

Universidad de Huelva

Departamento de Ciencias Agroforestales



Caracterización de las poblaciones de los principales cerambícidos xilófagos en las masas de quercíneas del suroeste español y su incidencia en el estado fitosanitario de las mismas

Memoria para optar al grado de doctora
presentada por:

Gloria López Pantoja

Fecha de lectura: 16 de diciembre de 2015

Bajo la dirección del doctor:

Luis Domínguez Nevado

Huelva, 2015



Universidad de Huelva
Escuela Técnica Superior de Ingeniería
Dpto. Ciencias Agroforestales



Universidad
de Huelva

**CARACTERIZACIÓN DE LAS POBLACIONES DE LOS
PRINCIPALES CERAMBÍCIDOS XILÓFAGOS EN LAS MASAS
DE QUERCÍNEAS DEL SUROESTE ESPAÑOL Y SU
INCIDENCIA EN EL ESTADO FITOSANITARIO DE LAS
MISMAS**

Memoria presentada por Gloria López Pantoja, Ingeniera de Montes,
para la obtención del Grado de Doctor por la Universidad de Huelva

Doctorando:

Gloria López Pantoja

Director:

Dr. Luis Domínguez Nevado

*...Tenía una idea tan flexible de
la juventud que nunca me pareció
demasiado tarde.*

Gabriel García Márquez

A mis padres y a mis hijos.
Principio y consecuencia de
mi historia.

AGRADECIMIENTOS

Para poder redactar esta memoria de tesis han sido necesarios muchos años, pero sobre todo ha sido necesaria la colaboración, el apoyo, el ánimo, la crítica, la corrección, las sugerencias, etc. de un buen número de personas, que de forma directa o indirecta han hecho posible la culminación de este trabajo. A todas ellas tengo mucho que agradecer y no me gustaría olvidar a ninguna, si así fuera pido disculpas por anticipado.

En primer lugar a mi director de tesis, Dr. Luis Domínguez Nevado, mi más sincero agradecimiento por su laboriosidad, por sus minuciosas correcciones, por sus precisas sugerencias y por todo el tiempo y el esfuerzo que ha dedicado a este trabajo. Aprovecho estas líneas para pedirle disculpas por “robarle” tanto tiempo. Pero sería injusto agradecerle sólo su labor como director de tesis, porque hemos trabajado juntos en campo, en gabinete y en la redacción de esta memoria de tesis, ha sido muy gratificante tenerte como compañero. Muchas gracias Luis.

Al Dr. Israel Sánchez Osorio, por sus aportes, sugerencias y correcciones, por su apoyo absoluto y por animarme a terminar. Y por supuesto, por demostrarme cada año, que la primavera comienza en febrero. Gracias compañero.

Es de agradecer la entrega y entusiasmo que mostró siempre el equipo de colaboradores que participó en la toma de datos de campo: Toñi, David, Chani, Agustín, Caraballo, José Antonio, Miguel, Miguel Ángel...

Mis compañeros del Departamento de Ciencias Agroforestales (de una u otra manera), también han puesto su granito de arena, muchas gracias a todos. Mención especial merece el Dr. Rubén Fernández de Villarán San Juan, siempre dispuesto a ayudar, a solucionar problemas, a aportar sugerencias y a poner su conocimiento (que es mucho) al servicio de quién lo necesite, y yo lo he necesitado mucho. Infinitas gracias Rubén. Hago extensible mi agradecimiento a mi amiga Ana.

Tengo que dar las gracias también a mis amigos Rosa y Juan, por ayudarme con la lengua de Shakespeare y por compararme con *Barbol*. Me encantaría poder encarnar mínimamente todo lo que él representa.

Aún a sabiendas que se estas palabras no podrán nunca reflejar el sentimiento de gratitud que siento hacia ellos, quiero agradecer a mis padres su apoyo incondicional, sin el cual todo esto no hubiera sido posible. Ellos han estado siempre dispuestos a echar una mano y a cubrir los huecos que yo dejaba a causa del trabajo.

A mis hijos Irene, Esther y Guillermo tengo que agradecerles tantas cosas que no sabría por dónde empezar, pero sobre todo les agradezco haberme enseñado a poner el trabajo en el lugar que se merece.

No puedo olvidar en mis agradecimientos al Equipo B (de Buenos), Pepi, Ramiro, Yordi, Mariángeles, Ángel y Juanjo por vuestro apoyo dentro y fuera de lo estrictamente deportivo.

Un especial agradecimiento a Eva porque aunque durante la redacción de ésta memoria de Tesis no estaba tan cerca como a mí me hubiera gustado, aun estando lejos soportó mis cuitas y me animó y/o regañó en los momentos precisos. Y gracias de antemano por las veces que me ayudarás...

Finalmente me gustaría dedicar unas palabras de agradecimiento a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, sin cuyo apoyo económico no hubiera sido posible realizar estos trabajos.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
La Dehesa y su problemática fitosanitaria.....	1
Breve reseña histórica de la lucha contra las plagas forestales.....	5
El Manejo Integrado de Plagas como herramienta de gestión de poblaciones de insectos.....	9
OBJETIVOS.....	15
ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE TESIS.....	16
MATERIAL Y MÉTODOS.....	19
Área de estudio.....	19
Descripción de especies.....	22
Muestreo de las poblaciones.....	26
Procesado de datos en gabinete.....	30
Modelos poblacionales.....	30
Modelos fenológicos.....	43
RESULTADOS.....	51
Revisión de hipótesis generales.....	51
Selección de modelos poblacionales.....	57
Cálculo de los parámetros estimados a partir de los modelos poblacionales TSM.....	67
Modelos fenológicos y cálculo de constantes térmicas.....	75
DISCUSIÓN.....	83
Análisis poblacional de <i>C.welensii</i> y <i>P.myardi</i>	83
Requerimientos térmicos de <i>C.welensii</i> y <i>P.myardi</i>	90
CONCLUSIONES.....	97
BIBLIOGRAFÍA.....	101

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Distribución provincial de ATRIAS en Andalucía	8
Tabla 2 Historial resumido de capturas de <i>Cerambyx welensii</i>	29
Tabla 3 Historial resumido de capturas de <i>Prinobius myardi</i>	29
Tabla 4: Número de ocasiones de muestreo para cada especie	30
Tabla 5: Parámetros poblacionales de interés y tipos de modelo que los incluyen.	31
Tabla 6: Test de contraste de hipótesis	36
Tabla 7: Descripción de los principales modelos TSM (Time Since Marked)	38
Tabla 8: Formulaciones del modelo general JS y parámetros estimados	40
Tabla 9: Estaciones meteorológicas y sus principales características	45
Tabla 10 Resultados globales procedentes de RELEASE para <i>C.welensii</i>	52
Tabla 11 Resultados globales procedentes de RELEASE para <i>P.myardi</i>	52
Tabla 12 Valores de \hat{c} para cada una de las campañas según los distintos métodos de cálculo para <i>C.welensii</i>	53
Tabla 13: Valores de \hat{c} para cada una de las campañas según los distintos métodos de cálculo para <i>P.myardi</i>	53
Tabla 14 Resultados procedentes de UCARE para <i>Cerambyx welensii</i>	54
Tabla 15 Resultados procedentes de UCARE para <i>P.myardi</i>	55
Tabla 16 Selección de modelos CJS y TSM a partir del índice QAICc para <i>C.welensii</i>	59
Tabla 17 Selección de modelos a partir del Likelihood Ratio Test para <i>C.welensii</i>	60
Tabla 18: Conjunto de modelos JS parametrizados con POPAN para <i>Cerambyx welensii</i>	62

Tabla 19: Selección de modelos CJS y TSM a partir del índice QAICc para <i>P.myardi</i>	64
Tabla 20: Selección de modelos a partir del Likelihood Ratio Test para <i>P.myardi</i>	65
Tabla 21 Conjunto de modelos JS parametrizados con POPAN para <i>P.myardi</i>	66
Tabla 22 Valores de los parámetros calculados para <i>C.welensii</i> a partir del modelo TSM	67
Tabla 23 Valores de los parámetros calculados para <i>P.myardi</i> a partir del modelo TSM	69
Tabla 24 Estimación de la tasa media de recaptura (p) de <i>C.welensii</i>	71
Tabla 25: Estimación media de la tasa de recaptura (P) y de la tasa de supervivencia aparente de individuos residentes (Φ_2) de <i>P.myardi</i>	72
Tabla 26: Número de ejemplares (N) de <i>C. Welensii</i>	74
Tabla 27: Resumen de fechas del período de vuelo y de emergencia de <i>Cerambyx welensii</i>	76
Tabla 28 Resumen de fechas del período de vuelo y de emergencia de <i>Prinobius myardi</i>	77
Tabla 29 Ecuaciones de regresión lineal utilizadas para completar las series de temperaturas máximas y mínimas.	79
Tabla 30: Medida de la precisión calculada ella fase de validación para <i>C.welensii</i> .	80
Tabla 31. Constantes térmicas estimadas (DD).	80
Tabla 32: Medida de la precisión calculada ella fase de validación para <i>P.myardi</i> .	82

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Localización de la finca y de la parcela de muestreo	19
Figura 2: Dehesa de San Enrique y parcela de muestreo.	20
Figura 3: Orificios en tronco	21
Figura 4: Ejemplar <i>Súber</i> con poda excesiva	21
Figura 5: Ejemplares de <i>Cerambyx welensii</i> (hembra izquierda, Macho derecha)	24
Figura 6: Ejemplares de <i>Prinobius myardi</i> (hembra izquierda, Macho derecha)	24
Figura 7: Adulto de <i>C.welensii</i> con el sistema de doble marcado	28
Figura 8: Mapa de localización de las estaciones meteorológicas y de la parcela.	45
Figura 9: Tasa de supervivencia de individuos residentes de <i>C. welensii</i> (Φ^2) (con intervalos de confianza 95%) (\square machos \bullet hembras.)	68
Figura 10: Tasa de supervivencia de los machos residentes de <i>P.myardi</i> (con intervalos de confianza 95%) de individuos residentes.	70
Figura 11 Tasa de recaptura de <i>C.welensii</i> (con intervalos de confianza 95%) (\square machos \bullet hembras.)	72
Figura 12: Evolución del tamaño poblacional de <i>C.welensii</i> (con intervalos de confianza 95%)	74
Figura 13: Evolución del tamaño poblacional de <i>P.myardi</i> (con intervalos de confianza 95%)	75
Figura 14: Curvas de vuelo acumulado de <i>C.welensii</i>	77
Figura 15: Curvas de vuelo acumulado de <i>P.myardi</i> .	78

ABREVIATURAS

AIC: Criterio de información de Akaike.

