

INTERACCIÓN PLANTA-HERBÍVORO Y DINÁMICA POBLACIONAL DE LA PROCESIONARIA DEL PINO EN EL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA EN EL MARCO DEL CAMBIO GLOBAL

JOSÉ A. HÓDAR¹, LUCÍA TORRES-MUROS¹, KARIM SENHADJI¹,
LUIS CAYUELA² Y REGINO ZAMORA¹

RESUMEN

El presente estudio se centra en los efectos que el clima, la calidad de la planta como alimento, y los depredadores y patógenos, ejercen sobre la dinámica poblacional de la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*, Lepidoptera: Notodontidae), en combinación con la expansión debido al incremento de temperaturas que la especie está experimentando. El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional de Sierra Nevada y su entorno. Los pinos previamente defoliados apenas muestran respuesta inducida, por lo que no parecen un factor relevante en el colapso de las erupciones poblacionales; en cambio, el microhábitat en el que se entierran para pupar determina en gran medida tanto la tasa de emergencia de mariposas como su fenología. Los resultados obtenidos apuntan a que, entre los factores bióticos, los depredadores y parasitoides representan un factor de mayor entidad que la respuesta inducida en la planta tras la defoliación, y que los factores abióticos (en concreto la NAO y sus efectos climáticos asociados) desempeñan también un importante papel, mayor cuanto mayor es la altitud a la que se sitúa el pinar, en la dinámica poblacional de la procesionaria. Sugerimos que el control de la procesionaria, tanto el de las defoliaciones periódicas como el de su previsible incremento en virulencia a cotas más elevadas, debe pasar más por una gestión adecuada de los pinares, que contribuyan a hacerlos más resistentes a la procesionaria, que por medidas paliativas de tipo fumigación, ya que éstas no se muestran efectivas frente a la dinámica de la mariposa, además de ser más adecuadas en el marco de un espacio protegido. Incrementar la diversidad de las repoblaciones favoreciendo a especies de frondosas, reducir las zonas de suelo desnudo, por ejemplo mediante la promoción de los matorrales, y ayudar a los enemigos naturales de la procesionaria, pueden ser medidas eficaces.

Palabras clave: Cambio global, dinámica poblacional, efectos en el hospedador, interacción planta-herbívoro, procesionaria del pino.

SUMMARY

This study focus on the effects that climate, plant quality as food, and predators and pathogens, exert on the cyclic population dynamics of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*, Lepidoptera: Notodontidae), in combination to the expansion experienced by the species due to the tem-

¹ Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: jhodar@ugr.es.

² Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Departamental 1 DI. 231, c/ Tulipán s/n. E-28933 Móstoles, Madrid, España.

perature increase, linked to global change. The study was carried out in the Sierra Nevada National Park and the surrounding protected area. Previously defoliated trees show a scant induced response, thus suggesting a low effect in the crash of outbreaks. By contrast, the microhabitat for pupation was found to determine the fate of pupae and the phenology for moth emergence. The results obtained suggest that, among the biotic factors, predators and parasitoids play a pivotal role, more important than the induced response of pines after defoliation, on the driving of the cyclic population dynamics. However, climate (namely the North Atlantic Oscillation and their climatic linked effects) also plays an important role, greater as higher is the altitude of the pine woodland. These results suggest that the control of the pine processionary moth, both the cyclic defoliations and the predicted increase of defoliation virulence at high altitudes, should be addressed with an adequate management of pine woodlands, making them less prone to plagues, instead of using aggressive methods like spraying. These procedures proved to be ineffective against the plague and represent an inadequate management in a valuable protected area. Increasing diversity in pine plantations by favouring the establishment of broadleaved trees, reducing areas of bare soil by means of promoting shrubs, and helping natural enemies of pine processionary moth, are adequate measures for this purpose.

Key words: Global change, pine processionary moth, plant-animal interaction, plant induced defense, population dynamics.

INTRODUCCIÓN

Una plaga forestal en un marco de cambio global

La procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*, Lepidoptera: Notodontidae) ha registrado una notable expansión en los últimos años, no sólo en España, sino en general en todo el suroeste de Europa, como consecuencia del incremento de temperaturas asociado al cambio global. Esto ha provocado, de forma simultánea, un problema de salud forestal (ataque a los bosques de pinos y repoblaciones), un problema ecológico (posibles efectos negativos en las especies presentes en las zonas defoliadas) y un problema de salud humana y veterinaria (la procesionaria del pino es muy urticante). Frente a estos problemas, la respuesta que podamos ofrecer es completamente dependiente de la cantidad y calidad de la información que tengamos de la biología de la procesionaria.

El presente estudio se articula en la necesidad de analizar el efecto que la combinación del clima, la calidad de la planta como alimento, y los depredadores y patógenos, pueden tener en la población de una plaga forestal como la procesionaria,

que presenta dinámicas cíclicas, que está en expansión debido al incremento de temperaturas, y que por tanto está alterando las interacciones ecológicas que sostenía en sus zonas endémicas y estableciendo otras nuevas en las zonas de invasión (e.g. AYRES y LOMBARDEO 1998, LOGAN *et al.* 2003). El estudio se enmarca en la situación de cambio global en la que nos encontramos, y que según todos los indicios "afectará a la fenología y a la interacción entre las especies, y favorecerá la expansión de especies invasoras y plagas", siendo "las áreas y sistemas más sensibles al cambio climático las islas y los ecosistemas aislados, como los ecosistemas de alta montaña" (MORENO 2005). Como lugar de estudio se escogió Sierra Nevada por ser, en nuestro país en general, y entre los Parques Nacionales en particular, un entorno privilegiado para analizar fenómenos relacionados con el cambio global por sus particulares condiciones (amplio gradiente altitudinal, un entorno natural en general muy bien conservado, y el resto de variables ambientales que pueden influir en la respuesta de los organismos, como el tipo de suelo o la orientación, son homogéneas). Por otra parte, es también un entorno óptimo para el estudio de la procesionaria, ya que alrededor de 50.000 ha de los parques Nacional y Natural de Sierra Nevada (ENPSN, Es-

pacio Natural Protegido de Sierra Nevada) están cubiertos de pinares, naturales y reforestados. Además, el ENPSN cuenta con una red de seguimiento para el estudio del cambio global que contempla a la procesionaria del pino como uno de los indicadores ecológicos a tener en cuenta, por lo que la obtención de datos básicos sobre la biología de la especie en este marco donde se están recogiendo estos datos de amplia escala permitirá cruzar los dos tipos de información de una forma rápida y efectiva, conduciendo a un mejor conocimiento de su dinámica.

La procesionaria del pino

El ciclo de vida de la procesionaria del pino es bien conocido desde el punto de vista puramente descriptivo. El ciclo comienza con la emergencia de las mariposas en los atardeceres de los meses de verano (Julio-Septiembre, dependiendo de la altitud). Tras un rápido apareamiento la hembra hace una única puesta (de entre 150-250 huevos, sujetos habitualmente a una acícula), y muere generalmente hacia el amanecer, es decir, emergencia, apareamiento, selección del lugar de ovoposición, y puesta se completan en apenas una noche. Las larvas emergen en Agosto-Octubre, y se desarrollan durante el otoño y el invierno, siempre en un nido comunal del que salen por las noches para alimentarse. El desarrollo completo de la larva implica cuatro mudas; a partir del tercer instar las larvas son urticantes. A final del invierno o principio de primavera, las larvas del quinto instar forman las conocidas procesiones que le dan nombre y abandonan el pino del que se han alimentado, y se entierran para pupar. Algunas de las pupas emergerán ese mismo verano, pero muchas de ellas entran en diapausa y pueden permanecer varios años en este estado (ver e.g. CAYUELA *et al.* 2012).

De acuerdo con DÉMOLIN (1970) los factores que regulan la población de la procesionaria son el clima, los enemigos naturales y el alimento, lo que coincide con los factores básicos en los que actualmente se centra el estudio de poblaciones cíclicas (BERRYMAN 2002). Probablemente el clima es el factor al que más atención se le ha prestado (por el propio DÉMOLIN 1969b, 1970,

HUCHON y DÉMOLIN 1970, por ejemplo), y la expansión ya comentada como consecuencia del calentamiento global apunta en este sentido. Sin embargo, aun cuando la procesionaria se vea favorecida por el incremento de temperatura y se expanda en altitud y latitud, no parece probable que la temperatura sea la única causante de sus erupciones poblacionales (ver más abajo). Es necesario, por lo tanto, establecer claramente la relación existente entre los tres factores apuntados por Démolin, con el fin de dar la adecuada respuesta a los dos procesos: el de las defoliaciones cíclicas y el de la expansión de su rango como consecuencia del cambio global. Pero para dar una respuesta adecuada a estas preguntas generales, necesitamos un mejor conocimiento de algunos aspectos de la biología de la procesionaria, que pueden tener relevancia a la hora de articular la relación entre clima, depredadores y alimento. Así pues, los problemas específicos a los que dirigimos nuestro estudio son los siguientes:

Selección de la planta hospedadora. Las especies de insecto que presentan dinámicas eruptivas se consideran poco selectivas a la hora de efectuar la puesta (PRICE *et al.* 1990). La razón es que una especie de insecto muy selectiva al hacer la puesta necesita tiempo de búsqueda, porque busca un recurso de calidad adecuada para su prole, y por lo general debe repartir su puesta entre diferentes individuos hospedadores (NYLIN & JANZ 1999). Esta alta selección sólo es rentable cuando el recurso es de mucha calidad, por lo que suele ser escaso, y por lo tanto la especie está muy limitada en su tamaño poblacional por el recurso, lo que impide grandes explosiones demográficas. Por el contrario, las especies no selectivas en la puesta mantienen períodos de población baja cuando las condiciones ambientales no permiten un buen desarrollo de las larvas sobre un recurso de baja calidad, y en cambio crecen de forma explosiva cuando el clima permite un buen desarrollo sobre este mismo recurso. Dada la dinámica cíclica de las defoliaciones por procesionaria, y la conocida relación entre éstas y las condiciones climáticas, parece que la procesionaria del pino encaja mucho mejor en la segunda posibilidad, y varios autores se han decantado por esta posibilidad (HÓDAR *et al.* 2002 y citas allí). Sin embargo,

también los hay que afirman que la procesionaria selecciona el pino en el que hace la puesta por su tamaño y forma (MENDEL 1988), por su posición en el horizonte (DÉMOLIN 1969b), o por su crecimiento (PÉREZ-CONTRERAS *et al.* 2008). Esta cuestión es muy importante porque, si realmente la procesionaria del pino es poco selectiva haciendo la puesta, una adecuada gestión de la heterogeneidad del medio puede reducir su capacidad para producir erupciones poblacionales (TAMMARU *et al.* 1995, FLOATER & ZALUCKI 2000).

