuo de la masa adulta que impediría el crecimiento a cubierta del arbolado (factor de competencia que indicaría portes altos y estrechos como consecuencia de los marcos de plantación uniformes).

Los inventarios botánicos llevados a cabo durante el período de estudio nos permitieron evaluar una mayor diversidad en las masas de origen natural o primario, caracterizando masas de naturaleza mixta y de carácter irregular ideal o en equilibrio, en la que estuvieron presentes todas las clases de edad, con íntima mezcla de pies y densidad decreciente con la edad.

Área	Nº de estratos	Clase diamétrica	Regenerado	Competencia	D _{MG}
1	3	0,5	Abundante	0,76	6,11
2	3	0,45	Intermedia	0,76	6,9
3	1	0,4	Nula	0,6	2,68
4	1	0,57	Nula	0,55	4,12
5	4	0,15	Abundante	0,85	5,82

Tabla 14. Diversidad estructural y específica de las masas forestales. Área 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías; 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija. **Nº estratos** = Disposición de las copas de las clases dominantes en la masa forestal. **Competencia** = Longitud de la copa viva/altura del árbol. **Clase diamétrica** = Diámetro normal del tronco de la clase dominante. **Regenerado** = Área cubierta por las especies con más de un año de vida y con menos de 1,3 m de alzada (Abundante = 30-80%; Intermedia = 10-30%; Nula = ausencia de regeneración). **D_{MG}** = Índice de diversidad de Margalef.

En el caso de la Sierra Calderona, las masas de *Pinus halepensis* se situaron en zonas de cultivo baldías en las cuales todavía se podían distinguir los marcos de plantación de olivos y algarrobos, invadiendo las zonas agrarias a partir de pies maduros ubicados en la periferia de las explotaciones (pies dominantes en el exterior y regenerado estratificado hacia el centro de la masa). Este tipo de formaciones mostraron una fisonomía característica en masas irregulares por bosquetes de extensión media (con cabida superior a 0,5 ha) y sin posibilidad de agrupación por proximidad de edades entre colindantes.

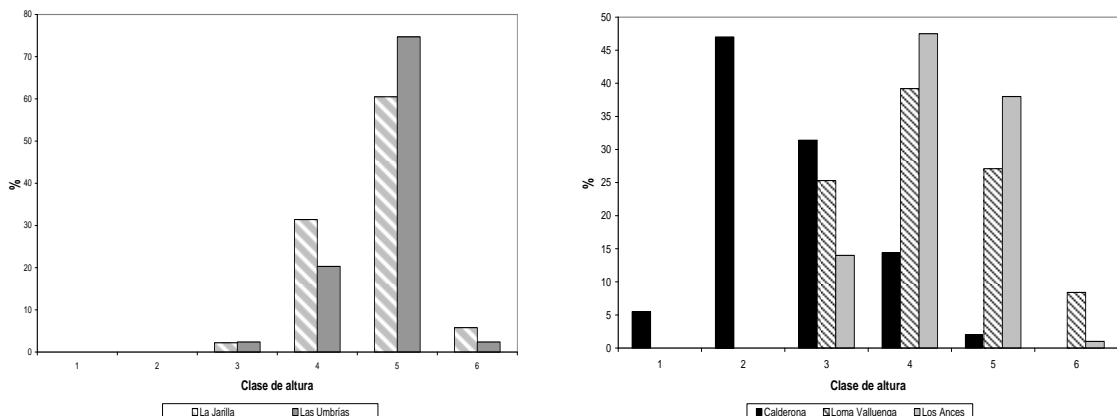


Figura 16. Frecuencia relativa de las clases de altura en metros de los pinares estudiados.

Por otra parte, a excepción de Los Ances en donde los repoblados se establecieron en una ceja de monte (tal vez la discontinuidad del terreno permitió una naturalización progresiva del pinar y un aumento de la diversidad), en el resto de áreas (La Jarilla y Las Umbrías) se ubicaron sobre llanuras cerealistas abandonadas, mostrando un ecotono muy antropizado y homogéneo.

2. Dinámica poblacional. Niveles de infestación.

El estudio de la densidad, y distribución de los nidos de invierno, en las diferentes masas forestales nos mostró diferencias representativas tanto entre áreas como entre años (Figura 17). Así, tan sólo Las Umbrías y Pla de l'Albercoquer mostraron diferencias significativas en los niveles de plaga (U de Mann-Whitney, $Z=-4,159$; $p<0,005$ y $Z=-3,467$; $p<0,005$ respectivamente). A excepción de Las Umbrías, en donde se pudo estudiar una población en clara fase de gradación positiva, el resto de áreas se vieron afectadas por gradaciones negativas de tipo gradual (Loma Valluenga) o súbitas (Los Ances, La Jarilla y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

En cuanto a las variaciones interanuales en la densidad de plaga, el descenso de los niveles de infestación fue de carácter genérico y muy acusado hacia el año 2000, siendo Las Umbrías la única zona no afectada.

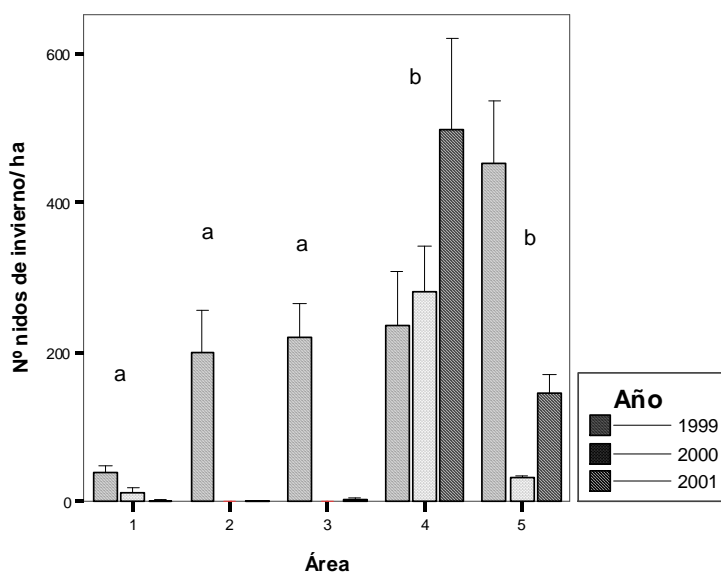


Figura 17. Variaciones en la densidad de nidos de invierno en las áreas de estudio. Las barras representan la media muestral (+Desviación típica). Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Loma Valluenga fue el área que mostró los niveles de infestación más bajos para todo el período de estudio ($18,05 \pm 19,90$ nidos/ha, $n=12$) (media \pm desviación típica, tamaño muestral) de tal manera que hacia el año 2001 el número de nidos decreció tanto que fue difícil su muestreo. Las estimaciones máximas en esta área llegaron a los 56 bolsones/ha en las orientaciones Sur-Oeste de la masa forestal (año 1999), y sin embargo, dos años después se situaron en torno a 1,1 bolsones/ha en las mismas orientaciones (Figura 18).

Los Ances ($66,75 \pm 114,16$ nidos/ha; $n=12$) y La Jarilla ($73,91 \pm 117,5$ nidos/ha; $n=12$) pasaron de mostrar niveles de infestación importantes (entre 100 y 320 nidos/ha en el año 1999), a manifestar descensos drásticos de población en todas las orientaciones de la masa forestal. Este hecho circunstancial hizo que los estudios de seguimiento de la fenología de la plaga se tuvieran que abandonar por falta de muestras en ambas áreas.

En Las Umbrías ($338,5 \pm 201,03$ nidos/ha; $n=12$) la población de procesionaria del pino se incrementó de manera gradual a lo largo y ancho de toda la repoblación, con defoliaciones importantes sobre todo en la orientación Sur. Fue en esta zona, en donde se pudo estimar el máximo de densidad poblacional para todo el período de estudio, llegando a 820 nidos/ha.

Respecto a las áreas situadas en la Sierra Calderona ($209,33 \pm 207,23$ nidos/ha; $n=12$), pudimos estimar un descenso de población semejante en magnitud a Los Ances y La Jarilla. De unos 451,2 bolsones/ha de promedio para el año 1999, se pasó a unos 30 bolsones/ha en el 2000. Sin embargo, y a diferencia de las zonas anteriormente citadas, durante el año 2001 se pudo apreciar una rápida recuperación de la población pasando a unos 150 bolsones/ha de promedio.

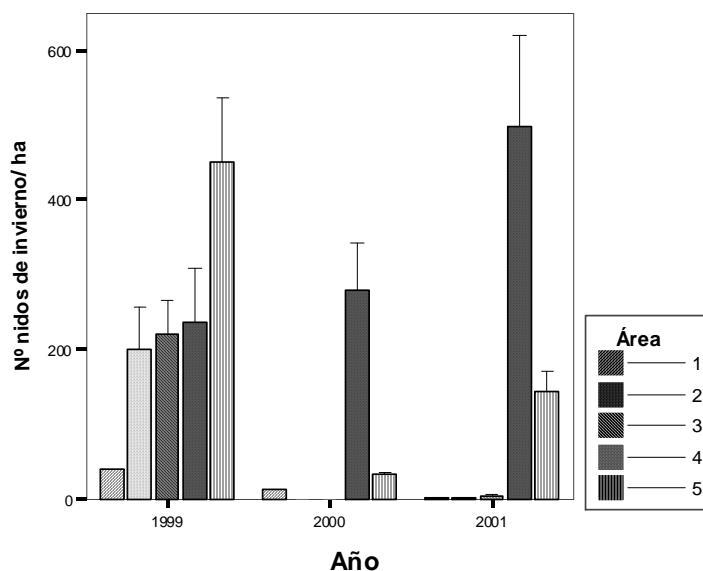


Figura 18. Variaciones interanuales en la densidad de nidos de invierno. Las barras representan la media muestral (+Desviación típica). Debido a la ausencia de casos completos durante los años 2000 y 2001 no pudimos aplicar la prueba estadística U de Mann-Whitney. Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

La orientación Sur ha sido el cuadrante más afectado por la procesionaria del pino en todas las masas forestales estudiadas (Figura 19) a excepción de La Jarilla, en donde el lepidóptero fue más frecuente hacia el cuadrante Este. No se encontraron diferencias significativas entre áreas en cuanto al sector atacado.

La tendencia de las poblaciones estudiadas fue la de aumentar la frecuencia en el Sur de la masa forestal, balancear el nivel de incidencia entre los sectores Este y Oeste, y hacerse poco patente en el sector Norte. Sin embargo, en años con niveles de infestación elevados, la plaga también pudo llegar a afectar de manera importante las orientaciones menos susceptibles "a priori" (exposiciones Norte) como sería el caso de Las Umbrías, y Pla de l'Albercoquer - Corral de Pija.

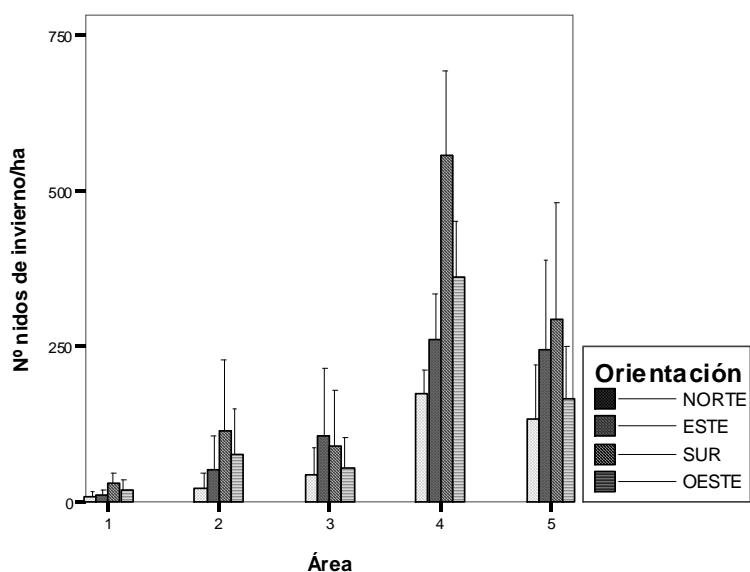


Figura 19. Frecuencia o número de nidos de invierno según la orientación en la masa forestal. Las barras representan la media muestral (+Desviación típica). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

En los repoblados de tipo denso (500-1000 pies/ha), como algunas áreas de Los Serranos, la procesionaria del pino centró su actividad principalmente en los árboles de la periferia o los pies aislados. Sin embargo, y tal como pudimos observar en Las Umbrías, con el avance de la fase de gradación positiva la plaga fue capaz de invadir áreas interiores de la masa y colonizar aquellos sectores menos favorables para su asentamiento. Así, durante los meses de febrero y marzo del año 2001, una parte importante del sector Suroeste de Las Umbrías quedó completamente defoliado, con claros síntomas de transición hacia una fase culminatoria.

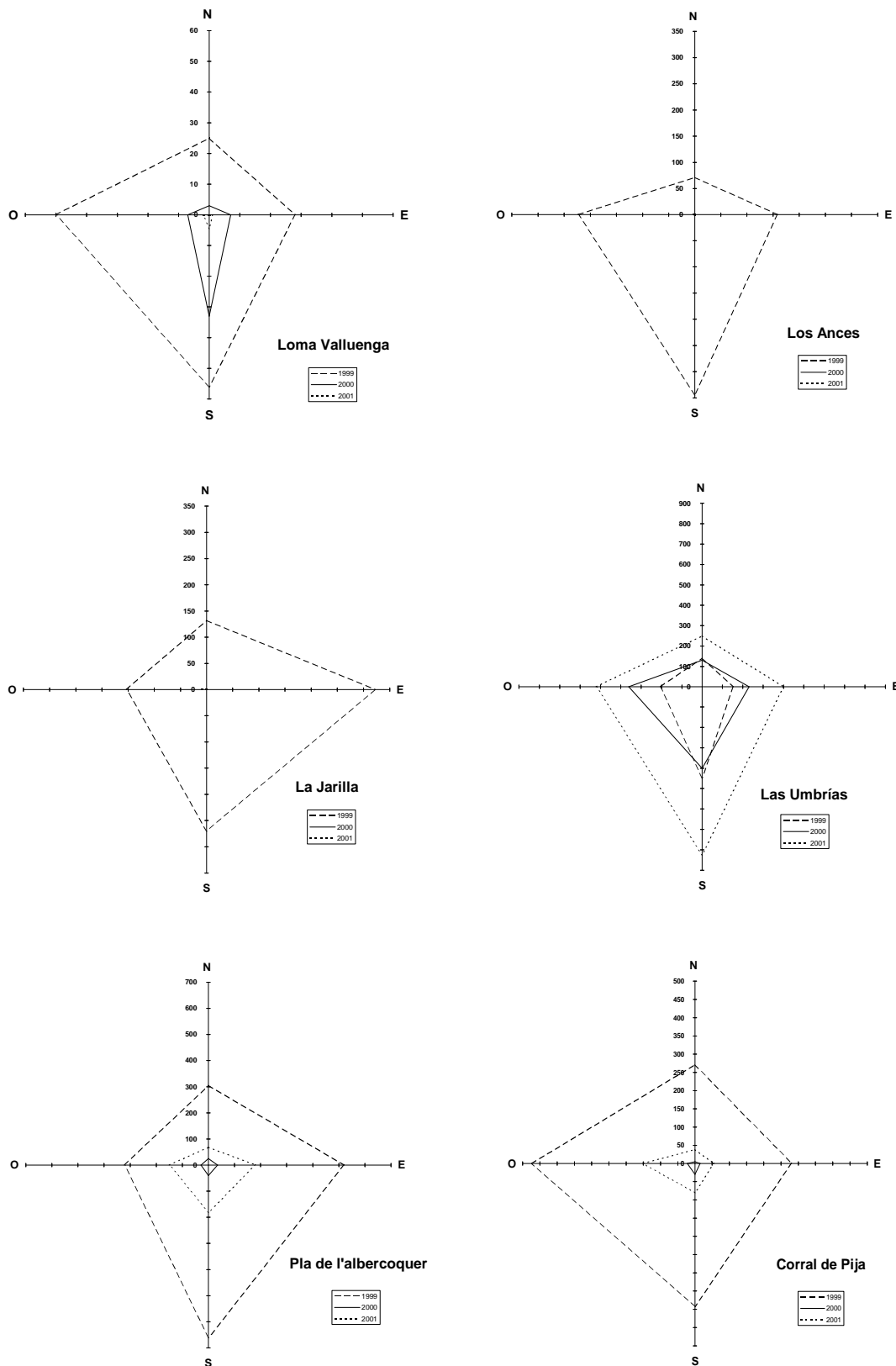


Figura 20. Evolución interanual de los niveles de infestación según la orientación en la masa forestal. Los valores representan el número de nidos de invierno/ha.

En Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, con sus pinares irregulares y discontinuos, la procesionaria del pino pudo instalarse indistintamente en todos los sectores de la masa forestal (Figura 20). Las defoliaciones afectaron sobre todo a los pies más jóvenes que quedaron completamente despojados de sus cubiertas de acículas, y durante los años 2000 y 2001 pudimos comprobar como un alto porcentaje de los árboles afectados se secaron al no poder recuperar su vigor.

3. Ciclo biológico de *Thaumetopoea pityocampa*.

3.1 Trampas de feromonas y capturas de imagos.

El total de capturas (número de imagos macho) mostró diferencias características entre las áreas de estudio (Figura 21), siendo sensiblemente mayor en la Sierra Calderona (169,28 ± 117,29, n=18) que en Los Serranos (82,73 ± 47,99, n=36). Además, la comparación de las medianas para el total de capturas por trampa según el año evidenció un descenso significativo ($p < 0,016$) entre 1999 y 2000 (108,87 ± 71, n=51) y 2001 (42,47 ± 31,15, n=30). Dicho descenso en la amplitud del vuelo de los imagos afectó de manera generalizada a todas las áreas.

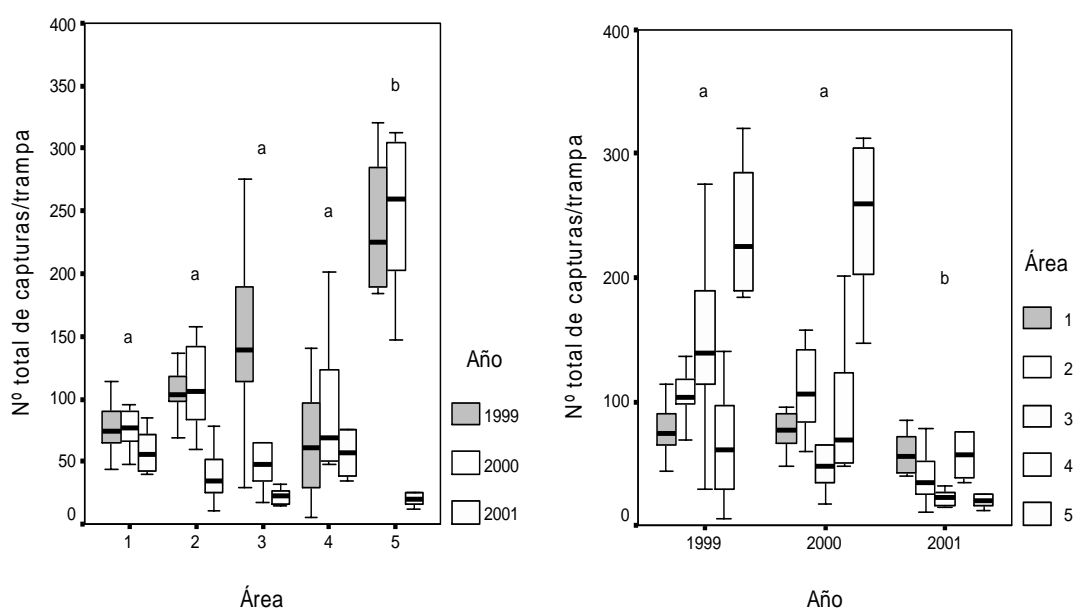


Figura 21. Número total de capturas de imagos macho de *Thaumetopoea pityocampa* agrupadas según el área y el año de estudio. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). Las cajas representan el 25% y el 75% de los percentiles y las barras de error indican la dispersión muestral. La línea horizontal corresponde al valor de la media muestral (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

También pudimos diferenciar entre áreas que mostraron variaciones interanuales en las capturas de tipo gradual (Loma Valluenga y Las Umbrías), y aquellas cuya tendencia fue experimentar descensos súbitos en el cómputo total de machos capturados (Los Ances, La Jarilla y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija). Así, se pudo registrar en La Sierra Calderona el máximo y el mínimo de capturas para todo el período de estudio.

El análisis de regresión múltiple del número total de capturas respecto a las variables de ubicación y posición de las trampas no evidenció ninguna dependencia significativa para un nivel $\alpha=0,05$. Así factores como la altura ($t=-1,687$; $p=0,094$), la situación en la masa forestal ($t=0,453$; $p=0,651$) y la orientación ($t=-1,150$; $p=0,252$) de la trampa de feromonas, o el grado de infestación ($t=1,662$; $p=0,099$) presente en la masa forestal, no influyeron aparentemente en el nivel de capturas de imagos.

3.2 Curvas de vuelo.

La evolución de las curvas de vuelo de *Thaumetopoea pityocampa* mostró diferencias evidentes tanto en la duración de los períodos de actividad como en la magnitud y distribución de las capturas. Así, pudimos constatar la aparición de varios máximos en una misma curva, desplazamientos de los picos de hasta 15 días y variaciones importantes en la duración de los períodos de actividad.

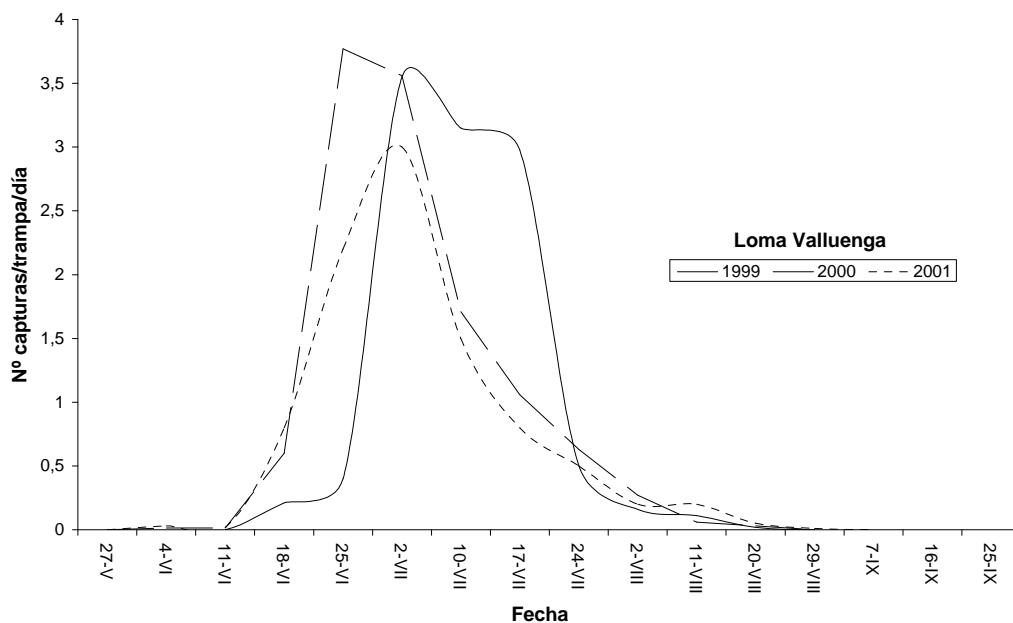


Figura 22. Evolución de las capturas de imagos en Loma Valluenga.

En Loma Valluenga (Figura 22) los machos iniciaron su actividad hacia mediados del mes de junio, y el período de vuelo se extendió hasta finales de agosto y principios de septiembre. El máximo de capturas se dio hacia la última semana de junio en el año 1999, y la primera semana del mes de julio en los años 2000 y 2001. Las tres curvas de vuelo mostraron tendencias similares, aunque la correspondiente al año 2001 mostró un menor número de capturas. Los máximos se situaron en torno a 3 – 4 machos por trampa y día, siendo esta área la que registró el menor número de capturas por trampa para todo el período de estudio ($78,12 \pm 32,33$ machos, $n=26$) (media \pm desviación típica, tamaño muestral).

En Los Ances (Figura 23), el período de vuelo se inició desde la primera mitad de junio hasta mediados de septiembre, registrándose los máximos entre la última semana de junio y la primera mitad de julio ($91,92 \pm 39,47$ machos, $n=26$). En este caso, las curvas difirieron claramente tanto en tendencia como en amplitud e intensidad, pudiéndose apreciar capturas importantes en los años 1999 y 2000 (con máximos de 4 y 4,7 machos por trampa y día respectivamente), y un descenso crítico durante el año 2001 que situó el máximo de capturas en 1,5 machos por trampa y día. Para este mismo año también se pudo observar como, junto al descenso de capturas, se dio un retraso significativo en la fecha del máximo.

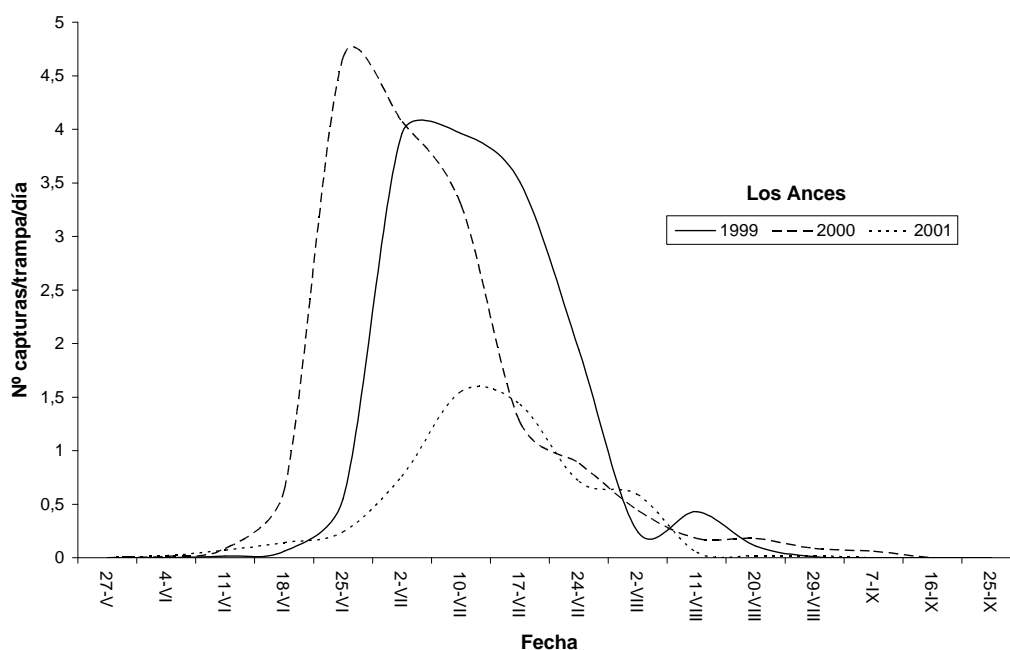


Figura 23. Evolución de las capturas de imagos en Los Ances.

En La Jarilla (Figura 24), las tres curvas tuvieron su inicio hacia la segunda mitad de junio, siendo la curva correspondiente al año 1999 la que registró una mayor actividad en capturas, con un máximo centrado hacia mediados de julio (5,5 machos por trampa y día) y una cola bien marcada que se extendió desde agosto hasta mediados de septiembre. Sin embargo, los años 2000 y 2001 presentaron máximos centrados hacia principios de julio (3,5 y 3,0 machos por trampa y día respectivamente) y colas con áreas menos marcadas, cesando las capturas hacia mediados de agosto ($86,46 \pm 75,74$ machos, $n=26$). Si bien las tendencias de las curvas se ajustaron a un patrón similar, se hizo muy patente el descenso gradual en el número de capturas a lo largo del período de estudio. El número promedio de machos por trampa osciló entre los 28 y los 151 individuos.

En el caso de las Umbrías (Figura 25), el período de vuelo se inició hacia la primera mitad de junio para los tres ciclos de estudio. En los años 1999 y 2000 la curva declinó hacia finales de agosto, mientras que para 2001 se extendió hasta mediados de septiembre ($74,42 \pm 44,45$ machos, $n=36$). Los máximos de las curvas de vuelo de los años 1999 y 2000 se centraron hacia mediados de julio (en torno a 4 capturas por trampa y día) mostrando comportamientos similares. Sin embargo, la curva de vuelo del año 2001 mostró una disimetría muy marcada con dos máximos casi de la misma magnitud, uno hacia la primera mitad de julio (2,2 capturas por trampa y día), y otro a principios de agosto (1,8 capturas por trampa y día). También es de destacar el descenso global en el número de capturas a lo

largo del período de muestreo, y de manera más marcada en la curva del año 2001. El promedio de machos capturados por trampa osciló entre 71 y 90 individuos.

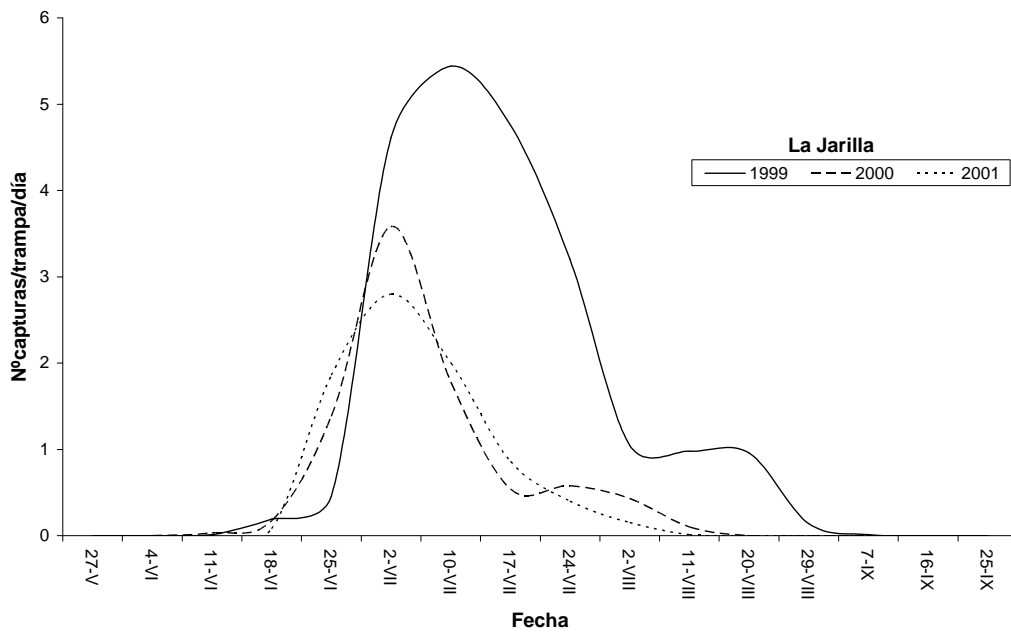


Figura 24. Evolución de las capturas de imagos en La Jarilla.

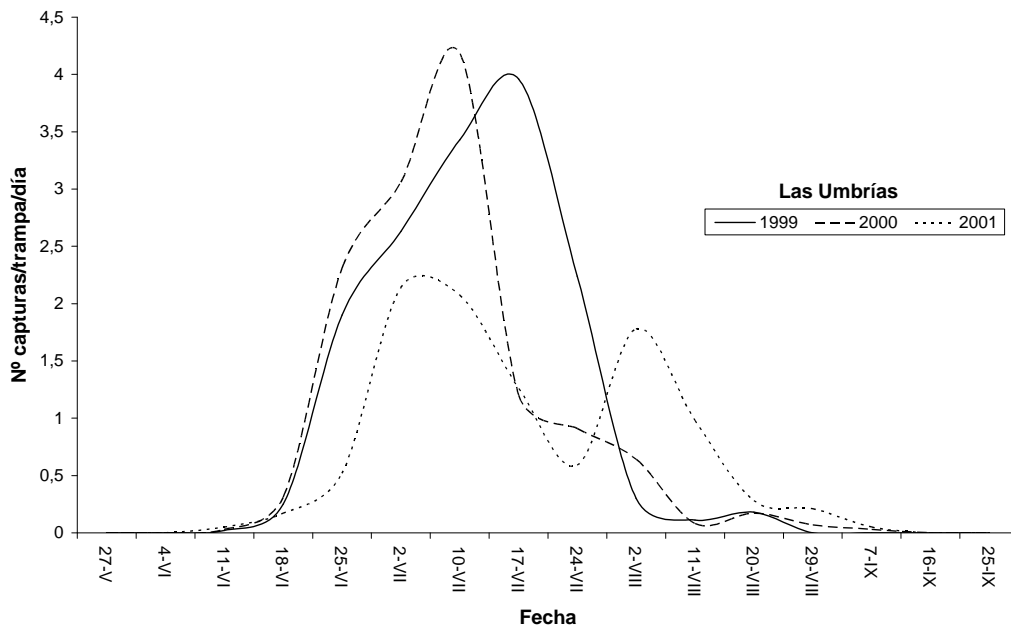


Figura 25. Evolución de las capturas de imagos en Las Umbrías.

Respecto a las áreas situadas en la Sierra Calderona, los máximos se establecieron hacia mediados de agosto (unos 30 - 35 días después que los picos registrados en las áreas de Los Serranos), y fueron coincidentes para los tres años de estudio. Se pudo apreciar un aumento sensible en el número de capturas por trampa entre los años 1999 y 2000, observándose un descenso crítico en el número de capturas hacia el verano del año 2001. Los períodos de vuelo se extendieron desde mediados de junio y principios de julio hasta finales de agosto y primera mitad de septiembre, excepto para el año 2001 en el cual las capturas se dispersaron en un período mucho más amplio que varió desde principios de mayo hasta finales de septiembre.

Las colas de la gráfica se acentuaron hacia la izquierda de la campana de la curva (inicio del período de vuelo) para los tres años de estudio, a diferencia de las curvas de Los Serranos en las cuales las colas tuvieron tendencia a situarse hacia el final del período de actividad (Figura 26). Fue en estas áreas en donde se registró el número más elevado de capturas (8,5 capturas por trampa y día) y también el número mínimo de capturas (0,9 capturas por trampa y día) ($169,28 \pm 117,29$ machos, $n=18$).

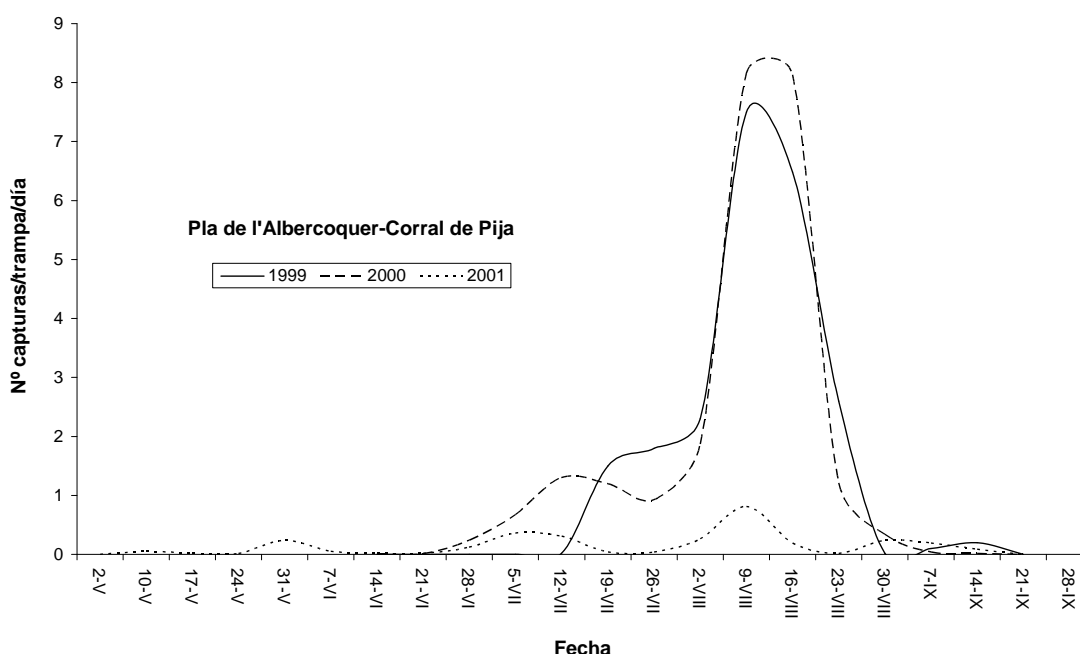


Figura 26. Evolución de las capturas de imagos en Pla de l'Albercoquer – Corral de Pija.

El estudio de las emergencias de los imagos mostró como la curva de los machos se inició unos 15 días antes que la de las hembras en el caso de Los Serranos, y unos 25 días en el caso de la Sierra Calderona (Figuras 27 y 28). También los patrones de proterandria han mostrado dinámicas diferentes ya que mientras en Las Umbrías las emergencias fueron de carácter progresivo durante los 2 meses que duró el período de actividad, en la Sierra Calderona las emergencias fueron de carácter súbito (muy patente en el caso de los machos), completándose el período de vuelo en apenas 1 mes.

En ambas localidades, cuando se alcanzó el máximo de emergencias para las hembras, prácticamente todo el contingente de machos ya estaba disperso por el pinar; por el contrario, el máximo de la curva de los machos coincidió tan solo con un 6 - 7% de hembras disponibles para la cópula. Finalmente, cabe destacar el máximo truncado observado en la curva de emergencias de las

hembras para el área de Las Umbrías, y que podría ser debido a condiciones meteorológicas adversas al vuelo.

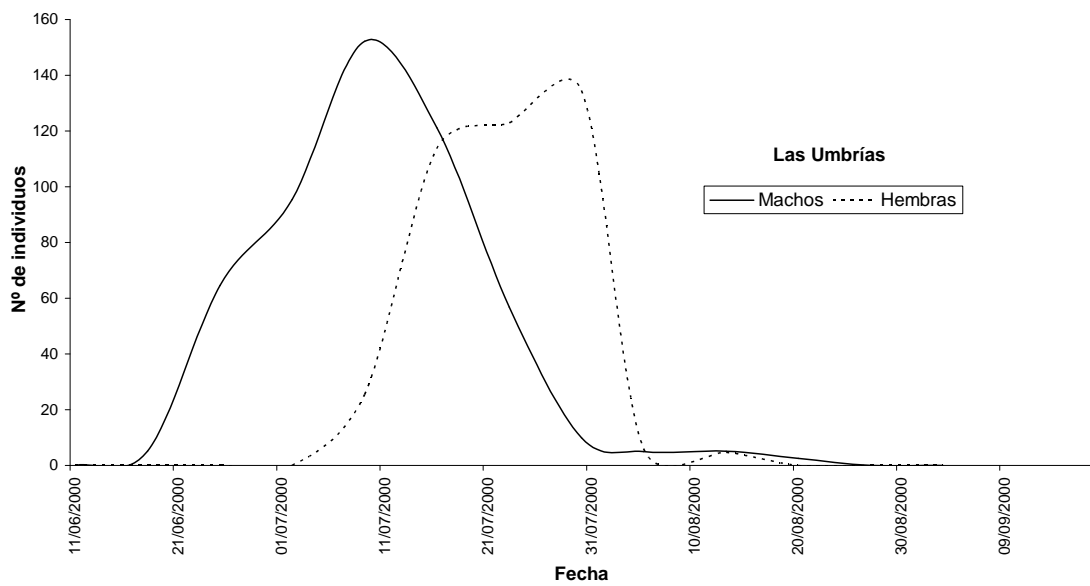


Figura 27. Distribución de las emergencias de imagos en Los Serranos.

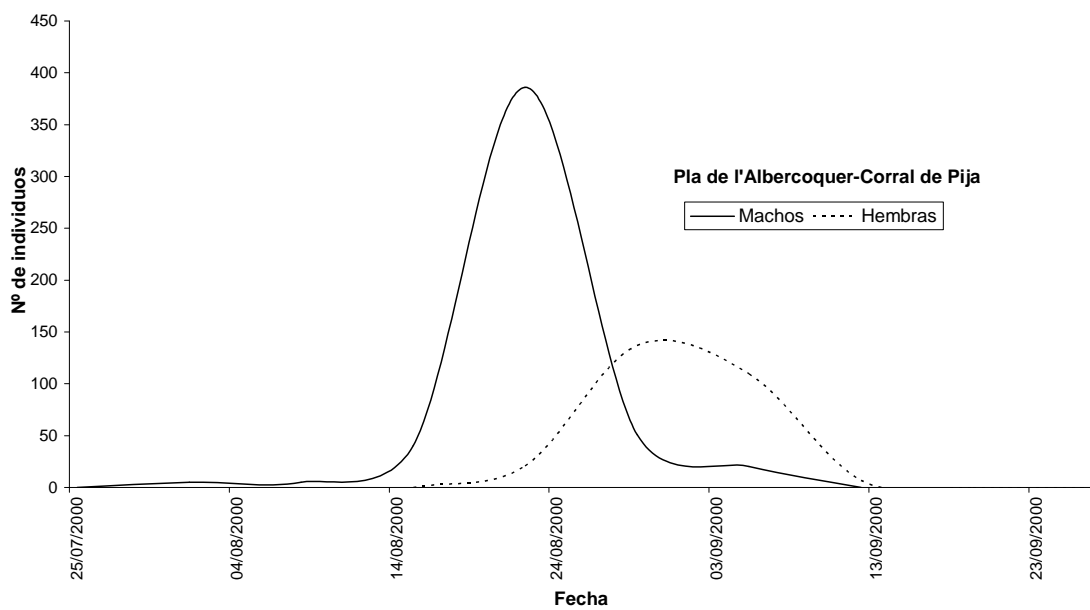


Figura 28. Distribución de las emergencias de imagos en la Sierra Calderona.

3.3 Período de puesta.

En Las Umbrías se pudo constatar la puesta desde mediados de junio hasta finales de julio, en un período de aproximadamente unos 45 días de duración (Figura 29). Por otra parte, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija el período de puesta duró aproximadamente unos 30 días, desde mediados de agosto hasta mediados de septiembre. En ambas zonas, las fechas de inicio del período de puesta se conservaron en gran medida presentando tan sólo variaciones de unos 7 días para los tres años de estudio.

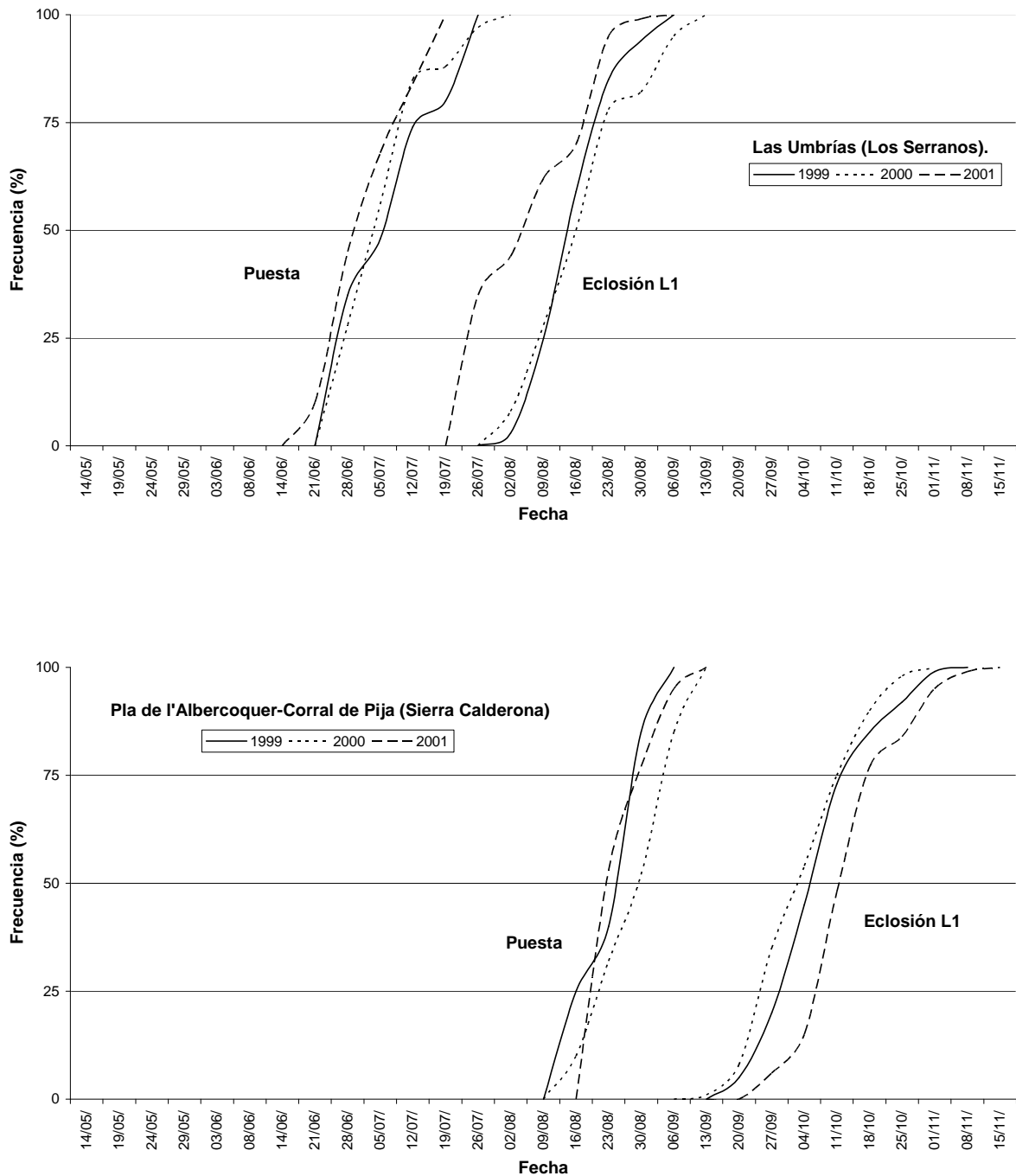


Figura 29. Períodos de puesta y eclosión en las áreas de estudio.

Mientras en Las Umbrías el 50% de las puestas de huevos se obtuvieron hacia la última semana de junio y primera de julio, en Pla de l'Albercoquer - Corral de Pija este valor se alcanzó hacia la última semana de agosto, aproximadamente unos 2 meses después. Destacar las sinuosidades más o menos patentes en las curvas de puesta de Las Umbrías durante los años 1999 y 2000, y en menor medida en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija durante el año 1999.

Respecto a los períodos de eclosión de los huevos pudimos observar como en Las Umbrías, se encontraron los primeros agregados de orugas hacia mediados de julio, unos 30 - 35 días después del inicio de las oviposiciones. El 50% de eclosiones quedó fijado hacia mediados de agosto para los años 1999 y 2000, y para el año 2001, este valor se adelantó unos 15 días. En Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija las eclosiones se iniciaron a mediados del mes de septiembre alcanzándose el 50% hacia la primera mitad de octubre, con variaciones interanuales de hasta 7 días.

3.4 Ubicación de las puestas de huevos.

Altura de la puesta. El estudio de la distribución en altura de las puestas mostró diferencias significativas ($p < 0,005$) entre las diferentes áreas de estudio. Así, pudimos apreciar un primer grupo homogéneo (Figura 30) en las áreas de Loma Valluenga – Los Ances – La Jarilla, en las cuales la media estuvo en torno a 2,5 metros; por otra parte, las alturas registradas en Las Umbrías y en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija fueron sensiblemente menores, y no se apreciaron diferencias interanuales significativas. Estos resultados, podrían estar relacionados por una parte con la estructura de las masas forestales, y por otra con el comportamiento de vuelo de la procesionaria del pino.

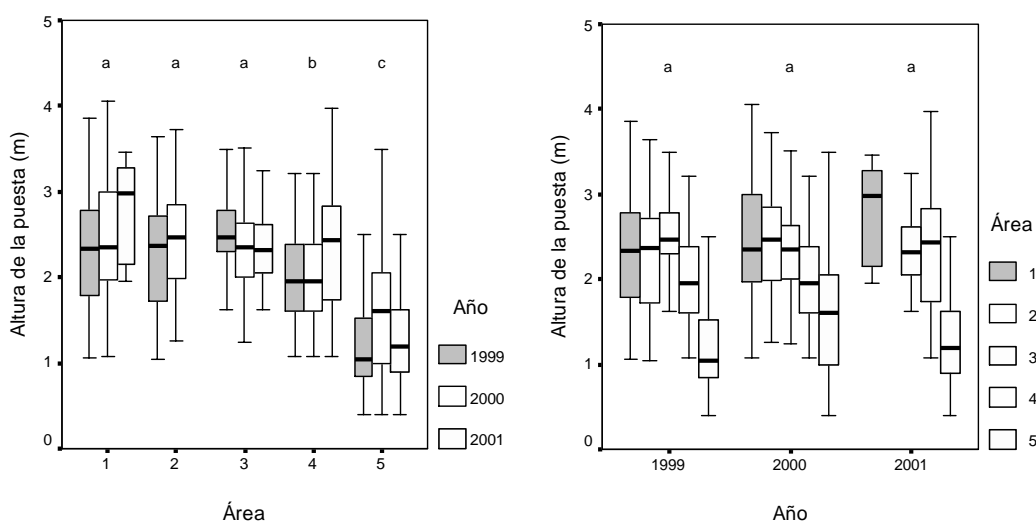


Figura 30. Distribución de las puestas según la altura. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). Las cajas representan el 25% y el 75% de los percentiles y las barras de error indican la dispersión muestral. La línea horizontal corresponde al valor de la mediana (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

En el caso de las áreas de Los Serranos, las prácticas de silvicultura periódicas, consistentes en la poda de las ramas inferiores de los pinos, podrían inducir el aumento en la altura de las puestas; una evidencia de esto podría ser que en Las Umbrías, única zona de Los Serranos en donde el mantenimiento silvícola no afectó a toda la masa, la media de altura fue menor que en el resto de áreas de características semejantes. Por otra parte, en el área de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, en donde el manejo del bosque fue inexistente, el nivel de altura de puesta fue el menor de todas las áreas estudiadas.

Respecto al comportamiento de puesta de la procesionaria del pino, parece que ésta manifestó una clara tendencia a situar los huevos en las partes inferiores de la copa de los pinos. Así, tanto la proporción de puestas recuperadas, como de puestas observadas, fue significativamente inferior en el tercio superior del follaje de los árboles muestreados.

Distancia puesta-tronco. Respecto a la distribución de las puestas en el plano horizontal, mientras en Los Serranos las hembras manifestaron una clara tendencia a ovipositar en los ápices de las ramas, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija las puestas estuvieron más repartidas a lo largo de toda la longitud de éstas, con una importante presencia en el sector medial (Figura 31). Del mismo modo se encontraron diferencias interanuales evidentes en la distribución radial de las puestas, que vinieron acentuadas por las variaciones observadas en la Sierra Calderona durante los tres años de estudio.

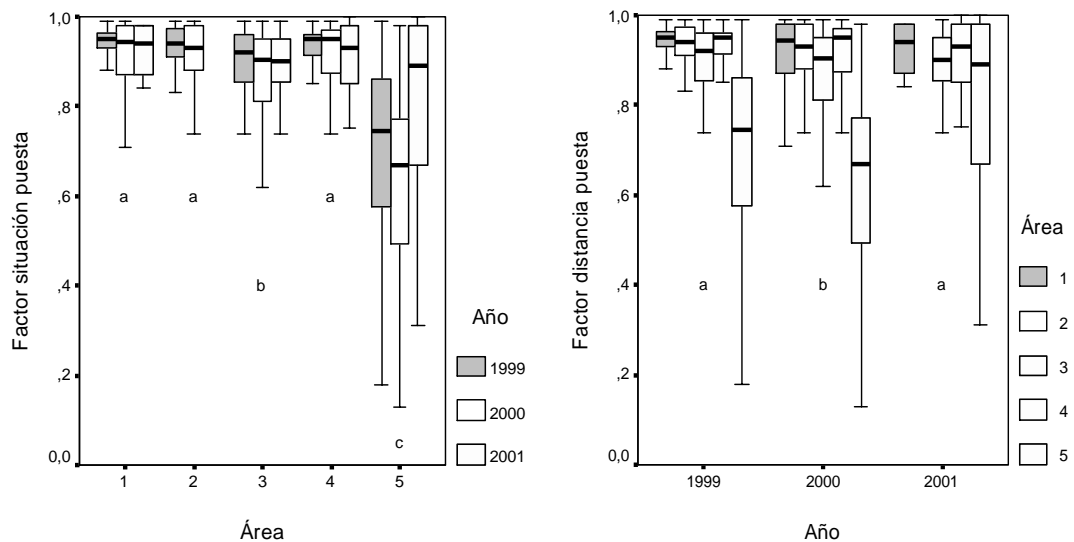


Figura 31. Distribución de las puestas en el plano horizontal (distancia al tronco). Los grupos de cajas con la misma letra en la parte inferior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Orientación de la puesta. Prácticamente todo el contingente de huevos se halló en el sector 120–240 grados de la copa de los pinos hospedadores (Figura 32). El análisis estadístico no evidenció diferencias para las medianas de las orientaciones entre áreas de estudio ($\chi^2=14,82$; $gl=4$; $p=0,005$), encontrándose únicamente diferencias significativas entre La Jarilla y Las Umbrías ($Z=-3,11$, $p=0,002$). Así, tan sólo podríamos destacar el cambio de sector “SO – S” a “S – SE” en Loma Valluenga, y el cambio de sector “S – SE” al sector “SO – O” en Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija.

Respecto a las variaciones interanuales, si que se pudieron constatar diferencias representativas ($\chi^2=21,51$; $gl=2$; $p=0,001$), siendo los cambios en los sectores de puesta de Las Umbrías y Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija acontecidos en el año 2001 ($p=0,001$), los que marcaron las diferencias respecto a las tendencias observadas en años anteriores.

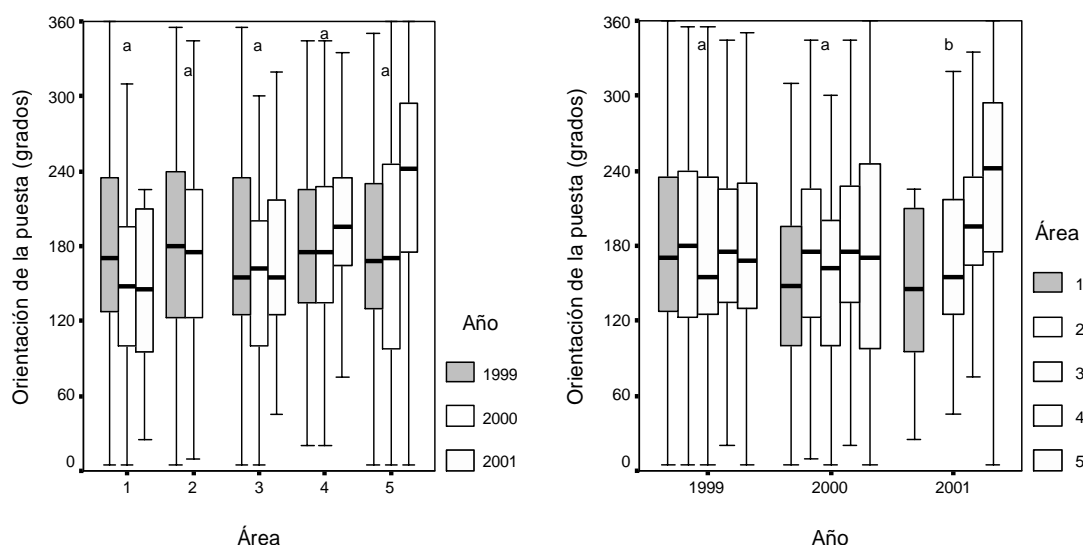


Figura 32. Orientación de las puestas en la copa del árbol. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área y $p<0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija).

La preferencia que las hembras de procesionaria del pino mostraron por el sector Sur de la copa de los pinos a la hora de ovipositar queda reflejado en el Figura 33, con un 39,9% del total de puestas muestreadas. Respecto a los sectores Oeste y Este, presentaron porcentajes similares aunque con una cierta tendencia a predominar en el sector Este. Finalmente, el sector menos frecuentado fue el de orientación Norte con un 13% del total de puestas de huevos.

En cuanto a la distribución de las puestas en la masa forestal, de nuevo fue la orientación Sur la que registró mayor frecuencia de puesta con un 46,3%, mientras las otras orientaciones se repartieron de manera casi equitativa el restante contingente de puestas (Figura 34).

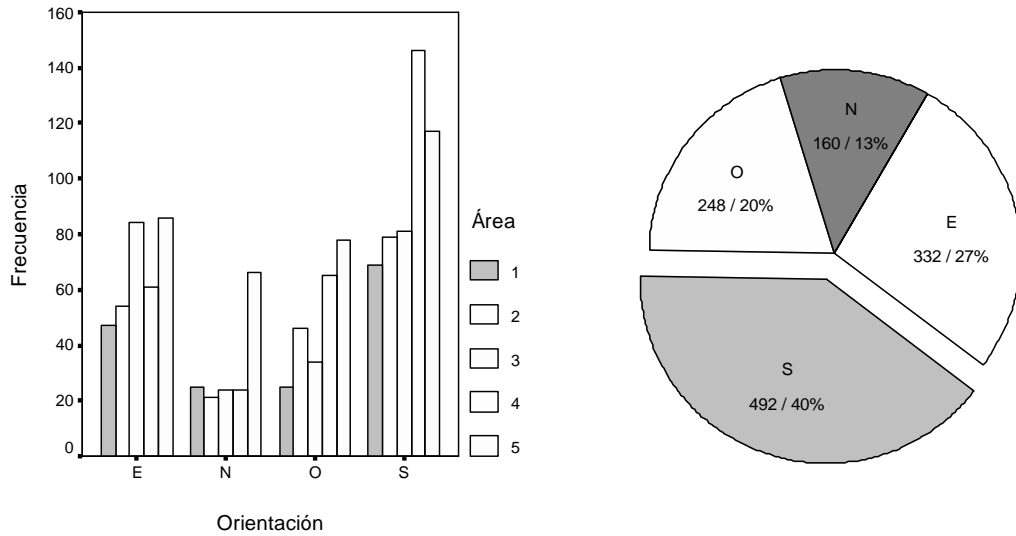


Figura 33. Distribución de las puestas de huevos según la orientación en la copa del árbol.

Cabe destacar que tanto a escala de árbol, como de masa forestal, la tendencia fue a aumentar la densidad de puestas en las orientaciones con mayor índice de insolación lo cual nos podría estar indicando la importancia del factor temperatura ya desde las fases tempranas del desarrollo de la procesionaria del pino. La selección por parte de las hembras de determinadas zonas para la puesta, quedó bien patente en los tres años de estudio, incluso en zonas con regímenes térmicos invernales “no limitantes” para la especie, como sería el caso de la Sierra Calderona.

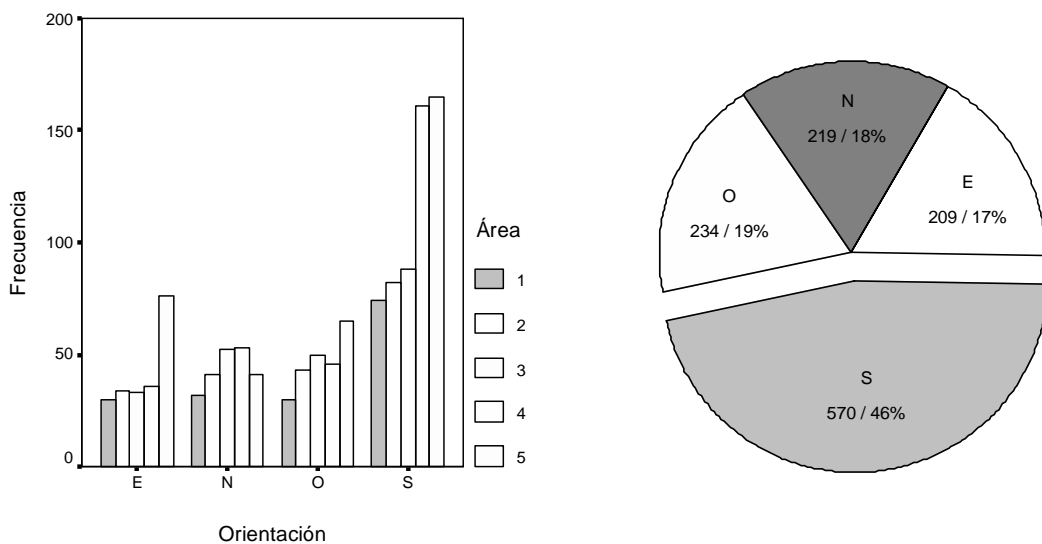


Figura 34. Distribución de las puestas de huevos según la orientación en la masa forestal.

3.5 Biometría de la puesta.

3.5.1 Características de la acícula soporte.

Longitud de la acícula soporte. La longitud de las acículas portadoras de huevos presentó diferencias significativas entre las áreas de Los Serranos y la Sierra Calderona (Figura 35). Así, mientras en Los Serranos las acículas fueron de tamaños más grandes y homogéneos ($\chi^2=2,839$, $gl=2$, $p=0,242$), en la Sierra Calderona el tamaño de dichas acículas fue característicamente menor y más variable ($\chi^2=339,74$, $gl=3$, $p=0,001$) con unos 2 cm menos de longitud promedio (Tabla 15).

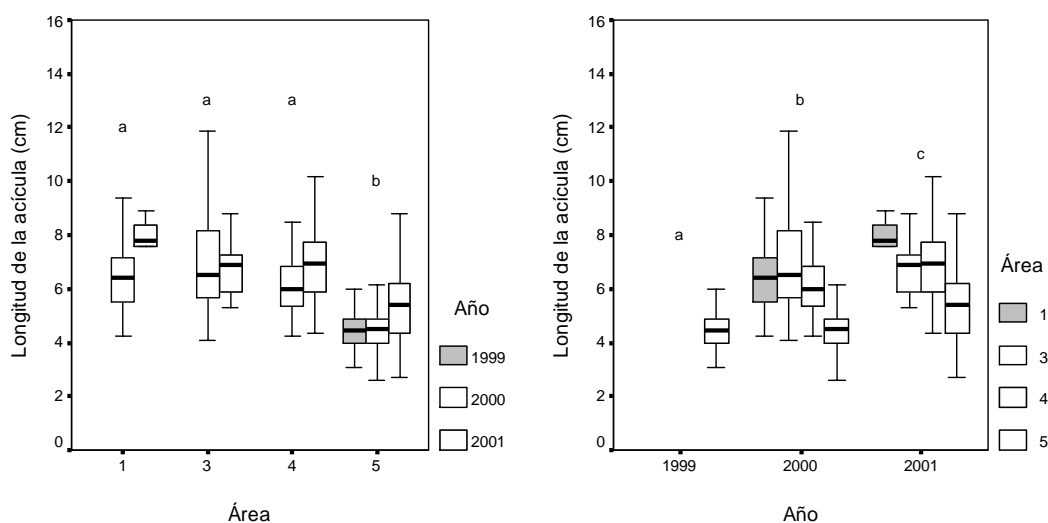


Figura 35. Longitud de las acículas portadoras de puestas. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área y $p<0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

		Loma Valluenga	Los Ances	La Jarilla	Las Umbrías	Pla de l'Albercoquer
Longitud de la acícula (cm)	n	86	99	123	196	347
	Media	6,58		6,94	6,6	4,64
	Desvest	1,39		1,76	1,47	0,96
Grosor de la acícula (cm)	n	86	100	123	196	347
	Media	0,073	0,076	0,086	0,078	0,047
	Desvest	0,016	0,019	0,075	0,017	0,013
Distancia puesta-base (cm)	n	86	100	123	196	347
	Media	0,77	0,74	0,86	0,86	0,7
	Desvest	0,59	0,64	0,6	0,67	0,48

Tabla 15. Biometría de las acículas-soporte de huevos de la procesionaria del pino; n=tamaño muestral; la media y la desviación estándar fueron calculadas a partir del total de muestras para los tres años de estudio.

Por otro lado, en todas las áreas de estudio se pudo apreciar un aumento significativo ($\chi^2=110,51$, $gl=2$, $p=0,000$) de la longitud de la acícula seleccionada como soporte de la puesta entre los años 2000 ($5,74 \pm 1,67$ cm, $n=467$) y 2001 ($6,44 \pm 1,63$ cm, $n=185$).

Grosor de la acícula. También el grosor de las acículas portadoras de huevos mostró diferencias significativas ($\chi^2=340,49$; $gl=4$; $p=0,000$) entre los dos bloques de estudio: Los Serranos y la Sierra Calderona (Figura 36). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre años ($\chi^2=2,107$; $gl=1$; $p=0,147$).

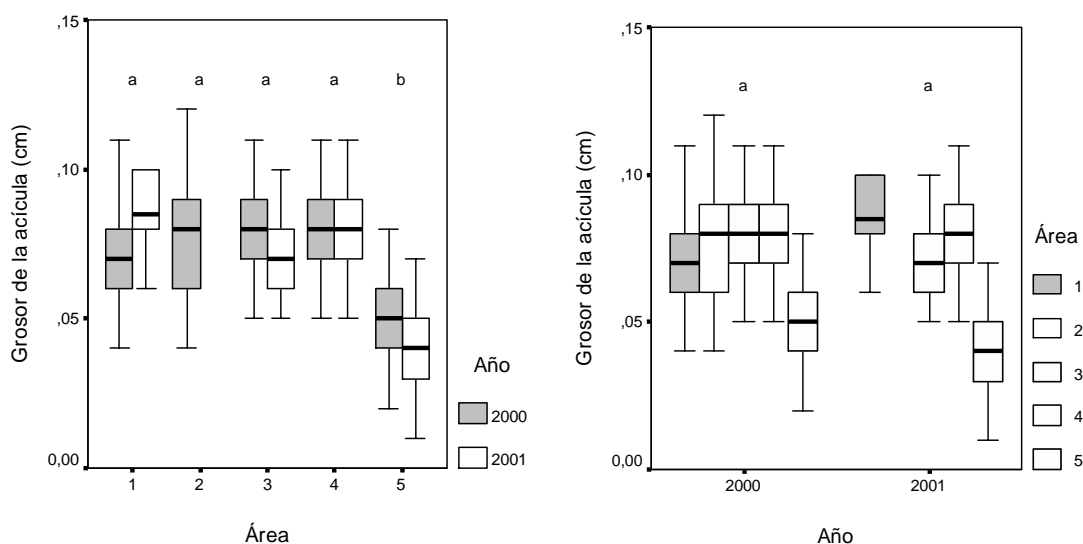


Figura 36. Grosor de las acículas soporte. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área y $p<0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Distancia puesta- base de la acícula. Respecto a la distancia entre la masa de huevos y la base del braquiblasto soporte, las diferencias entre áreas no fueron representativas ($\chi^2=12,60$, $gl=4$, $p=0,013$). Sin embargo, las diferencias interanuales si lo fueron ($\chi^2=35,74$, $gl=2$, $p=0,000$), pudiéndose apreciar un aumento en la distancia escogida por la hembras para iniciar la puesta entre el 2000 ($0,71 \pm 0,51$ cm, $n=567$) y el 2001 ($1,02 \pm 0,76$ cm, $n=185$) ($\chi^2=31,63$, $gl=1$, $p=0,000$) (Figura 37).

Las características biométricas de las acículas-soporte (longitud y grosor) reflejaron las diferencias en cuanto a composición específica de las masas forestales estudiadas (Tabla 16). En las áreas de Los Serranos, en donde la subespecie de pino dominante fue *Pinus nigra salzmanii*, las dimensiones de las acículas soporte fueron mayores que en las áreas de La Sierra Calderona en donde la masa estuvo conformada únicamente por *Pinus halepensis*.

A este respecto, indicar que en Los Serranos –en donde se pudieron observar hasta cuatro especies de pinos coetáneas, *Pinus nigra salzmanii*, *Pinus nigra austriaca*, *Pinus sylvestris* y *Pinus halepensis*– la procesionaria del pino seleccionó de manera casi exclusiva al pino negral, mostrando una menor preferencia por el pino rojo, y siendo inexistente como defoliador sobre el pino carrasco.

Finalmente comentar que el aumento generalizado en la longitud de las acículas soporte hacia el año 2001 podría responder a un período vegetativo favorable para las masas forestales durante el año 2000, inducido por un aumento en el índice pluviométrico que afectó de manera generalizada a toda la geografía en estudio. En consecuencia, esto quizás también podría explicar las variaciones interanuales observadas en la ubicación y las dimensiones de la puesta.

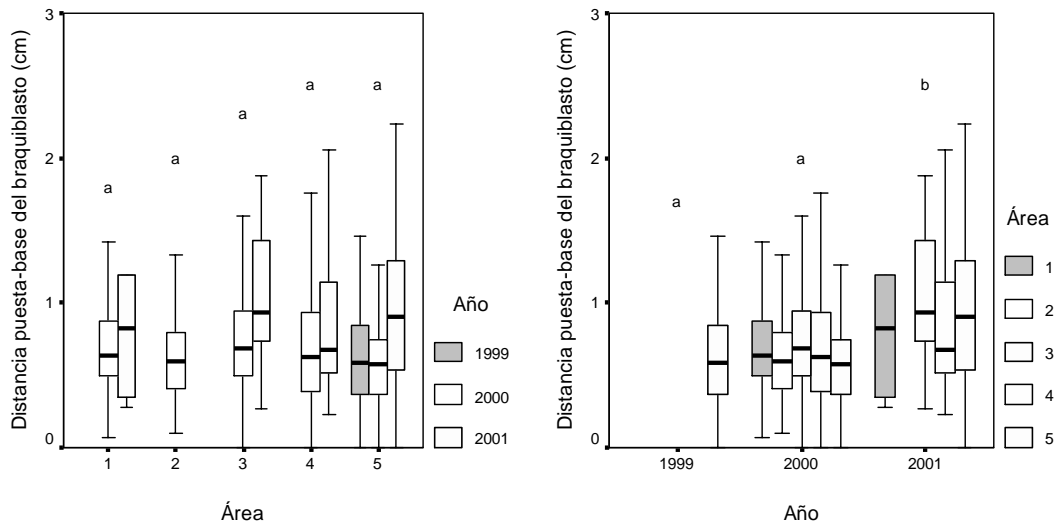


Figura 37. Distancia de la puesta a la base de la acícula. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

		Loma Valluenga	Los Ances	La Jarilla	Las Umbrías	Pla de l'Albercoquer
Longitud de la puesta (cm)	n	86	100	123	196	347
	Media	3,05	2,87	3,07	3,06	2,39
	Desvest	0,43	0,5	0,45	0,48	0,47
Diámetro de la puesta (cm)	n	86	100	123	196	347
	Media	0,28	0,29	0,28	0,27	0,27
	Desvest	0,016	0,19	0,019	0,12	0,12
Densidad de puesta	n	86	100	123	196	347
	Media	9,67	9,62	9,52	9,78	9,56
	Desvest	0,68	0,76	0,65	0,64	0,78

Tabla 16. Biometría de la puesta de huevos de la procesionaria del pino. **Densidad de puesta** = nº de huevos/cm de puesta. La media y la desviación estándar fueron calculadas a partir del total de muestras para los tres años de estudio.

3.5.2 Dimensiones de la puesta de huevos.

Longitud de la puesta. El estudio de la longitud de la masa de huevos constató diferencias significativas entre áreas ($\chi^2=369,68$; $gl=4$; $p=0,001$) (Figura 38), siendo las puestas de La Sierra Calderona ($2,39 \pm 0,47$ cm, $n=347$) más pequeñas que las encontradas en Los Serranos ($3,01 \pm 0,46$ cm, $n=885$). Además, el área de Los Ances también mostró diferencias significativas respecto al resto de zonas de Los Serranos, manifestando una disminución en el tamaño de la puesta.

Respecto a las variaciones interanuales, se pudieron observar diferencias significativas ($\chi^2=23,51$; $gl=2$; $p=0,001$), con una disminución representativa del tamaño de la puesta entre 1999 y los dos años de estudio posteriores, siendo más acentuada en Los Ances y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija que en el resto de áreas.

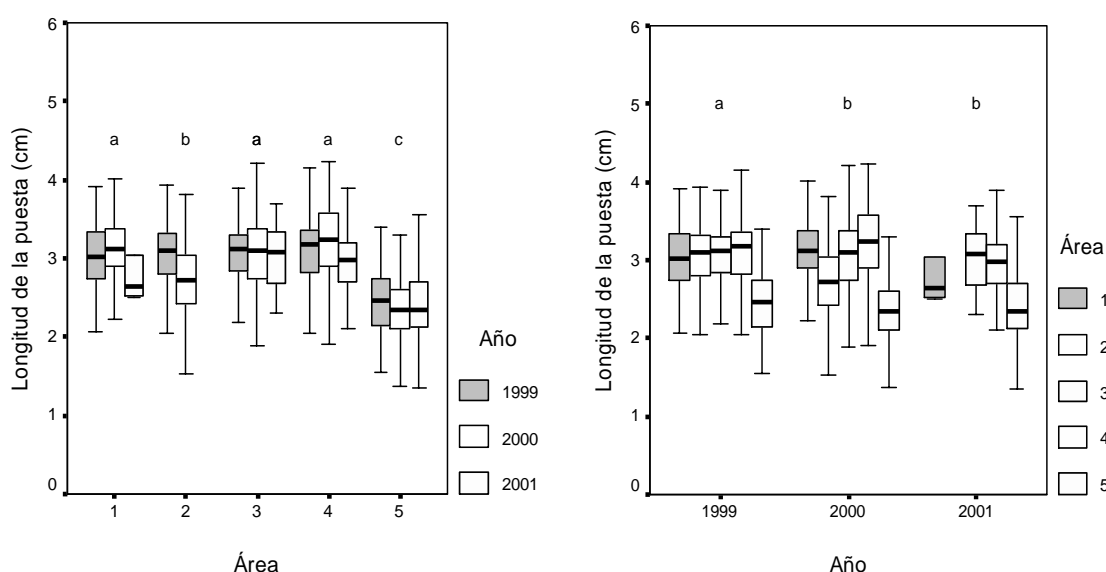


Figura 38. Longitud de la puesta. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área y $p<0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Diámetro de la puesta. El diámetro o grosor de la puesta también mostró diferencias significativas entre áreas ($\chi^2=134,75$; $gl=4$; $p=0,000$), siendo Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija ($0,27 \pm 0,12$ cm, $n=347$) el área que mostró un diámetro de puesta inferior al resto ($0,28 \pm 0,09$ cm, $n=885$) (Figura 39). Sin embargo, no se evidenciaron diferencias representativas interanuales ($\chi^2=3,22$; $gl=2$; $p=0,199$).

Densidad de la puesta. Respecto al factor densidad de la puesta (n° de huevos/cm.) tan sólo se evidenciaron diferencias significativas entre las áreas de La Jarilla – Las Umbrías ($Z=-3,96$; $p=0,000$), y Las Umbrías – Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija ($Z=-3,27$; $p=0,001$) apareciendo unos valores más o menos homogéneos entre Los Serranos y la Sierra Calderona (Figura 40). Respecto a las variaciones interanuales, no se observaron diferencias representativas entre los años 2000 y 2001 ($\chi^2=0,064$; $gl=1$; $p=0,800$).

El estudio de los parámetros biométricos puso de manifiesto las diferencias existentes entre las poblaciones de las montañas del interior valenciano (ámbito continental) y las poblaciones que desarrollan su ciclo en las sierras de transición hacia ambientes con mayor influencia litoral. Tanto la longitud como el diámetro de la puesta fueron de mayores dimensiones en Los Serranos que en la Sierra Calderona por lo que podríamos pensar en la importancia del contingente de individuos en las colonias para garantizar el asentamiento y la supervivencia de las poblaciones en ambientes de clima extremo.

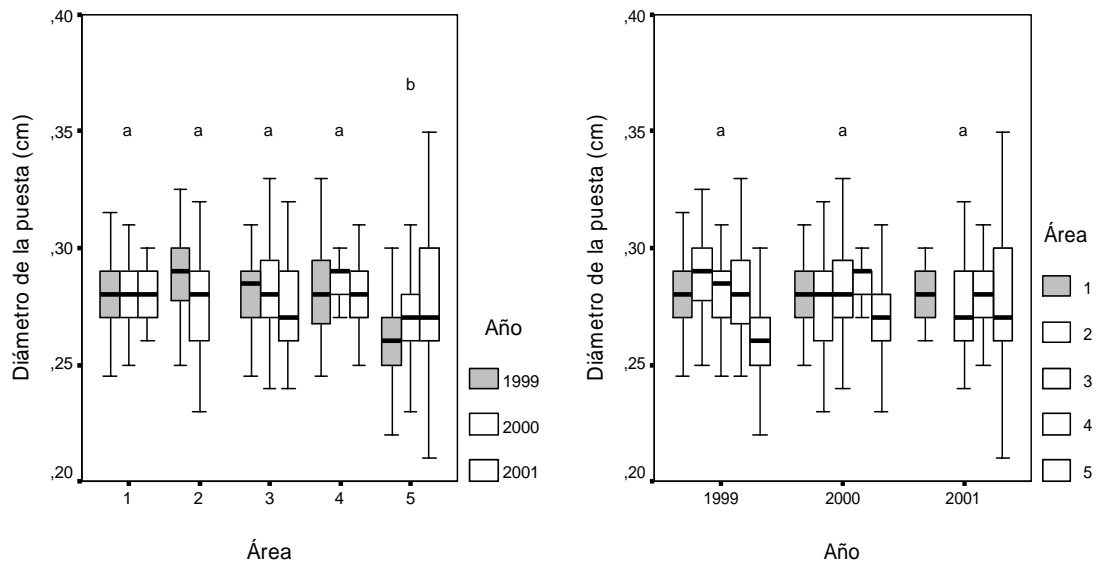


Figura 39. Diámetro de la puesta. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

El tamaño de los huevos sin embargo, no mostró los mismos patrones diferenciales que pudimos encontrar en las dimensiones de la puesta por lo que sus características se conservaron para las diferentes poblaciones, mostrando variaciones locales puntuales (éstas podrían obedecer tanto a factores relacionados con la propia dinámica poblacional de la especie, como a cambios ambientales de carácter periódico).

Mientras que en Los Serranos, tan sólo la distancia de la puesta a la base del braquiblasto se vio relacionada de manera significativa con el tamaño de la puesta ($t = -2,859$; $p = 0,004$) (Longitud de la puesta = $3,062 - 0,083 \cdot \text{Distancia a la base}$, $\alpha = 0,05$), en la Sierra Calderona lo estuvieron tanto la distancia puesta-base del braquiblasto ($t = -0,207$; $p = 0,002$) como el tamaño de la acícula soporte ($t = 5,600$; $p = 0,000$) (Longitud de la puesta = $1,724 + 0,179 \cdot \text{Tamaño acícula} - 0,238 \cdot \text{Distancia puesta-base}$, $\alpha = 0,01$). Estos resultados parecen indicar que las hembras más fértiles seleccionaron acículas más largas para la puesta, y que el inicio de la puesta en estos casos se llevó a cabo más cerca de la base del braquiblasto.

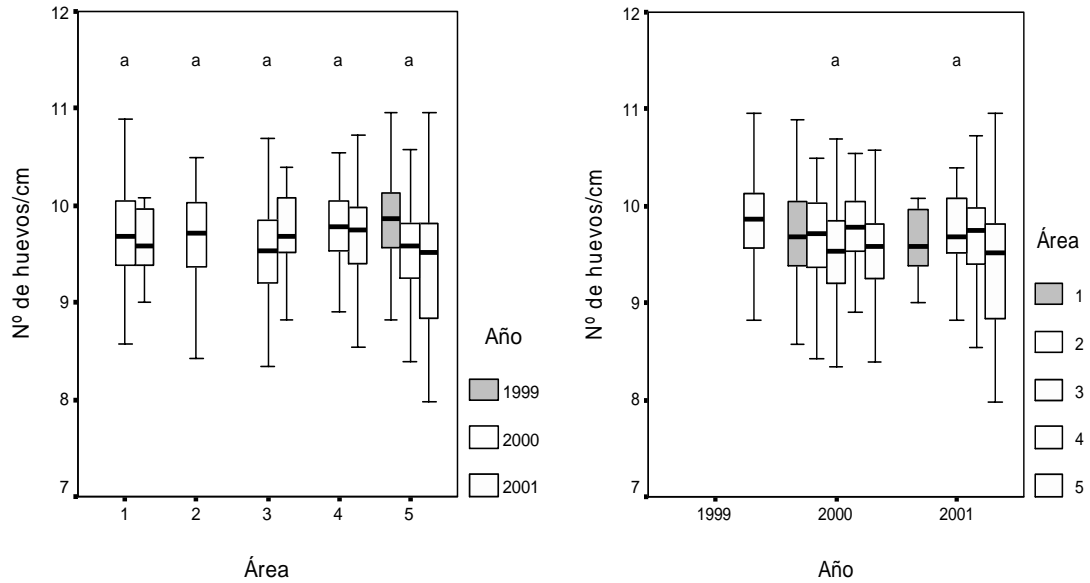


Figura 40. Factor tamaño del huevo (medido como nº de huevos/cm de puesta). Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

3.6 Fertilidad, fecundidad efectiva y mortalidad total.

Nº total de huevos por puesta. Los niveles de fertilidad mostrados por las hembras de las poblaciones en estudio presentaron diferencias significativas ($\chi^2=490,03$; $gl=4$; $p=0,000$) entre las áreas de Los Serranos ($229,5 \pm 41,39$ huevos, $n=885$) y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija ($163,52 \pm 35,65$ huevos, $n=347$) (Tabla 17 y Figura 41), con un incremento promedio de 66 huevos por puesta en las áreas de montaña del interior respecto de la Sierra Calderona. Hay que resaltar el descenso importante en la fertilidad que se dio durante el año 2000 en Los Ances y que determinó que dicha zona se desviara de la tendencia mostrada por el resto de áreas de Los Serranos (unos 50 huevos por puesta menos de promedio).

		Loma Valluenga	Loa Ances	La Jarilla	Las Umbrías	Pla de l'Albercoquer
Nº Total huevos/puesta	n	166	200	223	296	347
	Media	235,61	216,12	230,59	235,75	163,52
	Desvest	38,91	44,48	42,64	39,56	35,65
Nº Total Eclusiones/puesta	n	166	200	223	296	347
	Media	189,38	178,02	180,01	183,29	93,29
	Desvest	55,58	48,32	46,18	59,77	42,19
Mortalidad total/puesta	n	166	200	223	296	347
	Media	46,23	38,1	50,57	52,46	70,23
	Desvest	43,4	32,88	46,49	44,5	40,59

Tabla 17. Fertilidad y fecundidad efectivas de la procesionaria del pino. La media y la desviación estándar fueron calculadas a partir del total de muestras en los tres años de estudio.

También las diferencias interanuales fueron significativas ($\chi^2=76,22$; $gl=2$; $p=0,000$). Así, durante 1999 las puestas mostraron un mayor número de huevos que en los siguientes dos años ($226,34 \pm 44,05$ huevos, $n=480$), registrándose un descenso acusado en la fertilidad de las poblaciones durante los años 2000 ($202,57 \pm 53,70$ huevos, $n=567$) y 2001 ($198,81 \pm 44,32$ huevos, $n=185$).

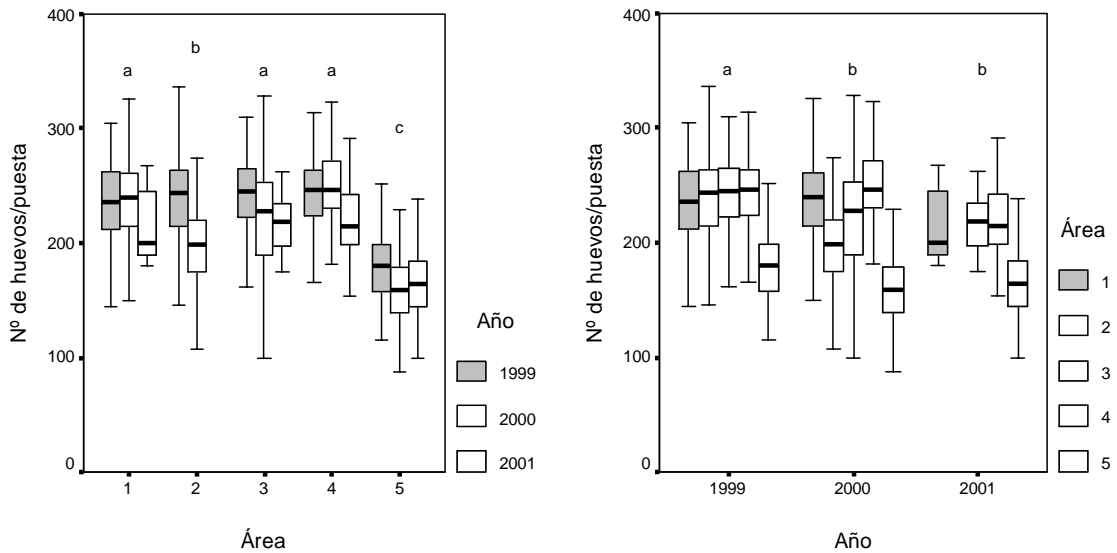


Figura 41. Total de huevos por puesta. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área y $p<0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Nº total de eclosiones por puesta. Las tasas de fecundidad también presentaron diferencias significativas ($\chi^2=474,31$; $gl=4$; $p=0,000$), diferenciando un bloque homogéneo en el área de Los Serranos ($182,67 \pm 52,5$ huevos, $n=885$) frente a las partidas de la Sierra Calderona ($93,29 \pm 42,19$, $n=347$). En torno a un 57% de los huevos que conformaron las puestas eclosionaron satisfactoriamente en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, frente a un 79% en Los Serranos (Figura 42).

Las diferencias interanuales también fueron significativas ($\chi^2=34,08$; $gl=2$; $p=0,000$), y mientras los años 1999 ($165,34 \pm 60,37$ huevos, $n=480$) y 2000 ($159,47 \pm 63,60$ huevos, $n=567$) mostraron la misma tendencia en el número de huevos eclosionados por puesta, durante el año 2001 ($129,88 \pm 70,03$ huevos, $n=185$) se constató un descenso generalizado de unos 33 huevos de promedio.

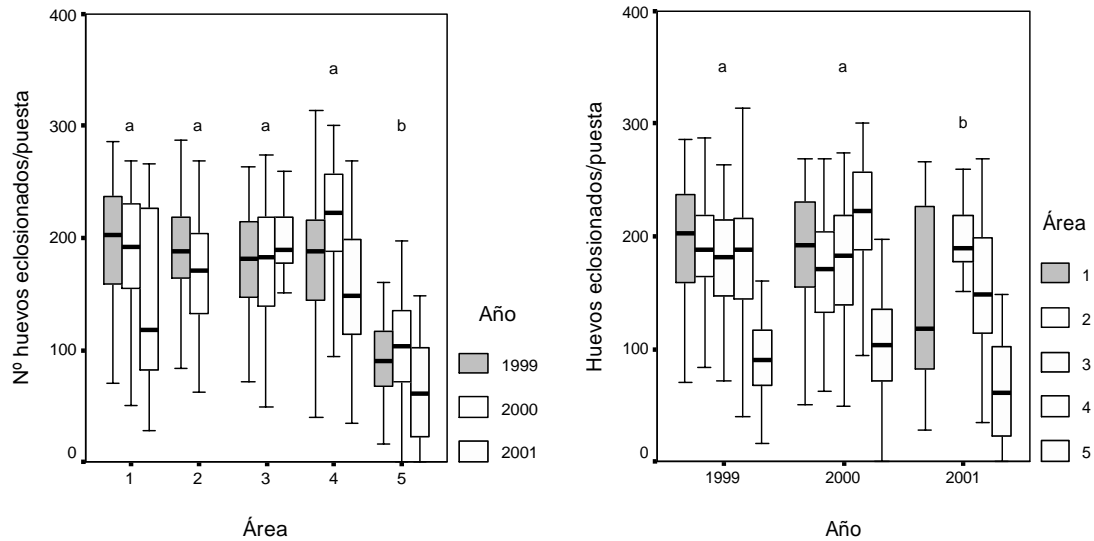


Figura 42. Fecundidad efectiva. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Las variaciones en el número de huevos se contrastaron mediante regresión con la longitud de la puesta. La comparativa entre las pendientes de las diferentes rectas de regresión tan sólo mostraron diferencias significativas interanuales en la Sierra Calderona ($p < 0,01$). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre los puntos de corte de las rectas en todas las áreas excepto en la Loma Valluenga ($p > 0,05$) (Tabla 18 y Figura 43). Además, el análisis de la covarianza detectó diferencias significativas entre años ($F_{2,1231}=46,11$; $p=0,0001$) y también entre áreas ($F_{4,1231}=48,18$; $p=0,0001$) por lo que podríamos concluir que las poblaciones presentaron comportamientos diferentes durante el trienio de estudio.

Área	Fuente	Suma de cuadrados	Gl	Raíz cuadrada	F-ratio	P-valor
1	Punto de corte	697,36	2	348,67	0,66	0,520
	Pendiente	555,07	2	277,53	0,52	0,594
2	Punto de corte	13451,40	1	13451,4	30,91	0,001
	Pendiente	0,89	1	0,89	0,00	0,9639
3	Punto de corte	20068,00	2	10034	13,77	0,0001
	Pendiente	937,77	2	468,88	0,64	0,5264
4	Punto de corte	9887,43	2	4943,72	13,78	0,0001
	Pendiente	1342,69	2	671,34	1,87	0,1557
5	Punto de corte	18342,80	2	9171,42	19,46	0,0001
	Pendiente	5428,94	2	2714,47	5,76	0,0035

Tabla 18. Variabilidad en la fecundidad de las diferentes poblaciones de *Thaumetopoea pityocampa* para el período de estudio 1999-2001. Área 1= Loma Valluenga; Área 2= Los Ances; Área 3= La Jarilla; Área 4= Las Umbrías; Área 5= Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

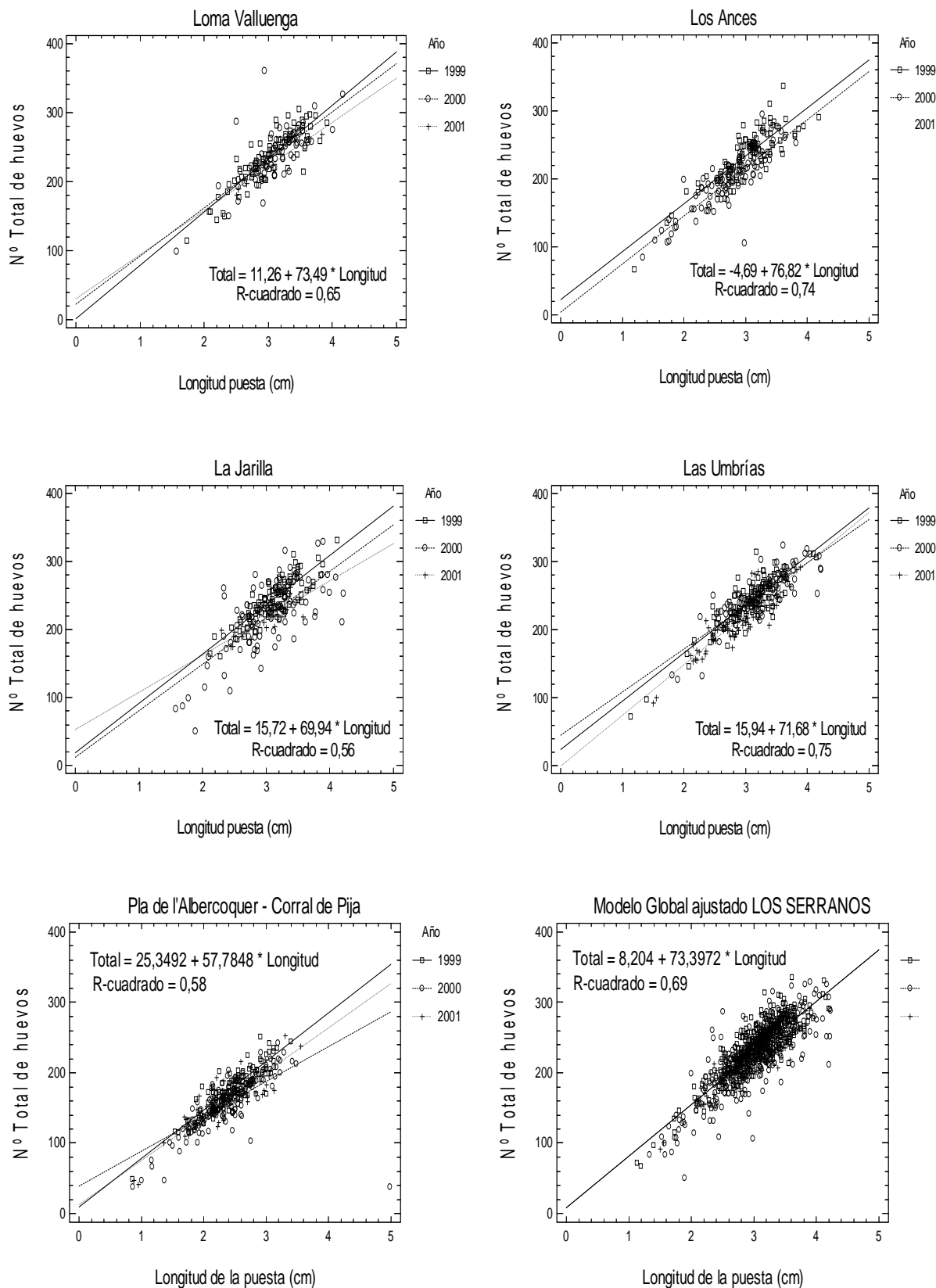


Figura 43. Regresión lineal entre el número de huevos y la longitud de la puesta de *Thaumetopoea pityocampa*. Loma Valluenga (n=166), Los Ances (n=200), La Jarilla (n=223), Las Umbrías (296) y Pla d l'Abercoquer-Corral de Pija (n=347), siendo n el número total de puestas estudiadas. El modelo Global para Los Serranos se ajustó con el total de puestas de las cuatro primeras áreas respectivamente.

Mortalidad total en fase de huevo. La mortalidad debida tanto a enemigos naturales como a factores intrínsecos a la fase de huevo (muerte del embrión, óvulos no fecundados, etc.) mostró (como cabía esperar según los parámetros de fertilidad y fecundidad observados) diferencias significativas ($\chi^2=102,60$; $gl=4$; $p=0,001$) entre las áreas de Los Serranos ($46,84 \pm 41,82$ huevos, $n=885$) y la Sierra Calderona ($70,23 \pm 40,59$ huevos, $n=347$). La mortalidad fue mucho más patente en la Sierra Calderona con unos 25 huevos por puesta por encima del promedio estimado para las áreas del interior (Figura 44).

En cuanto a las variaciones entre los años de estudio, también se obtuvieron diferencias representativas ($\chi^2=65,103$; $gl=2$; $p=0,001$), apreciándose un descenso en la mortalidad para el año 2000 ($43,10 \pm 37,35$ huevos, $n=567$) respecto de los años 1999 ($61,00 \pm 44,61$ huevos, $n=480$) y 2001 ($68,93 \pm 48,91$ huevos, $n=185$).