ATRIAS: Agrupaciones para el Tratamiento Integrado de la Agricultura.

AVN: Alto Valor Natural.

CSJ: Modelos del tipo Cormmarck-Jolly-Seber.

DD: Días grado.

EPA: Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos.

Fi: Fecha real.

Fpi: Fecha teórica o predicha.

IPM: Intégrate Pest Management.

JS: Modelos del tipo Jolly Seber.

k: Número de parámetros de un modelo.

LRT: Likelihood ratio test.

MIP: Manejo Integrado de Plagas.

n: Número de campañas de muestreo

P: Tasa de recaptura.

Phi: Tasa de supervivencia.

Phi₁: Tasa de supervivencia inicial.

Phi₂: Tasa de supervivencia de individuos residentes.

PMI: Programa de Manejo Integrado.

PVA: Período de Vuelo Acumulado.

QAICc: Criterio de información de Akaike corregido.

RMSE: Error Medios Cuadrático.

s: Sexo (machos / hembras).

τ : Proporción de individuos transeúntes en la muestra.

T: Proporción de individuos transeúntes en la población.

t: Tiempo.

TSM: Modelos del tipo Time Since Marked.

U-Care: Utilities Capture-Recapture.

USDA: United States Department of Agriculture.

RESUMEN

La dehesa es un sistema silvopastoral con un alto valor económico y ecológico en la Península Ibérica, lo que la ha llevado a ser considerada un hábitat de interés comunitario (CD 92/43/EEC of 21 May 1992) y a su inclusión dentro de los 34 *hotspot* del planeta, por la enorme diversidad de flora y fauna que encierra. Desde hace varias décadas uno de los problemas más graves que sufre la dehesa es la seca o decaimiento de las quercíneas. En este proceso de decaimiento intervienen, entre otros agentes, tres cerambícidos xilófagos *Cerambyx welensii* Küster, *Cerambyx cerdo* L. y *Prinobius myardi* Mulsant. Los cerambícidos xilófagos del “Grupo *Cerambyx*” se encuentran en diferente situación. La especie *C. cerdo* figura como estrictamente protegida en el anexo II del Convenio de Berna. También queda catalogada como “*especie de interés comunitario, para cuya conservación es necesario designar zonas especiales de conservación*” en el anexo II de la “Directiva de Hábitats” (Directiva 97/62/CE); y del mismo modo queda recogida en el anexo II del Real Decreto 1193/1998, que transpone al ordenamiento jurídico español la citada Directiva. Por último la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza considera a *C. cerdo* como especie vulnerable (IUCN, 1996). Sin embargo los principales perforadores localizados en las dehesas del oeste de Andalucía han resultado ser *C. welensii* y *P. myardi* (prácticamente desconocido), que carecen de estatus de conservación. El conocimiento de la biología y patrones de comportamiento de estas especies, es irregular y algo impreciso.

En esta tesis se ha diseñado un muestreo del tipo Marcaje-Captura-Recaptura puesto que las poblaciones objeto de estudio son abiertas. En el Capítulo 2 se describe con detalle el diseño del muestreo. A partir del trabajo de campo, desarrollado entre los años 2002 a 2009 (ambos incluidos) durante los meses de mayo, junio, julio y agosto, se recolectaron datos de un total de 4099 individuos (3480 de *C. welensii* y 619 *P. myardi*). Mediante una codificación binaria se construyeron las historias vitales de cada uno de los individuos, con las que se evaluaron y seleccionaron los modelos poblacionales del tipo Jolly-Seber (JS), Cormarck-Jolly-Seber (CJS) y Time Since Marked (TSM), que mejor explicaran el comportamiento de las especies. Con la formulación POPAN de estos modelos se calcularon parámetros básicos de la población, tales como la tasa de

supervivencia (Φ), tasa de recaptura (p), el índice de transitoriedad muestral (τ) y poblacional (T) y el tamaño de población (N).

Para profundizar en el conocimiento de la relación entre las especies estudiadas con el medio se ha utilizado un modelo fenológico del tipo Grados-Día (DD) que establece la relación entre la temperatura y el grado de desarrollo del insecto. En esta tesis se propone un método para, con base en los modelos DD, determinar la influencia de la temperatura ambiental en el período de vuelo de *C.welensii* y *P.myardi*. El método propuesto es de tipo iterativo, que básicamente consiste en la repetición del procedimiento de cálculo variando las variables de partida (Fecha de inicio y temperaturas inferior y superior de desarrollo), hasta conseguir la combinación que produzcan los errores mínimos. Una vez establecidas estas variables, se calculan las constantes térmicas asociadas a los porcentajes de vuelo acumulado (PVA) 1 al 99% con intervalos de separación del 10%.

En los Capítulos 3 y 4 se muestra cómo el tipo de modelo poblacional seleccionado (del tipo TSM) y el análisis de los parámetros estimados (Φ , p , τ , T y N), informan sobre la existencia de dos grupos de individuos en las poblaciones de *C.welensii* y *P.myardi* que desarrollan estrategias vitales diferentes, y que en el caso de la primera especie afecta tanto a hembras como a machos. Así mismo se desprende que una de las especies está mucho más presente en la zona de estudio que la otra, así como el diferente carácter de ambas.

Por lo que respecta al modelo fenológico, se muestra la validez del método propuesto así como de las variables asociadas al modelo de DD (Fecha de Inicio, y temperaturas de desarrollo). Se aportan además las constantes térmicas asociadas a los diferentes PVA de ambas especies que pueden ser utilizadas para diseñar con mayor precisión campañas de trampeo, muestreo o monitorización de las poblaciones.

ABSTRACT

The *dehesa* is a silvopastoral system in the Iberian Peninsula of high economic and ecological value which, due to the great richness and diversity of its flora and fauna, has been recognized as protected habitat in the EEC directive (CD 92/43/EEC of 21 May 1992) and listed among the top 34 biodiversity hotspots. One of the most serious challenges faced by the *dehesa* system during the last decades is the so-called “*La seca*” or oak-decline. Among other factors, current decline in the *Quercus* Mediterranean woodlands is due to three xylophage cerambycids: *Cerambyx welensii* Küster, *C. cerdo* L. and *Prinobius myardi* Musant. The xylophagous cerambycids of the *Cerambyx* group find themselves in a different position. The *C. cerdo* appears in Annex II in the Berne Convention as a protected species, where it is catalogued as a “species of EC interest” and its preservation linked with “the establishment of a consistent network of special areas of conservation”. This protected status is also found in the corresponding transposition into national law: Annex II in the Real Decreto 1193/1998. Likewise, the International Union for the Conservation of Nature (IUCN, 1996) classifies the *C. cerdo* as a vulnerable species. Nevertheless, the main borer beetles in the *dehesas* of western Andalusia are *C. welensii* and *P. myardi*. The latter is practically unknown and both have no conservation status. Knowledge about the biology and behavioral patterns of these two species is irregular and imprecise.

I have designed a Capture-Mark-Recapture sampling procedure for this Dissertation Thesis as the populations under study are open. Chapter 2 contains a detailed description of the research design and methodology for the sampling procedure. I undertook fieldwork during May, June, July and August in the years 2002-2009, collecting data samples from 4099 individuals: 3480 *C. welensii* and 619 *P. myardi*. By means of binary coding, I reconstructed the life histories for each of the cited individuals. In this respect, I made use of the Jolly-Seber (JS), Cormack-Jolly-Seber (CJS) and Time Since Marked (TSM) population model types as these models best explain the behavior of species. By means of the POPAN formulation, I calculated the following population parameters: survival rate (Φ), recapture (p), proportions of transient present in the sample (τ), proportions of transient present in the overall population and population size (N).

I have made use of the Degree Days Phenology Model (DD) in order to delve into the relationship between the species under analysis and their environment. More specifically, I aimed for establishing the correlation between temperature and insect development. In this Dissertation Thesis, I propose a method that is based on DD models and determines the influence of ambient temperature for the flight period of the *C. welensii* and *P. myardi* species. The method hereby proposed is iterative and consists in the repetition of the estimation procedure readjusting the input variables (initial date and minimum and maximum development threshold) until we have smallest root mean square error (RMSE). Once obtained the cited variables, I proceed to calculate the thermal constants for cumulative percentage of emergence (CPE) 1-99% at 10% intervals.