Interacción planta-herbívoros. Se sabe que no todas las especies de pino son comestibles en el mismo grado, 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 y HÓDAR *et al.* 2004), pero no encontraron la sustancia (o sustancias) que determinan la disminución de supervivencia en las larvas de la procesionaria, aunque evidenciaron este efecto. De nuevo es ésta una cuestión de gran importancia para la gestión de la procesionaria, ya que una selección adecuada de especies de pino más resistentes o con mayor capacidad de producir respuesta inducida (si tal ocurre) sería de gran utilidad para emplearla en zonas que, por sus condiciones ambientales, puedan estar sujetas a defoliaciones reiteradas.

Efecto de los depredadores y parasitoides en la población de la procesionaria. Una dinámica cíclica con ciclos relativamente largos (alrededor de seis años, DÉMOLIN 1969a, BATTISTI 1988, HÓDAR & ZAMORA 2009) suele atribuirse a una interacción biótica, tipo planta-herbívoros o depredador-presa (BERRYMAN 2002). Para la procesionaria hay información disponible sobre el efecto de algunos depredadores (WAY *et al.* 1999, BATTISTI *et al.* 2000, LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.* 2004) y, sobre todo, hay una gran cantidad de informa-

ción descriptiva sobre los parasitoides que atacan a la puesta (SCHMIDT 1990, TSANKOV *et al.* 1996, 1998, SCHMIDT *et al.* 1997, 1999, MIRCHEV *et al.* 2004). Aquellos que han analizado su impacto en las poblaciones de procesionaria sugieren que sólo son eficientes en el control de la plaga cuando de hecho la población ya muestra una tendencia descendente (DÉMOLIN 1970, TIBERI 1978, SIDOR *et al.* 1982, GÉRI 1983). Sin embargo, el uso de los parasitoides como posible herramienta biológica frente a la procesionaria se ha barajado como una posibilidad de control (MASUTI & BATTISTI 1990, ZIVI *et al.* 2006), por lo que sigue siendo un aspecto en el que es necesario ahondar. Del mismo modo, es importante conocer el papel que juegan depredadores generalistas como las aves o los epifigéridos, que serían capaces de regular a ésta sólo a bajas densidades de la plaga.

Efecto de la diapausa de la pupa. En un insecto con ciclo de vida estrictamente univoltino, el modelo de la dinámica poblacional es relativamente sencillo una vez conocidos los factores de mortalidad que inciden sobre la especie. Sin embargo, una diapausa en una de las fases del ciclo de vida complica en gran medida dicho modelado. Incluso tras una mortandad masiva por cualquier razón (clima, depredadores, falta de alimento) siempre hay una reserva sobreviviendo protegida en el suelo y dispuesta a reiniciar el ciclo de defoliación. Cualquier estudio que intente predecir la dinámica poblacional de la procesionaria debe tener en cuenta la posibilidad de que individuos de la generación t no entren como reproductores en la $t+1$, sino que se incorporen paulatinamente a las siguientes, y que la $t+1$ reciba adultos provenientes de generaciones anteriores a la generación t . Aunque hay algunos datos descriptivos (HALPERIN 1990, AIMI *et al.* 2006) sobre la salida de la procesionaria de esta diapausa, no hay información sobre qué factores condicionan ni la entrada ni la salida de diapausa. Tan sólo HUCHON & DÉMOLIN (1970) afirman que la diapausa de la pupa es más larga cuanto mayor es el período de desarrollo de la larva, esto es, si la falta de alimento provoca un tiempo de desarrollo largo, una diapausa larga evita las malas condiciones de desarrollo posteriores a una población en erupción; también cita

el efecto del clima. HALPERIN (1990, para *Th. wilkinsoni*) cita una salida de diapausa muy prolongada (hasta nueve años) y relativamente uniforme, como adaptación a los áridos veranos de Israel y a la dinámica de fuegos de sus hospedadores allí. Por contra, MARKALAS (1989) muestra, en un estudio experimental, que para las pupas la mejor condición posible es el suelo seco, ya que debido a los diversos patógenos afectan a la pupa en el suelo, ésta tiene mayor probabilidad de morir cuanto mayor es la humedad en el suelo, pero en todo caso no encuentra emergencias más allá de dos años de estudio en ninguno de los tratamientos establecidos en su experimento.

Efecto de los factores abióticos en la dinámica de la plaga. El clima, en particular la temperatura, ha sido el factor al que tradicionalmente se ha atribuido una mayor importancia en la dinámica poblacional de las poblaciones cíclicas (ver e.g. 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), 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). Recientemente se ha comprobado que la dependencia de la temperatura en la dinámica poblacional de la procesionaria 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). Esto abre la posibilidad al uso de estimadores climáticos integrados («weather packages» *sensu* STENSETH & MYSTERUD 2005) que permitan predecir el comportamiento de la plaga con una cierta anticipación, una posibilidad prometedoras que no ha sido explorada hasta ahora. Sin embargo, la validación de estas herramientas depende de la existencia previa de buenas series

temporales de incidencia de la plaga, sea por toma directa de los datos, sea por estima de afectaciones previas mediante otros procedimientos, como la dendrocronología (e.g. ROLLAND *et al.* 2001, TROTTER *et al.* 2002).

La información de la que disponemos sobre la biología de la procesionaria en estos aspectos es escasa o manifiestamente mejorable. El estudio que hemos realizado ha contribuido a entender mejor algunos de ellos. A continuación exponemos, de forma resumida, las tareas realizadas y algunos de los principales resultados a los que esta investigación ha dado lugar.

SELECCIÓN DE LA PLANTA HOSPEDADORA POR PARTE DE LA MARIPOSA DE LA PROCESIONARIA DEL PINO

Material y Métodos

Para entender los factores que determinan la selección de la planta hospedadora por parte de la mariposa al hacer la puesta, diseñamos un protocolo de muestreo a lo largo de un gradiente altitudinal en la Loma de Lanjarón (ENPSN, Granada), en el que marcamos tres parcelas, situadas a 1300, 1700 y 2100 m de altitud, y caracterizadas respectivamente por *Pinus pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris*, en un gradiente homogéneo en suelo y exposición. Casi todos los pinos fueron juveniles producto de regeneración natural o, en la parcela más baja, repoblación, de alrededor de 2 m de altura (mínimo 0,6 m, máximo 5 m), la mayor parte reproductores o cerca de serlo. Se escogieron pinos de este rango de alturas por la dificultad de abordar un estudio similar en pinos adultos, y porque los pinos juveniles sufren severamente el ataque de la procesionaria.

En cada una de las parcelas hemos buscado 20 pinos atacados por procesionaria, anotando su especie, altura, crecimiento, número de puestas recibidas y grado de defoliación sufrido, y a partir de este pino focal hemos tomado los mismos datos para los tres pinos vecinos más cercanos. Si la mariposa es capaz de seleccionar al pino en el

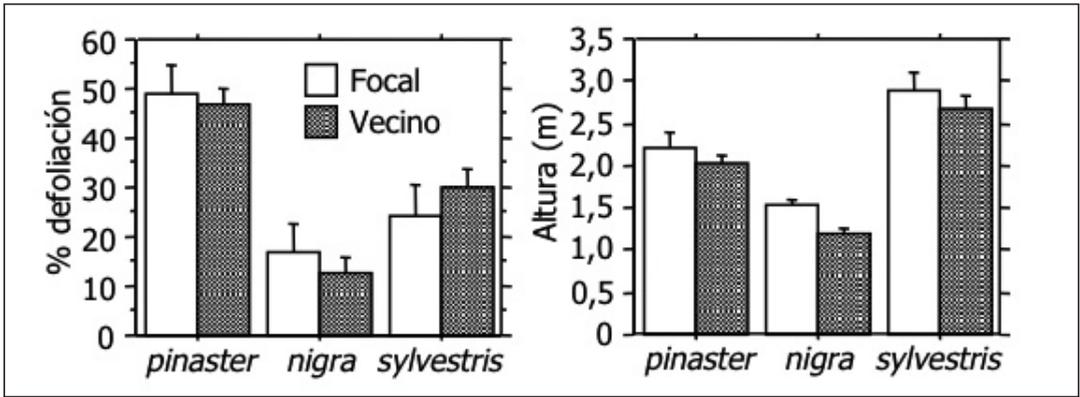


Figura 1. Porcentaje de defoliación en la temporada previa (izquierda) y altura (derecha) de pinos seleccionados por haber sufrido ataque de procesionaria (focal, n=20 por barra) y de sus vecinos más próximos (vecino, n=60 por barra). En ambos casos media \pm 1 EE.
Figure 1. Percent of defoliation the previous year (left) and tree height (right) of focus pines bearing processionary egg batches (focal, n=20 by bar) and their nearest neighbours (vecino, n=60; mean \pm SE).

que ovoposita en función de lo bien que las larvas puedan desarrollarse en él, el pino seleccionado debería ser más alto (mayor cantidad de alimento) o estar menos defoliado del año anterior (mejor calidad de alimento, HÓDAR *et al.* 2004) que los vecinos adyacentes.

diferencias en las características de los pinos focales y sus vecinos son escasas. Los pinos focales que presentan alguna puesta parecen un poco más altos que los vecinos más próximos, especialmente los *P. nigra*, pero la diferencia es muy exigua, y tampoco hay diferencias en el grado de defoliación previa (Figura 1).