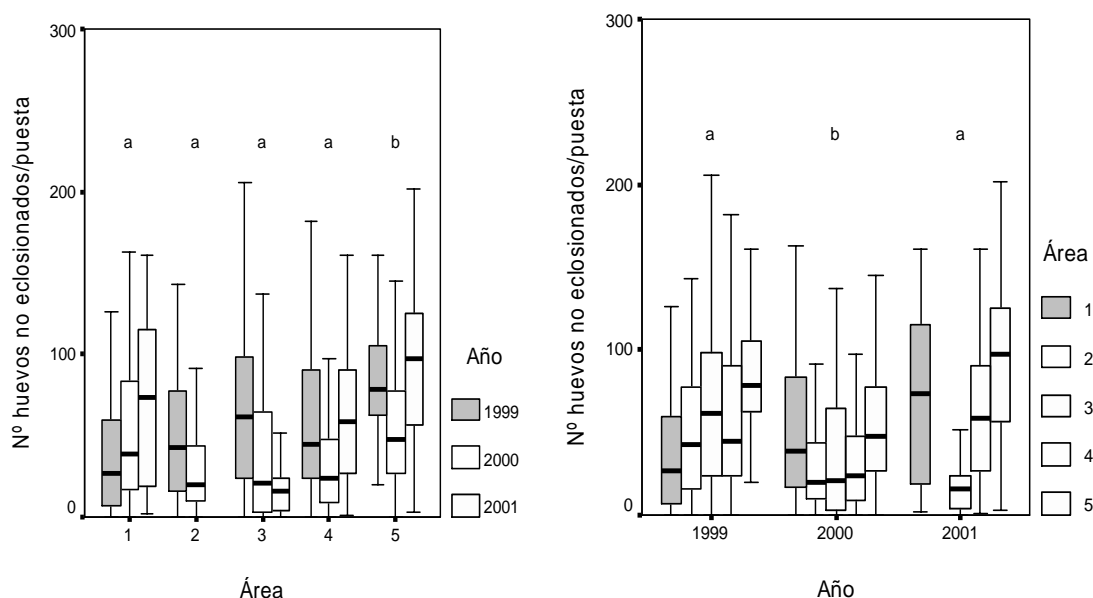


Figura 44. Mortalidad en fase de huevo. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p<0,005$ para área y $p<0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrias, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

3.7 Fase de larva: evolución.

La fase de larva de la procesionaria del pino pasó por 5 estadios y 4 mudas. El inicio del período larval en Los Serranos se dio hacia mediados de Julio (Figura 45) y se extendió hasta marzo-abril cubriendo un período de unos 8 – 9 meses. En la Sierra Calderona, las orugas L1 aparecieron hacia la segunda mitad de Septiembre y los enterramientos se registraron en los meses de febrero – marzo, completándose el desarrollo larval en un total de unos 6 meses (Figura 46).

Para el área de Las Umbrías, resaltar el “calado” mostrado por los primeros estadios larvarios (L1-L3) con una mínima variación interanual; la dilatada presencia de colonias en fase L4 (5 meses aproximadamente, con una distribución que abarca los meses centrales del invierno), y los períodos de duración fluctuante para el estadio L5 (2-4 meses). Sin embargo, en Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija pudimos constatar una menor variación en los “calados” de las fases de desarrollo larval, una presencia de los diferentes estadios más homogénea y la atenuación de la predominancia invernal en fase L4.

Hay que destacar que en las áreas del interior pudimos encontrar nidos de invierno bien estructurados ya hacia el mes de octubre (L3-L4), mientras que en la Sierra Calderona no aparecieron hasta finales del mes de noviembre-diciembre.

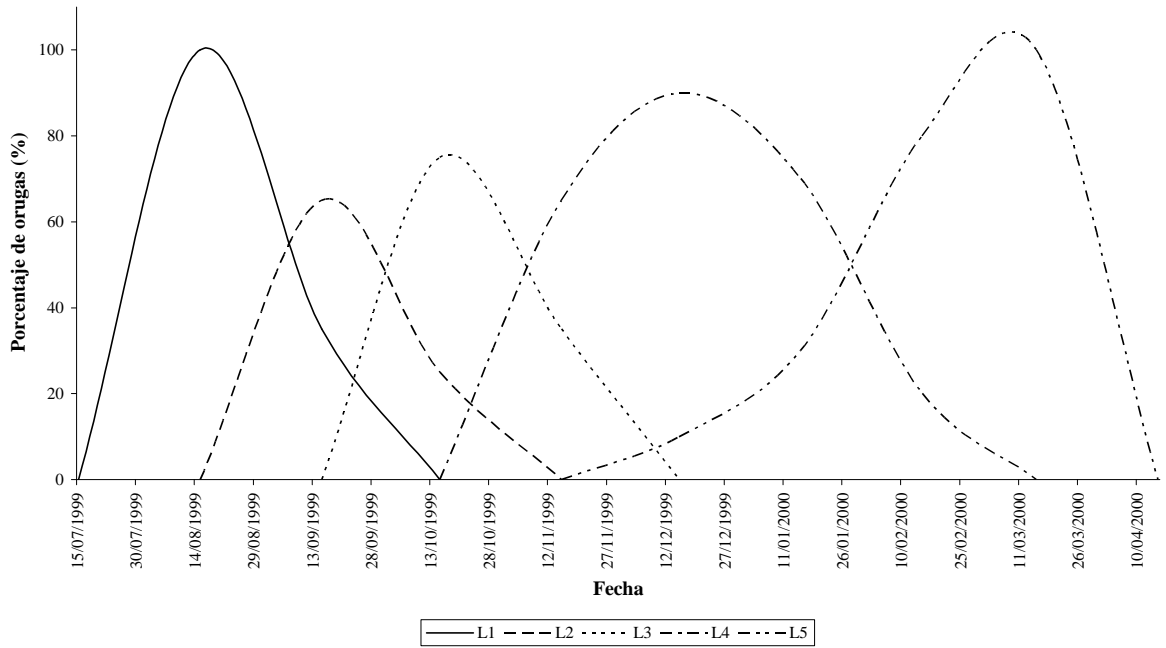
En Las Umbrías, el número de orugas por nido no mostró diferencias significativas entre años ($\chi^2=0,820$; $gl=1$; $p=0,365$). Así, para la temporada 1999-2000 las estimaciones se situaron en torno a los $138,15 \pm 52,66$ individuos ($n=221$) y para 2000-2001 en torno a los $143,83 \pm 59,82$ individuos ($n=224$).

Por otra parte, el número de individuos que integraron las colonias fue significativamente diferente entre estadios ($\chi^2=165,38$; $gl=6$; $p=0,001$) pudiéndose apreciar tres grupos homogéneos en cuanto a sus efectivos (Figura 65): la fase de huevo ($251,68 \pm 41,51$ huevos, $n=40$), las distintas fases de oruga [L1 ($163,06 \pm 37,56$ individuos, $n=49$), L2 ($154,56 \pm 33,68$ individuos, $n=36$), L3 ($136,53 \pm 34,92$ individuos, $n=60$), L4 ($133,09 \pm 38,42$ individuos, $n=93$), L5 ($118,26 \pm 46,58$ individuos, $n=127$) y la fase de pupa ($88,49 \pm 36,67$ individuos, $n=40$)].

En Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija, las variaciones interanuales en el número de orugas por nido tampoco mostraron diferencias significativas ($\chi^2=1,034$; $gl=1$; $p=0,309$): 1999-2000 ($97,79 \pm 60,72$ individuos, $n=184$), 2000-2001 ($89,50 \pm 56,2$ individuos, $n=116$). Sin embargo, la fenología diferenció 4 grupos homogéneos en el contingente de individuos por colonia: huevo ($164,83 \pm 43,18$ huevos, $n=40$); L1 ($100,41 \pm 49,73$ individuos, $n=61$) y L2 ($96,22 \pm 53,5$ individuos, $n=18$); L3 ($102,20 \pm 58,58$ individuos, $n=44$), L4 ($81,11 \pm 55,95$ individuos, $n=38$) y L5 ($71,76 \pm 50,34$ individuos, $n=66$); ninfa ($48,78 \pm 31,83$ individuos, $n=33$).

Las diferencias entre áreas fueron significativas ($\chi^2=98,87$; $gl=1$; $p=0,001$), encontrándose, a lo largo de todo el ciclo fenológico, un promedio de unos 55 individuos más por colonia en el área de Las Umbrías. La tasa de mortalidad en fase de huevo fue de un 35% para Los Serranos y un 39% para la Sierra Calderona, y la tasa de mortalidad en las fases de larva-pupa se situó en torno a un 46% y un 52% respectivamente. Resaltar, la disminución súbita del número de individuos por colonia en las estimaciones de la Sierra Calderona (año 2000-2001) entre los estadios L1 y L2, y la rápida recuperación del número de individuos por nido en los muestreos en L3 (Figura 47).

Las Umbrías (1999 - 2000)



Las Umbrías (2000 - 2001)

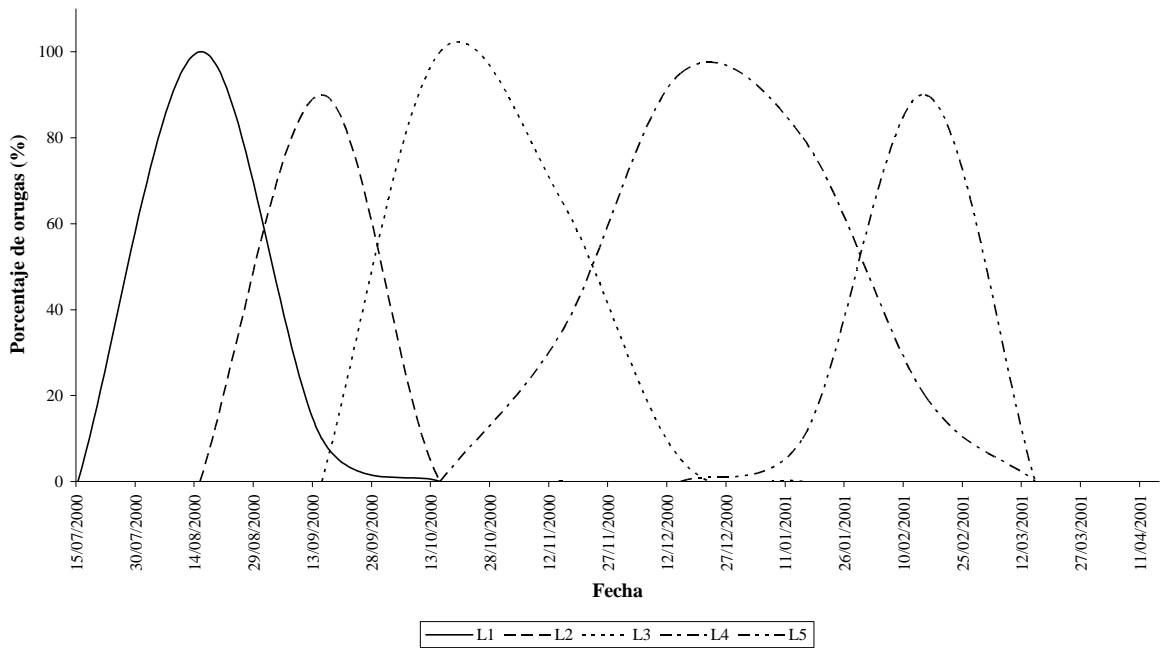
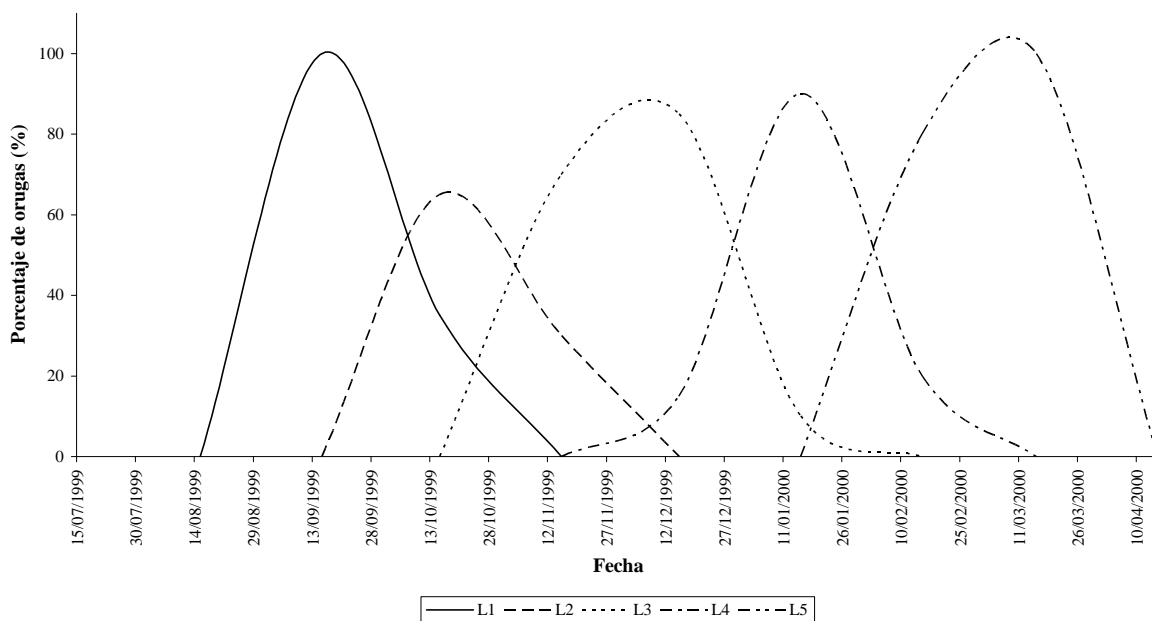


Figura 45. Evolución de los estadios larvales de procesionaria del pino a lo largo del período de estudio (Las Umbrías).

Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (1999 - 2000)



Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (2000 - 2001)

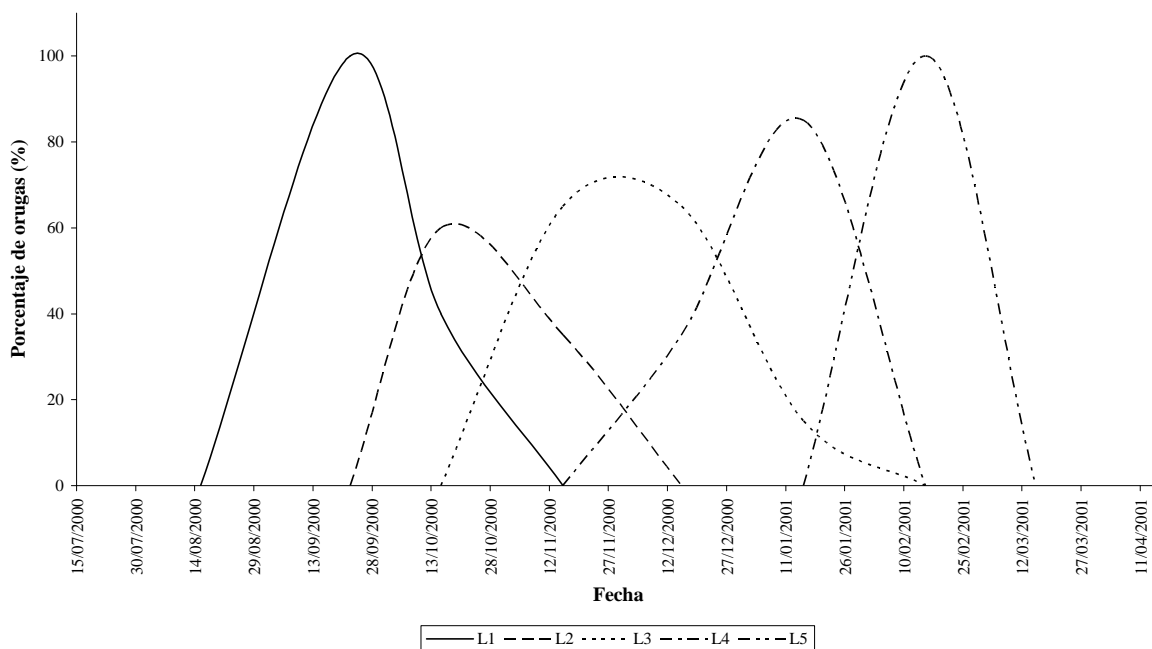


Figura 46. Evolución de los estadios larvales de procesionaria del pino a lo largo del período de estudio (Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

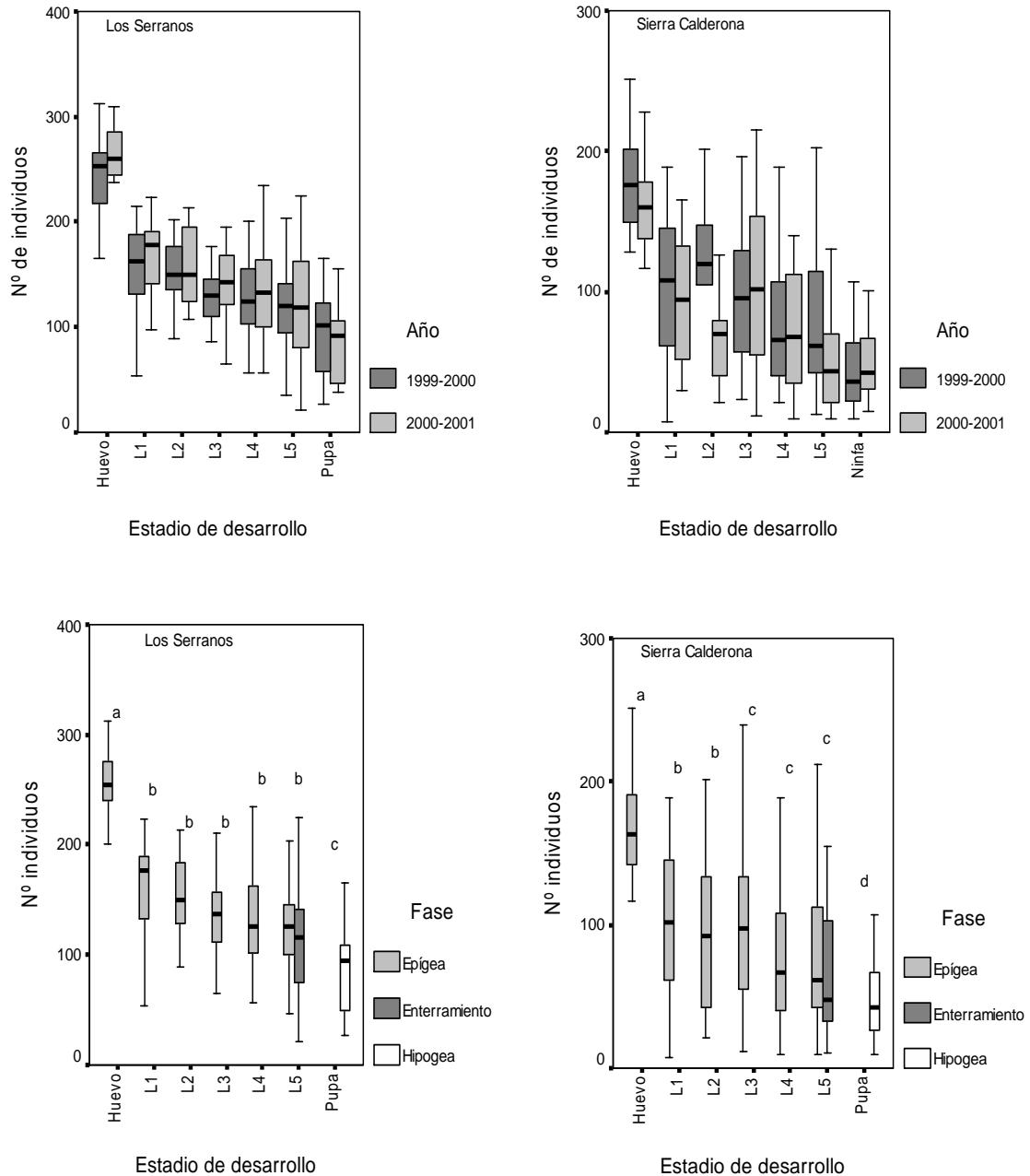


Figura 47. Fases en la evolución larval de la procesionaria del pino. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,002$ después de la corrección de Bonferroni).

3.7.1 Características de los nidos.

Las diferencias en la altura de los nidos fueron significativas entre áreas ($\chi^2 = 100,35$; g.l = 1; $p = 0,000$), pero no entre años ($\chi^2 = 0,212$; g.l = 1; $p = 0,645$) (Figura 48). En Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija el promedio de altura durante la fase de "Huevo-L3" fue de $1,58 \pm 0,74$ m ($n = 163$), mientras que para la fase "L4 - L5" se situó en torno a $2,57 \pm 1,07$ m ($n = 67$). En Las Umbrías sin embargo, el promedio para la fase "Huevo-L2" fue de $2,04 \pm 0,55$ m ($n = 125$) y para la fase "L3-L5" fue de $2,95 \pm 0,82$ m ($n = 203$).

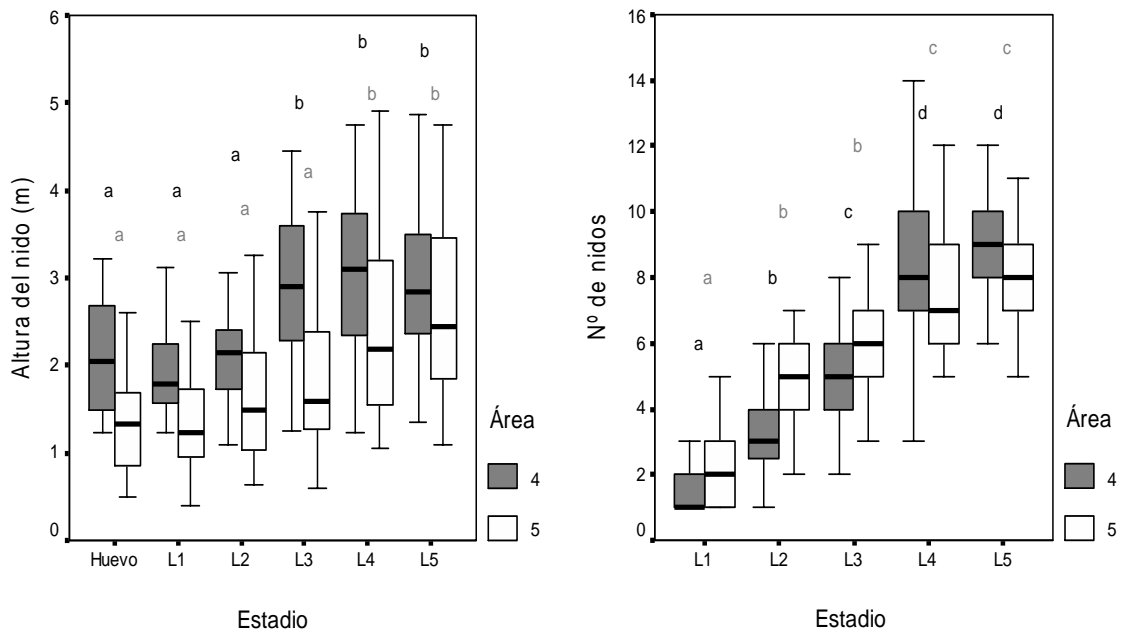


Figura 48. Distribución en altura y número de nidos según el estadio de desarrollo. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney; $p < 0,002$ para Altura del nido y $p < 0,003$ para Nº de nidos, después de la corrección de Bonferroni).

Respecto al número de nidos, las colonias de orugas de la Sierra Calderona ($5,85 \pm 1,68$ nidos, $n=190$, rango promedio = 3–10) construyeron más bolsones que las colonias de Los Serranos ($5,61 \pm 1,34$ nidos, $n=294$, rango promedio = 3–9) ($\chi^2=9,009$; $gl=1$; $p=0,003$). No se observaron diferencias interanuales significativas ($\chi^2=1,209$; $gl=1$; $p=0,272$). Los estadios iniciales (L1–L3) se mostraron más heterogéneos en el computo del número de nidos, sobre todo en Las Umbrías, mientras que fueron los estadios finales (L4–L5) los que no mostraron variaciones significativas para ambas zonas.

Como podemos observar en la Figura 48, fue durante los estadios iniciales L1–L2 de La Sierra Calderona cuando se dio una mayor actividad “exploratoria” en el plano horizontal de la copa de los árboles, sin llegar a producirse un cambio significativo en cuanto a la cota de altura de los nidos. Sin embargo, en Los Serranos estos desplazamientos se dieron mayoritariamente en los estadios L3–L4. Por otra parte, aunque los promedios de altura para los nidos aumentaron progresivamente con el desarrollo larvario, fueron los estadios L2–L3 (Los Serranos) y L3–L4 (la Sierra Calderona) los que actuaron como fases dispersivas significativas a lo largo del plano vertical del árbol.

El incremento de la actividad exploratoria de las colonias se adelantó en las áreas del interior, tal vez reflejando las limitaciones de un clima más extremo, y la necesidad de instalarse en emplazamientos idóneos para la termorregulación (zonas de mayor insolación dentro de las copas) antes de la llegada de los umbrales térmicos invernales, negativos para el desarrollo óptimo de las orugas (hacia el mes de octubre). Esta situación, la encontraríamos en la Sierra Calderona, tan sólo a partir del mes de diciembre y en años excepcionalmente fríos, justo cuando las colonias se encontrarían ya en un estadio de desarrollo avanzado (L3–L4).

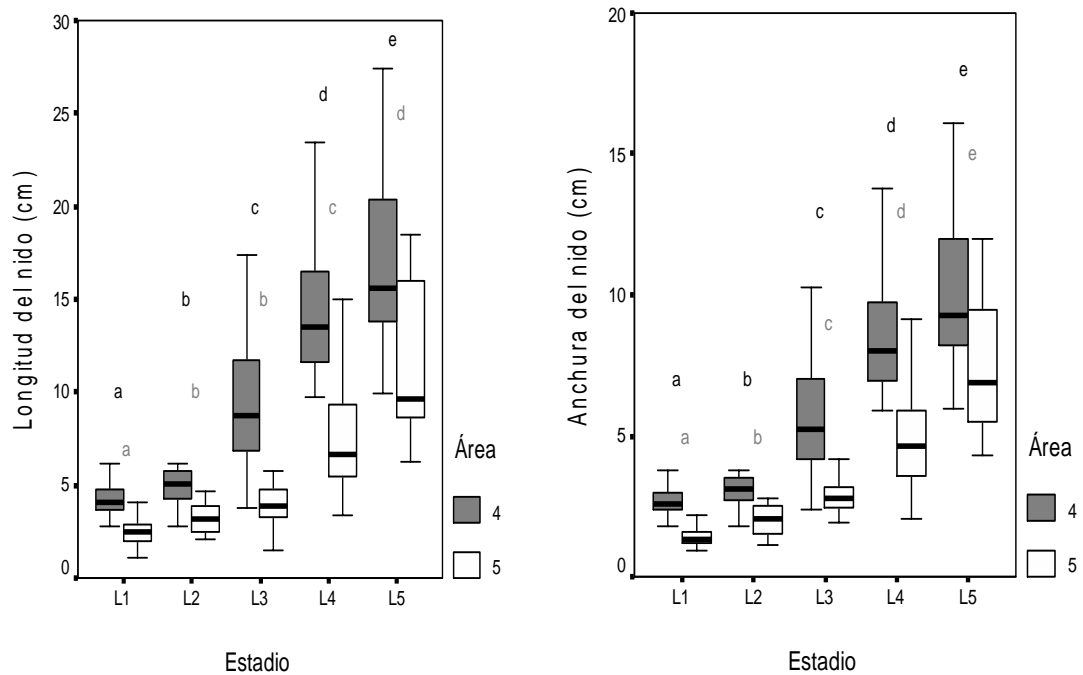


Figura 49. Dimensiones del nido (longitud y anchura). Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,003$ después de la corrección de Bonferroni).

La longitud del nido no mostró diferencias significativas entre años ($\chi^2=0,160$; $gl=1$; $p=0,690$), y si entre áreas ($\chi^2=129,45$; $gl=1$; $p=0,000$). Lo mismo pudimos observar para anchura del nido ($\chi^2=0,63$; $gl=1$; $p=0,426$ y $\chi^2=116,02$; $gl=1$; $p=0,000$ respectivamente).

Tal y como podemos observar en la Figura 49, los nidos de Los Serranos fueron de mayores dimensiones que los de la Sierra Calderona para todo el período larval. La longitud promedio para Las Umbrías fue de $10,12 \pm 2,89$ cm ($n=293$; rango = 3 – 30) y para la Sierra Calderona de $5,87 \pm 2,10$ cm ($n=190$; rango = 1–19). La anchura promedio se estimó en $6,08 \pm 1,67$ cm ($n=293$; rango = 2–18) y $5,22 \pm 1,22$ cm ($n=190$; rango = 1–12) respectivamente.

Aunque tanto la longitud como la anchura del nido aumentaron de manera progresiva con el cambio de estadio, es posible apreciar como las dimensiones de los nidos se incrementaron de manera muy rápida a partir de L3 en el caso de Las Umbrías y de L4 en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (Figura 50).

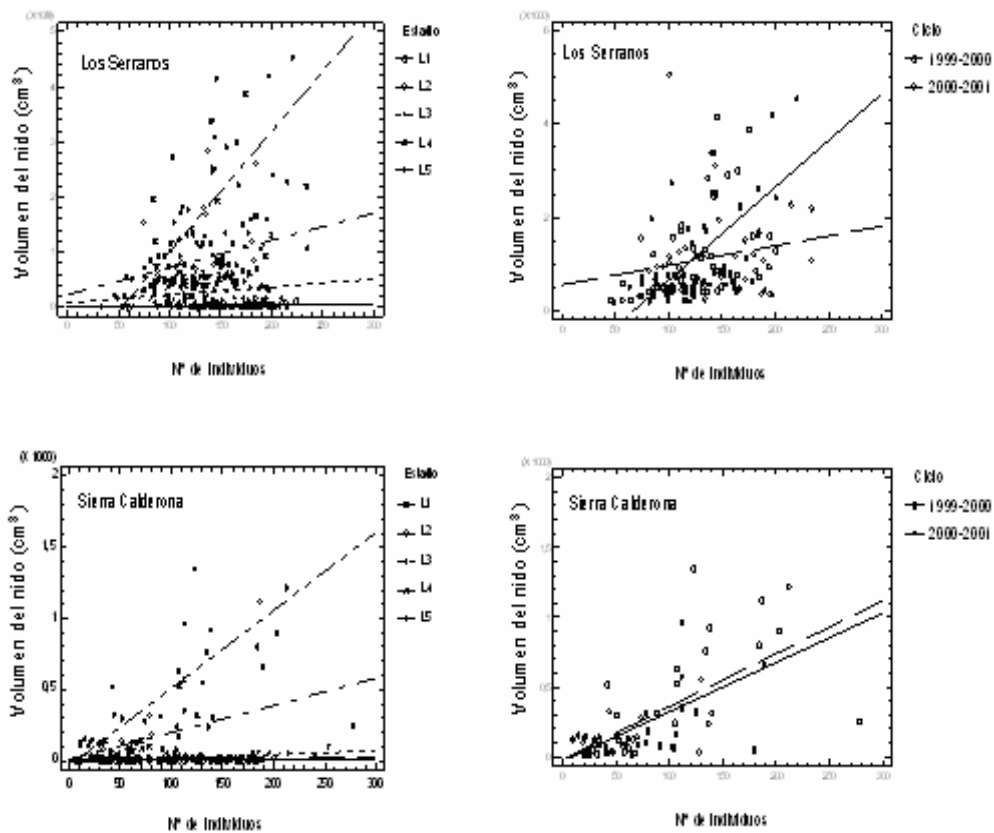


Figura 50. Ajuste a un Modelo de regresión lineal para describir la relación entre volumen del nido, nº de orugas y estadio. El volumen del nido se calculó a partir del diámetro mayor (longitud) y del diámetro menor (anchura) mediante la fórmula para el volumen de un esferoide prolato: $V = 4/3 (a*b^2*\pi)$. Para el cálculo de las diferencias entre pendientes x año tan sólo tuvimos en cuenta los nidos de los estadios L4 y L5 (nidos de invierno permanentes) para disminuir la variabilidad en la muestra. **Modelos:** Sierra Calderona [1999-2000: Volumen = $-24,932 + 3,507 * N^{\circ}$ individuos; 2000-2001: Volumen = $-15,088 + 3,788 * N^{\circ}$ individuos], Los Serranos [1999-2000: Volumen = $-1332,640 + 19,940 * N^{\circ}$ individuos; 2000-2001: Volumen = $544,34 + 4,215 * N^{\circ}$ individuos].

La relación entre las variables fue estadísticamente significativa al 99% de nivel de confianza tanto para Las Umbrías ($F_{9,292}=33,14$; $p=0,0001$) como para Pla de l'Albercoquer– Corral de Pija ($F_{9,189}=61,37$; $p=0,0001$). El modelo así ajustado explicó el 51,31% de la variabilidad en volumen del nido para Las Umbrías y el 75,42% para Pla de l'Albercoquer–Corral de Pija. Respecto a la comparación de las rectas, se pudieron evidenciar diferencias significativas entre las pendientes y los puntos de corte para los diferentes niveles de estadio entre áreas ($p<0,01$).

Las diferencias entre los modelos lineales para los dos ciclos de estudio, tan sólo fueron significativas al comparar las pendientes en el área de Las Umbrías, para un nivel de confianza del 99% ($F_{1,3}=12,93$; $p=0,0004$), tal y como podemos apreciar en la Figura 50. La acusada disminución en la pendiente para el ciclo 2000-2001 respecto del ciclo anterior nos puede estar indicando una disminución en la actividad de tejido de los nidos por parte de las colonias de la cohorte durante el período invernal. Sin embargo, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, el cuidado del nido no presentó

diferencias significativas ($p > 0,125$), lo cual podría estar relacionado con una respuesta de las colonias a umbrales climáticos menos críticos. El análisis de regresión múltiple mostró una relación significativa entre el volumen del nido y el número de orugas en el caso de los estadios L4 y L5 en Las Umbrías ($t=4,173$, $p=0,001$ y $t=11,409$, $p=0,001$ respectivamente) y L5 en la Sierra Calderona ($t=6,105$, $p=0,001$).

Según estos resultados, la actividad de tejido en la colonia se incrementaría ya de manera significativa a partir de L3 en las áreas de montaña del interior, coincidiendo con el descenso acusado de las temperaturas. Sin embargo, es en L4 – L5 cuando el nido de invierno aumenta de tamaño, por una parte debido a su emplazamiento permanente (que acumula el sumatorio de la actividad de tejido de la colonia), y por otra parte, por la necesidad que tienen las orugas de último estadio de producir seda para incrementar la consistencia del nido y aumentar su capacidad termorreguladora en la época del año de frío más intenso.

Por el contrario, en la Sierra Calderona, los nidos de L1 a L3 no presentaron volúmenes diferenciadores de manera significativa, siendo a partir de L4 cuando los bolsones de seda aumentarían de tamaño (coincidiendo como en el caso anterior con el asentamiento permanente de la colonia en un emplazamiento y con la época más fría del año). Hay que apuntar que a diferencia de lo observado en Los Serranos, el período “errático” de las colonias a lo largo y ancho del follaje de los pinos se extendió hasta el estadio L4.

Respecto a la situación cardinal de los bolsones estudiados (Figura 51), se encontraron nidos prácticamente en todas las orientaciones de la copa de los árboles, aunque fue el sector E – O el más frecuentado por la plaga. Respecto a la masa forestal, se obtuvieron colonias de todos los sectores excepto en la Sierra Calderona en donde no pudimos encontrar nidos con orientación Norte.

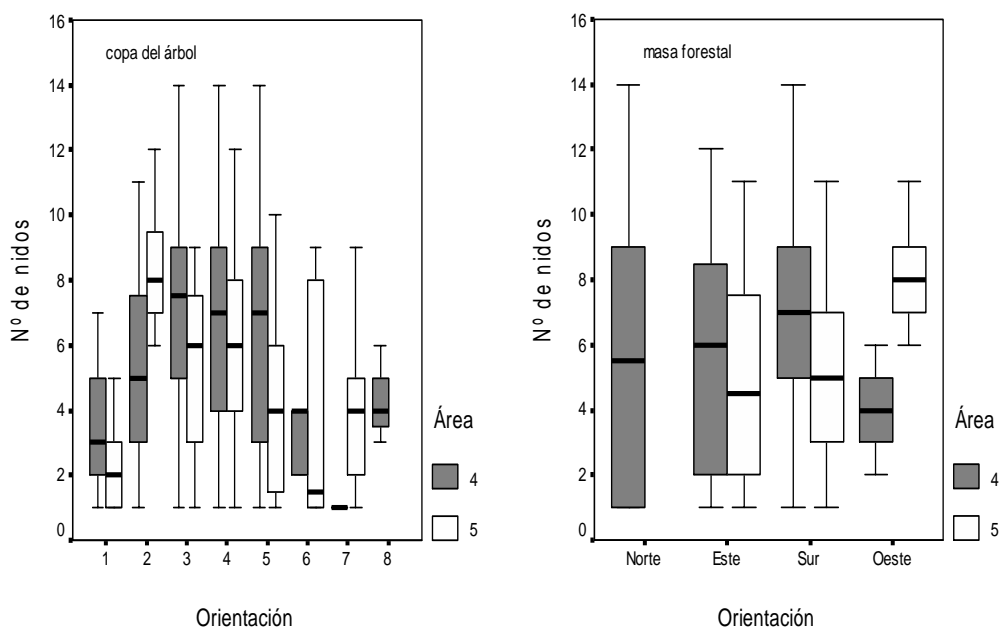


Figura 51. Orientación de los nidos estudiados. Área 4 = Las Umbrías, Área 5 = Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija; 1 = Noreste, 2 = Este, 3 = Sureste, 4 = Sur, 5 = Suroeste, 6 = Oeste, 7 = Noroeste, 8 = Norte.

3.8 Fase de pupa y período imaginal.

En Las Umbrías, las procesiones de enterramiento se dieron hacia mediados de marzo para el año 2000 ($109,5 \pm 44,51$ orugas, rango = 36–194; $n=29$ procesiones) y hacia finales de febrero para el 2001 ($113,25 \pm 48,84$ orugas, rango = 21–225; $n=55$ procesiones). En Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija se observaron hacia la última semana de febrero tanto para el año 2000 ($69,08 \pm 43,08$ orugas, rango = 13–155; $n=25$ procesiones) como para el 2001 ($55,46 \pm 39,29$ orugas, rango = 11–148; $n=29$ procesiones). La duración de la fase de puposis se estimó en unos 150 días para el área de Los Serranos (marzo – julio), y en unos 180 días para la Sierra Calderona (marzo–agosto).

El número de pupas por enterramiento fue significativamente mayor en Los Serranos ($Z=-4,787$, $p=0,000$) con valores de $88,49 \pm 36,67$ pupas ($n=40$; rango = 27–165), mientras que en la Sierra Calderona las estimaciones fueron de $48,50 \pm 31,79$ pupas ($n=40$; rango = 9–139). No se encontraron variaciones significativas entre años de estudio ($Z=-0,785$, $p=0,433$).

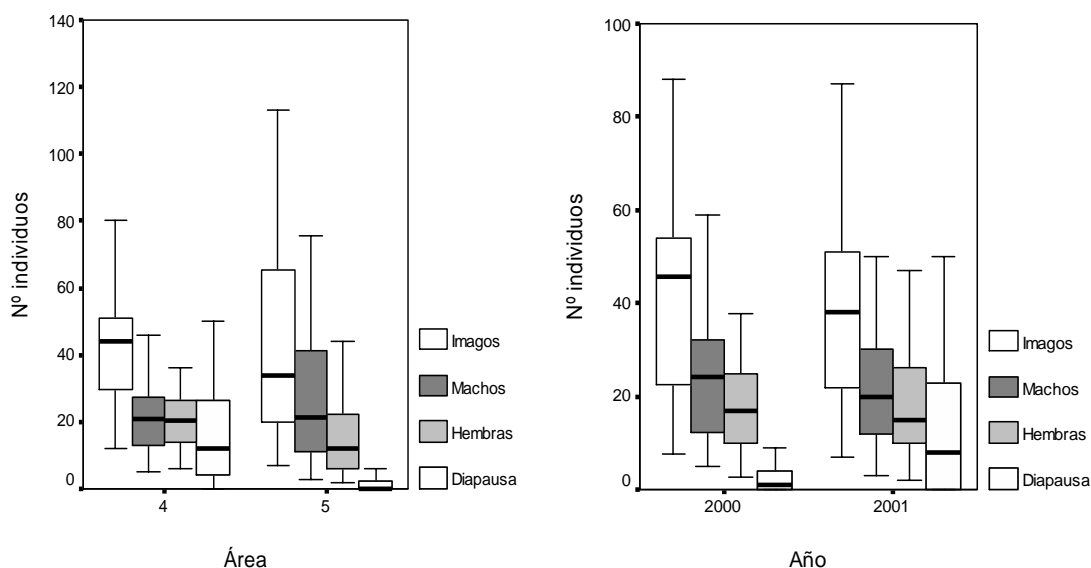


Figura 52. Proporción de sexos y diapausa. Área 4 = Las Umbrías, área 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

Para Las Umbrías, el número de imagos fue de $42,20 \pm 17,12$ ($n=40$; rango = 12–84), siendo la proporción de machos ($21,83 \pm 11,85$; $n=40$, rango = 5–66) similar a la de hembras ($20,38 \pm 8,36$; $n=40$, rango = 6–36) con una proporción de sexos de 1,07:1,00 (M:H) (Figura 52). Respecto a la Sierra Calderona, los valores de emergencias de imagos se situaron en $41,59 \pm 28,68$ ($n=40$; rango = 7–113), con una proporción de machos ($26,28 \pm 18,22$; $n=40$; rango = 3–76) superior a la de hembras ($15,31 \pm 11,69$; $n=40$, rango = 2–47) [proporción de sexos de 1,72:1,00 (M:H)]. Así, mientras la proporción de sexos no presentó diferencias significativas entre años, el número de hembras si que fue sensiblemente menor en la Sierra Calderona ($Z=-2,821$, $p=0,005$).

El fenómeno de diapausa fue más frecuente en Los Serranos ($17,52 \pm 17,78$ individuos; $n=40$, rango = 0 – 73) que en la Sierra Calderona ($1,75 \pm 2,68$ individuos; $n=40$, rango = 0 – 10), con una tasa del 19,7% frente a un 3,6% respectivamente ($Z= -5,609$, $p=0,000$). También se observaron diferencias significativas entre años, con un claro aumento del número de individuos en diapausa hacia el año 2001 ($Z=-2,911$, $p=0,004$) (Figura 53).

En la Sierra Calderona pudimos apreciar como fueron principalmente individuos machos los que mostraron el fenómeno de diapausa, encontrándose hembras con puposis diferida tan solo durante el ciclo 1999-2000 (alrededor de un 21%). El período de latencia se extendió hasta un período máximo de 3 años, aunque prácticamente el 80% de los individuos emergieron a partir del primer año.

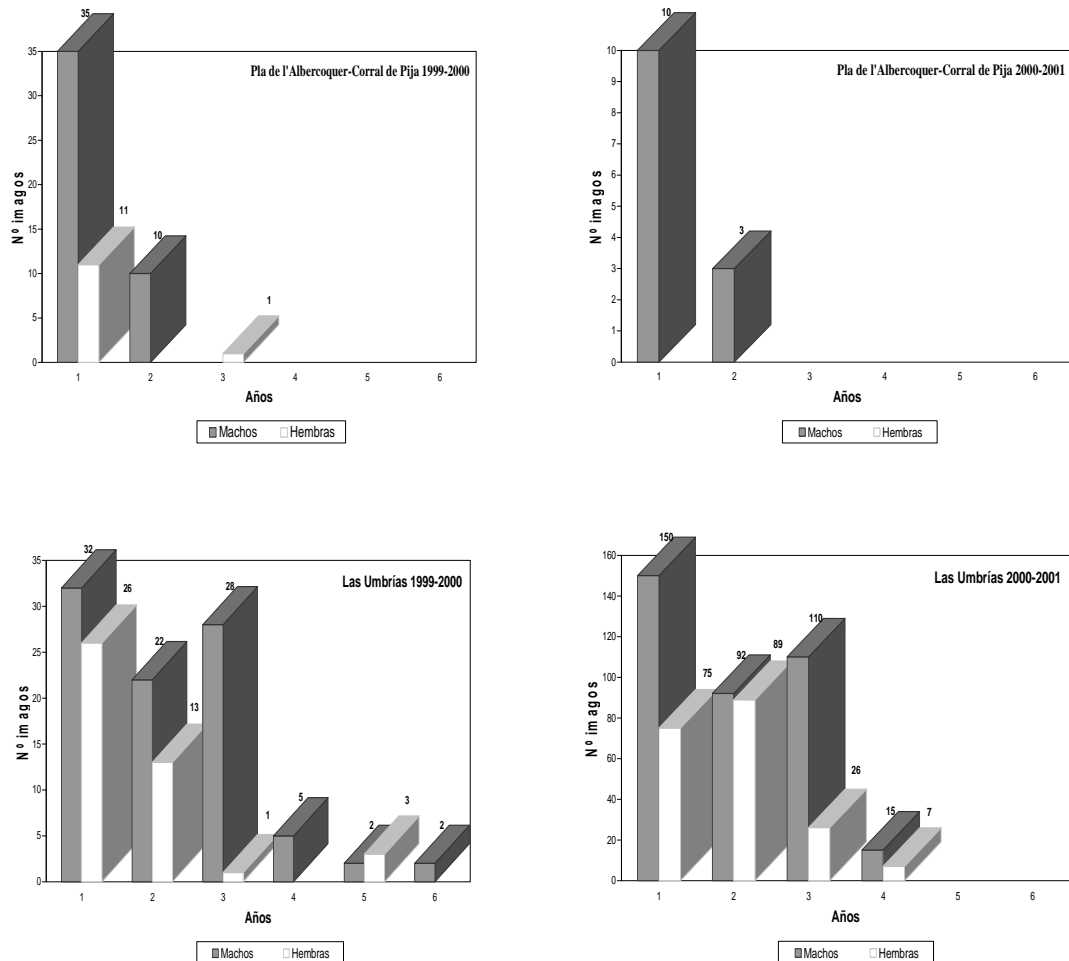


Figura 53. Niveles y duración del período de diapausa en la Sierra Calderona y Los Serranos.

También en Los Serranos, el porcentaje de individuos con puposis diferida fue mayor en los machos (65-100%), aunque pudimos apreciar como la diapausa fue un fenómeno común en ambos sexos (en torno a un 21-33% de hembras) durante los dos años de estudio. Los períodos de latencia fueron importantes, con un máximo de 6 años. El 94% de los individuos diapausantes emergieron durante los 3 primeros años, con un 40% para el primer año.

Respecto a la mortalidad en fase de pupa, tanto el nivel de parasitoidismo ($\chi^2=38,753$; $gl=1$; $p=0,001$) como las muertes por otras causas ($\chi^2=17,136$; $gl=1$; $p=0,001$) presentaron diferencias significativas entre áreas. Así, mientras en Los Serranos fueron atacadas unas $27,65 \pm 20,22$ crisálidas ($n=40$, rango = 4–74) por enterramiento, en la Sierra Calderona tan sólo se observaron valores en torno a $4,97 \pm 4,34$ crisálidas ($n=40$, rango = 0–18); esto supuso una tasa de parasitoidismo en fase de pupa de un 31,2% para Las Umbrías y un 10,2% para Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

Las muertes por otras causas afectaron al 21% de las pupas en Los Serranos [$18,64 \pm 20,34$ ($n=40$, rango = 0–101)] frente al 3,9% en La Sierra Calderona [$1,90 \pm 2,47$ ($n=40$, rango = 0–12)]. Finalmente, las variaciones interanuales del parasitoidismo fueron significativas ($\chi^2=17,136$; $g.l=1$; $p=0,001$), apreciándose una disminución en el número de pupas atacadas hacia el año 2001 (descenso muy marcado en el caso de Las Umbrías) (Figura 54). Sin embargo, el número de pupas muertas por otras causas no mostró diferencias entre años ($\chi^2= 2,953$; $g.l = 1$; $p=0,086$).

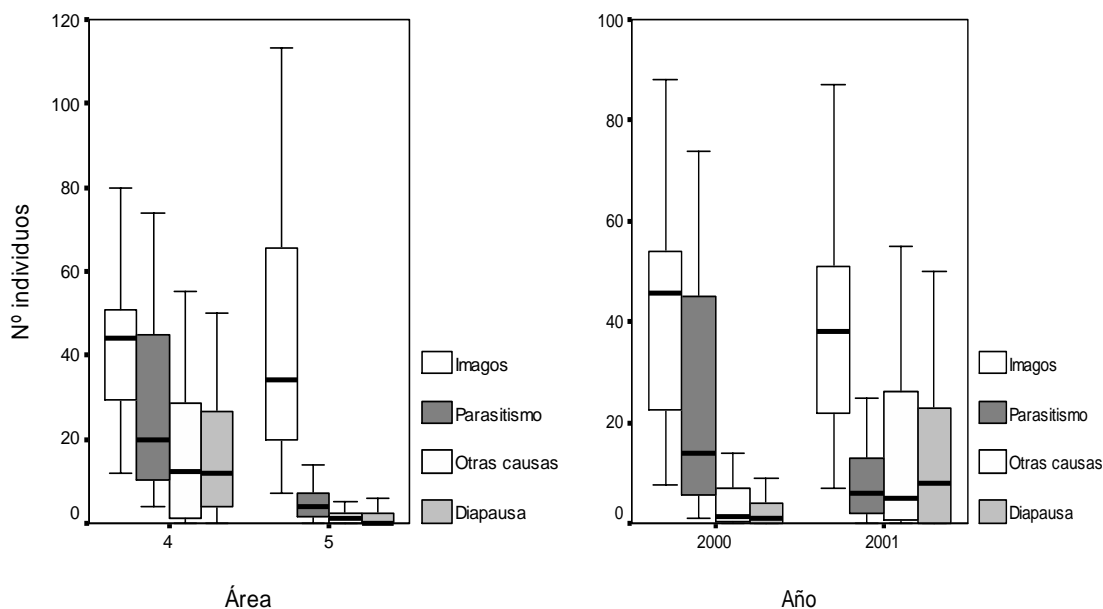


Figura 54. Mortalidad en fase de pupa. Área 4= Las Umbrías, área 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

3.9 Tabla de vida y curva de supervivencia.

La procesionaria del pino se mostró como una especie semélpara con un único episodio de reproducción centrado en la época estival, y en donde todos los descendientes fueron producidos de forma sincronizada. Después de esta etapa todos los imagos decayeron y murieron. Así mismo, atendiendo a la duración de la vida, pudimos identificar un ciclo biológico semélparo superpuesto en donde los individuos de diferentes generaciones coexisten debido al fenómeno ya comentado de la diapausa, y en el cual el período reproductivo puede quedar diferido a una estación y un momento indeterminados.

Las curvas de supervivencia (Figura 55) denotaron dos períodos en los cuales la disminución del contingente de orugas en los agregados fue más aparente: la fase de huevo, y las últimas fases del ciclo, L5 y pupa. Éste patrón se repitió tanto en Los Serranos, como en la Sierra Calderona, aunque para los dos ciclos de estudio, la mortalidad pareció acentuarse más en las áreas del interior valenciano.

Para Los Serranos, en torno al 80% de los individuos potenciales no llegaron a completar el ciclo fenológico; en la Sierra Calderona la tasa de mortalidad fue aproximadamente del 70%. Tal y como pudimos constatar en las montañas del interior valenciano, aun partiendo de puestas con un 30% más de huevos, el número de imagos registrado fue equiparable en ambas áreas.

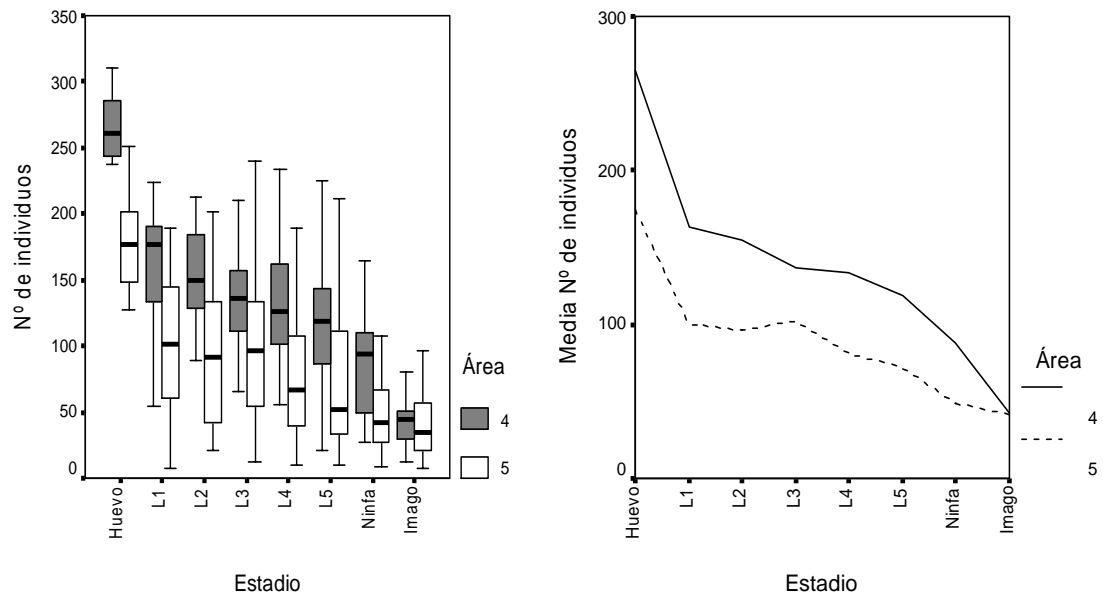


Figura 55. Curva de supervivencia para las cohortes de la procesionaria del pino durante el período de estudio 1999-2001. Área 4 =Las Umbrías, Área 5 = Pla de l'Albercoquer – Corral de Pija.

Los parámetros referentes a la tasa reproductora básica (R_0) y la fertilidad relativa ($l_x \cdot m_x$) disminuyeron en el caso de Las Umbrías y aumentaron para Pla de l'Albercoquer (Tabla 19), durante los dos ciclos estudiados. Debido a que la procesionaria del pino es una especie de ciclo plurianual, estos valores no pudieron servirnos como un índice de dinámica de población ya que las variaciones en los aportes de individuos procedentes de diapausa podrían alterar los valores intergeneracionales de densidad y por tanto la tasa reproductora real.

La probabilidad de supervivencia (p_x) disminuyó de manera significativa en fase de huevo y pupa para Los Serranos, y en fase de huevo y últimos estadios larvales (L4-L5) para la Sierra Calderona. Esta observación vino corroborada por el aumento de las tasas específicas de mortalidad (q_x) para los estadios de desarrollo mencionados.

Si comparamos los k -valor (k_x), podemos observar como los factores de mortalidad clave para Los Serranos acontecieron en fase de huevo y pupa, mientras que para la Sierra Calderona lo hicieron en fase de huevo y últimos estadios larvales (L4-L5). La fuerza de la mortalidad en la fase larval se mantuvo, en general, en valores bajos, cobrando cierta relevancia a partir del estadio L3 en la Sierra Calderona y de L5 en Los Serranos.

LOS SERRANOS 1999-2000													
Fase (x)	ax	lx	dx	qx	px	kx	Cuadro de fertilidad				Tc	r	ex
							Fx	mx	R ₀	lx*mx			
Huevo	238	1	0,3361	0,336	0,664	0,1779							0,663
L1	158	0,66	0,0294	0,044	0,956	0,0197							0,634
L2	151	0,63	0,0798	0,126	0,874	0,0584							0,555
L3	132	0,55	0,0042	0,008	0,992	0,0033							0,550
L4	131	0,55	0,0630	0,115	0,885	0,0528							0,487
L5	116	0,49	0,0840	0,172	0,828	0,0822							0,403
Pupa	96	0,4	0,2269	0,563	0,438	0,3590							0,176
Adulto	42	0,18					265	126,19	1,11	22,27	20,06	-1,25	

LOS SERRANOS 2000-2001													
Fase (x)	ax	lx	dx	qx	px	kx	Cuadro de fertilidad				Tc	r	ex
							Fx	mx	R ₀	lx*mx			
Huevo	265	1	0,3623	0,362	0,638	0,1954							0,638
L1	169	0,64	0,0415	0,065	0,935	0,0292							0,596
L2	158	0,6	0,0717	0,120	0,880	0,0556							0,524
L3	139	0,52	0,0151	0,029	0,971	0,0127							0,509
L4	135	0,51	0,0528	0,104	0,896	0,0475							0,457
L5	121	0,46	0,1509	0,331	0,669	0,1743							0,305
Pupa	81	0,31	0,1623	0,531	0,469	0,3287							0,143
Adulto	38	0,14					217	114,21	0,819	16,38	20,00	-1,388	

CALDERONA 1999-2000													
Fase (x)	ax	lx	dx	qx	px	kx	Cuadro de fertilidad				Tc	r	ex
							Fx	mx	R ₀	lx*mx			
Huevo	174	1	0,4023	0,402	0,598	0,2235							0,598
L1	104	0,6	0,0115	0,019	0,981	0,0084							0,586
L2	102	0,59	0,0057	0,010	0,990	0,0043							0,580
L3	101	0,58	0,0920	0,158	0,842	0,0749							0,488
L4	85	0,49	0,0287	0,059	0,941	0,0263							0,460
L5	80	0,46	0,1839	0,400	0,600	0,2218							0,276
Pupa	48	0,28	0,0517	0,188	0,813	0,0902							0,224
Adulto	39	0,22					155	79,49	0,891	17,82	20,00	-1,351	

CALDERONA 2000-2001													
Fase (x)	ax	lx	dx	qx	px	kx	Cuadro de fertilidad				Tc	r	ex
							Fx	mx	R ₀	lx*mx			
Huevo	155	1	0,3935	0,394	0,606	0,2172							0,606
L1	94	0,61	0,1161	0,191	0,809	0,0923							0,490
L2	76	0,49	0,0065	0,013	0,987	0,0058							0,484
L3	75	0,48	0,0065	0,013	0,987	0,0058							0,477
L4	74	0,48	0,1032	0,216	0,784	0,1058							0,374
L5	58	0,37	0,0516	0,138	0,862	0,0645							0,323
Pupa	50	0,32	0,0323	0,100	0,900	0,0458							0,290
Adulto	45	0,29					161	71,56	1,039	20,77	19,99	-1,284	

Tabla 19. Tabla de vida para procesionaria del pino. **Fase (x)**: fase de desarrollo de procesionaria del pino. **ax**: número de individuos observado al inicio de cada fase. **lx**: probabilidad de supervivencia desde la edad 0 a la edad x. **dx**: proporción de la cohorte original que muere en el paso de una fase a la siguiente. **qx**: tasa de mortalidad específica de cada fase (probabilidad de mortalidad). **px**: probabilidad de supervivencia = $lx+1/lx$. **kx**: se denomina "fuerza de la mortalidad" = $\log_{10} ax/ax+1$. Cuadro de fertilidad. **fx**: huevos producidos en cada fase. **mx** (fertilidad individual): huevos producidos por cada individuo superviviente en cada fase. **R₀**: tasa de reproducción $\sum lx*mx$ (de reemplazo básica). **lx*mx** (fertilidad relativa): huevos producidos por cada individuo original en cada fase. **Tc**: tiempo generacional de la cohorte = $\sum lx*mx/R_0$. **r**: tasa instantánea de crecimiento poblacional = $\log_e R_0/Tc$. **ex**: expectativa de vida para la fase x. Las fases con valores de ax en negrita han sufrido una corrección (promedio del número de individuos de los estadios contiguos) para mantener la tendencia en la tasa de supervivencia y evitar valores de mortalidad negativos.

3.10 Fenología de *Thaumetopoea pityocampa*.

Sierra Calderona. La época de vuelo y la puesta se centraron hacia el mes de septiembre para ambos años de estudio, aunque podría adelantarse algunas semanas en años de veranos suaves (tal y como pudimos observar durante el ciclo 1999-2000). En este período, la temperatura media de las máximas absolutas se situaron por encima de los 30 °C y la media de las mínimas absolutas en torno a los 15 °C, aunque ya se pudo apreciar una clara tendencia al descenso de las medias de las máximas; el hecho de presentar la época de reproducción justo en el preámbulo a la temporada de lluvias otoñal, podría afectar al potencial biótico del lepidóptero en el caso de coincidencia con algún episodio de lluvias intensas de carácter prematuro.

La evolución larvaria tuvo una tendencia claramente “post-estival” intentando minimizar el impacto de las temperaturas elevadas, aunque los primeros estadios todavía se vieron afectados por temperaturas máximas diurnas en torno a los 30 °C. Los estadios larvarios L1 y L2 se desarrollaron con temperaturas máximas absolutas en torno a los 30 °C y temperaturas medias de las máximas por encima de los 20 °C, por lo que los nidos fueron meramente estructurales, de protección y cohesión de la colonia. Con estos umbrales térmicos, el crecimiento de las orugas fue relativamente rápido completándose ambos estadios en unos 30 días.

Debemos resaltar el descenso de población que se observó en la Sierra Calderona a partir del episodio de “gota fría” que aconteció en otoño del año 2000. El temporal de aguas torrenciales que dejó en pocas horas registros de unos 250 l/m² arrancó literalmente las colonias en estadio L1 de las ramas de los pinos, dispersándolas y produciendo la muerte de gran parte de éstas. La coincidencia de un factor de mortalidad estocástico como la lluvia, con el estadio más susceptible (protonidos meramente estructurales y tamaño reducido de las orugas), provocó un episodio de mortalidad masiva que hizo casi desaparecer la plaga de los pinares en estudio.

Expuestas a un período de temperatura máxima media en torno a los 15 °C, las orugas ya en L3 (noviembre-diciembre) comenzaron a dar consistencia a los nidos de seda, aunque tal y como mostraron las temperaturas integradas (valores por encima de los 25 °C), los nidos todavía no cumplirían una función de termorregulación clara, mostrando aún un aspecto “descuidado”.

Fue entre diciembre y febrero, cuando las colonias en L4 tejieron los nidos de invierno como respuesta al descenso acusado de las temperaturas y corroborando así los resultados del análisis de regresión múltiple de las dimensiones del nido, ya que el volumen de las estructuras de seda aumentaron de manera significativa a partir de este estadio. Con la temperatura máxima y la temperatura integrada por debajo de los 20 °C, y las mínimas absolutas próximas a valores de bajo cero, las orugas ralentizaron su desarrollo tal y como podemos observar en la Figura 56. Las colonias en L4 estuvieron presentes en las cohortes estudiadas entre 2 meses y medio (ciclo 1999-2000, con un invierno más frío) y un mes (2000-2001) quedando bien patente la influencia de la temperatura en el tiempo de desarrollo de este estadio concreto.

El estadio L5, centrado entre los meses de febrero – marzo, se pudo detectar en el pinar a lo largo de unos 30 días aproximadamente. Las orugas de este estadio, con unos nidos de invierno bien estructurados (las temperaturas integradas en torno a 30 °C nos indicarían una termorregulación óptima en el interior de las bolsas de seda), y expuestas a unas medias de las máximas en torno a los 25 °C, mostraron una actividad trófica importante, defoliando de manera rápida gran parte de la copa en el caso de árboles jóvenes.

La fase hipogea o pupal tuvo una duración de unos 5 meses, desde febrero–marzo hasta mediados de agosto–septiembre, coincidiendo con la época más seca y cálida del año.

Los Serranos. El vuelo de los imagos se inició hacia comienzos del verano (finales de junio–julio) con unas temperaturas medias de las máximas absolutas por encima de 25 °C, unas medias de las mínimas absolutas por encima de los 5 °C y con el período de lluvias primaverales en recesión.

Con unas temperaturas medias de las máximas por debajo de 30 °C, y unas máximas absolutas por debajo de los 35 °C, las orugas L1 emergieron hacia la mitad del verano (finales de julio–agosto). A diferencia de la Sierra Calderona, el desarrollo de los primeros estadios del lepidóptero se llevaron a cabo en la época más seca del año, disminuyendo la probabilidad de posibles interferencias negativas con episodios de lluvia (aunque hay que apuntar que las tormentas de verano en estas áreas de montaña podrían de manera puntual ser un factor de mortalidad importante), y sin limitantes térmicos que pudieran ralentizar el desarrollo (media de las mínimas por encima de los 5 °C).

Tal y como podemos observar en la Figura 56, la “gota fría” de otoño del 2000 también afectó las áreas montañosas del interior, aunque no tuvo el impacto que pudimos observar en la Sierra Calderona. Por una parte las colonias de la cohorte se encontraban ya en un estadio L3, bien protegidas y cohesionadas por nidos de invierno en formación o bien consolidados, y por otra parte, el episodio de lluvias no fue de carácter súbito, sino que los 190 l/m² registrados se repartieron a lo largo de los 3 días que duró el temporal.

El desarrollo de los estadios L1–L2 de la cohorte se completaron en unos 45 días, con unas temperaturas medias de las máximas por encima de los 20 °C, y una media de las mínimas superior a los 5 °C. La temperatura integrada ligeramente superior a la máxima absoluta o próxima a ésta, nos indicó que los nidos de seda no cumplieron una función termorreguladora, y que las colonias pudieron desarrollarse sin depender de estas estructuras.

A partir del mes de octubre y con temperaturas mínimas absolutas en torno a los 0 °C, pudimos encontrar colonias en L3 de manera cada vez más abundante. Fue a partir de este estadio cuando comenzamos a observar nidos de seda cada vez más voluminosos y patentes entre el follaje de los pinos. La temperatura integrada se situó en valores muy próximos o inferiores a los registrados para las temperaturas máximas absolutas (por debajo de 20 °C), y la media de las máximas situada en torno a los 15 °C marcaron el punto en el cual las colonias dedicaron cada vez más tiempo al “cuidado” de los nidos de invierno.

El estadio L4 fue el más dilatado dentro de las cohortes estudiadas. Estas colonias de orugas se encontraron ya desde el mes de octubre hasta febrero, constituyendo la fase de desarrollo de mayor duración junto a la fase de pupa. Temperaturas mínimas por debajo de -5 °C (incluso en algunas ocasiones próximas a umbrales letales como los -11 °C registrados en enero del 2000), medias de las máximas por debajo de 5 °C y máximas absolutas en torno a los 15 °C, marcaron la etapa más limitante para el desarrollo de las orugas. Con estas condiciones meteorológicas, las colonias ralentizaron su evolución, con expediciones tróficas cada vez menos frecuentes, y aumentaron cada vez más la dependencia respecto de las estructuras de seda para poder seguir metabolizando el alimento.

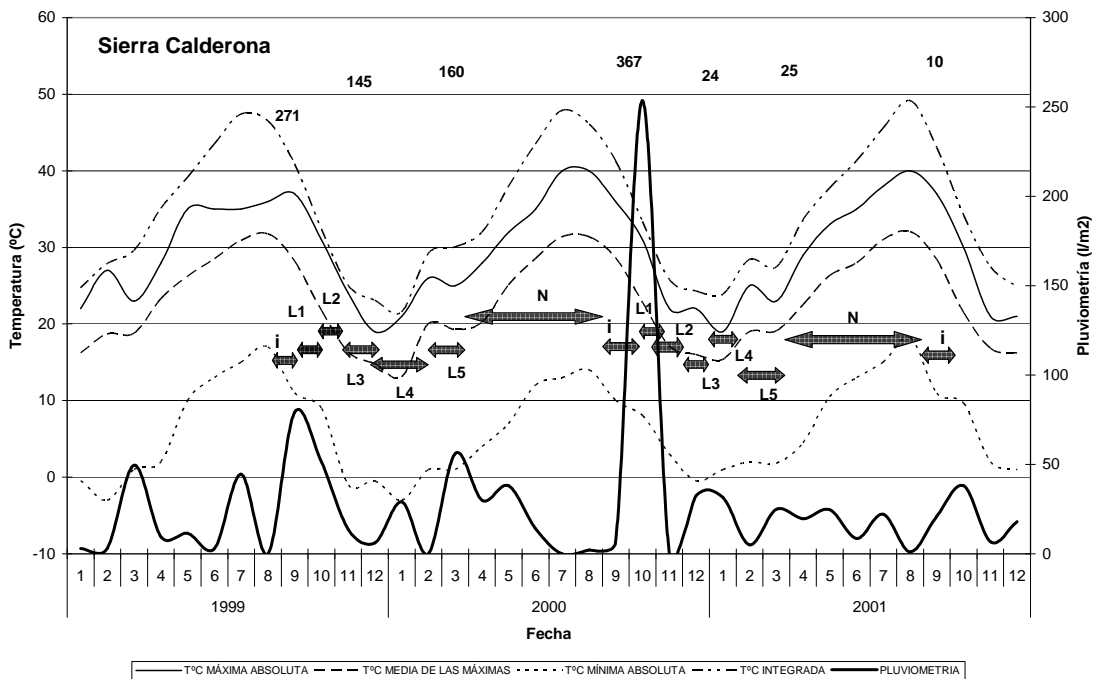
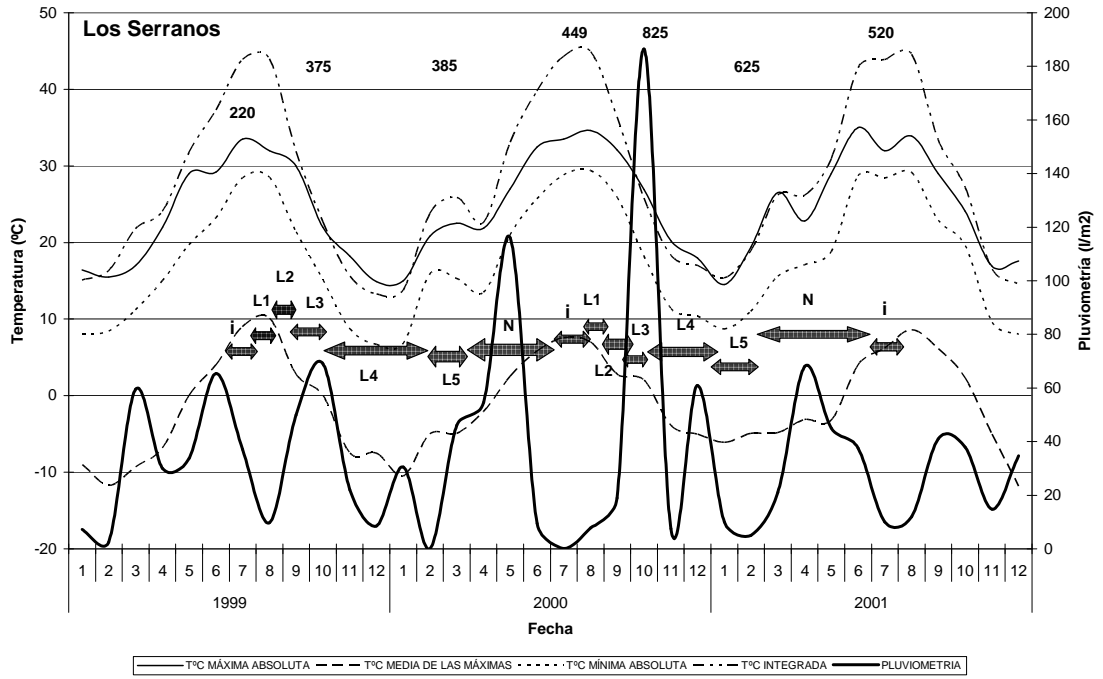


Figura 56. Fenología de *Thaumetopoea pityocampa*. Los números en la parte superior del gráfico hacen referencia a la densidad de puestas de huevos/ha o de nidos de invierno/ha. Las flechas representan los diferentes estadios de desarrollo y su duración (i = imagos+puesta; L1-L5 = estadios larvales; N = prepupa y pupa). **T°C integrada** = Media mensual de las temperaturas integradas ($T_i = \text{Media T. máx} + 1,5 \cdot I / 30 \text{ ó } 31$ siendo I = horas de insolación). Los datos para la elaboración del climatograma se obtuvieron del Centro Meteorológico de Casinos "Agro" (Cuenca=8; Indicativo=405B; Provincia: València; Long=00-43-17W; Lat=39-41-40; Alt=300 m.) para La Sierra Calderona y del Centro Meteorológico Aras de Los Olmos "Forestal" (Cuenca=8; Indicativo=385C; Provincia: València; Long=01-07-40W; Lat=39-55-10; Alt=910 m.) para las áreas de Los Serranos.

El paso a L5 vendría marcado por un aumento sustancial en las temperaturas (del orden de 10 °C en menos de un mes) hacia el mes de febrero. Esto implicó un crecimiento acelerado de las colonias, aumentando la actividad trófica, y el papel termorregulador de los nidos de invierno (muy bien estructurados a esta altura del año). Fue en esta época cuando la actividad defoliadora de las colonias se hizo más patente en Las Umbrías, con árboles de porte considerable defoliados por completo, sobre todo en la orientación Sur de la masa forestal. Así, el desarrollo de este estadio se completó en un mes aproximadamente, dándose los enterramientos hacia finales de febrero-marzo.

La fase de pupa se extendió desde el mes de marzo hasta finales de junio, coincidiendo con la segunda etapa más lluviosa del año en estas áreas del interior. Tal y como podemos observar en el climatograma de Los Serranos, en los meses de abril y mayo se dieron registros de lluvia significativos (para mayo del año 2000 en torno a 120 l/m²) que en cierto modo, pudieron condicionar el desarrollo hipogeo de la población de procesionaria del pino.

El año 2001 fue sensiblemente más cálido que los dos años precedentes, hecho muy patente en las mínimas absolutas de los meses más fríos (no inferiores a -5 °C) y en la media de las máximas (en torno a los 10 °C). Esta diferencia en el régimen anual de temperaturas pudo marcar la diferencia observada en la duración de los dos ciclos estudiados; así para el ciclo 1999-2000, el período L3-L4 de la cohorte se mostró muy dilatado (especialmente en Los Serranos), con un consecuente retardo en el período de enterramientos (marzo) y un acortamiento importante de la fase de pupa. Sin embargo, durante el ciclo 2000-2001 pudimos observar todo lo contrario, acortamiento de las fases L3-L4 con un adelanto en los enterramientos importante (hacia el mes de febrero) y un período de pupa que se prolongó en torno a un mes más que el año precedente.

En la Sierra Calderona, las variaciones en la duración del ciclo fueron menos marcadas, conservándose los “calados” de la época de enterramientos (marzo) y la duración del período hipogeo durante el período de estudio. Sin embargo, si que pudimos observar como la época de vuelo mostró cierta tendencia a adelantarse después de años relativamente fríos, tal y como ocurrió durante el ciclo 1999-2000.

4. Enemigos naturales. Depredación y parasitoidismo.

4.1 Elenco de especies.

De los diferentes factores de mortalidad que afectaron a las poblaciones estudiadas, los enemigos naturales fueron especialmente importantes, tanto en términos de tasas de ataque como de diversidad de especies y relaciones tróficas (Figura 57, Tabla 20 y Tabla 29). A lo largo de todo el ciclo fenológico de procesionaria del pino pudimos constatar la presencia de 42 especies de antagonistas biológicos: 20 depredadores (2 mamíferos, 7 aves, 6 insectos y 3 arácnidos), 3 entomopatógenos y 19 insectos parasitoides (las especies más esporádicas en su acción se tratan en el punto 4.7 del presente trabajo). De todo este elenco de enemigos naturales, y a partir de la metodología de muestreo aplicada, tan sólo pudimos aproximar las tasas de ataque de 26 especies: 3 entomopatógenos, 4 insectos depredadores y 19 insectos parasitoides (la comparativa entre áreas se estableció en función de los niveles de incidencia de estos organismos).

La diversidad en especies por área de estudio fue similar (15 especies para Las Umbrías y 17 para Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija). El número de parasitoides primarios fue de 8 para cada zona, mientras que la diversidad en hiperparasitoides fue mayor en la Sierra Calderona (2 especies frente a 6 respectivamente); así, se pudo detectar un complejo de hiperparasitoides importante atacando las

pupas del braconido *M. versicolor* en la fase arbórea, mientras que los hiperparasitoides encontrados en Los Serranos afectaron exclusivamente a los parasitoides primarios pupales en la fase subterránea.

El complejo de ooparasitoides encontrado en las áreas de Los Serranos y la Sierra Calderona estuvo dominado por las especies solitarias *O. pityocampae* y *B. servadeii* respectivamente; la especie gregaria *T. embryophagum* frecuente en algunas áreas del interior valenciano no estuvo presente en la Sierra Calderona. Sin embargo, en esta última zona, aparecieron algunos microhimenópteros de acción parasítica poco relevante tales como *A. bifasciatus*, *Baryscapus transversalis* Graham, 1991 (Hymenoptera; Eulophidae) y *Eupelmus seculatus* (Ferrière, 1954) (Hymenoptera; Eupelmidae).

Respecto al complejo de parasitoides larvo-pupales y pupales destacar la abundancia de las especies de dípteros *P. caudata* y *Villa* sp., especialmente en las áreas montañosas de Los Serranos. En la Sierra Calderona, la especie más relevante fue el braconido *M. versicolor*, mientras *P. caudata* se mostró como un parasitoide de acción más esporádica, al menos durante los dos ciclos fenológicos estudiados.

Por otra parte, tal y como ya mencionamos al inicio de este apartado, se pudo constatar la acción anual reiterada de un séquito importante de depredadores; la acción conjunta de todas estas especies complementaría el ataque de los organismos “más específicos” y a priori más eficientes. Algunas de estas especies, tal y como veremos más adelante, llegaron a alcanzar tasas de ataque marginal significativas. Como ejemplo, podríamos citar a 4 depredadores (2 por zona) que atacaron a la procesionaria del pino en una etapa muy vulnerable del ciclo fenológico, la fase de huevo y primeros estadios larvales: los tetigónidos *S. andalusius* y *T. corsicus corsicus* en Los Serranos, y *C. scutellaris* (Formicidae) y *Holcogaster weberi* Wagner, 1964 (Hemiptera; Pentatomidae) en la Sierra Calderona.

Respecto al impacto del complejo de patógenos, éste fue mucho más patente en las áreas montañosas del interior valenciano. Así, en Los Serranos pudimos constatar 3 especies (2 hongos y 1 virus), entre las cuales se encontró a *B. bassiana*, un hongo entomopatógeno de acción hipogea que se situó entre los cuatro factores de mortalidad más importantes, y una especie esporádica de hongo que fue aislada de orugas procedentes de los nidos de invierno, y que se identificó como perteneciente al género *Verticillium* sp. Pese al carácter ocasional de los ataques de estos microorganismos, en algunas áreas de Los Serranos fueron responsables, en gran medida, del decaimiento súbito de la población del lepidóptero; este fue el caso de La Jarilla durante el ciclo 99-00, en donde una población en clara fase de gradación positiva manifestó una regresión repentina en la dinámica de crecimiento, con mortalidades masivas de larvas en estadio L3-L4 afectadas muy probablemente por el virus de la poliedrosis citoplásmica *Smithiavirus pityocampae*.

Los enemigos naturales estuvieron presentes en todas las fases del ciclo fenológico de la procesionaria del pino (Figura 57), actuando de manera conjunta y sincronizada con los estadios diana. Sin embargo, tal y como pudimos constatar en el apartado 3.9 del presente trabajo, las cohortes de orugas sufrieron un descenso acusado en el número de individuos durante la fase de huevo y primeros estadios de desarrollo, y en los últimos estadios de oruga y pupa según las áreas. Los niveles de incidencia de las especies más relevantes, tales como *B. servadeii*, *O. pityocampae*, *P. caudata* o *B. bassiana* dependieron del grado de sincronización con las fases clave de entrada al ciclo anual plaga-enemigo natural. Así, el inicio de la puesta, la emergencia de los primeros estadios de oruga y las procesiones de enterramiento, funcionaron como “puertas de entrada” para la mayor parte de antagonistas biológicos; el éxito en los niveles de ataque se consiguió en años en los que se observó una completa coincidencia debida a la modulación del ciclo de la plaga por factores ambientales, principalmente la temperatura y las precipitaciones.

PATÓGENOS	DEPREDADORES	PARASITOIDES
------------------	---------------------	---------------------

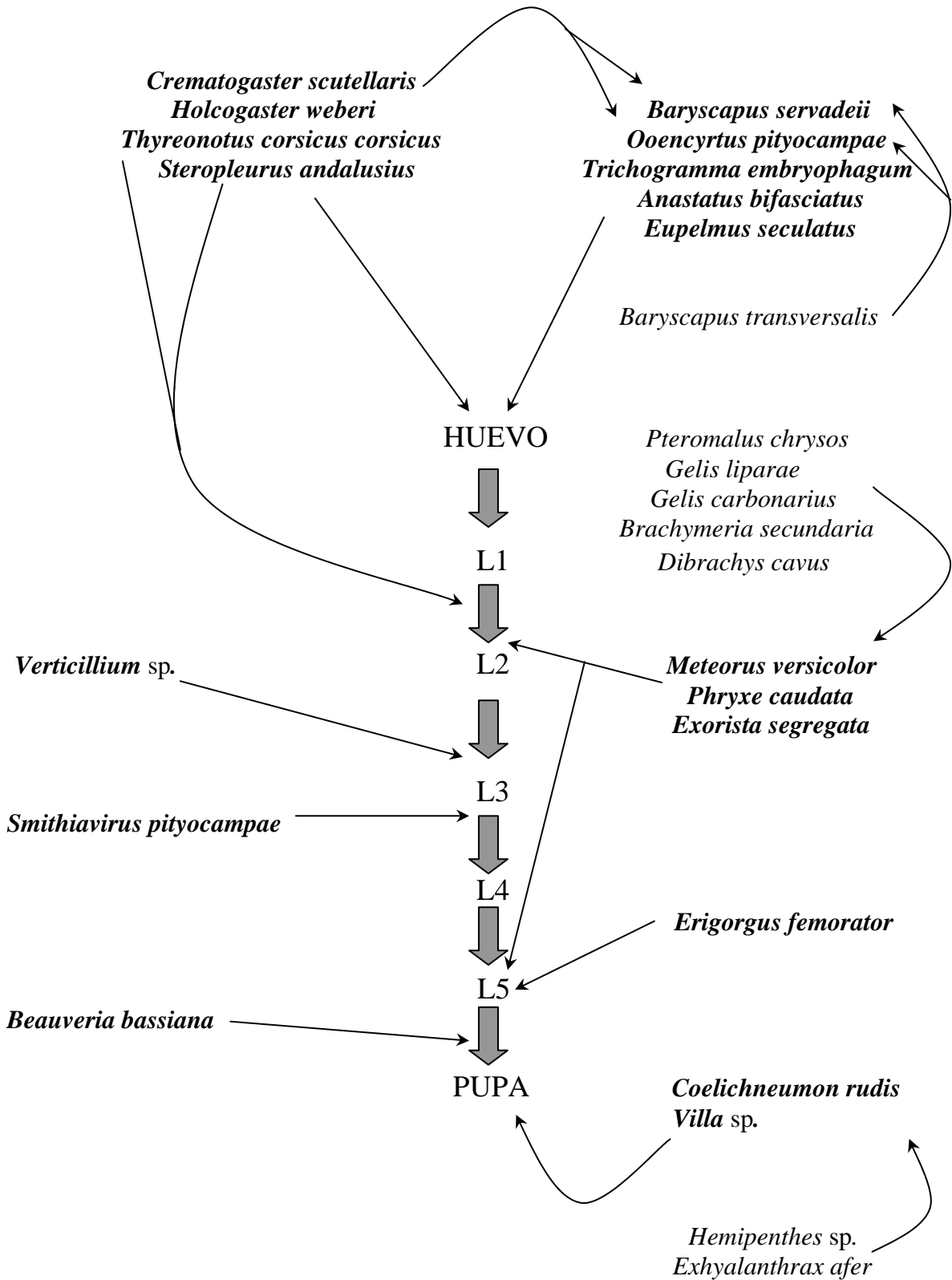


Figura 57. Complejo de enemigos naturales asociados a las diferentes etapas del ciclo biológico de la procesionaria del pino en el conjunto de las poblaciones estudiadas. Las flechas indican la relación: fase hiperparasitoide → parasitoide primario → hospedador.

Especie	Familia	Orden	Área	Estatus trófico
<i>Holcogaster weberi</i> Wagner, 1964	Pentatomidae	Heteroptera	5	Depredador
<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier, 1791)	Formicidae	Hymenoptera	5	Depredador
<i>Thyreonotus corsicus corsicus</i> Rambur, 1839	Tettigonidae	Orthoptera	4	Depredador
<i>Steropleurus andalusius</i> (Rambur, 1839)	Tettigonidae	Orthoptera	4	Depredador
<i>Exhyalanthrax afer</i> (Fabricius, 1794) (= <i>fimbriata</i> Meigen)	Bombyliidae	Diptera	4	Hiperparasitoide
<i>Pteromalus chrysos</i> Walker, 1836	Pteromalidae	Hymenoptera	5	Hiperparasitoide
<i>Gelis liparæ</i> (Giraud, 1863)	Ichneumonidae	Hymenoptera	5	Hiperparasitoide
<i>Gelis carbonarius</i> (de Stefani, 1884)	Ichneumonidae	Hymenoptera	5	Hiperparasitoide
<i>Brachymeria secundaria</i> (Ruschka, 1922)	Chalcididae	Hymenoptera	5	Hiperparasitoide
<i>Dybrachis cavus</i> (Walker, 1835)	Pteromalidae	Hymenoptera	5	Hiperparasitoide
<i>Hemipenthes</i> sp.	Bombyliidae	Hymenoptera	4	Hiperparasitoide
<i>Baryscapus transversalis</i> Graham, 1991	Eulophidae	Hymenoptera	5	Hiperparasitoide
<i>Exorista segregata</i> (Rondani, 1859)	Tachinidae	Diptera	4	Parasitoide primario
<i>Phryxe caudata</i> (Rondani, 1859)	Tachinidae	Diptera	4,5	Parasitoide primario
<i>Villa</i> sp.	Bombyliidae	Diptera	4,5	Parasitoide primario
<i>Meteorus versicolor</i> (Wesmael, 1835)	Braconidae	Hymenoptera	5	Parasitoide primario
<i>Erigorgus femorator</i> Aubert, 1960	Ichneumonidae	Hymenoptera	4	Parasitoide primario
<i>Coelichneumon rudis</i> (Fonscolombe, 1847)	Ichneumonidae	Hymenoptera	4,5	Parasitoide primario
<i>Baryscapus servadeii</i> (Domenichini, 1965)	Eulophidae	Hymenoptera	4,5	Parasitoide primario
<i>Ooencyrtus pityocampæ</i> (Mercet, 1921)	Encirtidae	Hymenoptera	4,5	Parasitoide primario
<i>Trichogramma embryophagum</i> (Hartig, 1838)	Trichogrammatidae	Hymenoptera	4	Parasitoide primario
<i>Anastatus bifasciatus</i> (Geoffroy, 1785)	Eupelmidae	Hymenoptera	5	Parasitoide primario
<i>Eupelmus seculatus</i> (Ferrière, 1954)	Eupelmidae	Hymenoptera	5	Parasitoide primario
<i>Verticillium</i> sp.	Plectosphaerellaceae	Fungi	4	Patógeno
<i>Beauveria bassiana</i> (Bassi, 1835)	Clavicipitaceae	Fungi	4,5	Patógeno
<i>Smithiavirus pityocampæ</i> Vago, 1951	Virales	Virus	4	Patógeno

Tabla 20. Elenco de especies de enemigos naturales para procesionaria del pino durante el período de estudio. Área 4 = Los Serranos, área 5 = Sierra Calderona.

4.2 Análisis de los factores de mortalidad de *Thaumetopoea pityocampa*.

En las 4 tablas de vida propuestas (una por cada localidad y ciclo estudiado) se presentó el ciclo vital de la procesionaria del pino dividido en diferentes etapas, y dentro de cada una de ellas se precisaron los agentes de mortalidad clave (ver Anexo II). Dicha mortalidad incluyó, en términos generales, la acción de los diferentes parasitoides primarios y otras causas tanto conocidas (por ejemplo la predación), como desconocidas.

La aportación del complejo de enemigos naturales a la mortalidad total presentó diferencias importantes según el ciclo y el área estudiadas, alcanzándose valores máximos del 44% (Tabla 21). Así, mientras en el ciclo 1999–2000 las tasas de ataque real en ambas zonas de estudio se estimaron en torno a un 34%, para el ciclo 2000–2001 se pudo observar un descenso generalizado en la acción de los antagonistas biológicos, mucho más acusado en Las Umbrías, en donde se llegó a registrar un descenso del 24% respecto del ciclo anterior.

Área	Ciclo	R_0	Mortalidad Total	Mortalidad Enemigos naturales	Densidad (Bolsones/ha)
4	1999-2000	1,113	0,823	0,343	130 - 400
	2000-2001	0,819	0,857	0,106	250 - 825
5	1999-2000	0,891	0,776	0,346	68 - 180
	2000-2001	1,039	0,710	0,271	25 - 40

Tabla 21. Valores para la tasa neta de reproducción (R_0), mortalidad total y mortalidad a causa de los enemigos naturales (no tiene en cuenta la mortalidad debida al factor "otras causas"). También se incluye el rango de infestación (bolsones/ha) en función de la localidad y el ciclo estudiado. Área 4 = Las Umbrías; área 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

Las tasas de mortalidad total observadas fueron mayores en Los Serranos que en la Sierra Calderona para los dos años de estudio. Por otra parte, mientras las tasas de mortalidad no presentaron variaciones interanuales significativas, la mortalidad debida a la acción de los diversos parasitoides mostraron oscilaciones importantes; así, durante el ciclo 2000–2001 en Las Umbrías, el descenso en las tasas de ataque por parasitoides no tuvo repercusión aparente en la mortalidad total, la cual por el contrario manifestó un ligero aumento.

Respecto a la importancia del impacto de las diferentes especies de enemigos naturales podríamos resaltar a grandes rasgos la acción de los parasitoides de huevos (la Sierra Calderona) y los parasitoides que atacaron las últimas fases de desarrollo de la procesionaria del pino (Los Serranos) (Tabla 21). El sumatorio total de los k-valor según la especie situó a *B. servadeii* como el factor biótico con mayor "fuerza de mortalidad" ($k = 0,273$), seguido de *P. caudata* ($k = 0,122$) y *O. pityocampae* ($k = 0,093$).

Entre los tres principales factores de mortalidad, y de manera independiente al área estudiada, encontramos la acción de los ooparasitoides. En algunos casos como en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija llegaron a convertirse en la principal causa de mortalidad incluso por encima del factor "otras causas" (sumatorio de las mortalidades aparentemente no relacionadas con la acción directa de los enemigos naturales, a lo largo de todas las fases de desarrollo). La especie dominante en Los Serranos fue el encírtido *O. pityocampae* con tasas de ataque marginal que oscilaron entre 0,18 – 0,37, y en la Sierra Calderona la especie *B. servadeii* con tasas entre 0,32 – 0,64 (ver Anexo II).

Por otra parte, la acción de los parasitoides larval-pupales fue determinante en Las Umbrías, en donde el díptero *P. caudata* presentó tasas de incidencia importantes aunque con valores interanuales muy irregulares. Durante el ciclo 1999-2000 se manifestó como la especie predominante con tasas de ataque marginal en torno al 0,21; en el ciclo 2000-2001 las tasas descendieron a valores en torno a 0,03 pasando a un segundo plano como factor de contención de la plaga. Esta misma especie, mantuvo en la Sierra Calderona tasas de ataque marginal entre un 0,001–0,005 para los dos años de estudio, no mostrando el comportamiento episódico observado en Los Serranos.

ÁREA 4		Ciclo 1999-2000	Ciclo 2000-2001
	k-valor		k-valor
<i>P. caudata</i>	0,0910	<i>O. pityocampae</i>	0,0295
<i>O. pityocampae</i>	0,0405	<i>Villa sp.</i>	0,0115
Fungi	0,0090	Fungi	0,0083
<i>Villa sp.</i>	0,0069	Depredación huevos	0,0079
Depredación huevos	0,0047	<i>P. caudata</i>	0,0020
<i>B. servadeii</i>	0,0019	<i>B. servadeii</i>	0,0019
<i>C. rudis</i>	0,0014	<i>C. rudis</i>	0,0018
<i>T. embryophagum</i>	0,0010	<i>T. embryophagum</i>	0,0003
<i>E. femorator</i>	0,0006	<i>E. afer</i>	0,0002
<i>E. afer</i>	0,0001	<i>E. femorator</i>	0,0000
ÁREA 5		Ciclo 1999-2000	Ciclo 2000-2001
	k-valor		k-valor
<i>B. servadeii</i>	0,1240	<i>B. servadeii</i>	0,0896
<i>O. pityocampae</i>	0,0144	<i>M. versicolor</i>	0,0151
<i>P. caudata</i>	0,0084	<i>P. caudata</i>	0,0115
<i>Villa sp.</i>	0,0073	<i>O. pityocampae</i>	0,0085
<i>M. versicolor</i>	0,0114	<i>Villa sp.</i>	0,0013
Fungi	0,0021	Fungi	0,0013
<i>C. rudis</i>	0,0016	<i>C. rudis</i>	0,0000

Tabla 22. K-valores para los diferentes factores de mortalidad durante el período de estudio (ver Anexo I). Los k-valores aparecen ordenados por orden de importancia en cada área de estudio. No se incluye la mortalidad por “otras causas” debido a la incertidumbre de su origen y, por tanto, a la imposibilidad de asociar un sumatorio. Área 4 = Las Umbrías, área 5 = Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija.

Tal y como podemos apreciar en la Tabla 22, la incidencia del parasitoidismo en las áreas del interior valenciano presentó una tendencia homogénea, siendo sin embargo en la Sierra Calderona significativamente más alto.

4.3 Entomopatógenos.

Durante el seguimiento de las poblaciones de la procesionaria del pino, pudimos tener constancia de la acción de diversos microorganismos que en algunos casos llegaron a convertirse en factores de mortalidad muy importantes.

Los hongos entomopatógenos estuvieron presentes en ambas localidades y en los dos ciclos de estudio. La especie más importante fue *Beauveria bassiana*, que alcanzó k-valores en torno a 0,008–0,009 en Los Serranos, y que constituyó el tercer factor de mortalidad más importante para los dos años de estudio. Por otra parte, en la Sierra Calderona su nivel de incidencia fue mucho menor, con un k-valor máximo de 0,0021.

Respecto a los hongos entomopatógenos aislados a partir de orugas procedentes de los nidos de invierno, decir que tuvieron una incidencia esporádica y residual, no produciendo epizootias masivas al menos durante el período de desarrollo epigeo de las colonias. Estos hongos se determinaron dentro del género *Verticillium sp.*

Las diferencias tan importantes observadas en los niveles de incidencia de *B. bassiana* entre las áreas montañosas del interior y la Sierra Calderona podrían responder a los regímenes de precipitación característicos de cada zona (Figura 56). Así, en Los Serranos, la acción conjunta de un período de lluvias primaverales acusado (sobre todo durante el año 2000) y la creciente recuperación de las temperaturas, podría haber propiciado condiciones de humedad y calor óptimas en el sustrato del bosque que aumentarían el potencial infectivo de estos hongos.