Chapters 3 and 4 show how the TSM population model selected and the scrutiny of the estimated variables (Φ , p , τ , T & N) prove the existence of two individual groups among the populations of *C. welensii* and *P. myardi* that develop differing vital strategies. In the case of the *C. welensii* population, their vital strategy involves both male and female individuals. I also prove that one of the species is much commoner than the other in our fieldwork area and that each species shows distinctive behavioral patterns.

As regards the phenology model here adopted, I prove its utility and also validate the DD-based variables proposed: initial date and minimum and maximum development threshold. Finally, I also provide the thermal constants for the corresponding PVA in the two cited species as these may produce more accurate trapping, sampling and monitoring campaigns concerning the populations involved in the near future.



INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

La Dehesa y su problemática fitosanitaria

Entre los bosques de *Quercus* que se localizan en la región mediterránea, destacan como más representativos los que presentan una estructura muy abierta, consecuencia de la actividad que de forma tradicional ha venido realizando el hombre sobre el bosque mediterráneo originario. Este tipo de formaciones vegetales recibe el nombre “dehesa”. Existen numerosas definiciones de dehesa (Fernández y Porras, 1881; Campos, 1992; San Miguel, 1994), pero nos parece ilustrativa la aportada por Blanco et al. (2001). Para estos autores una dehesa es un sistema agrosilvopastoral de uso múltiple, si bien éste es fundamentalmente ganadero extensivo, con un paisaje heterogéneo donde destaca la existencia de un arbolado disperso. La relación del hombre con estos ecosistemas ha sido y es muy estrecha y dinámica, de acuerdo a los cambios sufridos por la sociedad de maneta que se han ido incorporando nuevos usos, tales como la utilización de las dehesas con fines turísticos, y se han ido abandonando otros como la obtención de leña (Marín-Pageo, 2011).

Según Vicente (2013) la intervención humana sobre el ecosistema original ha sido tan equilibrada que ha permitido la persistencia de especies autóctonas al tiempo que se han obtenido rendimientos económicos como consecuencia del aprovechamiento agrícola y ganadero. El equilibrio económico del sistema es, sin embargo, muy frágil y cualquier crisis agropecuaria de precios (Pérez-Díaz 1993 en Plieniner y Schaar, 2002; Díaz et al., 1997) o cualquier episodio catastrófico, como el efecto de las plagas forestales, pueden comprometer seriamente su subsistencia.

Los sistemas adehesados constituyen en la Península Ibérica el modelo más representativo de explotaciones extensivas en el ámbito mediterráneo (Navarro, 2011). Ocupan entre 3,5 y 4 millones de hectáreas entre España y Portugal, de los cuales 0,7 millones están en Andalucía (principalmente en las provincias de Córdoba, Sevilla, Huelva y Cádiz) (Alaejos, 2001).

Pero el principal valor de la dehesa reside en que no se trata solamente de un sistema productivo, sino que también es un ecosistema con una importante diversidad biológica y, por consiguiente, de gran valor ambiental (San Miguel, 2006). Según Díaz et al. (2006) la biodiversidad biológica de los sistemas adehesados es sensiblemente mayor que la de otros sistemas de las zonas templadas; en este sentido se ha considerado que los pastizales adehesados tienen la mayor biodiversidad de la zona templada, además de ser una de las formaciones vegetales con mayor diversidad florística del planeta (García y Yoldi, 1987; Vicente, 2011).

Por ello, la dehesa aparece como un ejemplo modélico de sistema agrario de Alto Valor Natural (AVN) (WWF-Adena 2006). Estos sistemas AVN constituyen una pieza clave del Plan de Acción sobre la Biodiversidad de la UE y de la Estrategia Sobre la Diversidad Biológica y Paisajística del Consejo de Europa, y figuran entre las prioridades para el Eje 2 del nuevo Reglamento de Desarrollo Rural (FEADER). El Eje 2 consta de medidas destinadas a proteger y mejorar los recursos naturales así como a *“preservar los sistemas agrarios y forestales tradicionales de gran valor medioambiental (...)”*.

Todo lo anterior ha llevado a que la dehesa sea considerada un hábitat de interés comunitario (CD 92/43/EEC of 21 May 1992) y a su inclusión dentro de los 34 *hotspot* del planeta, por la enorme diversidad de flora y fauna que encierra (Médail y Quézel 1997, Cuttelod et al., 2008), lo que le ha valido un apoyo financiero específico de cara a fomentar el aprovechamiento respetuoso de sus productos como sistema agroforestal singular (EAFRD, 2004).

Pero aunque hay autores que aseguran que la dehesa goza de buena salud y estabilidad ecológica a corto plazo (Vicente, 2011), durante las últimas décadas estos sistemas han sufrido un deterioro económico y ecológico muy importante. Los principales factores que pueden poner en peligro la continuidad de la dehesa son: excesivo laboreo, que favorece la erosión del suelo y la pérdida de agua; sobrepastoreo, con iguales consecuencias; disminución del grado de cobertura de las copas de los árboles; envejecimiento por falta de regeneración; invasión de matorral por abandono de pastos; reducción de la diversidad vegetal; desaparición de arbolado por enfermedad, caída o corta; podas muy agresivas que se traducen en heridas abiertas y

debilitamiento del arbolado; proliferación de plagas y enfermedades (Fernández-Rebollo, 2006; Navarro, 2011; Marín-Pageo, 2011).

El monte mediterráneo, y las dehesas como una manifestación cultural del mismo, es uno de los sistemas más amenazados por el cambio climático. Los cambios climáticos previstos apuntan hacia un aumento de las temperaturas, disminución de las precipitaciones así como al incremento de la duración y frecuencia de los períodos de sequía (Jentsch et al., 2007; Allen et al., 2010; IPCC, 2013).

Desde el punto de vista fitosanitario las dehesas se encuentran sometidas a cuatro tipos de problemas (López y Sánchez, 2011): la acción de los insectos defoliadores; la incidencia de agentes con actividad cortical; el efecto de agentes abióticos, como pueden ser las alteraciones climáticas o edáficas; y desde hace más de dos décadas un proceso denominado Seca o decaimiento de los *Quercus*.

Bajo denominación de “Seca” se albergan numerosos síntomas inespecíficos tales como defoliación, puntisecado de ramillos, necrosis de raíces, aparición de brotes adventicios y muerte del arbolado (Sánchez et al., 2000a). En este proceso intervienen como factores desencadenantes o agravantes varios agentes como las condiciones climatológicas (Navarro-Cerrillo y Fernández, 2000), la presencia de hongos patógenos, entre los que destaca *Phytophthora cinnamomi* (Tuset et al., 1996; Sánchez et al., 2000b), y de insectos perforadores como especies del grupo *Cerambyx* (Naveiro y Morcuende, 1994; Navarro, 2004). El papel que desempeñan los insectos perforadores, principalmente los xilófagos, es complejo; si bien en un principio se les identificó como uno de los agentes desencadenantes de la Seca, actualmente se considera que su intervención en el proceso es indirecta. El daño que causan los grandes perforadores se localiza tanto en ramas como en tronco e incluso puede aparecer también en las raíces. En ciertos árboles el daño está localizado y se extiende a partir de algunas ramas, mientras que en otros árboles esto mismo ocurre en el tronco (López-Pantoja et al., 2003). Existe el riesgo añadido del papel de los insectos como dispersores de propágulos de patógenos (Martín et al., 2005); la red de galerías puede ser la vía en la que se instalan éstos y a través de la que se propagan. En ambos casos la acción de los insectos xilófagos va asociada a la predisposición del arbolado, según su vigor o la incidencia de enfermedades (Sallé et al., 2014), y suele desembocar en la pérdida de parte de

su biomasa en forma de ramas caídas como consecuencia de los problemas biomecánicos que acarrearán las perforaciones, e incluso la muerte de los pies. Estos daños producen una pérdida de Fracción de Cubierta no sólo referida a árboles viejos sino también a árboles jóvenes (Naveiro et al., 1999; Martín et al., 2005; Torres-Vila et al., 2012).

El estado de conocimiento actual permite asegurar que el proceso de decaimiento o Seca no tiene una causa común, y que, si bien es cierto que en ciertas ocasiones este proceso ha sido desencadenado por ciertos factores y potenciado por otros, tampoco se puede atribuir a la suma de estos factores todas las situaciones que se han clasificado como “Seca”. Es importante diferenciar entre situaciones en que el estado sanitario del arbolado es consecuencia de alguna patología o situación de plaga y situaciones en las que se presente un decaimiento forestal, entendido éste como una enfermedad de etiología compleja, con múltiples factores que pueden variar con el tiempo y con la zona geográfica (Navarro et al., 2004). La consecuencia de no diagnosticar con precisión las causas de las deficiencias fitosanitarias que puedan presentarse en las formaciones de *Quercus* se puede traducir en inoperatividad ante la magnitud y la complejidad de la situación, y en incertidumbre sobre las medidas a emplear para paliarla (López y Sánchez, 2011).