Resultados y discusión

Los pinos seleccionados como focales muestran, en promedio, muchas más puestas que sus vecinos adyacentes (más del doble, aunque el número varía entre especies). Sin embargo, las

Cuando se analiza dentro de cada especie la relación existente entre altura y número de puestas, la relación es directa y significativa en *P. pinaster*, pero no existe en *P. nigra*, e incluso es negativa (aunque no significativa) en *P. sylvestris* (Figura 2). En líneas generales, nuestros resulta-

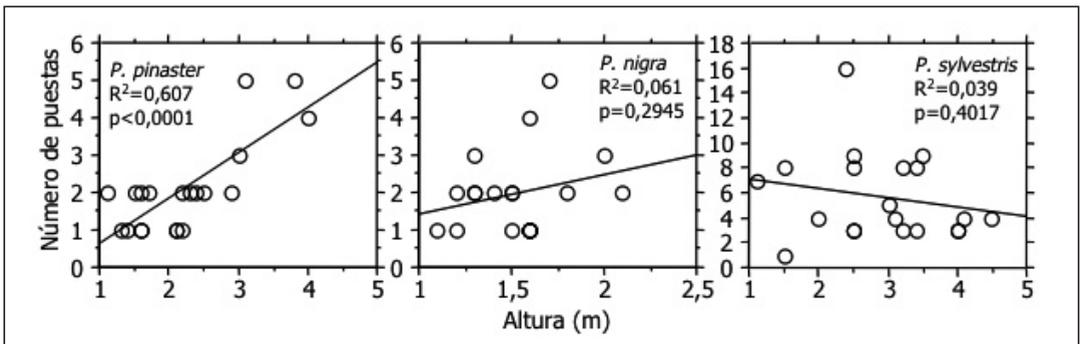


Figura 2. Relación entre la altura de los pinos focales y el número de puestas de procesionaria recibidas. Sólo se muestran los focales, pero el patrón en los vecinos es idéntico.
Figure 2. Relationship between the height of focus trees and number of processionary egg batches received. Only data for focus trees are shown, the pattern for neighbours was identical.

dos sugieren que no hay una selección clara de la procesionaria a la hora de hacer la puesta, al menos de diferentes individuos dentro de la misma especie de pino.

ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN ENTRE LAS LARVAS Y LOS PINOS

Material y Métodos

La interacción planta-herbívoro entre la procesionaria y su planta nutricia se abordó mediante dos experimentos que necesitaban de la defoliación experimental de una serie de pinos. El objeto fue analizar, en primer lugar, el efecto de la defoliación por procesionaria en los pinos; en segundo, el efecto de los pinos (defoliados o no) en la supervivencia de la siguiente generación de la procesionaria, evaluando el resultado tanto mediante indicadores químicos como mediante bioensayos. De nuevo en tres parcelas, situadas a 1300, 1700 y 2100 m de altitud, de la Loma de Lanjarón (ENPSN, Granada), seleccionamos en otoño de 2008 diez tríos de pinos por nivel (*P. pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris*, respectivamente), lo más parecidos y cercanos posible. En cada una de las parejas, uno de los pinos se destinó a control y los otros dos a defoliación, tomando muestras de acículas para su análisis químico. Después se colocaron bolsones de procesionaria de pinos cercanos, para provocar la defoliación de los pinos a los que les correspondió dicho tratamiento. A continuación, en otoño de 2009 se remuestreó acícula de todos los pinos y se escogieron los pinos por parejas (tomando de los dos pinos defoliados siempre el más defoliado) para cada nivel altitudinal y trío. A cada pino se le colocaron siete puestas experimentales, que fueron revisadas hasta que alcanzaron el segundo instar. Entonces, seis de ellas fueron recolectadas, tanto la puesta como las larvas, y a una se le dejó terminar su desarrollo sobre el árbol (ver *Diapausa de las pupas y emergencia de las mariposas*).

Las acículas fueron analizadas mediante diferentes procedimientos para determinar su contenido

en N (análisis elemental), fenoles (Folin-Ciocalteu), taninos condensados (proantocianidina), y terpenos (cromatografía de gases). El efecto que las características químicas de las acículas tenían en la supervivencia de las larvas se determinó contabilizando el porcentaje promedio por árbol de larvas nacidas que alcanzaban el segundo instar, ya que es en esta fase inicial de desarrollo cuando las larvas son más dependientes de la calidad del alimento.

Resultados y discusión

Los cambios de calidad en las acículas sufridos por los árboles fueron escasos. Esto es un tanto sorprendente, ya que el tratamiento de defoliación fue en general bastante severo (ningún árbol del tratamiento de defoliación quedó por debajo del 75% de defoliación). Sin embargo, aparte del incremento en contenido en nitrógeno en *P. sylvestris* tras la defoliación, el resto de los cambios en las otras variables analizadas es escaso o nulo (Figura 3). De hecho, las variaciones anuales no achacables a defoliación, o la simple variabilidad entre individuos, parecen ser mucho más importantes que el pretendido efecto de la defoliación en la química de las acículas. También es interesante constatar que las tres especies de pino en general siguen la misma variación entre años y la misma respuesta a la defoliación, salvo en tres casos: el N disminuye de 2008 a 2009 en *P. pinaster* mientras en *P. nigra* y *P. sylvestris* aumenta, los fenoles aumentan de 2008 a 2009 en *P. nigra* mientras en *P. pinaster* y *P. sylvestris* disminuyen, y los sesquiterpenos (y los terpenos totales) disminuyen de 2008 a 2009 en *P. sylvestris* mientras en *P. pinaster* y *P. nigra* aumentan (Figura 3).

Por lo tanto, no hay una clara respuesta inducida por parte de los pinos a la defoliación, al menos si miramos a los parámetros generales y exclusivamente desde el punto de vista químico, y no parece que las especies de pino con una historia previa de interacción más larga con la procesionaria (*P. pinaster* y *P. nigra*) muestren una respuesta inducida más clara o más intensa. En todo caso, lo que realmente define a una respuesta inducida es que sea capaz de provocar una disminución en