Esta misma correlación entre precipitaciones y tasa de ataque de *B. bassiana* parece también observarse en la Sierra Calderona aunque de manera más atenuada, lo cual nos podría estar indicando la importancia de la coincidencia de episodios de lluvia primaverales en el aumento de las tasas de ataque marginal de estos entomopatógenos.

Finalmente, durante el ciclo 1999–2000 (concretamente en el mes de enero) se pudo registrar un episodio de mortalidad masiva de orugas en L4 derivado al parecer de la acción de algún agente vírico tipo *Smithiavirus* sp. (o a la acción combinada con temperaturas próximas a umbrales térmicos letales como los alcanzados durante ese mismo mes). La población de la procesionaria del pino de la Jarilla, en franca fase de gradación positiva, sufrió una epizootia que erradicó la plaga prácticamente en toda su extensión, quedando relegada su presencia al año siguiente a algunos reductos aislados del sector Oeste de la masa forestal, y que alteró todos los planes de estudio de esta cohorte.

Es posible que las larvas sometidas a bajas temperaturas vieran aumentada su susceptibilidad al ataque vírico. Las orugas muertas, quedaron colgando de los nidos de seda de una manera característica, mostrando un aspecto flácido y con claros síntomas de necrosis interna de los tejidos.

4.4 Fase de huevo. Depredadores y parasitoides.

4.4.1 Tetigónidos oófagos.

La acción depredadora de los oófagos se situó entre el cuarto y el quinto factor de mortalidad más importante en el área de Las Umbrías tal y como aproximaron los k-valores calculados. Dicha actividad depredadora fue observada durante los tres años de estudio, con un impacto que osciló entre el 13–38% del total de masas de huevos muestreadas (Tabla 23).

Dos especies de ortópteros tetigónidos se identificaron como las responsables de los expolios en las masas de huevos: *T. corsicus corsicus* y *S. andalusius*. Ambas especies llegaron a devorar entre un 5–28% del contingente de huevos de las puestas atacadas, y se mostraron muy abundantes en todas las zonas de estudio de Los Serranos, con un marcado carácter arborícola coincidente con la época de puesta de la procesionaria del pino (Figura 58). Así, durante el mes de julio ya se pudieron observar individuos en fase ninfal atacando de manera activa los huevos del lepidóptero (Figura 81); más tarde, hacia finales de agosto, los imagos de estos ortópteros derivaron su acción depredadora hacia los primeros estadios de oruga, siendo frecuentes en los alrededores de los nidos de seda.

Área	Año	Nivel de infestación	Nº puestas muestreadas	Nº medio de huevos/puesta		T	Puestas depredadas (%)
Loma Valluenga	1999	2	165	229'7	111-294	5'0	30'0
	2000	2	150	237'3	99-298	10'0	20'0
	2001	1	-	-	-	-	-
Los Ances	1999	2	400	231'7	73-322	17'4	13'0
	2000	3-4	350	199'5	111-295	15'0	15'3
	2001	0	-	-	-	-	-
La Jarilla	1999	2	600	232'9	159-315	15'0	16'4
	2000	3-4	500	229'3	109-297	19'0	18'1
	2001	0	-	-	-	-	-
Las Umbrías	1999	3	170	233'3	71-314	6'0	21'5
	2000	3-4	250	249'1	126-325	12'0	25'0
	2001	3-4	268	219'5	94-293	28'4	38'0

Tabla 23. Porcentajes de ataque de los tetigónidos oófagos en Los Serranos. T = Porcentaje de huevos depredados por puesta.

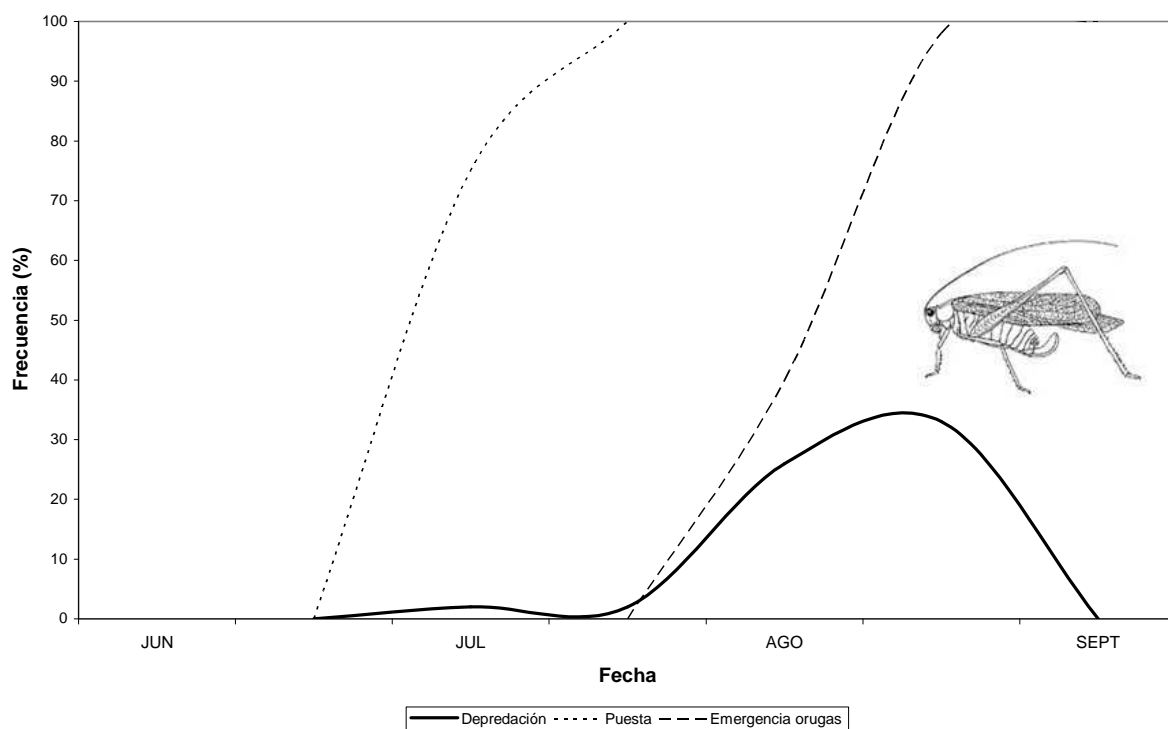


Figura 58. Período de actividad de los tetigónidos oófagos en Los Serranos.

También pudimos tener constancia de la abundancia de estos ortópteros al muestrear las trampas de feromona de la procesionaria del pino. En efecto, fue muy frecuente encontrar a ambas especies refugiadas en el interior de las trampas, incluso durante largos periodos de tiempo, alimentándose de las mariposas capturadas. Este hecho llegó a dificultar las tareas de muestreo debido a que con asiduidad devoraban las capturas y deterioraban las bolsas receptáculo de plástico.

El final del período de incidencia de estos tetigónidos se pudo fijar hacia finales del mes de octubre, cuando dejaron de frecuentar las copas de los pinos para descender al suelo, reproducirse y ovipositar. Este cambio de hábitos coincidió por una parte con el descenso de las temperaturas y con el establecimiento cada vez más frecuente de los nidos de invierno.

Por el contrario, durante los tres años de estudio nunca pudimos detectar actividad oófaga derivada de la acción de ortópteros en la Sierra Calderona, aunque si que pudimos observar la presencia de tetigónidos en los pinares en estudio. Es posible que la época de puesta y el comportamiento arbóreo de lo tetigónidos se encuentre desincronizado por alguna razón, ya que pudimos tener constancia de individuos de *T. corsicus* albergados dentro de las trampas de feromonas fuera de la época de muestreos.

4.4.2 Crematogaster scutellaris.

Esta especie de formícido fue observada en los pinares de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija desescamando (=pelando) las puestas de huevos. Durante el período de estudio llegaron a afectar hasta un 29% de las puestas muestreadas, pudiendo dejar al descubierto hasta un 60% de los huevos como promedio. Sin embargo, esta descamación de puestas no se tradujo en una depredación directa sobre los huevos u orugas recién eclosionadas, ya que tal y como pudimos constatar a lo largo del estudio que nos ocupa, las hormigas no atacaron las larvas de la procesionaria del pino.

La desescamación de las puestas respondió al instinto que las hormigas mostraron por depredar los ooparasitoides que se desarrollaron en el interior de los huevos. El estudio detallado de algunas de las puestas descamadas nos desveló que las hormigas después de romper el corion de los huevos con las mandíbulas, extrajeron los microhimenópteros próximos a eclosionar (Tabla 24). Todos los huevos abiertos por las hormigas contuvieron los meconios característicos de ambas especies de ooparasitoides más comunes, lo cual confirmaría que éstos llegaron a completar el desarrollo larval antes de ser sustraídos de los huevos (mientras que los huevos con desarrollo diferido o en diapausa no fueron atacados). No obstante, la tasa de huevos abiertos por las hormigas fue muy baja, lo cual podría deberse a la dificultad que encuentran las hormigas a la hora de acceder y abrir los huevos, o bien a la selección de un determinado estímulo para atacar a los microhimenópteros.

PUESTA COMPLETA							
n	Total huevos	Huevos no eclosionados	P1	Ooencyrtus P1	Baryscapus P1	Orugas emergidas	
25	178 ± 24,42	55 ± 33,00	10,82 ± 16,15	7,63 ± 11,07	3,09 ± 6,02	43,1 ± 61,82	
PORCIÓN DESCAMADA							
n	Huevos sin cubierta	Huevos no eclosionados	P1	Huevos abiertos	Ooencyrtus depredados	Baryscapus depredados	Orugas depredadas
25	105 ± 37,58	52 ± 37,34	10,18 ± 15,20	3,45 ± 4,55	2,45 ± 3,20	0,82 ± 1,60	0

Tabla 24. Datos acerca de la predación de ooparasitoides por parte de *Crematogaster scutellaris*. n = tamaño muestral; P1 = parasitoidismo estival. Los datos representan la media muestral ± desviación estándar.

La distribución de las puestas afectadas en la masa forestal pareció ir muy ligada a la edad de los árboles huésped; así, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija pudimos encontrar con mayor frecuencia puestas desescamadas en los sectores Oeste y Norte, coincidiendo con las orientaciones que concentraron los árboles de mayor porte (Figura 59).

El período de “actividad desescamadora” se extendió desde finales de agosto hasta inicios del mes de octubre (Figura 60), con un máximo en las dos primeras semanas desde el inicio del período de puesta de la procesionaria del pino. La presencia del formícido sobre las puestas de la procesionaria del pino disminuyó con el inicio de las emergencias de las orugas y el final del desarrollo de las generaciones estivales de los ooparasitoides.

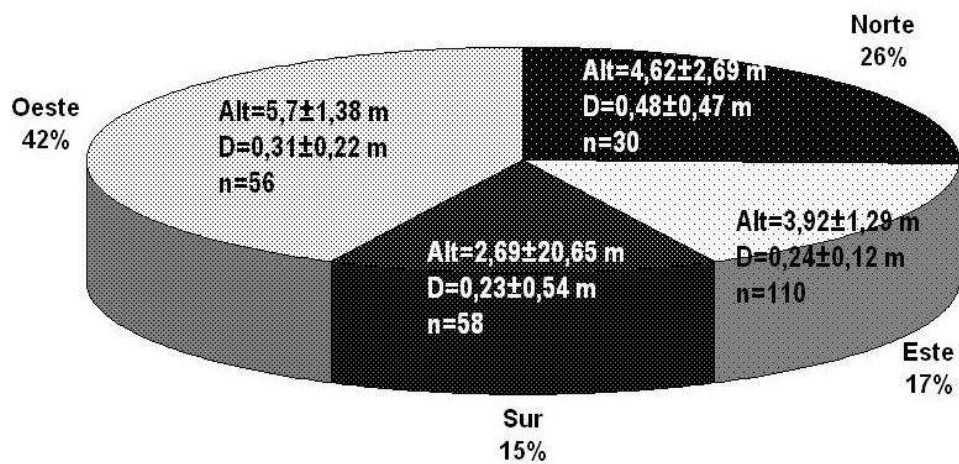


Figura 59. Porcentaje de puestas desescamadas según la orientación en Pla de l'Albercoquer (exterior del gráfico). En el interior de cada sector se muestran los valores biométricos referentes a la edad de los árboles de la masa forestal (Alt = altura del árbol; D = diámetro del tronco a 1,20 metros; n = tamaño muestral).

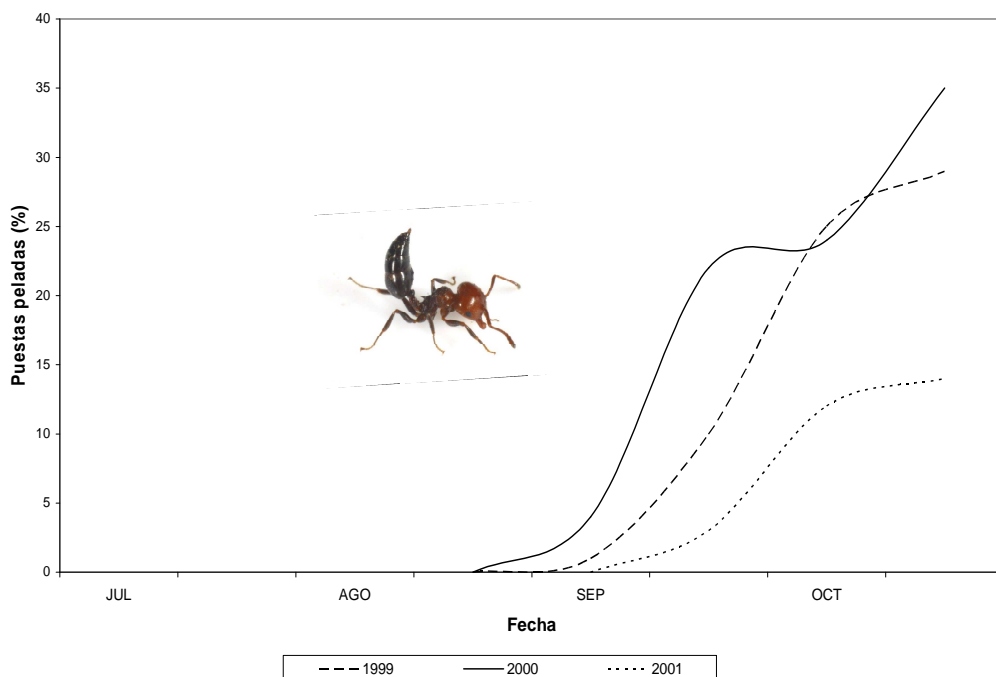


Figura 60. Período de actividad de *Crematogaster scutellaris* sobre las puestas de la procesionaria del pino en la Sierra Calderona.

4.4.3 *Holcogaster weberi*

Debido al carácter esporádico de los avistamientos, y a la ausencia de indicios que pudieran delataran su actividad depredadora, no nos fue posible evaluar el impacto de esta especie de pentatómido. Así, tan sólo supimos de su incidencia a partir de encuentros aislados durante los muestreos de los transectos de puestas. Por otra parte, tan sólo pudimos constatar la presencia de esta chinche durante los años de mayor nivel de infestación (frecuencia máxima de un 4 %).

Esta chinche fue localizada principalmente durante el mes de septiembre (Figura 61), justo en la época de mayor abundancia de puestas y antes de producirse las primeras eclosiones de orugas. En algunos casos, los encuentros fueron reiterados, e incluso se pudo ver más de un individuo picando sobre la misma masa de huevos lo que nos podría hacer pensar que quedarían en las proximidades explotando este recurso durante el período óptimo de ataque. Todas las puestas de huevos frecuentadas por el pentatómido se encontraron ubicadas en árboles de edad avanzada dentro de las masas forestales en estudio.

Por otra parte, se encontraron con frecuencia las puestas del chinche entre los meses de mayo–octubre, lo cual podría ser indicio de una cierta abundancia local. Los huevos, de aspecto blanquecino y dispuestos en dos filas paralelas, se situaron siempre en la mitad superior de las acículas.

La acción depredadora del chinche consistiría en succionar el contenido de los huevos después de perforar con el aparato bucal las escamas protectoras y el corion. El hecho de que hayamos observado a esta chinche depredando puestas de otras especies (por ejemplo de otros pentatómidos como *Carpocorys* sp.) nos hace pensar en el carácter generalista de este oófago que balancearía su actividad polífaga según la disponibilidad del recurso “huevos”. Sin embargo, dada la baja frecuencia de avistamientos, podríamos esperar un impacto residual en la mortalidad total en fase de huevo del lepidóptero.

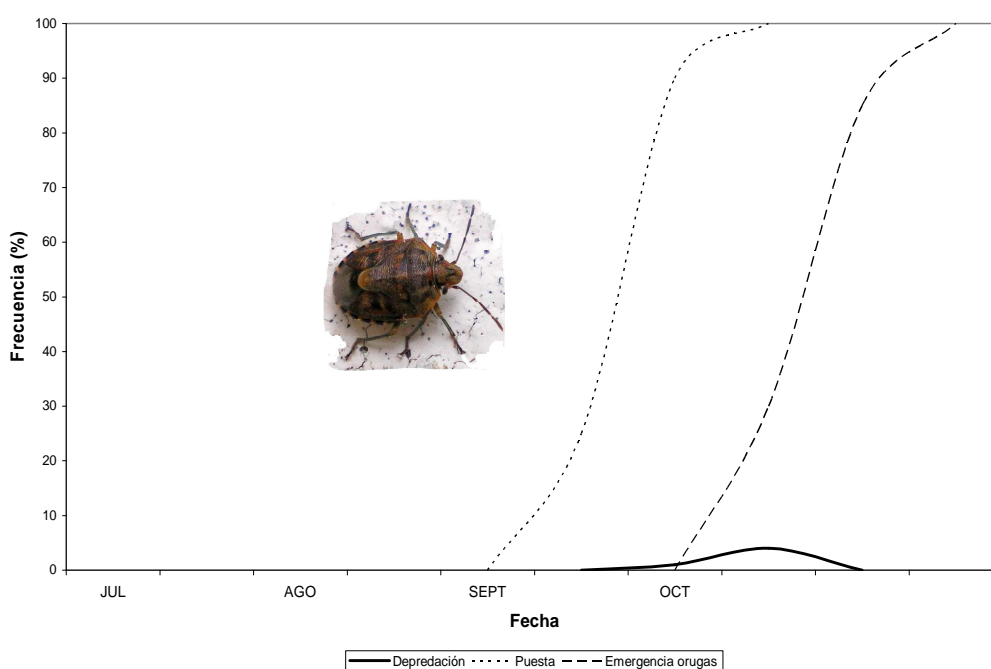


Figura 61. Período de actividad de *Holcogaster weberi* sobre las puestas de la procesionaria del pino en la Sierra Calderona.

4.4.4 Complejo de ooparasitoides.

Todas las especies de ooparasitoides se comportaron como endoparásitos idiobiontes monoembrionicos y solitarios excepto *Trichogramma embryophagum* que fue una especie poliembriónica y gregaria. Además los diferentes microhimenópteros mostraron algún grado de polifagia excepto *Baryscapus servadeii* que se comportó como una especie monófaga ligada de manera exclusiva al ciclo de procesionaria del pino. La forma de reproducción fue la partenogénesis telitócica, excepto en el hiperparasitoides *Baryscapus transversalis* en donde tan sólo se pudieron encontrar individuos macho.

Las tasas de ataque presentaron variaciones interanuales importantes durante el período de estudio, observándose un descenso significativo hacia el año 2000 ($p < 0,016$), y una recuperación hacia el año 2001. Respecto a la incidencia del complejo de ooparasitoides, no encontramos diferencias significativas entre las áreas de Los Serranos ($p > 0,158$) (media \pm desviación estándar) ($18,81 \pm 24,00$ huevos/ puesta ; rango = 0–155 huevos/puesta; $n=885$ puestas), y sí entre éstas y la Sierra Calderona ($p < 0,005$), en donde se registró un promedio de $38,43 \pm 22,56$ huevos/ puesta (rango = 0–115; $n=347$) (Figura 62 y 63).

Los huevos no eclosionados por otras causas distintas a la acción de parasitoides o depredadores presentaron una evolución paralela a las tasas de parasitoidismo (Figura 64), de tal manera que podríamos asumir que gran parte de este contingente de huevos “abortados” pudiera deberse a la acción directa de los ooparasitoides (individuos que no consiguen completar su desarrollo, superparasitoidismo, etc.). Así, también la mortalidad por otras causas fue significativamente más alta en el área de Pla de l’Albercoquer alcanzando niveles promedio de hasta unos 50 huevos por puesta en el año 2001.

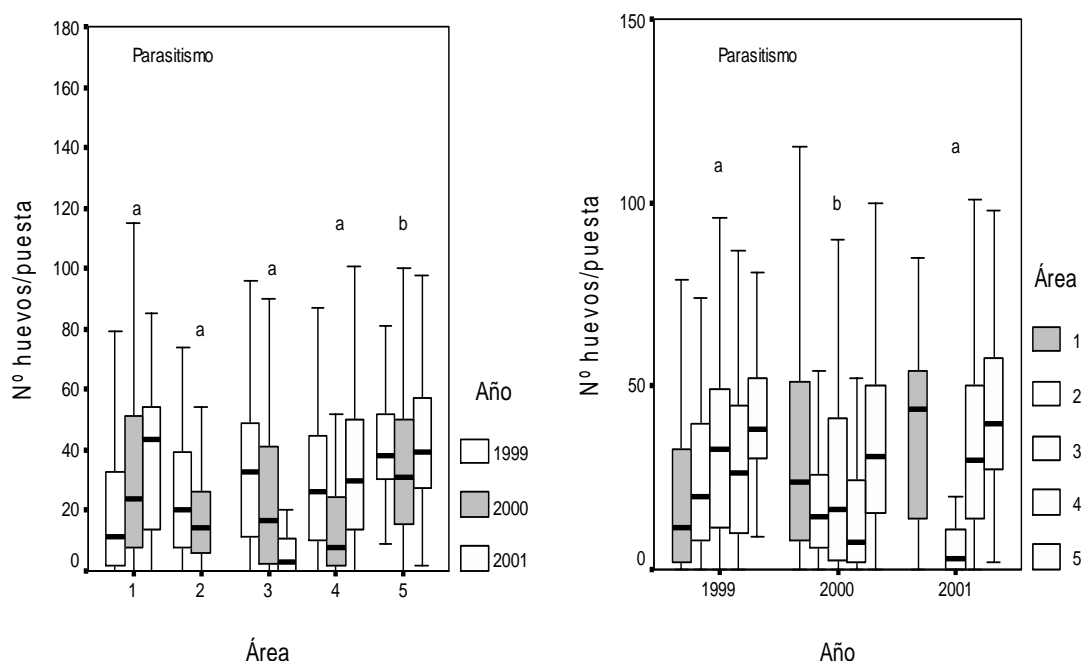


Figura 62. Mortalidad en fase de huevo por la acción de los parasitoides. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija).

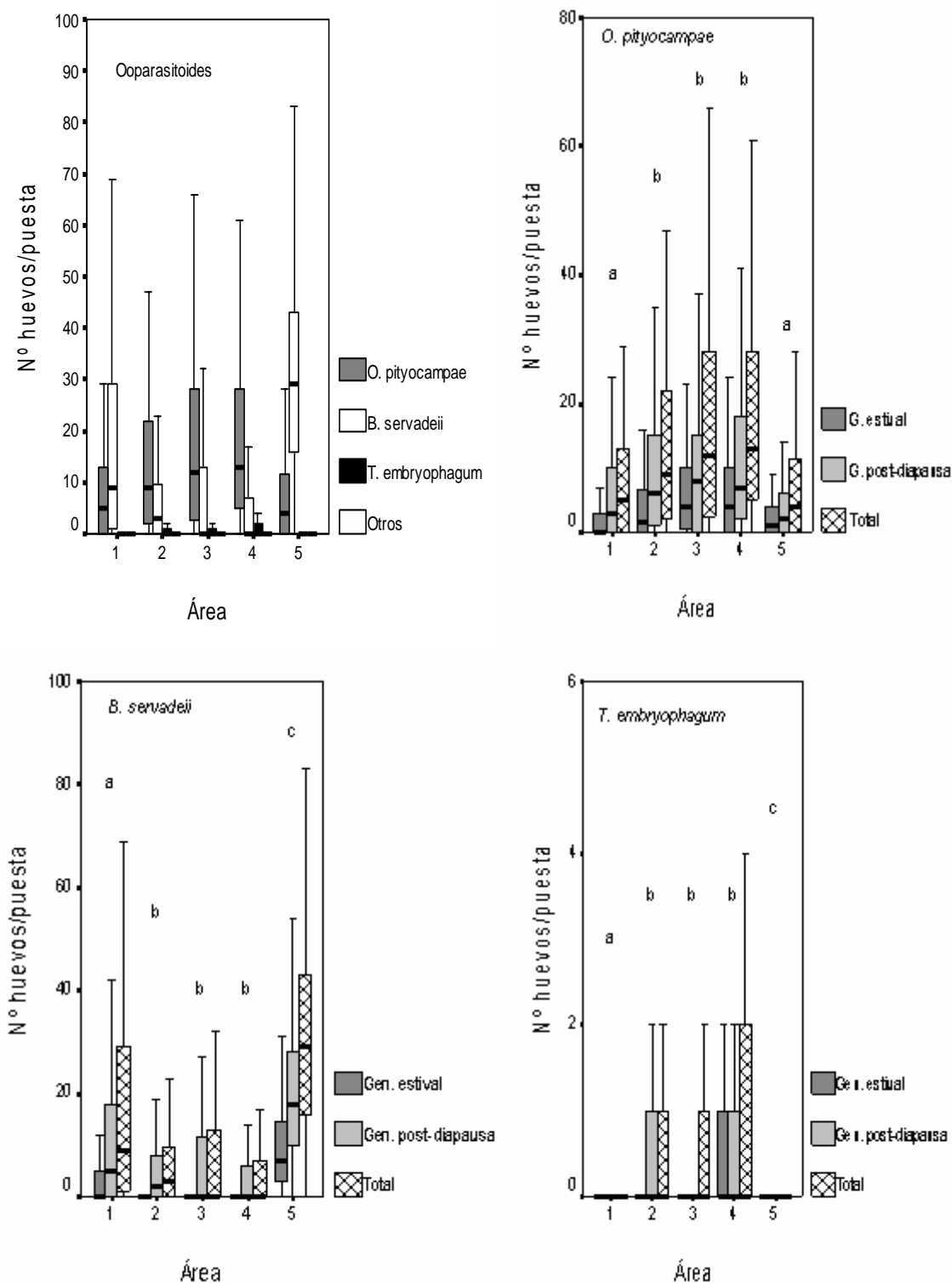


Figura 63. Elenco de las principales especies de ooparasitoides y *ratio* de las generaciones. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

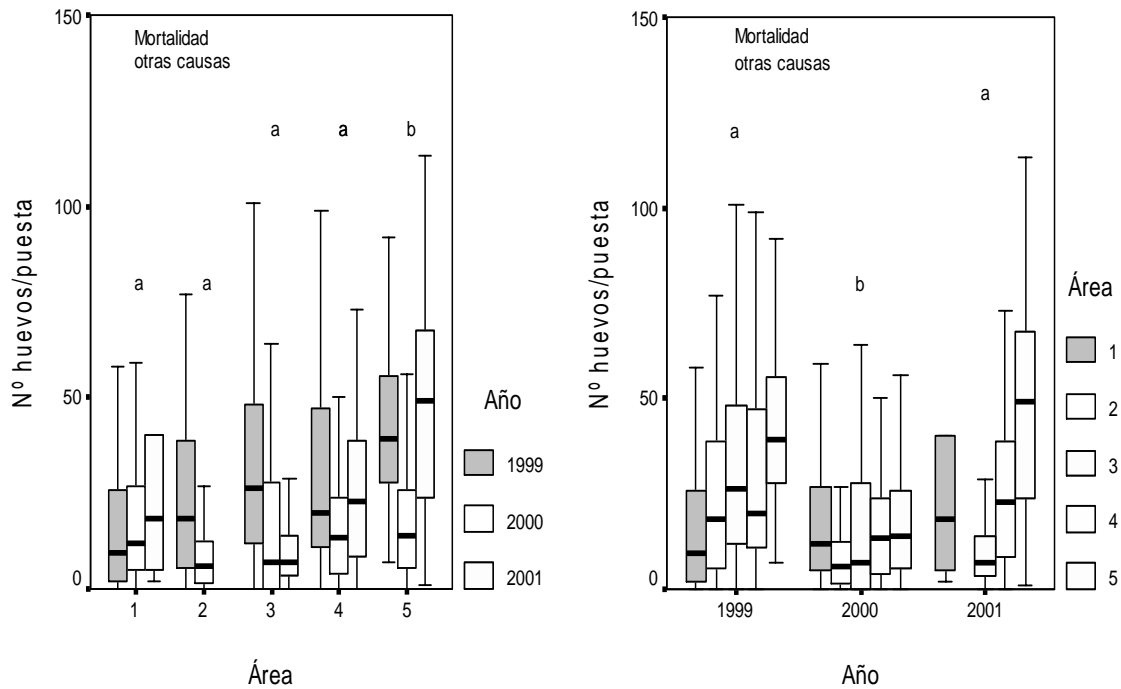


Figura 64. Mortalidad por otras causas en fase de huevo. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

La fenología de las diferentes especies de ooparasitoides se caracterizó por un período de actividad estival multivoltino, durante el cual se desarrollaron varias generaciones buscando y atacando de manera activa los huevos de la procesionaria del pino, y un período de eclosión masiva de individuos después de una diapausa invernal en el interior de los huevos de 7–9 meses.

Ooencyrtus pityocampae estuvo presente en todas las áreas estudiadas y fue el ooparasitoide más eficiente en las áreas de Los Serranos con un promedio de $17,18 \pm 17,86$ huevos/puesta ($n=719$ puestas; rango = 0–155 huevos/puesta), a excepción de Loma Valluenga en donde tan sólo se registró un promedio de $8,89 \pm 11,33$ huevos ($n=166$; rango = 0–46). En la Sierra Calderona los niveles de incidencia parasítica del encírtido se situaron en torno a $7,84 \pm 10,17$ huevos ($n=347$; rango = 0–67). Así, las tasas de ataque durante el trienio de estudio diferencian dos bloques homogéneos, uno de baja incidencia para los pinares de regeneración espontánea de Loma Valluenga (3,77%) y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (4,79%) y otro de mayor frecuencia parasítica para los pinares de repoblación de Los Ances (6,6%), La Jarilla (7,95%) y Las Umbrías (8,04%).

Las tasas de ataque marginal alcanzaron un valor máximo de 0,37 durante el ciclo 1999-2000 en Las Umbrías. Por otra parte, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija no se llegó a superar una tasa marginal del 0,180 (Figura 65).

El número de individuos que eclosionaron durante el verano para seguir atacando el contingente de puestas presente en los pinares alcanzó en Loma Valluenga y Los Ances una *ratio* de 0,42:1 (generación estival: generación post-diapausa), en La Jarilla y Las Umbrías 0,68:1 y 0,62:1 respectivamente, y en Pla de l'Albercoquer 0,72:1. Así, se pudo apreciar como para las áreas más continentales y de mayor altitud se obtuvieron las *ratios* más bajas para la generación estival del

encártido (Figura 66). Las generaciones estivales mostraron diferencias interanuales en sus contingentes ($p < 0,016$), con una disminución de la actividad durante el verano del 2000 (paralela a la disminución de las tasas de parasitoidismo global), las generaciones postdiapausa no mostraron variaciones significativas durante el trienio de estudio ($p > 0,261$).

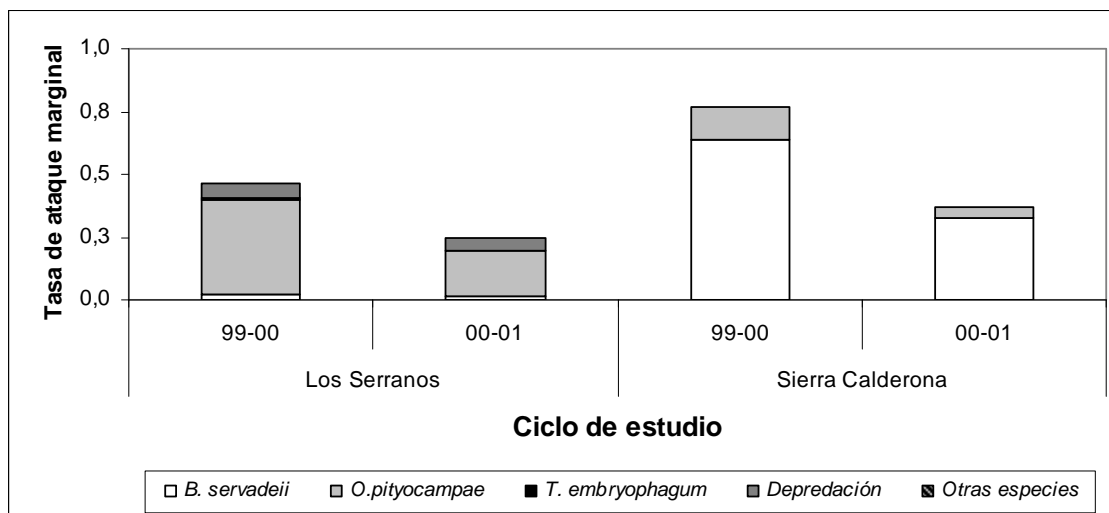


Figura 65. Tasas de ataque marginal para el complejo de ooparasitoides de *T. pityocampae*, calculadas a partir de las puestas procedentes de Los Serranos (Las Umbrías) y la Sierra Calderona (Pla de l'Albercoquer – Corral de Pija) (ver Anexo II).

Esta especie se comportó como un ooparasitoide solitario, no desarrollándose más de un individuo por huevo. La proporción de sexos mostró una telitocia muy marcada, encontrándose machos tan sólo de forma muy esporádica (Tabla 25).

Baryscapus servadeii también estuvo presente en todas las áreas de estudio, aunque en Los Serranos se comportó como una especie poco frecuente (Figura 67). Así, en Loma Valluenga fue la especie más importante durante el trienio de estudio con un promedio de $17,56 \pm 21,19$ huevos/puesta ($n=166$ puestas; rango = 0–118 huevos/puesta) a diferencia del resto de áreas de Los Serranos en donde el promedio fue significativamente inferior [Los Ances ($5,74 \pm 7,53$; $n=200$; rango = 0–34), La Jarilla ($8,03 \pm 12,98$; $n=223$; rango = 0–66) y Las Umbrías ($6,49 \pm 13,58$; $n=296$; rango = 0–155)]. Sin embargo, fue en la Sierra Calderona en donde el eulófido se mostró como la especie dominante del complejo de ooparasitoides alcanzando un promedio de $38,43 \pm 22,56$ huevos por puesta ($n=347$; rango = 0–115).

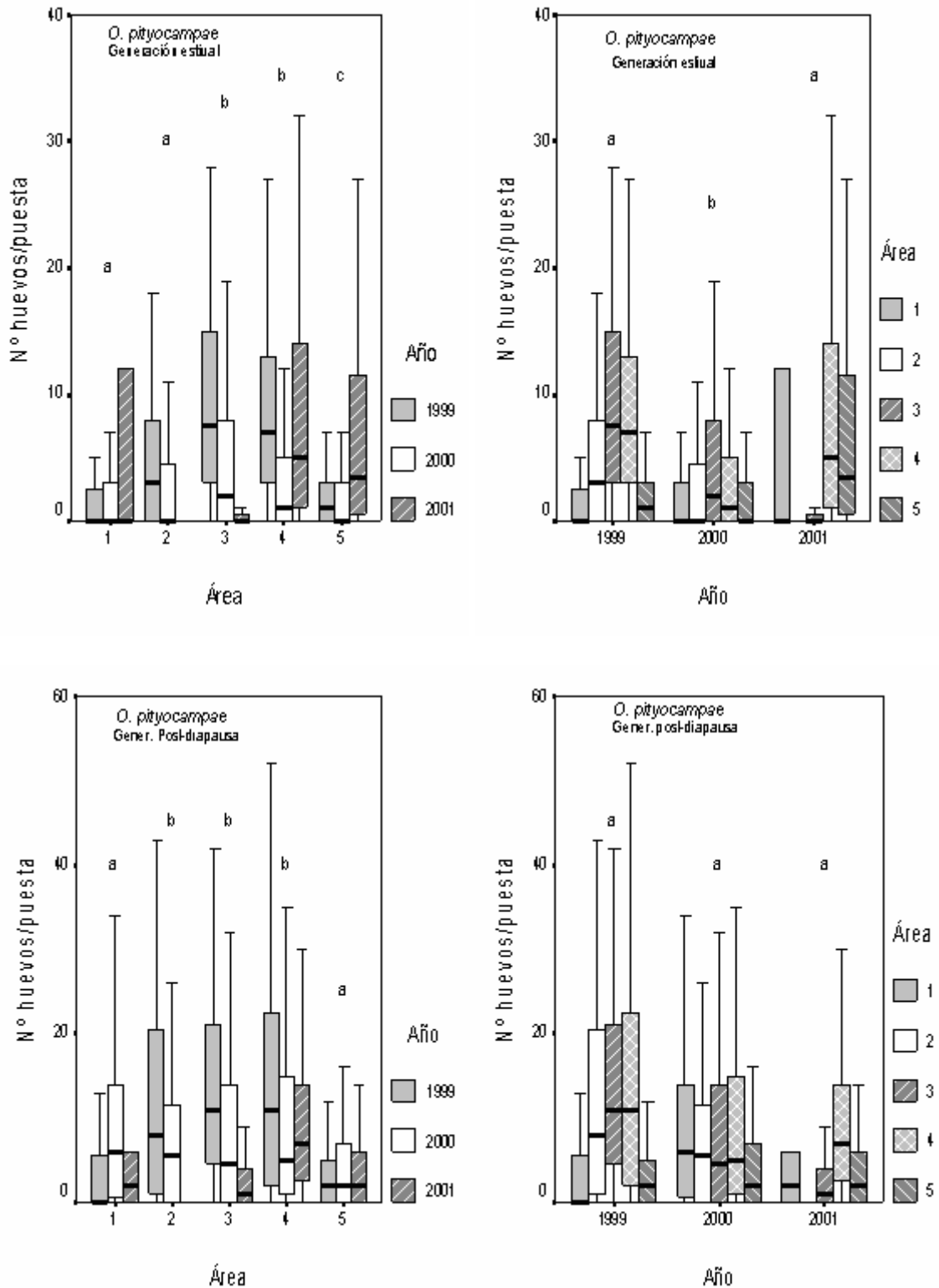


Figura 66. Distribución de las eclosiones para la especie *Ooencyrtus pityocampae*. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Las tasas de ataque marginal alcanzaron un valor máximo de 0,64 en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija para el ciclo 1999-2000, y sin embargo en Las Umbrías no pasaron de un 0,013.

Las *ratios* observadas entre las generaciones estivales y la generación postdiapausa fueron de 0,38:1 para Loma Valluenga; 0,12:1 para Los Ances; 0,2:1 para La Jarilla; 0,07:1 para Las Umbrías y 0,52:1 para Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija respectivamente. La generación estival aumentó hacia el año 2000 y 2001, y la generación postdiapausa se hizo más patente hacia el año 2001. Esta especie de microhimenóptero mostró una generación estival menos importante que *O. pityocampae*, acentuándose este hecho en las áreas de mayor predominio del encírtido.

La presencia de machos también fue muy esporádica en esta especie, comportándose como un parasitoide solitario, con partenogénesis de tipo telitoca.

<i>Ooencyrtus pityocampae</i>					
Área	Nº huevos	Nº individuos Post-diapausa	Nº de individuos ♀♀	Nº de individuos ♂♂	Nº individuos/ huevo
1	39111	1010	1010	0	1
2	43224	1985	1984	1	1
3	51421	2403	2400	3	1
4	69783	3431	3431	0	1
5	56742	1548	1544	4	1
<i>Baryscapus servadeii</i>					
Área	Nº huevos	Nº individuos Post-diapausa	Nº de individuos ♀♀	Nº de individuos ♂♂	Nº individuos/ huevo
1	39111	2099	2096	3	1
2	43224	1018	1010	8	1
3	51421	1477	1477	0	1
4	69783	1761	1759	2	1
5	56742	6910	6895	15	1
<i>Trichogramma embryophagum</i>					
Área	Nº huevos	Nº huevos Post-diapausa	Nº de individuos ♀♀	Nº de individuos ♂♂	Nº individuos/ huevo Media ± Desvest (rango)
1	39111	11	71	8	3,68 ± 2,18 (1 – 6)
2	43224	149	303	30	6,83 ± 2,97 (1 – 15)
3	51421	167	631	52	6,40 ± 3,75 (1 – 11)
4	69783	261	273	28	4,81 ± 2,36 (1 – 9)
5	56742	0	0	0	0
<i>Eupelmus seculatus</i>					
Área	Nº huevos	Nº individuos Post-diapausa	Nº de individuos ♀♀	Nº de individuos ♂♂	Nº individuos/ huevo
5	56742	8	1	7	1
<i>Baryscapus transversalis</i>					
Área	Nº huevos	Nº individuos Post-diapausa	Nº de individuos ♀♀	Nº de individuos ♂♂	Nº individuos/ huevo
5	56742	5	0	5	1
<i>Anastatus bifasciatus</i>					
Área	Nº huevos	Nº individuos Post-diapausa	Nº de individuos ♀♀	Nº de individuos ♂♂	Nº individuos/ huevo
5	56742	10	8	2	1

Tabla 25. Proporción de sexos para el complejo de ooparasitoides de procesionaria del pino. Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

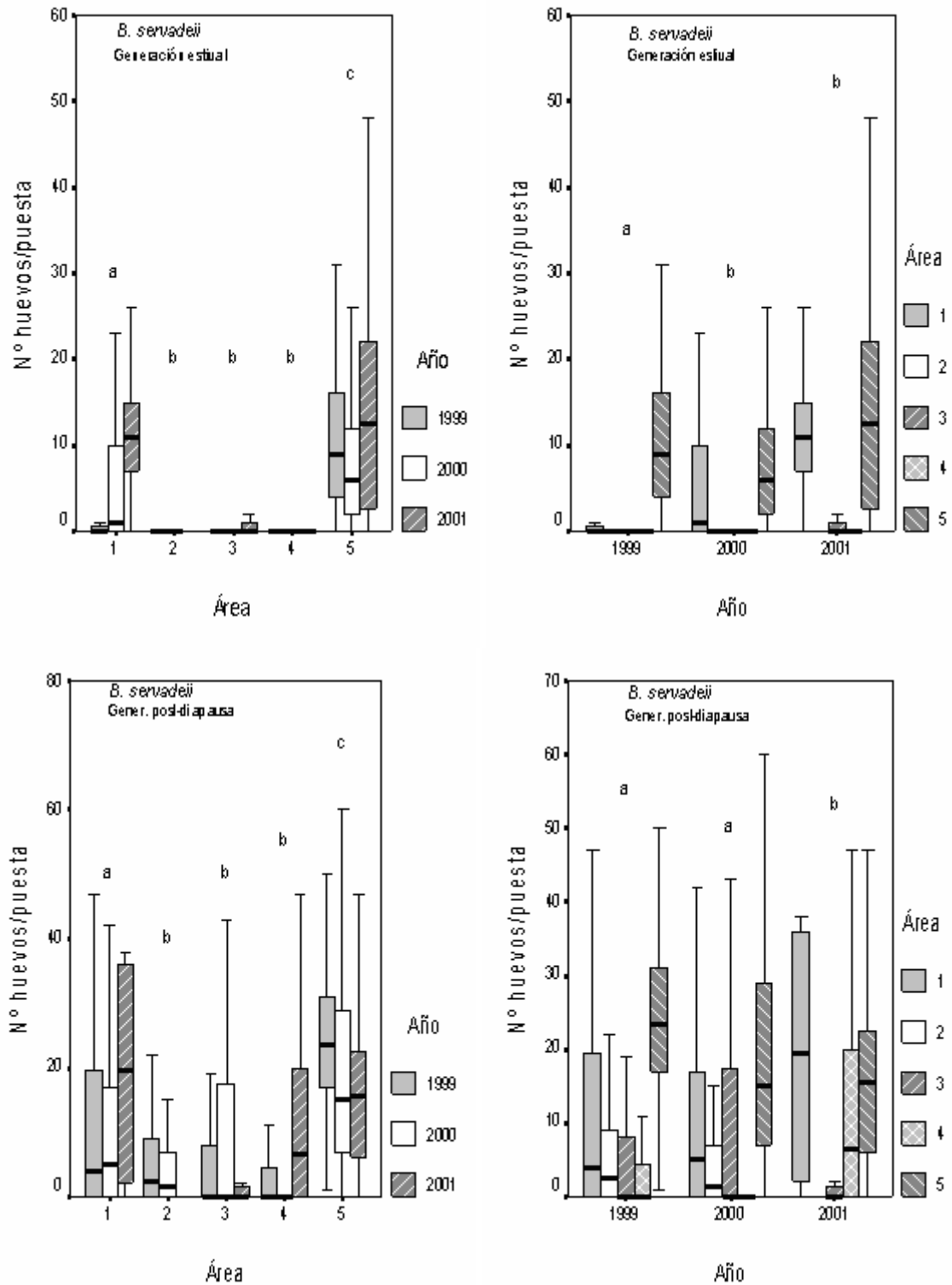


Figura 67. Distribución de las eclosiones para la especie *Baryscapus servadeii*. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrías, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

Trichogramma embryophagum tan sólo fue detectado en las áreas montañosas del interior valenciano con valores de parasitoidismo poco importantes: $0,22 \pm 0,69$ huevos por puesta (n=166 puestas; rango = 0–4 huevos/puesta) en Loma Valluenga; $1,19 \pm 2,23$ (n=200; rango = 0–12) en Los Ances; $1,04 \pm 2,44$ (n=223; rango = 0–16) en La Jarilla y $1,65 \pm 3,60$ (n=296; rango = 0–31) en Las Umbrías. Las tasas de incidencia oscilaron entre un 0,0009–0,007 %.

Las *ratios* entre las generaciones estival y post-diapausa fueron de 2,14:1,00 para Loma Valluenga; 0,6:1,0 para Los Ances; 0,39:1,0 para La Jarilla y 0,86:1,0 para Las Umbrías. Como podemos observar, mantuvo una actividad parasítica importante durante los meses de estío, siendo en algunos enclaves como Loma Valluenga, más importante incluso que la generación hibernante (Figura 68). Esta especie mostró una estrategia reproductiva de tipo gregaria y telitócica (con una cierta tendencia a la deuterotocia) apareciendo una frecuencia de machos superior que en el resto de especies de ooparasitoides del complejo.

Otras especies. Finalmente, también pudimos encontrar en el área de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija tres especies de carácter esporádico y con una incidencia poco relevante respecto del total de huevos parasitados (0,00005–0,0001 %): los eupélmidos *Anastatus bifasciatus* y *Eupelmus seculatus*, y el eulófido *Baryscapus transversalis* (estos dos últimos constituyeron primeras citas científicas para el complejo de ooparasitoides de procesionaria del pino en la Península Ibérica).

Las curvas de vuelo de los ooparasitoides, obtenidas a partir de la generación post-diapausa, presentaron diferencias importantes entre los dos bloques de estudio. En Los Serranos, mientras que *B. servadeii* centró su aparición hacia la primera mitad del mes de junio (sincronizando su presencia con el período de puesta de la procesionaria del pino), *O. pityocampae* (la especie más importante del complejo) eclosionó hacia mediados del mes de abril y *Trichogramma embryophagum* hizo su aparición hacia el mes de marzo, mostrando ambas especies períodos de vuelo desincronizados respecto al ciclo del lepidóptero plaga que nos ocupa (Figura 69).

En la Sierra Calderona, la gradación de las eclosiones mostró un patrón semejante al encontrado en las áreas montañosas del interior, aunque con una distribución mensual diferente (Figura 70). *B. servadeii* apareció durante el mes de agosto sincronizando de nuevo su aparición con el período de puesta de la procesionaria del pino, mientras que *O. pityocampae* eclosionó hacia finales de abril, cuatro meses antes de la aparición del recurso “puestas de huevos”. Por otra parte, el elenco de especies esporádicas tuvo su eclosión hacia los meses de marzo-abril (Figura 71).

Según lo observado en ambas áreas de estudio, el patrón de eclosiones nos podría estar indicando el grado de “especificidad” del ooparasitoide. Las especies polífagas centrarían su aparición al inicio de la primavera, lejos de coincidir con la fase susceptible de ataque; de esta forma, la estrategia sería recurrir a otros hospedadores secundarios para incrementar sus poblaciones hasta coincidir con la fase de puesta de la procesionaria del pino. Por otra parte, tan sólo el eulófido mostró un período de eclosiones coincidente con el recurso “puestas de huevos”, denotando una completa sincronización con el ciclo fenológico del lepidóptero y una alta especificidad respecto de su hospedador.

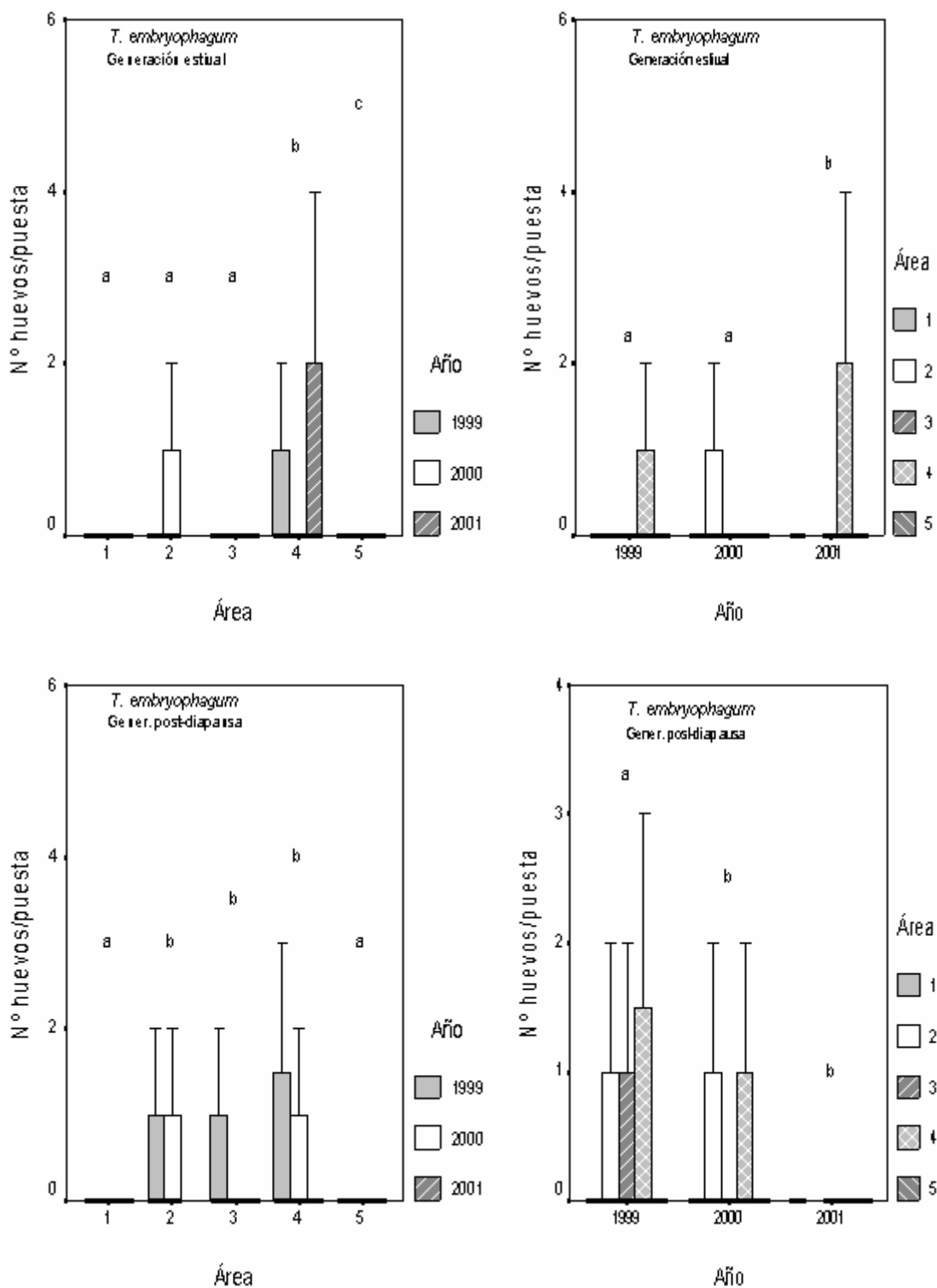


Figura 68. Distribución de las eclosiones para la especie *Trichogamma embryophagum*. Los grupos de cajas con la misma letra en la parte superior son aquellos que no difieren significativamente en sus medianas, teniendo en cuenta que el análisis engloba el conjunto de datos para cada nivel (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,005$ para área y $p < 0,016$ para año, después de la corrección de Bonferroni). (Área: 1 = Loma Valluenga; 2 = Los Ances; 3 = La Jarilla; 4 = Las Umbrias, 5 = Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija).

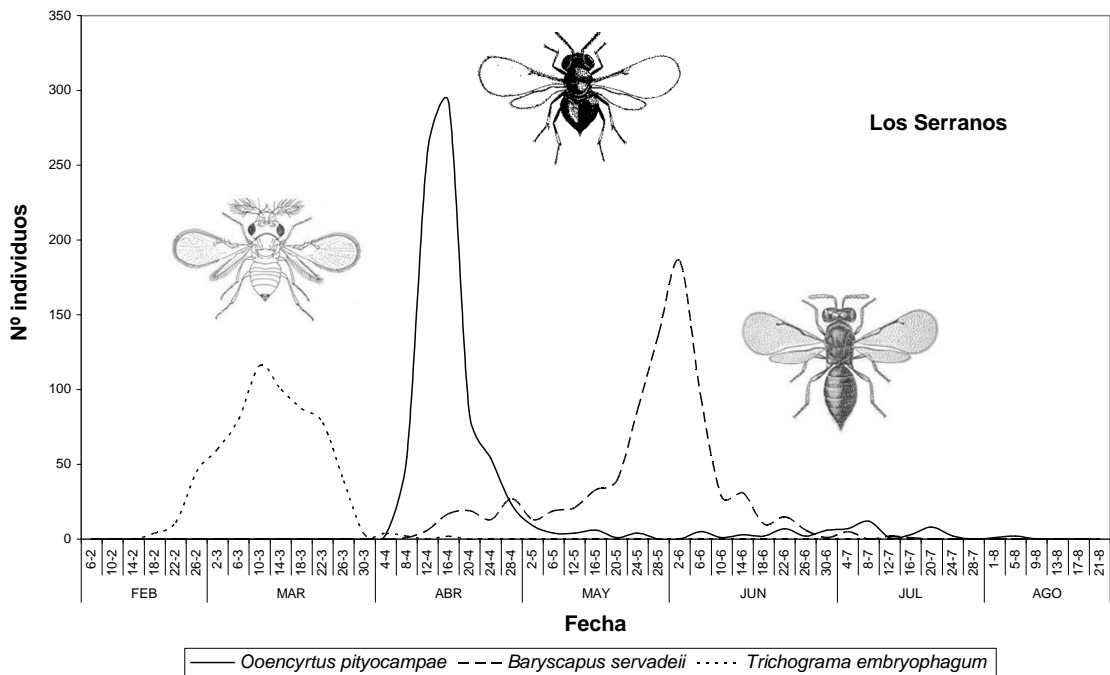


Figura 69. Período de vuelo de los ooparasitoides en Los Serranos. El seguimiento se realizó a partir de las generaciones post-diapausa en el área de La Jarilla durante el año 1999.

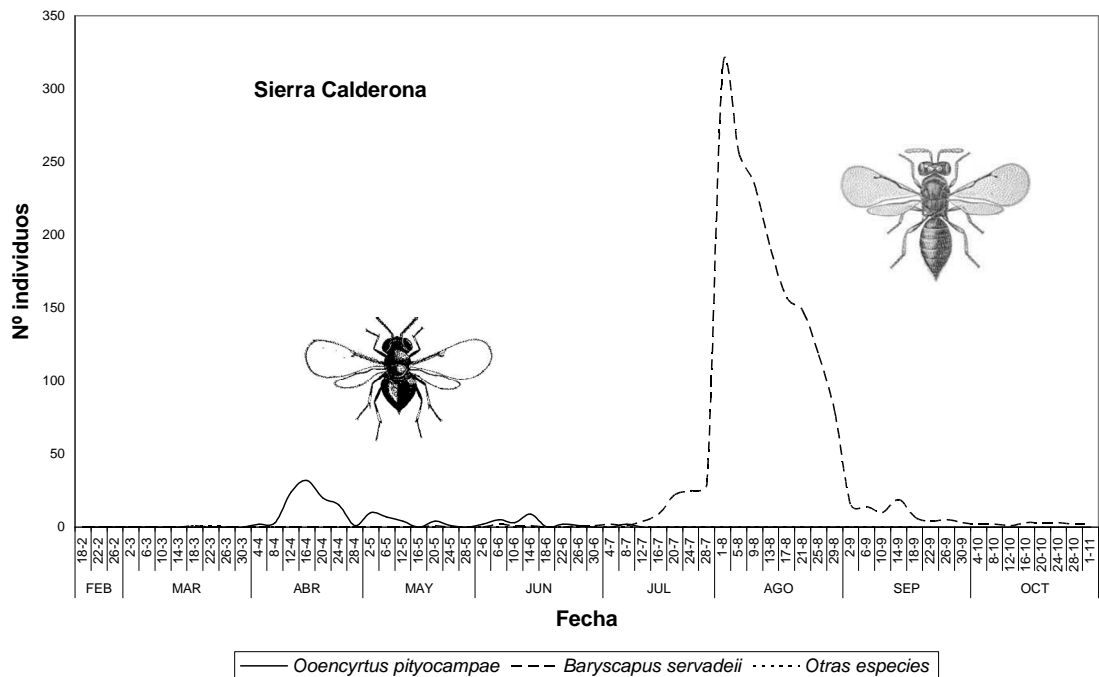


Figura 70. Período de vuelo de los ooparasitoides en la Sierra Calderona. El seguimiento se realizó a partir de las generaciones post-diapausa en el área de Pla de l'albercoquer-Corral de Pija durante el año 1999.

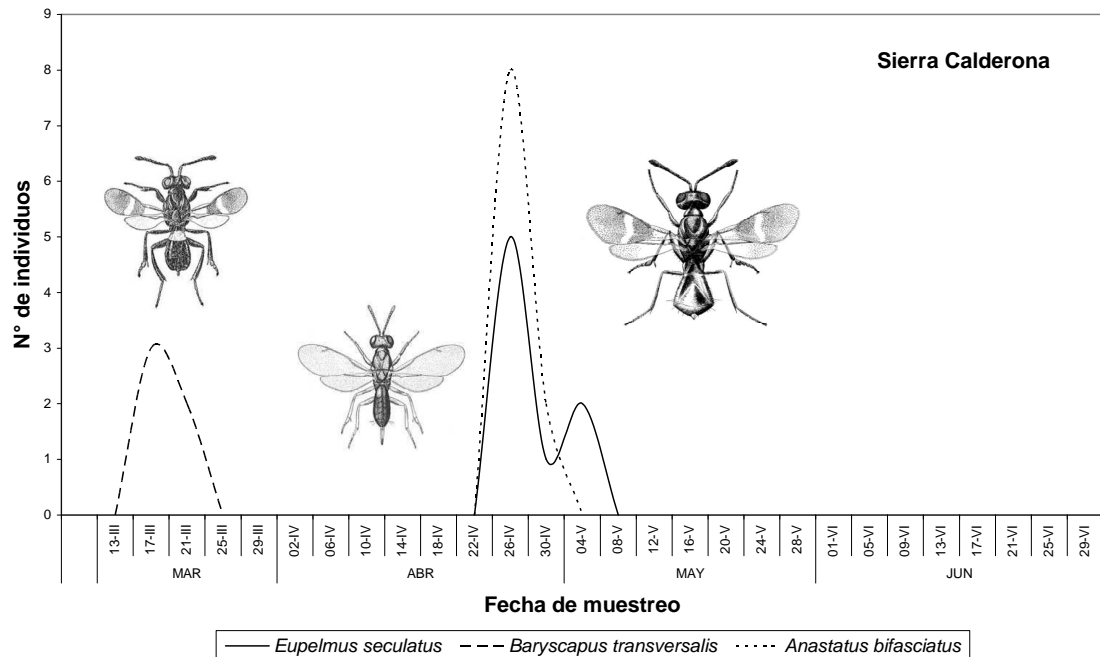


Figura 71. Período de vuelo de los ooparasitoides de carácter esporádico en la Sierra Calderona. El seguimiento se realizó a partir de las generaciones post-diapausa en el área de Pla de l'albercoquer – Corral de Pija durante el año 1999.

4.4.5 Distribución del parasitoidismo en fase de huevo según los diferentes niveles de agregación espacial: masa forestal, árbol y puesta.

Se obtuvieron 7 modelos generales lineales (GLM) diferentes para un Intervalo de confianza del 95 %, 4 con distribución de Poisson (para recuentos) y 3 con distribución Binomial o logística (presencia/ausencia). En las tablas aparecen las variables con pesos mayores del 50 % en el conjunto del modelo. Los resultados de la evaluación de los pesos de las diferentes variables mediante “Multi-model inference AIC” (valores Akaike) mostraron relaciones significativas entre la acción de los ooparasitoides y factores ambientales tales como el tipo de masa forestal, la distribución del recurso o la propia competencia interespecífica.

En el caso de variables predictivas (año, localidad o las propias variables binomiales), el valor que no aparece en el análisis sería el de referencia. Así, por ejemplo, los “Estimadores” hacen referencia a la categoría que no aparece (en el caso de la localidad sería la Sierra Calderona, para la orientación del árbol el Este, etc.), y la variable binomial en el caso del parasitoidismo hace referencia a las puestas no parasitadas.

Se utilizó la distribución de Poisson (caso de recuentos) para el número de huevos por puesta, número de huevos total parasitados, parasitoidismo por *Ooencyrtus pityocampae* y parasitoidismo por *Baryscapus servadeii*. En los modelos de parasitoides se incluyó el número de huevos por puesta como variable correctora ya que nos pareció evidente el hecho de que a mayor número de huevos, se pudiera dar una mayor probabilidad de obtener un número alto de huevos atacados. También se incluyó la densidad local del otro parasitoide (para analizar una posible competencia); esto se calculó mediante estimación del porcentaje de huevos parasitados en cada año y localidad, a partir del total de puestas.

Se recurrió a una regresión logística en los casos en los cuales la variable respuesta no fue el recuento de huevos sino de carácter binomial (sí/no, presencia/ausencia). Así, clasificamos cada puesta como “atacada/no atacada” por cada parasitoide (bin_bar y bin_oo). Tan sólo el hecho de que apareciese un huevo parasitado nos hizo considerar la puesta como atacada. Así, pudimos comprobar si, por ejemplo, el hecho de que una puesta estuviera parasitada por *B. servadeii* (variable predictora bin_bar) se vió afectada por el hecho de que la misma puesta fuese parasitada por *O. pityocampae*, o por la densidad local en el área de estudio y año de este mismo parasitoide (variable predictiva loc_bar).

Fertilidad. A tenor de los resultados, parece evidente que la procesionaria del pino seleccionó de manera activa el hospedador vegetal a la hora de ovipositar. Características dendrométricas (altura y cabida cubierta), ecológicas (localización del árbol en la masa forestal), así como parámetros ambientales derivados claramente de la localidad y el año de estudio, parecieron influir en el comportamiento de las hembras grávidas de procesionaria.

El análisis de inferencia AIC para el número de huevos por puesta evidenció hacia una mayor fertilidad de las poblaciones de la procesionaria del pino en Los Serranos, para los tres años de estudio (Tabla 26). Las correlaciones con las variables dendrométricas (puestas más grandes en árboles altos y de cabida estrecha, características ambas de los repoblados de *Pinus nigra* de Los Serranos), y las localidades (en todas las áreas del interior el número de huevos fue mayor que en la Sierra Calderona) así parecieron corroborarlo. En este sentido, pensamos que el “piso bioclimático” podría ser el principal factor de selección a la hora de fijar el número de huevos por puesta, y por tanto el número de individuos por colonia que la especie debe de poner en juego, para garantizar la supervivencia de las poblaciones.

Número de huevos por puesta (Fertilidad)				
	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
arb_cab	-0,012668	0,000006	13	0,998231
arb_alt	0,016255	0,000004	22	1,000000
arb_ori2N	-0,010460	0,000041	29	1,000000
arb_ori2S	0,032104	0,000027	29	1,000000
arb_ori2W	0,016558	0,000039	29	1,000000
factor(loc)Ances	0,235707	0,000062	44	1,000000
factor(loc)Jarilla	0,291136	0,000068	44	1,000000
factor(loc)Umbrías	0,325144	0,000067	44	1,000000
factor(loc)Valluenga	0,327844	0,000063	44	1,000000
factor(año)2000	-0,062149	0,000020	44	1,000000
factor(año)2001	-0,119102	0,000041	44	1,000000

Tabla 26. Resultados del análisis de inferencia AIC (Importancia) para la variable respuesta “fertilidad”. **Estimación** = proporción y tipo de correlación entre variable respuesta y predictora. **Nb** = número de modelos que contienen la variable en cuestión y la importancia. **Importancia** = peso de la variable en los modelos para un 95 % de nivel de confianza. **Arb_cab** = cabida cubierta. **Arb_alt** = altura del árbol. **Arb_ori2** = situación del árbol en la masa forestal. **Factor (loc)** = área de estudio. **Factor (año)** = año de estudio.

Los valores de fertilidad fueron significativamente más grandes en las orientaciones Sur y Oeste de la masa forestal, coincidiendo con los puntos cardinales de mayor impacto en cuanto a los niveles de infestación. La razón por la que la procesionaria del pino seleccionó estas orientaciones en las masas estudiadas creemos que podría radicar en una cuestión meramente térmica, ya que estas orientaciones serían las que permitirían aprovechar mejor los “termopreferenda”, con grados de insolación mayores que en el resto de la floresta durante los períodos críticos de otoño e invierno. Asimismo, la fertilidad de las hembras en estos sectores de la masa forestal se podría ver directamente potenciada por las condiciones de desarrollo “óptimas” en la fase de oruga. Los agregados de orugas podrían termorregular mejor y ésto se podría traducir en un mayor acumulo de reservas en la fase de larva (tiempo de actividad alimentaria mayor) y en una mayor disponibilidad de reservas por parte de las hembras a la hora de producir huevos.

Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la fertilidad según la orientación de la puesta en la copa del árbol, lo cual nos podría estar indicando que las hembras más fértiles no seleccionarían un lugar específico para ovipositar. El hecho de que la proporción de puestas en las orientaciones con mayor grado de insolación sea mayor que en el resto de la copa (tal y como pudimos comprobar con el estudio de las puestas), y que fuese independiente del potencial biótico individual, nos podría hacer pensar que los estímulos implicados en este comportamiento pudieran ser principalmente de origen térmico.

Finalmente, comentar que durante el período de estudio se pudo observar una disminución importante en los niveles de fertilidad de Los Serranos, tal y como pudimos corroborar mediante el estudio directo de las puestas y el cálculo de la tasa reproductora en la tabla de vida.

Parasitoidismo total y específico. Respecto al parasitoidismo en fase de huevo, las variables explicativas más importantes dentro de los modelos expuestos fueron la situación del árbol en la masa forestal, el año de estudio, la localidad y el número de huevos por puesta (todas las variables con valores de “Importancia” = 1,000).

En el caso de *O. pityocampae* y *B. servadeii* se pudieron observar diferencias interesantes. En estos modelos se incluyó la densidad local del otro parasitoide para ver si se establecía algún tipo de competencia interespecífica (variables *loc_oo* y *loc_bar*). Sin embargo, no se pudo constatar competencia entre los dos ooparasitoides, al menos para la proporción de huevos parasitados evaluada (Tabla 27).

El parasitoidismo se incrementó con el aumento del contingente de huevos en las puestas, tal y como pudimos apreciar a partir de las “Estimaciones” para la variable explicativa “huevos”. Las puestas más grandes fueron más parasitadas por ambas especies lo cual no denotaría competencia por los huevos a escala de la puesta. Es posible que a este nivel, factores como el tiempo de manipulación de los huevos sea tan importante – cubierta de escamas, textura del corion, cantidad de huevos disponibles, interferencias entre individuos – que el grado de parasitoidismo potencial quede atenuado.

Según el análisis de la eficacia parasítica específica, ambos microhimenópteros mostraron una respuesta dependiente de la densidad (a escala de la masa forestal), ya que el parasitoidismo fue más acusado en las orientaciones (S – E) con mayor nivel de infestación de plaga y por lo tanto con mayor densidad de “recurso” a lo largo de los tres años de estudio (ver el punto 1 de los resultados). Los ooparasitoides se agregarían en zonas determinadas de la masa siguiendo la abundancia de puestas; en estas zonas competirían por los huevos de procesionaria del pino pero sin llegar a saturar el recurso (en ningún caso el parasitoidismo excedió el 15 % de la puesta) por lo que no se generarían situaciones

de competencia bien patentes (tal y como parecen indicar las “Estimaciones” para las variables loc_oo/loc_bar y $factor (bin_oo)1/factor (bin_bar)1$) (Tabla 28).

El parasitoidismo total se hizo más patente en las puestas situadas en las orientaciones Oeste y Este de la copa de los árboles. Sin embargo, tan sólo la especie *B. servadeii* pareció sincronizar su acción parasítica a escala del árbol, aumentando su eficacia en los sectores de la copa que mostraron mayor densidad de puestas (orientación Sur). Este hecho podría ir ligado a una mayor capacidad de detección de los huevos de la procesionaria del pino como especialización derivada de su naturaleza monófaga.

La naturaleza de la masa forestal pareció tener una cierta implicación en la eficacia parasítica de *O. pityocampae*. La cabida cubierta de los árboles (variable *arb_cab*) pareció afectar de manera negativa el parasitoidismo del encírtido, de tal manera que puestas situadas en árboles con cabidas pequeñas fueron parasitadas en mayor medida. Este resultado podría ser indicio de la mayor eficacia mostrada por esta especie en los repoblados artificiales de *Pinus nigra* en Los Serranos. Si tenemos en cuenta que los monocultivos de pinos seleccionan árboles altos y cabidas pequeñas (debido a los marcos de plantación originales), tal vez este resultado podría mostrar alguna relación al respecto.

Dado que esta especie de encírtido se comporta como un ooparasitoide generalista, atacando otros muchos hospedadores alternativos, en los bosques monoespecíficos podría maximizar su acción tal vez debido a que la falta de diversidad minimizaría el efecto de “disrupción” sobre su comportamiento de búsqueda, balanceando principalmente su acción parasítica hacia el lepidóptero plaga. Sin embargo, en las masas forestales heterogéneas y de regeneración espontánea, el efecto podría ser el contrario.

El hecho de que el área de estudio condicionara la eficacia de los ooparasitoides nos pareció muy importante. Si *B. servadeii* hubiera sido la especie dominante en la Sierra Calderona y *O. pityocampae* en Los Serranos, podríamos tener un claro indicio de la influencia de los umbrales térmicos en la abundancia de las dos especies. Sin embargo, en el área de Loma Valluenga, la zona de clima más continental y de mayor altitud de todas las estudiadas, el eulófido fue la especie dominante durante los tres años de estudio. La probabilidad de parasitoidismo por *B. servadeii* aumentó en Loma Valluenga y la Sierra Calderona (las dos masas forestales naturales de regeneración espontánea), y por el contrario fue muy baja en las masas forestales artificiales y homogéneas de Los Ances, La Jarilla y Las Umbrías. Esto nos podría estar indicando que las diferencias observadas en la distribución y eficacia de la única especie monófaga del complejo, podrían deberse más a la naturaleza y estructura de la masa forestal que a factores térmicos.

Huevos parasitados totales				
	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
pos_ori2N	-5,35E-002	3,24E-004	1	0,999668
pos_ori2S	-2,73E-003	1,79E-004	1	0,999668
pos_ori2W	6,51E-002	2,40E-004	1	0,999668
factor(loc)Ances	-7,00E-001	3,78E-004	8	1,000000
factor(loc)Jarilla	-4,98E-001	3,44E-004	8	1,000000
factor(loc)Umbrías	-0,627775	0,000318	8	1,000000
factor(loc)Valluenga	-0,531078	0,000410	8	1,000000
factor(año)2000	-0,158942	0,000141	8	1,000000
factor(año)2001	0,063745	0,000258	8	1,000000
arb_ori2N	-0,862271	0,000542	8	1,000000
arb_ori2S	0,263163	0,000174	8	1,000000
arb_ori2W	-0,206507	0,000315	8	1,000000
Huevos	0,003221	0,000000	8	1,000000

Huevos parasitados <i>Ooencyrtus pityocampae</i>				
	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
arb_cab	-0,120417	0,000091	1	1,000000
factor(loc)Ances	0,605557	0,001099	4	1,000000
factor(loc)Jarilla	0,730661	0,000959	4	1,000000
factor(loc)Umbrías	0,645120	0,000907	4	1,000000
factor(loc)Valluenga	0,056427	0,001508	4	1,000000
factor(año)2000	-0,249069	0,000304	4	1,000000
factor(año)2001	-0,071664	0,000584	4	1,000000
arb_ori2N	-1,103608	0,001403	4	1,000000
arb_ori2S	0,365941	0,000398	4	1,000000
arb_ori2W	-0,241399	0,000745	4	1,000000
Huevos	0,004309	0,000000	4	1,000000

Huevos parasitados <i>Baryscapus servadeii</i>				
	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
Huevos	0,002387	0,000000	5	0,999998
pos_ori2N	-0,258408	0,000633	5	1,000000
pos_ori2S	0,009900	0,000347	5	1,000000
pos_ori2W	-0,033154	0,000480	5	1,000000
factor(loc)Ances	-1,715882	0,001095	8	1,000000
factor(loc)Jarilla	-1,440699	0,000859	8	1,000000
factor(loc)Umbrías	-1,789307	0,000844	8	1,000000
factor(loc)Valluenga	-0,649364	0,000656	8	1,000000
factor(año)2000	-0,041355	0,000290	7	1,000000
factor(año)2001	0,236403	0,000501	7	1,000000
arb_ori2N	-0,699172	0,000978	8	1,000000
arb_ori2S	0,184362	0,000328	8	1,000000
arb_ori2W	-0,157149	0,000583	8	1,000000

Tabla 27. Resultados del análisis de inferencia AIC (Importancia) para las variables respuesta "parasitoidismo total" y "parasitoidismo específico" (distribución de Poisson). **Arb_ab** = cabida cubierta. **Arb_ori2** = situación del árbol en la masa forestal. **Factor (loc)** = área de estudio. **Factor (año)** = año de estudio. **Pos_ori2** = orientación de la puesta de huevos en la copa de los pinos. **Huevos** = número de huevos por puesta.

Probabilidad puesta parasitada (Reg Logística) Todos los parasitoides

	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
arb_dia	-0,995505	1,548189	49	0,470290
arb_alt	0,108782	0,017378	36	0,518018
factor(loc)Ances	-1,398527	0,614005	77	0,849300
factor(loc)Jarilla	-1,646353	0,732013	77	0,849300
factor(loc)Umbrías	-1,385434	0,683477	77	0,849300
factor(loc)Valluenga	-1,686898	0,738933	77	0,849300
arb_ori2N	-1,084791	0,087730	100	1,000000
arb_ori2S	1,455810	0,159901	100	1,000000
arb_ori2W	-0,423221	0,103918	100	1,000000

Probabilidad puesta parasitada (Reg Logística) *Ooencyrtus pityocampae*

	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
arb_cab	-0,089650	0,013175	26	0,405241
loc_bar	22,004370	40,529190	53	0,987838
arb_ori2N	-1,064235	0,052213	73	0,999996
arb_ori2S	0,104473	0,045604	73	0,999996
arb_ori2W	-0,620164	0,056094	73	0,999996
factor(bin_bar)1	1,222273	0,042625	84	0,999999
factor(loc)Ances	4,554960	1,040407	99	1,000000
factor(loc)Jarilla	4,704370	0,942930	99	1,000000
factor(loc)Umbrías	5,332008	1,214665	99	1,000000
factor(loc)Valluenga	2,228073	0,562148	99	1,000000

Probabilidad puesta parasitada (Reg Logística) *Baryscapus servadeii*

	Estimación	Varianza	Nb	Importancia
loc_oo	17,963440	30,018630	28	0,968072
factor(bin_oo)1	1,156112	0,045337	54	0,999996
factor(año)2000	-0,200628	0,037291	77	1,000000
factor(año)2001	1,652098	0,076760	77	1,000000
arb_ori2N	-0,939107	0,056729	79	1,000000
arb_ori2S	0,692301	0,041894	79	1,000000
arb_ori2W	-0,276689	0,053958	79	1,000000
factor(loc)Ances	-3,044535	0,107381	100	1,000000
factor(loc)Jarilla	-4,050058	0,127868	100	1,000000
factor(loc)Umbrías	-4,920185	0,146349	100	1,000000
factor(loc)Valluenga	-1,621935	0,116029	100	1,000000

Tabla 28. Resultados del análisis de inferencia AIC (Importancia) para las variables respuesta “probabilidad parasitoidismo total” y “probabilidad parasitoidismo específico” (distribución Binomial). **Arb_ab** = cabida cubierta. **Arb_alt** = altura del árbol. **Arb_dia** = diámetro del tronco a 1,20 m. **Arb_ori2** = situación del árbol en la masa forestal. **Factor (loc)** = área de estudio. **Factor (año)** = año de estudio. **Pos_fact** = factor tamaño del huevo (número de huevos/cm de puesta). **Huevos** = número de huevos por puesta. **Loc_oo** = densidad o abundancia local para *Ooencyrtus pityocampae*. **Loc_bar** = densidad o abundancia local para *Baryscapus servadeii*. **Factor (bin_oo) 1** = presencia de *Ooencyrtus pityocampae*. **Factor (bin_bar) 1** = presencia de *Baryscapus servadeii*.

4.5 Fase de oruga: parasitoides larvales.

Debido a circunstancias de diversa índole no pudimos completar el seguimiento de los parásitos larvales y larval-pupales en todas las áreas. Así, mientras en Loma Valluenga fueron los bajos niveles de infestación los que imposibilitaron el muestreo de colonias de orugas, los tratamientos fitosanitarios reiterados en Los Ances y una posible epizootia en La Jarilla acabaron alterando la planificación de seguimiento. Únicamente en las áreas de Las Umbrías y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija pudimos completar el estudio del complejo de enemigos naturales durante los dos ciclos establecidos.

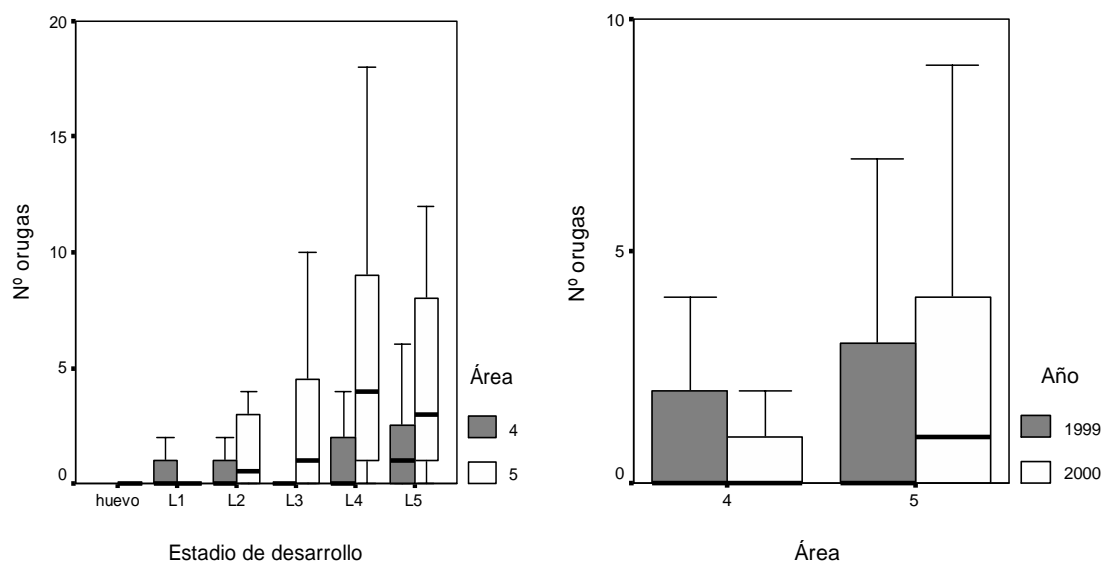


Figura 72. Número de orugas recolectadas del exterior de los nidos de invierno durante el período de estudio.

Los estadios larvarios más afectados por el parasitoidismo fueron L4 y L5 (Figura 72), aunque dada la naturaleza cenobionte de la mayoría de éstos parasitoides y el inicio de sus curvas de vuelo, el momento de entrada en el hospedador se produjo en estadios tempranos del desarrollo (L1-L3).

Los parasitoides que atacaron a las larvas en la fase aérea del ciclo biológico fueron escasos y dieron tasas de mortalidad bajas en ambas áreas. Así, las probabilidades de supervivencia para el período de larva fueron elevadas (del orden de 0,8–0,9) en ambas zonas, disminuyendo ocasionalmente hasta valores de un 0,6–0,7 en estadio L4–L5, siendo éstas las fases más susceptibles a manifestar parasitoidismo. Si tenemos en cuenta que los parasitoides larvales mostraron una estrategia cenobionte [por lo que la muerte del hospedador y la emergencia de los imagos del parasitoide quedarían diferidas a un estadio (o una fase) diferente al que padece el ataque], gran parte del contingente del parasitoidismo en fase larval, no se manifestó en esta fase de desarrollo como comentaremos más adelante.

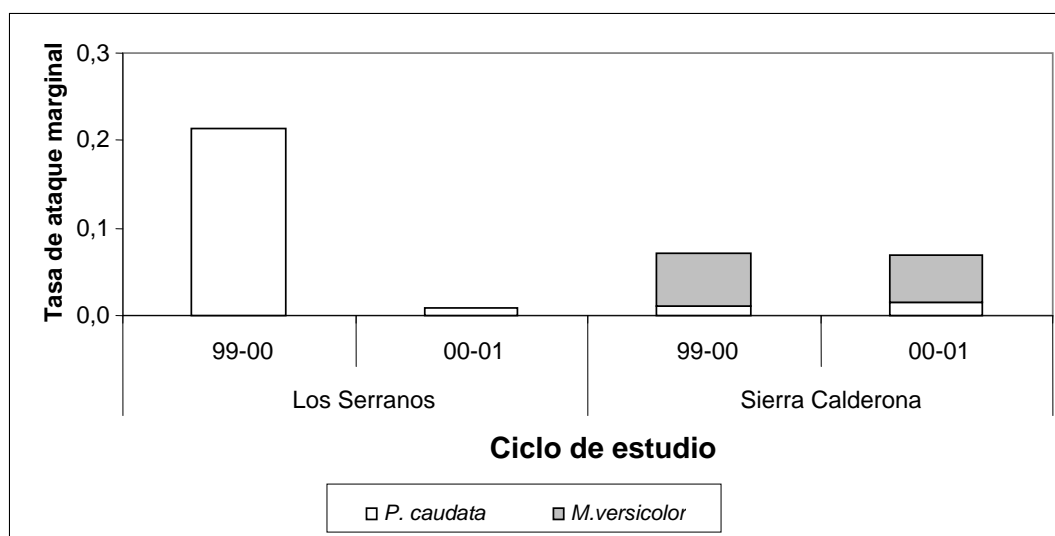


Figura 73. Tasas de ataque marginal para el complejo de parasitoides larvales de *T. pityocampa*.

El estudio de las tasas de ataque marginal nos mostró en principio 2 especies de endoparasitoides solitarios capaces de parasitar a las orugas durante la fase aérea, el díptero taquínido *Phryxe caudata* y el himenóptero braconídeo *Meteorus versicolor*.

Phryxe caudata se mostró como una especie ubiquista, estando presente en todas las áreas de estudio. Las tasas de ataque marginal detectadas a partir del muestreo de orugas en los nidos de invierno presentaron oscilaciones importantes en el caso de Los Serranos (alcanzando tasas de ataque en torno a 0,2), y se mantuvieron a valores bajos en la Sierra Calderona, para los dos ciclos de estudio tal y como podemos comprobar en la Figura 73. Esta especie de taquínido fue el único parasitoides larvario en la partida de Las Umbrías.

Meteorus versicolor se detectó únicamente en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, siendo la especie dominante en los pinares de la Sierra Calderona durante el período de estudio. Las tasas de ataque marginal se situaron en torno a 0,1 y su acción parasitoide mostró el mismo nivel de incidencia durante los dos años de muestreo.

Ambos parasitoides manifestaron una estrategia cenobionte a la hora de atacar las orugas de la procesionaria del pino. *Meteorus versicolor* incidió sobre las larvas en un estadio temprano de desarrollo (L1–L2) y comenzó a emerger de las larvas como imago desde L3 a L5 (único parasitoides larval); *P. caudata* pudo desarrollarse como un parasitoides larval (atacando las orugas en L1–L2) y emergiendo como imago en L3–L5 (unos 4 meses después), o como un parasitoides larvo–pupal atacando los estadios avanzados de oruga L4–L5 y emergiendo de la fase de pupa después de 5–8 meses de diapausa. En el caso de *P. caudata*, habría que destacar que todo el parasitoidismo que se detectó en la fase de pupa provendría de orugas atacadas en fase L4–L5 (tanto en los nidos como en los desplazamientos diurnos o procesiones de enterramiento) como veremos más adelante, pudiendo los resultados desviar la importancia del parasitoidismo en fase de larva.

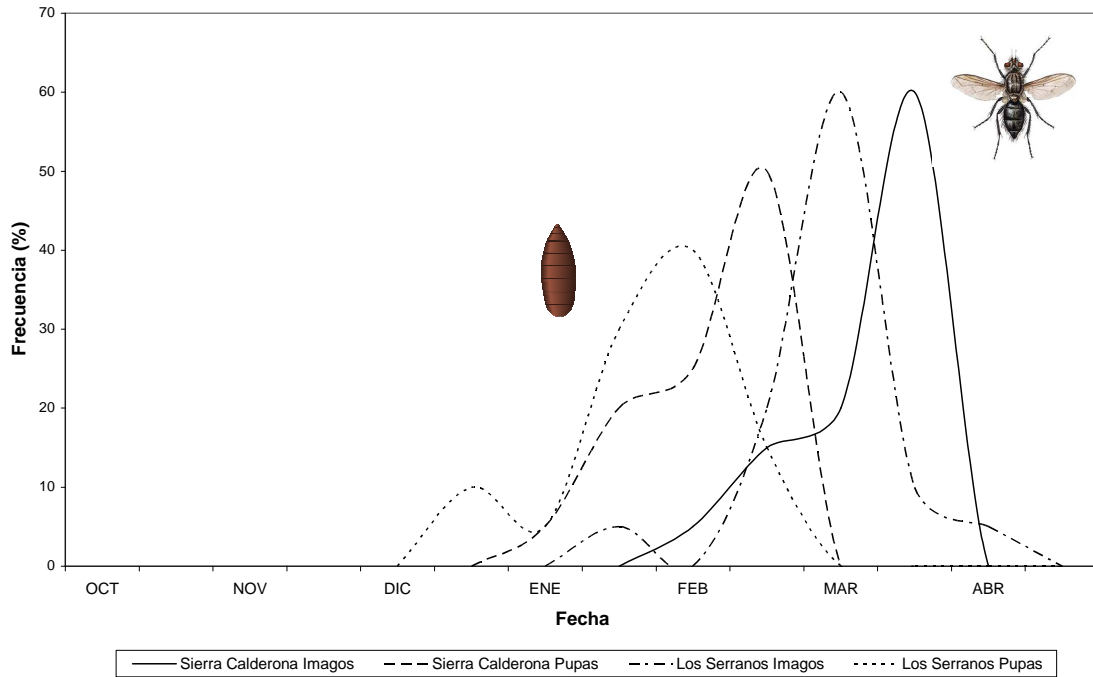


Figura 74. Fenología de *P. caudata* basada en el parasitoidismo derivado del ataque a orugas de la procesionaria del pino.

Respecto a la fenología de *P. caudata*, encontramos emergencia de larvas y pupas entre los meses de diciembre y marzo en la Sierra Calderona (con un máximo hacia la primera mitad del mes de febrero), y entre enero – marzo para el área de Los Serranos (con un máximo centrado hacia finales del mes de febrero) (Figura 74). Las pupas fueron muestreadas de los nidos de invierno u obtenidas de las orugas recolectadas en los mismos. La pupación se realizó, bien en el interior de las estructuras de seda, o bien en el sustrato, después de que las larvas del díptero emergieran del nido de invierno o de alguna oruga errática, y se dejaron caer al suelo para pupar al abrigo de los despojos de la colonia o quedar enterradas entre la hojarasca.

El período de emergencia de los imagos del díptero se centró hacia la primera mitad de marzo en Los Serranos y se retrasó hasta finales del mismo mes en la Sierra Calderona. Hay que resaltar, que la duración de dicho período de emergencia fue mayor en el caso de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (unos 90 días) que en Los Serranos (unos 75 días). Esta generación de imagos pudo atacar a las orugas de L5 en los nidos de invierno (parasitoidismo poco importante dada la inaccesibilidad de los agregados de orugas) o en las procesiones de enterramiento. En este último caso, si por cuestiones ambientales se sincronizan el máximo de emergencia de imagos del díptero con el período de enterramientos de colonias, y las condiciones meteorológicas son favorables, las tasas de ataque pueden llegar a ser muy importantes (como pudimos observar durante el ciclo 99-00 en Las Umbrías).

M. versicolor presentó un período de pupación comprendido entre la segunda mitad de diciembre y segunda mitad de marzo (Figura 75), con dos máximos, uno centrado en enero (el más importante), y el otro hacia principios de marzo. Las larvas del braconido emergieron de las orugas de procesionaria principalmente en L3 (en un 60% de los casos) y L4 (en un 30% de los casos), mientras que en orugas L5 tan sólo se dieron en un 10% de los casos. Dichas larvas recién emergidas (en el interior del nido de invierno o en sus proximidades) tejieron los capullos de pupación fijándolos entre las sedas o dejándolos colgar mediante un hilo.

La aparición de imagos aconteció desde el mes de febrero hasta finales de abril. Dada la polifagia tan acusada que exhibe la especie, esta generación de avispa ya no continuará reproduciéndose a expensas de la procesionaria del pino y derivará hacia otros hospedadores alternativos presentes en los pinares de la Sierra Calderona.

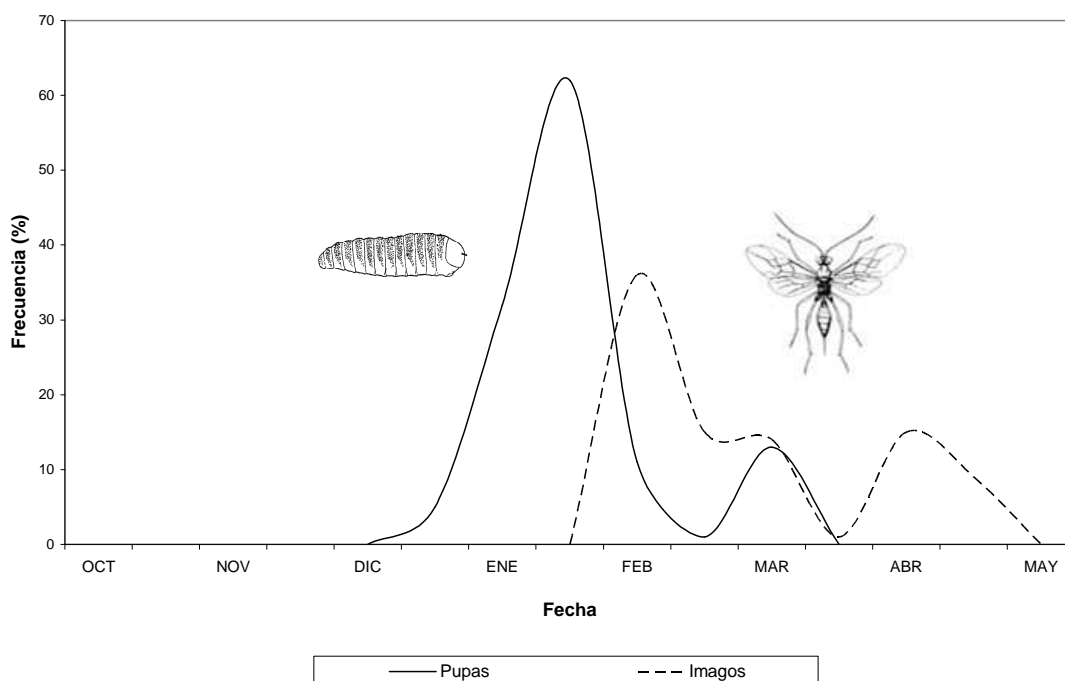


Figura 75. Fenología de *M. versicolor* basada en el parasitoidismo sobre L1 y L2 en orugas de la procesionaria del pino.

Por otra parte, también pudimos aislar un importante contingente de especies de hiperparasitoides desarrollándose a expensas de las pupas del braconido. Todas las especies se comportaron como parasitoides secundarios solitarios.

Tal y como podemos observar en la Figura 76, se detectaron dos especies dominantes en su acción, *Pteromalus chrysos* y *Gelis liparae*, con tasas de parasitoidismo que oscilaron entre el 20-30% de las pupas. Mientras el pteromárido mantuvo una acción más o menos sostenida ya en las primeras pupas recolectadas (enero), el icneumónido retrasó en algunas semanas su aparición, haciéndose más patente a partir del mes de febrero. En situaciones de abundancia de pupas del braconido, ligadas a una alta densidad de nidos de procesionaria del pino (ciclo 1999-2000), fue frecuente encontrar a estos dos hiperparasitoides atacando activamente las pupas en el exterior de los nidos.

El resto de especies tales como, *Brachymeria secundaria*, *Gelis carbonarius* y *Dibrachys cavus*, mantuvieron tasas de ataque residuales que oscilaron entre un 2-5%, siendo *D. cavus* la especie más frecuente. Así, mientras el pteromárido fue más frecuente en las pupas recolectadas hacia los primeros muestreos (enero), las otras dos especies se hicieron más patentes en las pupas recolectadas hacia el mes de marzo; esta distribución podría estar condicionada por la disponibilidad de otros hospedadores alternativos presentes en el pinar.