Como consecuencia de los efectos del cambio climático, tanto la biología como la ecología de los insectos que pueden dar lugar a una situación de plaga sufrirán cambios importantes, y probablemente su importancia ecológica y económica crecerá en el futuro (Sallé et al., 2014), lo cual puede suponer un problema para las formaciones dominadas por *Q. ilex* y *Q. suber* que requiere una atención particular (Correia et al., 2014).

Breve reseña histórica de la lucha contra las plagas forestales

La competición por el alimento que tiene lugar entre el ser humano y el resto de las especies con las que comparte ecosistema, se intensificó cuando 10.000 a 16.000 años atrás se comenzaron a cultivar las plantas y a domesticar los animales, lo que supuso el inicio de la agricultura. Desde entonces hasta el momento actual el control de las poblaciones de insectos ha sido una preocupación constante.

El uso razonado de los pesticidas data de varios siglos atrás (unos 2.500 años antes de cristo), cuando los sumerios utilizaban el azufre para el control de ácaros e insectos (Fishel, 2013). También está acreditado el uso de distintos compuestos derivados de las plantas para el control de insectos por los antiguos egipcios, y hace 2.000 años Plinio consideraba el arsénico y el aceite de oliva como pesticidas (Thacker, 2002).

Unos 300 años después de cristo se utilizaba el control biológico en los huertos de cítricos de China (utilización de hormigas para reducir insectos indeseados) e identifican la relación que hay entre las condiciones meteorológicas y los eventos que suceden de forma periódica en los cultivos (fenología) (Bird, 2003). Determinan el momento de la siembra para intentar evitar ataques de insectos.

El control de plagas comienza a transformarse de forma significativa, a partir del siglo XVI cuando comenzó la industrialización en Europa y empezaron a desarrollarse nuevas maquinarias y nuevas formas de trabajar los metales. Estos nuevos procesos industriales estaban unidos a otra concepción de la naturaleza, y el ser humano aprendió a manipular los procesos naturales de una forma más eficiente, especialmente aquellos vinculados con aprovechamientos de recursos energéticos (Perkins, 2002). Hasta este momento, los primeros agricultores más que controlar las poblaciones de insectos, cohabitaban con ellos. Había suficiente para el consumo humano y para el resto de las especies.

Otro hecho significativo fue la publicación Reaumur en 1730 sobre la importancia que la suma de temperatura ejercía en la fenología de los insectos (hoy en día conocemos este concepto como grados-día), y la constatación de la existencia de cierta resistencia de las plantas a los insectos (McMaslter y Wilhelm, 1997).

A principios del siglo XIX, como consecuencia del aumento en las importaciones y exportaciones, empezaron a aparecer las primeras erupciones de plagas introducidas, despertándose un interés cada vez más creciente por el control de plagas. En la segunda mitad del siglo aparecieron también los primeros compuestos inorgánicos con espectaculares propiedades insecticidas y fungicidas. Destacan dos: el “caldo bordelés” en 1850 (una mezcla de cobre y cal), al que se le considera el punto de partida de los fungicidas modernos, y el “verde París” en 1865 (acetoarseniato cúprico), considerado el primer insecticida sintético.

En 1939 comienza lo que podríamos llamar la “*Etapa de los productos orgánicos de síntesis*” (Carrero, 1996), cuando Langer, Martín y Müller descubren la acción insecticida del DDT, sintetizado 50 años antes por Zeidler. La aparición del DDT supuso un cambio en los tratamientos contra plagas. La primera aplicación de este insecticida fue en el campo de la sanidad humana. Se pretendía erradicar enfermedades como el tifus exantemático (transmitido por los piojos) o el paludismo (transmitido por los mosquitos). La extensión a aplicaciones en sanidad vegetal y sanidad forestal fue rápida. A este primer insecticida de síntesis le siguieron muchos otros, pero siempre con el objetivo de la erradicación como principio fundamental en los tratamientos contra plagas. Es importante resaltar este hecho: hasta la segunda mitad del siglo XX, el objetivo de la lucha contra los insectos era la eliminación total de las especies que constituían plagas (Benassy, 1977).

Esta etapa se caracteriza, por tanto, por un aumento notabilísimo de la farmacopea vegetal, relegándose al olvido términos como bioecología, lucha biológica, agrobiocenosis, etc., y se ponen de moda los calendarios de tratamientos agrícolas (Carrero, 1996)

El uso indiscriminado de este tipo de productos, trajo como consecuencia la aparición de efectos tan perjudiciales o más que las propias plagas que se trataba de combatir. En tan solo 20 años comenzaron a hacerse evidentes fenómenos como el resurgimiento de la plaga por destrucción de la fauna auxiliar; brotes de plagas secundarias, por modificación en el ecosistema; aparición de fenómenos de resistencia a pesticidas; presencia de residuos tóxicos en los productos cosechados y contaminación del medio ambiente por

incorporación a las cadenas tróficas de los productos químicos (Biomagnificación) (Benassy, 1977; Romanik et al., 1992).

Fueron varios los trabajos que sirvieron para modificar la política en el uso de insecticidas y de protección ambiental. De entre todos ellos destacan dos: el primero fue el artículo “The Integrated Control Concept”, publicado en 1959 por Stern, Smith, Van der Bosch y Hagen, en el que se aporta la primera definición de Control Integrado de Plagas. De afirmaciones como *“cualquiera que sea la razón de nuestros crecientes problemas plagas, está empezando a ser cada vez más evidente que un enfoque integrado, utilizando tanto control químico como biológico, debe desarrollarse en muchos de nuestros problemas de plagas si hemos de rectificar los errores del pasado y evitar otros similares en el futuro.”*, se puede deducir que apuestan por una concepción más integradora del medio, en la que las plagas dejan de ser *“el enemigo a erradicar”*, para pasar a ser una parte más del ecosistema

El segundo fue el libro de Rachel Carson “Silent Spring”, publicado en 1961. Párrafos como el siguiente impactaron con fuerza en la opinión pública:

“Los seres humanos ahora están sometidos al contacto con productos químicos peligrosos, desde el momento de la concepción hasta la muerte. En menos de dos décadas de su uso, los plaguicidas sintéticos se han distribuido tan a fondo en todo el mundo animado e inanimado que se dan prácticamente en todas partes”.

capítulo 3: “Elixirs of Death”

La reacción a estos trabajos (especialmente al segundo), se materializa finalmente en cambios de política pública. En 1970 se crea la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos (EPA), con jurisdicción sobre el registro y la regulación de plaguicidas. En 1973 la EPA prohíbe el uso del DDT. En la década de los 70 el USDA (United States Department of Agriculture) crea programas de Manejo Integrado de Plagas (IPM) a nivel nacional desde universidades públicas especializadas en agricultura, mecánica e ingeniería (Land-Grant Universities), acompañados de Programas de Educación sobre Pesticidas.

En España esta corriente se empieza a materializar con la creación en 1973 de la Red de Alertas Nacional, que consta de una Estación de Avisos en cada provincia. Con esta medida empieza a desarrollarse la tecnificación de los

servicios de plagas, se impulsa la transferencia de tecnología y se potencia la lucha dirigida (entendida ésta como una utilización adecuada de los productos fitosanitarios).

La Orden Ministerial de 26 de julio de 1983 por la que se establecen actuaciones de promoción de las Agrupaciones para el Tratamiento Integrado de Agricultura (ATRIAS) contra las plagas de los diferentes cultivos, supuso un paso más hacia la Lucha Integrada. Los principales objetivos de estas agrupaciones son el *“estudio de la fenología de los cultivos, bioecología de sus plagas y sus umbrales de tratamiento, así como los métodos de tratamientos químicos, biológicos y culturales para el ecosistema agrario, teniendo en cuenta los sistemas y técnica de cultivo locales”*.

En Andalucía hay cinco ATRIAS sobre dehesas que gestionan un total de 74.174,89 ha. En la tabla 1 se detalla el número de ATRIAS por provincia. Es destacable que no haya ninguna en Córdoba y Sevilla, siendo éstas las provincias andaluzas con mayor superficie de dehesa.

Tabla 1: Distribución provincial de ATRIAS en Andalucía

	Nº ATRIAS	Superficie (ha)	Productores
Cádiz	2	11.597,42	83
Huelva	2	12.776,72	45
Málaga	1	5.480,75	10

Fuente: Junta de Andalucía 2015

La Directiva 2009/128/CE del Parlamento Europeo y del Consejo de 21 de octubre de 2009, por la que se establece el marco de la actuación comunitaria para conseguir un uso sostenible de los plaguicidas, propone, entre otros aspectos, que la aplicación de los principios generales del manejo integrado de plagas sea obligatoria para todos los productores europeos a partir del 1 de enero de 2014.

En la actualidad el Real Decreto 1311/2012, de 14 de septiembre, en el que se establece el marco de actuación para conseguir un uso sostenible de los productos fitosanitarios, es el que incluye la obligatoriedad de poner en marcha planes de manejo integrado en todas aquellas zonas que puedan ser objeto de un tratamiento fitosanitario. En este sentido el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA) ha elaborado el Plan de

Acción Nacional (PAN), que fue aprobado mediante la Orden AAA/2809/2012 (BOE de 29/12/2012). Entre los objetivos específicos del Plan de Acción Nacional se encuentra el fomento de la Gestión Integrada de Plagas para conseguir un uso racional de los productos fitosanitarios. Asimismo condiciona el empleo de productos fitosanitarios a aquellas zonas que dispongan de un asesor técnico, que será el encargado de redactar un plan de tratamiento, en el que se justifique la decisión tomada de acuerdo a los principios básicos de la Gestión Integrada de Plagas. En este sentido las ATRIAS, constituyen una estructura inmejorable para cumplir con los requerimientos legales.