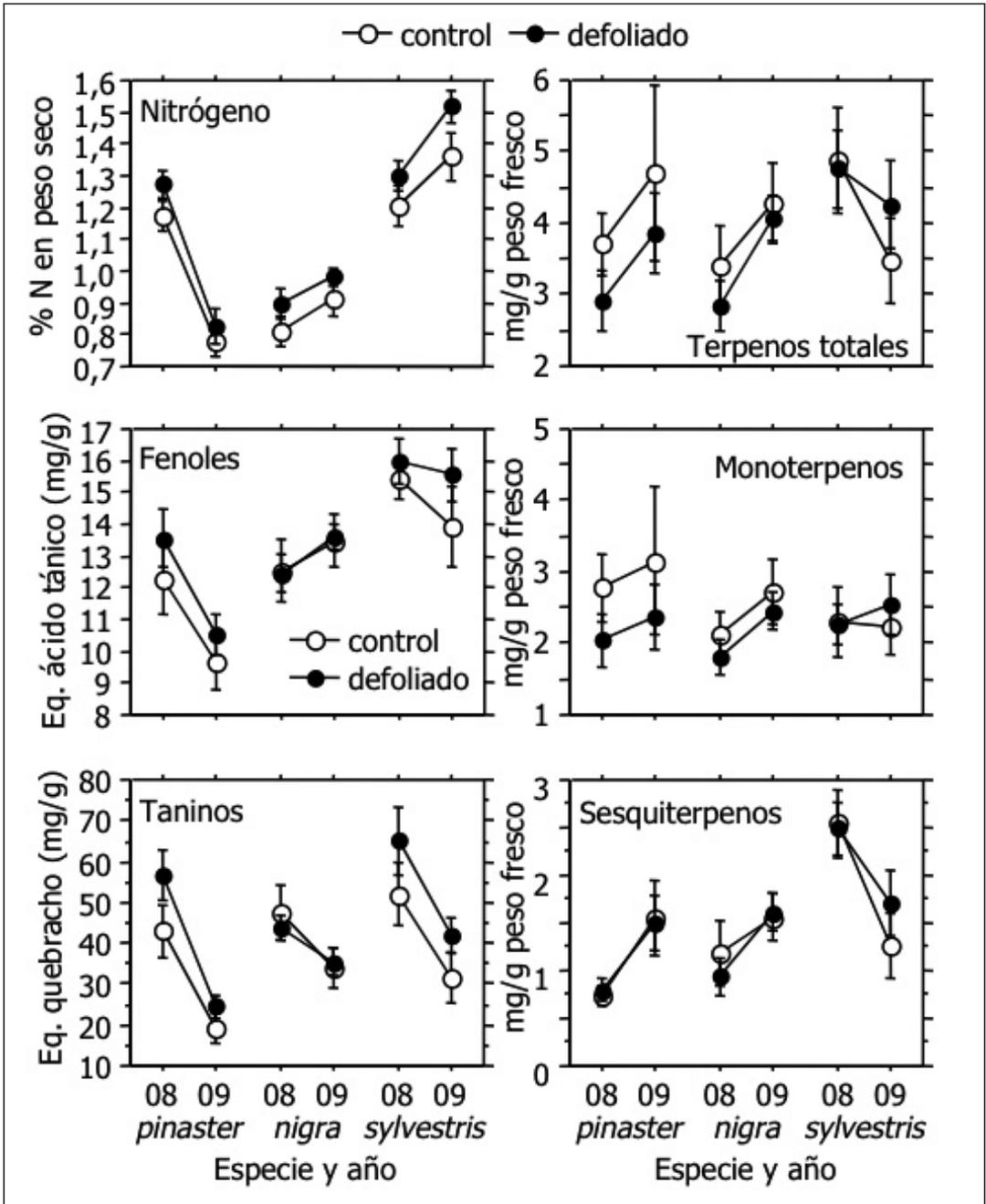


Figura 3. Contenido en las acículas de N total, fenoles, taninos, monoterpenos, sesquiterpenos, y terpenos totales (en todos los casos media \pm 1 EE), en las tres especies de pino analizadas. Se separan los pinos control y los sometidos a defoliación experimental, aunque en 2008 ningún pino estaba defoliado.

Figure 3. Needle content of total N, phenols, tannins, monoterpenes, sesquiterpenes, and total terpenes (mean \pm SE) in the three pine species analysed. Control and defoliated pines are shown apart, although no pine was defoliated in 2008.

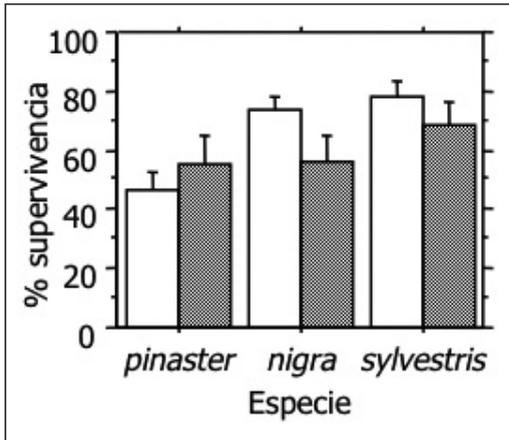


Figura 4. Supervivencia (media \pm 1 EE) hasta segundo instar de las larvas de procesionaria alimentadas con pinos control (barras blancas) y defoliados (barras oscuras).

Figure 4. Larval survival (until 2nd instar, mean \pm SE) of pine processionary larvae fed on control (white bars) and defoliated pines (grey).

la supervivencia del herbívoro que la provoca, con independencia de nuestra capacidad para identificar los agentes causales. La supervivencia de las larvas es diferente entre los pinos controles y los defoliados, pero de nuevo el patrón es equívoco: en *P. nigra* las larvas sobreviven menos en los pinos defoliados, mientras que en *P. pinaster* y *P. sylvestris* no hay diferencias (Figura 4). La escasa respuesta inducida por parte de los pinos a la defoliación tiene un efecto débil en la supervivencia de las larvas, y una de las especies de pino con una historia previa de interacción más larga con la procesionaria, el *P. pinaster*, no muestra una respuesta acorde con la hipótesis.

CUANTIFICACIÓN DEL EFECTO DE LOS DEPREDADORES Y PARASITOIDES EN LAS PUESTAS

Material y métodos

El trabajo con los depredadores generalistas de la procesionaria se centró en los epigigéridos, uno de los depredadores más conocidos de las puestas de la procesionaria. Tradicionalmente otros

depredadores, como las aves, han recibido mayor atención, lo que nos animó a centrarnos en este grupo, menos conocido, pero para el que algunos estudios han planteado la posibilidad de que su actividad pueda mostrar algún efecto en la población de procesionaria (LÓPEZ-SEBASTIÁN *et al.* 2004). El análisis de la actividad depredadora de los epigigéridos tuvo lugar de nuevo en las tres parcelas de la Loma de Lanjarón (ENPSN, Granada). En estas parcelas efectuamos censos para evaluar la densidad de epigigéridos, y comprobar en qué medida su abundancia y actividad guarda alguna relación con la abundancia de puestas de procesionaria, esto es, si los epigigéridos muestran algún tipo de respuesta numérica y/o funcional.

Para analizar la actividad de los parasitoides de los huevos, se planteó un muestreo de mayor amplitud geográfica. Se seleccionaron 18 parcelas en las provincias de Granada y Almería, parte de ellas dentro del ENPSN pero algunas también fuera (Tabla 1), con el fin de abarcar una combinación de condiciones lo más amplia posible. El diseño del muestreo intentaba conocer cómo se ven afectados los parasitoides por la variación en altitud a la que pueden encontrarse los pinares. En cada parcela se recogieron 30 puestas por temporada (a veces, cuando la población era muy baja, no se alcanzó ese número), una vez que las larvas habían nacido. En laboratorio, la puesta se examinaba bajo lupa binocular, se estimaba el diámetro promedio de los huevos, y se contabilizaban además el número de huevos de puesta, el éxito de nacimiento y la tasa de parasitación.

Resultados y discusión

Los resultados de los dos años de estudio de los epigigéridos muestran un resultado claro: aunque el consumo de puestas de procesionaria puede ser incidentalmente elevado (hasta un cuarto de las presentes), los epigigéridos no muestran ningún tipo de respuesta numérica y/o funcional frente a las puestas de procesionaria. No hay, además, un efecto claro de la altitud en la actividad de los epigigéridos: la densidad es mínima en la parcela más baja, máxima en la intermedia, e intermedia en la más

Parcelas	Localización	Altitud	Especie de pino
Cerro Gordo	Costa granadina	200	<i>P. halepensis</i>
Rambla Cañizares	Costa granadina	50	<i>P. halepensis</i>
Cruce de Béznar	Costa granadina	550	<i>P. canariensis</i> – <i>P. halepensis</i>
Barranco Espartal	Depresiones interiores	750	<i>P. halepensis</i>
Cruce Villanueva	Depresiones interiores	1150	<i>P. halepensis</i>
Cruce Doña María	Depresiones interiores	750	<i>P. halepensis</i>
Benamaurel	Depresiones interiores	700	<i>P. halepensis</i>
Vivero de Lanjarón	ENP Sierra Nevada	1050	<i>P. canariensis</i> – <i>P. pinaster</i>
Cortijo Quemado	ENP Sierra Nevada	1300	<i>P. pinaster</i>
Cruce Tello	ENP Sierra Nevada	1700	<i>P. nigra</i>
Peña Caballera	ENP Sierra Nevada	2100	<i>P. sylvestris</i>
Cumbres Verdes	ENP Sierra Nevada	1300	<i>P. pinaster</i> - <i>P. halepensis</i>
Jardín Cortijuela	ENP Sierra Nevada	1600	<i>P. nigra</i> - <i>P. sylvestris</i>
Cerro Mirador	ENP Sierra Nevada	2000	<i>P. sylvestris</i>
El Dornajo	ENP Sierra Nevada	1900	<i>P. sylvestris</i>
Canaleja Baja	Sierra de Baza	1400	<i>P. pinaster</i> - <i>P. nigra</i>
Collado Clarín	Sierra de Baza	1700	<i>P. nigra</i> - <i>P. sylvestris</i>
Prados del Rey	Sierra de Baza	2000	<i>P. nigra</i> - <i>P. sylvestris</i>

Tabla 1. Localidades de muestreo para el estudio de las puestas de procesionaria y su ataque por parasitoides. Se detalla la localización geográfica, altitud, y composición específica de cada una de ellas.

Table 1. Sampling sites for the study of the processionary egg batches. Geographical location, altitude and main pine species are detailed.

alta, mientras que la densidad de puestas disminuyó al incrementar la altitud (Figura 5). Si hemos comprobado, sin embargo, que el consumo de las puestas por parte de los epigíridos puede responder a una pura coincidencia en la selección de hábitat: los epigíridos se aparean en el momento en que las mariposas hacen la puesta y, dado que usan matorrales y árboles como puntos de ventaja para atraer y localizar a sus parejas, cuando usan un pino pueden encontrar puestas y consumirlas. Todo esto apunta a que los epigíridos serían de poca utilidad una vez que la densidad de procesionarias pasa de un determinado nivel, pero que, debido a su elevada densidad y su ocasionalmente elevada tasa de consumo, pueden resultar un valioso mantenedor de las poblaciones de procesionaria a bajas densidades.