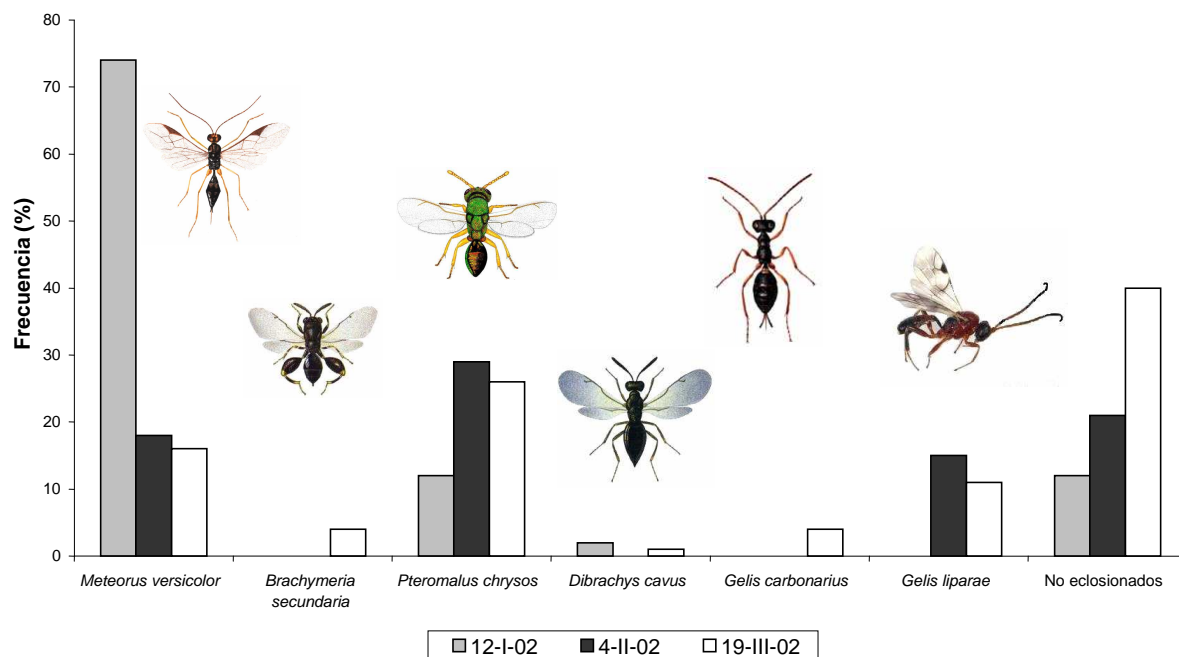


Figura 76. Complejo de hiperparasitoides pupales de *M. versicolor* y tasas de incidencia. El seguimiento de las emergencias de las diferentes especies se realizó durante el ciclo 1999-2000.

4.6 Fase de pupa: parasitoides larvo-pupales y pupales.

El complejo de parasitoides larvo-pupales y pupales mostró tasas de ataque marginal más importantes en Las Umbrías que en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, y el contingente de especies fue también más diverso y de acción más equilibrada para los dos ciclos de estudio.

En Los Serranos, y al igual que pudimos observar en el caso de los parasitoides larvales, *P. caudata* vuelve a ser la especie más importante y ubiquesta, haciendo presencia en ambas áreas y para los dos ciclos estudiados. Así, en el área de Las Umbrías presentó grandes fluctuaciones en sus tasas de ataque marginal pasando de 0,2 a 0,003 de un año para otro. En la Sierra Calderona mantuvo tasas de ataque en torno a 0,03 durante los dos ciclos (Figura 77).

La segunda especie en importancia fue el bombílido *Villa* sp. el cual llegó a alcanzar tasas de ataque próximas a 0,08 hacia el segundo año de estudio y coincidiendo con la práctica desaparición de *P. caudata* del complejo de parasitoides. Esta especie complementó su acción con el icneumónido *Coelichneumon rudis* (0,01) y el hongo hipogeo *B. bassiana* (0,06).

Respecto a la acción de los hongos entomopatógenos, destacar el nivel de parasitoidismo alcanzado por la especie *B. bassiana* en el área de Las Umbrías, convirtiéndose en la tercera especie de mayor incidencia del complejo. A diferencia de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija en donde las tasas de ataque marginal del hongo fueron residuales (0,0007), en Las Umbrías su acción se mantuvo constante durante los dos ciclos de estudio.

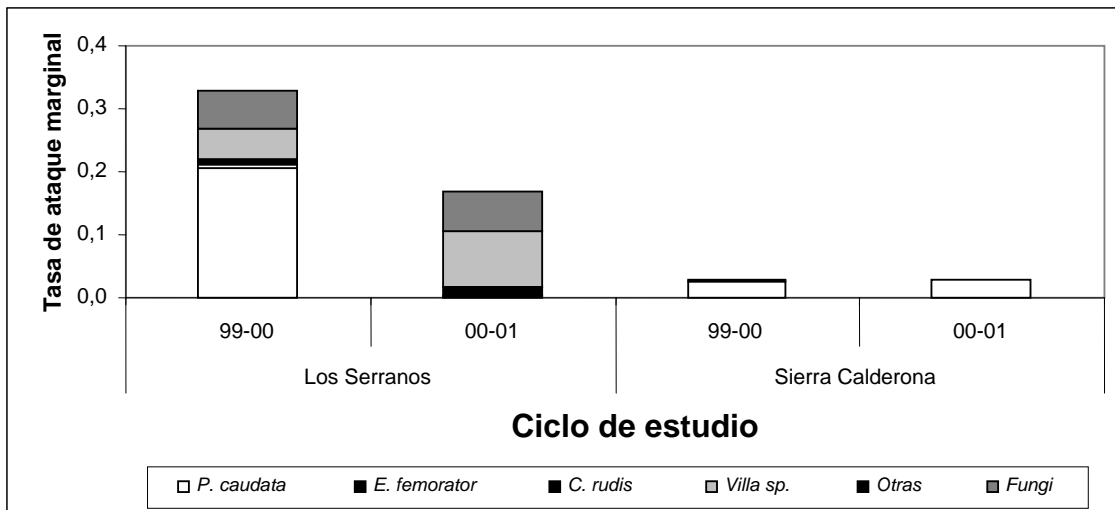


Figura 77. Tasas de ataque marginal para el complejo de parasitoides larvo-pupales y pupales de *T. pityocampa*.

El estudio de la fenología de las diferentes especies del complejo nos mostró una secuencia de emergencias característica, que situó a los parasitoides típicamente pupales atacando los enterramientos a partir de generaciones primaverales sincronizadas con los períodos de puposis de la procesionaria del pino, y al grupo de parasitoides larvo-pupales que quedaron en diapausa hasta el próximo ciclo.

Tal y como podemos observar en la Figura 78, *P. caudata* quedó en diapausa en el interior de las pupas unos 4–5 meses, centrando los máximos de emergencia en los períodos en los cuales pueden acceder a las orugas en los estadios L1 avanzado y L2. En Los Serranos el máximo se centró hacia mediados del mes de septiembre y en la Sierra Calderona un mes después aproximadamente, mostrando una perfecta sincronización con la aparición de los estadios susceptibles del hospedador.

La otra especie de parasitoide larvo-pupal, el icneumónido *Erigorgus femorator*, apareció atacando las orugas L4–L5 en los nidos de invierno hacia el mes de febrero y tan sólo en las áreas de Los Serranos. Este endoparasitoide mostró una estrategia típica cenobionte, dejando que la oruga hospedadora entrara en la fase de pupa, y emergiendo hacia el invierno siguiente justo en la época en la cual la procesionaria del pino se encuentra en sus últimos estadios de oruga (máximo de emergencia hacia mediados de febrero) (Figura 79). Esta avispa fue vista con cierta frecuencia (sobre todo durante el ciclo 99-00) y hacia las horas centrales de los días soleados de febrero y marzo, volando activamente en las proximidades de los nidos de invierno y atacando las colonias de orugas desde la periferia de la estructura de seda.

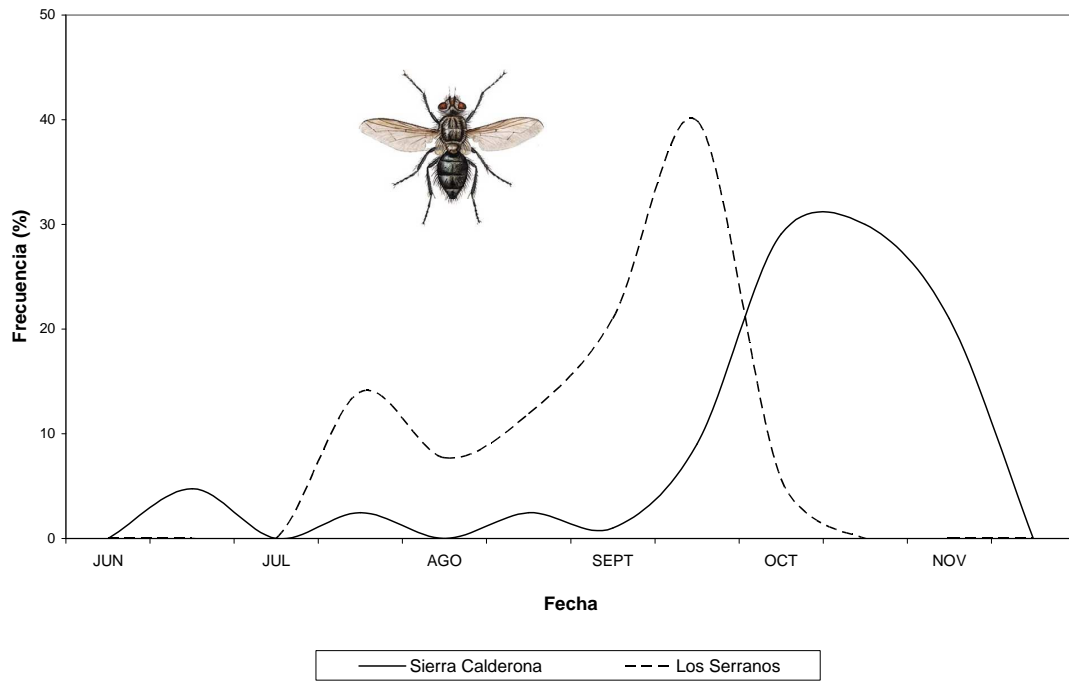


Figura 78. Fenología de *P. caudata* como parasitoide larvo-pupal de la procesionaria del pino.

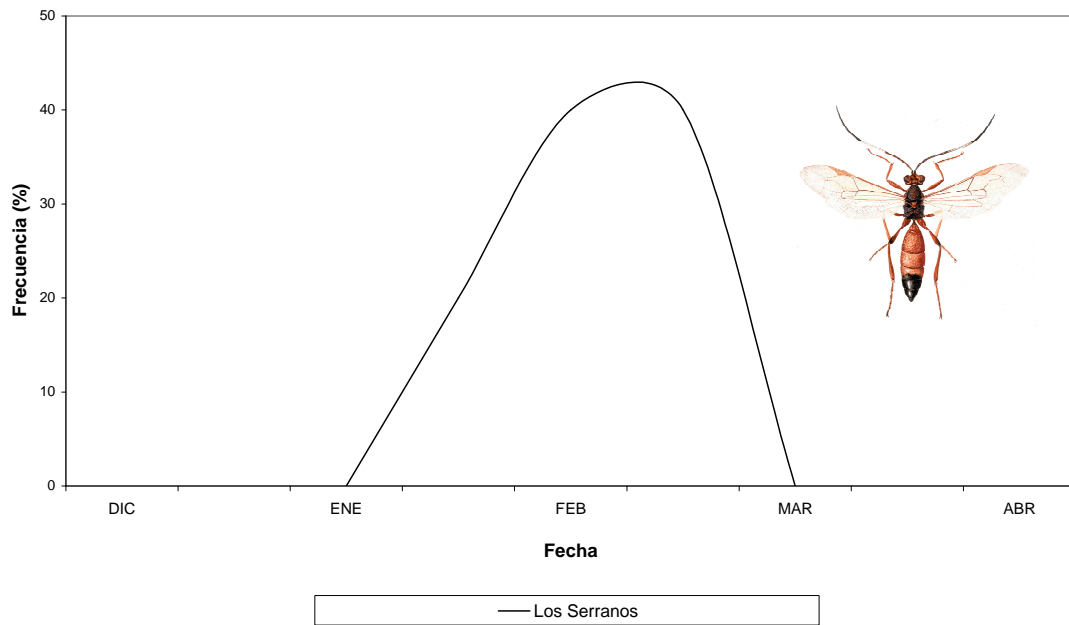


Figura 79. Fenología de *E. femorator* como parasitoide larvo-pupal de la procesionaria del pino.

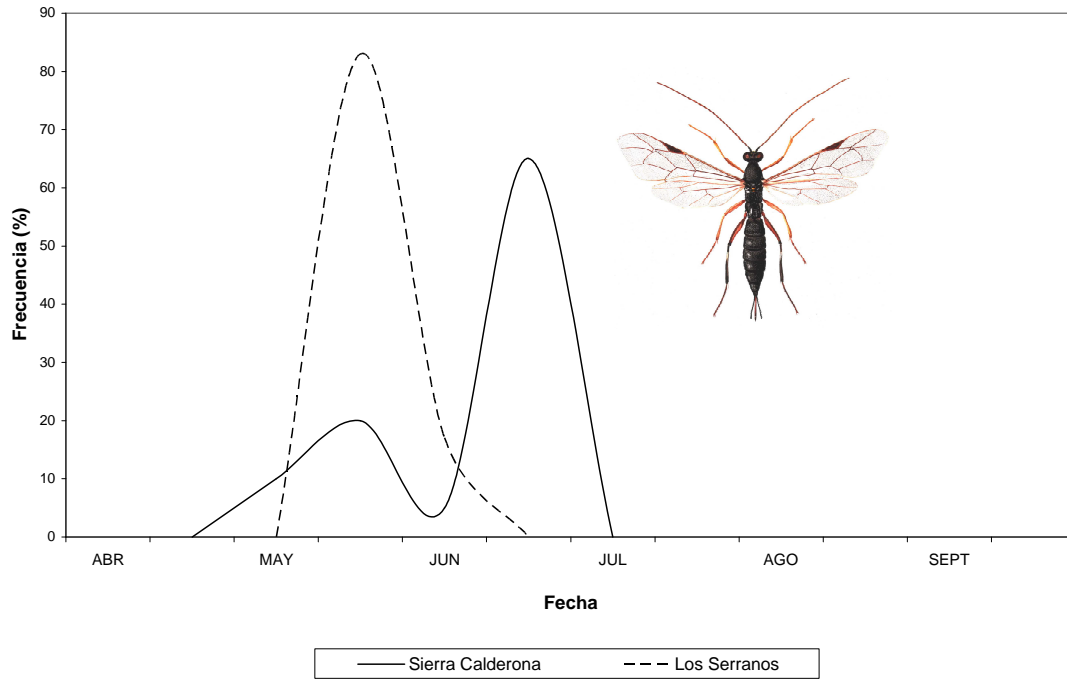


Figura 80. Fenología de *C. rudis* como parasitoide pupal de la procesionaria del pino.

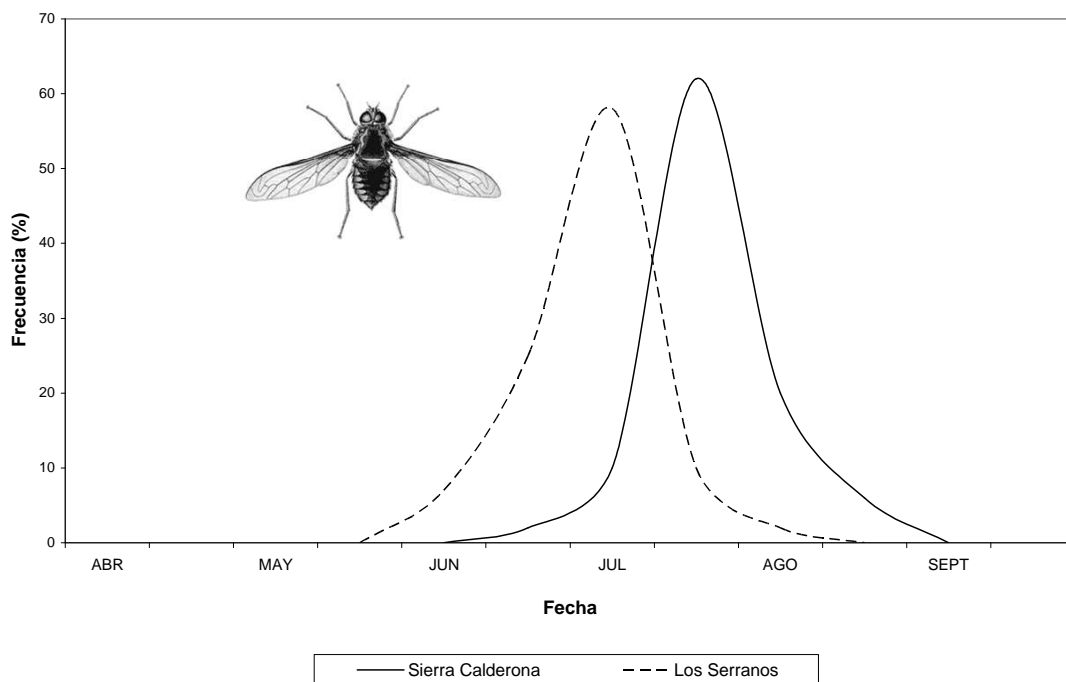


Figura 81. Fenología de *Villa* sp. como parasitoide pupal de la procesionaria del pino.

Respecto a los parasitoides pupales propiamente dichos, pudimos constatar la acción de dos especies, el himenóptero icneumónido *Coelichneumon rudis* y el díptero bombílido *Villa* sp; *C. rudis* manifestó un máximo de emergencia hacia la segunda mitad del mes de mayo en Las Umbrías, y hacia la segunda mitad del mes de junio en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (Figura 80). Esta especie atacaría las pupas de procesionaria del pino buscándolas activamente debajo de tierra entre 1–1,5 meses después del período de enterramiento, y quedaría en diapausa en el interior de las crisálidas hasta la primavera siguiente, mostrando un ciclo perfectamente sincronizado con la especie hospedadora.

Por otra parte, *Villa* sp. tuvo un máximo de emergencia centrado hacia inicios del mes de julio para Los Serranos, y unos quince días después para la Sierra Calderona. Fue durante el período julio–septiembre cuando pudimos observar una gran cantidad de estos bombílidos volando en las áreas de estudio y ovipositando en el suelo sobre todo en la periferia y en los claros de la masa forestal (Figura 81). Las larvas del bombílido, buscarían activamente tanto las orugas en período de enterramiento como los lugares de pupación, y atacarían las pupas quedando en diapausa hasta la primavera siguiente.

4.7 Otros enemigos naturales.

No quisiéramos finalizar la exposición de los resultados sin mencionar todo un elenco de especies depredadoras que de manera más o menos frecuente se sorprendieron en las proximidades de las colonias de la procesionaria del pino (Tabla 29). En efecto, a lo largo del seguimiento de la fenología de la plaga hemos podido constatar la importancia de estos organismos como factores de mortalidad, aunque debido a lo esporádico de su acción no pudimos cuantificar su impacto.

Las arañas fueron depredadores frecuentes, sobre todo en los primeros estadios larvarios (L1–L2). Así, varias especies de la familia de los saltícidos fueron sorprendidas con asiduidad frecuentando ya las puestas de huevos; en ellas atacaron tanto a los ooparasitoides como a las orugas recién eclosionadas. Más tarde, también frecuentaron los nidos, en cuyas proximidades se congregaron las orugas L1 y L2, y se las observó capturando larvas mientras se desplazaban por las ramas o se alimentaban. Otras familias tales como Tomísidos, Clubiónidos y Licósidos, también fueron vistas atacando a las jóvenes orugas, y a orugas maduras en fase de enterramiento en el último caso, aunque con menor regularidad. Dada la abundancia de las arañas en el medio forestal, su acción depredadora podría ser crucial en el cómputo de factores de mortalidad que actuarían, principalmente, sobre las fases iniciales del ciclo fenológico de la procesionaria del pino.

Respecto a los insectos depredadores, podríamos citar al mántido *Iris oratoria* (Linnaeus, 1758) (Mantodea; Mantidae) como depredador circunstancial de orugas en los pinares de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija. Dada la relativa abundancia de este insecto durante los primeros meses de desarrollo larvario de la procesionaria del pino (septiembre–noviembre), y su marcado comportamiento arborícola, fue detectada en varias ocasiones atacando a las procesiones de orugas en sus desplazamientos tróficos. Por otra parte, tanto en Los Serranos como en la Sierra Calderona se pudieron observar chinches asesinas del género *Rhinocoris* sp. Hahn 1834 (*Reduviidae*), en estadios ninfal e imaginal, atacando las orugas en el suelo o en los nidos respectivamente. En las áreas del interior valenciano también fueron detectadas colonias de hormigas rojas depredando orugas en los árboles (género *Formica*), e incluso moscas salteadoras (*Asilidae*) capturando imagos de la procesionaria del pino de vuelo precoz, a últimas horas de la tarde.

Phyllum	Familia	Especie	Estado diana	Fase	Áreas	Época de actividad
Arachnida	Salticidae	Indeterm.	Ooparasitoides, orugas L1 - L2	0, 1	1, 2, 3, 4, 5	Julio – Septiembre
	Lycosidae	Indeterm.	orugas L5	2	4	Marzo
	Tomisidae	Indeterm.	orugas L1 - L2	1	1, 2, 3, 4, 5	Agosto - Septiembre
	Clubionidae	Indeterm.	orugas L1 - L2	1	1, 2, 3, 4, 5	Agosto - Septiembre
Insecta Mantodea Diptera	Mantidae	<i>Iris oratoria</i>	orugas L1 - L2	2	5	Octubre - Noviembre
	Asilidae	Indeterm.	Imagos	3	2, 4	Julio - Agosto
	Hemiptera Hymenoptera	Reduviidae	<i>Rhinocoris</i> sp.	Larvas L1-L5	1, 2	2, 5
	Formicidae	Indeterm. <i>Formica rufa</i>	orugas L3 - L5 orugas L1 - L5	1 1, 2	5 1,2,3,4	Diciembre - Marzo Diciembre - Marzo
Chordata Aves	Passeriformes	<i>Parus</i> sp. <i>Sylvia melanocephala</i>	orugas L3 - L5 orugas L1-L2	1 1, 2	1, 2, 3, 4, 5 5	Octubre - Marzo Octubre - Noviembre
	Caprimulgiformes	<i>Caprimulgus europaeus</i>	Imagos	4	3,4,5	Junio-Octubre
	Cuculiformes	<i>Clamator glandarius</i>	orugas L4 - L5	1	5	Febrero - Marzo
	Coraciiformes	<i>Upupa epops</i>	orugas L5 - pupas	5	5	Febrero - Abril
	Mammalia	Soricidae	Indeterm.	Pupas	5	4
Vespertilionidae		<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Imagos	4	5	Agosto-Noviembre

Tabla 29. Otros enemigos naturales, principalmente depredadores esporádicos, no evaluados en el presente estudio. Fase: 0=puesta; 1=nidos; 2=procesiones; 3=vuelos diurnos; 4=vuelos nocturnos; 5=enterramientos.

Entre los vertebrados que hemos podido constatar como depredadores de procesionaria del pino podríamos citar a las musarañas, que llegaron a detectar hasta un 15 % de los enterramientos muestreados, devorando en algunos casos hasta el 30% de las pupas. También los quirópteros fueron frecuentes en todas las áreas de estudio, cazando con frecuencia en los claros y las lindes de los bosques ya desde las últimas horas de la tarde. A este respecto comentar la relativa abundancia de la especie *Pipistrellus pipistrellus* en los pinares de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, con un período de actividad máximo coincidente con la época de vuelo de la procesionaria del pino, y que puede extenderse hasta el mes de noviembre (cubriendo toda la curva de emergencia del lepidóptero).

Por otra parte, varias especies de páridos (carboneros y herrerillos principalmente) dejaron bien patente su acción depredadora. En Los Serranos fueron vistos habitualmente atacando los nidos de invierno en L4 y L5, de donde extrajeron las orugas agujereando las estructuras de seda. También en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija fueron frecuentes los nidos de invierno atacados por estas aves; hacia finales del mes de enero, y con la mayor parte de agregados de orugas en estadios L4 y L5, comenzaron a hacerse visibles los agujeros en los bolsones, llegando a afectar hasta un 20 % de los nidos muestreados. De manera paralela y en esta misma área, hacia la primera mitad del mes de febrero, también pudimos constatar la acción devastadora del *Clamator glandarius* (Linnaeus, 1758) (Cuculiformes, Cuculidae); en efecto, esta especie realizó grandes aberturas para acceder a las orugas, destrozando las estructuras de seda y devorando todo su contenido. Esta ave de tamaño medio, afectó el 10% de los nidos muestreados durante el período de estudio.

También podríamos citar a *Sylvia melanocephala* (Gmelin, 1789) (Passeriformes, Sylviidae) como ave depredadora de los primeros estadios de oruga (L1-L2) en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija. En efecto, esta especie fue observada atacando los protonidos, y podría ser la responsable de la rápida merma de individuos observada en numerosas colonias durante los dos primeros meses de desarrollo, o incluso de la completa y rápida desaparición de algunos de los precoces agregados de orugas.

Finalmente, a lo largo del período de estudio pudimos detectar la presencia de *Caprimulgus europaeus* (Linnaeus, 1758) (Caprimulgiformes, Caprimulgidae) y *Upupa epops* (Linnaeus, 1758) (Coraciiformes, Upupidae) tanto en Los Serranos como en la Sierra Calderona; esta última especie se mostró especialmente abundante en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, en donde se observaron parejas residentes durante todo el año. Así, en varias ocasiones la pudimos sorprender atacando las procesiones de enterramiento, mientras se desplazaban por el suelo en terreno abierto, hacia los meses de febrero y marzo.

COMENTARIO FINAL Y DISCUSION.

1. Consideraciones ambientales. Diversidad del medio y efecto plaga.

1.1 Resiliencia. La heterogeneidad forestal como principal factor de control natural.

En la dasonomía, el manejo intensivo de los sistemas forestales puede llegar a inducir monocultivos con una distribución uniforme de edades, creando condiciones ecológicas que favorecerían el desarrollo de umbrales epidémicos de población en virtualmente todos los niveles tróficos de los insectos (COULSON & WITTER, 1990). Esta situación podría verse reflejada en áreas como Los Ances, La Jarilla y Las Umbrías, en donde las recurrencias de los niveles de infestación se han manifestado importantes a lo largo de las dos últimas décadas (Figura 111). El impacto de las plagas de insectos y enfermedades sobre el ecosistema forestal puede tener un efecto desigual, llegando a favorecer a algunas especies (las menos apetecibles o las más resistentes debido a su contenido en resinas, fenoles u otras sustancias inhibidoras), alterando las ventajas competitivas de éstas, y llegando a modificar la estructura y composición de las biocenosis.

Los bosques se caracterizan por presentar una gran diversidad en especies, así como una importante heterogeneidad en clases de edad, y son menos propensos a sufrir fluctuaciones súbitas en lo que se refiere a la dinámica de las poblaciones de insectos fitófagos (COULSON & WITTER, 1990). Tanto la diversidad de estratificación y arbolado, como la diversidad de especies botánicas, podrían aumentar los nichos ecológicos favoreciendo la acción de los enemigos naturales y produciendo interferencias que modularían la magnitud de los ataques de la especie plaga. Así, las áreas con mayor diversidad paisajística (Loma Valluenga, Los Ances y Pla de l'Albercoquer) fueron masas forestales de regeneración natural, con una estructura heterogénea característica, y con una mezcla importante de frondosas tales como *Quercus ilex* y *Juniperus thurifera* en el caso del piso supramediterráneo, y de *Ceratonia siliqua*, *Rhamnus lycioides*, *Rhamnus alaternus* y *Olea europaea* en el piso termomediterráneo.

Por otra parte, en el área de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, y dadas sus características de masas forestales discontinuas, podríamos estar evaluando un efecto "ecotono" importante. La fragmentación del hábitat consiste en la transformación de paisajes extensivos en remanentes más pequeños y aislados, rodeados por una matriz de otros tipos de hábitat (FAHRIG, 2003); esto conllevaría a un incremento de la superficie de borde, es decir, de la zona de contacto entre el hábitat original y la matriz adyacente (RIES *et al.*, 2004). El aumento del "efecto de borde" llevaría asociados cambios microclimáticos que afectarían principalmente a la intensidad lumínica, y a los flujos de viento, agua y nutrientes (SAUNDERS *et al.* 1991; LAWRANCE & CHASE, 2007). Este paisaje diversificado, en ocasiones presentaría asociado un aumento en la frecuencia de aparición de la entomofauna (hipótesis de la diversidad de recursos) (KREBS *et al.*, 1999; BROWN, 2011). La coexistencia de diferentes estratos de vegetación generaría un aumento de la diversidad de hábitats y de recursos para los artrópodos. Estos hábitats podrían proporcionar espacios para hibernar, o poder realizar la diapausa, y áreas de refugio o reproducción. Además, los parasitoides y depredadores necesitarían fuentes de alimento complementarias a su acción regulatoria. El néctar de las flores, al igual que otras fuentes de alimento como el polen, el néctar extrafloral y la melaza producida por algunos hemípteros, podría incrementar la tasa de parasitoidismo en muchas especies (BUGG & WADDINGTON, 1994; BERNDT *et al.*, 2006; BIANCHI & WÄCKERS, 2008). Por otra parte, los niveles de diversidad más elevados podrían encontrarse con frecuencia asociados a valores intermedios de perturbación (Hipótesis de la alteración intermedia) (TOWNSEND *et al.*, 1997). Con una leve alteración del medio se produciría una exclusión competitiva por parte de las especies dominantes, mientras que una perturbación muy marcada seleccionaría unas

pocas especies tolerantes al estrés. Sin embargo, a valores medios de intensidad o frecuencia de perturbación, se favorecería la coexistencia de especies competitivas y tolerantes al estrés. Así, el máximo en diversidad debería producirse a una escala intermedia de perturbación (BRUGGISSER *et al.*, 2010). En ambientes ricos en nutrientes y donde la vegetación espontánea permanece inalterada, dominarían unos pocos taxones muy competitivos, lo que podría conllevar a un empobrecimiento de la biodiversidad.

La biodiversidad contribuye a la resiliencia del ecosistema proporcionando un “seguro homeostático” contra las fluctuaciones ambientales; la biocenosis aumentaría su capacidad de respuesta frente a estas alteraciones, dando lugar a propiedades de la comunidad o del ecosistema más predecibles (LOREAU *et al.*, 2001). La resiliencia es una propiedad emergente del sistema forestal que resulta de su biodiversidad a múltiples escalas; en particular, de la diversidad genética, de la diversidad funcional de especies y de la diversidad de los ecosistemas, a través del paisaje y del tiempo (THOMPSON *et al.*, 2009). Así, la resiliencia quedaría definida como la capacidad de un sistema para volver al estado original después de una perturbación, manteniendo sus características esenciales de composición taxonómica, estructuras, funciones ecosistémicas y tasas de procesos (HOLLING, 1973).

Es una evidencia que las poblaciones de insectos defoliadores plaga de coníferas, tienden a reducirse conforme aumenta el porcentaje de especies frondosas o caducifolias en el paisaje. Por una parte, el efecto de dilución de la planta hospedadora [hipótesis de la concentración del recurso de ROOT (1973)], y por otra, la riqueza en plantas que supondría un aumento del alimento complementario, de los nichos ecológicos y en general de los recursos para la fauna auxiliar [hipótesis de los enemigos naturales de RUSSELL (1989)], marcarían la aparición de este efecto negativo en la incidencia de los defoliadores primarios. En el caso concreto de procesionaria del pino, se ha constatado un efecto negativo significativo de los bosques riparios sobre la distribución de los nidos (SAMALENS & ROSSI, 2010). Así, en los bosques mixtos, las frondosas actuarían como una barrera física, disminuyendo la detección visual de los pinos. Además, pueden sustentar poblaciones de áfidos beneficiosas para los microhimenópteros ooparasitoides generalistas (éstos se alimentarían de los líquidos azucarados excretados por los pulgones), y pueden alterar las condiciones microclimáticas del suelo haciendo menos viable el desarrollo hipogeo de la procesionaria del pino (DULAURENT, 2010). Así, La diversidad forestal podría actuar como una barrera cuantitativa, física y química frente a las infestaciones masivas de la plaga.

Si analizamos la mortalidad residual, o mortalidad por “otras causas” (mortalidad debida a otros factores paralelos a la acción de los enemigos naturales, tales como la competencia inter e intraespecífica, la climatología o las interacciones planta-insecto, y entre los cuales se podría identificar la resistencia del medioambiente), podemos apreciar como en Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija fue más patente que en los monocultivos de Las Umbrías, con una presencia casi constante, durante los dos años de seguimiento, de algunas de las especies de parasitoides específicas de la procesionaria del pino, tales como *Baryscapus servadeii* o *Phryxe caudata*. Tanto los regenerados naturales de *Pinus nigra salzmanii*, como de *Pinus halepensis*, suelen ser irregulares por grupos y con tendencia a presentar claros o discontinuidades en el dosel. Esta característica podría favorecer la proliferación de otras especies arbustivas y herbáceas que diversifican la estructura de la masa, aumentando la disponibilidad de nichos ecológicos y ofreciendo un mayor número de oportunidades a la fauna auxiliar, a la hora de balancear sus poblaciones, a diferencia de los repoblados monoespecíficos y homogéneos. Si comparamos las áreas de Las Umbrías y Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija, las diferencias obtenidas en el número de estratos, clase diamétrica, regeneración y competencia, caracterizan una masa artificial monoespecífica y una masa natural y espontánea respectivamente. Dichas diferencias podrían determinar también el comportamiento del complejo de enemigos naturales en ambas áreas.

En pinares maduros, en donde aparecen un elevado número de pies de edad avanzada, la fauna auxiliar podría verse potenciada ya que estos individuos aumentarían el número de refugios, y alterarían favorablemente las condiciones del medio de acuerdo con MUÑOZ-COBO & MORENO (2005). En pinares maduros, y de regeneración natural, se pudo observar una alta mortalidad de *Thaumetopoea wilkinsoni* debido a la acción del hongo *Beauveria bassiana* (HALPERIN, 1990b). En la misma línea, DULAURENT *et al.* (2011) observaron una mortalidad en fase de pupa significativamente mayor en bosques mixtos de caducifolios y pinos que en repoblados monoespecíficos de coníferas, muy probablemente debido a la alteración de las condiciones de temperatura y humedad en las cuales se dio la puposis. Por otra parte, VELKY *et al.* (2011) citaron diferencias, en la dieta constituida por lepidópteros en poblaciones de *Parus major* dependiendo del hábitat, siendo mayor en pájaros que viven en bosques caducifolios respecto de aquellos que habitan bosques de carácter mixto. Por otra parte, también se menciona en algunos trabajos la importancia del parasitoidismo de huevos en pinares de regeneración natural respecto del observado en masas de repoblación artificial (TSANKOV *et al.*, 1996a). En esta misma línea, KAILIDIS (1962) en Grecia, TIBERI (1987, 1990) en Italia o HALPERIN (1990) en Israel, mencionan la relevancia de las poblaciones de ooparasitoides como factor de contención de las poblaciones de la procesionaria del pino en el área de difusión natural de *P. halepensis*. Así, la especie plaga resultó poco dañina en los regenerados naturales de esta especie de pino, presentando fluctuaciones numéricas menos acentuadas, probablemente debido a la incidencia constante de los diversos factores de contención que pusieron al límite de la supervivencia a las nutridas colonias del lepidóptero. Además, los ooparasitoides también podrían verse condicionados por la especie y el porte del pino huésped a la hora de buscar y atacar las puestas de la procesionaria del pino (TIBERI, 1983). La causa de este comportamiento se debería buscar en estímulos de naturaleza química, o en características físico-morfológicas propias de las especies vegetales, así como en las condiciones microambientales que se podrían generar en la copa de las diferentes especies, condicionando la presencia y distribución de los ooparasitoides (WESELOH, 1972). Así, la edad y la estructura del arbolado en las masas naturales podrían generar gradientes ecológicos que aprovecharían las diferentes especies de microhimenópteros parasitoides para aumentar su eficacia reproductiva.

La heterogeneidad de los bosques de regeneración natural constituye un factor importante a la hora de potenciar la eficacia del complejo de enemigos naturales. El incremento en la diversidad forestal se traduciría en un aumento de los refugios, de los lugares de puesta e hibernación, de los huéspedes alternativos, y de los microhábitats y microclimas posibles (SIEMANN *et al.*, 1998). Por ejemplo, la estructura compleja de las ramas y el patrón de crecimiento y distribución de los brotes vegetativos y reproductivos, contribuyen a la complejidad y diversificación de microhábitats dentro del propio árbol. Al bajar de escala, aparecerían estructuras como las hojas, y a un nivel inferior las domatias y tricomas. Esta complejidad estructural favorece la riqueza de los artrópodos y la abundancia de los enemigos naturales (FINKE & DENNO, 2006). En esta línea, SOUZA & MARTINS (2005) encontraron una relación positiva entre la densidad del follaje y la abundancia de diferentes grupos de arácnidos, independientemente del taxón de la planta estudiada. Esta relación podría responder al hecho de que una estructura más compleja podría atraer a más presas, proporcionar más cobijos y regular el microclima. Por otra parte, la respuesta numérica de los pájaros depredadores, frente a las irrupciones de la procesionaria del pino, podría verse ampliamente condicionada por la estructura de la vegetación. Así, la presencia de árboles viejos o muertos, y una diversidad alta de especies arbóreas y arbustivas, con un sotobosque bien estructurado, generalmente influencia positivamente la riqueza y abundancia global de aves, tal y como se ha podido constatar en bosques de *Pinus pinaster* en Portugal (MOREIRA *et al.*, 2003; BÁRBARO *et al.*, 2005; PIMENTEL & NILSSON, 2009). Además, la diversidad en especies botánicas de un rodal forestal también podría suponer toda una serie de ventajas para los ooparasitoides a la hora de prolongar sus períodos de vuelo, y solapar y sincronizar sus ciclos fenológicos con el de la especie hospedadora. Los trabajos de DULAURENT *et al.* (2011a) parecen apuntar evidencias, en esta línea, al comprobar que tanto *B. servadeii* como *Ooencyrtus pityocampae*

podrían aumentar su longevidad y su potencial biótico alimentándose de la melaza producida por diferentes especies de pulgones que crecen tanto sobre pinos como sobre frondosas; esta tendencia parece más marcada en las especies generalistas como el encírtido. Finalmente, la diversidad en especies de plantas herbáceas y arbustivas podría potenciar la aparición de hospedadores alternativos, tales como lepidópteros y hemípteros, que actuarían como reservorios de las poblaciones de ooparasitoides en épocas del año en las que la procesionaria del pino no estaría presente en el bosque, favoreciendo el “efecto balanza” entre los enemigos naturales y la especie plaga (MASUTTI, 1964; BATTISTI *et al.*, 1988; HALPERIN, 1990b; TIBERI, 1990; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2004a).

Los ecotonos mixtos podrían generar interrupciones al comportamiento de búsqueda de hospedador por parte de los imagos de procesionaria del pino, provocando alteraciones en las trazas de compuestos orgánicos volátiles emitidas por éstos, e interceptando a las hembras de forma pasiva en la fase de búsqueda (efecto que se acrecentaría en el borde de la masa). La presencia de especies no hospedadoras del fitófago podría funcionar como una “barrera química” frente a la localización de los hospedadores primarios, y en masas forestales de coníferas pluriespecíficas, los monoterpenos podrían tener un papel importante en la selección de la especie diana (NICCOLI *et al.*, 2008). Además, mediante un “efecto pantalla”, los estímulos visuales de los hospedadores podrían quedar distorsionados, aumentando el tiempo invertido en la localización del hospedador (con una mayor exposición a los depredadores), y disminuyendo considerablemente el tiempo de puesta (DULAURENT, 2010).

Dependiendo de las características del hábitat, y de la especie plaga, los paisajes heterogéneos podrían resultar en una “resistencia asociativa” o en ambientes más susceptibles (BARBOSA *et al.*, 2005). Así, la composición del paisaje podría ser más importante que la heterogeneidad “per se” (debido principalmente al efecto sobre la especie plaga); por otra parte, la composición en especies (aspecto cualitativo) podría resultar más importante que la riqueza en especies (aspecto cuantitativo) (JACTEL & BROCKERHOFF, 2007). Sin embargo, aunque existen evidencias de que la fragmentación del hábitat afecta a la diversidad en especies, y a la estructura y el funcionamiento de los sistemas insecto-planta (HUNTER, 2002; WIRTH *et al.*, 2008), las respuestas encontradas en los diferentes grupos de artrópodos son muy variables. En cuanto al tamaño de los fragmentos, el efecto más comúnmente observado en las comunidades biológicas es la disminución en la biodiversidad (THOMAS *et al.*, 1992; AIZEN & FEISINGER, 1994; DAILY & EHRLICH, 1995). Por otra parte, las evidencias existentes en relación al efecto de los ecotonos sobre los organismos son contradictorias y varían con el grupo considerado: se ha observado mayor abundancia y riqueza en los bordes de la masa forestal (DIDHAM, 1997; HOLLAND & FAHRIG, 2000), en el interior (OZANNE *et al.*, 2000; EWERS & DIDHAM, 2006) o incluso ausencia de diferencias entre los dos ambientes (DAVIES & MARGULES, 1998). Para los organismos fitófagos, la tendencia más comúnmente observada es el aumento de su diversidad en los bordes (WIRTH *et al.*, 2008). La reducción del hábitat, al sostener poblaciones más pequeñas, favorece las extinciones estocásticas (DRAKARE *et al.*, 2006). Por lo tanto, se espera que remanentes de bosques más pequeños sustenten menos familias y menos abundancia de artrópodos. Dado que el borde representa un ambiente de transición, puede compartir especies presentes en ambos ambientes, por lo que puede esperarse que allí la diversidad de artrópodos sea mayor que la del interior.

El concepto de biodiversidad es múltiple, englobando los diferentes elementos (diversidad genética: genes, especies y comunidades) a través de varias escalas (local [rodal/parche], paisaje y región). Para favorecer la biodiversidad se debería mantener la complejidad estructural del rodal y del paisaje, utilizar los bosques naturales y sus procesos como modelos para plantaciones y restauraciones, favorecer la variabilidad en clases diamétricas de las poblaciones, favorecer la mezcla de especies y la diversidad de estratos vegetales: árboles, arbustos, lianas, herbáceas, y favorecer el recambio de especies (diversidad beta) en los gradientes topográficos. Además, proteger masas forestales aisladas (en áreas disjuntas o en los márgenes de su distribución), proteger redes de

refugios y hábitats “fuente”, reducir la fragmentación, restaurar hábitats forestales marginales hacia un diseño espacial que optimice la conexión entre rodales, y expandir la red de áreas protegidas favoreciendo los corredores ecológicos, podría ser crucial en los pinares de llanura al pie de la Sierra Calderona, en donde la fragmentación es cada vez más evidente debido a la agricultura, a los proyectos urbanísticos, y a los incendios forestales. Mantener la diversidad funcional del sistema forestal con un elevado número de especies (aunque sean “redundantes”, cara a potenciar la resiliencia del sistema) y evitar la transformación de bosques diversos en plantaciones monoespecíficas, podría reflejar por otra parte la realidad de las repoblaciones de pinos llevadas a cabo en las áreas de La Jarilla y Las Umbrías. Finalmente, controlar las especies invasoras y evitar el uso de especies exóticas en plantaciones y proyectos de reforestación, afectaría a masas forestales como Los Ances en donde pudimos encontrar especies exóticas como *P. nigra austriaca*, que sufrió defoliaciones importantes durante todo el período de estudio.

1. 2 La dinámica poblacional. Un puzzle intrincado de niveles de infestación.

Las masas forestales estudiadas mostraron diferencias bien patentes inducidas tanto por aspectos naturales (piso bioclimático), como artificiales (especies seleccionadas para los repoblados, marcos de plantación y estructura). Dentro del bloque de masas forestales de Los Serranos-Rincón de Ademuz, la Loma Valluenga fue la que mostró un “factor de contención” más acusado, siendo los niveles de infestación de menor intensidad y poco recurrentes. Tal y como podemos apreciar en la Figura 82, y después del tratamiento fitosanitario del año 1989, los niveles de infestación no volvieron a umbrales de tratamiento en toda la década de los 90. Sin embargo, el resto de áreas de este bloque mantuvieron la misma dinámica de plaga, con episodios de gradación positiva cada 3 ó 4 años. Un efecto parecido pudimos observar en las masas forestales de la Sierra Calderona, en donde, después del episodio de lluvias torrenciales de otoño del año 2000, ya no se volvieron a recuperar los niveles de infestación observados hacia finales de la década de los 90. Hay que mencionar, que mientras en las áreas con repoblados los tratamientos fitosanitarios fueron frecuentes y periódicos (durante los tres años de estudio se trataron dos de las cinco áreas: Los Ances y La Jarilla), las áreas de regeneración natural no sufrieron ningún tratamiento, al menos en la década anterior al estudio en el caso de La Loma Valluenga, no habiendo constancia de intervenciones de control químico en el área de Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija.

También la dinámica poblacional de procesionaria del pino mostró divergencias según las áreas. Así, mientras en Loma Valluenga se pudo muestrear una población con niveles de infestación en fase de latencia, con colonias de orugas dispersas y concentradas sobre todo en los bordes y claros de la masa forestal, en Los Ances y La Jarilla los niveles poblacionales se vieron truncados, en clara fase de gradación positiva, por los tratamientos fitosanitarios de choque en el primer caso, y por una epizootia posiblemente de origen vírico en el segundo (tal vez inducida también por el impacto de intervenciones fitosanitarias anteriores). Por último, los niveles progradativos observados en Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija a finales de la década de los noventa, también sufrieron una involución repentina a causa de un temporal de “gota fría” que azotó esta área en Otoño del año 2000. Si analizamos cada área por separado, podemos observar que en la Loma Valluenga los niveles poblacionales manifestaron gradaciones positivas lentas, tal vez condicionadas por un sumatorio de factores tales como las temperaturas extremas [sobre todo en invierno, en donde se pueden llegar a alcanzar con frecuencia los umbrales letales por frío de acuerdo con DÉMOLIN (1969b)], la estructura y grado de madurez de la masa [con los pies más susceptibles al ataque protegidos por el efecto barrera de frondosas y pies adultos (DULAURENT, 2010)], potenciación del complejo de enemigos naturales debido a la amplia gama de nichos ecológicos (SIEMANN *et al.*, 1999) y condiciones de humedad edáfica, inducida por el carácter subhúmedo del piso bioclimático, que podría potenciar el ataque de los hongos entomopatógenos sobre los enterramientos de orugas de acuerdo con HALPERIN (1990b).

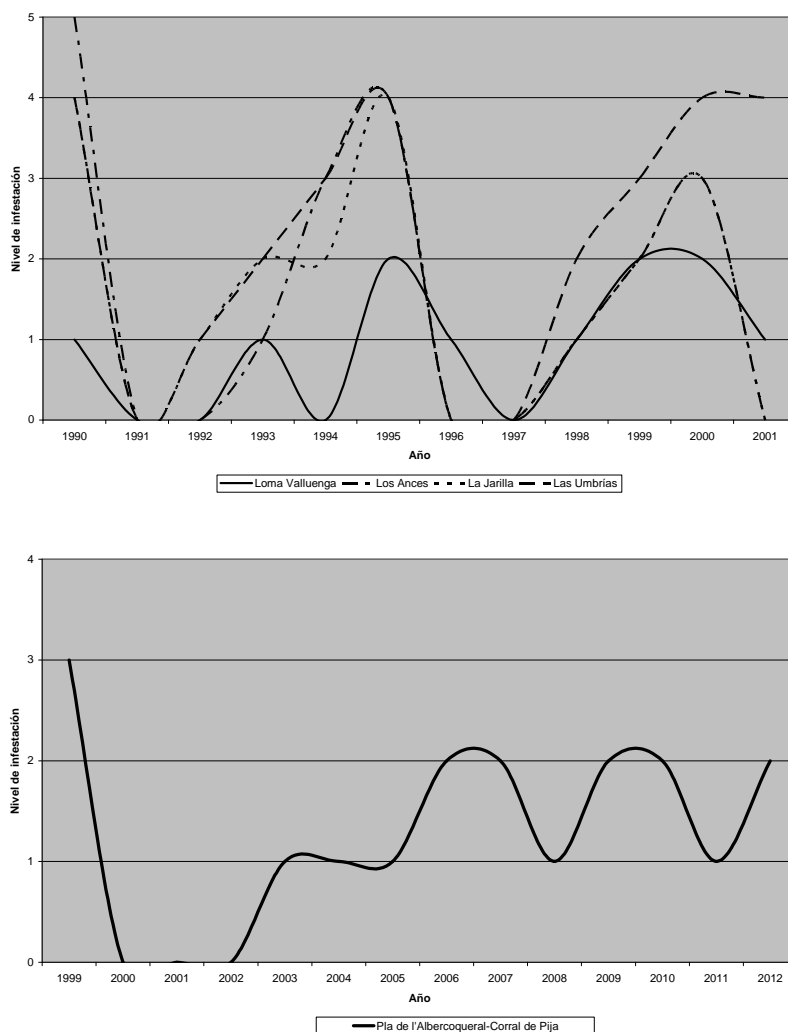


Figura 82. Histórico de los niveles de infestación en las áreas de estudio. Información procedente de la base de datos de la Conselleria de Territori i Habitatge.

En el área de Los Ances, con gradaciones episódicas frecuentes sobre todo en las repoblaciones de La Ceja, en donde localmente pudimos observar defoliaciones totales, las gradaciones poblacionales se alteraron con la intervención de los tratamientos aéreos con fitosanitarios; la ineficacia de las aplicaciones hizo que se tuvieron que repetir al año siguiente, incluso con diferentes materias activas, dado que quedaron remanentes de población importantes. El comportamiento de la dinámica poblacional de la procesionaria del pino fue el característico para repoblados homogéneos de *P. nigra* con una edad de unos 20 años (DÉMOLIN *et al.*, 1998; HUCHON & DÉMOLIN, 1970) y ubicados en la vertiente de solana, con condiciones térmicas óptimas al estar protegidos de los vientos del norte y muy expuestos al sol. En ellos, las poblaciones del lepidóptero se caracterizaron por sus gradaciones periódicas, regulares en apariencia, generalmente bien localizadas y de duración relativamente corta (CALAS, 1897; DÉMOLIN, 1987). Por otra parte, y como más tarde comentaremos, el alto porcentaje de individuos que se reincorporan anualmente al ciclo epigeo, procedentes de diapausa, podrían acelerar las reinfestaciones ya que los tratamientos serían ineficientes contra esta fracción de población latente bajo tierra. La aparición de ciclos plurianuales en estos repoblados de montaña modula la dinámica

poblacional de tal manera que los niveles de ataque pueden llegar a ser impredecibles, complicando la programación y el ajuste de las aplicaciones plaguicidas (GÉRI, 1983).

El área de La Jarilla mostró una evolución parecida a Los Ances, con tratamientos realizados con antiqutinizante durante el otoño de 1999. La disrupción de la dinámica poblacional no fue total al alcanzar a las orugas en un estadio L3 avanzado, por lo que gran parte de la población no se vio afectada de manera directa. Sin embargo, semanas más tarde, las orugas se vieron afectadas por una epizootia vírica de tipo poliedrosis. A partir de este momento, los niveles poblacionales ya no se recuperaron al menos durante el período de estudio. Dicha epizootia podría haber sido inducida por el tratamiento a dosis subletales con reguladores del crecimiento, aumentando la susceptibilidad de las orugas al ataque de patógenos.

El área de Las Umbrías, al igual que las dos anteriores, se estudió en clara fase de gradación positiva, sin embargo no sufrió tratamientos fitosanitarios hasta el otoño de 2001, permitiéndonos completar los tres años de estudio sin alteraciones en la población de orugas. La evolución del nivel de infestación alcanzó hasta un grado 4, con defoliaciones totales en la orientación Sur de la masa forestal, sobre todo en zonas de discontinuidad de la cubierta arbórea como sendas, cortafuegos y lindes. La densidad de nidos/ha fue la más alta observada durante el período de seguimiento para las 5 áreas. En Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, pudimos encontrar niveles de infestación importantes, en torno a 3 (según la densidad de nidos/ha y el impacto de las defoliaciones), ya que la evaluación visual fue más complicada dada la estructura heterogénea de la masa forestal. En esta área pudimos observar como el mayor impacto de la plaga afectaba al arbolado joven (menos de 10 años), con defoliaciones totales y una mortalidad de pies en torno a un 5 % provocada por defoliaciones sucesivas, muy acentuadas en los lindes y áreas abiertas de la floresta. Sin embargo, el daño causado a los pinos más viejos pasó desapercibido, incluso con una densidad alta de nidos por pie. La estructura heterogénea de la masa forestal podría (por un posible "efecto barrera" de los pies más viejos, más resistentes y menos susceptibles a los ataques), proteger los regenerados situados en el interior de los rodales. Por otra parte, los árboles más expuestos y por tanto más susceptibles a ataques sucesivos, podrían adquirir una resistencia inducida ya que se incrementaría la concentración de fenoles y terpenos en las acículas, lo cual podría hacerlos más inapetentes para la procesionaria del pino de acuerdo con las observaciones de BATTISTI (1988).

Es de sobra conocido que períodos de condiciones meteorológicas atípicas, tales como sequías, lluvias torrenciales y episodios de calor o frío extremos, tienen un gran impacto sobre la dinámica poblacional de los insectos forestales (DÉMOLIN, 1969b; TENOW *et al.*, 1999; ROUAULT *et al.*, 2006), aunque los mecanismos de acción son en gran parte desconocidos (AYRES & LOMBARDEO, 2000; PARMESAN, 2006; DAY *et al.*, 2010). En las últimas décadas, la comprensión de los efectos del clima sobre la ecología de la procesionaria del pino ha adquirido una notable relevancia debido principalmente a la variación de sus rangos geográficos de distribución por efecto del "calentamiento global" (HÓDAR & ZAMORA, 2004a; BATTISTI *et al.*, 2005; TRÁN *et al.*, 2007) y a su consecuente expansión tanto altitudinal como latitudinal. Si bien en los límites altitudinales y norteños de su distribución, las temperaturas invernales podrían actuar como variables climáticas clave relacionadas directamente con la supervivencia larval (BUFFO *et al.*, 2007) y los niveles de defoliación (HÓDAR & ZAMORA, 2004b), podrían no explicar las dinámicas poblacionales en áreas de clima menos extremo presentes en el centro de su distribución (TRÁN *et al.*, 2007; FRIEDENBERG *et al.*, 2008). Dado que las variaciones climáticas invernales actúan sobre la tasa de crecimiento y el tiempo de desarrollo de las orugas (DÉMOLIN, 1969b; BURGERJON, 1972; BATTISTI *et al.*, 2005; BUFFO *et al.*, 2007; PIMENTEL *et al.*, 2006, 2010), y consecuentemente sobre la masa corporal final y la fecundidad (TAMMARU & HAUKIOJA, 1996; FOX & CZESAK, 2000; PIMENTEL *et al.*, 2011), existiría un efecto claramente determinante sobre la dinámica de la población (KLEMOLA *et al.*, 2004; HEISSWOLF *et al.*, 2009).

La importancia de los factores estocásticos, tales como la climatología, en la regulación de los niveles de plaga fue en este caso muy evidente. De acuerdo con ROY *et al.* (2001), se constató una correlación positiva entre los niveles poblacionales de lepidópteros y períodos de lluvia poco marcados. Así, eventos meteorológicos extremos (sobre todo tormentas) pueden afectar de manera grave las poblaciones de mariposas. En esta línea de observaciones, un temporal de lluvias torrenciales coincidente con los primeros estadios de desarrollo de las colonias de orugas en la Sierra Calderona, bastó para casi erradicar la población del año, quedando colonias muy dispersas en el pinar procedentes muy probablemente de puestas tardías que todavía no habían eclosionado. Si bien debido a la naturaleza esporádica de estos fenómenos, caracterizados por una baja periodicidad, se podría esperar un período de depresión puntual en la gradación de la población (DENNIS & BARDELL, 1996), en bosques con un factor de resiliencia acusado, el restablecimiento de los niveles de plaga en transición a fases de culminación pueden conllevar períodos relativamente largos, tal y como hemos podido constatar en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija en donde después de 13 años no hemos vuelto a medir los niveles de población iniciales. Por otra parte, PIMENTEL *et al.* (2011) también apuntaron una clara influencia de los factores climáticos en la dinámica de población de la procesionaria del pino, sobre todo en las regiones límite de su distribución. Así, descensos acusados en las temperaturas mínimas y máximas diarias, junto con ausencia de precipitaciones, podrían hacer aumentar la tasa de mortalidad de las orugas en los primeros estadios de desarrollo. También los niveles de radiación solar influyen positivamente en el desarrollo sobre todo de L4 y L5. Sin embargo, las precipitaciones y el frío influirían negativamente en la fenología de los últimos estadios.

2. Particularidades fenológicas de *Thaumetopoea pityocampa*.

2.1 Trampas de feromona y captura de imagos. Curvas de vuelo.

El número de machos de *T. pityocampa* capturados por las trampas cebadas, con atrayente sexual sintético, estuvo condicionado principalmente por la densidad de la masa forestal de acuerdo con las observaciones de BARONIO *et al.* (1992) y BONSIGNORE & MANTI (2013). En este sentido, CARO (1982) señaló que el radio de acción de una trampa puede verse restringido por interferencias en la dispersión de la feromona debido tanto a las características de la vegetación circundante (cualitativas y cuantitativas), como a la topografía del terreno en las cuales esta ubicada. El promedio de capturas por trampa fue mucho mayor en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija que en el resto de áreas para todo el período de estudio, pudiendo esta cuestión estar directamente relacionada con la estructura de la masa, ya que las trampas de feromonas podrían tener un rendimiento más alto en áreas abiertas. En efecto, las "plumas" de atrayente podrían ser más frecuentes y de mayor intensidad en condiciones de mayor exposición a los vientos dominantes, haciendo más numerosas las capturas incluso en situaciones de densidad poblacional bajas. Este mismo efecto lo pudimos observar en la Loma Valluenga, en donde se pudieron registrar niveles de captura comparables a los observados en Las Umbrías, siendo esta última una zona en clara fase de gradación positiva (con un nivel de infestación diez veces mayor).

Las capturas de imagos con trampas de feromonas manifestaron diferentes dinámicas según las áreas. En las zonas con poblaciones "inalteradas", tales como Loma Valluenga o Las Umbrías, el nivel de capturas tendió a descender hacia el último año de estudio, sin variaciones bruscas y tal vez por influencia meteorológica. El resto de áreas mostraron dinámicas de capturas que marcaron las diferentes casuísticas fenológicas. Así, tanto en Los Ances como en La Jarilla pudimos apreciar una disminución importante en el vuelo de los machos inducida por los tratamientos químicos masivos. En el caso de La Jarilla, las dinámicas de captura podrían estar indicando un posible tratamiento fitosanitario, fuera de época o a dosis subletales (durante el otoño del año 1999) y que pudo propiciar las condiciones idóneas para una epizootia viral.

Las áreas de montaña del interior valenciano mostraron diferencias significativas respecto a las áreas de la Sierra Calderona en cuanto a los niveles de captura de machos se refiere (en donde tanto la altitud de las masas forestales, como su estructura y orientación, podrían estar condicionando la eficacia de las trampas y el comportamiento de vuelo del lepidóptero). Sin embargo, las áreas de Los Serranos (con diferentes umbrales de infestación), no manifestaron diferencias significativas en las capturas. Estos resultados podrían corroborar además la no correlación entre el nivel de infestación y el número de capturas observada en Italia y Grecia (TIBERI & NICCOLI, 1984; ROVERSI, 1985; DEVKOTA *et al.*, 1992; BARONIO *et al.*, 1993). En efecto, en Loma Valluenga, en donde se registró un descenso acusado de la densidad de nidos por hectárea durante el trienio de estudio, los niveles de capturas se mantuvieron en niveles más o menos invariables. Por otra parte, en Las Umbrías, en donde se constató un aumento importante de la densidad de nidos durante el período de estudio (fase de gradación positiva), los niveles de capturas interanuales se mantuvieron estables; sin embargo, HALPERIN *et al.* (1984) describieron la densidad de población como uno de los principales factores que afectarían la eficacia del trapeo masivo. Lo que si parece obvio es la imposibilidad de mantener una correlación entre niveles de infestación y emergencias de adultos y viceversa, si tan sólo se dispone de una serie corta de años. Además, de acuerdo con ROVERSI (1985) y MONTOYA *et al.* (1998), para obtener una correcta interpretación de las capturas con feromonas sería necesario el conocimiento de otros índices (incidencia de temperaturas letales, evaluaciones de la diapausa, etc.) que permitan establecer el estadio de la gradación y determinar el grado de influencia de los cambios en los factores climático-ambientales.

El calado de los máximos de vuelo sufrió una clara evolución desde las masas forestales del interior hacia la Sierra Calderona. Así, mientras en las áreas de montaña de Loma Valluenga y Los Ances, los máximos se situaron hacia la última semana de junio, primera semana de Julio, en La Jarilla y Las Umbrías, éstos se situaron hacia la segunda mitad de julio, y en las áreas de la Sierra Calderona hacia mediados de agosto. Esta distribución de los máximos de vuelo podría hacer referencia a la sincronización de los ciclos fenológicos de la procesionaria del pino según la ubicación del biotopo y sus condiciones climáticas (MASUTTI 1964; ROVERSI, 1985). Las emergencias de los imagos fueron más tardías en las áreas de menor altitud, ya que las larvas de las poblaciones ubicadas en cotas superiores tendrían que afrontar mayores inclemencias climáticas durante el período invernal. De acuerdo con DÉMOLIN (1969b), en áreas de montaña, con un clima continental muy marcado, la procesionaria del pino adelantaría el período de emergencia de los imagos con el fin de permitir que las colonias de tercer y cuarto estadio consoliden sus nidos de invierno antes de la llegada de las primeras heladas. Sin embargo, en áreas de transición al piso termomediterráneo como fue el caso de Pla de Álbercoquer-Corral de Pija, los máximos de vuelo se retrasaron hasta dos meses respecto a las áreas de interior, situándose hacia la segunda mitad del mes de agosto. Si tenemos en cuenta que el máximo de vuelo de las hembras se retrasa entre 10 y 15 días respecto de los machos, podemos esperar oviposiciones centradas en el mes de julio en las montañas de Los Serranos y en el mes de septiembre en la Sierra Calderona; debido a que el frío no suele ser un factor limitante en esta última área, al menos hasta bien entrado el invierno, pudimos encontrar colonias L1-L2 incluso en pleno mes de noviembre; hacia esta misma época, las colonias en las áreas de Los Serranos-Rincón de Ademuz se situaron ya en estadios L3-L4.

Respecto a las curvas de vuelo características de las diferentes zonas, podríamos resaltar el máximo truncado observado en la Loma Valluenga durante el año 2000 (tal vez debido a algún fenómeno tormentoso), y los máximos secundarios, situados generalmente en las colas de la curva, y procedentes muy posiblemente del aporte de individuos de diapausa. Aunque los niveles de temperatura y humedad atmosférica no parecen alterar significativamente los niveles de captura (DEVKOTA *et al.*, 1992), los períodos de lluvia y viento (fenómenos meteorológicos extremos) podrían afectar negativamente las dinámicas de vuelo quedando éstos reflejados en una disminución del nivel capturas (DÉMOLIN, 1967; BONSIGNORE & MANTI, 2013). Las lluvias estivales (generalmente en forma de tormentas en las áreas de estudio) podrían actuar como estímulo para la emergencia de los imagos en días sucesivos, lo cual podría explicar la aparición de máximos truncados en el caso de encadenar un período de episodios tormentosos (HOURI & DOUGHAN, 2006). Sin embargo, la distribución atípica de capturas (campana truncada en dos máximos) observada en Las Umbrías para el año 2001 podría responder, además de a una interacción con fenómenos meteorológicos (el verano del 2001 fue el más lluvioso del trienio de estudio), al efecto de los enemigos naturales u otros factores ambientales (incluida una merma de las feromonas) que podrían contribuir, bien individualmente o como un sumatorio total, a alterar las dinámicas de captura.

La distribución de las emergencias tardías (individuos procedentes de diapausa) se situaron de manera característica hacia la cola derecha de la distribución en el caso de las curvas del interior valenciano (ampliándose los vuelos hasta el mes de septiembre), y en la cola izquierda de la curva de vuelo en el caso de La Sierra Calderona (con emergencias esporádicas desde el mes de mayo). Estos individuos, generalmente machos, presentarían un comportamiento claramente asíncrono con el resto de la población anual, exhibiendo períodos de actividad fuera del alcance del máximo de las hembras y por lo tanto con escasa eficacia biológica. Tal y como apunta DÉMOLIN (1987), el aporte de individuos procedentes de diapausa se hace más importante conforme el área es más “fría”, conformando generalmente la parte más tardía de la curva de vuelo. El aporte de estos individuos, si bien quedaría enmascarado en la curva por la afluencia masiva de capturas de individuos procedentes del ciclo anual, podría destacar cuando el pico principal de emergencias desapareciese, como fue el caso observado en Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija en donde los pequeños máximos secundarios podrían proceder de incursiones de individuos de ciclo plurianual. Por otra parte, en áreas como Los Ances y La Jarilla, en donde también se pudieron constatar decaimientos bruscos de la población de procesionaria del pino, las curvas de vuelo se mantuvieron en tasas de captura importantes, lo que y al contrario de lo observado en la Sierra Calderona, podría estar relacionado con el aporte de individuos de ciclo plurianual que recuperaría los niveles de plaga en un espacio breve de tiempo. Los ciclos de infestación evaluados en dichas zonas podrían constatar estas observaciones.

Las curvas de vuelo también podrían reflejar las oscilaciones climáticas anuales. Así, mientras en las áreas de montaña del interior pudimos constatar variaciones en el calado de los máximos de captura (con el pico de 1999 más retrasado en todas las áreas como resultado posiblemente de la primavera más fría del trienio), en Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija pudimos observar calados coincidentes durante todo el período de estudio, lo cual reflejaría el escaso impacto de los umbrales térmicos negativos. Además, las curvas definidas por las poblaciones de la Sierra Calderona fueron menos asimétricas y más leptocúrticas que en el caso de las curvas de las áreas de Los Serranos y El Rincón de Ademuz, lo cual podría estar indicando la importancia del contingente de individuos procedentes de diapausa de acuerdo con los seguimientos realizados por DÉMOLIN (1987) en el Mont Ventoux (Francia). Así, vuelos tardíos en las áreas del interior, centrados a partir de la primera semana de Agosto, no producirán con mucha probabilidad descendencia, y de ser así, el aumento del período de embriogénesis y la ralentización del ciclo se traducirá en colonias poco viables para afrontar el invierno. Por el contrario, vuelos tempranos en las áreas de La Sierra Calderona, serán inviables debido

a las temperaturas extremas del verano que impedirían el desarrollo tanto de los huevos como de los primeros estadios larvarios.

La dispersión es una parte fundamental en la dimensión espacial de la dinámica de poblaciones, y la estructura de un paisaje heterogéneo podría tener efectos importantes en la supervivencia de las especies en un área extensa (BULLOCK, 2002; SALAMENS & ROSSI, 2011). Este hecho unido a la sensibilidad que la pupa enterrada muestra a las variaciones ambientales (ROVERSI, 1985), podría plantear un escenario de factores complejo a la hora de establecer modelos de dispersión del lepidóptero. En resumen, en las áreas con menor densidad forestal, con mayor índice de diversidad botánica y con una estructura heterogénea (tales como Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija y Loma Valluenga) hemos podido constatar los niveles de capturas más altos en relación a los umbrales de infestación medidos. Por otra parte, los niveles de captura fueron significativamente menores en las áreas de montaña del interior (altitudes por encima de los 1000 metros) que en la Sierra Calderona (cota en torno a los 300 metros de altitud), lo cual implicaría una influencia directa del factor térmico en el vuelo de los imagos. Estos resultados confirmarían los obtenidos por BONSIGNORE & MANTI (2013) en Calabria, los cuales observaron que el número de capturas con trampas de feromonas estuvieron positivamente correlacionados con el grado de diversidad forestal (mayor en masas de *Pinus nigra* mezcladas con *Pinus pinaster* y *Pinus insignis*), con rodales forestales de baja densidad de pies y una distribución en agregados.

A excepción de las poblaciones de procesionaria del pino con ciclo desfasado encontradas en Bulgaria (Banya) y en Portugal (Leiria), y que se comportan como auténticas "procesionarias de verano", todas las curvas de vuelo obtenidas a lo largo del arco mediterráneo se situaron entre los meses de Junio y Noviembre (Tabla 30) (GERI, 1983; TIBERI & NICCOLI, 1984; ROVERSI, 1985; DÉMOLIN, 1987; MIRALLES & STEFANESCU, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; SCHMIDT *et al.*, 1997; TSANKOV *et al.*, 1998; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002; PALMERI *et al.*, 2005; PIMENTEL *et al.*, 2006; ROQUES *et al.*, 2008; PAIVA *et al.*, 2012). En regiones de menor latitud, tales como el norte de África (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) y Oriente Próximo (Israel, Líbano, Siria y Turquía) las curvas de vuelo se suelen retrasar apareciendo hacia final del verano y otoño. Sin embargo, en áreas de mayor latitud, las curvas de vuelo suelen ser más tempranas situándose a finales de la primavera y principios del verano (tal y como se reporta para el Macizo Central francés). Los regímenes térmicos de estas áreas rigen los calados de los máximos de vuelo de tal manera que aseguren un desarrollo embriogénico y larval entre umbrales de temperatura óptimos, permitiendo que las colonias de orugas lleguen al período invernal con nidos bien ubicados y plenamente estructurados. Del mismo modo, la altitud también puede modular las dinámicas de vuelo de manera que las áreas más montañas adelantarían las emergencias como respuesta a los umbrales térmicos reinantes.

De acuerdo con todo lo expuesto, mientras en las áreas del interior valenciano los máximos de vuelo se situaron principalmente en el mes de julio, en la Sierra Calderona se centraron en agosto-septiembre, lo cual propicio que el período de eclosión de las orugas se retrasara unos dos meses. Es decir, el 50 % de las eclosiones de huevos en Las Umbrías se obtuvieron hacia la mitad de agosto, y en la Sierra Calderona hacia la primera semana de octubre, lo cual supone una diferencia aproximada de 2 meses. Así, cuando en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija comenzamos a muestrear colonias en estadio L1, en Las Umbrías pudimos encontrar aproximadamente un 80 % de colonias en L3, y con nidos de invierno que comenzaban a estructurarse.

País	Lugar	Altitud	Ciclo oruga	Pupa	Vuelo
Portugal	Costa Central (Leiria)	30-50	Julio-Octubre	Octubre-Junio	Mayo-Julio
España	Serra Collserola (Barcelona)	300-400			Julio-Septiembre
	Los Serranos (Valencia)	1000-1500	Agosto-Abril	Marzo-Junio	Junio-Septiembre
Marruecos	Marrakech (Tahanaoute)	600-1200			Septiembre-Octubre
Francia	Córcega	800-1600	Agosto-Abril	Abril-Junio	Junio-Agosto
	Mont Ventoux	1200	Agosto-Abril	Abril-Julio	Julio-Agosto
	Macizo Central	800-1200	Julio-Abril	Abril-Julio	Junio-Julio
Italia	Calabria	0-400			Junio-Octubre
		400-800			Junio-Octubre
		800-1200			Junio-Septiembre
		>1200			Junio-Agosto
	Bari	525-600			Junio-Octubre
	Foggia	150-750			Junio-Octubre
	Taranto	175-380			Julio-Octubre
	Lecce	0-75			Julio-Octubre
Firenze	18				Julio-Septiembre
	Gargano	625-850			Junio-Agosto
Bulgaria	Banya	1050	Julio-Octubre	Noviembre-Abril	Marzo-Abril
Israel	Jerusalem	300	Octubre-Marzo	Abril-Agosto	Agosto-Noviembre

Tabla 30. Períodos de vuelo de la procesionaria del pino en la Cuenca Mediterránea y áreas adyacentes.

2.2 Puesta, ubicación de los huevos y biometría de la puesta.

Muchas especies de insectos presentan hembras con una energía limitada a la hora de invertir en la reproducción (PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004), estando el tamaño de la puesta y del huevo correlacionados con la energía disponible para el intercambio. Además, en insectos cuya reproducción esta ligada única y exclusivamente a recursos acumulados durante la fase larvaria, toda la energía disponible por parte de las hembras podría ser utilizada en la puesta ya que el valor reproductivo residual de éstas sería de cero (BOGSS, 1997). En especies sin cuidados parentales, como ocurre en la mayoría de insectos holometábolos, el ajuste de rasgos tales como el tamaño del huevo y de la puesta suelen ser cruciales para el desarrollo de la descendencia, sobre todo en los primeros estadios de vida (BERNAYS & CHAPMAN, 1994). Así, las puestas grandes podrían ser ventajosas si, además, éstas incrementaran la efectividad de los aspectos defensivos (HUNTER, 2000) o de las habilidades competitivas en referencia a otras puestas de la misma planta (ALEXANDER, 1974; PULLIAM & CARACO, 1984). Dado que las larvas de estos taxones con frecuencia tienen una capacidad de dispersión limitada y sólo se alimentan de las plantas seleccionadas por la madre (PARKER & BEGON, 1986), el tamaño de la puesta podría influenciar la probabilidad de supervivencia de dichos individuos (CHARNOV *et al.*, 1976; BUSS, 1981). En definitiva, el éxito de las orugas dependerá principalmente de la probabilidad de que los adultos encuentren hospedadores apropiados (HÓDAR *et al.*, 2002).

La capacidad de vuelo de las hembras de *T. pityocampa* queda todavía en tela de juicio. Algunos autores constatan un poder de dispersión de varios kilómetros para las hembras [DÉMOLIN (1969a) o HALPERIN (1990a) en el caso de *T. wilkinsoni*] y apuntan la tendencia de la especie a ovipositar en la porción superior de la copa de los pinos hospedadores (DÉMOLIN 1962a, 1969a; MASUTTI 1964; TSANKOV, 1972; TIBERI 1983), lo cual podría corroborar una capacidad de vuelo evidente. Sin embargo, otros autores como SCHMIDT (1990) o DEVKOTA *et al.* (1992), discuten la

capacidad de vuelo de las hembras grávidas conforme a observaciones de campo directas o con trampas de luz. Por otra parte, tampoco se conoce con exactitud si el lepidóptero selecciona activamente el hospedador (DÉMOLIN, 1969a), o por el contrario y debido a su falta de poder de dispersión, ovipositaría en el primer hospedador accesible más próximo al lugar de emergencia (HÓDAR *et al.*, 2002). Así, la falta de selectividad en la puesta podría estar relacionada con el tamaño del abdomen de las hembras, disminuyendo al mermar su habilidad para el vuelo y consecuentemente su capacidad para la selección del hospedador (TAMMARU *et al.*, 1995; PÉREZ-CONTRERAS & TIERNO DE FIGUEROA, 1997).

En nuestro caso, pudimos observar como las hembras mostraron una clara preferencia por ovipositar en la parte baja de la copa de los pinos de acuerdo con lo observado por AVCI (2000) en masas de *Pinus brutia*. Esto podría evidenciar desplazamientos cortos y vuelos rasantes hasta los árboles hospedadores (como hemos podido comprobar en alguna ocasión) situados en un radio próximo a los lugares de emergencia, lo cual podría sugerir una estrategia de búsqueda de hospedador no selectiva de acuerdo con HÓDAR *et al.* (2002). En repoblados homogéneos y extensivos de pinos, una estrategia de este tipo podría funcionar de manera muy eficaz, mientras que en masas heterogéneas, con hospedadores viables escasos y dispersos, la procesionaria del pino tendría que poner en juego toda una serie de pautas de búsqueda para poder asegurar la supervivencia de la descendencia (FLOATER & ZALUCKI, 2000). Vuelos cortos, pausados y de pequeña magnitud en altura, podrían resultar en un balance energético favorable para las hembras cara a optimizar la puesta, y disminuir la probabilidad de ser depredadas por murciélagos y chotacabras, especies muy activas durante las horas de emergencia de las polillas. Sin embargo, las hembras de procesionaria del pino podrían presentar diferentes patrones de vuelo inducidos por factores intrínsecos al individuo (aspectos genéticos, reservas energéticas, carga de huevos, etc.) o ambientales (estructura y naturaleza de la masa, dinámica poblacional, climatología, semioquímicos, etc.) que podrían motivar comportamientos más o menos dispersivos en la población de hembras. Así, de acuerdo con DÉMOLIN (1969a) las hembras podrían en ciertas situaciones (como sobreexplotación del medio o masas afectadas por incendios forestales) realizar desplazamientos largos con el fin de colonizar nuevas pinadas.

En presencia de varias especies de pino, el lepidóptero mostró una clara preferencia selectiva, no distribuyendo de manera aleatoria y casual los huevos sobre la masa forestal (CALAS, 1897; DÉMOLIN, 1969a; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991). *Thaumetopoea pityocampa* puede atacar todas las especies de pinos peninsulares (tanto autóctonas como introducidas); en orden a la susceptibilidad de ser infestadas, aparecería un primer grupo formado por *P. nigra* y *P. sylvestris*, el cual en condiciones climáticas favorables, sufriría graves ataques. Un segundo grupo conformado por *Pinus pinaster*, *P. halepensis* y *Pinus pinea* podría sufrir también graves ataques aunque la intensidad y frecuencia de las gradaciones disminuiría a partir de la edad de latizal (AGENJO, 1941; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991). Incluiríamos en el primer grupo a todas las especies "exóticas" de pinos que han evolucionado fuera del ámbito del defoliador primario, tales como *Pinus radiata*, *Pinus ponderosa* y *Pinus canariensis*. Masas mixtas de pinos, como los repoblados de las áreas de Los Serranos, formadas por especies de ambos grupos y en zonas de clima favorable, presentarán daños distribuidos preferentemente sobre las especies del primer grupo, hasta el punto en que los daños sobre los pinos del segundo grupo podrían pasar desapercibidos. En efecto, a lo largo de los tres años de estudio pudimos observar como el ataque se centró de manera exclusiva sobre *P. nigra salzmanii* (con preferencia sobre *P. nigra austriaca* en Los Ances) y en menor medida sobre *P. sylvestris*. Sin embargo, nunca pudimos encontrar evidencias de ataques sobre la especie *P. halepensis* en Los Serranos. Dado que con las condiciones climáticas actuales *P. halepensis* parece vegetar de manera óptima en estas áreas del interior, se empieza a repoblar cada vez con mayor frecuencia con esta especie, aprovechando su menor susceptibilidad a ser atacada.

La elección del pino hospedador por parte de la hembra de procesionaria del pino se llevaría a cabo por la interacción jerárquica de diferentes estímulos (ubicación del biotopo, especie, edad, magnitud de la copa y porte del árbol, ubicación en la masa forestal, densidad del rodal, ubicación de la rama en la copa, consistencia y longitud de la acícula, etc.) (DÉMOLIN, 1962a; LEDESMA, 1971; SELFA *et al.*, 2005). Sin embargo, la constitución química de la planta es probablemente la fuente de información más relevante a la hora de discriminar o no el hospedador, siendo el balance de volátiles positivos y negativos el estímulo final que podría condicionar a la hembra grávida (RENWICK & CHEW, 1994; PAIVA *et al.*, 2011a). Se han podido identificar en torno a 400 compuestos asociados a la fracción volátil de las acículas de los pinos, siendo los más importantes los hidrocarburos monoterpénicos, monoterpénos oxigenados, fenil ésteres, ésteres, alcoholes, carbonilos, componentes aromáticos y sulfurados e hidrocarburos sesquiterpénicos. Dentro de este contingente de compuestos orgánicos volátiles, los que parecen estar implicados en la selección de las diferentes especies de pinos son β -pineno, terpinoleno, limoneno, β -felandreno, mircenoleno y sabinoleno; la composición enantiomérica de los monoterpénos (-)- β -pineno y (+)-limoneno, y la aparición de trans-ocimeno, germacreno D, trans-cariofileno y α -cariofileno, además de (+)- β -felandreno (considerado como un quimiomarcador de *Pinus* sp.) parecen ser los que han dado respuestas antenales más relevantes (ZHANG *et al.*, 2003; PIRES, 2008). Los estudios de TIBERI *et al.* (1999) y NICCOLI *et al.* (2008) con monoterpénos (pinenos y limonenos), extraídos a partir de diferentes especies de pinos, parecen evidenciar que las diferencias tanto cualitativas como cuantitativas en la producción de metabolitos secundarios volátiles durante el período de vuelo de las hembras podrían influir en la selección del hospedador durante la puesta. En concreto, especies que producen gran cantidad de limonenos durante la época estival, como *P. pinea*, podrían mantenerse protegidos del ataque de la plaga.

Respecto a la ubicación de las puestas en las ramas (plano horizontal), pudimos observar como la procesionaria del pino situó sus huevos hacia la porción terminal de los ramillos soporte en todas las áreas estudiadas, sin embargo, en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija la distribución de las puestas tendió a hacerse evidente en gran parte de la longitud de las ramas. Este hecho podría estar relacionado con la distribución característica de las acículas en las dos especies de pino implicadas, *P. halepensis* y *P. nigra*, y con cuestiones semioquímicas. De acuerdo con LEDESMA (1971), la gradación de puestas por capas es paralela a la relativa abundancia de las hojas, es decir, que la mayor o menor presencia de soportes guía podría condicionar la elección del lugar de puesta. En cuanto a la orientación de las puestas en la copa del árbol, el sector preferencial para ovipositar fue el Sur en todas las áreas y durante los tres años de estudio. Estas observaciones estarían de acuerdo con las obtenidas por otros autores aunque el porcentaje de aparición de las puestas por sector se mostró muy variable (MASUTTI, 1964; HALPERIN, 1970; LEDESMA, 1971; TIBERI, 1983; BREUER *et al.*, 1989; TSANKOV, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993; AVCI, 2000). La situación de las puestas en el árbol podría ser un aspecto meramente casual, o responder a gradientes de estímulos tales como la cantidad de nitrógeno en las acículas (HÓDAR *et al.*, 2002) (factor importante en la supervivencia de los primeros estadios) o la cantidad de horas de exposición solar. Dados los altos porcentajes de puestas observadas en los sectores más asoleados tanto a escala de rodal forestal como a escala de árbol, podríamos pensar que las hembras buscarían algún "termopreferendum" crucial a la hora de asegurar un desarrollo embrionario óptimo de acuerdo con MILANI (1990).

Por otra parte, las características físicas del soporte vegetal también serían decisivas a la hora de la elección del lugar de puesta. Así, la polilla prefiere los pinos con acículas texturadas (característica aportada por los estomas) y poco espesas, de modo que reuniendo las hojas de un braquiblasto derive un fascículo de diámetro comprendido entre 1,5-2,0 mm. Además, la disposición de la acícula y su braquiblasto debe ser tal que no obstaculice el movimiento típico de la hembra durante la puesta (DÉMOLIN, 1969a). En nuestro caso, la naturaleza de las acículas tan sólo fue significativa en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, en donde las hembras más fértiles seleccionaron acículas más largas. Esto

podría estar relacionado con las observaciones de HÓDAR *et al.* (2002) en que, en áreas mixtas, la procesionaria del pino tendría que seleccionar de manera más activa los hospedadores vegetales, y con las observaciones de PÉREZ-CONTRERAS & FIGUEROA (1997) y HÓDAR *et al.* (2002), que hacen referencia a que en las especies de pino menos susceptibles (como es el caso de *P. halepensis*), las hembras seleccionarían los pies más vigorosos, con acículas más largas y quizás más nutritivas, hecho que no se daría en las repoblaciones de *P. nigra*, en donde ante la abundancia de hospedadores preferentes, el comportamiento de las hembras pudiera no ser tan selectivo (precondición para dinámicas eruptivas en fitófagos forestales) (HÓDAR *et al.*, 2002).

2.3 Características de la puesta de huevos.

Las puestas casi siempre aparecieron envolviendo un par de acículas, sin embargo, también pudimos encontrar en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija algunas puestas establecidas sobre 4 acículas e incluso en ramillos de pino (estas últimas no se consideraron para su estudio). Este patrón de puesta también se ha citado en Bulgaria sobre *P. nigra* (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b, 1998), en el norte de África (TSANKOV *et al.*, 1995; SCHMIDT *et al.*, 1997a) sobre *P. halepensis* y *Cedrus atlantica*, y en Israel en *T. wilkinsoni* (KITT & SCHMIDT, 1993) sobre *P. halepensis*. En Grecia, *T. pityocampa* llegó a utilizar hasta 6 acículas en *P. halepensis* para su puesta, e incluso pequeñas ramitas como soporte (SCHMIDT *et al.*, 1989; SCHMIDT, 1990a; BELLIN *et al.*, 1990). La puesta tuvo lugar predominantemente desde la base hacia el ápice de las acículas, constatando lo observado en Argelia (TSANKOV *et al.*, 1995), Marruecos (SCHMIDT *et al.*, 1997a), Israel (HALPERIN, 1990a; KITT & SCHMIDT, 1993) y Bulgaria (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1998). Sin embargo en Grecia (SCHMIDT *et al.*, 1989; SCHMIDT, 1990a; BELLIN *et al.*, 1990) se pudo observar un alto porcentaje de puestas estructuradas desde la punta de las acículas hacia la base. En nuestro caso, pudimos obtener de manera esporádica puestas de estas características en las áreas de Los Serranos-Rincón de Ademuz, en donde más tarde descubrimos que *T. pityocampa* cohabitaba con *T. pinivora*, por lo que dichas puestas podrían pertenecer a esta última especie (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2002c).

Al contrario de lo expuesto por DÉMOLIN (1962a) quien reportó que las hembras inician la puesta desde una posición próxima a la base de las acículas, en la Península Ibérica se pudo observar una gran variabilidad (0,3-8,0 cm) (SCHMIDT *et al.*, 1999). De acuerdo con esto, en Grecia, SCHMIDT (1990) halló distancias entre 0,3-6,1 cm. En Israel, la distancia fue de 0-6,2 cm (KITT & SCHMIDT, 1993) y en Bulgaria de 0-5,8 cm (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b). Estos resultados podrían ser un indicativo de que las hembras no se comportarían de manera selectiva al preparar las acículas para la puesta (TSANKOV *et al.*, 1998). Finalmente, La mayoría de las puestas se distribuyeron entre 7-10 filas de huevos (media de 8,2 filas) en la Península Ibérica (SCHMIDT *et al.*, 1999). En Grecia e Israel, las puestas estuvieron formadas principalmente por 7 filas de huevos (BELLIN *et al.*, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993). En Bulgaria se citan entre 7-11 filas de huevos (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1998), y en el Norte de África el número de filas osciló entre 6-11 (SCHMIDT *et al.*, 1997a). Los preparativos de la puesta no parecen estar influidos por la consistencia de las acículas, ni por la especie de pino, en las acículas con un diámetro dentro del rango de aceptación de la polilla (SCHMIDT *et al.*, 1999). El factor tamaño del huevo (F) varió entre 8,5-10,1 en la Península Ibérica (SCHMIDT *et al.*, 1999) de acuerdo con lo observado en este trabajo; de manera similar, en Grecia se estimó un factor de 10,1 (BELLIN *et al.*, 1990), y en Israel un factor de 9,41 para *T. wilkinsoni* (KITT & SCHMIDT, 1993). Por otra parte, en Marruecos se estimó un factor de 9,0 (SCHMIDT *et al.*, 1997a), y en Argelia de 10,2 (TSANKOV *et al.*, 1995).

2.4 Fertilidad, fecundidad efectiva y mortalidad total.

Los resultados tras la aplicación del AIC (criterio de información AKAIKE), nos evidenciaron una mayor fertilidad de las hembras de la procesionaria del pino en las áreas de montaña del interior, relacionada muy probablemente con una cuestión de supervivencia impuesta por las condiciones climáticas extremas de estas áreas de acuerdo con DÉMOLIN (1969b) y con aspectos tróficos preferenciales, ya que la mayoría de masas forestales estudiadas en estos ámbitos fueron repoblaciones de *P. nigra* (hospedador óptimo para el desarrollo de las orugas) (AGENJO, 1941). En efecto, la transición de un piso termomediterráneo a un piso supramediterráneo supuso un incremento promedio de unos 60 huevos por puesta. Esta diferencia podría representar el contingente necesario para que las colonias pudieran desarrollarse con garantías de supervivencia en áreas de clima continental (factor térmico). Sin embargo, también podría responder a otros muchos requerimientos ambientales tales como el tipo de alimentación en fase de oruga (el desarrollo sobre *P. halepensis*, especie no preferencial, podría suponer una pérdida en reservas y en consecuencia de fertilidad), o a la presión de selección de los enemigos naturales. A este respecto, aunque muchos autores han podido corroborar esta misma dependencia del nivel de fecundidad con la altitud del hábitat (ÖZKAZANS, 1987), MIRCHEV *et al.* (2007) no encontraron diferencias significativas en los niveles de fecundidad entre poblaciones con diferencias de altitud de unos 1050 m en Turquía.

La regresión entre la longitud de la puesta y el número de huevos fue siempre positiva de acuerdo con las observaciones de otros muchos autores (BELLIN *et al.*, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993; SCHMIDT *et al.*, 1999; SELFA *et al.*, 2005), aunque también pudimos observar variaciones anuales en los modelos de fertilidad que podrían responder a interacciones climáticas o al aporte de individuos de ciclo plurianual. Así, las diferencias significativas interanuales en el número de huevos por puesta, observadas en las áreas de Los Serranos-Rincón de Ademuz, podrían ser debidas a la incorporación de hembras procedentes de diapausa según LÓPEZ-PANTOJA & CARRASCO (1996). El mayor aporte de individuos, procedentes de diapausa, en áreas frías, podría conducir a que el valor promedio de fertilidad anual sufriera variaciones ya que estas hembras, con reservas energéticas mermadas ya sea por un desarrollo retardado en fase de oruga o por las propias condiciones de diapausa, tenderían a elaborar puestas más pequeñas. Los datos obtenidos a partir del seguimiento de los niveles de diapausa de los imagos de procesionaria del pino podrían corroborar estas hipótesis.

Si comparamos los niveles de fertilidad obtenidos en las diferentes áreas de estudio con los observados por otros equipos de investigación en la cuenca mediterránea (Figura 83) (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008), podemos comprobar que el promedio obtenido para Los Serranos-Rincón de Ademuz se situaría en valores próximos a los observados en países como Bulgaria (áreas frías en el límite Este de distribución de la especie, con una presencia importante de la especie *P. nigra*). Por el contrario, el promedio en la Península Ibérica quedaría en valores inferiores ya que gran parte de los seguimientos se realizaron sobre *P. sylvestris*, *P. halepensis*, especies con acículas más pequeñas. Respecto a las áreas de la Sierra Calderona, se observaron valores de fertilidad equiparables a los obtenidos en países como Marruecos, Argelia, Grecia, Turquía o Israel, en donde las masas forestales estudiadas se caracterizaron por la presencia de *P. halepensis* o *P. brutia*, y los factores térmicos invernales no serían tan limitantes.

Respecto a los niveles de fecundidad efectiva (Figura 84), los porcentajes de orugas avivadas evaluados en el Mediterráneo occidental fueron sensiblemente más altos que en los países del Mediterráneo oriental (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008). Estos resultados podrían reflejar básicamente diferencias de naturaleza climática, trófica, poblacional y de actividad del complejo de enemigos naturales (sobre todo de la tasa de incidencia de los ooparasitoides), y dado que en todos ellos encontramos estados de gradación diferentes, o no se menciona el nivel de infestación de la plaga en el momento de la recopilación de datos de campo, no podemos sacar ninguna conclusión al respecto. Frente al 57 % de huevos eclosionados para la Sierra Calderona, encontramos en torno a un 81 % en las áreas del interior valenciano. Esta diferencia de más de un 20% en la mortalidad en fase de huevo de ambas zonas, estaría propiciada por el mayor impacto de los ooparasitoides en las áreas menos continentales. Así, los niveles de mortalidad en fase de huevo fueron significativamente mayores en la Sierra Calderona que en las áreas del interior valenciano (un 42 % frente a un 19 % de los huevos, respectivamente) lo cual confirmaría las observaciones de TRIGGIANI *et al.* (1993) en Puglia (Italia), en donde las tasas de mortalidad en fase de huevo fueron cercanas a un 30% superiores en áreas de pinar a cotas inferiores a 500 m de altitud; aquí, cabe resaltar que mientras en las áreas de montaña los niveles de infestación fueron altos, en las áreas del litoral las infestaciones fueron más contenidas.

Mientras los niveles de mortalidad residual observados en Los Serranos corresponderían con los niveles hallados en anteriores estudios en la Península Ibérica, Italia o Grecia, las tasas de mortalidad en las áreas de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija se situaron en valores próximos a los registrados en Argelia, siendo la mortalidad en fase de huevo por "otras causas" mucho más destacada en el Mediterráneo occidental (Figura 85) (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008).

Los huevos de los cuales no avivaron ni orugas ni parasitoides, podrían haber sido afectados por infecciones, ser estériles, haber muerto durante el desarrollo embrionario, o como en la mayoría de casos, podrían contener imagos muertos de parasitoides. A tenor de los resultados, el principal factor que pudo inducir estas altas tasas de mortalidad residual en la fase de huevo podría ser el impacto del complejo de ooparasitoides (parasitoides que no completan el desarrollo), aunque también podrían estar implicados otros factores como el régimen de temperaturas ambientales (mucho más restrictivas para las puestas en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija) (MILANI, 1990), la naturaleza del hospedador vegetal (menos preferencial en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, y que podría condicionar la fenología de las orugas y el nivel de reservas disponibles por los imagos hembra en el momento de la puesta) (BATTISTI, 1988), o aspectos genéticos tales como la atenuación de la proterandria según la fase de la gradación (decaimiento genético) (ANDROIC, 1956) o endogamias inducidas por la estructura de la masa forestal (ROVERSI, 1988).

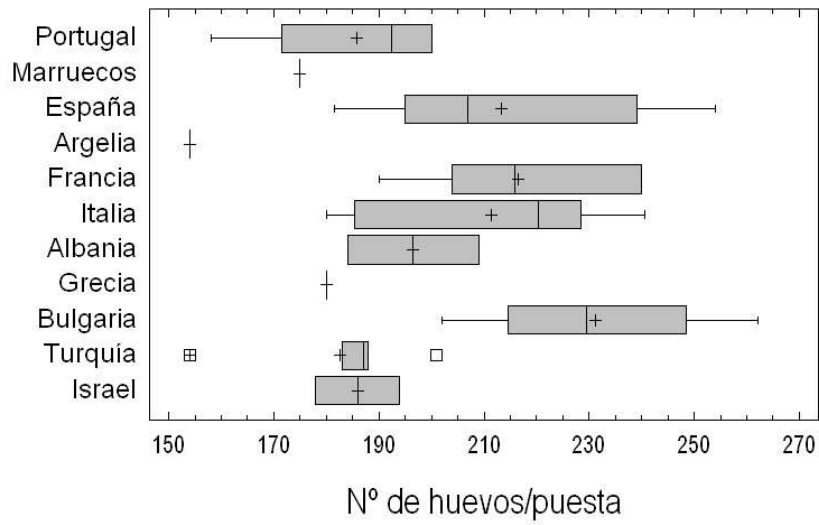


Figura 83. Fertilidad promedio de *Thaumetopoea pityocampa* en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes.