El Manejo Integrado de Plagas como herramienta de gestión de poblaciones de insectos

La teoría, el concepto y la metodología del Manejo Integrado de Plagas (MIP) han evolucionado desde que la plantearan por primera vez Ser, Smith, Van der Bosch y Hagen (1959). Las definiciones más completas incluyen cuatro aspectos fundamentales (Stark, 1980; Coulson y Witter, 1990):

- 1.-Los fundamentos del MIP tienen como base los principios de la ecología.
- 2.-La metodología implica una combinación de tácticas (conjunto de técnicas) que tienen como propósito suprimir o prevenir el crecimiento de la población. En conjunto, varias tácticas constituyen una estrategia para regular la distribución y abundancia de la población. En algunos casos se puede aplicar más de una estrategia.
- 3.-El objetivo funcional es reducir o mantener a niveles tolerables las poblaciones de insectos. Para determinar los niveles tolerables se utilizan los valores económicos, ecológicos y sociales del monte (o montes), sobre el que se aplica el MIP.
- 4.-El MIP es un componente del manejo total de los recursos forestales.

Todas estas premisas se recogen en la definición de MIP dada por Waters (1974) (en Coulson y Witter, 1990):

“...el manejo integrado de plagas consiste en mantener a niveles tolerables los agentes destructores, incluyendo insectos, mediante el uso planificado de tácticas y estrategias preventivas, supresoras o reguladoras que sean ecológica y económicamente eficientes además de socialmente aceptables. Está implícito el hecho de que las acciones que se tomen estén completamente integradas en el proceso total de manejo del recurso (tanto en la planificación como en la operación). Por lo tanto, el manejo de plagas debe ajustarse como mínimo al lapso de tiempo de vida de árboles cultivados y a un lapso mayor cuando así lo requiera la perspectiva de planificación del recurso”.

Para poner en práctica un modelo de MIP, ha de combinarse, por tanto, la potenciación de los factores naturales que pueden ayudar a controlar la situación de plaga, con la utilización de plaguicidas de síntesis química, elegidos y aplicados bajo normas estrictas con objeto de que el equilibrio ecológico natural se perturbe mínimamente.

Concretar un Plan de Manejo Integrado (PMI) para una especie (o grupo de especies) determinada/s requiere tener un profundo conocimiento del medio en el que se pretende aplicar. Particularmente importante es hacer un buen diagnóstico del agente, así como el conocimiento de su ciclo biológico y de las relaciones que tiene con el medio en el que se desarrolla, en especial con su complejo de parásitos y predadores. Otros dos aspectos básicos que hay que tener bien definidos antes de implantar un PMI son el conocimiento preciso del nivel cuantitativo de la población de plaga en cada momento y de las técnicas de control disponibles y sus efectos sobre el resto de los elementos del ecosistema (Pérez-Laorga, 1995).

De acuerdo con todo lo anterior el desarrollo e implantación de un Plan de Manejo Integrado, se estructura en cuatro fases o etapas:

FASE I: Diagnóstico. Consiste en la identificación de la especie o especies que pueden desencadenar una situación de plaga y en el conocimiento de su biología, complejo parasitario e interacciones con el medio.

FASE II: Monitorización. En esta fase hay que estimar parámetros poblacionales que ayuden a fijar los umbrales de actuación. Entre estos

parámetros destacan la estimación de la densidad o tamaño de la población y la evaluación de los daños producidos.

FASE III: **Toma de decisiones.** A partir del conocimiento de las técnicas de control de plagas y del efecto que producen sobre las poblaciones que se quieren controlar, así como sobre el resto de los componentes del ecosistema, se diseñan las estrategias más apropiadas para reducir el tamaño poblacional hasta niveles aceptables.

FASE IV: **Evaluación de impacto.** Una vez ejecutadas las estrategias se procede al análisis de los resultados obtenidos, con el fin de poder evaluar la eficacia de las actuaciones. Así mismo se diseñará un plan de seguimiento de las poblaciones.

Entre los distintos organismos que pueden causar situaciones de plaga en el arbolado de la dehesa, muchos no revisten en condiciones normales excesiva gravedad; pero el hecho de que se presenten con relativa frecuencia en nuestros montes hace conveniente su conocimiento así como la estimación de la peligrosidad potencial de su acción. Otros organismos son, en cambio, muy peligrosos con independencia de su frecuencia de aparición. La bibliografía sobre algunos de estos agentes puede ser relativamente extensa, como es el caso de los insectos defoliadores e incluso de los insectos carpófagos; pero respecto a otros organismos la información es escasa, como es el caso de los cerambícidos xilófagos, o los bupréstidos del género *Coraebus*.

Tal vez sea esa la razón por la que en Andalucía está vigente un Plan de Manejo Integrado contra *Lymantria dispar* L. desde 2003, y están en desarrollo sendos planes para el complejo defoliador de encina y alcornoque (que incluye a *Totrix viridana* L, *Malacosoma neustria* L y *Euproctis chrysorrhoea* L), así como para insectos perforadores de fruto (*Curculio elephas* Gyllenhad, *Cydia* spp., *Pammene fasciana* L.).

Los cerambícidos xilófagos del “Grupo *Cerambyx*” se encuentran en diferente situación. La especie *Cerambyx cerdo* L. figura como estrictamente protegida en el anexo II del Convenio de Berna. También queda catalogada como “*especie de interés comunitario, para cuya conservación es necesario designar zonas especiales de conservación*” en el anexo II de la “Directiva de Hábitats” (Directiva 97/62/CE);

y del mismo modo queda recogida en el anexo II del Real Decreto 1193/1998, que transpone al ordenamiento jurídico español la citada Directiva, Pero en el catálogo español de especies amenazadas (Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas.) ya aparece sin categoría de amenaza. Por último la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza considera a *C. cerdo* como especie vulnerable (IUCN, 1996), aunque en atlas y el libro rojo de los artrópodos españoles, esta especie aparece como de preocupación menor (Verdú et.al., 2001).

Este contexto normativo impide o dificulta la utilización de productos fitosanitarios o cualquier otra actuación que pueda mermar la población de esta especie. Pero junto a ella existen, a veces cohabitando en las mismas zonas, otras dos especies (*Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius myardi* Mulsant) que carecen de estatus de conservación por lo que, en caso de ser necesario, podrían ser objeto de actuaciones puntuales para el control de sus poblaciones. El principal problema es que en la actualidad se desconoce la distribución de las tres especies en Andalucía, así como el tamaño de sus poblaciones y la contribución real de cada una de las especies a los daños presentes en la vegetación

Tanto las directrices políticas europeas en materia de desarrollo rural como las nacionales, más específicamente orientadas al ámbito de la dehesa, consideran prioritarias las líneas de investigación estrechamente vinculadas a las demandas de los agentes del sector y facilitadoras de la difusión y transferencia hacia ellos de los resultados del desarrollo científico. Una concreción de la aplicación de estos conceptos, demandada con insistencia tanto desde el punto de vista socioeconómico (sector afectado) como político (Comisión del Senado español), la constituye la investigación contra plagas de la dehesa en el contexto de control integrado, y en particular la debida al cerambícido xilófago *C. welensii*. Esta especie se considera en la actualidad una de las amenazas más fuertes para la pervivencia del arbolado en el sureste peninsular (López-Pantoja et al., 2008; Torres-Vila et al., 2013). Recientes datos obtenidos por la Universidad de Huelva (Domínguez et al., 2010), mostraron signos evidentes de daño por grandes cerambícidos en un 11% de un total de 20.000 árboles ubicados en 103 parcelas repartidas por toda la geografía andaluza; tres de las

especies (*C. welensii* y en menor medida *P. myardi* y *C. cerdo*) fueron detectadas en el 58% de las parcelas prospectadas. En Extremadura se ha cifrado la afección de pies de *Q. suber* por *C. welensii* en un 34 % del arbolado analizado (Vicente, 2013).

Estos datos refrendan y agudizan lo apuntado ya por Navarro et al., (2005) respecto a los muestreos realizados dentro de la red de seguimiento de daños sobre ecosistemas forestales de Andalucía (red SEDA), donde la afección por grandes cerambícidos perforadores se situaba en el tercer nivel de relevancia en cuanto a daños por agentes de origen biótico (44 % de los puntos de la red sobre formaciones de *Quercus* spp. afectados, con nivel de abundancia “media” de estos perforadores). Estos efectos son más pronunciados en el sector occidental andaluz, donde los daños causados por estos insectos constituyen probablemente una de las causas de la elevada mortalidad del arbolado que se viene registrando en la última década. Sirva como ejemplo la mortalidad media estimada en 2,6 pies/ha en cinco años, en 35.537 ha de dehesa analizadas en la provincia de Huelva estimada por Carrasco et. al. (2009).