Respecto a las puestas, encontramos que el huevo de procesionaria muestra mínimas variaciones en tamaño entre años y zonas, lo que elimina el papel que pueda jugar como variable para regular la inversión reproductiva (por ejemplo, poner más huevos pero más pequeños, o menos huevos pero más grandes) o la depredación por parasitoides (un huevo más grande sería más apetecible para los parasitoides). En cuanto a los parasitoides de los huevos, el otro gran grupo de depredadores sobre el que se ha especulado como posibilidad para control biológico, los resultados del análisis de las puestas nos muestran una incidencia muy variable pero eventualmente alta, llegando a superar el 26% de los huevos. Dado que el número de larvas nacidas es un factor muy importante en la determinación de la supervivencia de la colonia durante

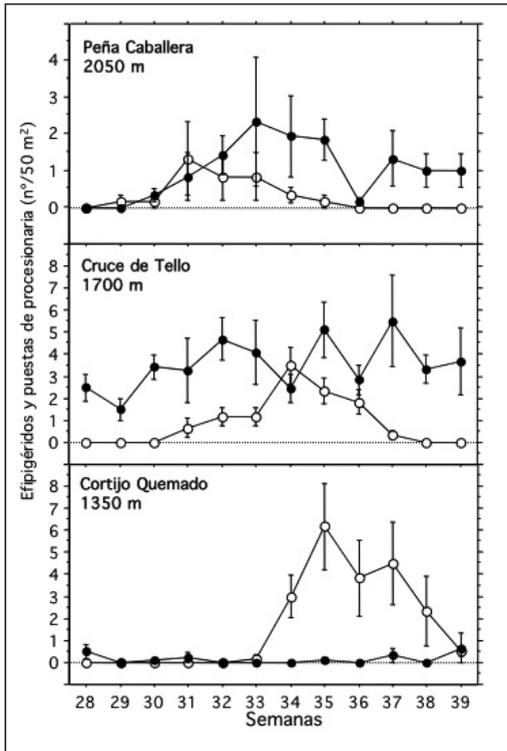


Figura 5. Relación entre la densidad de efigigéridos (puntos negros) y puestas de procesionaria (puntos blancos, en ambos casos media \pm 1 EE) en las tres parcelas de estudio durante el verano de 2010.

Figure 5. Relationship between the density of katydids (black dots) and processionary egg batches (white dots, both mean \pm SE) in the three study sites, during the summer of 2010.

los fríos invernales, estas «rebajas» iniciales cobran capital importancia, aunque sería necesario analizar al menos un ciclo poblacional completo (seis años) para comprender qué relación mantienen los parasitoides con la procesionaria. Sí hay, en cambio, una relación espacial muy evidente: en líneas generales la infestación disminuye conforme aumenta la altitud (aunque también parece algo menor en altitudes muy bajas; Figura 6). Cabe especular si los parasitoides no son capaces de sostenerse a altitudes elevadas por razones climáticas, por falta de alimento y hospedadores alternativos, o por ambas cosas. Pero el resultado es relevante porque, por un lado, concuerda con la mayor im-

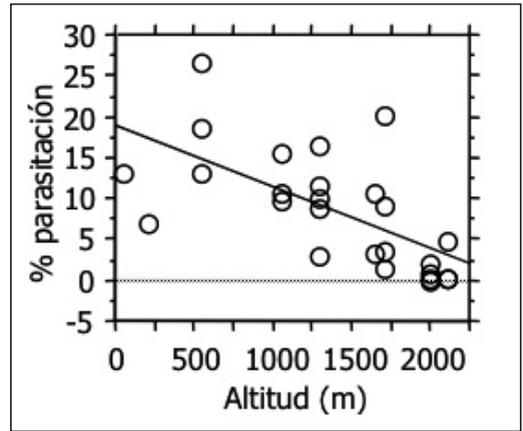


Figura 6. Variación en la tasa de parasitación en las puestas de procesionaria a lo largo de varios gradientes altitudinales en la provincia de Granada. Cada punto representa la tasa promedio (usualmente de 30 puestas) en una parcela y año.

Figure 6. Changes in egg parasitization rate of pine processionary egg batches along several altitudinal gradients in the Granada province. Each point represents the average (usually 30 egg batches) per site and year.

portancia que los factores abióticos tienen en la dinámica de la procesionaria a altitudes elevadas (ver *Análisis de los datos de incidencia por procesionaria de la Junta de Andalucía*); por otro, reduciría la posibilidad de su uso como controlador a estas altitudes, en las que de hecho las defoliaciones por procesionaria son importantes.

DIAPAUSA DE LAS PUPAS Y EMERGENCIA DE LAS MARIPOSAS

Material y Métodos

El estudio de la diapausa en las pupas de procesionaria se efectuó en el Jardín de la Cortijuela (ENPSN, Granada), un antiguo vivero forestal vallado y situado a 1600 m de altitud. El abordaje de esta parte del estudio se hizo mediante tres experimentos, que pretendían determinar cómo la emergencia de las mariposas desde la fase de pupa se ve condicionada por la humedad del suelo, el microhábitat de enterramiento, y el ali-

mento sobre el que las larvas se han desarrollado antes de enterrarse.

La instalación consistió en una serie de cuadrados (desde ahora bloques) de 2 x 2 m en los que, en otoño de 2009, enterramos cilindros de malla mosquitera (30 cm de profundidad, 15 cm de diámetro, desde ahora mallas) con tierra, quedando así todo el invierno para que compactara de forma natural. En primavera, durante el enterramiento de las larvas, recogimos 8200 larvas, que repartimos en lotes de 50 larvas y asignamos aleatoriamente a las mallas. No se incluyen aquí las del experimento correspondiente al alimento de las larvas, ya que éstas venían del experimento *Análisis de la interacción entre las larvas y los pinos* de Lanjarón.

El experimento de humedad constaba de nueve bloques; en un tercio de ellos se excluía un 30% del agua de lluvia recibida durante los meses de Abril a Octubre; otro tercio recibía, durante esos mismos meses, una cantidad equivalente a unos 10 mm de agua cada semana, simulando una tormenta estival; y el otro tercio era mantenido como control. Estos nueve bloques estaban distribuidos en una zona despejada de vegetación (la procesionaria selecciona zonas abiertas para enterrarse), y cada uno de ellos contenía diez mallas (50 larvas cada una) de enterramiento: seis para análisis de emergencia y cuatro para desenterramientos controlados (total 4100 larvas).

El experimento de hábitat constaba también de nueve bloques, repartidos en tres hábitats comunes en la zona: claro (el sitio usual de enterramiento de las larvas), matorral, y bosque, y cada uno de ellos contenía diez mallas (50 larvas cada una) de enterramiento: seis para análisis de emergencia y cuatro para desenterramientos controlados (total 4100 larvas).

El experimento para comprobar el efecto de la calidad del alimento en la supervivencia de las pupas y emergencia de las mariposas mantiene el sistema de enterramiento pero, en lugar de larvas que se enterraban de forma natural recogidas al azar, las larvas de este experimento provenían de la puesta experimental que se dejó en los pinos control y defoliados en el experimento pre-

vio de interacción entre larvas y pinos. A cada uno de los pinos experimentales se le colocó un colector en la base, y cuando las larvas bajaron a enterrarse de forma natural se trasladaron al Jardín de la Cortijuela, donde se forzó su enterramiento en mallas idénticas a las ya descritas (una malla por árbol).

En todos los tratamientos, la parte sobresaliente de la malla podía cerrarse en la parte superior, de modo que las mariposas que iban emergiendo quedaban encerradas y podían registrarse fácilmente su emergencia. Para comprobar la efectividad de las mallas como lugar de pupación y concretar las posibles causas de muerte en las pupas, se efectuaron desenterramientos controlados un mes antes del comienzo de la emergencia de mariposas (sólo en los experimentos de humedad y hábitat). El protocolo de desenterramiento y control de emergencia se efectuó en los veranos de 2010 y 2011.

Resultados y discusión

Prácticamente no hubo emergencias en el verano de 2011, por lo que exponemos la emergencia en 2010.

En el experimento de humedad no hubo diferencias en el número de mariposas emergidas entre tratamientos; sin embargo, el patrón de emergencia fue claramente diferente: a menor contenido en agua en el suelo, el pico más intenso de emergencia fue más temprano (Figura 7).

En el experimento de hábitat sí hubo diferencias muy notables entre tratamientos en el número de mariposas emergidas: no hubo emergencias en el bosque, fueron muy escasas y tardías en matorral, y en el claro tuvieron un patrón indistinguible del obtenido en el tratamiento control del experimento de humedad (Figura 8). La combinación de los resultados de los dos experimentos sugiere que lo que determina la emergencia de las mariposas es en realidad la temperatura que alcanza el suelo (ver resultados de las extracciones), aunque la humedad interacciona con este factor, ya que un suelo más húmedo usualmente se mantiene más frío. En los casos del

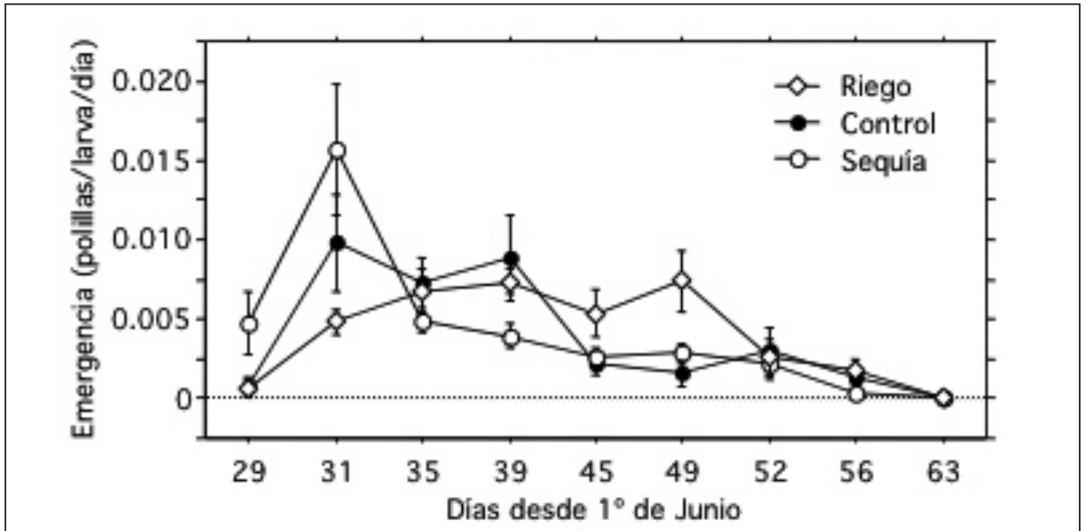


Figura 7. Fenología de emergencia de las mariposas (medias \pm 1 EE) en los enterramientos forzados en el Jardín de la Cortijuela. Diferencias por tratamiento de humedad.