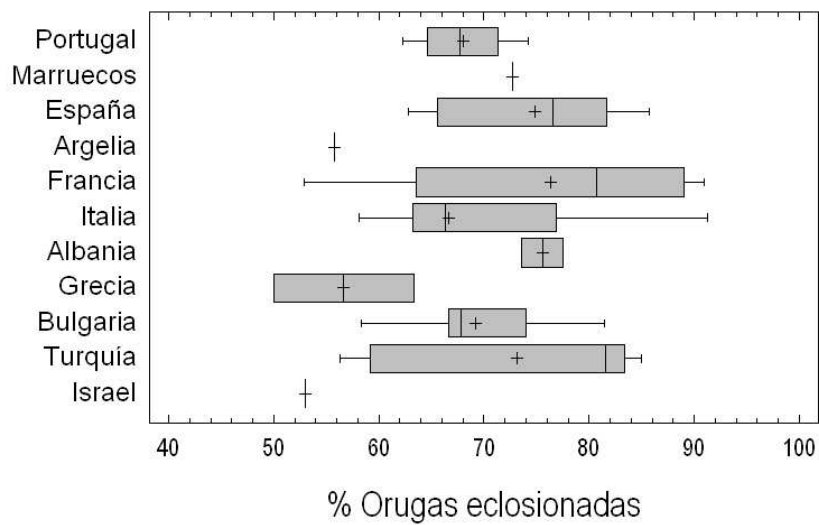


Figura 84. Tasas de eclosión promedio de *Thaumetopoea pityocampa* registradas en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes.

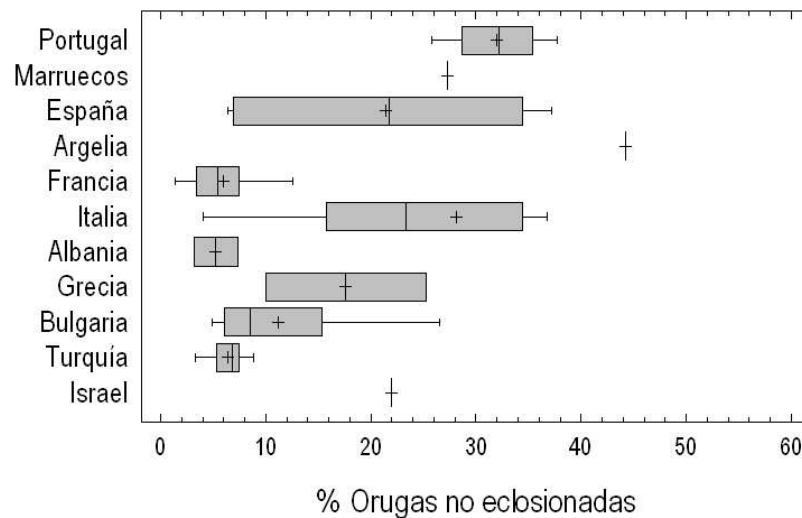


Figura 85. Mortalidad residual promedio en fase de huevo registradas en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes.

2.5 Fase de oruga: evolución.

Los resultados de este estudio confirmaron el hecho de que la procesionaria del pino presenta diferencias en el desarrollo fenológico según el hábitat que ocupa (ZANKOV, 1960; DÉMOLIN, 1969b; GERI, 1983; BATTISTI *et al.*, 2005; MIRCHEV *et al.*, 2011). Así, factores climáticos, topográficos, latitudinales, o factores meramente bióticos, derivados de las interacciones con la masa forestal o el complejo de enemigos naturales podrían hacer que los ciclos de desarrollo mostrasen diferencias en su evolución, y según el caso, incluso a escala local. En las áreas de montaña del interior valenciano, *T. pityocampa* puede cohabitar con *T. pinivora* en las masas de *P. sylvestris* (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2002c), pudiendo observarse procesiones de esta última especie ya en pleno estío. Sin embargo, en todas las áreas estudiadas, *T. pityocampa* se comportó como una especie con ciclo fenológico larval claramente otoñal-invernal (agosto-marzo) de acuerdo con el comportamiento típico encontrado en el ámbito mediterráneo, y a diferencia de algunas poblaciones de Bulgaria (Banya) y Portugal (Mata Nacional de Leiria) en las cuales el lepidóptero mostraría un desarrollo fenológico estival semejante al de *T. pinivora* (julio-octubre), constituyendo los dos únicos casos de divergencia ecológica/especiación simpátrica encontrados hasta el momento dentro del área de distribución de la procesionaria del pino (ZANKOV, 1960; TSANKOV *et al.*, 1996b; SANTOS *et al.*, 2007; PAIVA *et al.*, 2012). En efecto estudios genéticos realizados en las poblaciones de Portugal mostraron un proceso de especiación alocrónica incipiente (SANTOS *et al.*, 2010) con claros signos de divergencia ecológica en características tales como la alteración del nicho ecológico en relación a la temperatura (SANTOS *et al.*, 2011) y la morfología de los huevos; sin embargo no se han encontrado diferencias en aspectos como la comunicación olfativa y la atracción sexual (PAIVA *et al.*, 2011b).

La procesionaria del pino se alimenta principalmente de especies del género *Pinus*, aunque también se puede desarrollar sobre algunas de *Cedrus* y, de manera excepcional, sobre *Larix*, *Pseudotsuga* y *Picea* (AGENJO, 1941; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991). Las preferencias por las diferentes especies de pinos van, por orden decreciente, desde el pino negro (especie con nivel máximo de infestación), pasando por el pino de Salzmann, el pino silvestre, el pino rodeno y el pino marítimo,

hasta el pino carrasco (nivel mínimo de infestación) (CALAS, 1897; DÉMOLIN, 1969a; CERAFER-INRA, 1969). En Grecia se le ha citado creciendo sobre *P. halepensis*, *P. brutia*, *P. pinea*, *P. insignis*, *P. nigra* y *P. pinaster* (AVTZIS, 1986; BELLIN *et al.*, 1990; SCHMIDT *et al.*, 1997b); en Israel sobre *P. halepensis*, *P. brutia* y *P. eldarica* (MENDEL, 1988; HALPERIN, 1990); en Francia sobre *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. pinaster*, *Pinus pinea* y *P. radiata* (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987); en Portugal sobre *P. pinaster* (SANTOS *et al.*, 2007; PAIVA *et al.*, 2012) en Italia sobre *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. halepensis* y *P. insignis* (TIBERI, 1978a, 1978b; TIBERI, 1983; ROVERSI, 1987; BATTISTI, 1988; MILANI, 1990); en España sobre *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*, *P. uncinata*, *P. canariensis* (LEDESMA, 1971; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991; SCHMIDT *et al.*, 1999); en Argelia sobre *P. halepensis* (TSANKOV *et al.*, 1995); en Marruecos sobre *P. pinaster* y *C. atlantica* (SCHMIDT *et al.*, 1997a); en Albania sobre *P. halepensis*, *P. nigra*, *P. pinaster* (LAÇEJA & TIBERI, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1999); en Turquía sobre *P. brutia*, *P. nigra*, *C. libani* y *Juniperus excelsa* (MIRCHEV *et al.*, 2007; ERKAN, 2011).

La procesionaria del pino se comportó como un defoliador oligófago en todas las áreas estudiadas, alimentándose exclusivamente sobre especies del género *Pinus*, en concreto *P. sylvestris*, *P. nigra* subsp. *salzmanii* y *P. nigra* subsp. *austriaca* en las áreas de Los Serranos-Rincón de Ademuz y *P. halepensis* en Pla de l'Àlbercoquer-Corral de Pija. Estas observaciones estarían de acuerdo con SCHMIDT (1990b) quien citó hasta 13 especies del género *Pinus*, y también a *Larix kaempferi* (Lamb.), como hospedadores óptimos para el desarrollo de las orugas. El hecho de que el crecimiento de las larvas se optimizara con especies exóticas, corroboraría que no son necesarias especies de pinos mediterráneas para el normal desarrollo del lepidóptero. Por otra parte, se han encontrado compuestos que podrían condicionar la apetencia de la procesionaria del pino, tales como resinas, fenoles y taninos condensados (HÓDAR *et al.*, 2002). Tanto en *P. halepensis* como en *P. pinaster* (sobre todo en la primera especie), se han podido detectar altos niveles de un diterpeno labdánico ácido (ácido copálico) que podría estar implicado en la baja predilección que muestra la polilla por estos pinos (PIRES, 2008). Los índices de calidad de la fuente nutricia, tales como el contenido en nitrógeno y la digestibilidad de las acículas, reflejarían la tasa de supervivencia de los primeros estadios de oruga, siendo éste el segmento del ciclo de vida más sensible a la idoneidad del hospedador (BATTISTI, 1988). Una reducción importante en el número de larvas en L1-L2 podría condicionar la viabilidad de la colonia ya que los nidos podrían llegar a estructurarse de manera deficiente (BREUER & DEVKOTA, 1990; HALPERIN, 1990), aumentando la probabilidad de morir en invierno (HALPERIN, 1990).

La procesionaria del pino se comportó como una especie “forrajera central” en todas las áreas estudiadas. Al igual que *Eucheria socialis* (FITZGERALD & UNDERWOOD, 1998a) y *Gloveria sp.* (FITZGERALD & UNDERWOOD, 1998b), *Thaumetopoea pityocampa* se alimentó principalmente de noche, mostrando un crecimiento lento a lo largo de los 7-9 meses que duró su ciclo larvario. Tan sólo pudimos observar cierta actividad diurna en los primeros estadios (L1-L3), con frecuentes incursiones tróficas y desplazamientos (como demostraron el número importante de nidos que pudimos encontrar durante las fases prematuras de desarrollo). El paso a la alimentación nocturna por parte de las orugas de L3-L5 estaría condicionada principalmente por la duración del fotoperíodo (alternancia luz/oscuridad) y en menor medida por las bajas temperaturas, siendo el mantenimiento del ritmo de carácter circadiano endógeno (BURGERJON, 1972). Otras orugas sociales pueden mostrar patrones temporales de “forrajeo” muy diferentes, tal es el caso de *Malacosoma americanum* (FITZGERALD, 1980; FITZGERALD *et al.*, 1988) o *Eriogaster lanestris* (RUF, 2002) las cuales se alimentan indistintamente de día y de noche, creciendo con rapidez y completando su ciclo larvario en aproximadamente 8 semanas.

Las orugas de L4-L5 mostraron actividad fuera del nido en las horas más frías del día. Así, de acuerdo con FITZGERALD & PANADES I BLAS (2003), las colonias estuvieron activas desde la caída de la tarde hasta las primeras horas de la mañana (escotoperíodo), con una actividad máxima de salida del nido hacia las 22:00 horas y una actividad máxima de retorno hacia las 7:00 horas. De acuerdo con las

observaciones de estos investigadores, tanto en las áreas de montaña del interior como en la Sierra Calderona, las orugas fueron observadas con frecuencia alimentándose a temperaturas incluso entre 0 y -5°C, mostrando una adaptación remarcable para moverse y alimentarse a temperaturas por debajo de las cuales la mayoría de los insectos detienen su actividad. Muy raramente se han podido registrar comportamientos de locomoción y alimentación en orugas por debajo de 5°C (KEVAN *et al.*, 1982; JOOS, 1992; KUKAL, 1993; KLOK & CHOWN, 1997), siendo *E. socialis* en las montañas de México (FITZGERALD & UNDERWOOD, 2000) y *T. pityocampa* en la cuenca mediterránea, dos excepciones notables a este respecto.

Si bien las orugas mostraron el mismo patrón nictermeral en todas las áreas de estudio, la duración del desarrollo larval difirió de manera significativa entre las poblaciones del interior valenciano y la Sierra Calderona, con un retraso de hasta dos meses en el primer caso. A pesar de la habilidad de las orugas para calentarse en los nidos irradiados, su crecimiento se da en una tasa mucho más baja que cuando éstas se mantienen a temperaturas elevadas de manera constante. Así, orugas mantenidas en el laboratorio a 22±2°C y con un fotoperíodo similar al del medio ambiente, completaron su ciclo fenológico en unos tres meses (adelantando el ciclo unos 5 meses), y mostrando el mismo patrón nocturno de alimentación (BURGERJON, 1972; SCHMIDT, 1990b; HALPERIN, 1990; FITZGERALD & PANADES I BLAS, 2003). La principal diferencia encontrada entre estas colonias criadas en laboratorio y las poblaciones salvajes es la posibilidad de asimilar el alimento ingerido durante los “forrajeos” nocturnos, procesos que podrían resultar poco viables en condiciones de días fríos y nubosos frecuentes en las montañas del interior.

Respecto al número de nidos elaborados por las diferentes colonias pudimos constatar un promedio de hasta 7-8 nidos a lo largo del ciclo de oruga en ambas áreas de estudio. Sin embargo, colonias criadas a temperatura constante tan sólo elaboraron un nido por estadio (SCHMIDT, 1990b), lo cual podría corroborar el hecho de que un medio heterogéneo implicaría una búsqueda activa de alimento y “termopreferenda” óptimos, y por lo tanto, un comportamiento nómada (más acusado hacia L1-L2 en La Sierra Calderona, y hacia L3 en Los Serranos). Tal vez el mayor aporte nutricional de las acículas de *P. nigra* sea el factor responsable de que los desplazamientos en los primeros estadios disminuyan (a diferencia de las colonias que crecen sobre *P. halepensis*) y sin embargo, con la llegada de los umbrales térmicos negativos en Los Serranos, los desplazamientos se incrementaran debido a la necesidad de alcanzar lugares idóneos para termorregular.

El primer aspecto a resaltar en la fenología de las orugas fue el “calado” variable que mostraron los períodos de avivamiento en las montañas del interior valenciano. En efecto, las medias de temperatura, más cálidas, registradas durante la primavera del año 2001 hicieron que se adelantaran prácticamente 2 semanas la aparición de las orugas de L1 en Los Serranos, sin embargo, pudimos observar el efecto contrario en las poblaciones de la Sierra Calderona en donde, las orugas retrasaron las eclosiones una semana respecto a los dos años anteriores. De acuerdo con DÉMOLIN (1969b, 1987) y GERI (1983), estas observaciones constatarían las limitaciones térmicas que impondrían ambos ambientes, adaptándose la aparición del estadio L1 a los umbrales de temperatura que permitirían el óptimo desarrollo de la fase más sensible a las variaciones climáticas. Efectivamente, en las áreas de montaña del interior, la probabilidad de supervivencia de las colonias de procesionaria del pino podría verse incrementada en años de ciclo adelantado ya que gran parte de la población podría llegar a los meses críticos del invierno en estadios de desarrollo avanzados. Por el contrario, en áreas menos restrictivas en sentido climático (como en las áreas de estudio de la Sierra Calderona), el retraso en las oviposiciones y en la aparición de L1 no pareció suponer una limitación para las poblaciones de orugas, siendo mucho más importante evitar las temperaturas extremas del verano, que llegar a los meses invernales con nidos de seda bien estructurados. De acuerdo con ROBINET *et al.* (2007), temperaturas estivales inusualmente elevadas podrían matar un número significativo de huevos y orugas jóvenes. Por

otra parte, en áreas estacionalmente áridas, es difícil encontrar lepidópteros defoliadores actuando durante el período seco (MURALI & SUKUMAR, 1993; YELA & HERRERA, 1993), incrementándose la calidad del alimento conforme llega el período de lluvias otoñal (FLOATER, 1997). Así, en las áreas de clima semiárido de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, la procesionaria del pino eclosionó a principios del otoño, después de la época seca estival, y sincronizándose con la llegada del máximo de precipitaciones de Octubre-Noviembre.

Otro aspecto relevante observado en la fenología de las orugas fue la plasticidad del estadio L4 en las áreas del interior, adecuando su duración según las temperaturas invernales reinantes. Las bajas temperaturas registradas habitualmente en estas zonas de montaña [con valores próximos al umbral de muerte propuesto por DÉMOLIN (1969b)], y su dilatado período de impacto (noviembre-abril), resultó en un marcado aumento del tiempo de desarrollo para los estadios L4 y L5 (unos 6 meses), y en un retraso en el período de enterramiento (segunda mitad de marzo e incluso abril). Sin embargo, en la Sierra Calderona, la fenología, ante umbrales térmicos no tan restrictivos, tiende a ser más homogénea, no sufriendo paradas de desarrollo en las fases de oruga L4-L5, y por el contrario, adelantando en caso de climatología favorable el período de enterramiento a mediados del invierno (enero-febrero).

Según DÉMOLIN (1969b), para que la procesionaria del pino pueda desarrollarse en un área determinada, la temperatura del aire durante el período frío del año (octubre-marzo) no debe ser nunca inferior a los -16°C , y además, se deben dar un número suficiente de días con temperaturas entre $0-9^{\circ}\text{C}$ que permitan la alimentación y el desarrollo normal de las "colonias" (BATTISTI *et al.*, 2005; BUFFO *et al.*, 2007; HOCH *et al.*, 2009). Por otra parte, HUCHON & DÉMOLIN (1971) apuntan que el lepidóptero no puede sobrevivir cuando la temperatura media de las mínimas del mes más frío es inferior a -4°C , o cuando la isohelia es inferior a 1800 h. A este respecto, comentar que por las características ombrotérmicas de todas las áreas estudiadas, la procesionaria del pino puede desarrollarse de manera endémica sobre las masas forestales. Sin embargo, si observamos con detenimiento los datos climatológicos expuestos en la segunda sección de este trabajo, podremos comprobar que en las zonas del interior el factor limitante son los períodos de frío invernal extremos (con un número considerable de días con temperaturas por debajo de 0°C y temperaturas mínimas absolutas de hasta -13°C), mientras que en la Sierra Calderona, son más críticos los umbrales de temperatura estival, con hasta 60 días anuales de promedio de temperaturas por encima de 30°C . La diferencia básica es que en las poblaciones de Los Serranos-Rincón de Ademuz las restricciones a la fenología ocurrirían sobre estadios avanzados del desarrollo (L3-L5), y en la Sierra Calderona serían los estadios de huevo y L1 los más afectados. Ensayos de laboratorio con modificaciones climáticas controladas demostraron que a falta de condiciones ideales para el desarrollo de las orugas, éstas presentaron desajustes del ritmo del comportamiento alimentario, disminución de la cantidad de alimento ingerida diariamente, y un aumento significativo de la duración de la evolución a la par de un menor rendimiento nutricional (pérdida de peso en la fase de prepupa) (BURGERJON, 1972). Sin embargo, el hecho de que el número de individuos por colonia pueda minimizar significativamente el impacto de los factores negativos ambientales (bióticos o abióticos), hace de la relación insecto-clima un puzzle intrincado de múltiples casuísticas. En efecto, la probabilidad de supervivencia de las orugas aumentaría con el "efecto de grupo", optimizándose todas y cada una de las diferentes estrategias adaptativas (nidos de seda, aposematismo, desplazamientos exploratorios, cohesión, alimentación, etc.) (PÉREZ-CONTRERAS *et al.*, 2003).

El número de orugas por nido fue significativamente mayor en Los Serranos, constatando lo ya observado en la fase de huevo. Este mayor contingente de orugas por colonia podría sacar un óptimo rendimiento de los aspectos térmicos y de la defensa en grupo. Tal y como pudimos observar, los nidos de Los Serranos mantuvieron promedios por encima de los 100 individuos para los dos años de seguimiento, mientras que en la Sierra Calderona, el número de individuos por nido sufrió una

disminución importante en L3-L4, quedando valores promedio en torno a 50 individuos por nido. Sin embargo, en esta última zona pudimos encontrar algunas “supercolonias” formadas a partir de la unión de varias agrupaciones de orugas más pequeñas (generalmente en L4-L5), que llegaron a contabilizar hasta unos 300 individuos, lo cual en esta área podría estar más relacionado con aspectos defensivos (frente a enemigos naturales tales como los parasitoides larvales o las aves, habituales hacia finales del invierno) que con aspectos térmicos. Estos nidos, aunque más grandes y densos que los de las colonias normales, no llegaron a presentar el aspecto tupido de los de las áreas de interior; así, fue frecuente en la Sierra Calderona y en días soleados de pleno invierno, observar a las orugas fuera del nido y en su cara no expuesta, para ventilar la estructura. Este comportamiento, sin embargo, podría entrañar un alto riesgo para las orugas al quedar abocadas a los depredadores y parasitoides de acuerdo con FITZGERALD & PANADES I BLAS (2003).

El estudio de los nidos de invierno evidenció que todas estas peculiaridades podrían estar asociadas tanto a condiciones ambientales, como al número de individuos integrantes del agregado. En principio, el tamaño de los nidos difirió significativamente entre las áreas de estudio, y estuvo correlacionado de manera positiva con el número de orugas integrante de las agrupaciones y con el estadio larvario de acuerdo con las observaciones de SCHMIDT (1990b) y BREUER (1997). Los nidos de invierno de Los Serranos fueron significativamente más grandes, para todos los estadios, que en la Sierra Calderona. Estas diferencias, a priori, podrían derivar simplemente de la especie de pino hospedador, ya que la disposición de los ramillos de acículas y su tamaño y estructura, podrían condicionar el dimensionado de los nidos. Sin embargo, y dado el rápido crecimiento en volumen de las estructuras de seda a partir de L3, mucho más acentuado en Los Serranos, pudimos también intuir una componente térmica importante. En efecto, no sólo los nidos fueron más grandes en las áreas del interior, sino que además, las colonias en L5 mostraron bolsones más grandes durante 1999-2000, siendo éste el ciclo más frío de los dos estudiados. Además, las agrupaciones de orugas fueron más numerosas en Los Serranos que en la Sierra Calderona lo que estuvo directamente relacionado con las diferencias observadas respecto al volumen de los nidos.

Para la construcción de un nido bien estructurado podría ser necesario un número crítico de orugas tal y como indicó HALPERIN (1990a) para *T. wilkinsoni*. Así, mientras los agregados en torno a 10-20 orugas no llegarían a ser capaces de elaborar estructuras de seda que asegurasen su supervivencia, y en torno a 30 orugas construirían nidos pequeños que situaría la probabilidad de supervivencia en un 25%, es a partir de 90 orugas cuando la probabilidad de supervivencia alcanzaría valores del 50%. Además, los nidos con agrupaciones de orugas en torno a 200-250 individuos, podrían alcanzar temperaturas unos 6 grados más altas que los nidos integrados por un contingente de 30-60 orugas (HALPERIN, 1990a). Las larvas que viven en agrupaciones nutridas procesan el doble de alimento, creciendo un 9% más, y reduciendo su desarrollo unas dos semanas respecto a las orugas que viven en grupos pequeños. Por otra parte, las colonias que se desarrollan a la sombra, sin posibilidad de termorregulación, incrementarían la duración de su ciclo en un 25% y la fertilidad de las hembras se podría reducir hasta en un 29% (HALPERIN, 1970).

Los nidos de invierno de Las Umbrías mostraron paredes más abigarradas y densas que en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, lo cual podría optimizar la captación de calor durante las horas de sol y aumentar la protección frente a los vientos helados del invierno de acuerdo con BREUER (1997). Además, el aumento del volumen del nido con el paso de los diferentes estadios (aumento más destacado a partir de L4 y en el área de Las Umbrías) podría responder a una adaptación a climas extremos de montaña. Por otra parte, en la Sierra Calderona los nidos no fueron nunca tan tupidos, cumpliendo más una función estructural y de cohesión, que una función termorreguladora. Estos resultados estarían en la línea de los obtenidos por DÉMOLIN (1969b) y GERI (1983) respecto a nidos bien estructurados, conseguidos por colonias ampliamente nutridas de individuos; en estos casos, las

colonias siempre se aseguraron unas buenas condiciones de desarrollo invernal. Sin embargo, BATTISTI *et al.* (2005) y MIRCHEV *et al.* (2011) no encontraron variaciones significativas del tamaño de los nidos según la localización y el número de individuos respectivamente.

La orientación de los nidos de invierno tanto en la copa de los árboles como en la masa forestal evidenció una preferencia por los sectores más soleados, indistintamente del área de estudio, y del año, lo cual constató la importancia del sol en el desarrollo de las colonias de acuerdo con FITZGERALD & PANADES I BLAS (2003), BATTISTI *et al.* (2006), ROBINET *et al.* (2007) y PIMENTEL *et al.* (2011). Sin embargo, este mismo patrón de distribución se pudo observar ya en las puestas de huevos, de tal manera que las hembras podrían seleccionar lugares con condiciones térmicas óptimas para el desarrollo embrionario y de las jóvenes orugas constatando las observaciones de MILANI (1990). Así FITZGERALD & PANADES I BLAS (2003) citan el cuadrante SE-SO de los árboles como el preferente a la hora de ubicar los nidos de invierno con un 61 % de presencias, BREUER *et al.*, (1989) encontraron un 76 % de nidos en este mismo cuadrante, y SCHWAMMER & NEMESCHKAL (1987) aproximadamente un 80 %. Sin embargo, en repoblados jóvenes o áreas de arbolado abiertas, este patrón de distribución podría verse alterado ya que el factor “exposición a la luz solar” no sería tan limitante (FITZGERALD & PANADES I BLAS, 2003). Otras especies de orugas sociales constructoras de nidos de seda, tales como *E. socialis* o *E. lanestris*, mostraron las mismas preferencias por las zonas más asoleadas de los árboles y arbustos hospedadores (FITZGERALD & UNDERWOOD, 2000; RUF, 2002). La magnitud de la termorregulación aumenta con el tamaño de los agregados de orugas, al conseguir mayores estructuras de seda y magnificar el efecto de grupo. En efecto, se han podido medir diferencias de temperatura de hasta 40°C entre el exterior y el interior de nidos bien expuestos y en días soleados (BREUER, 1997). Por otra parte, los cuerpos oscuros y peludos de las orugas experimentan pocas pérdidas de calor por convección, incrementando su temperatura en relación al tamaño del agregado al exponerse al sol (CASEY *et al.*, 1988; JOOS *et al.*, 1988). Además las orugas podrían generar calor metabólico tal y como se ha demostrado en *E. lanestris*, beneficiándose del efecto de masa de la colonia (RUF & FIEDLER, 2000), y pasando a optimizarse con el tamaño del grupo.

Si bien los nidos de invierno de *T. pityocampa* pueden aumentar de temperatura por irradiación (BREUER & DEVKOTA, 1990), cuando está llenos de orugas las ganancias de calor se hacen más patentes. Dichos nidos, al estar densamente compactados con seda, comprimiendo a la colonia junto a los restos del hospedador y las exuvias larvales, permiten a las orugas aumentar la temperatura aprovechando la transmisión de calor. Así las máximas térmicas obtenidas permitirían a las orugas obtener un excedente de temperatura que optimizaría la digestión del alimento en pleno invierno y en condiciones de bajas temperaturas. En especies capaces de alimentarse a bajas temperaturas tales como la oruga ártica *Gynaephora groenlandica* (Wocke, 1874) (Lepidoptera; Lymantriidae) y *M. americanum*, la eficiencia en la asimilación del alimento podría quintuplicarse tan sólo con un aumento de temperatura de unos 10° C (CASEY *et al.*, 1988; KUKAL, 1993). Así, los nidos irradiados proveen medios térmicos heterogéneos en los cuales las orugas pueden optimizar sus temperaturas al variar sus posiciones en el interior de la estructura y a lo largo del día (FITZGERALD & PANADES I BLAS, 2003). Los nidos más grandes muestran gradientes más marcados entre la cara soleada y la cara sombreada (unos 29,3°C para nidos grandes y unos 13,2°C en nidos pequeños). Así cuando el sol comienza a incidir sobre el nido, en unos 30 minutos se puede alcanzar una diferencia de 20°C respecto de la temperatura ambiental. Por el contrario, los nidos sufren descensos de temperatura cuando disminuye la energía radiante. Así, se observó como nidos más grandes acumularían más calor, alcanzarían diferencias de temperatura más marcadas y retrasarían la pérdida de calor (hasta 1 hora) (FITZGERALD & PANADES I BLAS, 2003). Por el contrario las temperaturas alcanzadas en los nidos poco expuestos al sol podrían no inducir la optimización de la temperatura corporal, siendo de especial importancia la ubicación en el sitio correcto del nido permanente por las orugas del tercer estadio. A este respecto podría responder el aumento de la actividad exploratoria en L3, observado sobre todo en las

re poblaciones de las Umbrías, en donde los movimientos de las colonias en el plano vertical podrían estar inducidos por la necesidad de situarse en zonas bien expuestas como las guías terminales de los pinos (hecho por otra parte nada común en los pinares de la Sierra Calderona).

El aumento de tamaño de los agregados, con objeto de afrontar gran diversidad de desafíos ecológicos, podría ser una estrategia efectiva para muchas especies. Dichos cambios podrían favorecer a las agrupaciones tanto en cuestiones fenotípicas como genotípicas. Así, el aumento del tamaño del grupo podría además 1) producir una mejora en el crecimiento de las larvas (alcanzando tamaños mayores) y en consecuencia en el potencial biótico del imago reproductor (SHIGA, 1976; STAMP & CASEY, 1993); 2) reducir el impacto de la depredación y el parasitoidismo (disuasión), y facilitar la búsqueda de alimento (estímulo) (TSUBAKI, 1981; LAWRENCE, 1990; DENNO & BENREY, 1997; STAMP & BOWERS, 1988, 1991); 3) podría, mediante la dilución del parentesco al admitir otros individuos, crear grupos sociales heterogéneos con una mayor diversidad genotípica que se podría traducir en un incremento de la variabilidad genética y en una mayor expresión de pautas de comportamiento (eficiencia en las tareas) (BERNASCONI & STRASSMAN, 1999; ROSS, 2001; CLUTTON-BROCK, 2002); o 4) aumentar la resistencia a patógenos ya que incrementaría la probabilidad de que los genotipos resistentes estuvieran presentes (SCHMID-HEMPEL, 1998), tal y como se ha podido demostrar en algunas especies como *M. americanum* (COSTA & ROSS, 1993).

2.6 Fase de pupa y período hipogeo.

Las fechas de enterramiento y pupación podrían verse alteradas tanto por la especie de pino hospedadora, como por las condiciones climáticas (BUXTON, 1990). Este mismo autor reporta retrasos en el ciclo importantes cuando la procesionaria del pino se alimentó sobre especies indígenas, como *P. pinaster*, y no sobre especies exóticas (debido principalmente a defensas químicas específicas contra las orugas). En nuestro caso, no pudimos apreciar un retraso sustancial del ciclo sobre *P. halepensis* (especie poco apetecida), y por el contrario, en condiciones favorables de número de orugas y bolsones bien estructurados, pudimos encontrar colonias que incluso adelantaron su ciclo y se dispusieron a pupar hacia la primera mitad del mes de Enero. Por lo tanto, las fluctuaciones climáticas anuales podrían ser el factor determinante en el calado del período hipogeo de acuerdo con ANDROIC (1956) y DÉMOLIN (1969b).

Tal y como pudimos observar a lo largo del estudio, el inicio de los enterramientos y por tanto del período de pupación varió de un año para otro con el impacto de las condiciones climáticas. En efecto, en las áreas de montaña del interior valenciano el inicio de la fase hipogea se adelantó unas dos semanas para el año 2001, siendo éste el ciclo con el invierno más benigno de los dos registrados. Sin embargo, a límites altitudinales extremos (en torno a 1600 m en la parte más alta de Loma Valluenga) pudimos observar procesiones incluso a mediados del mes de abril. En la Sierra Calderona, el efecto del clima no fue tan marcado, centrándose los enterramientos hacia la segunda mitad del mes de febrero para los dos años de estudio. Por otra parte, pudimos observar como las colonias más nutridas de orugas, y con nidos de invierno mejor estructurados ya desde el estadio de L3, llegaron a adelantar su desarrollo y a enterrarse incluso hacia la segunda mitad de enero. Los enterramientos prematuros derivados de inviernos poco fríos, junto a un retraso en la época de emergencias de los imagos (evitando las duras condiciones del verano en estas áreas) hicieron que la fase de pupación durase unos dos meses más de promedio en las áreas de la Sierra Calderona.

Por otra parte, se pudo constatar una mayor presencia de hembras en la población de Las Umbrías durante los dos años de estudio, evidenciando un mayor potencial biótico o una población en claro proceso de gradación positiva, respecto a una población en relativo equilibrio como podría ser la estudiada en la Sierra Calderona. De acuerdo con las observaciones de DÉMOLIN (1970), una población

con un potencial dinámico fuerte poseería una relación de sexos muy cercana a uno, siendo a veces favorable a las hembras. Al contrario, en una población de potencial débil la proporción de sexos frecuentemente es más favorable a los machos. Este proceso es acompañado por una ampliación del período de emergencia de los imagos, de 5-6 semanas, mientras que su duración normal sería de 3-4 semanas, y la proterandria se haría más evidente. La variación de la proporción de sexos a favor de los machos se produciría principalmente después de las gradaciones positivas (déficit alimentario) o a continuación de grandes perturbaciones climáticas, hecho muy común en el sur del área de distribución de la procesionaria del pino.

Las paradas del desarrollo de la procesionaria del pino podrían considerarse que son la base del mecanismo de adaptación o readaptación fenológicas. Así, aseguran la sincronización de la emergencia de los imagos en el período climático más favorable para la evolución de las orugas, manteniendo el ritmo anual de las sucesiones poblacionales. Por otra parte, los ciclos anuales y bienales pueden considerarse como normales en la procesionaria del pino; sin embargo, el paso a los ciclos tri-cuadriales y a veces quinquenales (frecuentes a causa de factores climáticos extremos) implicarían una disminución del potencial dinámico a consecuencia del reparto de la generación anual en varios años (DÉMOLIN, 1970). El fenómeno de diapausa afectó a un 19,7 % de las pupas en Los Serranos, mientras que en la Sierra Calderona tan sólo estuvo presente en el 3,6 % de los casos; esto podría corroborar el hecho de que las tasas de diapausa aumenten en función de la altitud (GÉRI, 1983). Por otra parte, si bien el principal contingente de pupas en diapausa manifestó un ciclo bienal o trienal en ambas áreas, a partir del cuarto año se diluyeron las aportaciones tanto de machos como de hembras. De manera significativa, la pupación diferida presentó períodos de latencia más largos en Los Serranos, con una duración máxima de 6 años y constatando lo observado por DÉMOLIN (1970). Otros autores nos hablan de tasas de diapausa diferida en torno a un 20-70% o hasta incluso el 100% de las pupas de un mismo enterramiento (BILIOTTI *et al.*, 1964; DU MERLE, 1981; BATTISTI *et al.*, 2000), con resultados similares en cuanto a la distribución de las emergencias. Las pupas de diferentes cohortes pueden así coincidir en el suelo, e incluso emerger y copular en años coincidentes confirmando las observaciones de DÉMOLIN (1969a) y HALPERIN (1990a). Este último llegó a evaluar períodos de diapausa con una duración de hasta 9 años. Así, un largo período de diapausa sugeriría una perfecta adaptación del insecto a veranos secos y dilatados (condiciones que podrían ir ligadas a incendios forestales y a especies pirófitas tales como *P. halepensis* y *P. brutia*). Así, varios años después de un incendio forestal, *T. pityocampa* podría ser capaz de volver a reinfestar las masas de regeneración natural, pudiendo volver a encontrarse con una situación óptima para iniciar su acción defoliadora. Cuanto más difícil es la sincronización climática de una población tanto más tiende a cubrir el máximo de posibilidades para su descendencia: reparto sobre varios años (acentuación de la diapausa) o, para un mismo año, alargamiento máximo del período de emergencia de los imagos (acentuación del período de vuelo).

3. Tabla de vida y curvas de supervivencia.

Tal y como podemos observar en la Figura 86, las poblaciones de procesionaria del pino estudiadas mostraron diferencias significativas en sus dinámicas de evolución. Por otra parte, aunque la serie de datos es insuficiente para sacar conclusiones claras acerca del comportamiento de dichas poblaciones, si que podemos comentar algunas características notables.

En Las Umbrías, la tasa neta de reproducción mostró una interacción negativa con la densidad poblacional. Es decir, frente a un aumento sustancial de la población o gradación positiva, el número medio de descendientes producidos por cada individuo de procesionaria del pino disminuyó de manera significativa. Por otra parte mientras la mortalidad total presentó una marcada densidad-dependencia,

podimos observar una disminución importante de la mortalidad por enemigos naturales. En esta área, la mortalidad residual se situó en valores entre un 48-75% frente a un 10-34% de mortalidad por enemigos naturales. Estos resultados podrían estar en la línea de los obtenidos por FRAGO *et al.* (2011) para *Euproctis chrysorrhoea* Linnaeus, 1758, diferenciándose de aquellos estudios que propugnan la primacía de los enemigos naturales como agentes de mortalidad en las tablas de vida de los insectos fitófagos (CORNELL & HAWKINS, 1995; CORNELL *et al.*, 1998). Así, la importancia de los enemigos naturales podría ser sobreestimada en detrimento de otros factores de mortalidad más difíciles de detectar en estudios descriptivos, tales como variables climáticas o depredación (NARANJO & ELLSWORTH, 2005). En nuestro caso, el aumento de la mortalidad residual durante el período de estudio pareció responder al aumento significativo de densidad de la especie plaga. Si tenemos en cuenta que la mayor parte de puestas y nidos fueron recolectados en la zona Sur de la masa forestal (zona en la cual se empezaron a manifestar defoliaciones totales en los pinos), podríamos estar evaluando el impacto de la competencia intraespecífica y la devaluación del recurso forestal.

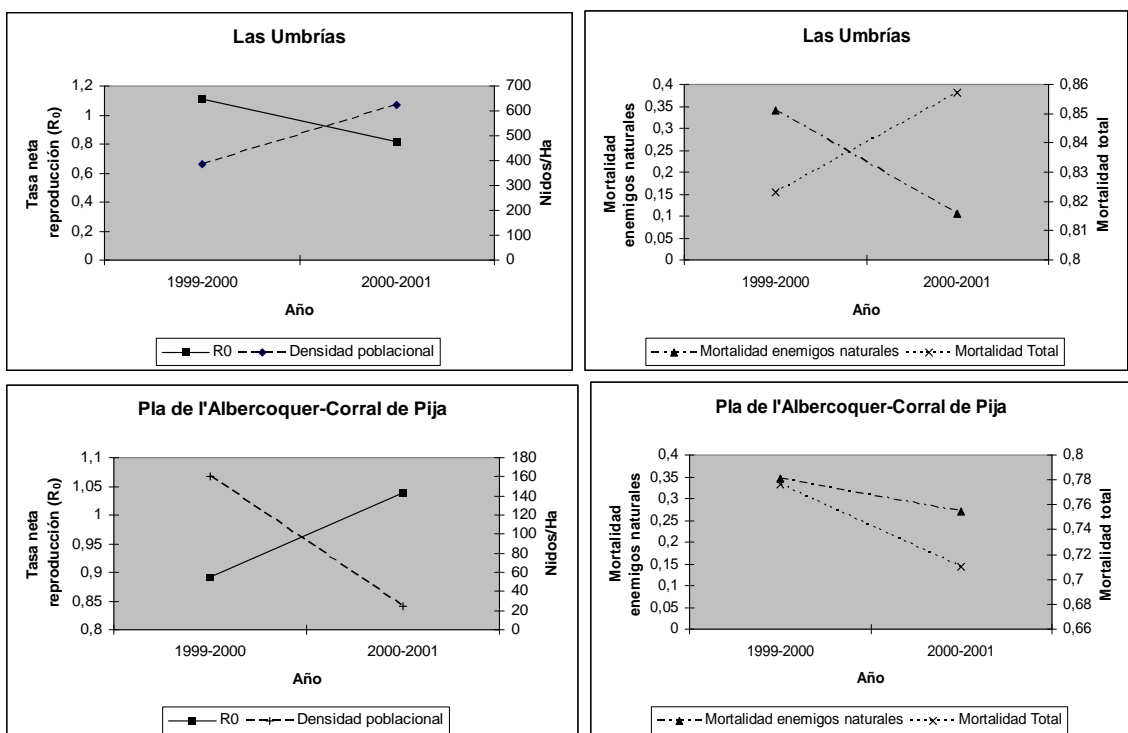


Figura 86. Gráficos de interacción entre los parámetros de estadio de la plaga (tasa de reproducción neta y densidad de población) y los niveles de mortalidad.

De acuerdo con BATTISTI (1988) y HAUKIOJA (1991), la mortalidad dependiente de la densidad podría estar provocada por una reducción en la calidad de las hojas condicionada por la defoliación (resistencia inducida), e indirectamente por la competencia intraespecífica (ELKINTON *et al.* 2008). Las defoliaciones severas sobre las masas de *P. nigra* podrían desencadenar en años sucesivos, el deterioro de la calidad [aumento del contenido en fibra y resinas, descenso en el contenido de nitrógeno, y acumulación de metabolitos secundarios en las acículas después de una defoliación (KULMAN, 1965; ERICSSON *et al.*, 1980; BATTISTI *et al.*, 1986)] y cantidad del alimento, pudiendo llegar a producirse el colapso de la población después del brote eruptivo. Estos factores además podrían provocar la distorsión de la proporción de sexos [al aumentar la mortalidad de las "larvas hembra" tal y como se ha podido observar en *Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758) (MORS, 1942) y *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (CAMPBELL, 1963)] y el decrecimiento de la fecundidad en las hembras de la

procesionaria del pino (BATTISTI, 1988). Además, la alteración de los factores tróficos podría inducir un aumento de la diapausa pupal y de los ciclos plurianuales (DÉMOLIN, 1969a; BATTISTI, 1988). Estas mismas conclusiones se han obtenido también para otros defoliadores forestales (BENZ, 1974; MATTSON, 1980; SCHOWALTER *et al.*, 1986).

En las curvas de supervivencia de la procesionaria del pino para ambas áreas de estudio, pudimos observar como en los primeros estadios larvarios (L1-L2) se produjo una mortalidad más marcada en Las Umbrías, pudiendo corroborar lo expuesto por BATTISTI (1988). En efecto, al muestrear nidos en orientaciones de la masa forestal con una mayor densidad de éstos, podríamos estar amplificando este fenómeno. En la orientación Sur, en donde pudimos registrar densidades de hasta 850 nidos/ha y con defoliaciones totales sucesivas en una franja amplia de terreno, la evolución de las orugas podría estar condicionada por aspectos tróficos y de competencia intraespecífica como los expuestos anteriormente. Por otra parte, la disminución significativa de la tasa de reproducción (R_0) y el aumento de los niveles de diapausa pupal observados en los dos años de estudio, podrían evidenciar el efecto del aumento de la densidad poblacional sobre el medio forestal. Por otra parte, no tuvimos evidencias de alteraciones en la proporción de sexos, pudiendo estas aparecer en fases más avanzadas de la gradación.

En Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, en donde el impacto de las poblaciones fue más homogéneo y "contenido" (no observándose defoliaciones totales más que en pies jóvenes aislados), no pudimos constatar ninguno de los aspectos antes mencionados. Una población en clara fase de gradación positiva, que manifestó un aumento de la tasa de reproducción y unos valores muy bajos de diapausa pupal, podrían estar caracterizando por el contrario, una dinámica sin efectos compensatorios dependientes de la densidad, hecho que podría quedar corroborado por el impacto menos acusado de la mortalidad en las fases más sensibles a estos cambios, tales como las orugas en L1 o L2. Sin embargo, mientras las gradaciones en las montañas del interior valenciano parecen ser cíclicas y frecuentes, en La Sierra Calderona se mantienen en equilibrio en torno a valores de densidad bajos, y las recurrencias hacia umbrales de plaga se alcanzan de manera progresiva; este tipo de regulaciones dependientes de la densidad podrían llegar a ser más frecuentes en masas forestales con especies preferentes como *P. nigra* que en masas de especies poco óptimas para su crecimiento.

Por lo tanto, las interacciones trófico-climáticas parecen ser determinantes en las variaciones de densidad poblacional observadas tanto en las repoblaciones de Los Serranos como en las masas forestales naturales de la Sierra Calderona; por otra parte, el complejo de enemigos naturales modularía la intensidad de los ciclos irruptivos de acuerdo con DÉMOLIN (1970, 1987), alternando su acción según las condiciones medioambientales y el momento fenológico disponible del hospedador. Dado el elevado número de interacciones que se podrían dar entre los diferentes agentes de control y el hospedador, hacen de este tipo de estudios una tarea complicada a la hora de sacar conclusiones, siendo necesarias series de datos mucho más amplias que las establecidas en el marco de este trabajo.

4. Enemigos naturales. El valor añadido de la conservación.

Según DÉMOLIN (1970), existen principalmente dos tipos de factores reguladores de las poblaciones de procesionaria del pino, los que actúan directamente sobre el potencial biótico provocando su modificación (variaciones microclimáticas o tróficas [cuantitativas y cualitativas], o la acción combinada de ambas), o los que actúan directamente sobre el nivel demográfico sin modificar el potencial biótico, como serían los parasitoides, depredadores, o el clima en sus variaciones extremas de corta duración (frío extremo, lluvias torrenciales, etc.). Sin embargo, es de destacar que la acción de los parásitos podría tener un efecto indirecto al actuar sobre el número de individuos de una colonia,

conduciendo a desequilibrios que facilitarían la acción de factores del primer tipo (por ejemplo, el frío por disminución del efecto de masa).

Por otra parte, y tal como ya indicamos en la introducción del presente trabajo, las orugas gregarias tienen el inconveniente de hacerse muy visibles a lo largo de todo su desarrollo, siendo este hecho especialmente crítico durante los primeros estadios, cuando los métodos de defensa son poco efectivos y el riesgo de ataque por depredadores y parasitoides es alto (COSTA, 1993; CORNELL *et al.*, 1998). En estas especies, el tamaño relativo del cuerpo suele estar directamente relacionado con el número de estrategias defensivas y por tanto, inversamente relacionado con el número de depredadores potenciales (BOWERS, 1993; HEINRICH, 1993; MONTLLOR & BERNAYS, 1993; REAVERY, 1993). Sin embargo, el comportamiento gregario reduciría considerablemente la mortalidad en las primeras etapas de vida; el comportamiento de grupo mejoraría el metabolismo individual, haciendo más eficaz la tasa de crecimiento y por tanto, reduciendo la probabilidad de morir en las fases más susceptibles. Esto ha podido ser constatado en especies tales como *M. americanum* (CASEY *et al.*, 1988; JOOS *et al.*, 1988; COSTA, 1993), *E. lanestrís* (RUF, 2002) y *T. pityocampa* (BURGERJON, 1972). Así, en un meta-análisis comparativo de las curvas de supervivencia entre lepidópteros solitarios y gregarios, HUNTER (2000) demostró que las orugas que viven en grupos tienen tasas de mortalidad más bajas durante los primeros estadios que las orugas solitarias, aunque la mortalidad tendería a aumentar hacia los últimos estadios. Nuestros resultados se ajustarían a estos patrones de incidencia, siendo la fase de huevo y de pupa los estadios más sensibles al ataque de parasitoides y patógenos.

En especies como *M. americanum* o *E. lanestrís*, el impacto de los factores climáticos tales como las lluvias torrenciales o las temperaturas pueden llegar a convertirse en elementos cruciales de regulación poblacional (RUF & FIEDLER, 2002a). Aunque algunos autores como ROY *et al.* (2001) reportaron la asociación positiva de varias especies de lepidópteros británicos con períodos de lluvia poco marcados, los eventos meteorológicos tales como vientos extremos, tormentas, o los incendios forestales derivados de éstas y tan frecuentes en el área mediterránea, podrían afectar gravemente las poblaciones de polillas (DENNIS & BARDELL, 1996). A este respecto comentar la mortalidad observada en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija derivada de un episodio otoñal de lluvias torrenciales y que supuso una reducción de la población en torno al 95%, constituyendo el factor de mortalidad más importante de los observados durante el período de estudio.

Las tasas de mortalidad en las orugas gregarias debidas a factores bióticos pueden diferir de manera considerable (RUF & FIEDLER, 2005). En torno al 70,7% de la mortalidad descrita en *E. lanestrís* durante los primeros estadios larvales fue causada directa o indirectamente por la falta de un nido bien estructurado. Dichas colonias sin protección sufrieron el impacto de depredadores invertebrados como hormigas de los géneros *Lasius* y *Formica*, chinches (Miridae), arañas y coleópteros (Cantaridae), y en algunos casos se llegó hasta la extinción de las colonias; por el contrario, las aves tuvieron un impacto modesto siempre durante los primeros estadios de oruga (RUF & FIEDLER, 2005). Para las especies *Malacosoma neustria* y *M. americanum* se pudieron observar tasas de mortalidad entre un 40-95% (SHIGA, 1979; FITZGERALD, 1995; FILIP & DIRZO, 1985), constatándose el efecto de los depredadores (páridos) como el principal factor de mortalidad en los primeros estadios (COSTA, 1993). También para *Hyphantria cunea* (Drury, 1773) (Arctiidae) se pudo observar una mortalidad entre el 77-100%, durante los estadios 4º y 6º, derivada principalmente de la acción depredadora de pájaros y avispas (MORRIS, 1972). Sin embargo, para *E. lanestrís* no se pudo constatar un impacto relevante de parasitoides o patógenos (tasas siempre inferiores al 5 %) (RUF & FIEDLER, 2005). Por otra parte, en *E. chrysorrhoea* se pudieron reportar tasas de parasitoidismo en torno al 12% (FRAGO *et al.*, 2011).

No son muchos los trabajos que evalúen de manera sistemática y global el impacto de los factores de mortalidad bióticos a lo largo del ciclo fenológico de la procesionaria del pino, siendo la mayoría de los mismos compendios descriptivos de las diferentes especies que integran el complejo de enemigos naturales, con datos aislados acerca de su acción en un momento concreto del ciclo. Menos referencias existen en torno al papel de los factores medioambientales y a la resiliencia del medio forestal como factores de contención de las poblaciones de *T. pityocampa*. Aún así, podemos encontrar en la bibliografía algunos autores tales como DÉMOLIN (1987), SCHMIDT *et al.* (1990) y HALPERIN (1990) que cifrarían las tasas de mortalidad global por enemigos naturales en torno al 60%. Dadas las intrincadas interacciones que se establecen entre los factores medioambientales, el medio forestal, la dinámica poblacional y la sucesión de enemigos naturales que incide sobre la especie plaga a lo largo de todo su ciclo fenológico, el papel regulatorio del complejo de parasitoides, depredadores y patógenos podría llegar a ser más importante de lo que hasta ahora se había considerado. El concepto clásico, se basa en que los enemigos naturales sólo serían eficientes cuando la población plaga muestra una tendencia descendente o “retrogradativa” (DÉMOLIN, 1970; TIBERI, 1978b; SIDOR *et al.*, 1982; GÉRI, 1983), comportándose básicamente como seguidores del ciclo de la procesionaria, y siendo tan solo capaces de ejercer una cierta regulación de la plaga a bajas densidades. En nuestro estudio, sin embargo, se constata la importancia de la acción del complejo a todos los niveles de densidad de plaga y, sobre todo, en masas forestales de origen natural, como uno de los principales factores de resiliencia.

A lo largo del presente estudio, la mortalidad por enemigos naturales supuso entre un 48-75% de la mortalidad total, situándose la mortalidad residual (otras causas) en torno al 40%. La mortalidad residual fue más alta en Los Serranos, con niveles interanuales muy variables, hecho que podría estar relacionado con el impacto de las temperaturas extremas invernales, o con los factores regulatorios de tipo densidad dependientes como la calidad del alimento o la competencia por los recursos, aspectos ya contrastados anteriormente. Por otra parte, los factores de mortalidad estocásticos (como por ejemplo períodos de frío o calor extremo, lluvias torrenciales, y epizootias generadas por estrés térmico en las poblaciones de orugas) estuvieron presentes en algunas de las áreas de estudio, pudiendo presumirse como factores de mortalidad frecuentes en series de años relativamente cortas. Así, entre las perturbaciones más importantes en el ámbito mediterráneo se podrían citar, sobre todo, los incendios forestales, seguido de eventos meteorológicos extremos como vientos intensos, sequías prolongadas, temperaturas extremas (heladas tardías), inundaciones y plagas de insectos, alternándose (y combinándose) los distintos regímenes de incidencia de estos factores. El fuego es la perturbación más importante en la cuenca del Mediterráneo a consecuencia de las importantes acumulaciones de biomasa (debido a una moderada productividad, una baja tasa de descomposición, y una escasa influencia de los herbívoros), de la coincidencia época seca-época calurosa (lo cual provoca que el combustible esté muy seco), y de la abundancia de fuentes de ignición (rayos de tormentas eléctricas y una fuerte presión antrópica [ya que el hombre habita esta región desde hace más de un millón de años]) (TERRADAS, 1996; BLONDEL *et al.*, 2010). Dichos incendios podrían, en años de especial incidencia (como el incendio que asoló 20.000 ha. en la Sierra Calderona, desde Andilla hasta Gátova, durante el mes de julio del 2012, o el incendio que afectó las montañas desde Chulilla hasta Lliria quemando 15.000 ha. durante septiembre del mismo año), alterar las dinámicas poblacionales de la procesionaria del pino, y por lo tanto, modificar los patrones de distribución e incidencia de la plaga a una escala espacial importante.

El complejo de enemigos naturales de la procesionaria del pino estuvo bien representado en ambos sistemas forestales, con parasitoides primarios afectando a todas las fases inmaduras del ciclo fenológico, y el impacto también reseñable de algunos depredadores. En el área de Las Umbrías podríamos resaltar la acción de los ooparasitoides y ortópteros tetigónidos como factores de mortalidad en los primeros estadios de desarrollo, y los dípteros taquinidos y bombílidos hacia las últimas fases del desarrollo. Además, la importante incidencia de los patógenos, sobre todo de los hongos

entomopatógenos y las virosis, potenciaron el efecto del complejo de parasitoides y depredadores. Por otra parte, en La Sierra Calderona pudimos encontrar un complejo de ooparasitoides que actuó a tasas de ataque superiores a las encontradas en las montañas del interior valenciano, y la aparición de relaciones tritróficas tan curiosas como el impacto de los formícidos peladores de puestas que podría potenciar la acción de los microhimenópteros. Este comportamiento de las hormigas del género *Crematogaster*, descrito por primera vez en todo el ámbito mediterráneo, parece ser bastante común en las masas mixtas de regeneración espontánea de *P. halepensis*, al menos en La Sierra Calderona y en áreas de influencia próximas, tal y como hemos podido comprobar en prospecciones de otras masas forestales. Además también pudimos constatar la acción importante del braconido polífago *Meteorus versicolor* sobre las últimas fases de desarrollo de la plaga. Sin embargo, y por el contrario, la mortalidad en fase de pupa se mantuvo en valores bajos, con una débil acción de los hongos entomopatógenos y del bombílido *Villa* sp.

Otro aspecto a resaltar, podría ser el elevado número de hiperparasitoides encontrado en la Sierra Calderona, afectando tanto a ooparasitoides como a los parasitoides larvo-pupales más relevantes. Esto quizá podría estar relacionado con la mayor resiliencia y madurez del ecosistema, ya que una mayor diversidad, podría implicar un complejo de hiperparasitoides más eficaz como parte integrante de los mecanismos homeostáticos del ecosistema forestal. También podríamos comentar la importancia de la sincronía de los ciclos de los diferentes enemigos naturales con los estadios susceptibles o diana. En este caso, la irrupción de factores ambientales como el clima o la calidad del alimento, que alterarían el ciclo fenológico de la procesionaria del pino, podrían llegar a tener una repercusión importante en las tasas de parasitoidismo global al desincronizar el ciclo del parasitoide de acuerdo con BUXTON (1990). Este aspecto fue muy evidente en el área de Las Umbrías, en donde la segunda generación de la especie *Phryxe caudata* coincidió con el período de enterramiento de las orugas; así, en años en los cuales el período de enterramiento se adelanta, la eficacia del taquinido disminuiría drásticamente.

Tal y como hemos podido constatar, los enemigos naturales pueden llegar a ser un factor crucial en la regulación de las poblaciones, sobre todo en las fases próximas a la culminación. La mortalidad producida por los ooparasitoides, junto con el impacto del taquinido *P. caudata* (en años en que la procesionaria del pino evoluciona con retraso) y el ataque de *V. brunnea* y *B. bassiana* sobre la fase hipogea del lepidóptero, pueden llegar a producir tasas de mortalidad en torno al 45%. Por otra parte, también pudimos comprobar la importancia en la acción de ciertos depredadores como los tetigónidos, lo cual constataría las observaciones de LIEBHOLD *et al.*, (2000), quienes consideran los depredadores como importantes agentes de mortalidad que intervienen de manera activa en las fluctuaciones de las dinámicas de los insectos forestales.

4.1 Un arsenal biológico al servicio de nadie. Elenco de especies.

El “modelo de lotería” sugiere que cualquier incremento en la abundancia de enemigos naturales aumentaría las probabilidades de tener agentes de control biológico eficaces (STIREMAN *et al.*, 2005). En nuestro caso, y tal y como hemos podido constatar, la procesionaria del pino ha estado sometida a la acción de numerosos antagonistas. Dicho complejo estuvo compuesto principalmente por insectos parasitoides que atacaron a todos los estadios de desarrollo del fitófago, con especies que se desarrollaron a expensas de los huevos, sobre las orugas y sobre las pupas. Todos estos agentes de control biológico jugaron un papel importante en las fluctuaciones periódicas de las poblaciones de procesionaria del pino, pero según lo observado durante el período de estudio, no pudimos atribuir a ninguno un papel determinante por su eficacia, ya que tanto las tasas de parasitoidismo como la composición en especies del complejo se mostraron muy variables, en función de los años y de los niveles de infestación. En este sentido, DÉMOLIN (1987) apunta que es muy raro que la acción

acumulada de todo el complejo de enemigos naturales supere el 60 % de la mortalidad, salvo en el caso de las esporádicas epizootias virales. Así, la mortalidad provocada por los enemigos naturales dependería principalmente de la gradación del hospedador y en parte podría reflejar sus fluctuaciones numéricas (BILIOTTI, 1956; GERI, 1983; DEMOLIN, 1987; BATTISTI, 1988).

Entre los trabajos más detallados acerca del estudio del complejo de enemigos naturales de *T. pityocampa*, BILIOTTI (1958) citó 17 especies de enemigos naturales (12 parasitoides primarios, 2 hiperparasitoides y 3 depredadores) y DÉMOLIN *et al.* (1987) citaron 12 especies de parasitoides primarios, 4 depredadores y 8 patógenos en el Oeste y Sur de Francia. TRIGGIANI *et al.* (1993) citaron 14 especies de enemigos naturales encontrados en el Sur de Italia (8 parasitoides primarios, 1 hiperparasitoide, 3 patógenos y 1 depredador), HALPERIN (1990) citó más de 30 especies de organismos atacando las poblaciones de *T. wilkinsoni* en Israel (7 parasitoides primarios, 16 depredadores y 10 patógenos). En nuestro caso, el elenco de especies de enemigos naturales en las montañas valencianas ascendió a 36 especies: 11 parasitoides primarios, 8 hiperparasitoides, 3 patógenos y 16 depredadores (12 de ellos observados de manera esporádica alimentándose de las poblaciones de la procesionaria del pino). El elenco de organismos fue importante tanto en las repoblaciones del interior valenciano como en la Sierra Calderona, por lo que pudimos estimar una importante acción de contención a lo largo de todo el período de seguimiento.

4.1.1 Patógenos.

La importancia de los entomopatógenos en el control de las poblaciones de la procesionaria del pino ya fue subrayada por GRISON & VAGO (1953), quienes también advirtieron el efecto que las epizootias podrían tener sobre el complejo de enemigos naturales, y viceversa. Así, mientras los depredadores y parasitoides podrían actuar como vectores de enfermedades, también podrían ver mermadas sus poblaciones por la acción de estos patógenos. Por ejemplo, si bien en el caso de las micosis, podrían llegar a afectar a todo el contingente de parasitoides que persisten remanentes en las pupas (BILIOTTI, 1959), en el caso de las epizootias víricas en L4 no se llegaría a alterar el normal desarrollo de las larvas de *P. caudata* (BILIOTTI, 1957).

Las orugas hacinadas en los nidos son muy susceptibles de ser atacadas por virus y bacterias dadas las características higrométricas y térmicas que puede manifestar el interior de éstos habitáculos, y a la persistencia de los cadáveres de orugas dentro del nido o en sus inmediaciones (ANDROIC, 1957; BILIOTTI, 1959; HALPERIN, 1990). La presencia de depredadores en el interior de las bolsas de seda o la actividad de los detritípagos (*Dermestes* sp.) podrían facilitar el contagio, y la crisis fisiológica que marca la muda de L4 a L5 podría favorecer la exteriorización de las enfermedades (BILIOTTI, 1959). Esto ocurriría principalmente hacia L3, coincidiendo con la estación lluviosa y sin que sus nidos sean completamente impermeables al agua. También durante el período hipogeo (desde los enterramientos a la pupación), las orugas serían susceptibles de ser afectadas por patógenos; este período podría durar unas 2-3 semanas, durante las cuales las condiciones de humedad y temperatura del suelo podrían ser óptimas para su desarrollo.

Las epizootias epigeas se harían más patentes hacia el cuarto estadio de oruga, en general, hacia finales del invierno. Los síntomas se podrían resumir en una alimentación débil, dejando prácticamente intactas las acículas afectadas (como en los primeros estadios), y el tejido de los nidos se descuida y pierden el aspecto blanco y cuidado de las colonias sanas (BILIOTTI, 1959). En nuestro caso, la epizootia observada en el área de La Jarilla durante el ciclo 1999-2000 podría responder a una inducción por estrés fisiológico, habida cuenta de que tanto los tratamientos fitosanitarios ineficientes, como las temperaturas próximas al umbral de frío durante ese invierno, pudieron debilitar a las orugas y desencadenar las condiciones idóneas para la aparición de este tipo de infecciones. Así, hacia el mes

de Febrero se pudo observar de manera masiva y repentina, como en los agregados de orugas comenzaron a aparecer cadáveres fijados a la superficie externa de los nidos, o colgando de las ramas por sus falsas patas abdominales. Las orugas manifestaron síntomas macroscópicos típicos de las enfermedades del “grupo Wilt” o poliedrosis, como melanización típica post-mortem, la flacidez y deformación del cuerpo por descomposición, o la lisis de los órganos interiores y oscurecimiento de la hemolinfa. Las virosis son fácilmente transmisibles por contacto con restos de orugas muertas por poliedrosis, y los cadáveres de orugas secas podrían permanecer virulentos como mínimo durante un año (VAGO, 1953). Las fases agudas de la epizootia se producirían de manera irruptiva en poblaciones con densidad poblacional alta, manifestando ciclos de 6-15 días de incubación. Las fases latentes de la poliedrosis se activarían en las orugas afectadas por la acción combinada de los factores ambientales (tasas de humedad elevadas, disminución de la aireación en la colonia, falta de drenaje en los nidos, etc.). Los cuerpos de inclusión resistentes actuarían como agentes de distribución y expansión de la enfermedad asegurando el desarrollo de nuevos episodios de epizootias y endozootias.

Tal y como ya apuntamos en varias ocasiones, la tasa de mortalidad provocada por una supuesta virosis en La Jarilla osciló entre un 70-90% de la población. Experimentos de laboratorio con *S. wilkinsoni* sobre orugas en L1 de *T. pityocampa* dieron mortalidades en torno al 27% (BILIOTTI *et al.*, 1962), y con *S. pityocampae* sobre orugas L3 de *T. wilkinsoni* dieron mortalidades de un 16% (HALPERIN, 1990). Este mismo autor citó en Israel dos virus aislados de orugas jóvenes, un virus de la poliedrosis citoplásmica y un virus de la poliedrosis nuclear de acuerdo con lo ya observado por HARPAZ *et al.* (1965).

En cuanto a los hongos entomopatógenos aislados en el presente estudio, las especies *B. bassiana* y *Verticillium* sp. se encuentran entre las más comunes dentro del complejo de agentes infecciosos de origen fúngico asociados a la procesionaria del pino (BILIOTTI, 1959; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1993; DULAURENT, 2010; SEVIM *et al.*, 2010) y a otras especies de lepidópteros plaga forestales (DRAGANOVA *et al.*, 2013). Tal y como apuntan GOETTEL *et al.* (1990) y BUTT *et al.* (2001), *B. bassiana* poseería un amplio espectro de hospedadores que incluiría en torno a 700 especies de artrópodos. POLOVINKO *et al.* (2010) encontró a esta especie dominando el complejo de hongos entomopatógenos en lepidópteros y coleópteros del oeste de Siberia, Primorsky Krai y Kyrgyzstan. Así, *B. bassiana* aparece como un agente causal de micosis en poblaciones naturales de *L. dispar* (7,2-13,5%), *M. neustria* (6,9-31%), *T. viridiana* (5,1-60,9%) y *Erannis defoliaria* (Clerck, 1759) (Lepidoptera, Geometridae) (37,5-60%). Las muertes por afecciones fúngicas se registraron principalmente en fase de oruga, y raramente en pupas. Por otra parte, también se pudo constatar infecciones por este hongo en imagos de *T. viridiana* y *Melitaea didyma* (Esper, 1778) (Lepidoptera, Nymphalidae), aunque muy esporádicamente (DRAGANOVA *et al.*, 2013). Las micosis constituirían una de las principales causas en el decrecimiento de la densidad poblacional de los lepidópteros, llegando a representar el 38,6% de todos los casos de mortalidad en insectos (BILIOTTI, 1959; DRAGANOVA *et al.*, 2013). La razón de la abundancia de *B. bassiana* como patógeno de *T. pityocampa* podría residir en que este hongo mora en el suelo y podría infectar fácilmente a las orugas, ya en estadios precoces, al realizar sus desplazamientos.

En Israel, HALPERIN (1990) constató una elevada eficacia de la especie *B. bassiana* en bosques de pinos maduros, alcanzándose tasas de mortalidad en fase de pupa próximas al 93%, frente a un 68% en masas más jóvenes. Así, en bosques de pinos de edad avanzada podría llegar a constituir el factor de mortalidad más relevante de todo el complejo de enemigos naturales, hecho que podría estar relacionado en parte con las importantes tasas de mortalidad evaluadas en el área de Las Umbrías durante el período de estudio. En Bulgaria, DRAGANOVA *et al.* (2013) citaron tasas de ataque en fase de oruga del 66,7%, mientras que TRIGGIANI *et al.* (1993) citaron tasas de ataque en Italia no superiores al 10% tanto en fase de larva como de pupa; sin embargo, en este último caso la acción interanual fue

constante y se mostró como una especie abundante en todos los biotopos estudiados. Por otra parte, las tasas de incidencia de la especie *Paecilomyces farinosus* no superaron el 4% de las pupas de la procesionaria del pino (TRIGGIANI *et al.*, 1993).

Aunque el número promedio de pupas por enterramiento fue considerablemente mayor en Las Umbrías que en Pla de l'Albercoquer, los altos niveles de incidencia de los hongos entomopatógenos, y en algunos casos de los parasitoides, acaecidas en las montañas del interior, redujeron de manera significativa el número de imagos fundadores. Por otra parte, comentar que si bien la duración del período estudiado no nos permite sacar conclusiones claras, sí que pudimos apreciar el impacto frecuente de los hongos entomopatógenos sobre las poblaciones de procesionaria del pino en Los Serranos, y la escasa importancia de estos mismos factores de mortalidad en la Sierra Calderona.

4.1.2 Insectos depredadores de huevos.

4.1.2.1 Tetigónidos oófagos.

Thyreonotus corsicus corsicus está distribuida por toda la Península Ibérica, Francia Meridional, Córcega y Marruecos. Su fenología se desarrolla desde el mes de mayo hasta noviembre dependiendo de las zonas, y puede ser localmente abundante. Al parecer presenta variaciones considerables de tamaño, siendo los individuos procedentes del litoral de mayor tamaño que los del norte y centro peninsulares (PINEDO-GURRÍA 1982). Por lo observado hasta ahora (PINEDO-GURRÍA, 1982; GÓMEZ *et al.*, 1991; PARDO-GONZÁLEZ, 1992), no parece ligada a ningún biotopo vegetal concreto. Por otra parte, *Steropleurus andalusius* constituye un endemismo ibérico que ha sido citado de Almería, Granada, Málaga y Murcia, por lo que los ejemplares resultaron, con toda probabilidad, primeras capturas en la provincia de Valencia. Esta especie ha sido encontrada principalmente sobre arbustos en colinas áridas (PEINADO DE DIEGO, 1990).

Los resultados obtenidos acerca de la variación de la tasa de depredación y de la época de ataque coinciden con lo obtenido, respectivamente, por LEDESMA (1971) y por DÉMOLIN & DELMAS (1967). La actividad depredadora de ambas especies se inició hacia la primera mitad del mes de julio, aunque con tasas de incidencia muy bajas. Estos primeros ataques los llevarían a cabo principalmente en fase de ninfa, ya que en esta época del verano la mayor parte de la población de tetigónidos todavía no habría completado su desarrollo, tal y como pudimos corroborar con las observaciones de campo y a partir de los individuos que entraron en las trampas de feromonas. Sin embargo, fue hacia la primera mitad del mes de agosto cuando los tetigónidos manifestaron una actividad depredadora importante. Este hecho coincidió con la época de eclosión de las orugas de L1. Así, ambas especies de ortópteros creemos que podrían haber atacado tanto las puestas de huevos como las colonias de orugas próximas al lugar de puesta. Aunque en una pequeña proporción (alrededor de un 3-5% de puestas siguieron siendo atacadas después de la eclosión de las orugas), la incidencia de los tetigónidos pareció disminuir claramente hacia finales de agosto, estabilizándose el número total de puestas atacadas en un 25-30%, y coincidiendo con la culminación del período de eclosión de las orugas. La actividad depredadora de ambas especies se prolongó hasta el mes de octubre actuando sobre las colonias de orugas en estadios L1 y L2, de acuerdo con lo observado por MONTOYA & HERNÁNDEZ (1991) y LÓPEZ-SEBASTIÁN (2002). Esto podría estar facilitado quizá por el hecho de que los "protonidos" de cohesión o estructurales de los primeros estadios de desarrollo del lepidóptero plaga son muy vulnerables. Después, su actividad descendió tal vez debido, por una parte, a que sería en esta época cuando las colonias de orugas L3 comienzan a establecer sus nidos de invierno y, por otra, a que las temperaturas en las áreas de montaña prospectadas se harían cada vez más limitantes para la actividad del depredador, sobre todo por la noche.

En adición, el comportamiento marcadamente arborícola de los tetigónidos en los meses de pleno estío podría aumentar su eficacia a la hora de poder explotar el recurso "puestas de huevos", debido a la coincidencia espacio-temporal de la plaga con el depredador. Así, sus migraciones hacia los árboles podrían estar inducidas, bien por cuestiones microclimáticas locales, tal y como apuntan DÉMOLIN & DELMAS (1967), o bien por un posible cambio de preferencias tróficas inducido por el reconocimiento de ciertos semioquímicos en el ambiente emitidos por las puestas de huevos, tal como la feromona sexual de *T. pityocampa* (LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2004b). Teniendo en cuenta su abundancia, los niveles de depredación estimados, y la incidencia episódica de sus ataques, hemos de considerar a estos ortópteros como entomófagos muy interesantes a la hora de jugar un rol como "factor de contención" de la dinámica poblacional de *T. pityocampa* en las sierras del interior de la provincia de Valencia.

4.1.2.2 *Crematogaster scutellaris*.

Crematogaster scutellaris es una especie de formícido con distribución típicamente mediterránea, aunque puede llegar hasta el centro de Europa y Asia Occidental, (LEPINEY & MIMEUR, 1932; SACCARDY, 1937, 1938; BERNARD, 1944; NATIVIDADE-VIEIRA, 1956; CASEVITZ-WEULERSSE, 1972). Este formícido presenta una gran variabilidad en su comportamiento nidificador, ya que puede instalar sus nidos en diferentes cavidades y estructuras, e incluso en muros de piedra (FOREL, 1875; SOULIE, 1956, 1961; BONNEMAISON, 1965). Sus nidos son elaborados con un material adaptable compuesto por madera masticada y elementos terrosos. La fundación de la colonia es de tipo independiente, es decir, llevada a cabo por la hembra sin ayuda de obreras u otras hembras, y las sociedades pueden vivir seguramente varias decenas de años en la naturaleza. Las obreras no son capaces de poner huevos reproductores, probablemente como efecto de la capacidad inhibidora de la reina (CASEVITZ-WEULERSSE, 1991).

El régimen alimenticio de *C. scutellaris* ha sido poco estudiado. Aunque busca preferentemente melaza de áfidos y cóccidos (MARTELLI & ARRU, 1958; BERNARD, 1968), también se sabe que incluye en su dieta artrópodos vivos o muertos (REDOLFI *et al.*, 1999). VILIAGRAN *et al.* (1992) dan más detalles e indican que este formícido se alimentaría sobre todo de líquidos azucarados y que alrededor de 1/5 de su dieta estaría constituida por partículas sólidas (restos de artrópodos en un 46%, fundamentalmente). Estos mismos autores señalan también, que los huevos representan una parte mínima de su alimentación (tan solo 8 casos entre 1375), que la máxima actividad de recogida de partículas sólidas se produce en mayo disminuyendo progresivamente hasta noviembre, que el máximo de partículas líquidas se produce en junio siendo la gráfica de la recolección de alimento líquido más abrupta que la del sólido, y que los tamaños transportados son en general muy inferiores al peso de la hormiga.

Durante los meses de agosto y septiembre, *C. scutellaris* se mostró muy abundante y fue posible observar con frecuencia sus pistas de recolección, que se extendieron a grandes distancias de la colonia y formaron columnas bien definidas de acuerdo con SOULIE (1962). Asimismo, fue habitual su localización en el interior de las trampas de feromonas de tipo "G", colocadas sobre las ramas de los árboles y empleadas para la captura de imagos de la procesionaria del pino, de donde se llevaban restos de mariposas muertas. Algo similar, pudo observar BILIOTTI (1958) quien citó a esta especie como depredadora de imagos recién emergidos de los enterramientos. Un promedio del 27,5% (Rango = 8,5-55%) de las puestas recolectadas manifestaron indicios del ataque por parte de estas hormigas, llegando a dejar al descubierto en algunos casos más de 1/3 de su longitud, y afectando principalmente a las porciones basal y apical de éstas. Este comportamiento respondería al intento de las hormigas por acceder a los huevos y depredarlos, reconociendo una posible fuente de alimento en la puesta de la procesionaria del pino. En los casos en los que pudimos observar que el corion de los huevos llegaba a ser perforado por la actividad masticadora de las hormigas, lo hizo de manera selectiva atacando a los

ooparasitoides desarrollados en su interior. Por otra parte, la depredación también ocurrió mientras los microhimenópteros ovipositaban, al ser atacados de improviso, tal y como pudimos observar en varias ocasiones. Dado que la mayor parte de la población de ooparasitoides son hembras (especies telitócicas), y que éstas poseen un contingente importante de huevos en su abdomen desde el mismo instante de su eclosión, *C. scutellaris* podría llegar a explotarlas como recurso proteico. Por otra parte, las puestas desprovistas de escamas son más fácilmente parasitadas por los microhimenópteros oófagos, que justo en esa época manifiestan su máximo de actividad. Esto podría suponer, de manera indirecta, que las tasas de ooparasitoidismo se vieran incrementadas de manera sensible, y que a lo largo de los 35-40 días que dura el desarrollo embrionario de *T. pityocampa* en estas masas forestales el efecto complementario de los himenópteros podría incrementar la mortalidad de la plaga en fase de huevo. Esta acción todavía podría ser más marcada en épocas de alto nivel de infestación, en donde la densidad de puestas en el pinar fuera importante, y por tanto las hormigas podrían acceder a los huevos con mayor frecuencia. Sin embargo, y aunque se ha podido observar a los ooparasitoides actuando sobre las puestas mientras las hormigas pelaban la cubierta de escamas, es posible que también pudieran aparecer interferencias entre los himenópteros, y pudiera influir negativamente en la actividad de puesta. La evaluación de las tasas de parasitoidismo de las diferentes especies de microhimenópteros oófagos sobre puestas peladas e intactas, y el estudio de las preferencias alimenticias de *C. scutellaris*, podrán aportar en un futuro algún dato esclarecedor al respecto de esta especial relación tritrófica.

4.1.2.3 *Holcogaster weberi*.

Aunque se tienen datos sobre el impacto mostrado por algunas especies de chinches (DÉMOLIN & DELMAS, 1967; LEDESMA, 1971; HALPERIN, 1990; TSANKOV *et al.*, 1996a; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2004a, 2004b), hasta ahora se desconocía que los hemípteros actuasen como depredadores de los huevos de esta polilla. Los pentatómidos constituyen una de las mayores familias de las denominadas “chinches escudo”, con un total de más de 4.100 especies en el Mundo (PANIZZI *et al.*, 2000). Los adultos se caracterizan por tener el cuerpo fuertemente esclerotizado y de forma ovalada, el escutelo es grande y triangular, las tibias suelen estar desprovistas de espinas, y los tarsos constan de tres tarsómeros (DOLLING, 1991). Las ninfas son habitualmente redondeadas y, a menudo, dotadas de brillante colorido. La mayor parte de las chinches de esta familia son fitófagas y suelen preferir frutos inmaduros y semillas. Tan solo los miembros de la subfamilia Asopinae son claramente depredadores principalmente de larvas de Lepidoptera, Coleoptera e Hymenoptera (SCHUH & SLATER, 1995); incluso debido a la lentitud de sus movimientos, DOLLING (1991) los denomina “tímidos depredadores”.

El género *Holcogaster* Fieber, 1860, se caracteriza por presentar una marcada protuberancia a modo de collar en el margen anterior del pronoto y un surco longitudinal en los esternitos abdominales 3 al 5. En 1964 fue revisado por WAGNER y, atendiendo básicamente a rasgos de la genitalia masculina, describió la especie *weberi* sobre ejemplares de Menorca. Posteriormente, ha sido citado de varias localidades de la costa mediterránea, de Los Monegros (RIBES *et al.*, 1997; RIBES & RIBES, 2001), de Madrid y Zaragoza (DE LA FUENTE, 1973), y de las Lagunas de Ruidera (VÁZQUEZ & PARÍS, 1986). Se trata pues de un endemismo iberobaleár. Se ha encontrado sobre *Juniperus phoenicea* (WAGNER, 1964; RIBES *et al.*, 1997) y *P. halepensis* (RIBES *et al.*, 1997). Nuestros ejemplares se ajustan a los caracteres establecidos para esta especie según su autor, pero existe una opinión bastante generalizada de que las cuatro especies propuestas por WAGNER en 1964 deben ser objeto de una revisión más profunda (RIBES *et al.*, 1997). Hasta el momento, se desconoce la mayor parte de aspectos de su biología, aunque parece que pasa el invierno en estadio de adulto (RIBES, 2004).

Aunque se desconoce la explicación sobre la existencia de huevos de procesionaria del pino que aparecen vacíos sin haber sido previamente parasitados por insectos (TSANKOV *et al.*, 1996; SCHMIDT *et al.*, 1997; MIRCHEV *et al.*, 2004), nos planteamos la posibilidad de que ello se podría deber a la acción de chinches depredadoras, tal y como postularon previamente SCHMIDT *et al.* (1997a). Al igual que pasa con la mayoría de heterópteros, *H. weberi* huyó cuando se la molestaba o se dejó caer al suelo. Sin embargo, resulta bastante probable que, tras encontrar una puesta de procesionaria del pino, esta especie permaneciera en las inmediaciones, frecuentándola posteriormente para alimentarse y refugiarse en el follaje próximo; este hecho fue constatado al observar ninfas sobre las mismas puestas durante varios días seguidos. A partir de la primera mitad de octubre, *H. weberi* dejó de frecuentar las puestas al haber eclosionado casi en su totalidad. Por su parte, la ausencia de individuos durante el año 2001 pudo ser debido al bajo nivel de infestación que mostró la polilla plaga en los lugares de estudio. Al parecer, la actividad reproductora de *H. weberi* se iniciaría entre los meses de abril-mayo, período en el que ya se encontraron puestas no eclosionadas del heteróptero. Incluso acontecerían varias generaciones estivales, por haberse localizado más puestas con similares características en julio y agosto. Por su parte, la acción depredadora de esta chinche se desarrollaría durante septiembre y octubre, pudiéndose comportar como un oófago no específico (hecho que hemos podido corroborar al ver individuos de esta especie alimentándose de huevos de otros chinches pentatómidos).

4.1.3 La importancia del complejo de ooparasitoides.

En las diferentes regiones de la cuenca mediterránea, los ooparasitoides juegan un papel fundamental en el control natural de las poblaciones de *T. pityocampa*, al conseguir reducir el nivel de plaga, y consecuentemente el daño sobre la planta hospedadora (BILIOTTI, 1958; KAILIDIS, 1962; MASUTTI 1964; GARCÍA-FUENTES, 1965; TIBERI, 1978b). Estos umbrales de control biológico se muestran muy variables según las condiciones del medio y la época del año, pudiéndose alcanzar en caso óptimo niveles elevados de parasitoidismo (TIBERI, 1983; GERI, 1983). En este caso, las altas tasas de incidencia que se pueden llegar a producir en años favorables podrían poner en peligro la integridad de los agregados de orugas desde el mismo inicio del ciclo fenológico (TIBERI, 1978a).

En nuestro caso, las tasas promedio de ooparasitoidismo oscilaron entre un 10,03-11,96% para Los Serranos-Rincón de Ademuz, y un 23,93% para la Sierra Calderona. Si comparamos estos resultados con los obtenidos a lo largo y ancho de la cuenca mediterránea por otros autores, podemos observar que las tasas de incidencia en el interior valenciano corroborarían las obtenidas en otras áreas de la Península Ibérica y Francia (en torno al 10-15%), y sin embargo, las tasas de ataque en la Sierra Calderona se situarían en valores promedio más propios del norte de África y del Mediterráneo oriental (en torno al 20-25%) (Figura 87).

SCHMIDT *et al.* (1999) citaron tasas de parasitoidismo que van del 11,3 al 31,2% obtenidas después de muestrear diversas regiones de la Península Ibérica. Para las Islas Baleares, ALEMANY *et al.* (1994) citaron un parasitoidismo global en torno al 7,39-11,98%. En Cataluña, PUJADE-VILLAR (1986) encontró tasas de parasitoidismo entre el 6,3-18,7%. No obstante, se consideran habituales para nuestro país valores medios comprendidos entre el 20-60% (CEBALLOS & SÁNCHEZ, 1962; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991). En otras zonas de la cuenca mediterránea, las tasas medias de parasitoidismo observadas oscilaron entre el 6-50% (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008).

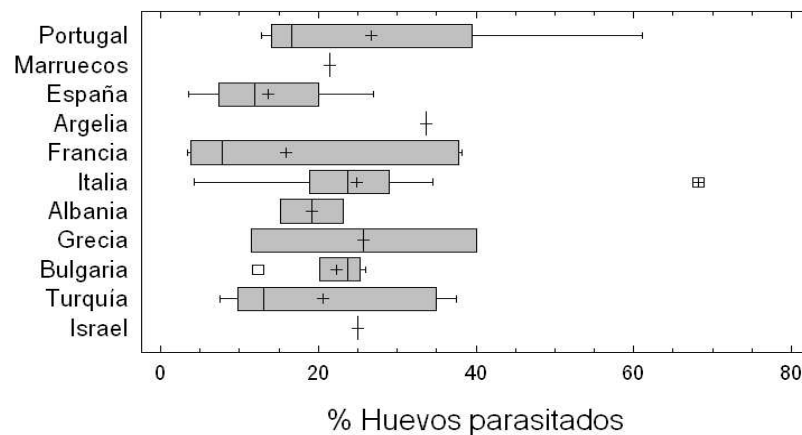


Figura 87. Tasas de ooparasitoidismo en la cuenca mediterránea y áreas adyacentes.

Si bien las diferencias en los niveles promedio de parasitoidismo observados en el Mediterráneo a lo largo del gradiente Oeste-Este no fueron significativas, sí que se pudo observar un cierto relevo en la dominancia del complejo de especies; así, mientras *B. servadeii* tendió a ser la especie dominante en la porción occidental, *O. pityocampae* lo fue en la porción oriental (Figura 88) (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008). Por otra parte, el ooparasitoidismo fue más acentuado en las masas forestales de distribución continental que en las masas insulares, siendo en ambos casos *B. servadeii* la especie más frecuente. Tal vez, la “reciente” aparición de la plaga en gran parte de islas del Mediterráneo (Mallorca [año 1950], Menorca [1972], Cabrera [1973], Ibiza [1976], Cerdeña [año 2006], Formentera [2007], etc.) podría ser el motivo de los bajos niveles de incidencia del complejo de antagonistas en fase de huevo, y de la elevada frecuencia de *B. servadeii* en estos ambientes (ALEMANY *et al.*, 1994; LUCIANO *et al.*, 2007; SÁNCHEZ, 2008).

Las especies más frecuentes en toda la cuenca mediterránea fueron *O. pityocampae* y *B. servadeii*, mientras que *T. embryophagum* y *A. bifasciatus* se mostraron menos abundantes (BILIOTTI, 1958; MASUTTI, 1964, 1966; NUCIFORA, 1974; BATTISTI, 1986; TIBERI, 1978a, 1984; TIBERI & ROVERSI, 1987; HALPERIN, 1990b; TIBERI, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1993; KITT & SCHMIDT, 1993; TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b; AVCI, 2000; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002). *Ooencyrtus telenomicida* tan sólo se pudo encontrar en Apulia (Foggia, Italia), actuando con bajas tasas de parasitoidismo (TIBERI, 1983); *Pediobius* sp. y *P. bruchicida* fueron esporádicos en Bulgaria (MIRCHEV *et al.*, 1998), al igual que ocurrió con *Macroneura* sp. en Apulia (Taranto, Italia) (TRIGGIANI *et al.*, 1993). Sin embargo, la abundancia relativa de estos calcídidos varió regionalmente; así, en el Norte de Grecia *B. servadeii* fue la especie dominante, mientras que en la franja sur *O. pityocampae* se mostró tan abundante como el eulófido (BELLIN *et al.*, 1990). En la antigua Yugoslavia, *B. servadeii* se mostró como el oófago dominante (MIHAJLOVIC *et al.*, 1997). En Albania, *B. servadeii* fue más abundante en zonas montañosas (1400 m), mientras que estableció una codominancia con *O. pityocampae* en cotas de menor altitud (TIBERI & LAÇEJA, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1999). En Bulgaria, el porcentaje de *O. pityocampae* fue equiparable al de *B. servadeii* (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b, 1998), obteniéndose para Italia resultados similares (TIBERI, 1990). En Israel, *O. pityocampae* fue el antagonista oófago dominante (KITT & SCHMIDT, 1993),

mientras que en Argelia y Marruecos, *B. servadeii* fue la especie de ooparasitoide más abundante (TSANKOV *et al.*, 1995; SCHMIDT *et al.*, 1997a) (Figura 89).

En nuestro caso, el complejo de ooparasitoides estuvo constituido por 2-5 especies actuando conjuntamente. La efectividad interanual de las diferentes especies fluctuaron según el estado dinámico de la plaga, pudiéndose alcanzar picos de mortalidad entre el 40-45% de los huevos en años de coincidencia con la fase de culminación o el inicio de la fase “retrogradativa” (MASUTTI, 1964; BATTISTI, 1986). La diversidad de situaciones respecto a la presencia o ausencia de las diferentes especies en los hábitat mediterráneos estudiados hasta hoy, es algo contrastado en multitud de estudios (TIBERI, 1978a, 1979b; BENIGNI & BATTISTI, 1999; TRIGGIANI *et al.*, 1993), y en los cuales se ha podido constatar que la dominancia interespecífica dependería de múltiples factores tales como la edad de la masa forestal, la localización (altitud y latitud) y el nivel de desarrollo de la población del hospedador principalmente (TIBERI, 1990). Los patrones expuestos por TIBERI & ROVERSI (1987) y TRIGGIANI *et al.* (1993) de acuerdo con la distribución altitudinal de las diferentes especies de ooparasitoides (*O. pityocampae* y *T. embryophagum* más montanos y *B. servadeii* más litoral), y a sus preferencias térmicas (los primeros mostrarían poca tolerancia a las temperaturas por encima de 30°C) no quedarían del todo bien establecidos (LAÇEJA & TIBERI, 1999; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002). Así, en nuestro caso, *B. servadeii* fue encontrado dominando el complejo de ooparasitoides en la zona más continental y de mayor altitud (Loma Valluenga, 1300-1500 m), y en el área de menor altitud (Pla de l’Albercoquer-Corral de Pija, 300 m). Por otra parte, *O. pityocampae*, aunque más abundante en las repoblaciones del interior, también se mostró muy activo en los pinares termomediterráneos. Finalmente, *T. embryophagum* siempre estuvo asociado a las masas forestales del interior, y en ningún caso pudimos aislar esta especie en masas forestales de carácter más litoral. Estas observaciones constatarían los resultados obtenidos en la antigua Yugoslavia, Italia o España, y en donde se reportó que este parasitoide tendría gran incidencia a partir de cotas de altitud medias (600-800 m), especialmente en repoblados de pinos jóvenes (ANDROIC, 1956; MASUTTI, 1964; GARCÍA-FUENTES, 1965; TIBERI, 1978a).

Tal y como ya indicamos anteriormente, la composición en especies del complejo de ooparasitoides y su acción reguladora podría derivar de la ubicación, el tipo y la estructura de la masa forestal (MASUTTI, 1964). Se ha podido constatar en Italia que mientras *O. pityocampae* fue más abundante en áreas montanas del interior de la Toscana y Abruzzo (no registrándose tasas de parasitoidismo superiores al 10%), *B. servadeii* siempre se mostró más activo en los pinares de carácter litoral, llegando a tasas próximas al 66% y manifestando una capacidad de búsqueda del 100% (TIBERI, 1978a, 1978b). Así, las especies de *Pinus* en masas mixtas, ejercerían diferentes influencias sobre los ooparasitoides durante la fase de localización y ataque de las puestas de la procesionaria del pino (Figura 90). Los niveles de parasitoidismo hallados en puestas de huevos recolectadas sobre *P. pinaster* fueron más elevados que los obtenidos sobre *P. insignis* (24,9% y 18,6%, respectivamente) (TIBERI, 1984). Estas diferencias se manifestaron a densidades de puesta bajas (menos de 3 puestas por árbol) y fue más plausible en la especie *O. pityocampae* que en el resto de ooparasitoides. Por otra parte, las tasas de parasitoidismo más altas se obtuvieron sobre *P. halepensis*, seguido de *P. pinaster*, *P. pinea* y *P. insignis*, siendo éstas las especies de pinos menos preferentes para la especie plaga. A este respecto, el parasitoidismo observado en las masas forestales de *P. halepensis* fue siempre más importante que el encontrado sobre masas de *P. nigra* subsp. *salzmannii*, aunque se evidenciaron diferencias interanuales significativas en las tasas de incidencia específicas que podrían indicar claramente el aporte de otros factores a dicha variabilidad (altitud, estructura de la masa, etc.).

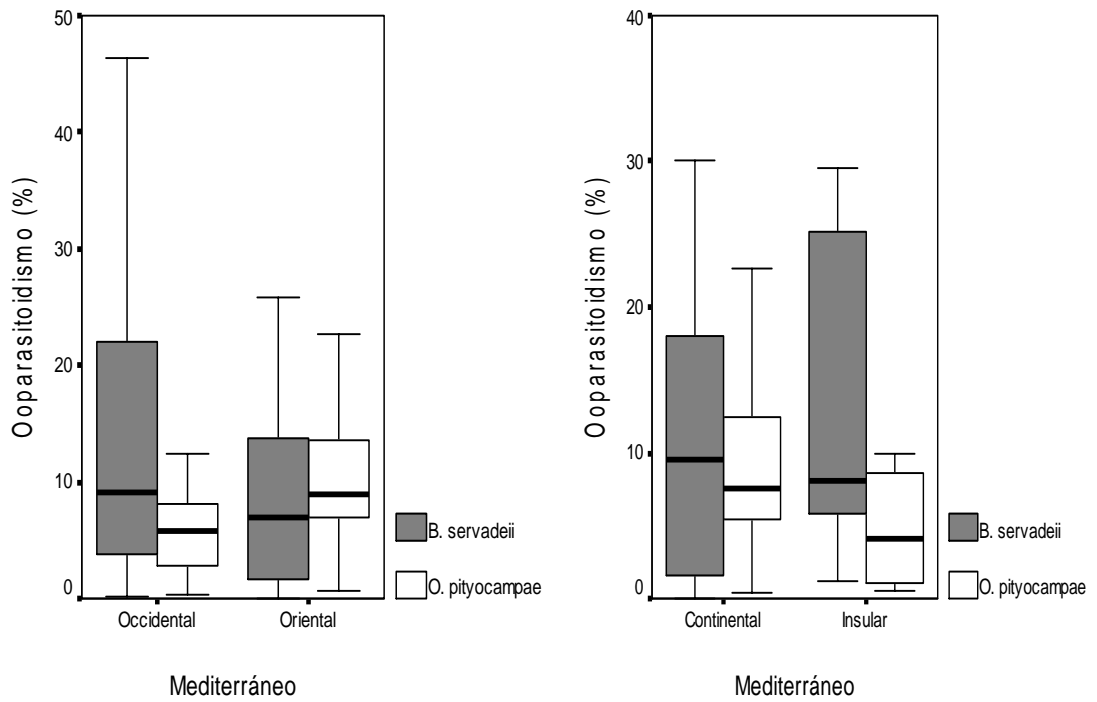


Figura 88. Incidencia del ooparasitoidismo en el Mediterráneo según aspectos geográficos.

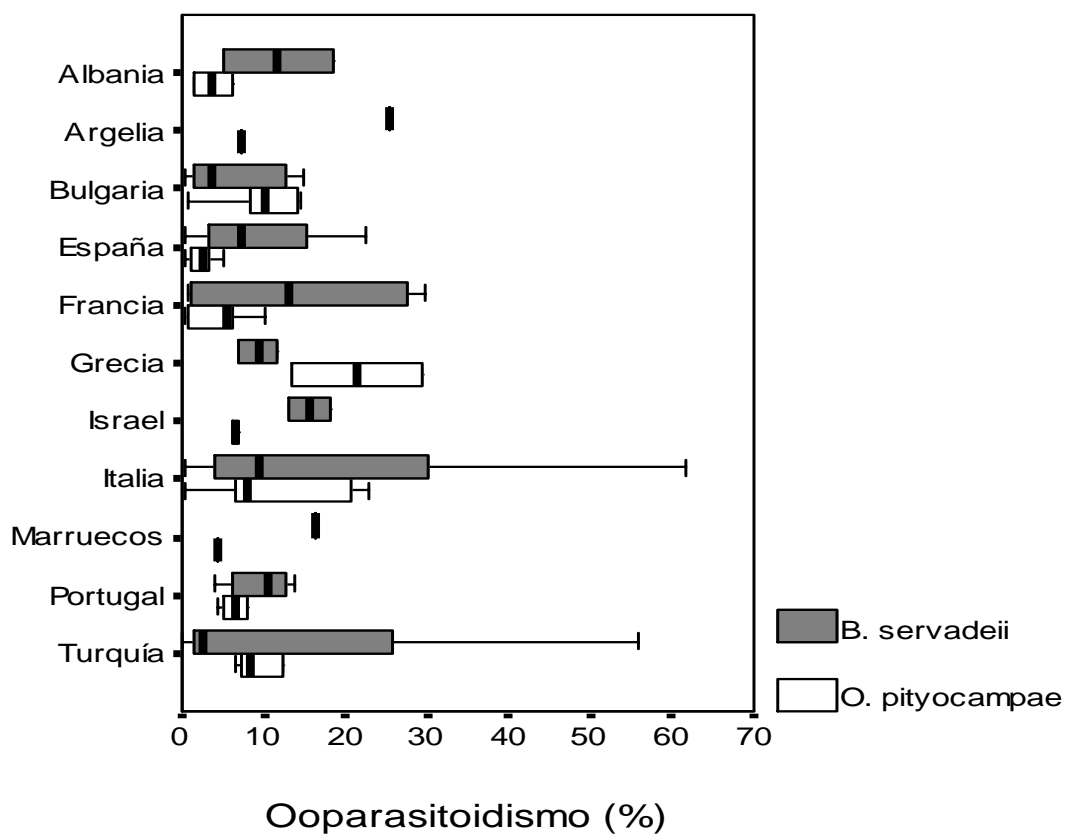


Figura 89. Tasas de parasitoidismo de las dos especies más relevantes del complejo en la cuenca mediterránea.