La gravedad de esta situación la ha reflejado muy recientemente el *Informe de la Ponencia de Estudio Sobre la Protección del Ecosistema de la Dehesa*, realizado por la Comisión de Medio Ambiente, Agricultura y Pesca del Senado y aprobado por el pleno en enero de 2011, al reconocer como uno de los motivos de “[...] alarma justificada [...] que pudiera poner en peligro amplias zonas adehesadas del entorno mediterráneo [...] el *Cerambyx* [...]”, y se apunta como objetivo en relación con los cuidados y regeneración de la arboleda: “...el control de las plagas...”.

De todo lo anterior se deduce la necesidad de desarrollar un Plan de Manejo Integrado contra los cerambícidos xilófagos de la dehesa. Para conseguir esto es imprescindible profundizar en el conocimiento de la biología de los insectos implicados, así como de los niveles poblacionales en relación con el grado de afección que provocan al arbolado. Sobre esto último, existen algunas propuestas preliminares que tratan de ahondar en la caracterización del arbolado dañado y en la catalogación de los niveles de infestación de las formaciones arbóreas (López-Pantoja et al., 2004; Fan et al., 2008; González et al., 2000). De cara a la evaluación de muchas características poblacionales (sex ratio, tamaño efectivo de población, etc.) de especies con un estado larvario oculto en el interior del tronco del hospedador (como es el caso de las especies

objeto de estudio), sólo cabe trabajar sobre el estado adulto. Cuando los adultos son fáciles de capturar y marcar, como es el caso para los insectos del Grupo *Cerambyx*, el método de Captura-Marcaje-Recaptura resulta el más idóneo para tales propósitos (Amstrup et al., 2005). Este método ha sido usado para estudiar especies saproxílicas como *Ips typographus* L. (Weslien and Lindelow, 1989) y de grandes cerambícidos como *Semanotus japonicus* Lacordaire y *Monocamus alternatus* Hope (Shibata, 1986a y 1986b; Torres-Vila et al., 2013).

Los modelos fenológicos (como son los modelos grados-día) forman parte de las herramientas que pueden utilizarse dentro de un plan de manejo integrado de plagas (PMI). Son particularmente útiles para predecir el inicio de la infección; para planificar y desarrollar los programas de control (biológico o químico), para que coincidan con los períodos de mayor susceptibilidad de la especie que se quiere controlar; para determinar los periodos de instalación de trampas de captura masiva de acuerdo con la biología de la especie; y para reducir los costes (mano de obra y medios) utilizados en el muestro de las poblaciones. Por otra parte el conocimiento preciso, y con cierta anticipación, de las fases de desarrollo de los insectos resulta útil de cara al desarrollo de estudios científicos que tengan por objeto avanzar en el conocimiento de la fenología y los patrones biológicos y de comportamiento (cópulas, puestas, selección del huésped, etc.) de las especies. La utilización de los modelos fenológicos basados en la temperatura está muy extendida en el campo agrícola, aunque no ocurre lo mismo en el control de plagas forestales. Son numerosas las especies en las que tales herramientas condicionan los tratamientos fitosanitarios en cultivos. Sirvan como ejemplo *Lygus hesperus* Hahn (Hemiptera: Miridae) (plaga de las fresas); *Anarsia lineatella* L. (melocotón) (Lepidoptera: Gelechiidae), plaga del melocotón y los almendros; o *Naupactus (Asynonychus) godmani* (Crotch) (Coleoptera: Curculionidae) plaga en los cítricos (UC IPM, 2015). El uso de estos modelos en el campo de las plagas forestales es muy pequeño. Se tiene referencia de *Xanthogaleruca luteola* Müller (Coleoptera: Chrysomelidae) (Dahlsten et al., 1998) y de *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) (UC IPM, 2015).

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es profundizar en el conocimiento de la biología de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius myardi* Mulsant, principales cerambícidos xilófagos de encina y alcornoque en el suroeste de la Península Ibérica, con el fin de facilitar el diseño y posterior implantación de un Plan de manejo Integrado para las poblaciones de los cerambícidos xilófagos en las dehesas.

Para alcanzar dicho objetivo general se han planteado una serie de objetivos específicos:

- 1.- Determinar los modelos poblacionales que mejor ajusten el comportamiento de *C.welensii* y *P.myardi*.
- 2.- Caracterizar la población de *C.welensii* y de *P.myardi* con parámetros que permitan detectar y analizar diferencias en la historia vital entre grupos de individuos de la especie.
- 3.- Establecer una metodología que haga posible determinar la influencia de la temperatura en la emergencia de los adultos de *C.welensii* y de *P.myardi*.
- 4.- Calcular las constantes térmicas asociadas al período de vuelo de *C.welensii* y de *P.myardi*.

ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE TESIS

La presente tesis se presenta como compendio de tres artículos. Dos de ellos publicados en revistas indexadas según el criterio del Journal Citation Report en los años 2008 y 2011 y el tercero aceptado en octubre de 2015 para su publicación estos artículos son:

López-Pantoja G., Domínguez L. y Sánchez-Osorio I. 2008. Mark-recapture estimates of the survival and recapture rates of *Cerambyx Welensii* Küster (Coleoptera Cerambycidae) in a cork oak dehesa in Huelva (Spain). *Central European Journal of Biology*. **3(4)**, 431–441.

Factor impacto: 0,662 (Q3)

López-Pantoja G., Domínguez L. y Sánchez-Osorio I. 2011. Analysis of *Prinobius myardi* Mulsant population dynamics in a Mediterranean cork oak stand. *Annales de la Société Entomologique de France*. **47(1–2)**, 260–268.

Factor impacto: 0,537 (Q3)

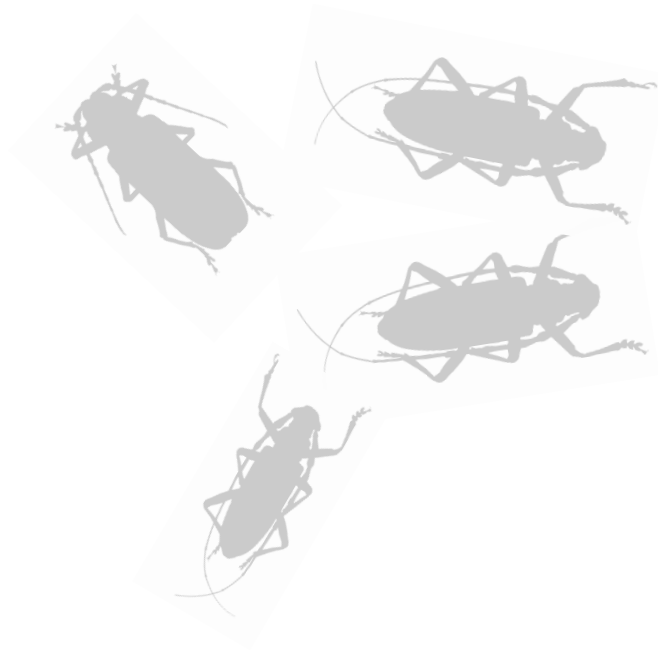
López-Pantoja G., Domínguez L. y Sánchez-Osorio I. 2015. A procedure for calculating the thermal constants associated with the flight period of *Cerambyx welensii* Küster and *Prinobius myardi* Mulsant from field observations *Agricultural and Forest Entomology*. (En prensa)

Factor impacto 2014: 1,818 (Q1)

Aunque esta tesis se presenta como compendio de publicaciones, la estructura de esta memoria se ajusta a la de una tesis tradicional, y en tanto consta de los apartados clásicos de un trabajo de investigación: Introducción y Objetivos (capítulo 1), Material y Métodos (capítulo 2), Resultados (Capítulo 3), Discusión (Capítulo 4), Conclusiones (capítulo 5) y bibliografía (capítulo 6). Finalmente se presentan los artículos publicados y el artículo aceptado en sus respectivos anexos.

La decisión de presentar el trabajo con este formato responde a varias razones:

- 1.- Todos los trabajos se desarrollan bajo el mismo condicionante ecológico, económico y ambiental. En el apartado de Introducción se contextualizan los tres, puesto que los tres forman parte de una concepción general.
- 2.- La metodología de campo que se ha empleado es común para los tres trabajos. En cada uno de los tres artículos presentados se describe dicho trabajo de campo en su correspondiente apartado de material y métodos (como puede apreciarse en los anexos I, II y III), por lo que estructurar la tesis de forma que cada capítulo se correspondiera con un artículo resultaría redundante. Además adoptando el formato elegido se puede profundizar en la descripción de dichos trabajos de campo, ya que en los artículos los requerimientos de las publicaciones limitan mucho la explicación de los mismos.
- 3.- La metodología de procesado de datos en gabinete de los dos primeros trabajos (los correspondientes al cálculo de los parámetros poblacionales), es bastante similar. Por la misma razón que en el punto anterior, su repetición haría menos ágil la lectura de la memoria de tesis.
- 4.- Con la intención de homogeneizar resultados y hacerlos comparables entre las dos especies, se han ampliado las campañas estudiadas para *C.welensii* hasta el año 2008. Además se han ampliado los parámetros poblacionales estimados para ambas especies.
- 5.- La presentación de los resultados de los tres trabajos en el mismo apartado facilita la integración de los mismos y la comprensión de problema de forma conjunta.



MATERIAL Y MÉTODOS

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Este trabajo se ha desarrollado en una parcela de *Quercus suber* L., situada en el Suroeste de España (Almonte, Huelva) (fig. 1). A pesar de encontrarse en el entorno de espacios protegidos de gran biodiversidad (Parques Natural y Nacional de Doñana), la antropización del área ha ocasionado que formaciones boscosas de alcornoques mezclados con encinas que eran relativamente extensas se hayan ido fragmentando en los últimos cincuenta años y rodeándose de zonas de cultivo y terrenos urbanizados, reduciéndose de esta manera su biodiversidad.