Figure 7. Differences of soil humidity treatments in the emergence phenology of moths (mean \pm SE) in the forced burials of Jardín de la Cortijuela.

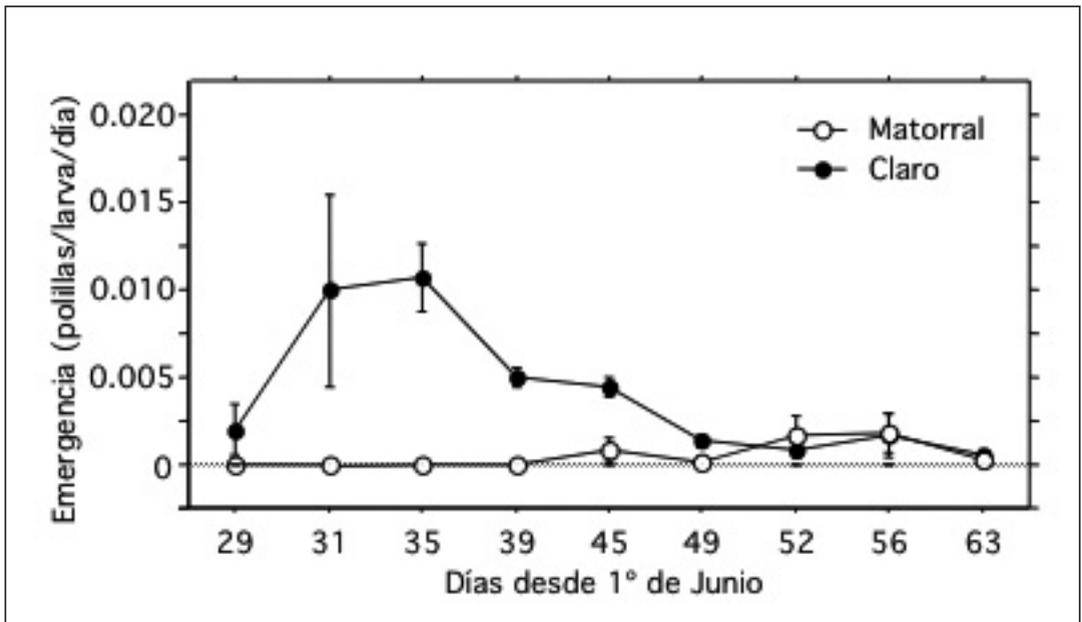


Figura 8. Fenología de emergencia de las mariposas (medias \pm 1 EE) en los enterramientos forzados en el Jardín de la Cortijuela. Diferencias por hábitat. En el bosque las emergencias fueron nulas.

Figure 8. Differences of habitat treatments in the emergence phenology of moths (mean \pm SE) in the forced burials of Jardín de la Cortijuela. There was no emergence in woodland.

bosque y el matorral la menor temperatura vendría dada por la sombra; en los tratamientos de humedad y sequía (todos en claro) por el contenido en agua del suelo.

Las extracciones de los enterramientos adicionales también apuntan en este sentido. Hubo un fuerte efecto del hábitat en la capacidad de pupación de las larvas, siendo el porcentaje de pupación en la zona de bosque prácticamente nulo, intermedio en matorral, y el máximo en suelo desnudo, mientras que, por contra, el tratamiento de humedad no tiene un efecto importante. Así pues, en el tratamiento de humedad se parte de un número similar de larvas enterradas, y la temperatura del suelo determina las diferencias en fenología, mientras que en el caso de matorral y bosque en realidad se parte de un contingente de pupas totalmente sesgado, porque en matorral y bosque las larvas enterradas no han llegado a pupar. Todo indica que, en un suelo más frío, las larvas no son capaces de mudar de larva a pupa, y en el suelo más abundante en mantillo del matorral y el bosque son atacadas por hongos y nematodos sin llegar a pupar, lo que en verano se ve reflejado en una escasísima salida de mariposas.

En cuanto al experimento de calidad de alimento, de las 60 muestras teóricas (3 especies de pino x 2 tratamientos x 10 réplicas) que hubiéramos debido obtener, las larvas sólo completaron su desarrollo en 34 (sólo cinco en la parcela 3), y con un muy bajo número de larvas, 684 en total, de las que han emergido 176 mariposas. La tasa de emergencia apenas difiere entre los pinos controles y los defoliados; sin embargo, parecen emerger más hembras en las larvas alimentadas por controles y más machos en las alimentadas con defoliados (Figura 9). El resultado es muy interesante, ya que podría indicar una mayor dependencia de las hembras de la comida de buena calidad (las hembras de la procesionaria son más grandes y, en buena lógica, deberían depender más de la calidad del alimento que comen), pero desafortunadamente el bajo tamaño de muestra impide un análisis más riguroso.

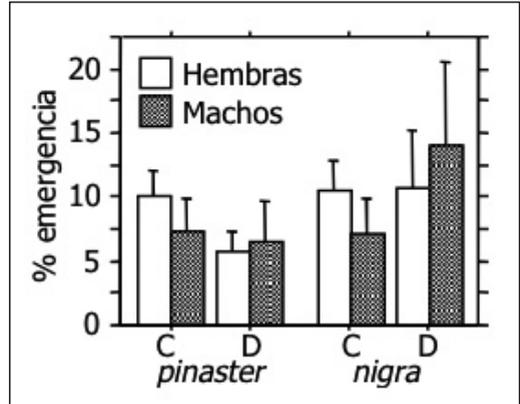


Figura 9. Emergencia de mariposas a partir de larvas alimentadas con pinos controles (C) y defoliados (D; medias \pm 1 EE). Se excluyen los datos de *P. sylvestris* debido al bajo tamaño de muestra.

Figure 9. Moth emergence from caterpillars fed on control (C) and defoliated (D) pines (mean \pm SE). Emergences from *P. sylvestris* were excluded due to low sample size.

IMPACTO DE LA DEFOLIACIÓN POR PROCESIONARIA EN EL CRECIMIENTO DE LOS PINOS

Material y métodos

En esta actividad elaboramos series sincronizadas de testigos extraídos del tronco de pinos albares (*P. sylvestris*) de Sierra Nevada, de los que conocemos su historial individual de defoliación desde 1999. Con el fin de maximizar la probabilidad de detección de los efectos debidos a la defoliación por procesionaria en el crecimiento radial de los pinos, escogimos un grupo individuos que habían sufrido defoliaciones importantes al menos una vez en los últimos 10 años y otros que no habían sufrido defoliaciones apreciables en el mismo período, usando estos últimos como control. Los testigos fueron datados y sincronizados, tras lo cual se procedió a la medición de las anchuras de los anillos bajo lupa binocular, mediante una plataforma Velmex de medición de incrementos (precisión 0,001 mm) conectada a un ordenador con software J2X, que permitía el registro de las mediciones en formato Tucson. Las

mediciones se validaron con el programa COFECHA (HOLMES 1983). Posteriormente, las mediciones fueron estandarizadas y se construyeron dos cronologías diferentes, una para los pinos controles y otra para los defoliados, mediante el programa ARSTAN (AutoRegressiveSTANdardization) (COOK 1985; HOLMES *et al.* 1986).

Resultados y discusión

Los dendrogramas mostraron claramente el efecto de las defoliaciones por procesionaria en los árboles que se han visto afectados de forma severa, pero también fueron apreciables los efectos de otros estresores como las sequías (Figura 10). Es decir, la defoliación invernal por procesionaria del pino es reconocible en los anillos del pino albar como una reducción en el crecimiento del anillo del año de la defoliación, pero de momento no es posible definir distinguir los pinos que han sido defoliados de los que no lo han sido, salvo con datos previos de defoliación. Esto reduce las posibilidades de uso de la dendrocronología para elaborar historias de defoliación. Pero quizá incluso más interesante es el hecho de que la reducción en crecimiento radial reduce la bondad del ajuste entre las condiciones climáticas y el crecimiento en los anillos del pino. Aunque la relación clima-crecimiento es casi idéntica en pinos no defoliados y defoliados, estos últimos muestran una mayor varianza en

el grosor de sus anillos. La constatación de este hecho obliga a tomar en consideración la posibilidad de que algunas de las reconstrucciones paleoclimáticas basadas en dendrocronología hayan reconocido como sequías lo que en realidad son defoliaciones, y urge buscar procedimientos que permitan distinguir los dos tipos de anillos estrechos.