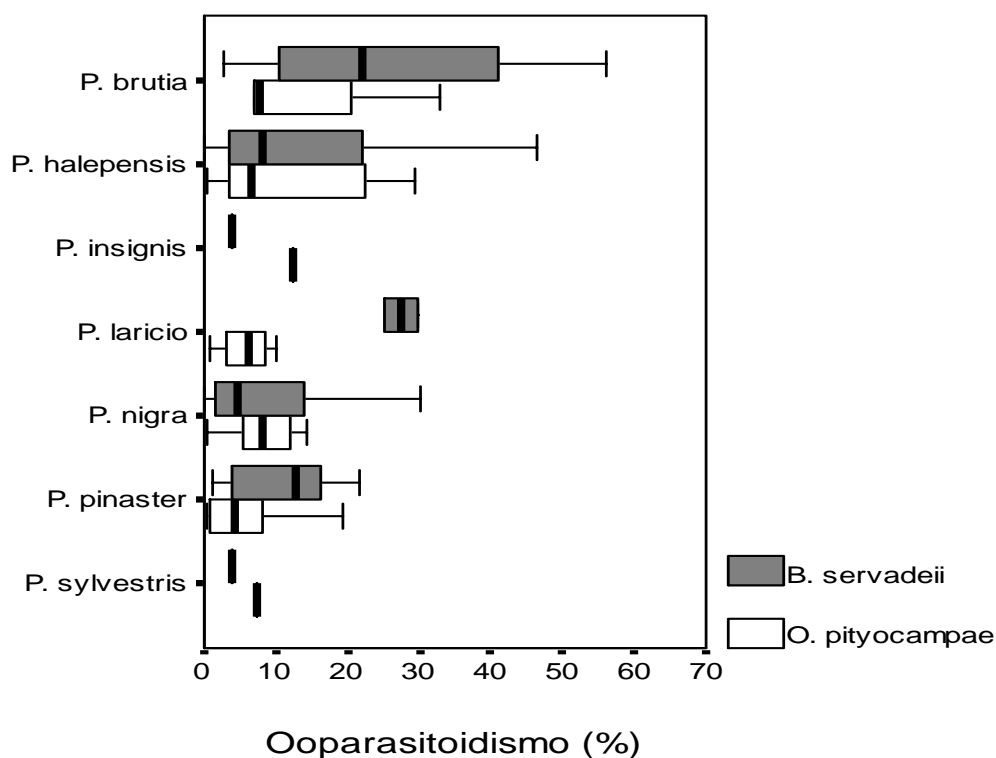


Figura 90. Porcentajes de ooparasitoidismo según la especie de pino hospedador en la cuenca mediterránea.

Por otra parte, los ooparasitoides podrían mostrar cierta afinidad por las puestas ubicadas a diferentes niveles dentro la copa de los pinos (TSANKOV, 1972; WESELOH, 1972; TIBERI, 1984). Así, las puestas situadas entre 3-5 metros del suelo fueron las más atacadas por los microhimenópteros, a pesar de su limitada capacidad de vuelo (TSANKOV, 1972); *O. pityocampae* fue más abundante en el rango de 3-5 m, *B. servadeii* en el rango de 2-5 m, y *T. embryophagum* aumentó su actividad con la altura, siendo más abundante en las puestas situadas hacia el sector apical del pino. La distribución en el plano vertical de los ooparasitoides podría estar claramente influenciada por la concentración de puestas en la copa y por la especie de pino, además de que las kairomonas podrían jugar un papel crucial en la localización del hospedador (VINSON, 1975, 1976; BATTISTI, 1986). Sin embargo, en nuestro caso, no pudimos constatar ninguna distribución significativa (a lo largo del plano vertical de los árboles) de las diferentes especies de ooparasitoides implicadas; la tendencia fue a concentrarse en el segmento de altura con mayor proporción de puestas independientemente de la especie de microhimenóptero, de la especie de árbol y del biotopo. En cuanto a la distribución de los ooparasitoides en la masa forestal, las tasas más altas se suelen registrar en los sectores Sur y Este, siendo también los preferidos por el lepidóptero para la puesta (TSANKOV, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993). Estas observaciones fueron más significativas para *O. pityocampae* que para *B. servadeii*. Además, esta distribución podría estar influenciada por un efecto atrayente de los huevos (rastros de feromona), estando la habilidad de búsqueda del encirtido aparentemente más desarrollada que en el resto de ooparasitoides (BATTISTI *et al.*, 1988). En sucesivos estudios de campo, *O. pityocampae* siempre parasitó más puestas en condiciones de abundancia del recurso "huevos", mientras que *B. servadeii* pareció ser más eficaz en situaciones de baja densidad. Por otra parte, TSANKOV (1990) constata una

mayor eficacia de *B. servadeii* sobre puestas distribuidas en agregados, y BATTISTI (1989) nos habla de la tendencia del eulófido por mostrar un comportamiento “agregativo”, lo cual podría explicar las altas tasas de parasitoidismo que esta especie fue capaz de mantener en situaciones de escasez de puestas.

En las montañas del interior de la provincia de Valencia, *O. pityocampae* y *B. servadeii* fueron las especies de ooparasitoides más abundantes, seguidas de *T. embryophagum*. Así, *Ooencyrtus pityocampae* se mostró como el microhimenóptero más eficiente en todas las zonas, excepto en Loma Valluenga y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, en donde *B. servadeii* fue más abundante. De acuerdo con lo expuesto anteriormente, el encírtido se mostró como el oófago más frecuente y eficaz en los pinares de montaña. Sin embargo, la aparición de *B. servadeii* como especie dominante en Loma Valluenga podría tener relación, en primer lugar, con los ritmos de respuesta de los ooparasitoides a las variaciones de densidad de la plaga, y en segundo lugar con la naturaleza y estructura del biotopo. Debido a que el eulófido se comportaría como un monófago específico de *T. pityocampa*, mostrándose bien sincronizado con el ciclo de su hospedador (HALPERIN, 1990a; BATTISTI *et al.*, 1993), podría ser capaz de mantener los niveles de parasitoidismo durante los periodos de latencia de la plaga, y cuando el recurso “huevos” fuese escaso; por otro lado, *O. pityocampae* podría desviar su acción hacia otros huéspedes alternativos. Cuando la densidad de población de plaga avanza en su evolución gradológica, y los recursos aumentan, *O. pityocampae* se mostraría como una especie oportunista, siendo capaz de aumentar su tasa de parasitoidismo más rápidamente que *B. servadeii*. Así, en Loma Valluenga, con un grado de infestación bajo, y con tasas de parasitoidismo globales también bajas, *B. servadeii* se mostró como el parásito más eficiente, mientras que en las zonas restantes de Los Serranos, en donde los grados de infestación de la plaga fueron más altos, y las tasas de parasitoidismo consecuentemente más elevadas, *O. pityocampae* pasó a ser la especie dominante dentro del complejo de ooparasitoides en estudio. Por otra parte, y según las observaciones de MASUTTI (1964), masas forestales coetáneas y uniformes (como sería el caso de repoblaciones artificiales) podrían favorecer la búsqueda de puestas por parte de *O. pityocampae* (zonas 2, 3 y 4), y masas naturales o de regeneración espontánea, con una evidente discontinuidad en la cubierta arbórea, frecuentemente interrumpida por claros más o menos extensos (Loma Valluenga y Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija), podrían favorecer los niveles de incidencia de *B. servadeii*.

4.1.3.1 Período de eclosión y diapausa.

La diapausa en los microhimenópteros ooparasitoides de la procesionaria del pino podría atribuirse a factores genéticos propios, a factores ecológicos que actúan sobre el huevo, o a factores genéticos inherentes al hospedador y que podrían determinar el inicio de la diapausa (GARCÍA-FUENTES, 1965). Sin embargo, la edad del hospedador no pareció tener influencia en la determinación de la diapausa en los ooparasitoides (BILIOTTI, 1958; MASUTTI, 1964; TSANKOV, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993), siendo todos los estadios embrionarios del hospedador viables para el parasitoidismo. Por otra parte, BATTISTI (no publicado) postula que la diapausa en *O. pityocampae* también podría estar inducida por hiperparasitoidismo o autoparasitoidismo; así, los individuos nacidos en otoño podrían desarrollarse como hiperparasitoides, quedando en diapausa prolongada hasta la primavera siguiente.

Para todas las especies de ooparasitoides halladas en los diferentes muestreos, el contingente de eclosiones post-diapausa (P2) fue más importante que el del período prediapausal (P1). SCHMIDT *et al.* (1999), encontraron en la Península Ibérica resultados muy variables dependiendo de las especies de calcídidos, y de las regiones muestreadas. Si tenemos en cuenta los trabajos realizados en otras áreas del Mediterráneo, podemos observar que la tendencia general es que *B. servadeii* muestre tasas de eclosión considerablemente más altas (o equiparables) en el segundo período que en el primero, mientras que *O. pityocampae* mostraría tasas de eclosión más importantes durante el primer período

(SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b; MIRCHEV *et al.*, 1999; TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b; KITT & SCHMIDT, 1993).

La ruptura de la diapausa se produce bien entrada la primavera (mayo-junio). La eclosión de los imagos podría producirse por un estímulo endocrino inducido por “agentes iniciadores” tales como la luz y la temperatura (TRUMAN *et al.*, 1981; KARPOVA & REZNIK, 2002; KARPOVA, 2006). Como en la mayoría de insectos, se ha podido constatar en diferentes especies de himenópteros ooparasitoides la existencia de ritmos de eclosión endógena. Este ritmo circadiano puede estar sincronizado con el termoperíodo o el fotoperíodo, de tal manera que el máximo de emergencia normalmente ocurre próximo al comienzo de la termofase o la fotofase (ROUNBEHLER & ELLINGTON, 1973; FORSSE & SMITH, 1991; DAHIYA *et al.*, 1993; CORRIGAN *et al.*, 1995; POMPANON *et al.*, 1995). La eclosión ocurriría durante las primeras horas de la mañana, como en otras especies de insectos diurnos (RUBERSON *et al.*, 1988; POMPANON *et al.*, 1995). Este momento de eclosión podría tener varias ventajas como la humedad ambiental más alta que podría facilitar la eclosión o reducir una posible deshidratación (LANKINEN, 1986), permitir a los parasitoides iniciar su actividad reproductiva inmediatamente (inicio de la fotofase), reduciendo la probabilidad de morir antes de reproducirse (POMPANON *et al.*, 1995), y evitando la depredación al aparecer en horas con una actividad de depredadores todavía baja. Sin embargo, algunas especies como *T. embryophagum* poseen ritmos de eclosión que se caracterizan por ser impredecibles, hecho que podría tener un importante valor adaptativo en áreas con cambios súbitos de los factores ambientales, como en zonas de montaña (RIIHIMAA, 1996; LANKINEN & RIIHIMAA, 1997). Esto podría suponer una clara facultad adaptativa en su carácter pionero a la hora de seguir las invasiones de la procesionaria del pino hacia nuevas áreas (ZOVI *et al.*, 2006).

Los períodos de eclosión de los diferentes ooparasitoides suelen ser un indicativo claro de sus hábitos alimenticios. La especie *T. embryophagum* eclosionó hacia principios de primavera, coincidiendo con el período de activación de gran parte de la entomofauna en los bosques en estudio. Dada la acusada polifagia que muestra esta especie (ODER & KILINÇER, 1996; DOUMANDJI-MITICHE, 1986; DOUMANDJI-MITICHE & IDDE, 1986), es de esperar que permanezca en el ámbito forestal atacando los huevos de otras muchas especies de insectos hasta el período de puesta de *T. pityocampa*, época en la cual pasaría a explotar dicho recurso con tasas de incidencia que variarían según la densidad de las puestas en el bosque, pero siempre de poca importancia comparadas con el resto de ooparasitoides del complejo.

Las poblaciones de *O. pityocampae* eclosionaron casi por completo hacia los meses de abril-junio, época en la cual las puestas de *T. pityocampa* aún no estaban presentes en las áreas de estudio, lo que nos llevó a pensar en una posible estrategia polífaga. Según pudimos constatar tanto en las áreas del interior valenciano como en la Sierra Calderona, *Ooencyrtus pityocampae* atacó a lo largo de los meses de mayo y junio las puestas de diversas especies de pentatómidos, bien sobre las acículas de los pinos, bien sobre otras plantas que crecen en los linderos y en los claros del bosque. Es en esta época cuando las poblaciones de chinches proliferan abundantemente en estas áreas de montaña, constituyendo sus puestas un recurso importante. Hacia los meses de julio y agosto, esta especie buscó entre las acículas de los pinos tanto puestas de *T. pityocampa* como puestas de pentatómidos (*Carpocoris* sp. principalmente), según nuestras observaciones y corroborando los datos de TIBERI *et al.* (1987) y BATTISTI (1988). Por otra parte, *Baryscapus servadeii* fue el único oófago específico del complejo, y como tal, fue la única especie que sincronizó su máximo de eclosión con el inicio del período de puesta de la procesionaria del pino. Así, las eclosiones observadas hacia principios de julio en Los Serranos, y a mediados de agosto en la Sierra Calderona, fueron indicativas del inicio del período de puesta del lepidóptero en los pinares. A pesar de comportarse como un parasitoide específico, parece ser menos eficiente que el encírtido a medida que aumenta la densidad del recurso “huevos” en la masa forestal, y en algunos casos incluso *T. embryophagum* podría dar tasas de

parasitoidismo más importantes que el eulófido (ZIVI *et al.*, 2006); sin embargo serían necesarias series de gradología más amplias para sacar alguna conclusión al respecto.

4.1.3.2 Distribución sobre la puesta.

Son muchos los autores que reportan que la distribución de los ooparasitoides sobre la puesta de huevos podría estar inducida por las diferencias existentes en la cubierta de escamas (BILIOTTI, 1958; KAILIDIS, 1962; MASUTTI, 1964; SCZEPANSKI & TSANKOV, 1967; HALPERIN, 1970, 1990; TIBERI, 1990; TSANKOV, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993; BELLIN, 1995), siendo éstas el principal medio protector de los huevos frente a factores abióticos y al parasitoidismo (MILANI, 1990). La cubierta de escamas (con exposición directa a la radiación solar) podría inducir un incremento en la temperatura de los huevos por encima del 14% en relación a la temperatura del aire circundante (MILANI, 1990); éste podría ser el responsable de la alta mortalidad de parasitoides hallados en el interior de los huevos. Así, existen estimaciones de que uno de cada dos ooparasitoides muere durante el desarrollo embrionario o postembrionario, no llegando a eclosionar de los huevos (KITT & SCHMIDT, 1993). Por otra parte, el efecto de barrera física que aporta la cubierta de escamas podría condicionar la presencia de las diferentes especies según sus estrategias de ataque. Así, mientras *O. pityocampae* y *T. embryophagum* podrían ver disminuida su habilidad para parasitar los huevos (prefiriendo las áreas con huevos sin cubierta) (KAILIDIS, 1962; TIBERI, 1990), *B. servadeii* parece actuar de manera eficaz sobre las partes de la puesta con escamas (TSANKOV, 1990). De manera habitual y a lo largo de toda la cuenca mediterránea, la cubierta de escamas suele aparecer intacta, excepto en la parte apical y basal en donde los huevos podrían estar protegidos por escamas menos tupidas, o quedar incluso al descubierto (BILIOTTI, 1958; MASUTTI, 1964; HALPERIN, 1970; TIBERI, 1990; TSANKOV, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993). Si tenemos en cuenta que todas las secciones de la puesta tienen la misma probabilidad de ser parasitadas, los resultados obtenidos en los diferentes estudios podrían estar caracterizando una preferencia por los extremos de la puesta derivada de posibles diferencias en la cubierta de escamas (Figuras 119 y 120) (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008). Por otra parte, aunque ciertamente pueda ocurrir una interacción competitiva entre especies a escala de la puesta, habría que considerar que el número elevado de huevos disponibles podría hacer dudosa su significación.

Los niveles de incidencia fueron claramente más altos en los extremos de la puesta para todas las especies de ooparasitoides estudiados de acuerdo con los diferentes estudios realizados al respecto (Figura 91) (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008). Por otra parte, las especies más esporádicas parecen tener preferencias por el extremo apical (*A. bifasciatus* o *Baryscapus transversalis*), y otras tales como los ooparasitoides primarios del complejo, no parecen mostrar diferencias significativas en su acción sobre ambos extremos de la puesta.

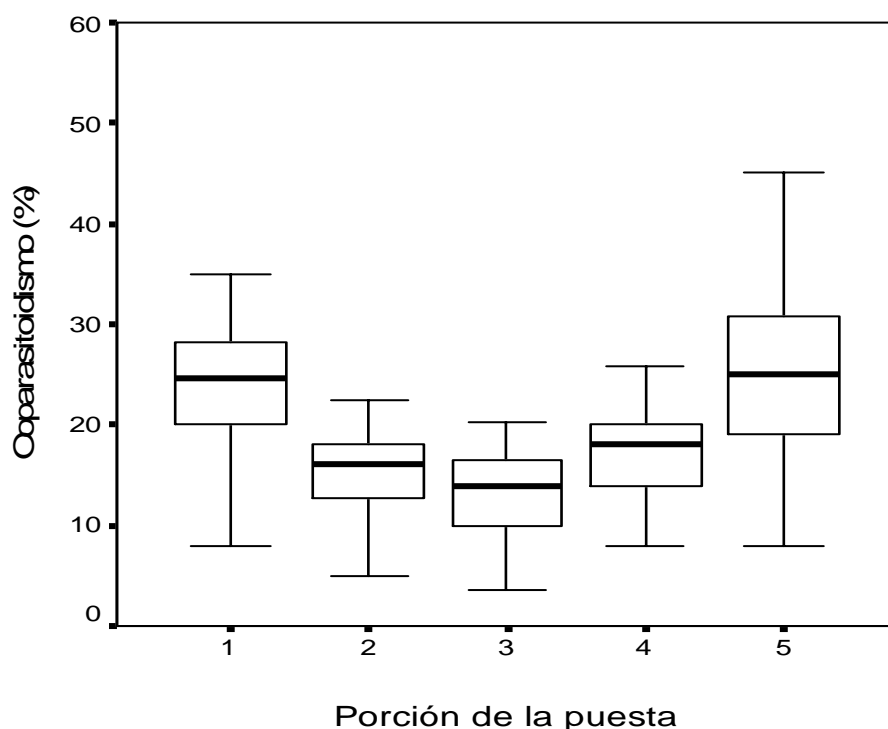


Figura 91. Distribución del parasitoidismo en los diferentes sectores de la puesta de huevos en la cuenca mediterránea. Los números en el eje de ordenadas representan las porciones equitativas en las que se divide la puesta de huevos, siendo 1 la porción basal y 5 la porción apical.

El papel protector de las escamas de la puesta quedó claramente reflejado al preferir las zonas descamadas por las hormigas (en el caso de La Sierra Calderona), o los extremos de la puesta habitualmente desprotegidos o no recubiertos de escamas (BILIOTTI, 1958); así, TIBERI (1978) ya apuntó que los ooparasitoides primarios de la procesionaria del pino tienden a atacar los sectores apical y basal de la puesta, tal y como podemos corroborar en la Figura 92. Sin embargo, aunque este mismo autor citó a *O. pityocampae* como más frecuente en el sector basal y a *B. servadeii* en el sector apical, las tasas de distribución globales en el Mediterráneo no parecen diferenciar estas preferencias. En Banya (Bulgaria) se observó que *T. embryophagum* ocupó exclusivamente la parte basal (TSANKOV *et al.*, 1996). KITT & SCHMIDT (1993) citaron a *O. pityocampae* ocupando predominantemente la parte apical de la puesta, cuestión que no concuerda con lo observado por TSANKOV *et al.* (1996) en Bulgaria. En España, *Trichogramma* sp. ocupó indistintamente la parte basal y la apical, y *A. bifasciatus* sólo la parte apical (SCHMIDT *et al.*, 1999); sin embargo, *O. pityocampae* y *B. servadeii* mostraron una distribución equitativa. En Marruecos, *O. pityocampae* prefirió tan sólo la parte apical para la puesta (SCHMIDT *et al.*, 1997a), y en Argelia e Israel, fue la parte basal la seleccionada. Sin embargo en Bulgaria no hubo un sector preferencial claro (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b). En poblaciones en equilibrio natural con la especie plaga, *O. pityocampae* fue más abundante en el sector basal y *B. servadeii* fue más abundante en el sector apical (TIBERI, 1978b).

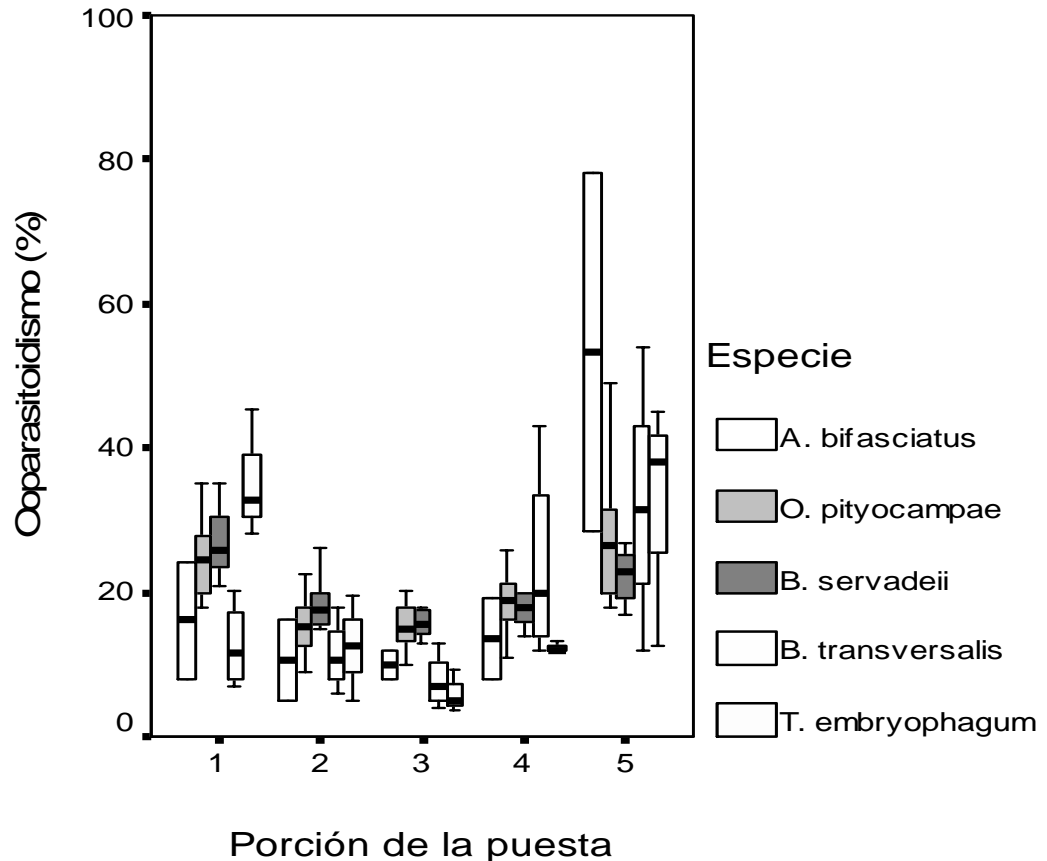


Figura 92. Preferencias específicas por los diferentes sectores de la puesta de huevos en la cuenca mediterránea.

Los resultados tan divergentes hallados a lo largo del Mediterráneo podrían indicar que existen otros factores, aparte de la cubierta de escamas, que condicionarían la búsqueda y selección de los huevos. Para los tricogramátidos, con su tamaño pequeño, podría ser más obvio que el parasitoidismo tuviera lugar en las partes de la puesta en donde las escamas no cubriesen por completo los huevos, y en donde las hembras no necesitasen demasiada energía para perforar las escamas y ovipositar. Sin embargo, mientras la presencia de escamas constituiría un impedimento importante para *O. pityocampae* (BILIOTTI, 1958), no lo sería tanto para *B. servadeii* quien es capaz de imbricarse entre las escamas y atacar los huevos más inaccesibles (MASUTTI, 1964). Por otra parte, la competencia que se llega a establecer entre las dos especies después de la primera generación (hacia finales del verano), podría condicionar la distribución de los parasitoides en la puesta (MASUTTI, 1964). Otros factores como la atracción de las acículas soporte hacia los extremos podrían explicar este comportamiento (TIBERI, 1990).

4.1.3.3 Apuntes sobre los microhimenópteros ooparasitoides.

Baryscapus servadeii. Especie monófaga y único ooparasitoide específico de *T. pityocampa* (MASUTTI, 1964; GARCÍA-FUENTES, 1965). Presenta un alto grado de adaptabilidad frente a su hospedador, pudiendo ejercer ya su acción de control inmediatamente después de la deposición de los huevos y manteniéndola hasta casi la eclosión de las orugas (MIRCHEV *et al.*, 2010); a consecuencia de esta estrecha adaptación, *B. servadeii* podría atacar el embrión huésped en un estadio de desarrollo más avanzado que *O. pityocampae*, hecho que se ha podido comprobar en Marruecos (SCHMIDT *et al.*, 1997a), Argelia (TSANKOV *et al.*, 1995), Israel (KITT & SCHMIDT, 1993) y Bulgaria (TSANKOV *et al.*, 1998;

TSANKOV, 1990). Esta podría ser una de las causas que explicaría la alta supervivencia observada en el eulófido (MIRCHEV *et al.*, 2010). Sin embargo, ciertos estudios apuntan a que *B. servadeii* es capaz de discriminar entre huevos con diferentes estadios de desarrollo, y mantiene una marcada preferencia por huevos con 2-3 semanas de vida (TSANKOV *et al.*, 1998); además, si observamos el período de duración de la diapausa en los diferentes ooparasitoides, parece quedar condicionado por el estadio embrionario del hospedador en el momento del ataque. Por ejemplo, cuando *O. pityocampae* parasitó huevos recién puestos o huevos con estadios larvarios incipientes, la generación eclosionó de manera casi simultánea y no se dio quiescencia. Por el contrario, si los huevos contenían larvas hospedadoras en un estadio de desarrollo avanzado, se llegaron a registrar tasas de diapausa larval en torno al 80% (TSANKOV *et al.*, 1998). Esto podría estar relacionado con el alargamiento de la diapausa invernal que sufre *B. servadeii*, que llega a durar un mínimo de 7 meses y no es alterada por la llegada de las altas temperaturas estivales.

Sin embargo, también las altas cotas de temperatura que alcanzan las puestas de huevos expuestas al sol, parecen inducir altas tasas de mortalidad en *O. pityocampae* (imago, pupas y larvas), y en menor medida sobre *B. servadeii*, aspecto que podría estar relacionado con cuestiones de tolerancia térmica (KITT & SCHMIDT, 1993; TSANKOV *et al.*, 1996a). Así, la mortalidad en el interior del huevo observada a lo largo de la costa tirrénica de Italia fue de 1/3 a 1/5 para *O. pityocampae* y de 1/13 a 1/18 para *B. servadeii* (TIBERI, 1990); esta predominancia del eulófido podría derivar de una adaptación a soportar temperaturas superiores a 30°C en el interior del huevo. Por otra parte, el tiempo de vida de los imagos de *B. servadeii* parece ser mayor que en *O. pityocampae* (KITT & SCHMIDT, 1993), estando ampliamente condicionada por la temperatura (acortándose con su aumento) y por la toma de alimento (miel de áfidos o flores) (HALPERIN, 1970, 1990b; DULAURENT, 2010). Aunque pueden ovipositar sin alimentarse, las hembras podrían incrementar su longevidad (y la producción de huevos) conforme aumentan la frecuencia de punciones en los huevos hospedadores y obtienen proteínas de la yema (BATTISTI *et al.*, 1990). Con temperaturas en torno a 20°C podría llegar a vivir hasta 3 meses, y a temperaturas en torno a 30°C la esperanza de vida se reduciría a un mes aproximadamente (HALPERIN, 1990b). De esta manera, los adultos podrían sobrevivir en el campo hasta la aparición de las primeras puestas del lepidóptero (TSANKOV *et al.*, 1995).

En Marruecos, *B. servadeii* fue el ooparasitoide más abundante, al igual que en Argelia, norte de Grecia e Israel (BELLIN *et al.*, 1990; HALPERIN, 1990b; KITT & SCHMIDT, 1993; TSANKOV *et al.*, 1995). Sin embargo, en el sur de Grecia y en Bulgaria, *O. pityocampae* fue más abundante que *B. servadeii* (TSANKOV *et al.*, 1996), y en Italia dependió de la región geográfica, ya que *B. servadeii* fue más abundante en las regiones cálidas del centro y sur de la península itálica (TIBERI, 1990; TANZEN & SCHMIDT, 1995). En las montañas del interior de Italia, fue la especie predominante durante la fase de gradación negativa de la procesionaria del pino en áreas de montaña del interior de Italia (TIBERI, 1978a), con tasas en torno a un 6%, y en donde *O. pityocampae* dominó el complejo con tasas de ataque en torno al 30%. Sin embargo, dominó el complejo en la costa tirrénica con un nivel de ataque que pudo llegar al 60-72% de los huevos, mientras que *O. pityocampae* no excedió el 8%. Su presencia en pinares situados por encima de 500 m de altitud en Italia, ha manifestado niveles bajos, mientras que a cotas de altitud inferiores ha resultado una especie más frecuente, e incluso numéricamente la más relevante (TRIGGIANI *et al.*, 1993).

La emergencia de los imagos sucedió en igual número antes y después de la hibernación, y en el mismo año, en dos generaciones, una primaveral (muy poco significativa) y otra estival-otoñal. De acuerdo con nuestras observaciones, el período de emergencia se centró en verano, coincidiendo con la época de puesta de la procesionaria del pino, siendo insignificante el contingente de individuos emergidos hacia finales de la primavera e inicio del verano (HALPERIN, 1990b; BELLIN *et al.*, 1990; KITT & SCHMIDT, 1993; TSANKOV *et al.*, 1996a). *Baryscapus servadeii* mostró, a lo largo y ancho del área

mediterránea, una reproducción partenogenética telitócica estricta (BELLIN, 1995; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b; TSANKOV *et al.*, 1998), aunque MIRCHEV *et al.* (2007) pudieron encontrar una tasa de machos en torno al 0,3% en Turquía.

Respecto a la incidencia de este ooparasitoide en los diferentes sectores de la puesta, en Marruecos mostró una clara preferencia por los extremos, al igual que lo observado en Argelia, e Israel (KITT & SCHMIDT, 1993; TSANKOV *et al.*, 1995; SCHMIDT, 1997a). Sin embargo, en Italia, el eulófido prefirió la parte apical (TIBERI, 1990).

Ooencyrtus pityocampae. Aunque ocasionalmente fue considerado específico de este lepidóptero plaga (MERCET, 1926; GARCÍA-FUENTES, 1965), ya desde su descubrimiento se planteó la posibilidad de que tuviese otros hospedadores secundarios debido a su comportamiento asincrónico con respecto al ciclo fenológico de su hospedador primario, aspecto sugerido inicialmente por WILKINSON (1926) y corroborado más tarde por otros autores (MASUTTI, 1964; TIBERI, 1978a, 1978b; BATTISTI *et al.*, 1988; HALPERIN, 1990b; KITT & SCHMIDT, 1993; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2002). A partir del complejo de hospedadores alternativos potenciales, *O. pityocampae* podría desarrollar varias generaciones, desde su emergencia en primavera hasta la aparición de las puestas de huevos de *T. pityocampa* en verano (TIBERI, 1988; BATTISTI *et al.*, 1988; KITT & SCHMIDT, 1993). Asimismo, este encírtido fue obtenido también en campo a partir de puestas de huevos, tanto de lepidópteros: *T. wilkinsoni*, *T. pinivora*, *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) (Lasiocampidae) e *Hyloicus pinastri* (Linnaeus, 1758) (Sphingidae), como de heterópteros: *Gonocerus juniperi* Herrich-Schäffer, 1839 (Coreidae), *Piezodorus lituratus* (Fabricius, 1794), *Carpocoris* sp. Kolenati, 1846 y *Dolycoris* sp. Mulsant & Rey, 1866 (Pentatomidae) (WILKINSON, 1926; MASUTTI, 1964; TIBERI, 1988; BATTISTI *et al.*, 1988). Sin embargo, *O. pityocampae* no parece estar bien sincronizado con su hospedador primario *T. pityocampa*, ya que aparentemente, un gran número de individuos no podrían reproducirse si no encuentran hospedadores alternativos (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b; BATTISTI *et al.*, 1988; TIBERI *et al.*, 1988).

En el laboratorio, las hembras de *O. pityocampae* se han podido criar de manera viable sobre algunas especies de heterópteros Pentatomidae, tales como *Aelia rostrata* Boheman, 1852; *Eurydema oleraceum* (Linnaeus, 1758); *Eurydema ventrale* Kolenati, 1846; *Dolycoris baccarum* Linnaeus, 1758); *Eurygaster maura* (Linnaeus, 1758); *Graphosoma lineatum italicum* (Müller, 1766); *Nezara viridula* (Linnaeus, 1758); *Piezodorus lituratus* (Fabricius, 1794) y *Rhaphigaster nebulosa* (Poda, 1761), y sobre lepidópteros de diversas familias: *Pheosia tremula* (Clerck, 1759) y *Phalera bucephala* (Linnaeus, 1758) (Notodontidae), *Lasiocampa grandis* (Rogenhofer, 1891) y *Pachypasa otus* (Drury, 1773) (Lasiocampidae), *Bombyx mori* (Linnaeus, 1758) (Bombycidae), *Acherontia atropos* (Linnaeus, 1758) y *Agrius convolvuli* (Linnaeus, 1758) (Sphingidae), *Graellsia isabellae* (Graells, 1849) (Saturniidae) (MASUTTI, 1964; HALPERIN, 1990b; TIBERI *et al.*, 1991; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2004a). Este importante elenco de hospedadores alternativos demostraría la capacidad de *O. pityocampae* para mantenerse en el medio forestal desde la aparición de sus poblaciones en mayo-junio, hasta la época de puesta de *T. pityocampa* a finales de agosto-septiembre en la Sierra Calderona; sin embargo en Los Serranos, y dada la prematura emergencia de la procesionaria del pino en dichas áreas de montaña, la sincronía podría estar casi asegurada, lo cual tal vez podría determinar la predominancia del encírtido en estas áreas. En este sentido, las altas tasas de eclosión observadas durante los meses de abril-mayo en la región del Atlas marroquí, podrían caracterizarlo como un ooparasitoide potencial de *T. bonjeani* actuando hacia finales del invierno y primavera (SCHMIDT, 1997a); tanto *T. pityocampa* como *T. bonjeani* pueden cohabitar afectando a grandes extensiones de bosques de *Cedrus atlantica*. Dado que la procesionaria del cedro oviposita en los meses de agosto-septiembre y sus huevos quedan remanentes en el bosque hasta la primavera siguiente, podrían ser atacados por *O. pityocampae*, y presumiblemente por *B. servadeii* (DÉMOLIN, 1988). Además, el encírtido podría sobrevivir unas 6 semanas (y *B. servadeii* unas 13 semanas) alimentándose con líquidos azucarados, tal y como se pudo

corroborar con experiencias de laboratorio (KITT & SCHMIDT, 1993). El principal factor de aceptación de los huevos pareció ser el tamaño, no observándose ningún estímulo químico aparente (HALPERIN, 1990b), aunque fue capaz de atacar huevos dentro de un amplio rango de tamaños (TIBERI *et al.*, 1991). En laboratorio, el encírtido tampoco pareció discriminar entre huevos fertilizados y huevos estériles (SCHMIDT & TANZEN, 1998).

Puede actuar sobre el hospedador en cualquier estadio de desarrollo embrionario, siendo unas veces endófago de huevo y otras endófago de oruga nonata. Incluso pueden desarrollarse en los huevos del huésped obtenidos por disección de los ovarios de hembras vírgenes antes de la emergencia, e incluso antes de su muda imaginal (BILIOTTI, 1958). Durante su desarrollo pasa por tres estadios larvales que se distinguen por el tamaño de las mandíbulas, siendo el contenido del huevo consumido por la larva en unos 6 días. Los orificios de eclosión tanto para *O. pityocampae* como para *B. servadeii* suelen tener un diámetro entre 0,4-0,7 mm (GARCÍA-FUENTES, 1965).

Esta especie de microhimenóptero puede desarrollar hasta dos generaciones en el campo, finalizando la evolución de la primera antes de que tenga lugar la eclosión de las orugas, y siendo las larvas maduras de la segunda generación las que quedan en diapausa e hibernan hasta la primavera siguiente (BILIOTTI, 1958). La entrada en diapausa no parece estar regida tan sólo por los regímenes térmicos del otoño, sino también por cuestiones fisiológicas, ya que no serían necesarios períodos de frío para inducir la quiescencia (TSANKOV *et al.*, 1996b). La generación post-diapausa aparece en abril-mayo (TSANKOV *et al.*, 1996b), aunque dependiendo del lugar los picos de emergencia pueden desplazarse hasta los meses de junio-julio (TSANKOV *et al.*, 1998); la eclosión de *O. pityocampae* suele ser mucho más perceptible durante el año de puesta que después de la hibernación (TSANKOV *et al.*, 1995; SCHMIDT *et al.*, 1997a), mostrando tasas de diapausa muy bajas. En Bulgaria, en torno al 26% de todos los adultos de *O. pityocampae* emergidos aparecieron al año siguiente (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b). En la Península Ibérica, entre el 60,7-96,8% de los encírtidos se desarrollaron hasta imagos antes de la hibernación, variando las tasas según la región y la estación en que se recolectaron las puestas (SCHMIDT *et al.*, 1999). En Italia, los niveles de aparición interanual de las dos generaciones se mostraron muy variables (TRIGGIANI *et al.*, 1993). Hacia finales del período de desarrollo embrionario de la procesionaria del pino, el encírtido podría incluso comportarse como hiperparasitoide de la especie *B. servadeii* (TSANKOV 1996a).

La muerte prematura de imagos, o de estadios larvarios, en el interior de los huevos de dichos huéspedes alternativos fue baja comparada con los valores obtenidos en *T. pityocampa* (TIBERI, 1978a). Sobre pentatómidos, tan sólo se desarrolló un individuo por huevo al igual que sobre la procesionaria del pino, sin embargo en otras especies como *H. pinastri* y *D. pini* se han observado eclosiones de 2-3 individuos de un mismo huevo (BATTISTI *et al.*, 1988). Sobre otros lepidópteros, con huevos más grandes como *A. atropos* o *G. isabellae*, se pudieron desarrollar hasta 4 individuos en un mismo huevo (HALPERIN, 1990b; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2004a), lo cual confirmaría la posibilidad de desarrollar superparasitoidismo si el tamaño de los huevos así lo permite. Sin embargo, el superparasitoidismo causa normalmente la muerte de los ooparasitoides dentro del huevo, o la emergencia de un individuo de tamaño anormalmente pequeño fruto de la competencia entre larvas. En cualquier caso, los especímenes emergidos de diferentes huéspedes alternativos difirieron ampliamente en tamaño y en otras características morfológicas tales como el color de las patas y del gaster (MASUTTI, 1964). El multiparasitoidismo tan sólo se ha podido observar sobre huevos de *D. pini*, en los cuales se desarrollaron además del encírtido algunos individuos del género *Trichogramma* sp. (BATTISTI *et al.*, 1988).

En la naturaleza, se pueden desarrollar hasta dos generaciones en una misma puesta de procesionaria del pino, si la puesta se inicia al poco de depositarse los huevos del lepidóptero y el parasitoidismo se lleva a cabo de manera óptima durante las 4 semanas que viene a durar el desarrollo embrionario del hospedador (TSANKOV *et al.*, 1996a). Durante esta generación bivoltina otoñal, no es habitual observar casos de superparasitoidismo (SCHMIDT & TANZEN, 1998), aunque GARCÍA-FUENTES (1965) encontró en España huevos con claros indicios de superparasitoidismo, incluso viable. Por otra parte, tan sólo se ha podido documentar un único caso de parasitoidismo múltiple en Argelia (TSANKOV *et al.*, 1995), y en el cual ambos parasitoides murieron en estadio de pupa. Como regla general, sobre *T. pityocampa* tan sólo se desarrollaría un individuo por huevo tal y como pudimos comprobar a lo largo de todo el período de estudio y de acuerdo con lo observado por otros muchos autores (GERI, 1983; DÉMOLIN, 1987; BATTISTI, 1989; HALPERIN, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1992; KITT & SCHMIDT, 1993; ALEMANY *et al.*, 1994; TSANKOV *et al.*, 1995, 1996a, 1996b, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997a, 1997b, 1999; MIRCHEV *et al.*, 1998, 2007, 2010, 2012; DOGANLAR *et al.*, 2002; AVCI, 2003; PÉREZ-CONTRERAS & SOLER, 2004; ZIVI *et al.*, 2006; ARNALDO & TORRES, 2006; LONGO & PAPPALARDO, 2007; ROQUES *et al.*, 2008). Por otra parte, indicar que los huevos frescos o recientes son más aptos para la puesta del encírtido resultando en un desarrollo óptimo; un fenómeno parecido se ha podido observar en otras especies como *Ooencyrtus nezarae* Ishii, 1928 en la cual la puesta decreció con la edad de los huevos hospedadores (TAKASU & HIROSE, 1993).

Los huevos fecundados producen hembras, y los huevos vírgenes dieron lugar a individuos de los dos sexos. En condiciones de cría artificial una hembra puede tener un tiempo de vida de entre 45-56 días, y ovipositar hasta un máximo de 70 huevos (SCHMIDT & TANZEN, 1998). Por otra parte, HALPERIN (1990b) apunta un promedio de 27 huevos/hembra (rango=8-47), aunque este valor podría verse favorecido en puestas sin escamas (preferencia por los sectores de la puesta con huevos al descubierto) (BILIOTTI, 1958; MASUTTI, 1964; HALPERIN, 1990b; KITT & SCHMIDT, 1993). También BATTISTI *et al.* (1990), y de acuerdo con las observaciones anteriores, pudieron registrar hasta un máximo de 42 huevos/hembra. A mayor temperatura, el número de huevos ovipositados aumentaría pero por el contrario se acortaría el tiempo de vida de las hembras. En las condiciones que podemos encontrar en el campo, con temperaturas fluctuando circadianamente entre 23-35°C, el número de días de puesta activa podría ser de una semana y la tasa de puesta podría situarse en unos 5-8 huevos/hembra/día (HALPERIN, 1990b). Además a temperaturas entre 22-25°C el desarrollo larval hasta alcanzar el estadio de prepupa se completaría en unos 11 días, cuando el meconio se hace visible en el interior del huevo (MASUTTI *et al.*, 1992, 1993). Los primeros adultos emergen unas tres semanas después de la puesta (MASUTTI, 1964; HALPERIN, 1990b; BATTISTI *et al.*, 1992; TSANKOV *et al.*, 1996b). El tiempo que transcurre desde la puesta hasta la emergencia de los adultos es de 14 días a 25°C, con un fotoperíodo de 18 horas de luz (MERCET, 1932). Después de la emergencia, el número de huevos maduros en los ovarios de las hembras se incrementa hasta un máximo de 11 huevos después de 10 días (oogénesis). Pasado este punto, siempre en ausencia del huésped, el número decrece progresivamente (oosorción) (BATTISTI *et al.*, 1990).

Esta especie se vio ampliamente estimulada por la intensidad de luz al ser expuesta a valores por encima de los 30000 lux. En el laboratorio, unos 30-60 segundos de exposición a estos niveles de intensidad lumínica sirvieron para estimular la puesta durante varias horas aunque la intensidad después descendiese a unos 2000 lux. Durante los días soleados de primavera y verano, los umbrales de luz en el campo superan el nivel de 30000 lux, además de que las puestas de huevos suelen estar en la parte más irradiada de los pinos y muy expuestas al sol. Por lo que en tales condiciones, las tasas de parasitoidismo de *O. pityocampae* podrían alcanzar niveles elevados (BATTISTI, 1989).

La determinación sexual por efecto de la temperatura también parece importante en esta especie. Así, FLANDERS (1946) estableció que las altas temperaturas podrían ser determinantes a la hora de inducir partenogénesis arrenotócica en organismos unisexuales, al influir sobre la generación parental. Esto se ha podido corroborar en *O. pityocampae* (HALPERIN 1990b) y también en *Ooencyrtus submetallicus* (Howard, 1897) (WILSON & WOOLCOCK, 1960), en donde hembras criadas a temperaturas en torno a 34°C produjeron machos con una frecuencia inusual comparado con hembras criadas a temperatura ambiente. De todos modos, los estudios de SCHMIDT & TANZEN (1998) parecen demostrar que no sólo existe una componente térmica en la determinación del sexo de la descendencia; así, obtuvieron un 2,7% de individuos macho a temperatura ambiente (SCHMIDT & TANZEN, 1998). Además, BELLIN (1994) pudo encontrar un alto porcentaje de machos en el norte de Marruecos (31% de promedio), aunque SCHMIDT *et al.* (1997a) no pudieron corroborar estos datos. A pesar de estas citas, la aparición de machos en esta especie suele ser de carácter extraordinario, con una clara tendencia a mostrar una reproducción partenogenética telitócica (HALPERIN, 1990b; BATTISTI, 1989), tal y como pudimos corroborar en el presente trabajo. Así, son muchos los autores que reportan una escasa abundancia de machos en las poblaciones estudiadas (KAILIDIS, 1962; MASUTTI, 1964); en Italia, BATTISTI (1990) citó tasas de aparición de machos en torno al 0,03%; en Israel y Argelia una tasa del 0,6% (KITT & SCHMIDT, 1993; TSANKOV *et al.*, 1995); en Bulgaria entre 1-4,8% (TSANKOV *et al.*, 1998); y en Turquía un 0,4% (MIRCHEV *et al.*, 2007). Tal y como ya hemos comentado, la determinación sexual podría depender de la temperatura a la que están sometidas las hembras (huevos sometidos a 33°C tan sólo produjeron machos) (HALPERIN, 1970), o de si las hembras han sido o no fecundadas por machos (SCHMIDT & TANZEN, 1998) (las hembras fecundadas produjeron sólo generaciones de hembras, y hembras vírgenes produjeron individuos de ambos sexos). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en el número de machos, entre las diferentes áreas y a lo largo del período de estudio, aún entre zonas con diferencias climáticas muy marcadas. Así, el encirtido manifiesta sobre la mayoría de lepidópteros hospedadores una reproducción telitócica con predominio exclusivo de hembras (HALPERIN, 1990; LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2004a), mientras que sobre huevos de heterópteros la tendencia fue a presentar una deuterotocia más acentuada (TIBERI, 1988).

Dada la importancia de *O. pityocampae* como agente control de las poblaciones de la procesionaria del pino, su naturaleza polífaga, y su plasticidad ambiental, hacia la década de los 90 se intentaron desarrollar métodos alternativos de cría con medios artificiales (MASUTTI *et al.*, 1992, 1993) con la finalidad de poner en juego a esta especie en planes de conservación y control biológico. Sin embargo, y a tenor de los resultados en las últimas décadas, no hemos podido constatar un avance importante en este sentido.

Trichogramma embryophagum. La familia Trichogrammatidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) conforma un grupo cosmopolita de micro-himenópteros compuesto por 74 géneros y unas 530 especies (YOUSUF & SHAFEE, 1986a, 1986b), repartidas tradicionalmente en las subfamilias Trichogrammatinae y Lathromerinae. Son endoparasitoides primarios, solitarios o gregarios de huevos de otros insectos, principalmente de Lepidoptera, Hemiptera, Coleoptera, Thysanoptera, Hymenoptera, Diptera y Neuroptera (GAULD & BOLTON, 1988). La importancia de estas avisvas como agentes de mortalidad natural ha sido bien documentada, especialmente en agro-ecosistemas no alterados por insecticidas químicos (BARBER, 1936; CLAUSEN, 1940; KOT, 1964; STERN & BOWEN, 1963; TELENGA, 1956), y así, entre los parasitoides más estudiados dentro del campo aplicado del control biológico de plagas, podemos encontrar una gran diversidad de tricogramátidos. Son de destacar los trabajos e investigaciones desarrolladas en China, Francia, la antigua URSS y, por supuesto, en los Estados Unidos, con resultados muy variables y en muchas ocasiones prometedores. *T. embryophagum* se viene utilizando de manera frecuente en programas de lucha biológica, con proyectos de cría masiva en insectario y sueltas inundativas en campo, principalmente dirigidas al control de lepidópteros (DOUMANDJI-MITICHE, 1986; DOUMANDJI-MITICHE & IDDE, 1986).

Trichogramma embryophagum, pertenece a la subfamilia Trichogrammatinae y, en concreto, al grupo *pretiosum* (PINTUREAU, 1990, 1994) y a la sección *exiguum* (PINTO, 1998). Se distribuye por las regiones Paleártica, Neártica y Oriental, actuando como parasitoide oófago de gran número de especies de lepidópteros (Pyralidae, Gelechiidae, Thaumetopoeidae, Lasiocampidae, Noctuidae, Tortricidae, Lymantriidae, Geometridae, Saturniidae, Notodontidae y Pieridae), y de algunos himenópteros (Tenthredinidae y Pamphiliidae), sobre todo en ecosistemas forestales. En Europa ha sido citada de Alemania (KENNEL-HECKEL, 1963), Bielorrusia (SUGONJAEV & SOROKINA, 1978), Bulgaria (TSANKOV *et al.*, 1980), Eslovaquia (BÍROVÁ, 1976), Francia (PINTUREAU *et al.*, 1980), Holanda (HEININGEN *et al.*, 1985), Hungría (HERTING, 1976), Italia (TIBERI, 1990), Letonia (HERTING, 1975), Moldavia (KUTSRAYVTSEVA & TESHLEK, 1994), Noruega (CAPECKI *et al.*, 1989), Polonia (KADLUBOWSKI, 1977), República Checa (MARTINEK, 1963), Rumania (ISAC, 1973), Rusia (KOLMAKOVA, 1965), Ucrania (SOROKINA, 1977) y Yugoslavia (VOEGELÉ *et al.*, 1978). En el norte de África ha sido encontrada en Argelia y Marruecos (DOUMANDJI-MITICHE & IDDER, 1986), y en el Oriente Próximo en Siria y Turquía (ODER & KILINÇER, 1996).

La escasa bibliografía existente acerca de los ooparasitoides asociados a la procesionaria del pino en la Península Ibérica citan a *Trichogramma semblidis* (Aurivillius, 1898) (MERCET, 1925; CEBALLOS & SÁNCHEZ, 1962) y a *Trichogramma evanescens* (MERCET, 1932; GARCÍA-FUENTES, 1965; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1991), como los únicos tricogramátidos que atacan los huevos de este lepidóptero. Así, mientras que en los primeros trabajos se cita a *T. semblidis*, con posterioridad se habla tan sólo de *T. evanescens* puesto que, según GARCÍA-FUENTES (1965), esta última representaría la única unidad estructural específica dentro del género *Trichogramma*, criterio que adoptaron por aquel entonces los diferentes investigadores. Sin embargo, por una parte las numerosas investigaciones realizadas sobre el tema en diversos países de la cuenca mediterránea, tales como Francia, Italia, Albania y Bulgaria donde citan a la especie *T. embryophagum* como único tricogramátido dentro del complejo de oófagos (BILIOTTI, 1958; TIBERI, 1990; MIRCHEV *et al.*, 1999; TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b), y por otra parte el estudio llevado a cabo por SCHMIDT *et al.* (1999) acerca de los ooparasitoides de *T. pityocampa* en la Península Ibérica, donde deja sin identidad al tricogramátido encontrado, nos hizo pensar que la especie que aparecía en nuestros muestreos pudiera ser *T. embryophagum* (LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2003b). La presencia de este microhimenóptero en el complejo de ooparasitoides de la procesionaria del pino en las comarcas de Los Serranos y El Rincón de Ademuz, supuso la primera cita de esta especie de tricogramátido para la Península Ibérica (LÓPEZ-SEBASTIÁN, 2003b).

Trichogramma embryophagum se comporta como ooparasitoide de *T. pityocampa* en pinares de montaña, actuando a tasas muy bajas, y siempre complementando la acción de las especies de ooparasitoides más activas. De esta manera, se muestra como un parasitoide esporádico en toda la cuenca mediterránea, y tan sólo forma parte del complejo de ooparasitoides primarios de *T. pityocampa* en bosques por encima de los 500 m (MASUTTI, 1964, 1966; TIBERI, 1983). En todas las áreas en estudio, *T. embryophagum* estuvo presente actuando a tasas de parasitoidismo normales para la especie (TIBERI, 1983), menos en la Loma Valluenga, en donde su eficacia fue prácticamente nula. Es bien sabido, que éste diminuto calcídido se comporta como un polífago consumado a la hora de atacar los huevos de otras especies, aunque si varias presas están presentes en el medio, puede mostrar preferencias en sus tasas de ataque (TIBERI, 1983). Así, la baja densidad poblacional de *T. pityocampa* en la Loma Valluenga, podría haber determinado la desviación de los ataques del tricogramátido hacia otros hospedadores alternativos más abundantes.

Trichogramma embryophagum puede llegar a ser frecuente en repoblaciones de pinos jóvenes, sobre todo en áreas de altitud, y cuando el nivel de infestación de la procesionaria del pino es bajo, no sobrepasando tasas de ataque superiores al 3% (TIBERI, 1978a; BATTISTI *et al.*, 1986; TRIGGIANI *et al.*, 1993). Además, en áreas de reciente expansión del lepidóptero, como en el Sur del Tirol (Italia), se ha mostrado como el primer y principal ooparasitoide en atacar las puestas de la procesionaria del pino, alcanzando tasas en torno al 10% (ZOVI *et al.*, 2006). En Albania representó menos del 1% de los huevos parasitados, aunque estuvo presente en todas las áreas estudiadas, incluso en masas litorales de *P. halepensis* (LAÇEJA & TIBERI, 1999). Algo parecido pudo observar SCHMIDT *et al.* (1999) en los muestreos de puestas de *T. pityocampa* realizados en diferentes puntos de España y Portugal, en donde *T. embryophagum* aparece de forma irregular, y siempre con tasas de parasitoidismo muy variables. También resaltar a éste respecto, la ausencia de esta especie en los muestreos realizados en las Islas Baleares (ALEMANY *et al.*, 1994), y en Cataluña (PUJADE-VILLAR, 1986). Respecto al trabajo de este último autor, citar que gran parte del contingente de puestas del presente estudio fue recogido entre alturas de 0-3 m, en bosques en donde la altura media de los árboles osciló en torno a los 5-6 m, y que en todas las áreas estuvo presente el tricogramátido (en el caso de Los Serranos). Así, la ausencia de esta especie en los muestreos de Cataluña podría deberse probablemente a otros factores, y no a la altura de la puesta en el árbol. Estas observaciones concuerdan con las de SCHMIDT *et al.* (1999) para la Península Ibérica, y también con las de TIBERI (1984), ya que si bien *T. embryophagum* parece mostrar una preferencia por las puestas situadas a cotas elevadas, aumentando su tasa de incidencia conforme aumenta la altura de las puestas, no se descarta que pueda actuar a cotas inferiores en la copa del árbol.

Los orificios de eclosión de *T. embryophagum* suelen tener un diámetro entre 0,08-0,2 mm (GARCÍA-FUENTES, 1965), siendo los más pequeños de todo el complejo de ooparasitoides. Aunque este tricogramátido prefiere claramente los huevos sin escamas (más frecuentes en los extremos de la puesta), existe la posibilidad de que las hembras puedan perforar las escamas para ovipositar (SCHMIDT *et al.*, 1999), en contra de lo expuesto por TSANKOV (1990), o incluso acceder a los huevos aprovechando los intersticios entre las escamas. De acuerdo con los resultados obtenidos por TSANKOV (1990) en Bulgaria, *T. embryophagum* eclosionó, después de la hibernación, durante el período primaveral (entre los meses de abril y junio).

***Anastatus bifasciatus*.** Es un himenóptero polífago que se desarrolla a expensas de huevos de lepidópteros y otros insectos (TIBERI, 1978a; HALPERIN, 1990b). Esta especie ha sido citada en Israel atacando huevos de pentatómidos y lepidópteros, y también sobre *T. wilkinsoni* en las principales áreas de pinos, aunque las tasas de parasitoidismo suelen ser inferiores al 0,1% (HALPERIN, 1990b). Por otra parte, en Turquía, DOGANLAR *et al.* (2002) encontró tasas de incidencia en torno al 1,2% sobre *T. wilkinsoni*. También TRIGGIANI *et al.*, (1993) obtuvieron tasas entre 0,1-2,2% en la región de Apulia (Italia), siendo más frecuente en pinares en torno a los 500 m de altitud. En el Sur del Tirol, fue una de las pocas especies que siguieron a la procesionaria del pino en su fase expansiva, dando tasas de ataque del 0,2% (ZOVI *et al.*, 2006). Esta especie también ha sido citada en Francia (BILIOTTI, 1958), Italia (MASUTTI, 1964), antigua Yugoslavia (ANDROIC, 1957), Bulgaria (TSANKOV, 1990, 1998) y Grecia (BELLIN *et al.*, 1990). Por otra parte, *A. bifasciatus* estuvo presente en las regiones más septentrionales de la Península Ibérica (Norte de Portugal y Huesca), pero no se encontró en los muestreos de Sierra Nevada (Andalucía) y Sierra de Albarracín (Teruel) (SCHMIDT *et al.*, 1999). En las Islas Baleares tampoco fue citado por ALEMANY *et al.* (1994). En Cataluña, PUJADE-VILLAR (1986) pudo encontrar al eupélmido formando parte del complejo de ooparasitoides de *T. pityocampa*, y para la provincia de Valencia, GARCÍA-FUENTES (1965) citó a esta especie en muestreos realizados en las localidades de Xàbia y Tuéjar. En nuestro caso, el eupélmido tan sólo se pudo encontrar de manera esporádica en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija.

De la misma manera que lo obtenido por otros autores (BILIOTTI, 1958; MASUTTI, 1964; TIBERI, 1978a; TIBERI, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1993), tan sólo se obtuvieron machos. HALPERIN (1990) obtuvo de una sola puesta entre 1-25 machos (aunque en puestas procedentes de la isla de Chipre (HALPERIN, 1990b) y en el Este de Rhodopas (Bulgaria) (MIRCHEV *et al.*, 1998), también se pudieron obtener hembras. Esto podría hacer presuponer que existe un “huésped alternativo” en el cual, y de manera paralela se desarrollarían los individuos de sexo femenino, indispensables para la conservación de la especie (TSANKOV *et al.*, 1998). Este hecho también se ha podido observar en *T. processionea* en Italia central (TIBERI, 1983).

Este eupelmido raramente atacó más del 1% de los huevos del hospedador, y su presencia en los biotopos estudiados es muy irregular (TIBERI, 1990). Tal y como pudimos corroborar en nuestro estudio, esta especie tuvo un período de emergencia que fue desde enero hasta julio, con un pico en el mes de marzo-abril (TRIGGIANI *et al.*, 1993; TSANKOV *et al.*, 1998). A este respecto, una o dos generaciones se desarrollaron hacia finales de verano u otoño, y emergieron después de una diapausa invernal facultativa, generalmente en mayo. En el ámbito forestal este eupelmido parasitó los huevos de algunos defoliadores forestales importantes como *Diprion pini* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Diprionidae) o *Lymantria dispar*, mientras que sobre la procesionaria del pino se mostró como un ooparasitoide ocasional (TIBERI, 1983). Por otra parte, sobre *Thaumetopoea processionea* en Italia central, se llegó a comportar como el ooparasitoide dominante del complejo con tasas de parasitoidismo en torno al 43% (TIBERI, 1983). También ha sido reportado asociado a la procesionaria del roble en otros países europeos como Rumanía o Moldavia (PLUGARU, 1965; DISSESCU & CEIANU, 1968) en los que, con niveles de dinámica de plaga “retrogradativos” se pudieron constatar tasas de parasitoidismo en torno al 15%.

Baryscapus transversalis. La familia Eulophidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) está bien representada dentro del complejo de parasitoides asociado a la procesionaria del pino. Así, entre las especies que integran el elenco de oófagos primarios podemos encontrar *B. servadeii* (que ya ha sido nombrado) (MASUTTI, 1964; GARCÍA-FUENTES, 1965; BATTISTI, 1989; TIBERI, 1990; TRIGGIANI *et al.*, 1993), y a *Pediobius* sp. (TSANKOV *et al.*, 1996a), de carácter esporádico, y citado tan sólo en el Mediterráneo oriental. En cuanto al complejo de hiperparasitoides, citar a *B. transversalis* como el único ooparasitoide secundario presente en toda la cuenca mediterránea (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b; MIRCHEV *et al.*, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1997b). Esta especie ha sido citada de Grecia (BELLIN *et al.*, 1990, bajo la denominación “*Eutetrastichus* sp. near *servadeii*”; SCHMIDT *et al.*, 1997b), de Bulgaria (TSANKOV *et al.* 1996a, 1996b; MIRCHEV *et al.*, 1998), y de Albania (MIRCHEV *et al.*, 1999), por lo que su hallazgo por nuestra parte supondría la primera cita para la Península Ibérica.

Baryscapus transversalis es un hiperparasitoide obligatorio de los ooparasitoides primarios *B. servadeii* y *O. pityocampae*, y se ha podido observar que un alto porcentaje de sus larvas mueren al desarrollarse sobre las larvas del encírtido (BELLIN *et al.*, 1990; BELLIN, 1995; TSANKOV *et al.*, 1996a). Su período de reproducción abarca desde primavera hasta el otoño cuando los oófagos primarios se encuentran en diapausa durante el estadio de larva madura; el período de desarrollo de huevo a adulto se produce en unos 35 días, y los adultos no viven más de 5 semanas (BELLIN *et al.*, 1990; BELLIN, 1995; TSANKOV *et al.*, 1996a). Atendiendo a datos bibliográficos, se ha podido constatar en ambientes mediterráneos que su proporción de sexos (hembra:macho) es muy variable, situándose desde 1:1 hasta 10:1, y que sus tasas de parasitoidismo, también variables, fluctúan entre el 2,1-6,3 % (TSANKOV *et al.*, 1996b; SCHMIDT *et al.*, 1997b; MIRCHEV *et al.*, 1998; MIRCHEV *et al.*, 1999). En nuestro caso, y dadas las tasas de parasitoidismo residuales obtenidas, podríamos concluir que esta especie es de presencia muy esporádica, y que por tanto tiene una acción hiperparasitaria poco significativa sobre el complejo de ooparasitoides primarios asociado a *T. pityocampa* en los pinares de la Sierra Calderona.

Eupelmus seculatus. Las especies de la familia Eupelmidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) presentan un marcado dimorfismo sexual (bastante acentuado en la que nos ocupa), definido en concreto por el braquipterismo de las hembras (FERRIÈRE, 1954) frente al desarrollo normal de las alas en los machos (PUJADE-VILLAR, 1989). Aunque en muchas especies se desconocen sus hospedadores, los eupélmidos son considerados como parasitoides o hiperparasitoides principalmente de himenópteros, coleópteros y lepidópteros, si bien se han obtenido igualmente a partir de cóccidos y de algunas larvas xilófagas (NOYES, 1998). De entre todos los eupélmidos asociados a la procesionaria del pino, ya destacamos anteriormente a *A. bifasciatus* por ser el más frecuente (GARCÍA-FUENTES, 1965; PUJADE-VILLAR, 1986; TIBERI, 1990; TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b; MIRCHEV *et al.*, 1998; SCHMIDT *et al.*, 1999), aunque también se han citado de manera esporádica *Eupelmus vesicularis* (Retzius, 1783) (TSANKOV *et al.*, 1996a), y *Eupelmus* sp. (= *Macroneura* sp.) y *Eupelmus urozonus* Dalman, 1820 (TRIGGIANI *et al.*, 1993). De esta forma, el hallazgo de *E. seculatus*, supone la primera cita en lepidópteros y, más en concreto, para el complejo de parasitoides que viven a expensas de los huevos de la procesionaria del pino, puesto que las únicas citas de hospedadores conocidas hasta el momento (ASKEW *et al.*, 2001), eran: la de un cecidómido indeterminado (Diptera, Cecidomyiidae), la de *Plagiotrochus* Mayr, 1881 (Hymenoptera, Cynipidae), y recientemente la de *Rhopalomyia baccarum* (Wachtl, 1883) (Diptera, Cecidomyiidae). *Eupelmus seculatus* es una especie paleártica de distribución principalmente mediterránea (BOUCEK, 1977), aunque también ha sido encontrada en Azerbaijón. En España, ha sido citada por varios autores: BOUCEK (1977) sin precisar localidad, PUJADE-VILLAR (1989) en Barcelona, PUJADE-VILLAR & ROS-FARRÉ (1998) en Barcelona y Tarragona, SEGU-LÓPEZ & PUJADE-VILLAR (2000) en Huesca, Valencia, Castellón, Alicante y Portugal, ASKEW & NIEVES-ALDREY (2000) en Madrid, y ASKEW *et al.* (2001) en Zaragoza.

Del estudio de las puestas de huevos procedentes de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija obtuvimos una proporción de sexos de 7 machos a 1 hembra, y unas tasas de parasitoidismo muy bajas (en torno al 0,06 %). A pesar de ello, como llevamos varios años recolectando especímenes a partir de las colecciones de puestas del lepidóptero, estamos en disposición de concluir que *E. seculatus* resulta ser en la zona estudiada un huésped habitual, aunque esporádico, de la procesionaria del pino. Asimismo, desconocemos de este ooparasitoide su grado de polifagia y si utiliza a *T. pityocampa* como hospedador alternativo, e ignoramos también si actúa como parasitoide primario esporádico o como hiperparasitoide de alguna de las especies de oófagos primarios del complejo.

4.1. 4 Parasitoides larvales, larvo-pupales y pupales.

Del complejo de parasitoides larvales y larvo-pupales que atacaron a la procesionaria del pino en las áreas estudiadas, resaltaríamos la acción de *Phryxe caudata* en las montañas del interior, y *Meteorus versicolor* en los pinares de la Sierra Calderona.

De acuerdo con los resultados obtenidos en nuestro estudio, la incidencia del taquinido resultó muy variable en todas las áreas estudiadas, y para las dos generaciones desarrolladas. Así, GÉRI (1983) citó *P. caudata* en todos los biotopos estudiados en la isla de Córcega, mostrándose especialmente abundante en algunos de ellos. TRIGGIANI *et al.* (1993) citó para Puglia (Italia) tasas de parasitoidismo que oscilaron entre el 0,6-19,8% para la 1ª generación invernal, y del 0,5-18,9% en la segunda generación, sobre pupas, con incidencias muy variables según el año y el biotopo. DÉMOLIN (1970) encontró en España tasas de parasitoidismo entre el 5-25%, y CABRAL (1979) constató en Portugal su presencia como parasitoide de *T. pityocampa*, emergiendo de hasta el 4% de las larvas presentes en un mismo bolsón. Esta especie también ha sido citada como común en Grecia junto a *Phorocera grandis* (Rondani, 1859) atacando orugas de último estadio (SCHMIDT *et al.*, 1989). Por lo tanto, los valores de parasitoidismo obtenidos para *P. caudata* en el presente estudio se podrían considerar como normales, al igual que las variaciones interanuales mostradas en su tasa de incidencia.

Además, este parasitoide se mostró como la única especie capaz de desarrollarse sobre las orugas de la procesionaria del pino en las montañas del interior valenciano. En nuestro caso, las tasas de parasitoidismo oscilaron entre el 2,0-14,3% para la generación invernal, y entre el 11-32% en la segunda generación, sobre pupas. A diferencia de la mayoría de estudios, pudimos constatar un parasitoidismo importante en fase de pupa, tal vez inducido por la coincidencia del período de enterramiento con la aparición de la segunda generación de moscas.

El parasitoidismo de *M. versicolor* osciló entre el 3,3-31,6% (promedio=14,57%) y principalmente ocurrió en el estadio L3 del hospedador, después de una diapausa larval interna iniciada en el estadio L1. Esta estrategia no coincidiría con las observaciones de CADAHÍA *et al.* (1967) que encontraron emergencias tan sólo en estadio L5. En Portugal (CABRAL *et al.*, 1965), España y Francia (CADAHÍA *et al.*, 1967) se ha citado a este braconido atacando *T. pityocampa*, y en Rumania sobre *Thaumetopoea processionea* (DISSESCU & CEIANU, 1968). Otra especie próxima, *Meteorus rubens* (Nees, 1811), es un parasitoide polífago que se desarrolla ocasionalmente sobre larvas de *T. wilkinsoni* y ha sido citado en Israel por HALPERIN (1990b).

El resto de parasitoides del complejo no se mostraron constantes en todos los biotopos, y su acción tan sólo se circunscribió al área de Las Umbrías en el año 2000. TRIGGIANI *et al.* (1993) citan tasas del 1,3-10,7% para *Coelichneumon rudis*, y del 0,7% para *Villa* sp., siendo esta última especie muy escasa. DÉMOLIN (1970) encontró tasas de parasitoidismo del 5-15% para *Compsilura concinnata* (Meigen, 1824), un 3-10% para *Erigorgus femorator* y un 0-0,5% para *Exorista larvarum* (Linnaeus, 1758). Dichas tasas de parasitoidismo coinciden en gran medida con las registradas en el presente estudio, para las diferentes áreas, y así *E. femorator* osciló del 0,3-1,0%, mostrándose como un parasitoide muy esporádico; *Exorista segregata* (Rondani, 1859) apareció con tasas en torno al 0,06%, siendo el parasitoide de menor trascendencia del complejo (tal vez debido a su marcada polifagia); *C. rudis* dio tasas de incidencia del 2,0%, y *Villa* sp. en torno al 5,8%. Todas estas especies se encontraron en áreas con gradaciones positivas (Tabla 14), y habría que resaltar la relativa importancia de *Villa* sp. como parasitoide de la fase subterránea de *T. pityocampa* en Las Umbrías, mostrándose como la especie más eficaz del complejo parasitoide hipogeo y observándose de manera abundante ya en primavera, volando sobre el sotobosque en busca de enterramientos (DU MERLE, 1969; DÉMOLIN, 1970).

Phryxe caudata. Endoparasitoide de *T. pityocampa* y *T. wilkinsoni*, presenta dos períodos de emergencia, uno en enero-febrero procedente de orugas invernantes, y otro desde finales de agosto hasta octubre procedentes de las pupas del lepidóptero. Las moscas, una vez emergidas atacan a las orugas en los nidos y en las procesiones de enterramiento (TRIGGIANI *et al.*, 1993). Se han podido encontrar hasta 14 larvas de taquinido por oruga en agregados de pequeñas dimensiones, lo cual confirma la tendencia a presentar superparasitoidismo; en este caso, hasta 1 ó 2 larvas podrían llegar a completar su desarrollo en el mismo hospedador. Por otra parte, de cada pupa parasitada suele emerger tan sólo una mosca, aunque en raras ocasiones pueden llegar a desarrollarse hasta 2-3 individuos (TRIGGIANI *et al.*, 1993).

En la segunda etapa fenológica de la procesionaria del pino, las orugas dependieron exclusivamente del nido de invierno para superar el período invernal crítico. La protección del bolsón, y la dilatada parada invernal que mostró la especie en los enclaves del interior valenciano, podrían explicar la notable reducción de las tasas de incidencia. Los únicos parasitoides capaces de atacar las orugas en los nidos, *P. caudata* y *E. femorator*, siempre se mostraron muy esporádicos en su acción de acuerdo con BILIOTTI (1956), DÉMOLIN (1970), BUXTON (1990) y LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, (2007). Así, tal vez el factor de mortalidad más importante durante esta etapa fue el frío (temperaturas por debajo de -10°C). Las mortalidades masivas registradas en La Jarilla durante el invierno del año 1999-2000 así podrían corroborarlo. Además, otro período especialmente crítico para la supervivencia de las orugas

sería el de las procesiones de enterramiento, ya que los individuos vuelven a estar expuestos al ataque de los parásitos y depredadores, en especial a *P. caudata* (BUXTON, 1990). Así, durante la primavera del año 2000 pudimos observar en Las Umbrías un gran número de taquinidos atacando las colonias mientras deambulaban buscando un lugar apropiado para enterrarse. Este hecho se tradujo en un 37,2% de las pupas muertas por la acción de este parasitoide. Sin embargo, y dado que al año siguiente no pudimos observar el mismo nivel de incidencia (aún en condiciones semejantes de densidad de plaga), asociamos aquel aumento de la actividad parasitaria a las condiciones ambientales coincidentes con la semana del máximo de enterramientos, que en el primer año fueron más o menos cálidas con días soleados, y que en el segundo fueron más frías, con días cubiertos y lluvia.

Phryxe caudata emergió de los enterramientos de la procesionaria del pino principalmente hacia mediados del verano y en otoño. Las moscas recién emergidas atacarían activamente las colonias L1-L2, dando origen a la primera generación. Ya en los meses de diciembre-enero, y sobre los estadios de L3-L4, emergerían las larvas maduras para dar lugar a la primera generación de imagos. Hacia el mes de febrero se daría una segunda generación a partir de orugas L4-L5 parasitadas, y estos imagos buscarían nuevos hospedadores en las colonias de orugas de L5, o atacando directamente los enterramientos hacia mediados de marzo. Las larvas se desarrollaron en las pupas y quedaron en diapausa hasta el año siguiente, realizando la pupación en el suelo, no lejos del despojo del hospedador, y de acuerdo con lo observado por BILIOTTI (1956), DU MERLE (1969) y BUXTON (1990). Hay que resaltar, que el período de emergencia de la generación otoñal fue mucho más extenso que en el caso de la generación de febrero. Este hecho nos podría estar indicando que mientras que la acción de los taquinidos procedentes de la primera generación, se extiende a lo largo de todo el invierno, la segunda generación centra su parasitismo en un momento muy concreto del ciclo de *T. pityocampa*, las orugas en L5 próximas a abandonar los nidos de invierno, o sobre los mismos enterramientos.

De esta forma, mientras que durante el primer período de eclosión se aseguró la coincidencia con los estadios de *T. pityocampa* susceptibles a su acción parasitaria (L1-L2), el segundo período de emergencias se sincronizó muy bien con el final del ciclo epigeo del lepidóptero, siendo un buen indicativo de la época de enterramientos tal y como pudimos corroborar. Así, *P. caudata* es considerado un parasitoide específico de la procesionaria del pino (BILIOTTI, 1956; DU MERLE, 1969), pudiéndose deberse dicha especificidad a diversos factores tales como la no coincidencia espacio-temporal entre el díptero y *T. processionea* (especie próxima a la procesionaria del pino), la imposibilidad para la joven larva de penetrar en otra oruga que no sea su hospedador normal, y la incapacidad de las larvas para desarrollarse en otros hospedadores alternativos.

Generalmente, en años de condiciones ambientales óptimas, *P. caudata* no suele provocar tasas de parasitoidismo por encima del 30% de los individuos de una población de procesionaria del pino (BILIOTTI, 1956) observación que pudimos corroborar durante los dos ciclos de estudio. En nuestro caso, *P. caudata* se mostró como un parasitoide con una incidencia muy irregular, y sus tasas de parasitoidismo variaron de manera importante de un año para otro, incluso con aumentos plausibles de densidad de plaga. Entre los factores que podrían explicar estas variaciones tan drásticas figurarían la desincronización de la segunda generación del taquinido con el período de inicio de los enterramientos (como ya comentamos con anterioridad) (BILIOTTI, 1956; BUXTON, 1990), y la incidencia de hiperparasitoides y patógenos que podrían reducir considerablemente las poblaciones de este díptero (BILIOTTI, 1956; TRIGGIANI *et al.*, 1993). Tal y como pudimos constatar en Las Umbrías, los niveles de incidencia de los hongos entomopatógenos sobre las pupas de la procesionaria del pino podría suponer un factor de mortalidad clave en la regulación de esta especie. Así, en primaveras especialmente húmedas y cálidas, podrían ser el principal causante de los descensos de población del taquinido. Por otra parte, el pteromárido *Dibrachys cavus* (Walker, 1835), el cual se comporta como un parasitoide gregario, ha sido citado como un hiperparasitoide importante de *P. caudata* en Francia, con tasas en

torno al 38-55 % de pupas parasitadas (BILIOTTI, 1956), aunque en nuestro caso no lo pudimos aislar de éstas.

Meteorus versicolor. Es un endoparasitoide larval primario de lepidópteros de las familias Arctiidae, Geometridae, Lasiocampidae, Lymantriidae, Noctuidae y Notodontidae (CADAHÍA *et al.*, 1967). Esta especie ataca a las orugas durante el invierno, en primavera o verano (CADAHÍA *et al.*, 1967), y en el sudeste de la Península Ibérica vive a expensas de la procesionaria del pino (BILIOTTI, 1958; CADAHÍA *et al.*, 1967; MONTOYA & HERNÁNDEZ, 1992; VARGAS-OSUNA *et al.*, 1994; JUAN-MARTÍNEZ, 2003). Por otra parte, el complejo de hiperparasitoides asociados a esta especie de braconido es muy importante, estando constituido por numerosas especies de himenópteros holárticos (THOMPSON, 1954, 1958; PECK, 1963; GRAHAM, 1969; PANIS & DÉMOLIN, 1975; HERTIG, 1977; VASIC & MINIC, 1979; VARGAS-OSUNA *et al.*, 1994; GRISSELL, 1995; BORDERA, 1998).

La fenología de *M. versicolor* en La Sierra Calderona manifestó un máximo durante el mes de enero constatando lo observado por CADAHÍA *et al.* (1967). Por otra parte, la estructura bimodal de las emergencias del parasitoide respondería a los dos períodos en los cuales las hembras del braconido podrían atacar las colonias del lepidóptero. Así, en torno a septiembre-octubre podría ocurrir un primer ataque sobre orugas de L1, dándose la primera generación hacia el mes de enero a partir de orugas en L3-L4, y de los ataques sobre orugas L2 a lo largo del mes de noviembre podría aparecer una segunda generación hacia el mes de marzo. Los parasitoides emergidos en febrero o marzo podrían no desarrollar una segunda generación sobre la procesionaria del pino, debido a las estructuras de seda bien establecidas y al efecto repelente de los tricomas urticantes de las orugas maduras (CADAHÍA *et al.*, 1967). A temperatura ambiente, la fase larval duró unos $18,7 \pm 3,7$ días, y la fase de pupa unos $23,6 \pm 6,6$ días; el desarrollo larval se activó hacia principios de diciembre, cuando el 50% de las orugas estuvieron en estadio L3 (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2005).

Por otra parte, las tasas de hiperparasitoidismo sobre *M. versicolor* variaron entre 15,7-34,6%, y de todas las especies encontradas, la única que actuó a lo largo de todo el período de muestreo fue *Pteromalus chrysos* Walker, 1836. La diversidad del complejo de hiperparasitoides aumentó hacia el mes de marzo con la aparición esporádica de varias especies, de las cuales *D. cavus* fue la segunda más importante. De acuerdo con BILIOTTI (1956), *D. cavus* se comportó como una especie gregaria, dando lugar a 2-5 individuos (hembras) que emergieron de un mismo capullo del braconido. *P. chrysos* es un endoparasitoide primario larval-pupal de coleópteros, dípteros, himenópteros y lepidópteros, o hiperparasitoide de dípteros e himenópteros. En España, esta especie ha sido citada por RAMOS & PANIS (1975) como parasitoide primario del microlepidóptero *Prays oleae* Bernard, 1788 (Lepidoptera, Yponomeutidae), y por VARGAS-OSUNA *et al.* (1994) como hiperparasitoide de *M. versicolor* sobre la procesionaria del pino. Además, también ha sido citado por HERTING (1978) como hiperparasitoide del taquinido *P. caudata*. Por esta razón, este pteromárido podría utilizar ambos parasitoides primarios para desarrollar sus generaciones de invierno; *D. cavus* es un endoparasitoide primario larval-pupal o pupal de arañas, coleópteros, dermápteros, dípteros, hemípteros, himenópteros, lepidópteros y neurópteros, o hiperparasitoide de dípteros, himenópteros y lepidópteros. Su aparición se constató hacia el mes de enero, y las bajas tasas de incidencia sobre *M. versicolor* pudieron deberse a ataques colaterales sobre otras especies coetáneas como *P. caudata* y *C. concinnata* (BILIOTTI, 1956; HERTING, 1978; TRIGGIANI *et al.*, 1993); *Brachymeria secundaria* (Ruschka, 1922) es un endoparasitoide pupal primario de himenópteros y lepidópteros, o hiperparasitoide de himenópteros. Esta especie ha sido también citada como hiperparasitoide de *M. versicolor* sobre *Cerura vinula* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Notodontidae) (HERTING, 1976) y *L. dispar* (VASIC & MINIC, 1979), y su asociación con *T. pityocampa* constituye una nueva relación tritrófica. Finalmente, *Gelis liparae* (Giraud, 1863) ya había sido citado por BORDERA (1998) como hiperparasitoide de *M. versicolor* sobre la procesionaria del pino en la Sierra Calderona. Sin embargo, el descubrimiento de *Gelis carbonarius* (Stefani, 1884) constituyó la primera

cita de esta especie como hiperparasitoide de *M. versicolor* y una nueva relación tritrófica en relación con *T. pityocampa* (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2005).

Exorista segregata. Citado como un parasitoide polífago de lepidópteros, de carácter polivoltino, se ha podido encontrar desarrollándose sobre larvas de *T. wilkinsoni* en Chipre, Turquía e Israel (WILKINSON, 1926; SCHIMITSCHEK, 1944; HALPERIN, 1990b). De igual modo, DÉMOLIN (1970) y LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, (2007) citan a la especie *E. larvarum* como parasitoide larval-pupal de *T. pityocampa* en España. Generalmente ataca los últimos estadios larvales (L4-L5), tanto en el nido como en las procesiones, depositando sus huevos sobre las orugas y pudiendo emerger de las pupas hacia abril-mayo para atacar otros hospedadores alternativos (HALPERIN, 1990b).

En nuestro caso, este parasitoide tan sólo pudo ser aislado de las poblaciones de Los Serranos-Rincón de Ademuz. Las larvas maduras del taquinido emergieron de las pupas de la procesionaria del pino hacia finales de la primavera (mayo-junio) y realizaron la puposis en las proximidades de los enterramientos. Dado que en esta época del año no hubo colonias del lepidóptero establecidas en los pinares en estudio, estas eclosiones prematuras podrían constatar el carácter polífago de la especie observado por otros investigadores. Los trabajos de DU MERLE (1969) y HALPERIN (1990b) señalaron a los taquinidos polivoltinos *C. concinnata* y *E. segregata* como parasitoides invernales de *T. pityocampa*; sin embargo, dado que no pudimos aislar a estas especies a partir de las orugas recolectadas de los nidos de invierno, y basándonos en nuestras observaciones de campo, podríamos suponer que *E. segregata* tan sólo atacaría de manera muy esporádica a las orugas de *T. pityocampa* en la época de las procesiones de enterramiento. Así, este díptero podría aprovechar de manera alternativa el recurso que supondría las numerosas procesiones de pupación de fácil acceso para el parasitoide (sobre todo en bosques con niveles de infestación altos).

Erigorgus femorator. En líneas generales, el parasitoidismo derivado de la acción de los icneumonídeos fue relativamente poco importante en todas las áreas estudiadas y de acuerdo con lo observado por ANDROIC (1956) en la antigua Yugoslavia, BILIOTTI (1958) en Francia, DÉMOLIN (1970) y LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.* (2007) en España, TRIGGIANI *et al.* (1993) en Italia, HALPERIN (1990b) en Israel y SCHMIDT *et al.* (1989) en Grecia. En concreto, han sido citadas tasas de parasitoidismo para *E. femorator* en torno al 1-3% (DÉMOLIN, 1970), mostrándose siempre como una especie localmente frecuente pero de escasa relevancia en toda la cuenca mediterránea (razón por la cual tal vez sea una de las especies menos estudiadas del complejo de parasitoides de *T. pityocampa*). Esta especie, citada como monófaga específica de la procesionaria del pino (DÉMOLIN, 1970), tan sólo pudo ser obtenida a partir de las poblaciones del lepidóptero ubicadas en Los Serranos-Rincón de Ademuz, no habiendo sido nunca observada en los pinares de la Sierra Calderona (lo cual podría presuponer algún factor ecológico limitante en su distribución). En las montañas del interior valenciano se mostró como una especie frecuente sobre todo en áreas en donde la plaga mostró una dinámica “progradativa” o de culminación. *Erigorgus femorator* emergió de las pupas de la procesionaria del pino hacia la segunda mitad de febrero, con un máximo casi coincidente con la segunda generación de *P. caudata*. Los imagos de esta especie de himenóptero fueron siempre vistos volando durante las horas centrales del día, en las inmediaciones de los nidos de invierno, y atacando a las orugas en estadio L5 (atravesando la estructura de seda con su oviscapto). Las larvas se desarrollaron en el interior de las pupas del lepidóptero, y quedaron en diapausa hasta el año siguiente. Los imagos del parasitoide eclosionaron de las pupas del lepidóptero al invierno siguiente, después de una diapausa de aproximadamente 9 ó 10 meses corroborando las observaciones de DU MERLE (1969) y DAJOZ (1998).

Coelichneumon rudis. Es un endoparásitoide específico de *T. pityocampa*, y considerando todo lo referido en la bibliografía, vive exclusivamente atacando al lepidóptero en su fase hipogea, buscando activamente las pupas bajo tierra e inoculando los huevos en su interior (ANDROIC, 1956; BILIOTTI, 1958; TRIGGIANI *et al.*, 1963). No resulta una especie de acción constante, y su abundancia está marcada por una importante variación interanual y siempre condicionada por el biotopo. Así, en Puglia (Italia) esta especie dio tasas de parasitoidismo entre el 1,3-10,7% y en España, las tasas de incidencia se situaron entre el 3-40% (DÉMOLIN, 1970; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, 2007). De acuerdo con lo observado en el presente estudio, el período de emergencia se centró entre abril y junio (con un máximo en mayo) aunque también se han podido verificar emergencias esporádicas más tardías, mostrando tan sólo una generación anual (TRIGGIANI *et al.*, 1993). En nuestro caso, el icneumónido emergió de las crisálidas desde finales de abril hasta la segunda mitad de mayo. Debido a que los enterramientos se dieron hacia mediados de marzo y se recogieron hacia mediados de junio, pensamos que los imagos comenzaron a emerger y a atacar los nuevos enterramientos durante este período (1ª generación), dando una segunda generación en el mes de mayo que actuaría sobre los enterramientos del mismo año o incluso sobre pupas procedentes de ciclos plurianuales. La fenología de este icneumónido se ha mostrado perfectamente sincronizada con la de su hospedador.

Después de algunos días después de la emergencia, las hembras acopladas o no, buscan pupas para ovipositar. Así, localizan pupas enterradas a unos 2 cm de profundidad tanteando frenéticamente el terreno con las antenas. Después, excavando un acceso al capullo con las patas, laceran la cubierta con las mandíbulas para acceder a la pupa y comprobar su estado. A través de esta abertura, introducen el oviscapto y realizan varias punciones en la misma pupa (TRIGGIANI *et al.*, 1993). Es posible el superparasitoidismo, aunque disminuye ampliamente las probabilidades de supervivencia de las larvas. La presencia del capullo parece ser crucial en la atracción de las hembras del icneumónido, de tal manera que las pupas sin capullo nunca fueron parasitadas (TRIGGIANI *et al.*, 1993). Aproximadamente, en unos 8 días a $25\pm 1^{\circ}\text{C}$, la larva llegaría al último estadio de desarrollo a principios del verano, pudiendo quedar en diapausa y realizar la pupación durante la primavera siguiente (DU MERLE, 1969).

Villa sp. Este bombílido fue la especie de mayor incidencia de entre todos los parasitoides de la fase hipogea de acuerdo con BILOTTI (1956), DU MERLE (1969) y DÉMOLIN (1970). Este díptero se comporta como un parasitoide específico de pupas, y las tasas de incidencia podrían oscilar entre el 5-75% (DU MERLE, 1969, DÉMOLIN, 1970; LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.*, (2007). La puesta se da en los lugares susceptibles de albergar enterramientos de la procesionaria del pino, y sus larvas "planidio" (muy móviles) atacan activamente las pupas de acuerdo con DU MERLE (1969). Tal y como pudimos observar principalmente en las áreas de Los Serranos, este díptero desarrolló una generación hacia finales de primavera, buscando activamente los enterramientos durante los meses de julio-agosto, y durante las horas de mayor calor de acuerdo con BILIOTTI *et al.* (1965) y DU MERLE (1969); respecto a la Sierra Calderona, en donde esta especie se mostró como poco frecuente, fue observada, ya bien entrado el período estival (agosto-septiembre), volando sobre todo en los claros de la masa forestal. En esta línea, en Italia se comportó como un parasitoide muy esporádico, con emergencias en el mes de julio (TRIGGIANI *et al.*, 1993). Por otra parte, en Mount Ventoux (Francia), DU MERLE & DELPECH (1973) citaron a *Villa brunnea* como una especie crucial en la mortalidad de pupas de la procesionaria del pino, con un período de puesta entre julio y septiembre. Estos autores citaron una gran influencia negativa de la climatología en la frecuencia de vuelo de los imagos, dándose una disminución sustancial de la curva de vuelo, y por tanto de puesta, en períodos de mal tiempo (viento y lluvia extremos).

Las hembras son aptas para reproducirse desde su eclosión y comienzan a ovipositar al día siguiente de su fecundación (DU MERLE, 1966). Los huevos, previamente envueltos de partículas de tierra almacenados en el receptáculo perivaginal de las hembras, son proyectados en vuelo hacia lugares abrigados del suelo (al pie de piedras por ejemplo), independientemente de la presencia del hospedador. Las larvas planidium del género *Villa* sp. atacan las pupas de la procesionaria del pino de manera "directa" (perforando los tejidos y penetrando de manera activa en su interior) o "diferida" (quedando a la espera de la maduración de la pupa entre sus repliegues tegumentarios, para penetrar posteriormente) (DU MERLE, 1981). Dichas larvas planidium, durante el período de búsqueda, se caracterizan por una tigmotaxia muy marcada, no se alimentan y su longevidad puede exceder 1 mes, siendo capaces de encontrar un huésped a 1 metro de su lugar de eclosión (DU MERLE, 1979a). El hospedador puede ser atacado en cualquiera de sus fases hipogeas, pero sólo penetran en él en la fase de pupa; por otra parte, el planidio puede fijarse a las orugas en sus desplazamientos terrestres y ser transportada al lugar de la puposis (comportamiento forético). El capullo juega un papel importante, aunque facultativo, en el descubrimiento del huésped, funcionando como una especie de estructura de fijación para los planidios que entran en contacto con él (DU MERLE, 1979b, 1979c). Una vez en el interior de la pupa pasa por una etapa fija, ligada a los tejidos del hospedador mediante un sifón o canuto "reaccional" que le permite respirar el aire exterior (sifonogénesis), después de la cual se libera y pasa a alimentarse del contenido interno de la pupa, exhibiendo una respiración cutánea. La pupación de los bombílidos asociados a la procesionaria del pino se produce bajo tierra, bien en el interior de la pupa parasitada (*V. brunnea*), bien en el interior de un pupario o de una pupa hiperparasitada (bombílidos hiperparasitoides). El día de la eclosión, la ninfa del díptero gana la superficie del suelo, y una vez la región anterior se expone al aire libre, queda inmovilizada y emerge el imago (DU MERLE & DELPECH, 1973). El éxito de la reacción sifonógena provocada por la penetración del planidio en la pupa de la procesionaria del pino depende de numerosos factores tales como el estadio de desarrollo del huésped (menor cuanto más edad tiene la pupa que se desarrolla hacia imago, e importante en pupas recién formadas o en diapausa prolongada), la ubicación del planidio en la pupa (menor en el tórax y en los tres primeros uritos de la pupa) o la temperatura (DU MERLE, 1981).

El único hiperparasitoide obtenido a partir de pupas del lepidóptero (procedentes de Los Serranos-Rincón de Ademuz) fue un bombílido del género *Hemipenthes* sp. el cual, y según las observaciones de DU MERLE (1969), se podría comportar como un antagonista de papel relevante. A este respecto, TARASCO (1995) citó para Italia al pteromárido *C. pityocampae* y al bombílido *Hemipenthes* sp. como antagonistas biológicos de *C. rudis* en fase de larva o pupa. DU MERLE (1969) citó para diversas áreas del Mediterráneo a los bombílidos *Hemipenthes* sp. y *Thyridanthrax* sp. como hiperparasitoides polípagos de la procesionaria del pino, atacando pupas de *P. caudata*, larvas maduras de *E. femorator*, y larvas maduras y pupas de *C. rudis* y *Villa* sp. Por otra parte, *Thyridanthrax* sp. se ha obtenido de pupas de *P. caudata*, *Angiometopa* sp. (Diptera, Sarcophagidae), *Sarcophaga* sp. (Diptera, Sarcophagidae), y de larvas maduras de *E. femorator*. El himenóptero diapríido *Trichopria* sp. fue obtenido de las pupas de distintas especies de dípteros halladas en los enterramientos de *T. pityocampa* como *C. concinnata* y *E. segregata*. Este hiperparasitoide gregario, puede desarrollar por término medio unos 60-70 individuos en el interior de una pupa de *C. concinnata*, y aparentemente no presenta diapausa (DU MERLE, 1969).

4.1.5 Otros enemigos naturales.

En las poblaciones de la procesionaria del pino, la presión de los enemigos naturales puede llegar a ser relativamente importante (TSANKOV et al., 1996a). La depredación durante los primeros estadios larvales suele ser frecuente en la mayoría de especies gregarias (RUF & FIEDLER, 2005), con hormigas, chinches, arañas y escarabajos como los principales grupos de artrópodos implicados en la

mortalidad de los agregados de orugas, sobre todo cuando el nido protector es inexistente o poco patente.