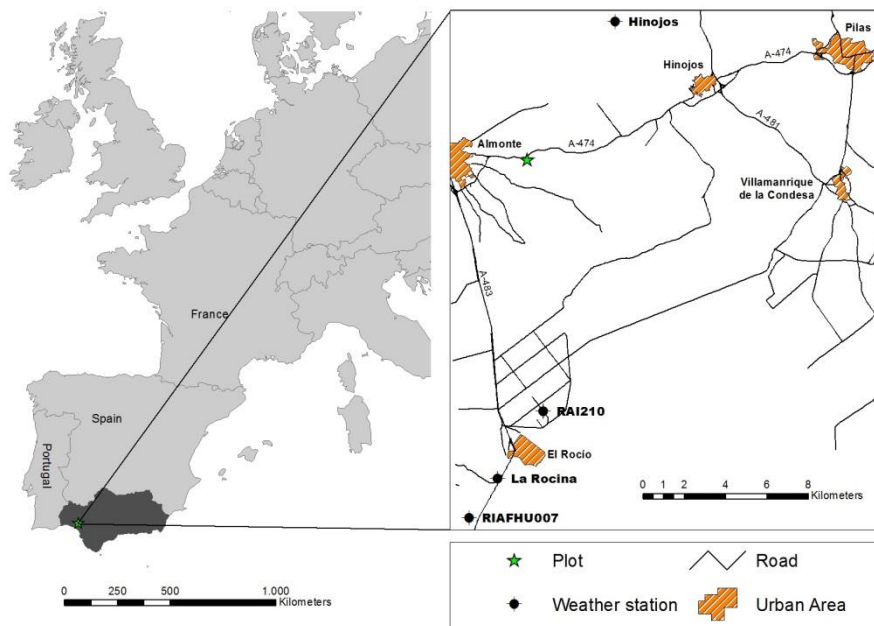


Figura 1 Localización de la finca y de la parcela de muestreo

La parcela donde se ha desarrollado este estudio se encuentra dentro de la finca “Dehesa de San Enrique” que tiene una extensión de 270 ha y está dedicada mayoritariamente al aprovechamiento del corcho, aunque presenta también un aprovechamiento del pasto por parte de una pequeña cabaña de ganado lanar. Anualmente se siembran gramíneas y se laborea el suelo mediante un gradeo superficial completo. El sustrato arbustivo es, por lo tanto, prácticamente

inexistente. Este tipo de labor parece predisponer al arbolado al ataque de cerambícidos xilófagos, como se ha venido observado durante los años que ha durado el trabajo. La maquinaria que se emplea para la realización del gradeo superficial daña las raíces más superficiales e incluso el tronco de los árboles. Las heridas producidas pueden suponer la puerta de entrada de estos insectos, así como de patógenos que contribuyen al debilitamiento de estos.

En el momento en que se realizó el trabajo de campo la finca estaba totalmente rodeada por terrenos de cultivo, estando las formaciones boscosas más cercanas a más de 600 metros. Dentro de ella, la parcela de estudio es una porción rectangular situada al principio de una franja estrecha que se alarga hacia el sur de la finca y presenta como límites físicos o naturales una carretera comarcal al norte. El borde Este ha ido variando a lo largo de los años entre una plantación de girasoles (*Helianthus annuus* L.), diversas plantaciones de cereales y terreno en barbecho; una plantación de higueras (*Ficus carica* L.) limita al oeste (fig. 2).



Figura 2 Dehesa de San Enrique y parcela de muestreo.

La temperatura media mensual durante el período de muestreo para un año tipo, oscila entre 17,9 °C y 24,8 °C y la precipitación nula. La superficie de la parcela es de 2,8 ha (250 m de ancho y 120 m de largo) y constaba de 212 árboles que fueron marcados y georreferenciados, lo que supone una densidad media de unos 75 pies/ha. El 4,39% tiene un diámetro normal menor de 20 cm, 83,9% entre 20 y 60 cm y 11,7% mayor de 60 cm., se trata por tanto de un arbolado viejo y de gran envergadura. La regeneración de la parcela es prácticamente inexistente.

Más de dos tercios de los pies presentan orificios en el tronco característicos de la acción de los perforadores (fig. 3), lo que supone un elevado grado de afección. En general son árboles a los que se les ha extraído el corcho en repetidas ocasiones, aunque aproximadamente un tercio de los mismos aún no habían sido descorchados al inicio de este trabajo. Durante el periodo que ha durado el estudio, se realizó un descorche el verano de 2003 una vez finalizado el trabajo de campo, aunque en las partes limítrofes de la finca coincidió temporalmente con éste. La existencia de heridas en el tronco es una constante no sólo en la parcela de muestreo si no a lo largo de toda la finca, que podrían ser reflejo de una deficiente ejecución de las labores de descorche. En muchas ocasiones estas heridas han evolucionado hasta transformarse en grietas, lo que facilita la colonización del arbolado por parte de los insectos perforadores.

Otra práctica muy común en ésta y otras dehesas es la realización de podas de formación y de mantenimiento (Alejano et. al., 2008), con ellas se persigue aumentar la producción de bellota y se obtiene leña para su posterior comercialización. Sin embargo, estas prácticas son en muchas ocasiones excesivas, lo que implica una merma de la vitalidad del arbolado, y no hay evidencias científicas de que las podas de mantenimiento produzcan un aumento en la producción de bellota (Alejano et. al., 2012). Además, es muy habitual encontrar ramas podadas sin tratar, lo que predispone al arbolado a la entrada de diferentes agentes nocivos, entre los que destacan los cerambícidos xilófagos (fig. 4).



Figura 3: orificios en tronco



Figura 4 Ejemplar *Q.suber* con poda excesiva

Descripción de especies

La familia Cerambycidae se incluye dentro de la superfamilia Chrysomeloidea (Coleoptera, Polyphaga) juntamente con las familias Chrysomelidae, Megalopodidae y Orsodacnidae, siendo una de las que cuenta con mayor número de especies catalogadas -más de 25.000 según Vives (2001), más de 35.000 según Hanks (1999)-. Esta familia engloba 13 subfamilias, de las que siete están representadas en la fauna ibero-balear (Prioninae, Cerambycinae, Spondylinae, Necydalinae, Lepturinae, Vesperinae y Lamiinae), comprendiendo 45 tribus, 107 géneros distintos y un total de 261 especies, entre las cuales 55 son endémicas de nuestra fauna (Vives, 2001).

Los grandes cerambícidos perforadores del leño de encinas y alcornoques se corresponden taxonómicamente con cuatro especies diferentes. Tres de ellas pertenecen a la subfamilia Cerambycinae, tribu Cerambycini; y la cuarta pertenece a la subfamilia Prioninae, tribu Prinobiini. Las especies de la tribu Cerambycini son: *Cerambyx cerdo* L., *C. welensii* Küster (= *C. velutinus* Brull.) y *C. miles* Bonelli. El cuarto representante de la tribu en España -*C. scopoli* Füssly- tiene un tamaño mucho menor, y ha sido citado muy recientemente en Andalucía (Verdugo y Pérez-López 2004). Las tres primeras especies, e incluso *C. scopoli*, presentan morfología y hábitos de comportamiento similares, lo que ha hecho muchas veces difícil su identificación correcta. Por otro lado, la especie *Prinobius myardi* Dejean (= *P. scutellaris* Germar) es la representante de la tribu Prinobiini. Este insecto presenta un aspecto similar -principalmente en los estados inmaduros- y una biología parecida a las anteriores especies, encontrándose con cierta frecuencia en alcornoques.

Aunque los individuos adultos de *P. myardi* se distinguen relativamente bien de los representantes del género *Cerambyx*, tanto por morfología como por comportamiento, la distinción de las cuatro del género *Cerambyx* plantea más dificultades.

Los caracteres diferenciadores de *C. miles* y *C. scopoli* los hacen fácilmente distinguibles de *C. cerdo* y *C. welensii*. Pero la distinción entre las dos últimas especies es más ambigua, porque la mayor parte de caracteres son susceptibles

de interpretación subjetiva. A esta confusión puede contribuir, además, la variabilidad morfológica que pueden presentar estas especies.

Un aspecto interesante respecto a la repercusión fitosanitaria de este grupo de insectos, es la consideración de cuáles son las principales especies implicadas en los daños sobre el arbolado. La tradicional consideración de *C. cerdo* como principal gran xilófago de árboles del género *Quercus* (Romanyk et al., 1992; Moral, 1994; Liñán, 1998) merece, con bastante certeza, una revisión pormenorizada con base en las similitudes aludidas.

Las especies del género *Cerambyx* y *Prinobius myardi* muestran similitudes desde el punto de vista morfológico (las larvas y las pupas de las distintas especies son prácticamente idénticas); desde el punto de vista de la tipología de los daños que producen (presencia de serrín, orificios de emergencia, galerías larvianas, etc.); y desde el punto de vista de la biología, todas son especies simpátricas y con ciclos biológicos solapados. Todo lo anterior se ha traducido en una gran dificultad para atribuir a especie su papel en la pérdida de vigor, e incluso la muerte, del arbolado de nuestros encinares y alcornocales.