ANÁLISIS DE LOS DATOS DE INCIDENCIA POR PROCESIONARIA DE LA JUNTA DE ANDALUCÍA

Material y métodos

Desde 2003 colaboramos con la Unidad de Red de Daños y Equilibrios, División de Planificación y Gestión de la Biodiversidad, de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. Este organismo cuenta con un ejemplar programa de seguimiento de la incidencia de la procesionaria en los pinares andaluces, que permite la gestión y el control de esta plaga. La recogida de datos de infestación se inició en 1992 y continúa hasta la actualidad. Los montes de pino de Andalucía se encuentran divididos en rodales, definidos según características del terreno como la orientación, altitud, especie de pino, edad de la masa, espesura, y otros parámetros que afectan directamente al comportamiento de la plaga

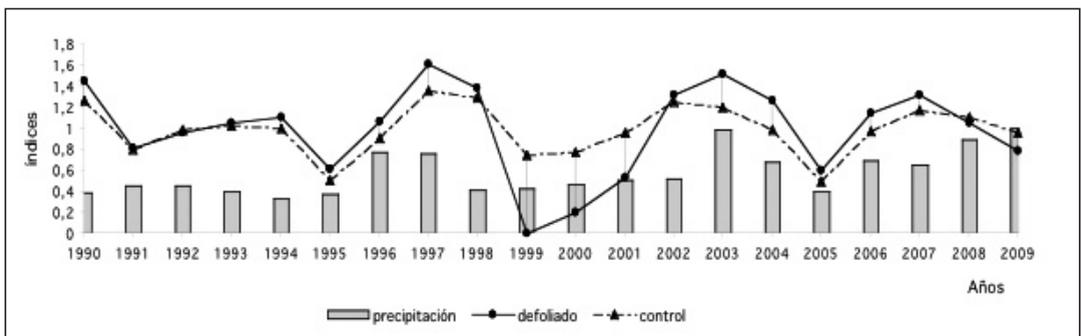


Figura 10. Cronologías elaboradas para los pinos control y defoliados para los últimos 20 años, y precipitación anual recogida en la zona en el mismo período. Se aprecia el efecto de las sequías (años 1995 y 2005), las defoliaciones (1999-2000, 2009) y los años lluviosos (1996-1997, 2003).

Figure 10. Chronologies build for the last 20 years of control and defoliated pines, and annual rainfall for these years. Note the effect of drought (1995 and 2005), outbreaks (1999-2000, 2009) and wet years (1996-1997, 2003).

(CARRASCO *et al.* 2000). Cada primavera, los Agentes de Medio Ambiente evalúan el grado de infestación de cada rodal mediante una variable semicuantitativa que varía desde 0, no infestación en absoluto, hasta 5, defoliación completa del rodal (MONTROYA & HERNÁNDEZ 1992). Actualmente la toma de datos cubre unas 730.000 ha de pinar repartidas en unos 4.400 rodales.

Los datos recopilados en dicho programa son una información muy valiosa por su extensión en el espacio y en el tiempo, y su análisis nos ha permitido entender mejor la incidencia de la procesionaria en los pinares andaluces. Sobre esta base de datos hemos usado, por un lado, herramientas de análisis de series temporales (e.g. BERRYMAN 2002), encaminadas a dilucidar en qué medida la dinámica cíclica de la procesionaria está más dirigida por factores abióticos o bióticos; por otro, hemos intentado desentrañar el efecto que las variables climáticas tienen en la dinámica poblacional de la procesionaria. Finalmente, hemos intentado evaluar la efectividad de las medidas habitualmente empleadas, en particular las fumigaciones aéreas, como medida de gestión de la procesionaria.

Resultados y discusión

El análisis de la base de datos de la Junta de Andalucía indica que las irrupciones de la procesionaria en los pinares andaluces se ajustan mejor a un ciclo de origen biológico (calidad de la planta, depredadores y parasitoides, o ambos) que a una respuesta a las condiciones climáticas, en contra de lo usualmente admitido, lo que incide en la necesidad de obtener más datos sobre dichos interactores (HÓDAR & ZAMORA 2009). Sin embargo, esto no descarta al clima como importante efector, ya que al menos durante los últimos 15 años los mínimos poblacionales de la procesionaria han estado precedidos por años de mínimos en los valores invernales de NAO (Oscilación Atlántico Norte, HÓDAR *et al.* 2012). Esta relación con la NAO es más fuerte con los pinos que viven a altitudes medias y altas, como los de las montañas como Sierra Nevada (HÓDAR *et al.* 2012). Sin embargo, probablemente el resultado más inesperado y de especial

relevancia para la gestión, fue encontrar que no hay diferencias significativas en el comportamiento de los rodales tratados mediante fumigación aérea y los que no (CAYUELA *et al.* 2011), esto es, que en términos de prevención de futuras defoliaciones, la fumigación no representa un beneficio contrastado.

CONCLUSIONES

La procesionaria del pino representa una amenaza seria para nuestros bosques y repoblaciones, como resultado de la combinación de un patrimonio forestal claramente dominado por las coníferas y una situación de cambio climático. Ambos factores favorecen claramente a una plaga que come pino y está limitada por la temperatura. Frente a la solución tradicional consistente en fumigar de forma más o menos indiscriminada, se hace evidente que las medidas de gestión para controlar a la procesionaria deben ir encaminadas a hacer nuestros bosques más resistentes a la plaga en lugar de atacarla una vez que ésta se ha desatado. Esto no implica renunciar por completo a las medidas tradicionales de gestión, por ejemplo en las zonas donde la procesionaria supusiera un riesgo para la salud (ej. merenderos o zonas recreativas, presentes en nuestras áreas protegidas). La fumigación aérea es en cualquier caso impracticable en estas zonas, pero la combinación de trampas de feromonas, eliminación manual de bolsones o la fumigación de insecticidas utilizando pulverizadores de mochila o cañones emplazados en camiones, de forma mucho más controlada, son opciones viables.

Pero estas actuaciones no dejan de ser acciones puntuales que no resuelven el problema de las grandes superficies de pinar susceptible a la procesionaria. Para estos bosques y plantaciones, es necesario poner los medios necesarios para que el pinar sea menos susceptible a su ataque, esto es, primar las medidas preventivas frente a las paliativas. Hay muchas medidas de gestión forestal que permiten disminuir la susceptibilidad de los pinares a la procesionaria. La primera y principal, que ya se viene aplicando desde hace tiempo, es favorecer la heterogeneidad ambiental en los pinares de repoblación incrementando la

proporción de árboles y matorrales caducifolios, en especial en las lindes de los rodales, en donde la procesionaria ataca más (JACTEL & BROCK-KERHOFF 2007, DULAURENT *et al.* 2012). Hemos visto cómo los matorrales no son un buen sustrato de pupación, por lo que podrían usarse para empeorar las condiciones de vida de la procesionaria en las zonas de borde de bosque, aquellas que prefiere para atacar. Tales medidas son especialmente relevantes en los planes de recuperación de la diversidad en nuestras zonas protegidas en los últimos años. Igualmente, es necesario el reforzamiento de las poblaciones de parasitoides y aves insectívoras que contribuirían a estabilizar las poblaciones de procesionaria (PIMENTEL & NILSSON 2009, BARBARO & BATTISTI 2010), aunque como hemos visto la aplicación de estas medidas es igualmente dependiente del entorno: los parasitoides son más escasos a altitudes elevadas, y por tanto en estas áreas los esfuerzos deben encaminarse al manejo del hábitat o de las densidades de aves.

La conclusión final que podemos extraer del desarrollo de este proyecto es que es imprescindible acabar con la desconexión existente entre gestores e investigadores, y que del fin de esta desconexión se beneficiaran ambas partes, lo que repercute en una mejora de nuestro medio ambiente. El trabajo de los investigadores, como el aquí presentado, justifica su utilidad en la medida en que es entendido y aplicado por los gestores, y el trabajo de los gestores puede obtener múltiples beneficios merced a los estudios realizados por los investigadores. En un caso de es-