El papel de los mántidos como enemigos naturales de las orugas procesionarias quedó reflejado en los trabajos de HALPERIN (1990b), en donde se cita a la especie *Sphodromantis viridis* (Forsk., 1775) (tanto en estadio de ninfa como de imago) como depredador potencial de larvas jóvenes de *T. wilkinsoni*, pudiendo llegar a consumir entre 7-11 orugas/día en el caso de los imagos. Si bien no tuvimos constancia de la presencia habitual de mántidos en los pinos en el caso de los Serranos (salvo en la Loma Valluenga, en donde pudimos observar un imago hembra de *Ameles* sp. Burmeister, 1838 (Mantodea, Mantidae) (sobre *P. nigra* hacia el mes de julio), en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, fue frecuente observar a la especie *Iris oratoria* sobre *P. halepensis* (sobre todo imagos hembra) coincidiendo con la época de eclosión de las orugas L1 (septiembre-noviembre), lo cual la podría convertir en un depredador importante de las colonias en las primeras semanas de desarrollo.

El orden de los dermápteros también ha sido citado como depredadores ocasionales de larvas de primeros estadios de *T. pityocampa* y *T. wilkinsoni* en Grecia e Israel (KAILIDIS, 1963; HALPERIN, 1990b), siendo las especies más frecuentes *Labidura riparia* (Pallas, 1773) y *Forficula auricularia* Linnaeus, 1758. Estas especies llegaron a devorar entre 1-4 orugas/día. En nuestro caso, pudimos observar de manera esporádica a individuos del género *Forficula* sp. atacando los nidos de orugas en estadio L1 hacia los meses de octubre-noviembre, sobre todo en Pla de l'Albercoquer-Pija, lo cual corroboraría lo observado en el Mediterráneo oriental.

Entre los neurópteros, se cita a *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836) como depredador frecuente de orugas jóvenes de *T. wilkinsoni* en Israel (HALPERIN, 1990b), y de *T. pityocampa* en Grecia (KAILIDIS, 1963). Las larvas de este neuróptero pueden llegar a consumir hasta 4-5 orugas L1/día, o 1-4 larvas de L2/día. En la partida de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, fueron observadas con frecuencia larvas de neuróptero alimentándose de las orugas L1, atacando las colonias mientras se alimentaban de manera dispersa por las acículas (hecho frecuente a lo largo del día, durante las primeras semanas de vida). Dada la relativa abundancia de estas larvas en los pinares de la Sierra Calderona, podríamos esperar un impacto importante en la mortalidad de las colonias durante los meses de octubre y noviembre.

Las arañas son citadas como depredadores ocasionales de *T. wilkinsoni* en Israel (HALPERIN, 1990b), siendo las familias Salticidae y Clubionidae las más frecuentemente observadas sobre o dentro de los nidos de los primeros estadios de oruga. A este respecto, comentar que pudimos observar depredación de orugas por arañas tanto en Los Serranos como en la Sierra Calderona. Las familias más frecuentes fueron Clubionidae, Tomisidae y Salticidae, siendo esta última especialmente relevante en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija (septiembre-noviembre), en donde se le ha observado capturando ooparasitoides sobre las puestas de huevos, y más tarde atacando con frecuencia orugas de L1 y L2, mientras se alimentaban en el interior y proximidades de los nidos. En este sentido podríamos categorizar la acción de los saltícidos como de las más importantes dentro del complejo de depredadores de la procesionaria del pino.

Entre las aves, los páridos han sido la familia de pájaros más activa en torno a la fenología de *T. pityocampa*. Tanto en Los Serranos como en la Sierra Calderona han estado bien representados, habiéndose detectado la presencia de *Parus major* (Linnaeus, 1758), *Parus cristatus* (Linnaeus, 1758), *Parus ater* (Linnaeus, 1758) y *Parus caeruleus* (Linnaeus, 1758). A resaltar la incidencia de *P. caeruleus* sobre las puestas de huevos del lepidóptero, pudiendo haberse observado tasas de depredación de hasta un 5% en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija hacia los meses de septiembre-octubre. Respecto a *P. major*, fue observado a lo largo del estudio atacando activamente los nidos de invierno en todas las

zonas de estudio, pudiendo registrarse hasta un 20% de los nidos de seda perforados por estos pájaros. Dichos orificios se hacen más frecuentes hacia el final del invierno, entre febrero y marzo, afectando sobre todo a orugas L4-L5. Estas observaciones estarían en conformidad con las de otros autores; HALPERIN (1990b) cita *P. major* como el pájaro más activo de todos lo que potencialmente podrían depredar sobre *T. wilkinsoni* en Israel. Hacia febrero utiliza las sedas de los nidos de la procesionaria del pino para construir sus propios nidos, debilitando las estructuras de seda, y pudiendo aumentar la susceptibilidad de las colonias a ser afectadas por otros enemigos naturales, como sería el caso de los patógenos (sobre todo a comienzos de la época lluviosa). En marzo, estos páridos perforarían los nidos para sustraer orugas de su interior y alimentarse. Tal y como pudimos constatar por los restos que encontramos en las ramas en torno a los nidos atacados, los carboneros “pelarían” las orugas dándoles la vuelta y comiendo tan sólo el contenido interno; este comportamiento también fue observado por HALPERIN (1990b). Por otra parte en Bulgaria (TSANKOV *et al.*, 1996a, 1996b), fueron observadas varias especies de páridos alimentándose de orugas jóvenes y de puestas de huevos, y durante el invierno, *P. major* fue observado alimentándose de orugas erráticas sobre las ramas de los árboles. Esta especie también es ampliamente citada en Chipre (WILKINSON, 1926), Francia (BILIOTTI, 1958; BARBARO, 2008), España (CEBALLOS, 1969) y Portugal (PIMENTEL & NILSSON, 2009).

Otra ave que pudo ser observada alimentándose de las colonias de *T. pityocampa* en la Sierra Calderona fue *Clamator glandarius*. Así, a partir de la segunda quincena de febrero, y coincidiendo con la llegada de los primeros individuos de este cucúlido a tierras valencianas, se tuvo constancia de hasta un 5% de nidos atacados, principalmente en estadios L4-L5. A diferencia de los páridos que perforan las paredes de seda de los nidos haciendo agujeros bien definidos, los críalos destrozan con su pico y sus fuertes garras la estructura de seda y devoran prácticamente la totalidad del agregado de orugas. Esta especie ya había sido citada en España, considerándose en el ámbito de la Península Ibérica como un depredador de importancia relevante (CEBALLOS, 1969). También ha sido citado en el sur de Francia (BARBARO, 2008) y en Israel (HALPERIN, 1990b) como depredador de orugas L4-L5 de *T. pityocampa* y *T. wilkinsoni*, respectivamente.

Aunque no hemos podido evaluar directamente la acción depredadora de las especies *Upupa epops* y *Caprimulgus europaeus*, es de suponer que dada la abundancia de estas aves en las áreas de estudio, el impacto depredador sobre la procesionaria del pino pueda llegar a ser importante. El paisaje típico de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, y de otras partidas próximas como Pla de Calvo y Pla d'Orcan, formado principalmente por masas de pinos con alternancia de cultivos de algarrobos, olivos y otras explotaciones típicas de secano, y con algunas granjas dispersas, constituiría un mosaico de paisajes idóneo para el asentamiento de ambas especies (HALPERIN, 1990b; BATTISTI *et al.*, 2000; BARBARO, 2008). En el caso de las abubillas, hemos podido observar la presencia de parejas residentes durante todo el año, lo cual aumentaría la posibilidad de interacción entre la procesionaria del pino y esta ave insectívora, especialmente durante los meses de invierno. Así, se ha podido observar la depredación de orugas en nidos previamente agujereados por los páridos (HALPERIN, 1990b), y también, directamente de las ramas o de los enterramientos (CEBALLOS, 1969; HALPERIN, 1990b; BATTISTI *et al.*, 2000; BARBARO *et al.*, 2008). De manera significativa, las abubillas no abandonan los grupos de orugas detectados hasta que no son devorados casi en su totalidad, y en algunos casos, se relaciona el descenso del nivel poblacional de procesionaria del pino con la acción depredadora de las abubillas (HALPERIN, 1990b; BATTISTI *et al.*, 2000). Por otra parte, *C. europaeus* fue especialmente frecuente en el área de Las Umbrías, quizás favorecido por los amplios espacios cerealistas que circundan los repoblados. Así, al atardecer, y coincidiendo con las horas de actividad de vuelo de la procesionaria del pino, fue habitual observarlos sobrevolando los pinos o circundando el perímetro del pinar (entre abril y septiembre), capturando todo tipo de insectos voladores. Si tenemos en cuenta que entre un 80-95% de su régimen alimentario se compone de polillas (SIERRO *et al.*, 2001), y que es en los claros y lindes de la masa forestal en donde se suelen encontrar el 95% de los enterramientos de la

procesionaria del pino, el impacto depredador de esta especie podría llegar a ser muy relevante (BARBARO, 2008).

Al margen de todas estas especies de aves especializadas en alimentarse de la procesionaria del pino durante gran parte de su ciclo fenológico, estas orugas aposemáticas y gregarias, poseen un contingente de setas urticantes capaz de repeler el ataque de la mayor parte de aves insectívoras (BOWERS & FARLEY, 1990; LINDSTRÖM *et al.*, 2001; EXNEROVÁ *et al.*, 2007). Por lo tanto, los primeros estadios larvales (L1 y L2) serían los más accesibles para gran parte de pájaros no especialistas, pudiendo manifestar respuestas numéricas de especies más generalistas, al igual que lo observado en otras muchas especies no aposemáticas como *Choristoneura fumiferana* Clemens 1865 (CRAWFORD & JENNINGS, 1989), *Ennomos subsignarius* Hübner, 1818 (HANEY, 1999), *Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758) o *Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794) (HOGSTAD, 2005). En efecto, GONZÁLEZ-CANO (1981) pudo constatar que un amplio número de especies de aves mostraron una respuesta irruptiva frente a la aparición de los primeros estadios de la procesionaria del pino, sobre todo los páridos. PIMENTEL & NILSSON (2009) también citaron respuestas numéricas bien patentes en *P. major* y *Turdus merula* (Linnaeus, 1758), frente a orugas e imagos respectivamente, en poblaciones de procesionaria del pino de fenología estival. En nuestro caso, también podríamos citar la acción depredadora de *Sylvia melanocephala* (Gmelin, 1789) sobre orugas L1 y L2 en Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija, durante los meses de septiembre-noviembre, como una especie que podría manifestar respuestas numéricas importantes. Así, esta especie de paseriforme ha sido observada con frecuencia atacando los agregados de orugas, y devorando gran cantidad de individuos en sus incursiones otoñales. Así, las comunidades de pájaros de los bosques mediterráneos estarían constituidas principalmente por residentes territoriales, o por especies con trayectos migratorios cortos, presentes en las áreas durante todo el año, lo cual podría condicionar la eficacia de estas especies a la hora de localizar y sincronizarse con las dinámicas irruptivas de los insectos (PIMENTEL & NILSSON, 2009).

Entre los mamíferos, podríamos citar la acción depredadora de quirópteros como *Pipistrellus pipistrellus*, el murciélago más abundante en Europa continental (STEBBINGS & GRIFFITHS, 1986). Incluso, algunos estudios hacen referencia a incrementos de población y nuevas áreas de expansión como ocurrió en Suiza (STUTZ & HAFFNER, 1985; SPEAKMAN *et al.*, 1991), fruto de la tendencia que muestra esta especie a depredar insectos atraídos por fuentes de luz tales como lámparas y focos (una accesible fuente de alimento) (RYDELL, 1989). El murciélago común muestra una estrategia denominada "r-K de selección continua"; con una longevidad corta, las hembras pueden comenzar a parir a partir del primer año de edad, dando una producción regular de descendencia en gran parte de las áreas de distribución (GAISLER, 1989). El uso sistemático de las fuentes de luz artificiales por el murciélago común podría potenciar sus poblaciones (a diferencia de otros murciélagos) y de manera paralela, aumentar su acción depredadora en áreas adyacentes (RYDELL & RACEY, 1995). Si tenemos en cuenta la variación estacional en la composición de la dieta de *P. pipistrellus*, se citan lepidópteros (30-90%) y dípteros (70-90%) como los órdenes más consumidos entre los meses de abril-septiembre. Sin embargo, es en los meses de julio-septiembre cuando esta especie balancea su régimen alimenticio hacia las polillas (ARLETTAZ *et al.*, 2000). Dada la abundancia y actividad de esta especie de microquiróptero en los pinares de Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija durante los meses de verano y otoño (pudiendo llegar hasta bien entrado el mes de noviembre), y la coincidencia con el período de vuelo de la procesionaria del pino principalmente durante el mes de septiembre, podría hacer del murciélago común una especie depredadora a tener en cuenta como factor de control, de acuerdo con AMORT (1994). Dados los hábitos de vuelo exhibidos por las hembras (con mucha probabilidad constituidos por vuelos cortos y de baja altura), estos murciélagos centrarían su acción depredadora principalmente sobre machos (de carácter más errático, con mayor poder de dispersión y tamaño más reducido). Para confirmar estas hipótesis será necesario estudiar la dieta de *P. pipistrellus* a partir de los restos de insectos incluidos en los excrementos de estos quirópteros. Tanto la naturaleza discontinua de

las masas forestales de esta área (espacios abiertos en donde los murciélagos podrían detectar y cazar con mayor facilidad a sus presas), como la presencia de masías y casas de campo dispersas que podrían favorecer tanto su alimentación (fuentes de luz artificial), como su proliferación (refugios, lugares de cría, etc.), podrían potenciar la acción de esta especie de murciélago como depredador de lepidópteros plaga en ambiente forestal, de manera paralela a como se ha podido estudiar en especies cercanas como *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825) (Chiroptera, Vespertilionidae) en ámbito agrícola (FLAQUER, 2008). Finalmente, y dado que la mayor parte de especies de quirópteros valencianos presentarían su máximo de actividad entre las 20:00 y las 24:00 horas durante el período estival (PROSPER & RODRIGO, 1997) (coincidiendo con las horas de vuelo de la procesionaria del pino [DÉMOLIN, 1962a]), podríamos citar a otras muchas especies como depredadores potenciales de este lepidóptero en los pinares estudiados; así, *Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817, *Myotis blythii* Tomes, 1857, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) (Chiroptera, Vespertilionidae), *Rhinolophus euryale* Blasius, 1853 o *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) (Chiroptera, Rhinolophidae), son especies que incluyen en su dieta una gran diversidad de lepidópteros, y que podrían depredar sobre *T. pityocampa* a diferentes niveles de altura en vuelo o sobre la vegetación (PROSPER & RODRIGO, 1997).

4.1.6 Consideraciones finales.

Cuando se produce una superpoblación, la procesionaria del pino llega a afectar grandes extensiones de pinar, con lo que los tratamientos de alcance local resultan insuficientes (eliminación de nidos mediante poda, disparos de escopeta o pulverización de insecticidas químicos y biológicos). Las pulverizaciones aéreas de carácter extensivo, se suelen planificar en función de evaluaciones visuales que los técnicos forestales realizan a finales del invierno, cuando las orugas ya han defoliado gran parte del pinar y se encuentran en un estadio de desarrollo avanzado. Así, la pulverización de los rodales no se lleva a cabo hasta principios del otoño siguiente, ya que los tratamientos fitosanitarios son más eficaces en los primeros estadios de desarrollo. Por otra parte, los tratamientos extensivos como medida preventiva resultarían inapropiados, ya que no hay forma de predecir con exactitud los rodales forestales que van a sufrir un alto grado de infestación, y el coste económico junto con el impacto ecológico de estos tratamientos, los haría del todo insostenibles. Las superpoblaciones solo pueden detectarse una vez que ya han sucedido, aplazando al año siguiente cualquier tipo de intervención, por lo cual dichas planificaciones suelen tener serias limitaciones prácticas.

Como contrapartida, en ausencia de tratamientos fitosanitarios durante las fases de gradación positiva, se incrementaría la resistencia en el rodal afectado; junto a la drástica disminución de recursos (de un año para otro apenas quedarían hojas), los renuevos de acícula serían de peor calidad alimentaria, pudiendo ocasionar mortalidades masivas de orugas y una drástica reducción de la población. Paralelamente a esta situación, los enemigos naturales registrarían una explosión demográfica, haciéndose especialmente relevante la acción de parasitoides, depredadores y patógenos. En bosques bien estructurados, la dinámica poblacional de la plaga quedaría restringida durante períodos de tiempo más largos, a umbrales de densidad poco patentes, fruto de la resiliencia forestal. Es en este contexto, en donde el complejo de enemigos naturales se reivindica como el más persistente, selectivo y eficaz agente de control. Si tenemos en cuenta que el complejo de enemigos naturales evolucionó junto a la procesionaria del pino en masas naturales, sería en este tipo de formaciones forestales en donde los antagonistas biológicos articularía eficazmente su acción reguladora con el resto de factores ambientales, optimizándola. En este contexto, no podemos considerar a este conjunto de organismos únicamente como un complejo meramente “acompañante” de la dinámica poblacional de la plaga tal y como propone DÉMOLIN (1987).

Con estas consideraciones sobre la mesa, las medidas de control de *T. pityocampa* deberían incluir la gestión de los pinares, contemplando nuevos modelos de repoblación que introduzcan elementos de heterogeneidad en los rodales forestales, con una selección de especies adecuada a los biotopos a repoblar, con la disminución en la densidad de los hospedadores del lepidóptero, y con un aumento significativo de la diversidad de otras especies leñosas, fundamentalmente frondosas, en los claros y márgenes de la floresta. Estas actuaciones, por sí solas, deberían de potenciar la acción de los enemigos naturales, permitiendo la sincronización de los ciclos fenológicos de las diferentes especies con la dinámica de la plaga, hasta umbrales de infestación cada vez menos patentes, y haciendo mucho más eficaces las pautas de actuación del abundante complejo de enemigos naturales.

CONCLUSIONES.

1. La procesionaria del pino mostró importantes diferencias en las dinámicas de población según la composición y estructura de la masa forestal, siendo de carácter epidémico en las repoblaciones de *Pinus nigra* del interior de la provincia de Valencia, con gradaciones rápidas y súbitas, y mostrando una dinámica de desarrollo de las gradaciones más lenta en las masas naturales de *Pinus halepensis* de la Sierra Calderona.
2. El estudio de la fenología de la plaga, en los límites geográficos establecidos, permitió corroborar la importancia del clima como factor regulador primario de la dinámica poblacional. Así, los umbrales térmicos limitantes tanto en invierno como en estío, junto con el impacto de los períodos de lluvias abundantes, parecen ser motivo frecuente de la inflexión en las gradaciones de la procesionaria del pino.
3. La fenología del lepidóptero estuvo claramente diferenciada en los dos grupos de áreas establecidos. Las poblaciones de las áreas del interior mostraron patrones de vuelo prematuros, con curvas de vuelo dilatadas y asimétricas, tiempo de desarrollo de unos 10 meses, con una parada en el desarrollo de carácter invernal muy marcado afectando fundamentalmente a las orugas L4, mayor dependencia de los nidos de invierno como estructura clave en el perfecto desarrollo de las colonias y fenómeno de diapausa muy acusado. Adicionalmente, las poblaciones de la Sierra Calderona manifestaron un retraso en el comienzo del ciclo fenológico de aproximadamente un mes respecto a las del interior, llegando a completar el ciclo incluso 2 meses antes que éstas.
4. En el presente trabajo se evidencia la importancia de las estructuras de seda en las áreas de clima más frío, y la correlación directa que existe entre las dimensiones del nido de invierno, el estadio y el número de orugas del agregado. Las orugas establecen sus nidos de invierno en L3 en las áreas del interior, y en L4 en la Sierra Calderona, siendo mucho más conspicuos en el primer caso. Por otra parte, constatamos la dependencia de la fenología de la procesionaria del pino a ciertos umbrales térmicos, reflejada por la orientación en la copa de los árboles de las puestas de huevos, por la evolución de las posiciones en el árbol de las colonias de orugas y de los nidos de invierno, y por las diferencias registradas en las dimensiones de los habitáculos de seda.
5. Los valores de fecundidad y fertilidad efectiva mostraron diferencias significativas entre las áreas del interior (Loma Valluenga, Los Ances, La Jarilla y Las Umbrías) y la Sierra Calderona (Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija), siendo el número de huevos por puesta, y el número de orugas neonatas sustancialmente mayor en las áreas de montaña del interior. Por otra parte, el fenómeno de diapausa fue significativamente mayor en las áreas de Los Serranos-Rincón de Ademúz, siendo los machos más afectados que las hembras. Estas estrategias podrían ser necesarias para mantener las poblaciones con éxito en áreas de clima frío.
6. Aunque serían necesarios estudios más exhaustivos en este campo, este trabajo evidencia que las masas naturales, de naturaleza irregular y heterogénea, ofrecen mayor resistencia ambiental a la infestación por este lepidóptero. Este hecho podría remarcar la importancia de adecuar al máximo las repoblaciones forestales al biotopo en cuestión, fomentando la heterogeneidad de las masas, como paso previo a la optimización de la acción de los enemigos naturales como factor de control.

7. El complejo de enemigos naturales estuvo bien representado, tanto en los bosques de regeneración natural como en las repoblaciones, habiéndose encontrado diferencias importantes entre las áreas del interior (Loma Valluenga, Los Ances, La Jarilla y Las Umbrías) y la Sierra Calderona (Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija), tanto en la componente en especies como en sus tasas de incidencia. Si bien la acción de los diferentes antagonistas biológicos de la procesionaria del pino sufrieron variaciones a lo largo del período de estudio en todas las áreas, debemos resaltar la acción de ciertas especies clave tales como *Phryxe caudata* en Los Serranos, y *Baryscapus servadeii* en la Sierra Calderona, que manifestaron oscilaciones interanuales importantes en sus k-valores, ligadas probablemente a aspectos fenológicos y climáticos.
8. El estudio en detalle de la distribución de los ooparasitoides a diferentes escalas (puesta de huevos, árbol, masa forestal) reveló aspectos importantes al respecto de la biología de las especies más significativas, *Baryscapus servadeii* y *Ooencyrtus pityocampae*. La procesionaria del pino seleccionó al hospedador vegetal para la puesta. Tanto el porte del árbol, como la situación de éste en la masa forestal, fueron determinantes en el número de huevos depositados. Respecto a la acción de las dos especies de ooparasitoides más relevantes, no se pudo constatar competencia interespecífica, al menos al nivel de parasitoidismo estudiado. Sin embargo, se pudo evidenciar que tanto la incidencia de puesta del lepidóptero, como la eficacia parasítica de las diferentes especies, se vieron afectadas por la situación del árbol en la masa forestal, siendo el sector Sur el más afectado.
9. La probabilidad de supervivencia disminuyó de manera significativa en fase de huevo y pupa para Los Serranos, y en fase de huevo y últimos estadios larvarios para la Sierra Calderona. La mortalidad por enemigos naturales osciló entre un 10-34% a lo largo del período de estudio, pudiendo destacar la acción de los ooparasitoides, de los parasitoides larvarios y de los hongos entomopatógenos, estos últimos especialmente relevantes en las áreas del interior. Especies tales como 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 en los pinares valencianos. De manera paralela, estas actuaciones también deberían dirigirse a la potenciación del complejo de depredadores, ya que aunque de acción más generalista, hemos podido constatar un peso específico importante en el control de las poblaciones del lepidóptero a lo largo de todo el ciclo fenológico; así, tetigónidos, formícidos, aves insectívoras y quirópteros deberían de contemplarse como factores muy a tener en cuenta en la planificación de la gestión de los pinares, creando las condiciones idóneas para favorecer el asentamiento y establecimiento de sus poblaciones.

BIBLIOGRAFIA.

- ABGRALL, J.F.; BOUHOT, L. (1990):** Le réseau de surveillance de la chenille processionnaire du pin en France: 20 années de recul. In: Ministère d'Agriculture et Forêt (DERF), *Departement de la Santé des Forêts, La santé des forêts en 1989*, Paris, pp. 18-21.
- ACHTENBERG, C.V. (1984):** Essay on the phylogeny of Braconidae. *Entomologist Tidskrift*, 105: 41-58.
- AGENJO, R. (1941):** Monografía de la Familia *Thaumetopoeidae* (Lep.). *Eos*, 18: 69-130.
- AIZEN, M.A.; FEINSINGER, P. (1994):** Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- AKAIKE, H. (1974):** *Information theory and an extension of the maximum likelihood principle*. Proceedings of the 2nd international symposium Information theory, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- ALBERGHINI, S.; BATTISTI, A.; SQUARTINI, A. (2008):** Monitoring a genetically modified *Pseudomonas* sp. Released on pine leaves reveals concerted successional patterns of the bacterial phyllospheric community. *Antonie van Leeuwenhoek*, 94: 415-422.
- ALEMANY, A.; MIRANDA, M.A.; MORELL, P. (1994):** Primeros resultados del estudio sobre parasitismo en huevos de *Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff. en Baleares. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, 20: 679-685.
- ALEXANDER, R.D. (1974):** The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology Systems*, 5: 325-383.
- ALLEE, W.C.; EMERSON, A.E.; PARK, O.; PARK, T.; SCHMIDT, K.P. (1949):** *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia and London.
- AMENGUAL, B.; FONTAL, J.; LÓPEZ, M.; MÁRQUEZ, J.; SÁNCHEZ, A.; SERRA-COBO, J. (2004):** *Control biológico de la procesionaria del pino (Thaumetopoea pityocampa), en las islas Baleares, mediante quirópteros*. Govern de Les Illes Balears. Conselleria de Medi Ambient. Direcció General de Biodiversitat.
- AMORT, R. (1994):** *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller) nel Tirolo meridionale. *Introduzione del parassitoide oofago Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) nella media Val d'Isarco. Università degli Studi di Padova. Facoltà di agraria. Istituto di Entomologia Agraria. Padova.
- ANDERSON, D.R.; POSPAHALA, R.S. (1970):** Correction of bias in belt transect studies of immotile objects. *Journal of Wildlife Management*, 34(1): 141-146.
- ANDERSON, R.F.; ROGOFF, M.H. (1966):** Crystalliferous bacteria and insect toxicants. In: GROSBY, D.G. *Natural pest control agents*. Advances in Chemical Series N° 53. American Chemical Society, pp. 65-79.
- ANDREWARTHA, H.G.; BIRCH, L.C. (1948):** Measurement of "environmental resistance" in the Australian plague grasshopper. *Nature*, 161: 447-448.

- ANDROIC, M. (1956):** Contribution à l'étude de *Cnethocampa pityocampa* Schiff. *Revue de Pathologie Végétale et Entomologie Agricole de France*, 35: 251-262.
- ANDROIC, M. (1957):** La Processionnaire du pin (*Cnethocampa pityocampa*). Etude biologique et écologique. *Annales Pro Experimentis Foresticis*, 13: 351-460.
- ANDROIC, M. (1961):** Pokusno suzbijanje borova cetnjaka (*T. pityocampa* Schiff.). Bakterijama (*Bacillus thuringiensis*). *Sumarskog lista*, pp. 108-124.
- ANENTO, J.L.; SELFA, J. (1997):** Himenópteros parasitica y control de plagas. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 20: 151-160.
- ARLETTAZ, R.; GODAT, S.; MEYER, H. (2000):** Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation*, 93: 55-60.
- ARMENGOT, R.; PÉREZ-CUEVAS, A. (1989):** *El Clima. Capítulo 10* (En Guía de la Naturaleza de la Comunidad Valenciana). Levante, El Mercatil valenciano. Caja de Ahorros del Mediterráneo e Institución Valenciana de Estudios e Investigación, Valencia.
- ARNALDO, P.S.; TORRES, L.M. (2006):** Effect of different hosts on *Thaumetopoea pityocampa* populations in Northeast Portugal. *Phytoparasitica*, 34(5): 523-530.
- ARRU, G.M.; COVASSI, M.; DE BELLIS, E. (1966):** Los principales insectos perjudiciales a los montes en Italia. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 31-41.
- ASKEW, R.R. (1971):** *Parasitic insects*. American Elsevier, Nueva York.
- ASKEW, R.R.; BLASCO-ZUMETA, J.; PUJADE-VILLAR, J. (2001):** Chalcidoidea y Mymarommatoida (Hymenoptera) de un sabinar de *Juniperus thurifera* L. en Los Monegros, Zaragoza. *Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 4: 76.
- ASKEW, R.R.; NIEVES-ALDREY, J.L. (2000):** The genus *Eupelmus* Dalman, 1820 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae) in Peninsular Spain and the Canary Islands, with taxonomic notes and descriptions of new species. *Graellsia*, 56: 49-61.
- ATGER, P. (1962):** Effet des conditions ecologiques sur l'apparition d'une bacteriose intestinale chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 258: 2430-2432.
- ATGER, P. (1964):** Role d'un enchainement virus-bacteria dans le declenchement d'epizootie chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 258: 2430-2432.
- ATGER, P.; VAGO, C.; MEYNADIER, G. (1964):** Etude d'une bacteriose intestinale de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Revue de Pathologie Végétale et Entomologie Agricole de France*, 43: 55-61.

- AVCI, M. (2000):** Investigations on structure of egg-batches, parasitism and egg laying habit of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep.: Thaumetopoeidae) in various regions of Turkey. *Turkish Journal of Entomology*, 24: 167-178.
- AVCI, M. (2003):** Parasitism of egg-batches of the cedar processionary moth *Traumatocampa ispartensis* in Turkey. *Phytoparasitica*, 31(2): 1-6.
- AVTZIS, N. (1986):** Development of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) in relation to food consumption. *Forestry Ecology Management*, 15: 65-68.
- AYRES, M.P.; LOMBARDERO, M.J. (2000):** Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of the Total Environment*, 262: 263-286.
- BALACHOWSKY, A.S., 1972:** *Entomologie Appliquée a l'Agriculture. II, Lepidoptères. Notodontidae-Thaumetopoeinae*. Paris.
- BALDASSARI, N.; ROCCHETTA, G.; BARONIO, P. (1994):** Sviluppo di una popolazione isolata di *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera Thaumetopoeidae) sottosposta a confusione sessuale. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi" dell'Università di Bologna*, 48: 185-193.
- BÁRBARO, L. (2008):** *Les oiseaux insectivores prédateurs de la processionnaire du pin*. Colloque «Insectes et changement climatique » Micropolis. Aveyron.
- BÁRBARO, L.; COUZI, L.; BRETAGNOLLE, V.; NEZAN, J.; VETILLARD, F. (2008):** Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity Conservation*, 17: 1073-1087.
- BÁRBARO, L.; PONTCHARRAUD, L.; VETILLARD, F.; GUYON, D.; JACTEL, H. (2005):** Comparative responses of bird, carabid and spiders assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantations forests. *Ecoscience*, 12: 110-121.
- BARBER, G.W. (1936):** Efficiency of *Trichogramma minutum* Riley in relation to population density of its host. *Journal of Economic Entomology*, 29: 631.
- BARBOSA, V.S.; LEAL, I.R.; LANNUZZI, L.; ALMEIDA-CORTEZ, J. (2005):** Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology*, 34: 701-711.
- BARONIO, P.; BALDASSARI, N.; SCARAVELLI, D. (1992):** Evoluzione quantitativa di una popolazione di *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) trattata con il metodo cattura in massa. *Frustula Entomologica*, 15(28): 1-9.
- BARONIO, P.; ROCCHETTA, G.; BALDASSARI, N. (1993):** Una stima delle popolazioni di *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) in alcune vallate dell'Appennino forlivese. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi" dell'Università di Bologna*, 48: 11-17.
- BATTISTI, A. (1985):** *Ricerche bio-ecologique e demografique su Thaumetopoea pityocampa Den. & Schiff. in pinete di Pinus nigra Arnold delle Prealpi orientali*. Tesi di Dottorato. Bologna.

- BATTISTI, A. (1988):** Host plant relationships and populations dynamics of the Pine Processionary Caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis et Schiff.), *Journal of Applied Entomology*, 105: 393-402.
- BATTISTI, A. (1989):** Field studies on the behaviour of two egg parasitoids of the processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Entomophaga*, 34(1): 29-38.
- BATTISTI, A.; BERNARDI, M.; GHIRALDO, C. (2000):** Predation by the hoopoe (*Upupa epops*) on pupae of *Thaumetopoea pityocampa* and the likely influence on other natural enemies. *Biocontrol*, 45: 311-323.
- BATTISTI, A.; COLAZZA, S.; ROVERSI, P.F.; TIBERI, R., (1988):** Alternative host of *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) (Hymenoptera, Encyrtidae) in Italy. *Redia*, 71(2): 321-328.
- BATTISTI, A.; DELL'AGNOLA, G.; MASUTTI, L. (1986):** L'attività di *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller) nel ciclo della sostanza organica in popolamenti artificiali di *Pinus nigra* Arnold. *Frustula Entomologica*, 7-8: 507-520.
- BATTISTI, A.; IANNE, P.; MILANI, N.; ZANATA, M. (1990):** Preliminary accounts on the rearing of *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) (Hym., Encyrtidae). *Journal of Applied Entomology*, 110: 121-127.
- 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). *Journal Pest Science*, 71: 72-76.
- 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. *Global Change Biology*, 12: 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. *Ecology Applied*, 15: 2084-2096.
- BELLIN, S. (1994):** Zur Evolutionsbiologie von zwei parthenogenetischen Eiparasitoidenarten (Hym., Chalcidoidea) der mediterranen Kiefernprozessionsspinner (Lep., Thaumetopoeidae). Ph. D. thesis, University of Hannover, Hannover.
- BELLIN, S. (1995):** Zur biologie von *Baryscapus transversalis* Graham (Hym., Eulophidae), hyperparasitoid der primärparasitoiden von *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 9: 453-457.
- BELLIN, S.; SCHMIDT, G.H.; DOUMA-PETRIDOU, E. (1990):** Structure, ooparasitoid spectrum and rate of parasitism of *Thaumetopoea pityocampa* (Den & Schiff) (Lep., Thaumetopoeidae) in Greece. *Journal of Applied Entomology*, 110: 113-120.
- BELLOWS, T.S.; VANDRIESCHE, R.G.; ELKINTON, J.S. (1992):** Life-table construction and analyses in the evaluation of natural enemies. *Annual Review Entomology*, 37: 587-614.

- BENZ, G. (1974):** Negative Rückkopplung durch Raum-und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische veränderung der nahrungsgrundlage als regelsprinzip in der populationsdynamik des grauen larchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenee) (Lepidoptera, Tortricidae). *Zeitschrift fuer angewandte Entomologie*, 76: 196-228.
- BERNARD, F. (1944):** Notes sur l'écologie des fourmis en forêt de Mamoré (Maroc). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, 35: 125-140.
- BERNARD, F. (1968):** *Les fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*. Masson et Cie, Paris.
- BERNASCONI, G.; STRASSMANN J.E. (1999):** Cooperation among unrelated individuals: the ant 544 foundress case. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 477-482.
- BERNAYS, E.; CHAPMAN, R. F. (1994):** *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York-London.
- BERNDT, L.A.; WRATTEN, S.D.; SCARRATT, S.L. (2006):** The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biological Control*, 37: 50-55.
- BERRYMAN, A.A. (2002):** *Population cycles: the case for trophic interactions*. Oxford. Nueva York.
- BIANCHI, F.J.J.A.; WÄCKERS, F.L. (2008):** Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control*, 46: 400-408.
- BILIOTTI, E. (1955):** Survie des larves endophages de tachinaires à une mort prématurée de leur hôte par maladie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 240: 1021-1023.
- BILIOTTI, E. (1956):** Entomophages et maladies des insectes. *Entomophaga*, 1: 45-53.
- BILIOTTI, E. (1957):** Biologie de *Phryxe caudata* Rondani (Diptère Larvaevoridae), parasite de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Revue de Pathologie Végétal et Entomologie Agricole de France*, 25: 50-65.
- BILIOTTI, E. (1958):** Les parasites et predateurs de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera). *Entomophaga*, 3: 23-24.
- BILIOTTI, E. (1959):** Observations épizootiologiques sur la "Processionnaire du pin". *Revue de Pathologie Végétal et Entomologie Agricole de France*, 38(2): 149-155.
- BILIOTTI, E. (1966):** Las principales plagas de los montes de la región mediterránea francesa. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 23-29.
- BILIOTTI, E.; DÉMOLIN, G.; HAM, R. (1964):** Caractère de la diapause nymphale chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 258: 706-707.

- BILIOTTI, E.; VAGO, C.; HALPERIN, J. (1962):** Une virose de *Thaumetopoea wilkinsoni* Tams. et ses rapports avec la polyedrie cytoplasmique de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 255: 1039-1041.
- BIRCH, L.C. (1945):** The influence of temperature, humidity, and density on the oviposition of the small strain of *Calandra oryzae* L. and *Rhizoperta dominica* Fab. (Coleoptera). *Australian Journal Experimental Biology and Medical Science*, 23: 197-203.
- BÍROVÁ, H. (1976):** *Trichogramma embryophagum* (Hartig) –an egg parasite of *Zeiraphera diniana* Guénée- and some features of its reproduction. *Práce Ustavu Experimentálnej Fytopatológie a Entomológie*, 203-217.
- BJØRNSTAD, O.N.; GRENFELL; B.T. (2001):** Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293: 638-643.
- BOGGS, C.L. (1997):** Reproductive allocation from reserves and income in butterfly species with differing adult diets. *Ecology*, 78: 181-191.
- BONNEMAISON, L. (1965):** *Enemigos naturales de las plantas cultivadas y forestales. Tomo III (Dípteros e Himenópteros)*. Occidente, Barcelona.
- BONNET, C.; MARTIN, J.C.; MAZET, R. (2008):** La processionnaire du pin. *Nature*, (Aout-Octobre): 29-33.
- BONSIGNORE, C.P.; MANTI, F. (2013):** Influence of habitat and climate on the capture of male pine processionary moths. *Bulletin of Insectology*, 66(1): 27-34.
- BORDERA, S. (1998):** Fauna y distribución de Gelinos ibéricos (Hym., Ichneumonidae). *Fragmenta Entomologica*, 30(2): 279-293.
- BOUCHOUT, J.; TOTH, J. (1971):** Etudes préliminaires sur les pertes de production des pinèdes soumises aux attaques de Processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Annual Forestry Science*, 28(3): 323-340.
- BOUCEK, Z. (1977):** A faunistic review of the Yugoslavian Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera). *Journal Entomology of Jugoslaviya, Supplements*, 13: 145.
- BOURGOGNE J., 1951:** GRASSÉ, *Traité de Zoologie, X, Ordre des Lépidoptères. Notodontidae – Thaumetopoeinae*. Paris.
- BOVEY, P. (1971):** L'impact de l'insecte déprédateur sur la forêt. *Annales de Zoologie–Ecologie animal, n° hors série “La lutte biologique en forêt”*. Publications INRA, 71-73: 11-29.
- BOWERS, M.D. (1993):** *Aposematic caterpillars: life-styles of the warningly colored and unpalatable. Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*, Chapman & Hall, New York.
- BOWERS, M.D.; FARLEY, S. (1990):** The behavior of gray jays, *Perisoreus canadensis*, towards palatable and unpalatable Lepidoptera. *Animal Behaviour*, 39: 699-705.

- BREUER, M.; DEVKOTA, B. (1990):** Studies on the importance of nest temperature of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Journal of Applied Entomology*, 109: 331-335.
- BREUER, M.; DEVKOTA, E.; DOUMA-PETRIDOU, E.; KOUTSAFTIKIS, A.; SCHMIDT G.H. (1989):** Studies on the exposition and temperature of nests *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) in Greece. *Journal of Applied Entomology*, 107: 370-375.
- BREUER, M. (1997):** Einfluß der Sonnenenergie auf die Entwicklung von *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). *Mitteilungen der Deutschen Entomologie Gesellschaft Allgemeine und Angewandte*, 11: 705-708.
- BROWN, M.W. (2011):** Role of biodiversity in integrated fruit production in eastern North American orchards. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1): 89-99.
- BRUGGISER, O.; BACHER, S.; SCHMIDT-ENTLING, M. (2010):** Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. *Biological Conservation*, 143: 1521-1528.
- BRYANT, S.R.; THOMAS, C.D.; BALE, J.S. (2000):** Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia*, 122: 1-10.
- BUCHER, G.E. (1970):** Potential bacterial pathogens of insects and their characteristics. *Journal of Insect Pathology*, 2: 172-195.
- BUFFO, E.; BATTISTI, A.; STASTNY, M.; LARSSON, S. (2007):** Temperature as a predictor of survival of the pine processionary moth in the Italian Alps. *Agricultural and Forest Entomology*, 9: 65-72.
- BUGG, R.L.; WADDINGTON, C. (1994):** Using cover crops to manage arthropod pests of orchards: A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 50: 11-28.
- BULLOCK, J.M.; KENWARD, R.E.; HAILS, R.S. (2002):** *Dispersal ecology*. Malden, M. A: Blackwell Science, Oxford.
- BURGERJON, A. (1972):** Study of the factors responsible for the nycthemeral rhythm of the food intake of the larvae of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. and the effects on the cytoplasmic virus disease. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 4: 353.
- BURGERJON, A.; GRISON, P. (1959):** Sensibilité de différents lépidoptères à la souche "Anduze" de *Bacillus thuringiensis* Berliner. *Entomophaga*, 4: 207-209.
- BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. (2002):** *Model selection and Multimodel Inference: A Practical information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- BUSS, L.W. (1981):** Group living, competition, and the evolution of cooperation in a sessile invertebrate. *Science*, 213: 1012-1014.
- BUTT, T.M.; JACKSON, C.; MAGAN, N. (2001):** *Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential*, CABI Publishing.

- BUXTON, R.D. (1990):** The influence of host tree species on timing of pupation of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae) and its exposure to parasitism by *Phryxe caudata* Rond. (Dipt., Larvaevoridae). *Journal of Applied Entomology*, 109: 302-310.
- CABRAL, M.T.E.C.; HEITOR, F.P.C.; FIGO, M.P.M. (1965):** *Meios de luta contra a procesionaria*. Direcção General de los Servicios de Flora, Portugal.
- CABRAL, M.T.E.C. (1979):** Contribuição para o conhecimento da tabela de vida da processionária do pinheiro (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Anais do Instituto Superior de Agronomia*, 38: 181-195.
- CADAHIA, D.; CUEVAS, P.; UBEDA, J. (1962):** Tratamientos masivos por espolvoreo de la "procesionaria del pino" *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 8: 13.
- CADAHIA, D.; DÉMOLIN, G.; BILIOTTI, E. (1967a):** *Meteorus versicolor* Wesm. Var. *decoloratus* Ruthe (Hym. Braconidae) parasite nouveau de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep. Thaumetopoeidae). *Entomophaga*, 12(4): 355-361.
- CADAHIA, D.; ENRÍQUEZ, L.; SÁNCHEZ, A. (1975):** La atracción sexual de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Boletín del Servicio de Plagas*, 1: 1-11.
- CADAHIA, D.; INSUA, A. (1970):** Estimación de los daños producidos por *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. en las repoblaciones de *Pinus radiata* D. Don. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 28: 1959-1970.
- CADAHIA, D.; INSUA, A.; MALLEEN, J.A. (1963):** Distribución e intensidad de la plaga de "procesionaria del pino", *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., en 1963. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 4: 12.
- CADAHIA, D.; INSUA, A.; MALLEEN, J.A. (1967b):** Distribución e intensidad de la plaga de "procesionaria del pino", *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., en 1966. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 10(19): 69-72.
- CADAHIA, D.; ROMANYK, N. (1981):** *Plagas de insectos en las masas forestales españolas*. MAPA, Colección Técnica. Madrid.
- CAGLIARDO, A.; GUILFORD, T. (1993):** Why do warning-coloured preys live gregariously. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 286: 149-150.
- CALAS, J. (1897):** La processionnaire du pin (*Cnethocampa pityocampa*). Moeurs et métamorphoses. Ravages, destruction. *Bulletin de la Société Agricole Scientifique et Littéraire des Pyrénées-Orientales*, 38: 4-90.
- CAMPBELL, R.W. (1963):** The role of disease and desiccation in the population dynamics of the gypsy moth *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). *Canadian Entomology*, 95: 426-434.
- CAMPS, F.; FABRIAS, G.; GASOL, V.; GUERRERO, A.; HERNÁNDEZ, R.; MONTOYA, R., (1988):** Analogs of the sex feromone of processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*: Synthesis and biological activity. *Journal of Chemical Ecology*, 14(5): 1331-1346.

- CAPECKI, Z.; GRODZKI, W.; ZWOLINSKI, A. (1989):** An outbreak of *Zeiraphera griseana* (Lep., Tortricidae) in Poland in 1977-1983. *Práce Instytutu Badawczego Lesnictwa*, 688-690: 95-152.
- CARLBERG, U. (1980):** Larval biology of *Eriogaster lanestris* (Lepidoptera, Lasiocampidae) in S.W. Finland. *Notulae Entomologicae*, 60: 65-72.
- CARO, J.H. (1982):** The sensing, dispersion, and measurement of pheromone vapors in air. In: KYDONIEUS, A. F.; BEROZA, M. (Eds.). *Insect suppression with controlled release pheromone systems*. CRC Press, Florida, 1: 145-158.
- CARTER D.J.; HARGREAVES, B. (1987):** *Guía de campo de las orugas, de las mariposas, y polillas de España y de Europa*. Ed. Omega, Barcelona.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (1972):** Habitats et comportement nidificateur de *Crematogaster scutellaris* Olivier (Hym. Formicidae). *Bulletin de la Société Entomologique de la France*, 77: 12-19.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (1991):** Reproduction et développement des sociétés de *Crematogaster scutellaris* (Olivier, 1791) (Hym., Formicidae). *Annales de la Société Entomologique de la France*, 27: 103-111.
- CASEY, T. M. (1993):** Effects of temperature on foraging of caterpillars. In: STAMP, N.E.; CASEY, T.M. (Eds.): *Caterpillars – ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, London, pp. 5-28.
- CASEY, T.M.; HEGEL, J.R. (1981):** Caterpillar setae: Insulation for an ectotherm. *Science*, 214: 1131-1133.
- CASEY, T.M.; JOOS, B.; FITZGERALD, T.D.; YURLINA, M.E.; YOUNG, P.A. (1988):** Synchronized foraging, thermoregulation, and growth of eastern tent caterpillar in relation to microclimate. *Physiological Zoology*, 61: 372-377.
- CASTELAO VAZ, A. L.; AZEVEDO E SILVA, G. M. (1966):** Plagas más importantes de Portugal. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 9-21.
- CEBALLOS, P. (1968):** Protección de aves insectívoras. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 11(22): 79-85.
- CEBALLOS, P. (1969):** Predadores de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. y posibilidades de utilización. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 12(23): 35-39.
- CEBALLOS, P.; SÁNCHEZ, A. (1962):** Notas sobre los parásitos y tratamientos contra la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 5(9): 20-32.
- CERAFER-INRA. (1969):** *La processionnaire du pin: note d'information sur la biologie et les techniques de la lutte*. Note Ministère de l'Agriculture, CERAFER- Division de la Protection de la Nature, Saint-Martin-d'Hères, pp. 1-23.

- CHAPMAN, R.N. (1931):** *Animal ecology, with especial reference to insects*. New York, McGraw-Hill.
- CHARNOV, E.L.; ORIANS, G.H.; HYATT, K. (1976):** The ecological implications of resource depletion. *American nature*, 110: 247-259.
- CLARK, B.R.; FAETH, S.H. (1997):** The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecological Entomology*, 22: 408-415.
- CLAUSEN, C.P. (1940):** *Entomophagus insects*. McGraw-Hill Book Co., New York & London.
- CLUTTON-BROCK, T. (2002):** Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296: 69–72.
- COLASURDO, N., DESPLAND, E (2005):** Social cues and following behavior in the forest tent caterpillar. *Journal of Insect Behaviour*, 18: 77-87.
- COMMON I.F.B., 1970:** C.S.I.R.O., *The Insects of Australia, Lepidoptera (Moths & Butterflies). Notodontidae – Thaumetopoeinae*. Melbourne.
- COMMON, I.F.B. (1990):** *Moths of Australia*. E. T. Brill & Univ. Press, Melbourne.
- COPPEL, H.C.; MERTINS, J.W. (1977):** *Biological insect pest suppression*. Springer-Verlag, Berlin.
- CORNELL, H.V.; HAWKINS, B.A. (1995):** Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *American Naturalist*, 145: 563-593.
- CORNELL, H.V.; HAWKINS, B.A.; HOCHBERG, M.E. (1998):** Towards and empirically-based theory of herbivore demography. *Ecological Entomology*, 23: 340-349.
- COSTA, J.T. (1993):** Larval ontogeny and survivorship of eastern tent caterpillar colonies. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 32: 89-98.
- COSTA, J.T. (1997):** Caterpillars as social insects. *American Scientist*, 85: 150-159.
- COSTA, J.T.; FITZGERALD, T.D. (1996):** Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 285-289.
- COSTA, J.T.; FITZGERALD, T.D.; PESCADOR-RUBIO, A.; MAYS, J.; JANZENS, D.H. (2004):** Social behavior of larvae of the Neotropical processionary weevil *Phelypera distigma* (Boheman) (Coleoptera: Curculionidae: Hyperinae). *Ethology*, 110: 515-530.
- COSTA, J.T.; GOTZEK, D.A.; JANZEN, D.H. (2003):** Late-instar shift in foraging strategy and trail-pheromone use by caterpillars of the Neotropical moth *Arsenura armida* (Cramer) (Saturniidae: Arsenurinae). *Journal of the Lepidoptera Society*, 57: 220-229.
- COSTA, J.T.; LOUQUE, R.W. (2001):** Group foraging and trail following behavior of the red-headed pine sawfly *Neodiprion lecontei* (Fitch) (Hymenoptera: Symphyta: Diprionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94: 480-489.

- COSTA, J.T.; PIERCE, N.E. (1997):** Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies, In: CHOE, J. C. & CRESPI, B. J. (Eds.). *The evolution of social behaviour in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 402-442.
- COSTA, J.T.; ROSS, K.G. (1993):** Seasonal decline in intracolony genetic relatedness in eastern tent caterpillars: implications for social evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 47-54.
- COSTA, M. (1986):** *La vegetación en el País Valenciano*. Universitat de València, Secretariado de Publicaciones. 1-246.
- CORRIGAN, J.E.; LAING, J.E.; ZUBRICKY, J.S. (1995):** Effects of parasitoid to host ratio and time of day of parasitism on development and emergence of *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitizing eggs of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 88 (6): 773-780.
- COULSON, R.N.; WITTER, J.A. (1990):** *Entomología forestal. Ecología y control*. Ed. Limusa. México.
- COUTROT, M. (1971):** La chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). Organisation de la lutte intégrée en France. *III^{em} Journ. de Phyt. et Phytof. Circum-méditerranéennes*.
- CRAWFORD, H.S.; JENNINGS, D.T. (1989):** Predation by birds on the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: functional, numerical and total responses. *Ecology*, 70: 152-163.
- CUEVAS, P. (1969):** Tratamientos químicos y mecánicos contra la *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 12: 23.
- CUEVAS, P.; MONTOYA, R.; BELLÉS, X.; CAMPS, F.; COLL, J.; GUERRERO, A.; RIBA, M. (1983):** Inicial field trials with the synthetic sex pheromone of processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiff.). *Journal of Chemical Ecology*, 9(1): 85-93.
- DAFAUCE, C. (1970):** Consideraciones generales sobre los problemas planteados por los insectos en los pinares mediterráneos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 13 (26): 99-101.
- DAHIYA, A.S.; TSHERNYSHEV, W.B.; AFONINA, V.M. (1993):** Diurnal rhythm of emergence from pupae in parasitic wasp. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*, 24 (3): 162-170.
- DAHLSTEN, D.L.; LUCK, R.F.; SCHLINGER, E.I.; WENZ, J.M.; COPPER, W.A. (1977):** Evaluation of parasitoids, predators, spiders and defoliators associates of the Douglas-fir tussock moth, *Orgyia pseudotsugata* (McD) (Lepidoptera: Lymantriidae), at low to moderate levels in central California. *Canadian Entomology*, 107: 727-746.
- DAJOZ, R. (1998):** *Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*. Lavoisier: Technique & Documentation, New York.
- DAMMAN, H. (1987):** Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a *Pyralid* moth. *Ecology*, 68: 88-97.
- DARWIN, C. (1859):** *On the origin of species*. Reprinted by Cassell & Co., Ltd., London.

- DAVID, W.A.L. (1975):** The status of viruses pathogenic for insects and mites. *Annual Review Entomology*, 20: 97-117.
- DAVIES, K.D.; MARGULES, C.R. (1998):** Effects of habitat fragmentation on Carabid beetles: experimental evidence. *Journal Animal Ecology*, 67(3): 460-471.
- DAY, K.R.; AYRES, M.P.; HARRINGTON, R.; KIDD, N.A.C. (2010):** Interannual dynamics of aerial and arboreal green spruce aphid populations. *Population Ecology*, 52: 317–327.
- DAILY, G.C.; EHRLICH, P.R. (1995):** Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation*, 4 (1): 35-55.
- DIDHAM, R.K. (1997):** An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. In: WATT, A.D.; STORK, N.E.; HUNTER, M.D. (Eds.), *Forest and insects*. Chapman and Hall, London, pp. 303-320.
- DE BACH, P. (1968):** *Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas*. Compañía Editorial Continental, S. A. México.
- DE LA FUENTE, J.A. (1973):** Revisión de los pentatómidos ibéricos. Parte II. Tribus Aeliini Stal, 1872, Stagonomini *nov. nom.* (= Eysarcorini *auct.*) y Carpocorini Distant, 1902. *Eos*, 48: 115-129.
- DENNIS, R.L.H.; BARDELL, P. (1996):** The impact of extreme weather events on local populations of *Hipparchia semele* (L.) (Nymphalidae) and *Plebejus argus* (L.) (Lycaenidae): hindsight, inference and lost opportunities. *Entomologist's Gazette*, 47: 211-225.
- DÉMOLIN, G. (1962a):** Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 255: 2838-2839.
- DÉMOLIN, G. (1962b):** Comportement des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., au cours des "Processions de nymphoses". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 254: 733-734.
- DÉMOLIN, G. (1967):** Grégairisme et subsocialité chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff: nid d'hiver-activité de tissage. *Comptes Rendus du V^e Congrès de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux*, pp. 69-77.
- DÉMOLIN, G. (1969a).** Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annals of Science forestry*, 26 (1): 81-102.
- DÉMOLIN, G. (1969b):** Bioecología de la "Procesionaria del pino" *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climáticos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 23: 9-22.
- DÉMOLIN, G. (1970):** Programa ecológico Internacional sobre la "Procesionaria del Pino" *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Mora de Rubielos 1970. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 13(26): 111-117.

- DÉMOLIN, G. (1971):** Incidence de quelques facteurs agissant sur le comportement social des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera) pendant la période de procession de nymphose. Répercussion sur l'efficacité des parasites. *Annual of Zoology and Ecology Animal*, n° hors série, pp. 33-56.
- DÉMOLIN, G. (1974):** Incidence du climat sur les gradations de la Processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Recherches d'éléments ou d'incidences sur les potentialités négatives ou positives des populations, prognose. *Comptes Rendus de Fin de Contrat DGRST*, pp. 1-17.
- DÉMOLIN, G. (1987a):** La processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., au Mont Ventoux. *Etudes vauclusiennes*, 3: 157-173.
- DEMOLIN G. (1988):** *Rapport scientifique et iconographique de la processionnaire du cèdre: Thaumetopoea bonjeani* POWEL. FAO/PNUD Projet n°DP-FO-ALG./83/013.
- DÉMOLIN, G.; DELMAS, J.C. (1967):** Les Ehippigières, Orthoptères Tettigonidae, prédateurs occasionnels, mais importants, de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Entomophaga*, 12 (4): 399-401.
- DÉMOLIN, G.; BOUHOUT-DELDUC, L.; ABGRALL, J.F. (1998):** Dynamique des populations de la chenille processionnaire du pin et climat. *Les Cahiers du DSF*, pp. 45-51.
- DÉMOLIN, G.; MARTIN, J.C.; LAVANCEAU, P. (1993):** Lutte contre la processionnaire du pin. L'évolution des insecticides à base de *Bacillus thuringiensis*. *Phytoma-La Defense des Vegetaux*, 452: 13-16.
- DENNO, R.F.; BENREY, B. (1997):** Aggregation facilitates larval growth in the Neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecological Entomology*, 22: 133-141.
- DEVKOTA, B.; BREUER, B.; SCHMIDT, G.H. (1992):** Observations on the flight activity of the Pine Processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Greece, using synthetic sex-pheromone and lights traps (Insecta, Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura Serie II*, 24 (2): 147-157.
- DEVKOTA, B.; SCHMIDT, G.H. (1990):** Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology*, 109: 321-330.
- DICKSON, J.G.; CONNOR, R.N.; FLEET, R.R.; JACKSON, J.A.; KNOLL, J.C. (1979):** *The Role of the insectivorous Birds in Forest Ecosystems*. Academic Press, Nueva York.
- DIRECTION DES FORÊTS ET DE LA DRS (ARGELIA) (1966):** Plagas de los montes en Argelia. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9 (17): 75- 81.
- DISSESCU, G.; CEIANU, I. (1968):** *Cercetari asupra bioecologiei omizii procesionare a stejarului (Thaumetopoea processionea L.)*. Centru de Documentatie técnica economica si forestiera.
- DOGANLAR, M.; YIGIT, A.; SERTKAYA, E. (2002):** *Hatay ve çevresinde Traumatocampa wilkinsoni Tams (Lep., Thaumetopoeidae)'nin yumurta parazitoileri ve bunlanndoğ aletkinlikleri*. Türkiye 5. Biyolojik Mücadele Kongresi, Erzurum.

- DOLLING, W.R. (1991):** *The Hemiptera*. Oxford University Press, Oxford.
- DOUMA-PETRIDOU, E. (1989):** *European Thaumetopoea species (Lep., Thaumetopoeidae): Characteristics and life cycle*. Proc. In: SCHMIDT G. H. (Eds.) Proc. *Thaumetopoea* Simp. Neustadt/RBGE (1989). Department of Zoology-Entomology, University of Hannover (FRG), pp. 12-19.
- DOUMANDJI-MITICHE, B. (1986):** Parasites of date pyralids in some algerian oases, an particularly those of *Ectomyelois ceratoniae* Zeller (Lep., Pyralidae). Trials on the releases of *Trichogramma embryophagum* Hartig (Lep., Trichogrammatidae) in plantations at Ouargia. *Annales de l'Institut National Agronomique (El-Harrach)*, 9 (2): 14-37.
- DOUMANDJI-MITICHE, B.; IDDER, A. (1986):** Studies of releases of *Trichogramma embryophagum* Hartig (Hym., Trichogrammatidae) against date pyralids *Ectomyelois ceratoniae* Zeller (Lep., Pyralidae) in a plantation at Ouargia. *Annales de l'Institut National Agronomique (El-Harrach)*, 10(1):167-180.
- DRAGANOVA, S.; TAKOV, D.; PILARSKA, D.; DOYCHEV, D.; MIRCHEV, P.; GEORGIEV, G. (2013):** Fungal pathogens on some lepidopteran forest pests in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 65 (2): 179-186.
- DRAKARE, S.; LENNON, J. L.; HILLEBRAND, H. (2006):** The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters*, 9: 215-227.
- DULAURENT, A.M. (2010):** *Effet de la diversité des essences forestières sur les niveaux de population de la processionnaire du pin (Thaumetopoea pityocampa), à différentes échelles spatiales, dans la forêt des Landes de Gascogne*. Thèse. Université Bordeaux 1. École doctorale Sciences et environnements. Bordeaux.
- DULAURENT, A.M.; PORTÉ, A.J.; VAN HALDER, I.; VETILLARD, F.; MENASSIEU, P.; JACTEL, H. (2011b):** A case of habitat complementation in forest pests: pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management*, 261: 1069-1076.
- DULAURENT, A.M.; ROSSI, J.; DEBORDE, C.; MOING, A.; MENASSIEU, P.; JACTEL, H. (2011a):** Honeydew feeding increased the longevity of two egg parasitoids of the pine processionary moth. *Journal of Applied Entomology*, 135: 184-194.
- DU MERLE, P. (1969):** El complejo parasitario hipógeo de *Thaumetopoea pityocampa* Shiff. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 12: 29-34.
- DU MERLE, P. (1979a):** Biology of the planidian larva of *Villa brunnea* Beck, Diptera, Bombyliid, a parasite of the pine processionary. I. Host seeking and finding. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 11: 289-304.
- DU MERLE, P. (1979b):** Biology of the planidian larva of *Villa brunnea* Beck, Diptera, Bombyliid, a parasite of the pine processionary. II. Infestation of the host. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 11: 305-326.

- DU MERLE, P. (1979c):** Biology of the planidian larva of *Villa brunnea* Beck, Diptera, Bombyliid, a parasite of the pine processionary. III. The start of the endoparasitic live of the planidium, host reactions and hindrances to parasitism. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 15: 525-551.
- DU MERLE, P. (1981):** Biologie de la larve Planidium de *Villa brunnea* (Dipt. Bombyliidae) parasite de la processionnaire du pin. IV-Intensité des réactions siphonogènes de l'Hôte. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 17(2): 191-206.
- DU MERLE, P.; DELPECH, M. (1973):** Field apparatus for the study of the biology of the *Villa brunnea* (Dipt., Bombyliidae) and its role as a factor limiting *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Thaumetopoeidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 9: 471-482.
- EBERT, G. (ed.) (1994):** *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Vol. 4, Nachtfalter II.* Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. der Universität Bayreuth, Bayreuth.
- EDGERLY, J.S.; FITZGERALD T.D. (1982):** An investigation of behavioural variability within colonies of the eastern tent caterpillar *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Journal of Kansas Entomology Society*, 55: 145-155.
- ELKINTON, J.S.; BUONACCORSI, J.P.; BELLOWS, T.S.; VANDRIESCHE, R.G. (1992):** Marginal attack rate, k-values and density dependence in the analysis of contemporaneous mortality factors. *Researches on Population Ecology*, 34: 29-44.
- ELKINTON, J.S.; PREISSER, E.; BOETTNER, G.; PARRY, D. (2008):** Factors influencing larval survival of the invasive Browntail Moth (Lepidoptera: Lymantriidae) in relict North American populations. *Environmental Entomology*, 37, 1429-1437.
- ELTON, C.S. (1958):** *The Ecology of invasions by animals and plants.* Methuen and Co. Ltd., London.
- EL YOUSFI, M. (1989):** La procesionaria del cedro (*Thaumetopoea bonjeani* Powell). *Boletín Sanidad Vegetal Plagas*, 15: 43-56.
- ERICSSON, A.; LARSSON, S.; TENOW, O. (1980):** Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine. *Journal of Applied Ecology*, 17: 747-769.
- ERKAN, N. (2011):** Impact of pine processionary moth (*Thaumetopoea wilkinsoni* Tams) on growth of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.). *African Journal of Agricultural Research*, 6 (21): 4983-4988.
- EWERS, R.M.; DIDHAM, R.K. (2006):** Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81: 117-142.
- EXNEROVÁ, A.; STYS, P.; FUCIKOVÁ, E.; VESELÁ, S.; SVÁDOVÁ, K.; PROKOVÁ, M.; JAROSIK, V.; FUSCH, R.; LANDOVÁ, E. (2007):** Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18: 148-156.
- FABRE, J.H. (1899):** *Souvenirs entomologiques. 6^{em} série.* Delagrave éditeur, Paris.
- FALCON, L.A. (1971):** Use of bacterial for microbial control. In: BURGESS, H.D.; HUSSEY, N.W. (Eds.) *Microbial control of insects and mites.* Academic Press, New York, pp. 67-95.

- FERNÁNDEZ DE CÓRDOVA, J.; CABEZUELO, P. (1995):** Eficacia de algunas materias activas y formulaciones sobre la "procesionaria del pino" (*Thaumetopoea pityocampa*) con contaminación artificial de puestas. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 21: 59-74.
- FERRON, P. (1978):** Biological control of insect pests by entomogenous fungi. *Annual Review of Entomology*, 23: 409-442.
- FAHRIG, L. (2003):** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515.
- FERRIÈRE, C. (1954):** Eupelmides brachyptères (Hym., Chalcidoidea). *Mitteilungen der Schweizer Entomologischen Gesellschaft*, 27: 1-21.
- FILIP, V.; DIRZO, R. (1985):** Life cycle of *Malacosoma incurvum* var. *aztecum* (Lepidoptera: Lasiocampidae) of Xochimilco, Federal District, Mexico. *Folia Entomologica Mexicana*, 66: 31-45.
- FINKE, D.L.; DENNO, R.F. (2006):** Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149: 265-275.
- FINNEGAN, R.J. (1974):** Ants of predators of forest pests. *Entomophaga Mémoires Hors-Série*, 7: 53-59.
- FISCHER, M.; TORMOS, J.; PARDO, X.; ASIS, J. D.; GAYUBO, S. F.; LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; SELFA, J. (2006):** Descriptions of adults, immature stages and venos apparatus of two new species of *Eudinostigma* Tobias (Hymenoptera, Braconidae), hyperparasitoids of *Phryxe caudata* (Rondani) (Diptera, Tachinidae). *Revue suisse de Zoologie*, 113 (4): 829-839.
- FITCH, A. (1856):** *Sixth, seventh, eighth and ninth reports on the noxious, beneficial and other insects of the state of New York*. Albany, New York.
- FITZGERALD, T.D. (1980):** An analysis of daily foraging patterns of laboratory colonies of the eastern tent caterpillar, *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae), recorded photoelectronically. *Canadian Entomologist*, 112: 731-738.
- FITZGERALD, T.D. (1995):** *The tent caterpillars*. Cornell University Press, New York.
- FITZGERALD, T.D. (2003):** Role of Trail Pheromone in Foraging and Processionary Behavior of Pine Processionary Caterpillars *Thaumetopoea pityocampa*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(3): 513-532.
- FITZGERALD, T.D.; CASEY, T.; JOOS, B. (1988):** Daily foraging schedule of field colonies of the eastern tent caterpillar *Malacosoma americanum*. *Oecologia*, 76: 574-578.
- FITZGERALD, T.D.; COSTA, J.T. (1986):** Trail-based communication and foraging behaviour of young colonies of forest tent caterpillars (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Annals of Entomology Society of America*, 79: 999-1007.

- FITZGERALD, T. D.; COSTA, J.T. (1999):** Collective behavior in social caterpillars. In: DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J.L.; PASTEELS J.M. (Eds.), *Information Processing in Social Insects*. Birkhauser, Basel, pp. 379-400.
- FITZGERALD, T.D.; PANADES I BLAS, X. (2003):** Mid-winter foraging of colonies of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Thaumetopoeidae). *Journal of the lepidopterists society*, 57(3): 161-167.
- FITZGERALD, T.D.; PETERSON, S.C. (1983):** Elective recruitment by the eastern tent caterpillar (*Malacosoma americanum*). *Animal Behaviour*, 31: 417-423.
- FITZGERALD, T.D.; PETERSON, S.C. (1988):** Cooperative foraging and communication in caterpillars. *Bioscience*, 38: 20-25.
- FITZGERALD, T.D.; PESCADOR-RUBIO, A. (2002):** The role of tactile and chemical stimuli in the formation and maintenance of the processions of the social caterpillar *Hylesia lineata* (Lepidoptera: Saturniidae). *Journal of Insect Behaviour*, 15: 659-674.
- FITZGERALD, T.D.; PESCADOR-RUBIO, A.; TURNA, M.T.; COSTA, J.T. (2004):** Trail marking and processionary behavior of the larvae of the weevil *Phelypera distigma* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Insect Behaviour*, 17: 627-646.
- FITZGERALD, T.D.; UNDERWOOD, D.L.A. (1998a):** Communal foraging behavior and recruitment communication in *Gloveria* sp. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 1381-1396.
- FITZGERALD, T.D.; UNDERWOOD, D.L.A. (1998b):** Trail marking by the larvae of the madrone butterfly *Eucheira socialis* and the role of the trail pheromone in communal foraging behavior. *Journal of Insect Behaviour*, 11: 247-263.
- FITZGERALD, T.D.; UNDERWOOD, D.L.A. (2000):** Winter foraging patterns and voluntary hypothermia in the social caterpillar *Eucheira socialis*. *Ecological Entomology*, 25: 1-10.
- FITZGERALD, T.D.; VISSCHER, C.R. (1996):** Foraging behavior and growth of isolated larvae of a social caterpillar, *Malacosoma americanum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81: 293-299.
- FLAQUER, C. (2008):** Seguiment de l'estudi de la ratapinyada nana (*Pipistrellus pygmaeus*) com a control de la papallona de l'arròs (*Chilo suppressalis*) al delta de l'Ebre. Generalitat de Catalunya. Departament d'Agricultura, Alimentació i Acció Rural. Tarragona.
- FLOATER, G.J. (1997):** Rainfall, nitrogen and host plant condition: consequences for the processionary caterpillar, *Ochrogaster lunifer*. *Ecological Entomology*, 22: 247-255.
- FLOATER, G.J.; ZALUCKI, M.P. (1999):** Life tables of the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schaffer (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) between discrete resource patches. *Australian Journal of Entomology*, 38: 330-339.
- FLOATER, G.J.; ZALUCKI, M.P. (2000):** Habitat structure and egg distribution in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: lessons for conservation and pest management. *Journal of Applied Ecology*, 37: 87-99.

- FLOWERS, R. W.; COSTA, J.T. (2003):** Larval communication and group foraging dynamics in the red-headed pine sawfly, *Neodiprion lecontei* (Fitch) (Hymenoptera: Symphyta: Diprionidae). *Annals of Entomology of the Society of America*, 96: 336-343.
- FORDYCE, J.A.; AGRAWAL, A.A. (2001):** The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *Journal of Animal Ecology*, 70: 997-1005.
- FOREL, A. (1875) :** Les fourmis de la Suisse. *National Mémoires Société Helvétique des Sciences Naturelles*, 26: 1-452.
- FORSTER, W.; WOHLFAHRT, T.A. (1960):** *Die Schmetterlinge Mitteleuropas, 3, Thaumetopoeidae*. Stuttgart.
- FORSSE, E.; SMITH, S.M. (1991):** Flight behavior in *Trichogramma minutum*. *Colloques de l'INRA, Institut National de la Recherche Agronomique, Paris*, 56: 65-66.
- FOURNIER, J.; ARLETTAZ, R (2001):** Food provision to nestlings in the Hoopoe *Upupa epops*: implications for the conservation of a small endangered population in the Swiss Alps. *Frontiers in Ecology and Environment*, 143: 2–10.
- FOX, C.W.; CZESAK, M.E. (2000):** Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 45: 341–369.
- FRAGO, E.; PUJADE-VILLAR, J.; GUARA, M.; SELFA, J. (2011):** Providing insights into browntail moth local outbreaks by combining life table data and semi-parametric statistics. *Ecological Entomology*, 36: 188-199.
- FRANQUET, L. (2009):** *Thaumetopoea pityocampa i nematodes entomopatògens: un mètode alternatiu de control biològic de la plaga*. Universitat Autònoma de Barcelona. Unitat de Projectes de Ciències Ambientals. Barcelona.
- FREROT, B.; DÉMOLIN, G. (1993):** Sex pheromone of the processionary moths and biosystematic considerations within the genus *Thaumetopoea* (Thaumetopoeidae, Thaumetopoeinae). *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura Serie II*, 25(1): 33-40.
- FRIEDENBERG, N.A.; SARKAR, S.; KOUCHOUKOS, N.; BILLINGS, R.F.; AYRES, M.P. (2008):** Temperature extremes, density dependence, and southern pine beetle (Coleoptera: Curculionidae) population dynamics in east Texas. *Environmental Entomology*, 37: 650–659.
- FURTH, D.G.; HALPERIN, J. (1979):** Observations on the phenology and biogeography of *Thaumetopoea jordana* (Staudinger) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *Israel journal of Entomology*, 13: 1-11.
- GAISLER, J. (1989):** The r-K selection model and life-history strategies in bats. In: HANAK, V.; HORACEK, I.; GAISLER, J. (Eds.). *European Bats Research*. Charles University Press, Prague, pp. 117-124.

- GAMBERALE, G.; TULLBERG, B.S. (1998):** Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings Royal Society London Series B*, 265: 889-894.
- GAMBERALE, G.; TULLBERG, B.S. (1996):** Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behavior* 52, 597-601.
- GAULD, I.; BOLTON, B. (1988):** *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), University Press, Oxford.
- GARCÍA-FUENTES, M. (1965):** Notas biológicas sobre los parásitos de huevo de la *Thaumetopoea pityocampa*. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 8: 60-66.
- GERI, C. (1980):** *Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes forestiers, cas de Diprion pini L. (Hymenoptera, Diprionidae) et Thaumetopoea pityocampa Schiff. (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). Dynamique des populations de processionnaires du pin Thaumetopoea pityocampa dans l'île de Corse*. Thèse d'Etat, Orsay, Université de Paris Sud, Paris.
- GERI, C. (1983):** Répartition et évolution des populations de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., (Lep., Thaumetopoeidae) dans les montagnes corses. I. Régimes d'apparition de l'insecte et dynamique des populations. *Acta Oecologica/ Oecologia Applicata*, 4(3): 247-268.
- GERI, C.; MILLER, C. (1985):** Mesure des populations de processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptère Thaumetopoeidae) au Mont Ventoux. *Annales of Science Forestry*, 42(2): 143-184.
- GOETTEL, M.S.; POPRAWSKI, T.J.; VANDENBERG, J.D.; LI, Z.; ROBERTS, D.W. (1990):** Safety to nontarget invertebrates of fungal biocontrol agents. In: LAIRD, M.; LACEY, L.A.; DAVIDSON, D.W. (Eds.): *Safety of microbial insecticides*. CRC Press, Florida, pp. 209-232.
- GÓMEZ BUSTILLO, M.R. (1977):** Los *Thaumetopoeidae* (AURIVILLIUS, 1891) de la Península Ibérica: Nociones de Sistemática, Ecología e Importancia Económica de la Familia (primera parte). *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 5(20): 283-290.
- GÓMEZ DE AIZPÚRUA, C. (1989):** Biología y morfología de las orugas. *Boletín de Sanidad Vegetal*, pp. 81-102.
- GÓMEZ DE AIZPÚRUA, C.; RUPÉREZ, A. (1967):** Epizootia espontánea sobre *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., causada por un virus citoplásmico *Smithiavirus pityocampae* Vag. *Graellsia*, 23: 221-226.
- GONZÁLEZ-CANO, J.M. (1981):** Predación de processionaria del pino por vertebrados en la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Boletín de la Estacion Central de Ecología*, 10: 53-77.
- GÓMEZ, R.; PRESA, J.J.; GARCÍA, M.D. (1991):** Orthopteroidea del sur de la provincia de Albacete (España). Ensifera, Mantodea, Phasmoptera, Blattoptera, Dermaptera. *Anales de Biología*, 17 (Biología Animal, 6): 7-21.

- GRAF, P. (1990):** Abhängigkeit der Flugperiode des Kiefernprozessionsspiners (*Thaumetopoea pityocampa*) von den Klimabedingungen und der Höhenlage in Marokko. *Proceedings Thaumetopoea Symposium, Neustadt/ Rbge.*
- GRAHAM, M.W.R. (1969):** The pteromalidae of the north-western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bulletin of the British Museum (Nat, Hist.) (Entomology), Supplements*, 16: 1-908.
- GRISON, P. (1961):** Les méthodes de lutte microbiologique contre la "Processionnaire du pin". *Phytiatrie-Phytopharmacie*, 10: 205-210.
- GRISON, P. (1962):** Réflexions sur l'épizootologie. *Entomophaga. Mémoire Hors Série (1964), numéro 2*, pp. 483-506. Colloque International de Pathologie des Insectes. Paris.
- GRISON, P.; SEGUIN, S. (1954):** Premiers essais pour une méthode d'emploi et sur l'efficacité de *Bacillus cereus* contre les chenilles processionnaires. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de la France*, 10: 413- 416.
- GRISON, P.; VAGO, C. (1953):** La Régulation des infestations de chenilles Processionnaires du Pin par les maladies à virus. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de la France*, 39 (9): 485-487.
- GRISSELL, E.E. (1995):** Toryminae (Hymenoptera; Chalcidoidea; Torymidae): a redefinition, generic classification and annotated world catalogue of species. *Memoirs on Entomology, International*, 2: 1-474.
- GUERRERO, A.; CAMPS, F.; COLL, J.; RIBA, M.; EINHORN, J.; DESCOINS, CH.; LALLEMAND, J.Y. (1981):** Identification of a potential sex pheromone of the processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera, Notodontidae). *Tetrahedron letters*, 22: 2013-2016.
- GUPTA, S.C.; LEATHERS, T.D.; EL-SAYED, G.N.; IGNOFFO, C.M. (1992):** Insect cuticule-degrading enzymes from the entomopathogen fungus *Beauveria bassiana*. *Experimental Micology*, 16: 132-137.
- HAUKIOJA, E. (1991):** Induction of defenses in trees. *Annual Review of Entomology*, 36: 25-42.
- HALPERIN, J. (1966):** Principales plagas de insectos de los montes de Israel. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 67-74.
- HALPERIN, J. (1970):** *Thaumetopoea wilkinsonii* Tams.: Its biology, ecology and natural enemies. Ph. D. Thesis, Hebrew University of Jerusalem, Jerusalem.
- HALPERIN, J. (1983):** *Thaumetopoea solitaria* Freyer (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) in Israel. *Phytoparasitica*, 11(2): 71-82.
- HALPERIN, J. (1990a):** Life history of *Thaumetopoea* spp. (Lep., Thaumetopoeidae) in Israel. *Journal of Applied Entomology*, 110: 1-6.
- HALPERIN, J. (1990b):** Natural enemies of *Thaumetopoea* spp. (Lep., Thaumetopoeidae) in Israel. *Journal Applied Entomology*, 109: 425-435.

- HALPERIN, J.; ABRAHAMI, H.; FRIEDMAN, N.; GALKIN, G. (1984):** Mass trapping of the pine processionary caterpillar with pheromone traps. *Hassadeh*, 64(9): 1867-1872.
- HAMILTON, W.D. (1964):** The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
- HAMILTON, W.D. (1971):** Geometry of the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295-311.
- HANEY, J.C. (1999):** Numerical responses of birds to an irruption of elm spanworm (*Ennomos subsignarius* [Hbn.]; Geometridae: Lepidoptera) in oldgrowth forest of Appalachian Plateau, USA. *Forest Ecology and Management*, 120: 203-217.
- HARPAZ, I.; ZLOTKIN, E.; BEN-SHAKED, Y. (1965):** On the pathology of cytoplasmic and nuclear polyhedrosis of the Cyprus processionary caterpillar *Thaumetopoea wilkinsoni* Tams. *Journal of the Invertebrate Pathology*, 7: 15-21.
- HASTIE, T.J.; TIBSHIRANI, R.J. (1990):** *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London.
- HEBERT, P.D.N. (1983):** Egg dispersal patterns and adult feeding behaviour in the Lepidoptera. *Canadian Entomologist*, 115: 1477-1481.
- HEIMPEL, A.M. (1967):** A critical review of *Bacillus thuringiensis* Berliner and other crystalliferous bacteria. *Annual Review Entomology*, 12: 287-316.
- HEIMPEL, A.M.; ANGUS, T.A. (1963):** Diseases caused by certain sporeforming bacteria. In: STEINHAUS, E.A. (Eds.). *Insect Pathology: An advanced treatise*. New York Academic Press, 2: 21-73.
- HEININGEN, T.G.; PAK, G.A.; HASSAN, S.A.; LENTEREN, J.C. (1985):** Four years results of experimental releases of *Trichogramma* eggs parasites against lepidopteran pest in cabbage. *Mededelingen van de Faculteit Landbouw-wetenschappen, Rijksuniversiteit Gent*, 50(2a): 379-388.
- HEINRICH, B. (1993):** How Avian predators constrain caterpillar foraging, In: STAMP, N.E.; CASEY, T.M. (Eds.). *Caterpillars: Ecological and Evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York, pp. 224-247.
- HENRY, J.E. (1981):** Natural and applied control of insects by protozoa. *Annual Review of Entomology*, 26: 49-73.
- HERBULOT C.L. (1958):** *Atlas des Lépidoptères de France, II. Ceruridae (=Notodontidae)*. Gen. *Thaumetopoea*. Paris.
- HERTING, B. (1975):** *Lepidoptera, Part 1 (Macrolepidoptera)*. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A. Host or Prey/Enemy. Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institut of Biological Control, 6: 1-218.
- HERTING, B. (1976):** *Lepidoptera, Part 2 (Macrolepidoptera)*. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A. Host or Prey/Enemy. Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institut of Biological Control, 7: 1-221.

- HERTING, B. (1977):** *Hymenoptera. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A. Host or Prey/Enemy.* Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institut of Biological Control, Ottawa, 4: 1-206.
- HERTING, B. (1978):** *Neuroptera, Diptera. Siphonaptera. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A. Host or Prey/Enemy.* Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institut of Biological Control, Ottawa, 5: 1-156.
- HILL, J.E.; SMITH, J.D. (1985):** *Bats. A natural history.* British Museum (Natural History) Publications, London.
- HIXON, M.A.; PACALA, S.W.; SANDIN, S.A. (2002):** Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology*, 83: 1490-1508.
- HOARE, L.R. (1991):** The diet of *Pipistrellus pipistrellus* during the pre-hivernal period. *Journal of Zoology*, 225: 665-670.
- HOCH, G.; TOFFOLO, E.P.; 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. *Agricultural and Forest Entomology*, 11: 313-320.
- HOCHBERG, M.E. (1991):** Viruses as costs to gregarious feeding behaviour in the Lepidoptera. *Oikos*, 61: 291-296.
- 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. *Ecological Entomology*, 27: 292-301.
- 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 Conservation*, 110: 123–129.
- HÓDAR, J.A.; ZAMORA, R. (2004a):** Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity Conservation*, 13: 493-500.
- HÓDAR, J.A.; ZAMORA, R.; CASTRO, J.; BARAZA, E. (2004b):** Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta Oecologia*, 26: 203-210.
- 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. *5º Congreso Forestal Español*. Castilla-León.
- HÓDAR, J.A.; ZAMORA, R.; CAYUELA, L. (2011):** Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor?. *Climatic Change* DOI 10.1007/s10584-011-0371-7.

- HOEBKE, E.R. (1987):** *Yponomeuta cagnagella* (Lepidoptera: Yponomeutidae): A palaeartic ermine moth in the United States, with notes on its recognition, seasonal history, and habits. *Annals of the Entomological Society of America*, 80: 462-467.
- HOGSTAD, O. (2005):** Numerical and functional responses of breeding passerine species to mass occurrence of geometrid caterpillars in a subalpine birch forest: a 30-year study. *Ibis*, 147: 77-91.
- HOLLAND, J.; FAHRIG, L. (2000):** Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 78: 115-122.
- HOLLING, C.S. (1959):** The components and predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomology*, 91: 293-320.
- HOLLING, C.S. (1973):** Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review Ecology Systems*, 4: 1-23.
- HOLLOWAY, J.D.; KIBBY, G.; PEGGIE, D. (2002):** *The families of Malesian moths and butterflies. Fauna malesiana handbook 3.* Brill. Leiden.
- HOURI, A.; DOUGHAN, D. (2006):** Behaviour patterns of the Pine Processionary Moth (*Thaumetopoea wilkinsoni* Tams; Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, 1(1): 1-5.
- HOWARD, L.O. (1897):** *A estudy in insect parasitism: a consideration of the parasites of the whitemarked tussock moth, with and account of their habits and interrelations and with descriptions of new species.* United States, Department of Agriculture of Technical Service, 5: 1-57.
- HOWARD, L.O.; FISKE, W.F. (1911):** The importation in the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth. *United States Department of Agriculture Bureau of Entomology Bulletin*, 91: 1-312.
- HOWE, R.W. (1953):** Studies on beetles of the family *Ptinidae*. VI. The biology of the *Ptinus fur* (L.) and *P. sexpunctatus* Panzer. *Bulletin of Entomology Research*, 42: 499-511.
- HOYAS, J.; LÓPEZ, F. (1998):** Distribución del críalo según la abundancia de procesionaria del pino. *Quercus*, 149: 20-22.
- HÜBNER, J. (1822):** *Verzeichniss bekannter Schmetterlinge*, Augsburg.
- HUCHON, H.; DÉMOLIN, G. (1970):** La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Revue Forestale de la France*. n° sp. "La lutte biologique en forêt", pp. 220-234.
- HUFFAKER, C.B. (1971):** *Biological Control*. Plenum Press, Nueva York.
- HUFFAKER, C.B.; KENNETH, C.E. (1953):** Developments toward biological control of cyclamen mite on strawberries in California. *Journal of Economical Entomology*, 46: 802-812.

- HUFFAKER, C.B.; MESSENGER, P.S. (1976):** *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, Nueva York.
- HUGUES, K.M. (1977):** Observations on the morphology of polyedrosis viruses from six forests insects. *Canadian Entomology*, 109: 759-762.
- HUNTER, A.F. (1991):** Traits that distinguish outbreaking and nonoutbreaking Macrolepidoptera feeding on northern hardwood trees. *Oikos*, 60: 275-282.
- HUNTER, A.F. (2000):** Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. *Oikos*, 91: 213-224.
- HUNTER, M.D. (2002):** Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agriculture Forest Entomoly*, 4: 159-166.
- HUTCHINSON, G.E. (1954):** Theoretical notes on oscillatory populations. *Journal of Wildlife Management*, 18: 107-109.
- INCE, I.A.; DEMIR, I.; DEMIRBAG, Z.; NALCACIOGLU, R. (2007):** A cytoplasmic polyhedrosis virus isolated from the pine processionary caterpillar, *Thaumetopoea pityocampa*. *Journal of Microbiological Biotechnology*, 17: 632-637.
- INCE, I.A.; KATI, H.; YILMAZ, H.; DEMIR, I.; DEMIRBAG, Z. (2008):** Isolation and identification of bacteria from *Thaumetopoea pityocampa* Den. and Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae) and determination of their biocontrol potential. *Journal of Microbiological Biotechnology*, 24: 3005-3015.
- ISAC, G. (1973):** Cercetari privind combaterea biologica a viermelui merelor *Carpocapsa pomonella* L. prin folosirea entomofagului *Trichogramma embryophagum* Hartig. *Analele Institutului de Cercetari pentru Protectia Plantelor*, 9: 377-391.
- JACTEL, H.; BROCKERHOFF, E.G. (2007):** Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, 10: 835-848.
- JOHNSON, J.B.; OMLAND, K.S. (2004):** Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 101-108.
- JOOS, B.; CASEY, T.M.; FITZGERALD, T.D.; BUTTEMER, W.A. (1988):** Roles of tent in behavioural thermoregulation of eastern tent caterpillars. *Ecology*, 69(6): 2004-2011.
- JOOS, B. (1992):** Adaptations for locomotion at low body temperatures in eastern tent caterpillars, *Malacosoma americanum*. *Physiological Zoology*, 65: 1148-1161.
- KADLUBOWSKI, W. (1977):** Observations concerning *Gonodontis bidentata* Cl. (Lep., Geometridae) as the host of *Trichogramma embryophagum* Hartig (Hym., Trichogrammatidae). *Prace Komisji Nauk Rolniczych i Lesnych, Poznanski*, 44: 67-70.
- KAILIDIS, D.S. (1962):** Bemerkungen über die Eiparasiten *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) und *Tetrastichus* spec. von *Thaumetopoea pityocampa* in Griechenland *Anz. Schäd-lingsskde.*, 35: 119-122.

- KAILIDIS, D.S. (1963):** Bemerkungen über *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. und seine feinde in Griechenland. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 51: 182-187.
- KAILIDIS, D.S. (1966):** Las plagas forestales más importantes de Grecia. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 55-62.
- 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 Journal of Zoology*, 30: 181-185.
- KANAT, M.; TOPRAK, O. (2005):** Determination of Some Biological Characteristics of *Calosoma sycophanta* L. (Coleoptera: Carabidae). *Turkish Journal of Zoology*, 29: 71-75.
- KANAT, M; MOL, T. (2008):** The Effect of *Calosoma sycophanta* L. (Coleoptera: Carabidae) Feeding on the Pine Processionary Moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schifferrmüller) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae), in the Laboratory. *Turkish Journal of Zoology*, 32: 367-372.
- KARBAN, R. (1998):** Caterpillar basking behavior and nonlethal parasitism by tachinid flies. *Journal of Insect Behavior*, 11: 713-723.
- KARPOVA, S.G.; REZNIK, S.Y. (2002):** Interaction of exogenous factors (light and temperature) in their influence on the daily pattern of adult eclosion in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *European Journal of Entomology*, 99 (4): 427-436.
- KARPOVA, S.G. (2006):** Role of endogenous and exogenous factors in the regulation of synchronous emergence of *Trichogramma embryophagum* Hartig and *T. principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 85(2): 265-280.
- KENNEL-HECKEL, W. (1963):** Experimental ecological investigations on *Trichogramma embryophagum* Hartig as well as on the egg of *Bupalus piniarius*. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 52(2): 142-184.
- KERDELHUE, C; ZANE, L.; SIMONATO, M.; SALVATO, P.; ROUSSELET, J.; ROQUES, A.; BATTISTI, A. (2009):** Quaternary history and contemporary patterns in a currently expanding species. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 220.
- KEVAN, P. G.; JENSEN, T. S.; SHORTHOUSE, J. D. (1982):** Body temperatures and behavioural thermoregulation of high arctic woolly-bear caterpillars and pupae (*Gynaephora rossii*, Lymantridae: Lepidoptera) and the importance of sunshine. *Arctic and Alpine Research*, 14: 125-136.
- KIRIAKOFF, S.G. (1970):** En Genera *Insectorum* de P. WYSTMAN, 219, Lepidoptera, Fam. *Thaumetopoeidae*. Amberes.
- KITT, J.; SCHMIDT, G. H. (1993):** Parasitism of egg-batches of the pine processionary moth *Thaumetopoea wilkinsonii* (Lep., Thaumetopoeidae) in the mountains of Lahav (Israel). *Journal Applied of Entomology*, 115: 484-498.

- KLEMOLA, T.; RUOHOMAKI, K.; ANDERSSON, T.; NEUVONEN, S. (2004):** Reduction in size and fecundity of the autumnal moth, *Epirrita autumnata*, in the increase phase of a population cycle. *Oecologia*, 141: 47–56.
- KLOET, G. S., HINCKS, W. D. (1972):** *A check List of British Insect, 2, Thaumetopoeidae*. Londres.
- KLOK, C. J.; CHOWN, S. L. (1997):** Critical thermal limits, temperature tolerance and water balance of a sub-Antartic caterpillar, *Pringleophora marioni* (Lepidoptera: Tineidae). *Journal of Insect Physiology*, 43: 685-694.
- KLOK, C.J.; CHOWN, S.L. (1999):** Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous Emperor Moth caterpillars. *Functional Ecology*, 13: 417-427.
- KLOMP, H. (1958):** On the theories of host-parasite interaction. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 13: 134-145.
- KNAPP, R.; CASEY, T.M. (1986):** Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth and eastern tent caterpillars. *Ecology*, 67: 598-608.
- KOLMAKOVA, V. D. (1965):** The use of the local form of *Trichogramma* (*Trichogramma embryophagum* Htg.) in the orchards of Transbaikalia. *Trudy Vsesoyuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Zashchity Rasteniy, Leningrad*, 24: 203-210.
- KOLLAR, V. (1837):** *In Loudon's Gardner's Magazine*.
- KOT, J. (1964):** Experiments in the biology and ecology of species of the genus *Trichogramma* Westw. and their use in plant protection. *Ekologia Polska Polish Journal of Ecology Serie A*, 12 (15): 243-303.
- KREBS, J.; WILSON, J.; SIRIWARDENA, G.; BRADBURY, R. (1999):** The second silent spring? *Nature*, 400: 611-612.
- KRISTIN, A.; PATOCKA, J. (1997):** Birds as predators of Lepidoptera: selected examples. *Biologia*, 52: 319-326.
- KUTSRYAVTSEVA, N.N.; TESHLE, M.P. (1994):** Studies on parasite-host relations in respect of *Trichogramma* spp. in colding moth. *Buletinul Academiei de Stiinte a Republicii Moldova, Stiinte Biologice si Chimice*, 3: 28-33.
- KUKAL, O. (1993):** Biotic and abiotic constraints on foraging of arctic caterpillars. In: STAMP, N. E.; CASEY, T. M. (Eds.), *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York, pp. 509-522.
- KULMAN, H.M. (1965):** Natural control of eastern tent caterpillar and notes on its status as a forest pest. *Journal of Economy Entomology*, 58: 66-70.
- HEISSWOLF, A.; KLEMOLA, T.; ANDERSSON, T.; RUOHOMAKI, K. (2009):** Shifting body weight-fecundity relationship in a capital breeder: maternal effects on egg numbers of the autumnal moth under field conditions. *Bulletin of Entomological Research*, 99: 73–81.

- LAMY, M.; NOVAK, F; DUBOSQ, M.F.; DUCOMBS, G.; MALVILLE, J. (1988):** La chenille processionnaire du chene (*Thaumetopoea processionea*) et l'homme: appareil urticant et mode d'action. *Annales de Dermatologie et Vénéréologie*, 115: 1023–1032.
- LAMY, M.; PASTUREAUD, M.H.; DUCOMBS, G. (1985):** Toxicologie – La thaumétopoéine, une protéine urticante de la Chenille Processionnaire du Pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.)(Lépidoptères, Thaumetopoeidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 301, Ser. III, 5: 173-176.
- LANCE, D.R.; ELKINTON, J.S.; SCHWALBE, C.P. (1987):** Microhabitat and temperature effects explain accelerated development during outbreaks of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology* 16, 202-205.
- LANKINEN, P. (1986):** Geographical variation in circadian eclosion rhythm and photoperiodic adult diapause in *Drosophila littoralis*. *Journal of Comparative Physiology (A)*, 159: 123-142.
- LANKINEN, P.; RIIHIIMA, A. (1997):** Effects of temperature on weak circadian eclosion rhythmicity in *Chymomyza costata* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of insect Physiology*, 43: 251-260.
- LARSSON, S.; AIMI, A.; RONNAS, C.; BATTISTI, A. (2006):** A local outbreak of the northern pine processionary moth *Thaumetopoea pinivora* on Gotland, South Sweden. IUFRO Working Party 7.03.10 Proceedings of the Workshop 2006, Gmunden/Austria.
- 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. *Annales of Science Forestry*, 43(2): 239-262.
- LAWRENCE, P.J.; CHASE, T.N. (2007):** Representing a new MODIS consistent land surface in the Community Land Model (CLM3.0). *Journal of Geophysical Research*, 112, doi: 10.1029/2006JG000168.
- LAWRENCE, W.S. (1990):** The effects of group size and host species on development and survivorship of a gregarious caterpillar *Halisidota carye* (Lepidoptera: Arctiidae). *Ecological Entomology*, 15: 53-62.
- LE MASURIER, A.D. (1994):** Costs and benefits of egg clustering in *Pieris brassicae*. *Journal of Animal Ecology*, 63: 677-685.
- LEDESMA, L. (1971):** Notas relativas a la distribución y predación de puestas de «Procesionaria del pino» (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) sobre pies en edades de monte bravo y latizal de pino negral (*Pinus laricio* Poir). *Boletín del Servicio de Plagas Forestales* 14(27): 71-80.
- LEGEAS, M.; GROJEAN, A.L.; BAUDOJIN, C.; FLAMANT, S. (2006):** Incidences environnementales et sanitaires des chenilles processionnaires et de leurs traitements en France. Atelier Santé Environnement IGS RENNES, Ecole Nationale De La Santé Publique.
- LEHMANN, M. (2002):** *Eichenprozessionsspinner* (*Thaumetopoea processionea* L.). LVL - Pflanzenschutzdienst Land Brandenburg.