tudio como la procesionaria la necesidad de interacción entre ambos estamentos se hace evidente, y lo deseable es que la colaboración establecida ya no se interrumpa.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio estuvo financiado por el proyecto PROPINOL (022/2008) *Interacción planta-herbívoro y dinámica poblacional de la procesionaria del pino en el Parque Nacional de Sierra Nevada en el marco del cambio global* del OAPN, y en menor medida por el proyecto MONTES (CSD2008-00040) *Los montes españoles y el cambio global: amenazas y oportunidades* (CONSOLIDER/MCYT). Lucía Torres-Muros disfruta de una beca FPU del Ministerio de Educación. Los gestores de las diversas zonas protegidas de Granada, y en particular la Dirección del Parque Nacional de Sierra Nevada, nos ofrecieron todo tipo de facilidades para el adecuado desarrollo del proyecto. La División de Control de Plagas de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía puso a nuestra disposición los datos de infestación por procesionaria recogidos dentro del Plan de Lucha Integrada contra Plagas Forestales. En el trabajo de campo y algunas tareas de laboratorio/gabinete fue fundamental la ayuda de Curro Bonet, Guiomar Carranza, Asier Herrero, Susana Hitos, Helena Ruiz-González y Ramón Ruiz-Puche. Las visitas a las zonas de trabajo y los comentarios sobre el desarrollo de los experimentos de Andrea Battisti, Ewelina Czwienczek y Mike Stastny ayudaron a mejorar nuestros resultados. A todos, gracias.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIMI, A., ZOCCA, A., MINERBI, S., HELLRIGL, K., GATTO, P. y BATTISTI, A. 2006. The outbreak of the pine processionary moth in Venosta/Vinschgau: ecological and economic aspects. *Forest Observer*, 2/3, 69-80.
- AYRES, M. P. y LOMBARDERO, M. J. 1998. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment*, 262, 263-286.
- BARBARO, L. y BATTISTI, A. 2011. Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera: Notodontidae). *Biological Control*, 56, 107-114.
- BATTISTI, A. 1988. Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffermüller). *Journal of Applied Entomology*, 105, 393-402.
- BATTISTI, A., BERNARDI, M. y 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., STASTNY, M., NETHERER, S., ROBINET C., SCHOPF A., ROQUES A. y LARSSON S. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084-2096.
- BATTISTI, A., STASTNY, M., BUFFO, E. y 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.
- BERRYMAN, A.A. 2002. Population cycles: the case for trophic interactions. Oxford, Nueva York.
- BUFFO, E., BATTISTI, A., STASTNY, M., y 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.
- CALLEJO, A., REBOLLO, S., MONEO, I., VEGA, J. M. y SEDANO E. 2003. Aumento de la alergenicidad de la oruga procesionaria del pino durante su desarrollo larvario. *Alergología e inmunología clínica*, 18, 208-211.
- CARRASCO, A., FEIJÓO, J. J. y ARIAS, M. J. 2000. Equilibrios biológicos en los ecosistemas forestales andaluces. *Revista Medio Ambiente*, 34.
- CAYUELA, L., HÓDAR, J.A. y ZAMORA, R. 2011. Improving forest management practices through science: pest control in Mediterranean pine woodlands. *Forest Ecology and Management*, 261, 1732-1737.
- CAYUELA, L., HÓDAR, J. A. y ZAMORA, R. 2012. Control biológico de la procesionaria. *Investigación y Ciencia*, 425, 14-15.
- COOK, E. 1985. A time series analysis approach to tree-ring standarization. Tucson: University of Tucson, Arizona.
- DÉMOLIN, G. 1969a. Bioecología de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climáticos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 12, 9-24.
- DÉMOLIN, G. 1969b. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences Forestières*, 26, 81-102.
- DÉMOLIN, G. 1970. Programa ecológico internacional sobre la procesionaria del pino. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 13, 111-117.
- DEVKOTA, B. y SCHMIDT, G. H., 1990. Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology*, 109, 321-330.
- DULAURENT, A. M., PORTÉ, A. J., VAN HALDER, I., VÉTILLARD, F., MENASSIEU, P. y JACTEL, H. 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 14, 19-27.
- FLOATER, G. J. y 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.
- GÉRI, C. 1983. Distribution and evolution of the populations of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff (Lep., Thaumetopoeidae) on the Corsican mountains .1. Appearance regime of the insect and population dynamics. *Acta Oecologica*, 4, 247-268.
- HALPERIN, J. 1990. Life history of *Thaumetopoea* spp. (Lep. Thaumetopoeidae) in Israel. *Journal of Applied Entomology*, 110, 1-6.
- HÓDAR, J. A. y ZAMORA, 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation*, 13, 493-500.
- HÓDAR, J. A. y ZAMORA, R. 2009. Influencia de los factores abióticos y bióticos en la defoliación por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en los pinares andaluces. *Actas del 5º Congreso Forestal Español*, Ávila (España), 21-25 Septiembre 2009.
- HÓDAR, J. A., ZAMORA, R. y 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. y 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., CASTRO, J. y BARAZA, E. 2004. Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta Oecologica*, 26, 203-210.
- HÓDAR, J. A., ZAMORA, R. y CAYUELA, L. 2012. Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Climatic Change*, en prensa.
- HOLMES, R. 1983. A computer-assisted quality control program. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 69-78.
- HOLMES, R., ADAMS, R. y FRITTS, H. 1986. Users manual for program Arstan. Tucson: Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona.
- HUCHON, H. y DÉMOLIN, G. 1970. La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle — dispersion actuelle. *Revue Forestière Française, spécial 'La lutte biologique en forêt'*, 220-234.
- JACTEL, H. y BROCKERHOFF, E. G. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10, 835-848.
- LOGAN, J. A., RÉGNIÈRE, J. y POWELL, J. A. 2003. Assessing the impacts of global warming to forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 130-137.
- LÓPEZ-SEBASTIÁN, E., GARCÍA, D. y SELFA, J. 2004. *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.
- 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.
- MASUTTI, L. y BATTISTI, A. 1990. *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) in Italy. Bionomics and perspectives of integrated control. *Journal of Applied Entomology*, 110, 229-234.
- MENDEL, Z. 1988. Host selection by the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea wilkinsoni*. *Phytoparasitica*, 16, 101-108.
- MIRCHEV, P., SCHMIDT, G. H., TSANKOV, G. y AVCI, M. 2004. Egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) and their impact in SW Turkey. *Journal of Applied Entomology*, 128, 533-542.
- MONTOYA, R. 1970. Zona de Mora de Rubielos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 13, 119-129.
- MONTOYA, R. y HERNÁNDEZ, R. 1992. La procesionaria del pino. Págs. 67-84 en *Plagas de insectos en las masas forestales españolas*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- MORENO, J.M. (coord.) 2005. Principales conclusiones de la evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático. Oficina Española de Cambio Climático, Secretaría General para la Prevención de la Contaminación y del Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- NYLIN, S. y JANZ, N. 1999. The ecology and evolution of host plant range: butterflies as a model group. Págs. 31-54 en Olf, H., Brown, V. K. y Drent, R.H. (eds.) *Herbivores: between plants and predators*. Blackwell.
- PÉREZ-CONTRERAS, T., SOLER, J. J. y SOLER, M. 2008. Needle asymmetry, pine vigour and pine selection by the processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. *Acta Oecologica*, 33, 213-221.
- PETRAKIS, P. V., ROUSSIS, V. y ORTIZ, A. H., 2001. Host selection by *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.): the relative importance of needle terpenoid and morpho-anatomical profiles. En: Radoglou, K. (Ed.), *Forest Research: a Challenge for an Integrated European Approach*, vol. I:343-348. NAGREF, Forest Research Institute, Thessaloniki.
- PIMENTEL, C. y 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, 189-203.
- PRICE, P. W., COBB, N., CRAIG, T. P., FERNANDES, G. W., ITAMI, J. K., MOPPER, S. y PRESZLER, R. W. 1990. Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs: new approaches relevant to la-

- tent and eruptive species and life-table development. Págs. 1-38 en BERNAYS, E. A. (ed.). Insect-plant interactions. CRC Boca Raton, Florida.
- ROBINET, C., BAIER, P., PENNERSTORFER, J., SCHOPF, A. y 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.
- ROLLAND, C., BALTENSWEILER, W. y PETITCOLAS, V. 2001. The potential for using *Larix decidua* ring widths in reconstructions of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreak history: dendrochronological estimates compared with insect surveys. *Trees, Structure and Function*, 15, 414-424.
- SCHMIDT, G. H. 1990. The egg batch of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae): structure, hatching of the larvae and parasitism in Greece. *Journal of Applied Entomology*, 110, 217-228.
- SCHMIDT, G. H., MIRCHEV, P. y TSANKOV, G. 1997. The egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* in the Atlas mountains near Marrakech (Morocco). *Phytoparasitica*, 25, 275-281.
- SCHMIDT, G. H., TANZEN, E. y BELLIN, S. 1999. Structure of egg-batches of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae), egg parasitoids and rate of egg parasitism on the Iberian Peninsula. *Journal of Applied Entomology*, 123, 449-458.
- SCHOPF, R. y AVTZIS, N. 1987. Die bedeutung von Nadelinhaltsstoffen für die disposition von fünf kiefernarten gegenüber *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.). *Journal of Applied Entomology* 103:340-350.
- SIDOR, C., ZAMOLA, B., ZEGA, A. y DUSANIC, L. 1982. A disease of pine processionary (*Thaumetopoea pityocampa*) caused by a nuclear-type polyhedral virus. *Redia*, 65, 89-96.
- STENSETH, N. C. y MYSTERUD, A. 2005. Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology* 74:1195-1198.
- TAMMARU, T., KAITANIEMI, P. y RUOHOMÄKI, K. 1995. Oviposition choices of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) in relation to its eruptive population dynamics. *Oikos*, 74, 296-304.
- TIBERI, R. 1978. Preliminary notes on the incidence of egg parasites in the populations of the pine processionary caterpillar in young pine plantations of central Italy. *Redia*, 41, 487-501.
- TIBERI, R., NICCOLI, A., CURINI, M., EPIFANIO, F., MARCOTULLIO, M. C. y 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.
- TROTTER, R.T., COBB, N. S., y WHITHAM, T. G. 2002. Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions. *PNAS*, 99, 10197-10202.
- TSANKOV, G., SCHMIDT, G. H. y MIRCHEV, P. 1996. 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. Y MIRCHEV, P. 1998. Studies on the egg parasitism in *Thaumetopoea pityocampa* over a period of four years (1991-1994) at Marikostino/Bulgaria. *Anzeiger für Schädlingkunde Pflanzenschutz Umweltschutz*, 71, 1-7.
- WAY, M. J., PAIVA, M. R. y 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.
- ZOVI, A. BATTISTI, A., HELLRIGL, K. y MINERBI, S. 2006. Egg parasitoids of the pine processionary moth and their occurrence in Venosta/Vinschgau. *Forest observer*, 2/3, 81-88.