- LEPINEY, J., MIMEUR, J. M. (1932)** : Notes d'entomologie agricole et forestière du Maroc. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, 31: 1-195.
- LHOMME, L. (1923 – 1935)**: *Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique. I, Macrolépidoptères, Fam. Thaumetopoeidae*: 378 pp. (Le Carriol par Douelle, Lot.).
- LIEBHOLD, A.; ELKINTON, J.; WILLIAMS, D.; MUZIKA, R.M. (2000)**: What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? *Population Ecology*, 42, 257-266.
- LINDSTRÖM, L.; ALATALO, R.V.; LYYTINEN, A.; MAPPE, J. (2001)**: Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268: 357-361.
- LONG, D.B. (1955)**: Observations on sub-social behaviour in two species of lepidopterous larvae, *Pieris brassicae* L. and *Plusia gamma* L. *Transactions of the Entomological Society of London*, 106: 421-437.
- LONGO, S.; PAPPALARDO, V. (2007)**: *Il controllo demografico della Processionaria: indagini nelle pinete e interventi di lotta*. Parco dell'Etna. Sezione di Entomologia agraria DISTEF - Università degli Studi di Catania, pp. 4-6.
- LÓPEZ PANTOJA, G.; CARRASCO GOTARREDONDA, A. (1996)**: *Estudio comparativo de la ecología de la procesionaria del pino (Thaumetopoea pityocampa Schiff.) en el parque natural de Doñana y P. N. Cazorla, Segura y Villas*, pp. 221-225.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E. (2002)**: *Estudio de la procesionaria del pino en el noroeste de Valencia (España): ciclo biológico y complejo parasitario asociado*. Trabajo de Investigación. Facultad de Ciències Biològiques. Valencia.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; GARCÍA, M.D.; SELFA, J. (2004b)**: *Thyreonotus corsicus corsicus y Steropleurus andalusius (Orthoptera, Tettigoniidae) como depredadores de Thaumetopoea pityocampa (Lepidoptera, Notodontidae) en el noroeste de Valencia (España)*. *Anales de Biología* 26: 29-34.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; JUAN-MARTÍNEZ, M.J.; SELFA, J. (2005)**: Some data about the biology of the *Meteorus versicolor* (Wesmael) (Hymenoptera, Braconidae), a larval endoparasitoid of the pine processionary moth. *Redia*, 88: 9-14.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; PINTUREAU, B.; SELFA, J.; PUJADE-VILLAR, J.; GUARA, M. (2003b)**: Sobre la presencia de *Trichogramma embryophagum* (Hartig, 1838) (Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae) en la Península Ibérica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 98 (1-4): 97-102.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; SELFA, J.; JUAN-MARTÍNEZ, M.J. (2002b)**: Acerca de la presencia de *Thaumetopoea pinivora* (Lepidoptera, Notodontidae) en la provincia de Valencia. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 26 (3-4): 140-142.

- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; SELFA, J.; PUJADE-VILLAR, J.; JUAN-MARTÍNEZ, M.J. (2002a):** Primera cita de *Eupelmus seculatus* (Ferrière, 1954) (Hym., Chalcidoidea, Eupelmidae) para el complejo de parasitoides de la procesionaria del pino. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31: 181-182.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; SELFA, J.; PUJADE-VILLAR, J.; JUAN-MARTÍNEZ, M.J. (2003a):** *Baryscapus transversalis* Graham, 1991 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae), nuevo hiperparasitoide asociado a la procesionaria del pino en la Península Ibérica. *Zoologica Baetica*, 13/14: 243-245.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; SELFA, J.; YLLA, J. (2004a):** Primeros datos del parasitismo de *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet, 1921) sobre *Graellsia isabellae* (Graells, 1849) en condiciones de laboratorio. *Graellsia*, 60(1): 121-123.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; TINAUT, A.; SELFA, J. (2004c):** Acerca de *Crematogaster scutellaris* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Formicidae) como depredador de huevos de la procesionaria del pino. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, 30: 699-701.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; TSCHORSNIG, H.P.; PUJADE-VILLAR, J.; GUARA, M.; SELFA, J. (2007):** Sobre los parasitoides asociados a las fases de larva y pupa de la procesionaria del pino en cuatro bosques mediterráneos (España). *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, 33: 53-60.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; VÁZQUEZ, M.A.; SELFA, J. (2006):** Sobre *Holcogaster weberi* (Hemiptera: Pentatomidae) como oófago esporádico de *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae) en el norte de Valencia (España). *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, 32: 21-28.
- LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P.; BENGTSSON, J.; GRIME, J. P.; HECTOR, A.; HOOPER, D.U.; HUSTON, M.A.; RAFFAELLI, D.; SCHMID, B.; TILMAN, D.; WARDLE, D. A. (2001):** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804-808.
- LOTKA, A.J. (1923):** Contribution to the mathematical theory of capture. I. Conditions for capture. *Proceedings of the Nacional Academy of Sciences*, 18: 172.
- LOURDES-FIGO, M.D.E (1983):** Parasitas e predadores da *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. em Portugal. *Actas del I Congresso Iberico de Entomologia*, Portugal, pp. 229-235.
- LUCIANO, P.; LENTINI, A.; BATTISTI A. (2007):** Prima segnalazione di *Traumatocampa pityocampa* per la Sardegna. *Proceedings XXI Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*, Sardegna, p. 273.
- MACARTHUR, R. (1955):** Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-6.
- MAGURRAN, A.E. (1988):** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey.
- MALAZGIRT, O. (1966):** Los insectos forestales más perjudiciales en Turquía. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 63-81.

- MALLMANN, R.J. DE. (1962):** Observations sur les réactions tactiles de la chenille processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*. *Insect Societies*, 9: 335-345.
- MARCHAL, P. (1908):** The utilization of auxiliary entomophagous insects in the struggle against insects injurious to agriculture. *Ann. Inst. Natl. Agron.* English translation 1908. In: *Popular Science Monthly*, 72: 352-370, 406-419.
- MARGALEF, R. (1977):** Ecología. 2^{da} Edición. Editorial Omega, Barcelona.
- MARKALAS, S. (1989):** Influence of soil moisture on the mortality, fecundity and diapause of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Journal of Applied Entomology*, 107: 211-215.
- MARTELLI, M.; ARRU, G. (1958):** Rocerche preliminari sull'entomofauna della Quercia da sughero (*Quercus suber*) in Sardegna. *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 1: 5-49.
- MARTIGNONI, M.E.; IWAI, P.J. (1977):** A catalog of viral diseases of insects and mites. 2nd. Ed. USDA Forest Service. Pacific Northwest For. And Range Exp. Sta., Gen. Tech. Report PNW-40.
- MARTIN, X.; UFFER, S.; GAILLOUD, C. (1986):** Ophthalmia nodosa and the oculoglandular syndrome of Parinaud*. *British Journal of Ophthalmology*. 70: 536-542.
- MARTINEK, V. (1963):** Some of eggs-parasites of forest pests and the possibilities of the rearing them. *Prace Vyzkumnych Ustvu Lesniho CSSR*, 26: 5-48.
- MAS I GISBERT, H.; PÉREZ-LAORGA, E. (2008):** Memoria resumen anual del laboratorio de sanidad forestal. Dirección General de Gestión del medio Natural. Generalitat Valenciana. Conselleria de Medi Ambient, Aigua, Urbanisme I Habitatge, Valencia..
- MASUTTI, L. (1964):** Ricerche sui parassiti oofagi della *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.). *Annales du Centre d'Ecologie Forestiere Mont Ventoux*, 4: 143-178.
- MASUTTI, L. (1966):** Comportamento dei Calcidoidei oofagi. *Atti VI Congr. Naz. It. Entomol.*, pp. 45-73.
- MASUTTI, L.; BATTISTI, A. (1990):** *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Italy. Bionomics and perspectives of integrated control. *Journal of Applied Entomology*, 110: 229-234.
- MASUTTI, L.; BATTISTI, A.; MILANI, N.; ZANATA, M. (1992):** First success in the in vitro rearing of *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) (Hym. Encirtidae). Preliminary note. *Redia*, 74(1): 227-232.
- MASUTTI, L.; BATTISTI, A.; MILANI, N.; ZANATA, M.; ZANAZZO, G. (1993):** In vitro rearing of *Ooencyrtus pityocampae* (Hym., Encirtidae), an egg parasitoid of *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Thaumetopoeidae). *Entomophaga*, 38(3): 327-333.
- MATSUMOTO, K. (1989):** Effects of aggregation on the survival and development on different host plants in a papilionid butterfly, *Luehdorfia japonica* Leech. *Japanese Journal of Entomology*, 57: 853-860.
- MATTHEWS, R. W. (1974):** Biology of Braconidae. *Annual Review Entomology*, 19: 15-32.

- MATTSON, W. J. (1980):** Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systems*, 11: 119-161.
- MBAHIN, N.; RAINA, S. K.; KIOKO, E. N.; MUEKE, J.M. (2012):** Biology of the wild silkmoth *Anaphe panda* (Boisduval) in the Kakamega Forest of Western Kenya. *International Journal of Forestry Research*, Volume 2012, Article ID 186549.
- MCLAUGHLIN, R.E. (1971):** Use of protozoans for microbial control of insects and mites. In: BURGESS, H. D. and HUSSEY, N. W. (Eds.). *Microbial control of insects and mites*. Academic Press. New York, pp. 151-172.
- MENDEL, Z. (1988):** Host selection by the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea wilkinsoni*. *Phytoparasitica*, 16: 101-108.
- MERCET, R.G. (1925):** Parásitos de la procesionaria del pino. *Revista de fitopatología*, 2-3: 51-55.
- MERCET, R.G. (1932):** *Los parásitos de los insectos perjudiciales*. Salvat, Barcelona.
- METCALF, R.L.; LUCKMANN, W.H. (1990):** *Introducción al manejo de plagas de insectos*. Limusa Noriega, México.
- MIHAJLOVIC, L.; ROGANOVIC, D. (1997):** Ooparasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) in the Metohija region (Serbia). Symposium of Serbian Entomologist.
- MILANI, R. (1990):** The temperature of the egg masses of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Redia*, 73(1): 149-161.
- MILLER, W.E. (1996):** Population behavior and adult feeding capability in Lepidoptera. *Environmental Entomology*, 25: 213-226.
- MIRALLES, M.; STEFANESCU, C. (1989):** Fenología de l'adult de *Thaumetopoea pityocampa* D. & S. a la Serra de Collserola (Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *Sessions Entomologiques*. ICHN-SCL, 6: 175-188.
- MIRCHEV, P.; SCHMIDT, G.H.; TSANKOV, G. (1998):** The eggs parasitoids of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in the Eastern Rhodopes, Bulgaria. *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 30(2): 141-151.
- MIRCHEV, P.; SCHMIDT, G.H.; TSANKOV, G.; PLLANA, S. (1999):** Egg parasitoids of the processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) collected in Albania. *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 31(2): 152-165.
- MIRCHEV, P.; TSANKOV, G. (2000):** Parasitism of egg-batches of pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) collected in Portugal. *Forest Science*, 4: 65-71.
- MIRCHEV, P.; SCHMIDT, G.H.; TSANKOV, G.; AVCI, M. (2004):** Egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) and their impact in SW Turkey. *Journal of Applied Entomology*, 128(8): 533-542.

- MIRCHEV, P.; TSANKOV, G.; AVCI, M.; MATOVA, M. (2007):** Study of some aspects of ecology of pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) and its egg parasitoids in Turkey. *Silva Balcanica*, 8(1): 66-78.
- MIRCHEV, P.; TSANKOV, G.; MATOVA, M. (2010):** Monitoring on egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* in Western Rhodopes, Bulgaria. *Forest Science*, 1: 61-81.
- MIRCHEV, P.; GEORGIEV, G.; TASHEV, A. (2011):** Instar structure of caterpillars of pine processionary moth in Bulgaria during the cold period of the year. *Forest Science*, 1-2: 37-46.
- MIRCHEV, P.; GEORGIEV, G.; BOYADZHIEV, P.; MATOVA, M. (2012):** Impact of entomophages on density of *Thaumetopoea pityocampa* in egg stage near Ivaylovgrad, Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 4: 103-110.
- MONEO, I. (2002):** *La processionnaire et l'Homme*. Hospital Carlos III, Madrid.
- MONTLLOR, C.B; BERNAYS, E.A. (1993):** Invertebrate predators and caterpillar foraging. In: STAMP, N. E. and CASEY, T. M. (Eds.). *Caterpillars: Ecological and Evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York, pp.170-202.
- MONTOYA, R. (1967):** Notas sobre el estado de pupa en *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 10(19): 51-56.
- MONTOYA, R. (1970):** Zona de Mora de Rubielos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 13: 119-129.
- MONTOYA, R. (1984):** Descripción de un nuevo modelo de trampa para captura de machos de procesionaria del pino. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 13(26): 99-103.
- MONTOYA, R.; HERNÁNDEZ, R. (1991):** *La Procesionaria del pino*. Separata del libro "Plagas de insectos en las masas forestales españolas". MAPA, Madrid.
- MONTOYA, R.; HERNÁNDEZ, R.; PÉREZ, V. (1998):** Feromonas. Curvas de vuelo-Niveles de infestación en el Bajo de Mora (Período 1990-1998). *Departamento de Agricultura y Medio Ambiente. Laboratorio de Sanidad Forestal*.
- MOREIRA, F.; DELGADO, A.; FERREIRA, S.; BORRALHO, R.; OLIVEIRA, N.; INACIO, M.; SILVA, J.S.; REGO, F. (2003):** Effects of prescribed fire on vegetation structure and breeding birds in young *Pinus pinaster* stands of northern Portugal. *Forest Ecology and Management*, 184: 225-237.
- MORRIS, R. F. (1963):** The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Entomology Society of Canadian Memories*.
- MORRIS, R. F. (1972):** Predation by wasp, birds, and mammals on *Hyphantria cunea*. *Canadian Entomologist*, 104: 1581-1591.
- MORS, H. (1942):** Der nonnenfalter während einer Massenvermehrung. In: WELLENSTEIN, G. (Ed.). *Die nonne in Ostpreußen*. Paul Parey, Berlin und Hamburg, pp. 176-206.

- MOSEBACH-PUKOWSKI, E. (1937):** Über die Raupengesellschaften von *Vanessa io* und *Vanessa urticae*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 33: 358-380.
- MUIR, F. (1914):** Presidential address. *Proceedings of Hawaiian Entomology Society*, 3: 28-42.
- MÜLLER- KÖGLER, E. (1965):** *Pilzkrankheiten bei Insekten*. Paul Parey, Berlin.
- MUÑOZ-COBO, J.; MORENO, J. (2005):** Los huecos en los olivos como factor limitante para la fauna de vertebrados e invertebrados del olivar en la provincia de Jaén. *Boletín Sanidad Vegetal Plagas*, 31: 133-145.
- MURALI, K.S.; SUKUMAR, R. (1993):** Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia*, 94: 114–119.
- NARANJO, S.E.; ELLSWORTH, P.C. (2005):** Mortality dynamics and population regulation in *Bemisia Tabaci*. *Entomologi Experimentalis et Applicata*, 116: 93-108.
- NATIVIDADE-VIEIRA, J. (1956) :** *Subériculture. Ecole naturelle des eaux et forets*, Nancy, France.
- NICHOLSON, A.J.; BAILEY, V.A. (1935):** The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoology Society of London*, Part I, pp. 551-598.
- NICKLE, W.R. (1972):** Nematode parasites of insects. *Proceedings Annual Tall Timbers Conference February*, 163: 24-25.
- NICKLE, W.R. (1973):** Identification of insect parasitic nematodes – A review. *Experimental Parasitology*, 33: 303-317.
- NICCOLI, A.; PANZAVOLTA, T.; MARZIALI, L.; PEVERIERI, G.S.; FLORENZANO, G.T.; TIBERI, R. (2008):** Further Studies on the Role of Monoterpenes in Pine Host Selection and Oviposition of *Thaumetopoea pityocampa*. *Phytoparasitica*, 36(4): 313-321.
- NUCIFORA, A. (1974):** Ricerche preliminari bio-etologiche sulla “Processionaria del pino” *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. nelle pinete dell’Etna. *Atti X Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*, pp. 265-268.
- ODER, N.A.; KILINÇER, N. (1996):** Investigations on some biological relations between *Agrotis segetum* Den. & Sciff. (Lep., Noctuidae) and *Trichogramma embryophagum* Hartig. and *Trichogramma turkeiensis* Kostadinov. (Hym., Trichogrammatidae). *Türkiye Entomoloji Dergisi* 20(1): 35-49.
- ODUM, E.P. (1953):** *Fundamentals of Ecology*. W. B. Saunders Co. Philadelphia and London.
- ODUM, E.P.; ALLEE, W.C. (1954):** A note on the stable point of populations showing both intraespecific cooperation and disoperation. *Ecology*, 35: 95-7.
- OLIVEIRA, P.; ARNALDO, P. S.; ARAUJO, M.; GINJA, M.; SOUSA, A.P.; ALMEIDA, O.; COLAÇO, A. (2003):** Report of poison in five dogs after contact with *Thaumetopoea pityocampa*. *Revista Portuguesa de Ciências Veterinárias*, 98(547): 151-156.

- OZANNE, C.M.P.; SPEIGHT, M.R.; HAMBLER, C.; EVANS, H.F. (2000):** Isolated trees and forest patches: patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris* (Scots Pine). *Forest Ecology and Management*, 137(1-3): 53-63.
- ÖZKAZANS, O. (1987):** Investigations on egg laying habits of (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) (Lep.: Thaumetopoeidae). – In *Türkiye I. Entomoloji Kongresi Bildirileri, 13-16 Ekim 1987, Ege Üniversitesi, Bornova, İzmir. Bornova/İzmir, Türkiye; Ege Üniversitesi Atatürk Kültür Merkezi*, pp. 727-735.
- PAIVA, M.R.; MATEUS, E.; SANTOS, M.H.; BRANCO, M.R. (2011a):** Pine volatiles mediate host selection for oviposition by *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology*, 135(3): 161-240.
- PAIVA, M.R.; SANTOS, H.; BRANCO, M. (2012):** Procecionaria do pinheiro na Mata Nacional de Leiria documenta caso muito raro de especiação simpátrica. *Ecologia*, 4: 20-30.
- PAIVA, M.R.; SANTOS, H.; KERDELHUÉ, C.; MATEUS, E.; BRANCO, R. (2011b):** Can climate change drive speciation? In: SILVA, A.M.; REIS, H.; BORTOLI, D.; CARNEIRO, J.; COSTA, M.J.; BEZZEGHOUD, M.; SALGADO, R. (Eds.). *Proceedings Global Conference on Global Warming*, Lisboa, pp. 779-783.
- PALMERI, V.; PULVIRENTI, A.; ZAPPALÀ, L. (2005):** La processionaria dei pini nei boschi della dorsale appenninica della Calabria. *Foresta*, 2(4): 345-357.
- PANIS, A.; DÉMOLIN, G. (1975):** Notes sur deux pteromalides nouveaux pour l'Algérie (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Nouvelle Revue Entomologie*, 5(3): 295-296.
- PANIZZI, A.R.; MCPHERSON, J.E.; JAMES, D.G.; JAVAHERY, M.; MCPHERSON, R.M. (2000):** Stink Bugs (Pentatomidae). In SCHAEFER, C.W. & PANIZZI, A.R. (Eds.), *Heteroptera of economic importance*, CRC Press, Florida, 13: 421-474.
- PARDO-GONZÁLEZ, J.E. (1992):** Estudio faunístico y ecológico del superorden Orthopteroidea de los principales sistemas montañosos de Castilla-La Mancha. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, Valencia.
- PARKER, G.A.; BEGON, M. (1986):** Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *American nature*, 128: 573-592.
- PARMESAN, C. (2006):** Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37: 637-669.
- PASCUAL, J.A. (1988):** Biología de la procesionaria del roble (*Thaumetopoea processionea* L.) (Lep. Thaumetopoeidae) en el centro-oeste de la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 14: 383-404.
- PAVAN, M. (1950):** Sugli inizi di un esperimento pratico di lotta biologica con *Formica rufa* L. contro la Procecionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Sch.). *Atti Società Italiana Scienze Naturali*, 89(3-4): 195-201.

- PAVAN, M. (1951):** Primi risultati di un esperimento pratico di lotta biologica con *Formica rufa* L. (s. l.) contro la Processionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Sch.). *Atti Società Italiana Scienze Naturali*, 90(1): 43-54.
- PAVAN, M. (1979):** Utilisation des Fourmis du groupe *Formica rufa* pour la défense biologique des forêts. Organisation internationale de Lutte biologique; Section régionale ouest paléarctique (*Bull. SROP/WPRS Bull.*, 11(3): 135-179).
- PECK, O. (1963):** A catalogue of the nearctic chalcidoidea (Insecta, Hymenoptera). *Canadian Entomology, Supplements*, 30: 1-1092.
- PEINADO DE DIEGO, M.V. (1990):** *Tettigonioideos españoles (Ephippigerinae)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- PÉREZ-CONTRERAS, T.; SOLER, J.J. (2004):** Egg parasitoids select for large clutch sizes and covering layers in pine processionary moths (*Thaumetopoea pityocampa*). *Annual of Zoology Fenici*, 41: 587-597.
- PÉREZ-CONTRERAS, T.; SOLER, J.J.; SOLER, M. (2003):** Why do pine caterpillars *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) live in large groups? An experimental study. *Annual of Zoology Fenici*, 40: 505-515.
- PÉREZ-CONTRERAS, T.; TIerno DE FIGUEROA, J.M. (1997):** Estudio de la puesta de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. 1775 (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) en relación al pino parasitado. *Boletín Asociación Española de Entomología*, 21(3-4): 119-125.
- PETERS, M.I.; DESPLAND, E. (2006):** Plasticity in forest tent caterpillar collective foraging schedules. *Ethology*, 112: 521-528.
- PETERSON, S.C. (1987):** Communication of leaf suitability by gregarious eastern tent caterpillars (*Malacosoma americanum*). *Ecological Entomology*, 12: 283-289.
- PETERSON, S.C.; JOHNSON, N.D.; LEGUYADER, J.L. (1987):** Defensive regurgitation of allelochemicals derived from host cyanogenesis by eastern tent caterpillars. *Ecology*, 68: 1268-1272.
- PETERSON, S.C. (1988).** Chemical trail marking and following by caterpillars of *Malacosoma neustria*. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 815-824.
- PETRAKIS, P.V.; ROUSSIS, V.; ORTIZ, A.H. (2001):** Host selection by *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.): the relative importance of needle terpenoid and morphoanatomical profiles. In: RADOGLU, K. (Ed.), *Forest Research: a Challenge for an Integrated European Approach*, NAGREF, Forest Research Institute, Thessaloniki, 1: 343-348.
- PIMENTEL, C.; CALVAO, T.; SANTOS, M.; FERREIRA, C.; NEVES, M.; NILSSON, J.A. (2006):** Establishment and expansion of a *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep. Notodontidae) population with a shifted life cycle in a production pine forest, Central-Coastal Portugal. *Forest Ecology and Management*, 233: 108-115.

- PIMENTEL, C.; NILSSON, J.A. (2009):** Response of passerine birds to an irruption of a pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* population with a shifted phenology. *Ardeola*, 56(2): 189-203.
- PIMENTEL, C.; FERREIRA, C.; NILSSON, J.A. (2010):** Latitudinal gradients and the shaping of life-history traits in a gregarious caterpillar. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 224–236.
- PIMENTEL, C.; CALVAO, T.; AYRES, M.P. (2011):** Impact of climatic variation on populations of pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* in a core area of its distribution. *Agricultural and Forest Entomology*, 13: 273-281.
- PINEDO-GURRÍA, M.C. (1982):** *Los Decticinae de la Península Ibérica, España insular y norte de África*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- PIRES, E.M.H. (2008):** *Characterization of Pinus spp. Needles by gas chromatography and mass spectrometry: Application to plant-insect interactions*. Dissertação apresentada para obtenção do Grau de Doutor em Ciências do Ambiente pela Universidade Nova de Lisboa, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Lisboa.
- PINTO, J.D. (1998):** Systematics of the North American species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 22: 1-287.
- PINTUREAU, B. (1990):** Polymorphisme, biogéographie et spécificité parasitaire des Trichogrammes européens (Hym. Trichogrammatidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 95: 17-38.
- PINTUREAU, B. (1994):** Phylogenetic study of the European species of the genus *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Trends in Agricultural Science, Entomology*, 2: 141-150.
- PINTUREAU, B., GOUJET, R., MARTOURET, D. & VOEGELÉ, J. (1980):** Study of the esterases of *Trichogramma embryophagum* Hartig (Trichogrammatidae). Choice of a strain for the control of *Laspeyresia pomonella* (Lep. Tortricidae) in the Paris region. *Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse*, avril – juin: 17-24.
- PLUGARU, G.S. (1968):** On entomophagous insects attacking the oak processionary moth in Moldavia. *Vred Polez Fauna Bespozvon, Moldavii*, 2: 25-29.
- POINAR, G.O.JR. (1971):** Use of nematodes for biological control of insects. In: BURGUES, H. D. and HUSSEY, N. W. (Eds.). *Microbial control of insects and mites*. Academic Press, New York, pp. 181-201.
- POLOVINKO, G.; YAROSLATSEVA, O.; TESHEBAEVA, Z.; KRYUKOV, V. (2010):** Dominating species of entomophilus Ascomycetes anamorphs in West Siberia, Primorsky Krai, and Kyrgyzstan. *Contemporary problems of Ecology*, 3(5): 515-521.
- POMPANON, F.; FOUILLET, P.; BOULETREAU, M. (1995):** Emergence rhythms and protandry in relation to daily patterns of locomotor activity in *Trichogramma* species. *Evolutionary Ecology*, 9(5): 467-477.

- PORTER, K. (1982):** Basking behaviour in larvae of the butterfly *Euphydryas aurinia*. *Oikos*, 38: 308-312.
- PRAMER, D.; AL-RABIAI, S. (1973):** Regulation of insect population by protozoa and nematodes. *Annals of the New York Academy Science*, 217: 85-92.
- PROSPER, J.; RODRIGO, A. (1997):** *Rates penades. Molts beneficis*. Fundació Mediambiental, València.
- PUJADE-VILLAR, J. (1986):** Estudi dels paràsits d'ous de la processionària del pi *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Full d'informació tècnica nº 80, Generalitat de Catalunya, Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca*.
- PUJADE-VILLAR, J. (1989):** Primeros datos sobre los eupélmidos asociados a agallas en Cataluña (Hym., Chalcidoidea, Eupelmidae) con la descripción del macho de *Macroneura seculata* (Ferrière, 1954). *Orsis*, 4: 151-160.
- PUJADE-VILLAR, J.; ROS-FARRÉ, P. (1998):** Inquilinos y parásitos de las agallas del género *Plagiotrochus* Mayr colectadas en el Nordeste de la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 22: 115-143.
- PULLIAM, H.R.; CARACO, T. (1984):** Living in groups; is there an optimal group size? In: KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (Eds.), *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Science Inc., Oxford, pp. 122-147.
- RANDS, S.A.; COWLISHAW, G.; PETTIFOR, R.A.; ROWCLIFFE, J.M.; JOHNSTONE, R.A. (2003):** Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 423: 432-434.
- RATZBURG, J. T. C (1844):** *Die Ichneumoniden der Forstinsekten in forstlicher und entomologischer Beziehung; ein Anhang zur Abbildung und Beschreibung der Forstinsekten*. Theile. 3 vol. Berlin.
- RAWLINS, J.E.; LEDERHOUSE, R.C. (1981):** Developmental influences of thermal behaviour on monarch caterpillars (*Danaus plexippus*): An adaptation for migration (Lepidoptera: Nymphalidae: Danaidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54: 387-408.
- RCORE TEAM (2013):** R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <http://www.R-project.org>.
- REAVERY, D. (1993):** Why body size matters to caterpillars. In: N.E. STAMP and T.M. CASEY (Eds.). *Caterpillars: Ecological and Evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York, pp. 248-279.
- REDOLFI, I.; TINAUT, A.; PASCUAL F.; CAMPOS, M. (1999):** Qualitative aspects of myrmecocenosis (Hym., Formicidae) in olive orchards with different agricultural management in Spain. *Journal of Applied Entomology*, 123: 621-627.
- RENWICK, J.A.A.; CHEW, F.S. (1994):** Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annual Review Entomology*, 39: 377-400.

- RIBES, J.; RIBES, E. (2001):** Lista de especies de Heteroptera del Parque de Collserola, Barcelona. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 29: 69-78.
- RIBES, E. (2004):** *Els Heteròpters del Parc de Collserola: Faunística, Bioecologia i Gestió*. Tesi Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona.
- RIBES, J.; BLASCO-ZUMETA, J.; RIBES, E. (1997):** *Heteroptera de un sabinar de Juniperus thurifera L. en los Monegros, Zaragoza*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S.; DÍAZ, T.E.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F.; IZCO, J.; LOIDI, J.; LOUSA, M. (2002):** Vascular plant communities of Spain and Portugal. *Itinera Geobotanica*, 15(1): 5-432.
- RICHARDSON, D.M. (1998):** *Ecology and biography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RICKLEFS, R.E. (1990):** *Ecology*. Freeman.
- RIES, L.; FLETCHER, R.J.; BATTIN, J. (2004):** Ecological responses to habitat edges. *Annual Review Ecology Evolutionary Systems*, 35: 491-522.
- RIIHIMAA, A. (1996):** *Genetic variation in diapause, cold hardiness and circadian rhythm in Chymomyza costata*. University of Oulu, Oulu.
- ROBERTI, D. (1954):** Osservazioni sulla lotta biologica contro la processionaria del pino. *Annali de la Facoltà Agraria*, 51: 86-96.
- ROBERTS, D.W. (1973):** Means for insect regulations: Fungi. *Annals of the New York Academy Science*, 217: 76-84.
- ROBERTS, D.W.; YENDOL, W.G. (1971):** Use of fungi for microbial control of insects. In: BURGUES, H. D. and HUSSEY, N. W. (Eds.). *Microbial control of insects and mites*. Academic Press, New York, pp. 125-149.
- 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. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 460-471.
- ROBREDO, F. (1963):** Las procesiones de crisalidación de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 4(12): 122-126.
- ROMANYK, N. (1966):** Plagas forestales más importantes de España. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 9(17): 83-96.
- ROOT, R. (1973):** Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43: 95-124.
- ROQUES, L., AUGER-ROZENBERG, M.A.; ROQUES, A. (2008):** Modelling the impact of an invasive insect via reaction-diffusion. *Mathematical Biosciences*, 216: 47-55.

- ROSS, K.G. (2001):** Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Molecular Ecology*, 10: 265-284.
- ROSSMORE, H.W.; RUPÉREZ, A. (1966):** A possible relationship between a tumor-like inclusion and a *Bacillus* sp. in *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Entomophaga*, 11: 247-251.
- ROUAULT, G.; CANDAU, J.N.; LIEUTIER, F.; NAGELEISEN, L.M.; MARTIN, J.C.; WARZEE, N. (2006):** Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, 63: 613-624.
- RUBERSON, J.R.; TAUBER, M.J.; TAUBER, C.A. (1988):** Reproductive biology of two biotypes of *Edovum puttleri*, a parasitoid of Colorado potato beetle eggs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 46(3): 211-219.
- ROUNBEHLER, M.D.; ELLINGTON, J.J. (1973):** Some biological effects of selected light regimes on *Trichogramma semifumatum* (Hymenoptera:Trichogrammatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 66(1): 6-10.
- ROUGEOT P.C., VIETTE P., 1978:** *Guide des Papillons Nocturnes d'Europe et d'Afrique du Nord. Notodontidae – Thaumetopoeinae.* Paris.
- ROUSSELET, J. (2008):** *Les insectes et le changement climatique. D'où vient la processionnaire?* Micropolis colloque, 15 novembre. Paris.
- ROVERSI, P.F. (1985):** Osservazioni sull'impiego di trappole a feromone sessuale di *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiff.) sul promontorio del Gargano (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Redia*, 68: 1-17.
- ROVERSI, P.F. (1987):** Osservazioni preliminari su casi de sterilità, arresti di sviluppo embrionale e mortalità in uova di *Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff. (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Redia*, 70: 93-103.
- ROY, D.B.; ROTHERY, P.; MOSS, D.; POLLARD, E.; THOMAS, J.A. (2001):** Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology*, 70: 201-217.
- RUF, C. (2002):** *Social Life-Styles in Caterpillars: Behavioral Mechanisms and Ecological Consequences.* Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der naturwissenschaften –Dr. rer. nat.– der Fakultät Biologie / Chemie / Geowissenschaften, Bayreuth.
- RUF, C.; FIEDLER, K. (2002a):** Tent-based thermoregulation in social caterpillars of *Eriogaster lanestris* (Lepidoptera: Lasiocampidae): behavioural mechanisms and physical features of the tent. *Journal of Thermal Biology*, 27, 493-501.
- RUF, C.; FIEDLER, K. (2002b):** Plasticity in foraging patterns of larval colonies of the small Eggar moth, *Eriogaster lanestris* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Oecologia*, 131: 626-634.
- RUF, C.; FIEDLER, K. (2000):** Thermal gains through collective metabolic heat production in social caterpillars *Eriogaster lanestris*. *Naturwissenschaften*, 87: 193-196.

- RUF, C.; FIEDLER, K. (2005):** Colony survivorship of social caterpillars in the field: A case study of the small egg moth (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 38: 15-25.
- RUF, C.; KORNMAIER, B.; FIEDLER, K. (2001):** Continuous long-term monitoring of daily foraging patterns in three species of lappet moth caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Nota lepidopterologica*, 24(3), 87-99.
- RUPÉREZ, A. (1962):** *Époques optima pour la prolifération de la polyèdrose dans les chenilles de Lymantria dispar*. Collections de l'Institut de Pathologie des Insectes de Paris, Paris.
- RUPÉREZ, A. (1966):** *Epizootias bacterianas artificialmente provocadas en Thaumetopoea pityocampa Schiff*. VI Congreso Forestal Mundial, Madrid.
- RUPÉREZ, A. (1967):** *Neoformation tissulaire chez Thaumetopoea pityocampa Schiff*. Colloque sur les manifestations inflammatoires et tumorales chez les invertébrés, Versailles, Paris.
- RUPÉREZ, A. (1969):** Microorganismos patógenos para *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. y su utilización. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 12(23): 41-52.
- RUPÉREZ, A. (1970):** Metodología en las aplicaciones microbiológicas contra defoliadores de montes. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 13(26): 151-154.
- RUSSELL, E.P. (1989):** Enemies hypothesis: A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental entomology*, 18: 590-599.
- RYDELL, J. (1989):** Feeding activity of the northern bat *Eptesicus nilssonii* during pregnancy and lactation. *Oecologia*, 80: 562-565.
- RYDELL, J.; RACEY, P.A. (1995):** Street lamps and the feeding ecology of insectivorous bats. *Symposium of the Zoological Society of London*, 67: 291-307.
- SACCARDY, L. (1937):** Notes sur le chêne-liège et le liège en Algérie. *Bulletin de la Station de Recherches Forestières du Nord de l'Afrique*, 2(2): 271-374.
- SACCARDY, L. (1938):** Le chêne-liège et le liège au Portugal. *Bulletin de la Station de Recherches Forestières du Nord de l'Afrique*, 2(4): 375-429.
- SAMALENS, J.C.; ROSSI, J.P. (2010):** Does landscape composition alter the spatiotemporal distribution of the pine processionary moth in a pine plantation forest? *Population Ecology*, 1-10 pp.
- SÁNCHEZ, G. (2008):** *Antecedentes de la procesionaria en Baleares: Menorca*. Servicio de Protección contra Agentes Nocivos en los Montes. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- SÁNCHEZ, G. (2010):** *Anuario de Sanidad Forestal 2010*. Servicio de Sanidad Forestal y Equilibrios Biológicos. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal. Secretaría General de Cambio Climático. Ministerio del Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.

- SANCHIS, E.J.; RODRÍGUEZ, T.; MORELL, I. (1989):** *Geología. Capítulo 9* (En Guía de la Naturaleza de la Comunidad Valenciana). Levante, El Mercatil valenciano. Caja de Ahorros del Mediterráneo e Institución Valenciana de Estudios e Investigación, Valencia.
- SANCHIS, N.; COBOS, P.; COBOS, J.M.; SORIA, S. (1990):** Lucha contra la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera: Thaumetopoeidae): ensayos de lucha química con productos inhibidores del desarrollo, bacterianos y piretroides. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 16: 229-245.
- SANTOS, H.; ROUSSELET, J.; MAGNOUX, E.; PAIVA, M.R.; BRANCO, M.; KERDELHUÉ, C. (2007):** Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 935-941.
- SANTOS, H.; BURBAN, C.; BRANCO, M.; PAIVA, M.R.; KERDELHUÉ, C. (2010):** *Incipiente allochronic speciation in the pine processionary moth: evidence from population genetics.* Trends in Biodiversity and Evolution (TiBE2010.9) 10, December 2010. Vairao, Porto.
- SANTOS, H.; PAIVA, M.R.; TAVARES, C.; KERDELHUÉ, C.; BRANCO, M. (2011):** Temperature niche shift observed in a Lepidoptera population under allochronic divergence. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1897-1905.
- SAUNDERS, D.A.; HOBBS, R.J.; MARGULES, C.R. (1991):** Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5(1): 18-32.
- SCHIMITSCHEK, E. (1944):** *Forstinsekten der Türkei und ihre Umwelt.* Prag: Volk und Reich Verlagen.
- SCHMID-HEMPEL, P., (1998):** *Parasites in social insects.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- SCHMIDT, G.H. (1990a):** The egg-batch of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep. Thaumetopoeidae): Structure, hatching of the larvae and parasitism in southern Greece. *Journal of Applied Entomology*, 110: 217-228.
- SCHMIDT, G.H. (1990b):** Wirtspflanzen, frassverhalten und raupenentwicklung des kiefernprozessionsspinner *Thaumetopoea pityocampa* (Den & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) aus südgrichenland. *Mitteilungen der Deutschen Entomologie Gesellschaft Allgemeine und Angewandte*, 7: 353-363.
- SCHMIDT, G.H.; BREUER, M.; DEVKOTA, B.; BELLIN, S. (1989):** Life cycle and natural enemies of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Greece. *Proceedings Thaumetopoea - Symposium, Neustadt/Rbge*, pp. 36-40.
- SCHMIDT, G.H.; KITT, J. (1994):** Identification by meconia of two egg parasitoids of *Thaumetopoea wilkinsonii*. *Phytoparasitica*, 22(1): 39-41.
- SCHMIDT, G.H.; MIRCHEV, P.; TSANKOV, G. (1997a):** The egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* in the Atlas mountains near Marrakech (Morocco). *Phytoparasitica*, 25(4): 275-281.

- SCHMIDT, G.H.; TANZEN, E.; BELLIN, S. (1999):** Structure of egg-batches of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae), egg parasitoids and rate of egg parasitism on the Iberian Peninsula. *Journal of Applied Entomology*, 123: 449-458.
- SCHMIDT, G.H.; TSANKOV, G.; MIRCHEV, P. (1997b):** Notes on the egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Insecta Lepidoptera Thaumetopoeidae) collected on the Greek island Hydra. *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 29(1): 91-99.
- SCHOPF, R.; AVTZIS, N. (1987):** Die bedeutung von Nadelinhaltsstoffen für die disposition von fünf kiefernarten gegenüber *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.). *Journal of Applied Entomology*, 103: 340-350.
- SCHOWALTER, T.D.; HARGROVE, W.W.; CROSSLEY, D.R. (1986):** Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review Entomology*, 31:177-196.
- SCHUH, R.T.; SLATER, J.A. (1995):** *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History.* Cornell University Press, New York.
- SCHVESTER, D. (1985):** Les insectes et la forêt française. *Revue Forestière Française*, 37: 45-64.
- SCHVESTER, D.; DÉMOLIN, G. (1984):** Problèmes posés par les insectes déprédateurs des forêts méditerranéennes. *Comptes Rendus des Séances de l'Academie d'Agriculture de France*, 70: 845-855.
- SCHWAMMER, H.; NEMESCHKAL, H.L. (1987):** Bedeutung der Exposition von Raupen-Nestern es Pinienprozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) auf der Insel Krk, Dalmatien. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 80: 298.
- SEGU-LÓPEZ, G.; PUJADE-VILLAR, J. (2000):** Noves aportacions dels eupèlmids braquípters col·lectats a la Península Ibèrica i les Illes Balears (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *Sessions d'Entomologia, ICHN-SCL*, 10: 71-77.
- SELFA, J.; LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; BUHL, P. N.; PUJADE-VILLAR, J.; TORMOS, J.; GUARA, M. (2009):** A new species of *Telenomus* Haliday (Hymenoptera: Scelionidae) associated with egg batches of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Dennis et Schiffermüller, 1775) (Lepidoptera: Notodontidae), from Peninsular Spain. *Entomological News*, 120(2): 131-136.
- SELFA, J.; LÓPEZ-SEBASTIÁN, E.; GUARA, M.; PUJADE-VILLAR, J.; VILATA, J. (2005):** Some Aspects of the Life Cycle of the Moth Species *Thaumetopoea pityocampa* at Four Mediterranean Forests (Lepidoptera: Notodontidae). *Entomologia Generalis*, 28(2): 121-138.
- SEVIM, A.; DEMIR, I.; DEMIRBAG, Z. (2010):** Molecular Characterization and Virulence of *Beauveria* spp. from the Pine Processionary Moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *Mycopathologia*, 170: 269-277.

- SHEEHAN, W. (1992):** Caterpillar defenses, conspicuous consumption and the evolution of gregariousness in Lepidoptera. In: BOWERS, M.D. (Ed.). *Aposematic caterpillars: life-styles of the warningly colored and unpalatable. Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*, Chapman & Hall, New York, pp. 331-371.
- SHELFORD, V.E. (1913):** Animal communities in temperate America. *Bulletin of the Geographic Society of Chicago*, 5: 1-368.
- SHIGA, M. (1976):** A quantitative study on food consumption and growth of the tent caterpillar *Malacosoma neustria testacea* Motschulsky (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Bulletin of the Fruit Tree Research Station*, A3: 67-86.
- SHIGA, M. (1979):** Population dynamics of *Malacosoma neustria testacea* (Lepidoptera, Lasiocampidae). *Bulletin of the Fruit Tree Research Station*, A6: 59-168.
- SIDOR, C.; ZAMOLA, B.; ZEGA, A.; DUSANIC, L. (1982):** A disease of pine processionary (*Thaumetopoea pityocampa*) caused by a nuclear-type polyhedral virus. *Redia*, 65: 89-96.
- SIEMANN, E.; TILMAN, D.; HAARSTAD, J.; RITCHIE, M. (1998):** Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist*, 152: 738-750.
- SIERRO, A.; ARLETTAZ, R.; NAEF-DAENZER, B.; STREBEL, S.; ZBINDEN, N. (2001):** Habitat use and foraging ecology of the nightjar *Caprimulgus europaeus* in the Swiss Alps: towards a conservation scheme. *Biological Conservation*, 98: 325-331.
- SILVA CRUZ M.A., GONÇALVES T. (1977):** Catálogo sistemático dos Macrolepidópteros de Portugal. 133, *Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre" Fam. Thaumetopoeidae*, Oporto, p. 27.
- SINCLAIR, A.R.E. (1989):** Population regulation in animals. In: CHERRETT, J. M. (Ed.). *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Blackwell., Oxford, pp. 197-241.
- SMITH, H. S. (1935):** The role of the biotic factors in the determination of population densities. *Journal of Economy Entomology*, 28: 873-898.
- SOLOMON, M. E. (1949):** The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 18: 1-35.
- SOLOMON, M. E. (1957):** Dynamics of insect populations. *Annual Review Entomology*, 2: 121-142.
- SOROKINA, A. P. (1977):** *Trichogramma embryophagum* Htg. in the USSR. *Zoologicheskij Zhurnal*, 56(7): 1112-1115.
- SOULIE, J. (1956):** La nidification chez les especes francaises du genre *Crematogaster* Lund (Hymenoptera, Formicoidea). *Insect Societies*, 3: 93-105.
- SOULIE, J. (1961):** Les nids et le comportement nidificateur des fourmis du genre *Crematogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du sud-est. *Insect Societies*, 8(3): 213-297.

- SOULIE, J. (1962)** : Notes sur les champs trophoporiques de quelques espèces françaises du genre *Crematogaster* Lund. *Insect Societies*, 9(3): 265-272.
- SOUZA, A. L. T.; MARTINS, R. P. (2005)**: Foliage density of branches and distribution of plant-dwelling spiders. *Biotropica*, 37: 416-420.
- SPEAKMAN, J. R.; RACEY, P. A.; CATTO, C. M. C.; WEBB, P. I.; SWIFT, S. M.; BURNETT, A. M. (1991)**: Minimum summer populations and densities of bats in NE Scotland, near the northern borders of their distributions. *Journal of Zoology (London)*, 225: 327-345.
- SPENCER, H. (1897)**: *The principles of biology*. D. Appleton and Co., New York.
- STAMP, N. E. (1981)**: Effect of group size on parasitism in a natural population of the baltimore checkerspot *Euphydryas phaeton*. *Oecologia*, 49: 201-206.
- STAMP, N. E. (1984)**: Interactions of parasitoids and checkerspot caterpillars *Euphydryas* spp. (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 23: 2-18.
- STAMP, N. E.; BOWERS, M. D. (1988)**: Direct and indirect effects of predatory wasps *Polistes* sp. Vespidae on gregarious caterpillars (*Hemileuca lucina*: Saturniidae). *Oecologia*, 75: 619-624.
- STAMP, N. E.; CASEY T. M. (1993)**: *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York and London.
- 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*. *Ecological Entomology*, 31: 481-490.
- STEBBINGS, R. E.; GRIFFITHS, F. (1986)**: *Distribution and status of bats in Europe*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- STEINHAUS, E. (1954)**: The effects of disease on insect populations. *Hilgardia*, 23: 197-261.
- STEPHENS, J. F., 1828**: *Illustrations of British Entomology, Haustellata. Vol II*. London.
- STERN, V. M.; BOWEN, W. (1963)**: Ecological studies of *Trichogramma semifumatum*, with notes on *Apanteles medicaginis*, and their suppression of *Colias eurytheme* in Southern California. *Annals of Entomology Society of America*, 56: 358-372.
- STEVENSON, R.D. (1985)**: Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist*, 125: 102-117.
- STIREMAN, J.; DYER, L. A.; MATLOCK, R. (2005)**: Top-down forces in managed versus unmanaged habitats. In: BARBOSA, P.; CASTELLANOS, I. (Eds.). *Ecology of Predator-Prey-Interactions*. Oxford University Press, New York.
- ST. LEGER, R.J. (1995)**: The role of the cuticule-degrading proteases in fungal pathogenesis of insects. *Canadian Journal of Botany*, 73: 1119-1125.

- ST. LEGER, R.J.; CHARNLEY, A.K.; COOPER, R.M. (1986):** Cuticle-degrading enzymes of entomopathogenic fungi: Mechanisms of interaction between pathogen enzymes and insect cuticle. *Journal of Invertebrate Pathology*, 47: 295-302.
- STRAND, E., 1913:** SEITZ, *Les Macrolépidoptères du Globe, 2, Thaumetopoeidae*. Stuttgart, pp. 143- 145.
- STUTZ, H.P.; HAFFNER, M. (1985):** Wochenstuben und Sommerquartiere der Zwergfledermaus *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) (Mammalia: Chiroptera) in der Schweiz. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens*, 102: 129-135.
- SUBCHEV, M.A.; MOSKOVA, R.; TSANKOV, G. (1994):** Attraction of *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff. by Synthetic Sex Pheromone in the field. *Pheromones*, 4(1-2): 3-10.
- SUGONJAEV, E.S.; SOROKINA, A.P. (1978):** Hymenoptera II. Chalcidoidea 16. Trichogrammatidae (*Trichogramma* Westw.). *Opred Naske Evrop Chasti SSSR*, 507-511.
- SULLIVAN, C.M.; SHIEL, C.B.; MCANEY, C.M.; FAIRLEY, J.S. (1993):** Analysis of the diet Leisler's *Nyctalus leisleri*, Daubenton's *Myotis daubentoni* and pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* bats in Ireland. *Journal of Zoology*, 231: 656-663.
- SWEETMAN, H. L. (1958):** *The principles of Biological Control*. Brown, Dubuque, Iowa.
- SWIFT, S. M.; RACEY, P. A.; AVERY, M. I. (1985):** Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* during pregnancy and lactation. II. *Diet. Journal Animal Ecology*, 54: 217-225.
- SZCZEPANSKI, H.; TSANKOV, G. (1967):** Egg parasites of *Thaumetopoea pityocampa* in Bulgaria. *Sylvan*, 111: 37-43.
- TAKASU, K.; HIROSE, Y. (1993):** Host acceptance behaviour by the host-feeding egg parasitoid, *Ooencyrtus nezarae* (Hymenoptera: Encyrtidae): Host age effects. *Annals of Entomology Society of America*, 86(1): 117-121.
- TAMMARU, T.; KAITANIEMI, P.; RUOHOMAKI, K. (1995):** Oviposition choices of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae) in relation to its eruptive population dynamics. *Oikos*, 74: 296-304.
- TAMMARU, T.; HAUKIOJA, E. (1996):** Capital breeders and income breeders among Lepidoptera – consequences to population dynamics. *Oikos*, 77: 561-564.
- TANZEN, E.; SCHMIDT, G.H. (1995):** Identification by meconia of four species of eggs parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Insecta, Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 27(1): 61-70.
- TARASCO, E. (1995):** Morfologia larvale e biologia di *Coelichneumon rudis* (Boyer de Fonscolombe) (Hymenoptera: Ichneumonidae) endoparassitoide delle crisalidi della *Thaumetopoea pityocampa* (Denis et Schiffermüller) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *Entomologica*, 29: 5-51.
- TARASCO, E.; TRIGGIANI, O. (1994):** Antagonisti biologici delle eopupe e delle crisalidi della *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiffermüller) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae). *Atti XVII Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*.

- TELENGA, N.A. (1956):** Investigations of *Trichogramma evanescens* Westw. and *T. pallida* Meyer (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and their use for the control of injurious insects in the U.S.S.R. *Entomologicheskoye Obozreniye*, 35: 599-610.
- TENOW, O.; NILSSEN, A.C.; HOLMGREN, B.; ELVRUM, F. (1999):** An insect (*Argyresthia retinella*, Lep. Yponomeutidae) outbreak in northern birch forests, released by climatic changes? *Journal of Applied Ecology*, 36: 111-122.
- TERRADAS, J. (1996):** *Ecologia del foc*. Proa. Barcelona.
- THOMPSON, W.R. (1939):** Biological control and the theories of the interactions of populations. *Parasitology*, 31: 299-388.
- THOMPSON, W.R. (1954):** *A catalogue of the parasites and predators of insect pest. Section 2. Host parasite catalogue, Part 3, Host of the Hymenoptera*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institute of biological control, Ottawa, pp. 191-332.
- THOMPSON, W.R. (1958):** *A catalogue of the parasites and predators of insect pest. Section 2. Host parasite catalogue, Part 5, Host of the Hymenoptera*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institute of biological control, Ottawa, pp. 562-698.
- THOMAS, M.B.; SOTHERTON, N.W.; COOMBES, D.S.; WRATTEN, S.D. (1992):** Habitat factors influencing the distribution of polyphagous predatory insects between field boundaries. *Annals of Applied Biology*, 120: 197-202.
- THOMPSON, D.W. J.; WALLACE, J.M.; JONES, P.D.; KENNEDY, J.J. (2009):** Identifying signatures of natural climate variability in time series of global-mean surface temperature: methodology and insights. *Journal of Climate*, 22: 6120-6141.
- TIBERI, R. (1978a):** Notizie preliminari sull'incidenza dei parassiti oofagi nelle popolazioni di Processionaria del pino in giovani pinete dell'Italia centrale. *Redia*, 61: 487-501.
- TIBERI, R. (1978b):** Osservazioni sulla distribuzione spaziale dell'*Ooencyrtus pityocampae* Mercet e del *Tetrastichus servadeii* Domenichini nelle ovature della Processionaria del pino. *Annali ISZA*, 6: 21-26.
- TIBERI, R. (1983):** Sulla distribuzione delle ovature di *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in un giovane impianto di *Pinus pinaster* e *Pinus insignis*. *Redia*, 66: 601-612.
- TIBERI, R. (1984):** Ospite vegetale, numero di ovature, luoghi di ovideposizione e loro influenza sull'attività dei parassitoidi oofagi di *Thaumetopoea pityocampa*. (Hym., Chalcidoidea). *Redia*, 67: 1-18.
- TIBERI, R. (1988):** Alternative hosts of *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) (Hymenoptera, Encyrtidae) in Italy. *Redia*, 71(2): 321-328.
- TIBERI, R. (1990):** Egg parasitoids of the pine processionary caterpillar, *Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae) in Italy: distribution and activity in different areas. *Journal of Applied Entomology*, 110: 14-18.

- TIBERI, R.; NICCOLI, A. (1984):** Osservazioni pluriennali sull'impiego di trappole a feromone sessuale di *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Redia*, 67: 129-144.
- TIBERI, R.; NICCOLI, A.; CURINI, M.; EPIFANIO, F.; MARCOTULLIO, M.C.; ROSATI, O. (1999):** The role of monoterpene composition in *Pinus* spp. needles, in host selection by the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa*. *Phytoparasitica*, 27: 263-272.
- TIBERI, R.; NICCOLI, A.; ROVERSI, P.F.; SACCHETTI, P. (1991):** Laboratory rearing of *Ooencyrtus pityocampae* (Mercet) on eggs of *Nezara viridula* (L.) and other pentatomids eggs. *Redia*, 74(3): 467-469.
- TIBERI, R.; ROVERSI, P.F. (1987):** I parassitoidi oofagi di *Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff. su *Pinus halepensis* Mill. nel Gargano, Puglia (Hymenoptera, Chalcidoidea; Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Redia*, 70: 1-19.
- TOHMÉ, E.; TOHMÉ, G. (1982):** Action de quelques espèces de Fourmis sur la chenille processionnaire *Thaumetopoea wilkinsoni* (Tams) (Lepidoptera) au Liban et leur comportement en présence de cette chenille. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 87(7-8): 321-325.
- TOWNES, H. (1969):** The genera of Ichneumonidae. Part 1. *Memoirs of the American Entomological Institute*.
- TOWNES, H. (1972):** Ichneumonidae as biological control agents. Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Animal Contr, *Habitat Management*, 3: 235-248.
- TOWNSEND, C.R.; SCARSBROOK, M.R.; DOLÉDEC, S. (1997):** The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and diversity in streams. *Limnology and Oceanography*, 42: 938-949.
- TRÁN, J.K.; YLIOJA, T.; BILLINGS, R.F.; RÉNIGIÈRE, J.; AYRES, M.P. (2007):** Impact of minimum winter temperatures on the population dynamics of *Dendroctonus frontalis*. *Ecological Applications*, 17: 882-899.
- TRIGGIANI, O. (1979):** Preliminari prove di lotta con il *Bacillus thuringiensis* Berl. e *Borrelinavirus reprimens* contro le larve dell *Porthetria (Lymantria) dispar* L. (Lep.: Lymantriidae) sul Fragno (*Quercus troyana* Webb). *Consiglio Nazionale delle Ricerche AP/1/1. Estratto da Entomologica, Bari*, Vol. 15: 103-113.
- TRIGGIANI, O.; DE LILLO, E.; ADDANTE, R. (1993):** La processionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae), e i suoi nemici naturali in Puglia. *Entomologica, Bari*, 27: 139 -167.
- TRIGGIANI, O.; SIDOR, C. (1982):** Prove di controllo microbiologico della Processionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff., Lepid. Thaumetopoeidae) nelle pinete in Puglia. *Entomologica, Bari*, 17: 91-102.
- TRUMAN, J.W.; TAGHERT, P.H.; COPENHAVER, P.H.; TUBLITZ, N.J.; SCHWARTZ, L.M. (1981):** Ecdysis hormone may control all ecdyses in insects. *Nature*, 291: 70-71.

- TSANKOV, G. (1972):** Varhu biologiyatâ i ecologiyata na yaytseyadite na borocata protsesionka (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) v Bâlgariya. *Sbornik Biologicheska borba sreshtu nasekomnite Vrediteli, No 1.*
- TSANKOV, G. (1990):** Egg parasitoids on the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. in Bulgaria: species, importancia, biology and behaviour. *Journal of Applied Entomology*, 110: 7-13.
- TSANKOV, G.; BREUER, M.; SCHMIDT, G.H.; MASLOV, A. (1991):** Scale shape and colour of egg batches of some *Thaumetopoea* species (Insecta, Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 23(1): 45-60.
- TSANKOV, G.; CHERNEV, T.; LAKTARIEVA, L.; BOCHEV, N.; FICHEVA, E. (1980):** Eastern-Rhodope mountain race of *Trichogramma embryophagum* on *Rhyacionia buoliana* and possibilities of its utilization in biological control. *Gorkostopanska Nauka*, 17(3): 56-61.
- TSANKOV, G.; SCHMIDT, G.H.; MIRCHEV, P. (1995):** Impact of parasitoids in egg-batches of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Algeria. *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 27(1), 53-60.
- TSANKOV, G.; SCHMIDT, G.H.; MIRCHEV, P. (1996a):** Parasitism of egg-batches of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae) in various regions of Bulgaria. *Journal of Applied Entomology*, 120: 93-105.
- TSANKOV, G.; SCHMIDT, G.H.; MIRCHEV, P. (1996b):** Structure and parasitism of egg-batches of a processionary moth population different de *Thaumetopoea pityocampa* Den & Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae) found in Bulgaria. *Bolletino de Zoologia Agraria e di Bachicoltura, Serie II*, 28 (2): 195-207.
- TSANKOV, G.; SCHMIDT, G.H.; MIRCHEV, P. (1998):** Studies on the egg parasitism in *Thaumetopoea pityocampa* over a period of four years (1991-1994) at Marikostino/Bulgaria. *Anz Schädlingske., Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 71: 1-7.
- TSUBAKI, Y. (1995):** Clutch size adjustment by *Luehdorfia japonica*. In: Scriber, J.M.; Tsubaki, Y.; Lederhouse, R.C. (eds) *Swallowtail butterflies: Their ecology and evolutionary biology*. Scientific Publishers, Gainesville, pp. 63-70.
- TSUBAKI, Y. (1981):** Some beneficial effects of aggregation in young larvae of *Pryeria sinira* Moore (Lepidoptera: Zygaenidae). *Research Population Ecology*, 23: 156-167.
- TSUBAKI, Y.; SHIOTSU, Y. (1982):** Group feeding as a strategy for exploiting food resources in a burnet moth *Pryeria sinica*. *Oecologia*, 55: 12-20.
- TULLBERG, B.S. (1988):** Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: A phylogenetic analysis. *Evolution*, 42: 293-305.
- TULLBERG, B.S.; HUNTER, A.F. (1996):** Evolution of larval gregariousness in relation to repellent defences and warning coloration in three-feeding Macrolepidoptera: a phylogenetic analysis based on independent contrasts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57: 253-276.

- TULLBERG, B.S.; LEIMAR, O. (1988):** The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defense against predators. *American Naturalist*, 132: 723-734.
- ULLYET, G.C. (1953):** Biomathematics and insect population problems. A critical view. *Memoirs of Entomological Society of Southern d'Africa*, 2: 1-89.
- UNDERWOOD, D.L.A.; SHAPIRO, M. (1999):** Evidence for division of labor in the social caterpillar *Eucheira socialis* (Pieridae: Lepidoptera). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 46: 228-236.
- UVAROV, B.P. (1931):** Insects and climate. *Transactions of the Entomological Society of London*, 79: 1-247.
- VAGO, C. (1953):** La polyèdrie de *Thaumetopoea pityocampa*. *Annals Epiphy*, 3: 319-332.
- VAGO, C. (1958):** Virose intestinale chez la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera). *Entomophaga*, 3(3): 35-37.
- VAGO, C. (1963):** *Predispositions and interrelations in insect diseases*. Insect Pathology. Academic Press, London.
- VAGO, G. (1956a):** *Actions virales indirectes*. Symposium über Insektempathologie, Darmstadt.
- VAGO, G. (1956b):** *L'entraînement des maladies chez les insectes*. These de Sc. Nat. INRA, Paris.
- VAGO, G. (1959):** Sur le mode d'infection de la virose intestinale de *Thaumetopoea pityocampa*. *Entomophaga*, 4: 311-314.
- VAGO, G. (1962):** *Ecologie des viroses d'insectes*. Collections de l'Institute de Pathologie des Insectes, Paris.
- VARGAS-OSUNA, E.; MUÑOZ-LEDESMA, J.; ALDEBIS, H.K.; SANTIAGO-ALVAREZ, C. (1994).** Patógenos y parásitos para el control de la procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa* (D. y Schiff.) (Lep.: Notodontidae). *Boletín del Servicio de Sanidad Vegetal Plagas*, 20: 511-515.
- VASIC, K.; MINIC, D. (1979):** Fauna of hyperparasites in cocoons of solitary *Apanteles* species and *Meteorus versicolor* Nees, primary parasites of the gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) and the satin moth (*Leucoma salicis* L.) in Yugoslavia. *Arkhiv Biologicheskikh Nauk*, 28: 175-188.
- VAUGHN, J. (1974):** Virus and rickettsial diseases. In: CANTWELL, G. E. (Ed.). *Insect diseases*. Marcel Oeckker, New York, 1: 49-86.
- VÁZQUEZ, M.A.; PARÍS, M. (1986):** Datos preliminares de Pentatomoidea y Coreoidea de las Lagunas de Ruidera (Hemiptera, Heteroptera). *Actas VIII Jornadas de la Asociación Española de Entomología, Sevilla*, pp. 427-436.
- VEGA, J.M.; MONEO, I.; ARMENTIA, A.; VEGA, J.; DE LA FUENTE, R.; FERNÁNDEZ, A. (1999):** Reacciones ocupacionales de hipersensibilidad inmediata a procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*)*. *Revista Española de Alergología e Inmunología Clínica*, 14(1): 19-22.

- VEGA, J.M.; VEGA, M.L.; MONEO, I.; ARMENTIA, A.; SÁNCHEZ, B. (2003):** Skin reactions to pine processionary caterpillar. *Allergy*, 58(1): 87-8.
- VELKY, M.; KANUCH, P.; KRISTIN, A. (2011):** Food composition of wintering great tits (*Parus major*): habitat and seasonal aspects. *Folia Zoologica*, 60(3): 228-236.
- VERHULST, P.F. (1838):** Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique*, 10: 113-21.
- VILLAGRAN, M.; SORIA, F.J.; OCETE, M.E. (1992):** Estudio de la composición de la dieta alimentaria de *Crematogaster scutellaris* Oliv. (Hymenoptera, Formicidae) en alcornoques del SW español. *Actas do Congresso Iberico de Entomologia. Suplemento nº 3, Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 1: 271-278.
- VINSON, S.B. (1975):** Biochemical coevolution between parasitoids and their host. In: PRICE, P.W. (Ed.). *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. Plenum Press, New York.
- VINSON, S.B. (1976):** Host selection by insect parasitoids. *Annual Review Entomology*, 21: 109-133.
- VOEGELÉ, J.; MARTOURET, D.; GOUJET, R. (1978):** Preliminary experiments using *Trichogramma* sp. against the codling moth in apple orchards in the Parisian region. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land – und Forstwirtschaft, Berlin – Dahlem*, 180: 88-90.
- VOLTERRA, V. (1926):** Variazioni et fluttuazioni del numero d'individui in speci animali conviventi. *Memorie della Reale Accademia dei Lincei*, 2: 31-113.
- VOUTE, A.D. (1946):** Regulation of the density of the insect populations in virgin forests and cultivated woods. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 7: 435-470.
- VULINEC, K. (1990):** Collective security: aggregation by insects in defense. In: EVANS, D. L.; SCHMIDTS, J. O. (Eds.). *Insect defenses*. State University of New York Press, Albany, New York, pp. 251-288.
- WAGNER, E. (1964):** Beitrag zur Systematik der Gattung *Holcogaster* Fieber, 1860 (Hem. Het. Pent.). *Mitteilungen der Deutschen Entomologie Gesellschaft Allgemeine und Angewandte*, 23(3): 56-60.
- WALSH, B.D. (1864):** On phytophagic varieties on phytophagic species. *Proceedings of the Entomological Society of the Philadelphia*, 3: 403-3.
- WARREN, G.L. (1971):** Introduction of the masked shrew to improve control of forest insects in Newfoundland. *Proceedings Annual Tall Timbers Conferences. Ecological Animal Control. Habitat Management*, 2: 185-202.
- WATERS, D.; JONES, G.; FURLONG, M. (1999):** Foraging ecology of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) at two sites in southern Britain. *Journal of Zoology*, 249: 173-180.
- WAY, M.J.; KHOO, K.C. (1991):** Colony dispersion and nesting habits of *Dolichoderus thoracicus* and *Ooecophylla smaragdina* (Hymenoptera, Formicidae) in relation to their success as biological control agents on cocoa. *Bulletin of Entomological Research*, 81: 341-350.

- WAY, M.J.; PAIVA, M.R.; CAMMELL, M.E. (1999):** Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) by the argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal. *Agricultural and Forest Entomology*, 1: 27-31.
- WEISER, J. (1963):** Sporozoan infections. In: STEINHAUS, E.A. (Ed.). *Insect pathology an advanced treatise*. Academic Press, New York, 2: 291-334.
- WELCH, H.E. (1963):** Nematode infections. In: STEINHAUS, E.A. (Ed.). *Insect pathology an advanced treatise*. Academic Press, New York, 2: 367-392.
- WELCH, H.E. (1965):** Entomophilic nematodes. *Annual Review Entomology*, 10: 275-302.
- WELLINGTON, W.G. (1957):** Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. *Canadian Journal of Zoology*, 35: 293-323.
- WERNO, J.; LAMY, M. (1990):** Pollution atmosphérique d'origine animale: les poils urticans de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff., Insectes, Lépidoptères). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 310: 325-31.
- WERNO, J.; LAMY, M.; VINCEDEAU, P. (1993):** Caterpillars hairs as allergens. *The Lancet*, 342: 936-7.
- WESELOH, R.M. (1972):** Spatial distribution of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and some its parasitoids within a forest environment. *Entomophaga*, 17: 339-351.
- WHITTAKER, R.H. (1972):** Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3): 213-251.
- WHITTINGHAM, M.J.; STEPHENS, P.A.; BRADBURY, R.M.; FRECKLETON, R.P. (2006):** Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology*, 75: 1182-1189.
- WICKMAN, P.O.; KARLSSON, B. (1989):** Abdomen size, body size and reproductive effort of insects. *Oikos*, 56: 209-214.
- WILKINSON, D.S. (1926):** The Cyprus Processionary Caterpillar (*Thaumetopoea wilkinsoni* TAMS.). *Bulletin of Entomological Research*, 26: 163-182.
- WILSON, F.; WOOLCOCK, L.T. (1960):** Temperature determination of sex in a parthenogenetic parasite *Ooencyrtus submetallicus* (How.) (Hym.: Encirtidae). *Australian Journal of Zoology*, 8: 153-169.
- WIRTH, R.; MEYER, S.T.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. (2008):** Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in botany*, 69: 423-448.
- WOOD, S.N.; AUGUSTIN, N.H. (2002):** GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling*, 157: 157-177.

- WOOD, S.N. (2006):** *Generalized Additive Models: An introduction with R*. Chapman & Hall – CRC. Florida.
- WOOD, S.N. (2008):** Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology*, 70: 495-518.
- XEROS, N. (1956):** The virogenic stroma in nuclear and cytoplasmic polyhedroses. *Nature*, 178: 412-413.
- YELA, J.L.; HERRERA, C.M. (1993):** Seasonality and life cycles of woody plant-feeding noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) in Mediterranean habitats. *Ecological Entomology*, 18(3): 259-269.
- YENDOL, W.G.; ROBERTS, O.W. (1970):** *Is microbial control with entomogenous fungi possible?* Proceedings of the 4th international Colloquium on Insect Pathology, College Park, pp. 28-42.
- YOUSUF, M.; SHAFEE, S.A. (1986a):** Catalogue of genus-group names of the world Trichogrammatidae (Hymenoptera). *Indian Journal of Systematic Entomology*, 3: 13-27.
- YOUSUF, M.; SHAFEE, S.A. (1986b):** Checklist of species and bibliography of the world Trichogrammatidae (Hymenoptera). *Indian Journal of Systematic Entomology*, 3: 29-82.
- ZANKOV, G. (1960):** Untersuchungen über einige merkmale aus der Biologie und Oekologie Kiefernprozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) nei uns in Verbindung mit den Methoden zu seiner Bekämpfung. *Ministerium für Land und Forstwirtschaft, Forschungsinstitut für Forst und Forstwirtschaft, Wissenschaftliche Arbeiten, Bd, 8: 231-262.*
- ZIPRKOWSKI, L.; ROLANT, F. (1966):** Study of the toxin from the poison hairs of *Thaumetopoea wilkinsoni* caterpillars. *Journal of Investigative Dermatology*, 46(5): 439-445.
- ZHANG, Q.H.; SCHLYTER, F.; BATTISTI, A.; BIRGERSSON, G.; ANDERSON, P. (2003):** Electrophysiological responses of *Thaumetopoea pityocampa* females to host volatiles: implications for host selection of active and inactive terpenes. *Journal of Pest Science*, 76: 103–107.
- ZOVI, A.; BATTISTI, A.; HELLRIGL, K.; MINERBI, S. (2006):** Egg parasitoids of the pine processionary moth and their occurrence in Venosta/Vinschgau. *Forest Observer*, 2/3: 81-88.

ANEXOS.

Anexo 1. Inventario botánico. Dmg=índice de diversidad de Margalef. Ni=nº de individuos. Pi=frecuencia específica.

Área1: Loma Valluenga		
Especie	Ni	Pi
<i>Prunus mahaleb</i>	1	0,002
<i>Genista scorpius</i>	25	0,042
<i>Viola arborescens</i>	2	0,003
<i>Juniperus sabina</i>	5	0,008
<i>Juniperus communis</i>	2	0,003
<i>Cerastium sp.</i>	1	0,002
<i>Hornungia sp.</i>	1	0,002
<i>Talithrum sp.</i>	2	0,003
<i>Asphodellus albus</i>	4	0,007
<i>Pilosellas sp.(= Hieracium sp.)</i>	1	0,002
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	11	0,019
<i>Brachypodium retusum</i>	5	0,008
<i>Centaurea conifera</i>	1	0,002
<i>Lavandula angustifolia</i>	6	0,010
<i>Potenthylla reptans</i>	1	0,002
<i>Euphorbia nicaensis</i>	4	0,007
<i>Sanguisorba sp.</i>	1	0,002
<i>Heliantenum oreganifolium</i>	2	0,003
<i>Erinacea anthyllis</i>	7	0,012
<i>Salvia lavandulifolia</i>	4	0,007
<i>Leuzea conifera</i>	1	0,002
<i>Sthealina sp.</i>	1	0,002
<i>Carex allenara</i>	5	0,008
<i>Amelanchier ovalis</i>	2	0,003
<i>Thymus vulgaris</i>	1	0,002
<i>Teucrium sp.</i>	1	0,002
<i>Scabiosa turolensis</i>	3	0,005
<i>Fritillaria hispanica</i>	1	0,002
<i>Globularia sp.</i>	4	0,007
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	15	0,025
<i>Phlomis lychnitis</i>	8	0,014
<i>Sedum sediforme</i>	1	0,002
<i>Anthyllis sp.</i>	2	0,003
<i>Cladonia sp.</i>	5	0,008
<i>Evernia sp.</i>	4	0,007
<i>Usnea sp.</i>	15	0,025
<i>Juniperus thurifera</i>	20	0,034
<i>Pinus nigra salzmanii</i>	400	0,677
<i>Sorbus domestica</i>	1	0,002
<i>Quercus ilex</i>	15	0,025
Nº total de individuos	591	
Nº total de especies	40	
Dmg	6,11	

Área 2: Los Ances		
Especie	Ni	Pi
<i>Viola arborescens</i>	1	0,001
<i>Juniperus sabina</i>	1	0,001
<i>Juniperus communis</i>	1	0,001
<i>Juniperus phoenicea</i>	2	0,003
<i>Juniperus oxycedrus</i>	1	0,001
<i>Rosmarinus officinalis</i>	10	0,015
<i>Medicago sp.</i>	2	0,003
<i>Lavatera sp.</i>	6	0,009
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	5	0,007
<i>Brachypodium retusum</i>	10	0,015
<i>Thesium divaricatum</i>	2	0,003
<i>Lavandula angustifolia</i>	4	0,006
<i>Potenthylla reptans</i>	3	0,004
<i>Ononis sp.</i>	1	0,001
<i>Helianthemum croceum</i>	1	0,001
<i>Helianthemum oreganifolium</i>	4	0,006
<i>Erinacea anthyllis</i>	5	0,007
<i>Coronilla sp.</i>	1	0,001
<i>Eringyum campestris</i>	6	0,009
<i>Teucrium capitatum</i>	3	0,004
<i>Phlomis lychnitis</i>	2	0,003
<i>Amelanchier ovalis</i>	1	0,001
<i>Rosa canina</i>	3	0,004
<i>Thymus vulgaris</i>	16	0,024
<i>Coronilla minima</i>	1	0,001
<i>Argyrolobium zanonii</i>	1	0,001
<i>Satureja sp.</i>	1	0,001
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	3	0,004
<i>Sedum sediforme</i>	1	0,001
<i>Ophrys scolopax</i>	4	0,006
<i>Gladiolus illyricus</i>	2	0,003
<i>Orobancha gracilis</i>	1	0,001
<i>Papaver rhoeas</i>	6	0,009
<i>Fumaria officinalis</i>	2	0,003
<i>Euphorbia nicaensis</i>	3	0,004
<i>Echium sp.</i>	1	0,001
<i>Fagonia sp.</i>	1	0,001
<i>Pinus nigra salzmanii</i>	400	0,589
<i>Pinus nigra austriaca</i>	13	0,019
<i>Pinus sylvestris</i>	100	0,147
<i>Pinus halepensis</i>	2	0,003
<i>Sorbus domestica</i>	1	0,001
<i>Juniperus thurifera</i>	15	0,022
<i>Quercus ilex</i>	9	0,013
<i>Prunus mahaleb</i>	1	0,001
<i>Genista scorpius</i>	20	0,029
Nº total de individuos	679	
Nº total de especies	46	
Dmg	6,9	

Área 3: La Jarilla		
Especie	Ni	Pi
<i>Rosmarinus officinalis</i>	2	0,003
<i>Medicago sp.</i>	2	0,003
<i>Lavatera sp.</i>	6	0,009
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	0,001
<i>Brachypodium retusum</i>	3	0,004
<i>Lavandula angustifolia</i>	4	0,006
<i>Helianthemum oreganifolium</i>	4	0,006
<i>Erinacea anthyllis</i>	5	0,007
<i>Coronilla sp.</i>	1	0,001
<i>Eringyum campestre</i>	1	0,001
<i>Rosa canina</i>	1	0,001
<i>Thymus vulgaris</i>	5	0,007
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	1	0,001
<i>Euphorbia nicaensis</i>	1	0,001
<i>Pinus nigra salzmanii</i>	350	0,515
<i>Quercus ilex</i>	1	0,001
<i>Genista scorpius</i>	2	0,003
Nº total de individuos	390	
Nº total de especies	17	
Dmg	2,68	

Área 4: Las Umbrías		
Especie	Ni	Pi
<i>Juniperus communis</i>	1	0,001
<i>Juniperus phoenicea</i>	1	0,001
<i>Juniperus oxycedrus</i>	1	0,001
<i>Rosmarinus officinalis</i>	8	0,012
<i>Brachypodium retusum</i>	10	0,015
<i>Lavandula angustifolia</i>	4	0,006
<i>Potentilla reptans</i>	3	0,004
<i>Helianthemum croceum</i>	1	0,001
<i>Helianthemum oreganifolium</i>	1	0,001
<i>Erinacea anthyllis</i>	2	0,003
<i>Coronilla sp.</i>	1	0,001
<i>Eringyum campestre</i>	3	0,004
<i>Phlomis lychnitis</i>	1	0,001
<i>Rosa canina</i>	1	0,001
<i>Thymus vulgaris</i>	21	0,031
<i>Argyrobium zanonii</i>	1	0,001
<i>Satureja sp.</i>	1	0,001
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	2	0,003
<i>Sedum sediforme</i>	1	0,001
<i>Fumaria officinalis</i>	1	0,001
<i>Euphorbia nicaensis</i>	1	0,001
Área 4: Las Umbrías		
<i>Pinus sylvestris</i>	1	0,001

<i>Pinus halepensis</i>	1	0,001
<i>Juniperus thurifera</i>	1	0,001
<i>Genista scorpius</i>	10	0,015
Nº total de individuos	429	
Nº total de especies	26	
Dmg	4,12	

Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija		
Especie	Ni	Pi
<i>Chamaerops humilis</i>	2	0,005
<i>Rhamnus lycioides</i>	5	0,012
<i>Quercus coccifera</i>	3	0,007
<i>Thymelaea hirsuta</i>	8	0,020
<i>Thymus vulgaris</i>	10	0,025
<i>Rosmarinus officinalis</i>	15	0,037
<i>Ceratonia siliqua</i>	4	0,010
<i>Olea europaea</i>	2	0,005
<i>Ulex parviflorus</i>	1	0,002
<i>Asphodelus fistulosus</i>	1	0,002
<i>Coronilla minima</i>	1	0,002
<i>Cistus clusii</i>	1	0,002
<i>Argirolobium zanonii</i>	1	0,002
<i>Ophrys sp.</i>	1	0,002
<i>Globularia alypum</i>	4	0,010
<i>Euphorbia segetalis</i>	6	0,015
<i>Anthyllis terniflora</i>	10	0,025
<i>Gladiolus illyricus</i>	1	0,002
<i>Rhamnus alaternus</i>	1	0,002
<i>Pistacia lentiscus</i>	3	0,007
<i>Biscutella sp.</i>	1	0,002
<i>Pinus halepensis</i>	300	0,737
<i>Juniperus oxycedrus</i>	2	0,005
<i>Jasonia glutinosa</i>	1	0,002
<i>Sedum sediforme</i>	4	0,010
<i>Hypericum perforatum</i>	1	0,002
<i>Sideritis tragoriganum</i>	1	0,002
<i>Ficus carica</i>	1	0,002
<i>Ruda montana</i>	2	0,005
<i>Bupleurum frutescens</i>	1	0,002
<i>Brachypodium retusum</i>	1	0,002
<i>Juniperus phoenicea</i>	1	0,002
<i>Erica multiflora</i>	3	0,007
<i>Medicago marina</i>	1	0,002
<i>Lotus creticus</i>	1	0,002
<i>Stipa tenacissima</i>	6	0,015
Nº total de individus	407	
Nº total de especies	36	
Dmg	5,82	

Anexo 2. Tasas de ataque marginal y k-valor. TMM = Tasa de mortalidad marginal; Valor-k = Fuerza de la mortalidad individual de cada factor; l_x = Proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de cada fase; dx = Proporción de la cohorte original que muere en el paso de una fase a la siguiente; q_x = Tasa de mortalidad específica de cada clase ($q_x = dx/l_x$), mide la fracción de individuos que muere en cada clase.

Las Umbrías: 1999-2000.

Estado	Factor	ESTADO		MORTALIDAD APARENTE		MORTALIDAD REAL				
		l_x	dx	Factor dx	TMM	Estado q_x	Factor q_x	Estado dx/l_0	Factor dx/l_0	Factor valor-k
Huevo		238,1	36,3189			15,2536		0,1525		
	<i>B.servadeii</i>			1,0484	0,0228		0,4403		0,0044	0,00192
	<i>O.pityocampae</i>			21,2000	0,3726		8,9038		0,0890	0,04050
	<i>T.embryophagum</i>			0,5238	0,0115		0,2200		0,0022	0,00096
	Depredación			2,5717	0,0550		1,0801		0,0108	0,00472
	Otras H			10,9750	0,2144		4,6094		0,0461	0,02049
L1		157,9259	0,5926			0,3752		0,0025		
	Otras L1			0,5926	0,0059		0,3752		0,0025	0,00108
L2		150,6111	0,3889			0,2582		0,0016		
	Otras L2			0,3889	0,0039		0,2582		0,0016	0,00071
L3		132,2727	0,5455			0,4124		0,0023		
	Otras L3			0,5455	0,0054		0,4124		0,0023	0,00100
L4		131,1429	1,2041			0,9181		0,0051		
	<i>P. caudata</i>			0,2857	0,0029		0,2179		0,0012	0,00052
	Otras L4			0,9184			0,7003		0,0039	0,00168
L5		116,0615	1,2879			1,1096		0,0054		
	<i>P. caudata</i>			0,4923	0,0048		0,4242		0,0021	0,00090
	Fungi			0,0263	0,0003		0,0227		0,0001	0,00005
	Otras L5			0,7692	0,0075		0,6628		0,0032	0,00141
Pupa		88	46,2913			52,6037		0,1944		
	<i>P.caudata</i>			17,9000	0,2064		20,3409		0,2034	0,09876
	<i>E. femorator</i>			0,3250	0,0042		0,3693		0,0014	0,00059
	<i>C. rudis</i>			0,7500	0,0096		0,8523		0,0031	0,00137
	<i>Villa sp.</i>			3,7750	0,0476		4,2898		0,0159	0,00694
	<i>E.afer</i>			0,0500	0,0006		0,0568		0,0002	0,00009
	Fungi			4,8500	0,0607		5,5114		0,0204	0,00894
	Otras P			18,6413	0,2140		21,1833		0,0783	0,03541
Adulto		42								
Fertilidad		208								
Tasa sexual		0,48								
Progenie F1		265								
R₀		1,11								

Las Umbrías: 2000-2001.

Estado	Factor	ESTADO			TMM	MORTALIDAD APARENTE	MORTALIDAD REAL			
		lx	dx	Factor dx		Estado qx	Factor qx	Estado dx/l0	Factor dx/l0	Factor valor-k
Huevo		265,25	23,7600			8,9576		0,0896		
	<i>B.servadeii</i>			1,1500	0,0130		0,4336		0,0043	0,00189
	<i>O.pityocampae</i>			17,4000	0,1802		6,5598		0,0656	0,02947
	<i>T.embryophagum</i>			0,2000	0,0023		0,0754		0,0008	0,00033
	Depredación			4,8100	0,0534		1,8134		0,0181	0,00795
	Otras H			0,2000	0,0023		0,0754		0,0008	0,00033
L1		169,3636	0,5926			0,3499		0,0022		
	Otras L1			1,2273	0,0122		0,7246		0,0046	0,00201
L2		158,5	0,3889			0,2454		0,0015		
	Otras L2			0,8889	0,0089		0,5608		0,0034	0,00146
L3		139	0,5455			0,3924		0,0021		
	Otras L3			0,2895	0,0029		0,2083		0,0011	0,00047
L4		135,25	1,1136			0,8234		0,0042		
	<i>P.caudata</i>			0,2273	0,0025		0,1680		0,0009	0,00037
	Otras L4			0,8864			0,6554		0,0033	0,00145
L5		120,5645	0,2097			0,1739		0,0008		
	<i>P. caudata</i>			0,1613	0,0023		0,1338		0,0006	0,00026
	Funji			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,00000
	Otras L5			0,0484	0,0007		0,0401		0,0002	0,00008
Pupa		81	43,1325			53,0650		0,1626		
	<i>P.caudata</i>			0,2500	0,0033		0,3076		0,0031	0,00134
	<i>E. femorator</i>			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,00000
	<i>C. rudis</i>			1,1000	0,0143		1,3533		0,0041	0,00180
	<i>Villa sp.</i>			6,9500	0,0869		8,5504		0,0262	0,01153
	<i>E.afer</i>			0,1000	0,0013		0,1230		0,0004	0,00016
	Funji			5,0500	0,0639		6,2129		0,0190	0,00835
	Otras P			29,6825	0,3219		36,5177		0,1119	0,05154
Adulto		38,15								
Fertilidad		189								
Tasa sexual		0,53								
Progenie F1		217								
R ₀		0,82								

Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija 1999-2000.

ESTADO				MORTALIDAD APARENTE			MORTALIDAD REAL			
Estado	Factor	lx	dx	Factor dx	TMM	Estado qx	Factor qx	Estado dx/10	Factor dx/10	Factor valor-k
Huevo		174,55	97,4500			55,8293		0,5583		
	<i>B.servadeii</i>			43,35	0,6409		0,2484		0,2484	0,1240
	<i>O.pityocampae</i>			5,7	0,1260		0,0327		0,0327	0,0144
	Otras H			48,4	0,6813		0,2773		0,2773	0,1410
L1		104	0,0000			0,0000		0,0000		
	Otras L1			0,0000	1,0000		0,0000		0,0000	0,0000
L2		116	0,0000			0,0000		0,0000		
	Otras L2			0,0000	1,0000		0,0000		0,0000	0,0000
L3		101	1,6875			1,6631		0,0097		
	Otras L3			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,0000
	<i>P. caudata</i>			0,4063	0,0041		0,0040		0,0023	0,0010
	<i>M. versicolor</i>			1,2813	0,0128		0,0126		0,0073	0,0032
L4		85	3,2917			3,8593		0,0189		
	Otras L4			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,0000
	<i>P. caudata</i>			0,5000	0,0051		0,0059		0,0029	0,0012
	<i>M. versicolor</i>			2,7917	0,0280		0,0327		0,0160	0,0070
L5		80	0,6190			0,7784		0,0035		
	<i>P. caudata</i>			0,14285714	0,0014		0,0018		0,0008	0,0004
	<i>M. versicolor</i>			0,47619048	0,0048		0,0060		0,0027	0,0012
	Otras L5			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,0000
Pupa		48	7,5486			15,7936		0,0432		
	<i>P. caudata</i>			2,3000	0,0251		0,0481		0,0132	0,0058
	<i>C. rudis</i>			0,6500	0,0006		0,0136		0,0037	0,0016
	<i>Villa sp.</i>			2,9000	0,0025		0,0607		0,0166	0,0073
	Fungi			0,8486	0,0007		0,0178		0,0049	0,0021
	Otras P			0,8500	0,0007		0,0178		0,0049	0,0021
Adulto		39								
Fertilidad		77								
Tasa sexual		0,35								
Progenie F1		155								
R0		0,891								

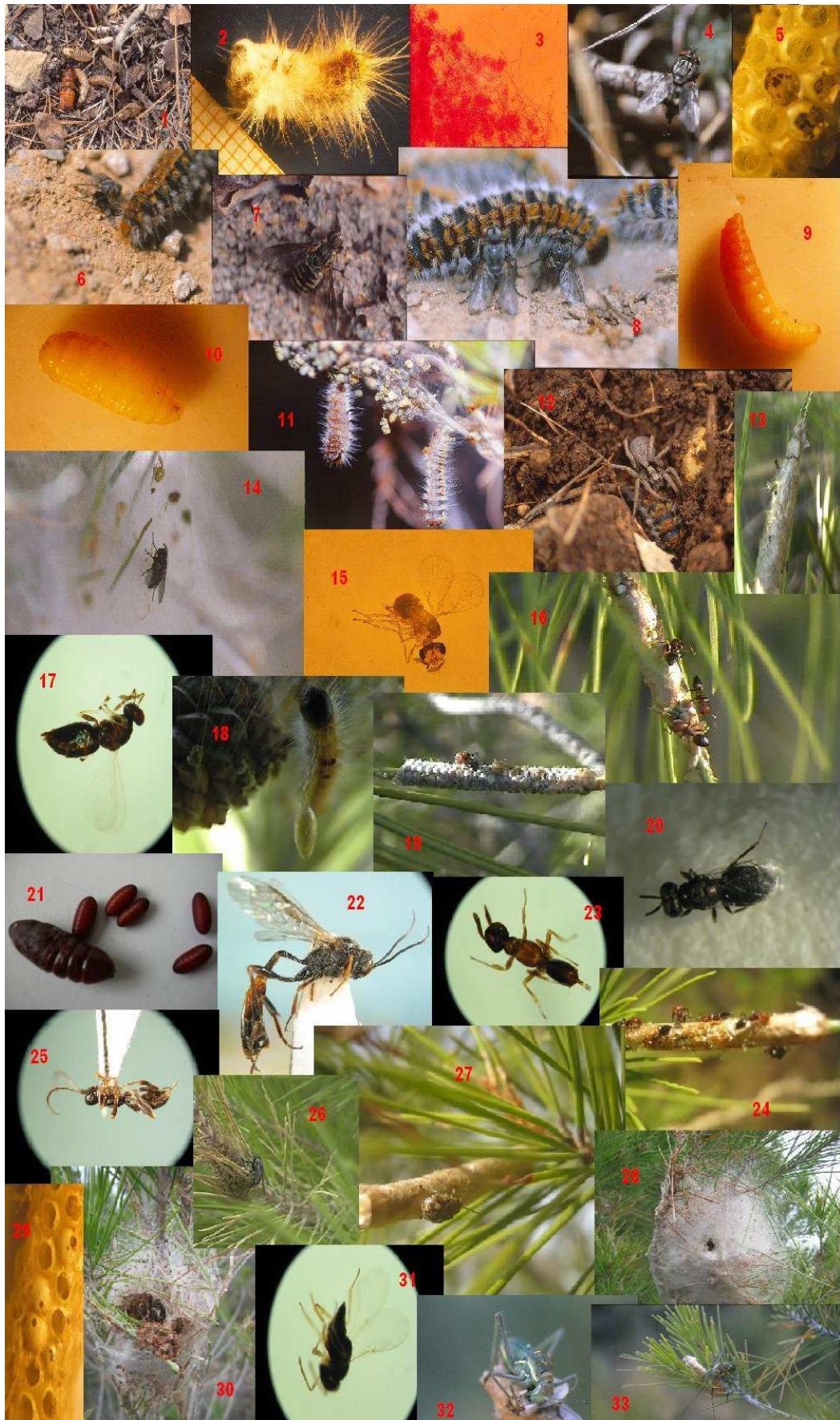
Pla de l'Albercoquer-Corral de Pija 2000-2001.

Estado	Factor	ESTADO		MORTALIDAD APARENTE			MORTALIDAD REAL			
		lx	dx	Factor dx	TMM	Estado qx	Factor qx	Estado dx/l0	Factor dx/l0	Factor valor-k
Huevo		174,55	97,4500			55,8293		0,5583		
	<i>B.servadeii</i>			43,35	0,6409		0,2484		0,2484	0,1240
	<i>O.pityocampae</i>			5,7	0,1260		0,0327		0,0327	0,0144
	Otras H			48,4	0,6813		0,2773		0,2773	0,1410
L1		104	0,0000			0,0000		0,0000		
	Otras L1			0,0000	1,0000		0,0000		0,0000	0,0000
L2		116	0,0000			0,0000		0,0000		
	Otras L2			0,0000	1,0000		0,0000		0,0000	0,0000
L3		101	1,6875			1,6631		0,0097		
	Otras L3			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,0000
	<i>P. caudata</i>			0,4063	0,0041		0,0040		0,0023	0,0010
	<i>M. versicolor</i>			1,2813	0,0128		0,0126		0,0073	0,0032
L4		85	3,2917			3,8593		0,0189		
	Otras L4			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,0000
	<i>P. caudata</i>			0,5000	0,0051		0,0059		0,0029	0,0012
	<i>M. versicolor</i>			2,7917	0,0280		0,0327		0,0160	0,0070
L5		80	0,6190			0,7784		0,0035		
	<i>P. caudata</i>			0,14285714	0,0014		0,0018		0,0008	0,0004
	<i>M. versicolor</i>			0,47619048	0,0048		0,0060		0,0027	0,0012
	Otras L5			0,0000	0,0000		0,0000		0,0000	0,0000
Pupa		48	7,5486			15,7936		0,0432		
	<i>P. caudata</i>			2,3000	0,0251		0,0481		0,0132	0,0058
	<i>C. rudis</i>			0,6500	0,0006		0,0136		0,0037	0,0016
	<i>Villa sp.</i>			2,9000	0,0025		0,0607		0,0166	0,0073
	Fungi			0,8486	0,0007		0,0178		0,0049	0,0021
	Otras P			0,8500	0,0007		0,0178		0,0049	0,0021
Adulto		39								
Fertilidad		77								
Tasa sexual		0,35								
Progenie F1		155								
R0		0,891								

Anexo 3. Imágenes de la procesionaria del pino.



Anexo 4. Imágenes de enemigos naturales.



Anexo 5. Pies de figura explicativos de los anexos 3 y 4.

Imágenes de la procesionaria del pino. 1=nido y orugas L5; 2=nido de invierno L5 en Los Serranos; 3=nido de invierno L5 en la Sierra Calderona; 4=procesión de orugas L2; 5=orugas L5 en fase de enterramiento; 6=orugas termorregulando en el exterior del nido; 7=nido de invierno en la guía terminal del pino en Los Serranos; 8=nido de invierno cubierto de nieve en Los Serranos; 9=procesión de orugas en L5; 10=puesta de huevos; 11=nido de invierno L4 en la Sierra Calderona; 12=aspecto de los capullos; 13=procesión de enterramiento; 14=agregado de orugas en L3; 15=agregado de orugas en fase de enterramiento; 16=agregado de orugas en L2; 17=orugas L1 recién avivadas; 18=aspecto del capullo, eopupa y pupa; 19=agregado de orugas en L1; 20=imago hembra; 21=aspecto general de los imagos de ambos sexos; 22=imago macho.

Imágenes de enemigos naturales. 1=exuvias de *Villa* sp.; 2=oruga infectada por *B. bassiana*; 3=micelio de *B. bassiana*; 4=*Exorista segregata*; 5=meconios de ooparasoide; 6=*P. caudata* atacando una oruga en L5; 7=imago de *Villa* sp.; 8=*P. caudata* atacando orugas en procesión de puposis; 9=larva madura de *M. versicolor*; 10=larva madura de *O. pityocampae*; 11=orugas parasitadas colgando del nido; 12=araña *Lycosa* sp. atacando una oruga en fase de enterramiento; 13=ooparasoideos sobre la puesta; 14=*P. caudata* sobre el nido de invierno; 15=*T. embryophagum*; 16=*C. scutellaris* desescamando una puesta; 17=*B. servadeii*; 18=capullo de *M. versicolor*; 19=aspecto de una puesta desescamada en su totalidad; 20=*D. cavus*; 21=pupa de procesionaria del pino y pupas de *P. caudata*; 22=imago hembra de *E. femorator*; 23=imago hembra de *E. seculatus*; 24=*C. scutellaris*; 25=imago hembra de *G. carbonarius*; 26=imago de *P. caudata* atacando un nido en L1; 27=*H. weberi* sobre una puesta; 28=orificio hecho por páridos en un nido de invierno; 29=orificios de eclosión de *T. embryophagum*; 30=abertura practicada por *C. glandarius* en un nido de invierno; 31=imago de *O. pityocampae*; 32=*S. andalusius* alimentándose de un imago de la procesionaria del pino; 33= *S. andalusius* alimentándose de una puesta en Los Serranos.