La identificación por nuestra parte de más de 600 adultos de *Cerambyx* spp. Entre otoño de 2001 y otoño de 2002, procedentes de diversos puntos geográficos, principalmente de dos alcornocales en San Bartolomé de la Torre y Almonte (Huelva), pero también de diversos términos municipales extremeños (Alburquerque, Cheles, Monesterio, Jerez de los Caballeros, Coria y Mérida), reveló que todos ellos pertenecían a la especie *C. welensii*. Durante los años 2003 y 2004 se han identificado ejemplares procedentes de diversos puntos de la provincia de Huelva: Sierra de Aracena; términos municipales de Hinojos, Lucena, Sanlúcar de Guadiana y Niebla, perteneciendo todos los ejemplares a la especie *C. welensii*.

Dado el vínculo de *P. myardi* con las zonas de alcornoque (Vives, 2000), esta especie debería presentarse con relativa frecuencia en Andalucía Occidental. Llinares (2002) la ha citado en la provincia de Córdoba, Barreda (2002) en la provincia de Sevilla y también la hemos encontrado en la provincia de Huelva; pero esta especie podría apuntar una presencia y relevancia mayor a la que se le ha otorgado hasta la fecha. Prospecciones realizadas en 103 localizaciones, repartidas por toda Andalucía, por Sánchez-Osorio et. al. durante los años 2008

y 2009, revelaron la presencia de *P.myardi* en todas las provincias andaluzas excepto en las provincias orientales (Almería y Granada).

Tras estas consideraciones se sugiere la idea de que las dos especies predominantes, al menos en buena parte de Andalucía Occidental, parecen ser *Cerambyx welensii* (fig. 5) y *Prinobius myardi* (fig. 6).



Figura 5: Ejemplares de *Cerambyx welensii* (hembra izquierda, macho derecha)



Figura 6: Ejemplares de *Prinobius myardi* (hembra izquierda, macho derecha)

Ambas especies pueden ser consideradas xilófagas estrictas, tanto de tronco como de ramas. Se desarrollan en el leño o xilema, tanto en el duramen como

en la albura, si bien es cierto que cuando los huevos han sido depositados en las resquebrajaduras de la corteza, las larvas recién eclosionadas comienzan a alimentarse de dicha corteza. Las larvas de *C.welensii* permanecen ahí durante el primer verano, consumiendo sobre todo tejidos muertos (Alford, 1994).

Hay más información sobre el ciclo biológico de *C.welensii* que del ciclo biológico de *P.myardi*, puesto que se usa como referencia lo que se conoce sobre la especie afín *C.cerdo* y éste ha sido estudiado en profundidad por El Antri (1999). La bibliografía sobre la biología de *P.myardi* es muy escasa, aparte de las pinceladas generales de Vives (2000) no se dispone de información sobre esta especie.

Los adultos de ambas especies tienen hábitos crepusculares y nocturnos, aunque algunos autores como Vicente (2013) han observado ejemplares de *C.welensii* volando y alimentándose durante el día.

Las fases de huevo, adulto y pupa son muy breves en comparación con la duración de la fase larvaria que es de varios años, ambas especies desarrollan ciclos plurianuales.

Los adultos de *C.welensii* emergen de forma escalonada desde finales de primavera hasta mediados de verano, entre mayo y agosto, con mayor abundancia en junio y julio (Vives, 2000; López-Pantoja et al., 2004). El período de puesta coincide con el de emergencia. Una vez depositada la puesta, los huevos eclosionan a las 2 ó 3 semanas. El desarrollo de la larva es de 2 ó 3 años, su transformación en pupa tiene lugar entre agosto y septiembre del segundo o tercer año y dura entre 4 y 6 semanas. El adulto permanecerá dentro de la cámara de pupación, hasta la primavera-verano del tercer o cuarto año.

Según Vives (2000) el período de vuelo de *P.myardi* se localiza entre los meses de junio y julio, sin embargo observaciones propias demuestran que la emergencia de los adultos se prolonga hasta finales del mes de agosto, con un máximo a finales de julio, aunque esto puede variar de según la climatología. El comportamiento de esta especie es similar a *C.welensii*, salvo que la fase de transformación de larva a adulto transcurre en la primavera del mismo año en la que emergen.

Muestreo de las poblaciones

La frecuencia del muestreo se determinó en función del tipo de población objeto de muestreo. Básicamente podíamos encontrarnos ante poblaciones abiertas o cerradas. Serían poblaciones abiertas aquellas en las que durante el período de muestreo, se produjeran cambios en el tamaño de la misma, es decir, que al mismo tiempo que se muestrea la población se producen adiciones (nacimientos e inmigraciones) y pérdidas (muertes y emigraciones) de individuos. En las poblaciones cerradas, por el contrario, el tamaño poblacional permanece constante durante todo el período de estudio (Pollock K.H. et al. 1990). Si bien la población de insectos del conjunto de la finca podría presentar un grado elevado de aislamiento con respecto a los insectos de masas cercanas, la parcela en sí presenta una población abierta dado que el límite sur de la parcela está en contacto con arbolado de las mismas características, y la carretera que marca el límite norte no supone una barrera infranqueable para los adultos. Debe recurrirse, por tanto a la realización de muestreos frecuentes (Southwood y Henderson, 2000) durante todo el período de emergencia. En nuestro caso, y de acuerdo con lo establecido por Vives (2001), se decidió centrarlo desde mediados de mayo hasta finales de agosto. Con idea de evitar problemas derivados de la escasez de datos, se estableció una frecuencia de muestreo de una visita cada dos o tres días, para conseguir un número total de entre 21 y 37, según los años. El trabajo de campo se realizó durante ocho temporadas que incluyen el período 2002-2009.

La elección del método de captura y recaptura de insectos de forma manual se consideró la más apropiada para los insectos de hábitos ocultos y fáciles de detectar. Se consideraron, no obstante, las experiencias realizadas por Morcuende y Naveiro (1993), con la utilización de trampas de luz para la captura de cerambícidos, que utilizaron una trampa de vanos metálicos cruzados dotada de una bombilla de 200 vatios y depósito inferior. Comenzaban diariamente a la puesta de sol y se recogían los insectos después del amanecer, permaneciendo instalada durante los meses de junio, julio y agosto (13 semanas en total). Las capturas efectuadas oscilaron entre 19 y 34 ejemplares de *C. welensii* y entre 7 y 17 de *P. myardi*. Entre 1999 y 2001, la asociación GEDES (Federación de Asociaciones de Ganado Extensivo de la

Dehesa), ha empleado la misma metodología, capturando entre 6 y 24 ejemplares de *C. welensii* y entre 5 y 18 de *P. myardi* (Sánchez-Osorio, 2010).

Tanto en uno como en otro caso la trampa era de “tipo seco”, es decir, el recipiente no contenía ningún líquido, por lo que podía darse el caso de que los adultos escaparan. En este sentido Nakamura et al. (1999) estiman en un 30% las pérdidas de *Monocamus alternatus* por escape de trampas comerciales.

Los individuos de la especie *C. welensii* muestran cierta tendencia a acudir hacia la luz de las linternas cuando se les obliga a levantar el vuelo, aunque este comportamiento no se repite en todas las ocasiones. Morcuende y Naveiro (1993) apuntan algo similar, indicando que había muchos días sin ninguna captura en sus trampas de luz que podrían deberse a la existencia de una ligera brisa que inhibía los adultos a abandonar los árboles (o si lo hacían resultaban incapaces de dirigirse a la trampa). Por lo que se refiere a *P. myardi* aunque Vives (2001) considera que resulta frecuentemente atraído por la luz ultravioleta, no se han encontrado otros trabajos que puedan confirmar dicha afirmación. Por otra parte observaciones personales sobre el comportamiento de esta especie en campo no respaldan dicha afirmación.

A la vista del volumen de individuos capturados mediante el trampeo y teniendo en cuenta que la atracción lumínica no parece ser muy intensa en estas especies, se estimó que la captura manual sería más efectiva.

Se aplicó un muestreo deducido del método de captura-marcaje-recaptura que básicamente consiste en ir marcando individuos desde la primera ocasión de muestreo y soltarlos inmediatamente después. En la segunda ocasión de muestreo en el campo habrá individuos marcados e individuos sin marcar, se procede a registrar los recapturados con marca y a marcar los capturados sin marca. Este proceso ha de repetirse asegurando que las marcas de los individuos son únicas, de forma que al final del muestreo se dispone del histórico de capturas de cada uno de los individuos.

La captura y recaptura de los insectos se realizó de forma manual y mediante búsqueda visual en el arbolado. En cada ocasión de muestreo un equipo de dos personas revisó los 212 árboles de los que constaba la parcela (Anexo IV). Dado el carácter crepuscular de las especies que nos ocupan, el muestreo se

realizó entre las 21.30 h y las 3.00 h de la madrugada. La duración del muestreo fue variable, si bien la hora de inicio se localizó en torno a las 21.30 h la finalización del mismo estaba condicionada por la abundancia de ejemplares en el camp.

Algunos de los árboles de la parcela murieron durante el periodo de estudio, a pesar de ello se siguieron muestreando para comprobar la continuidad de su uso por parte de los insectos (no descartado de antemano), hasta que de acuerdo con los criterios de gestión de la finca eran extraídos de la misma.

Cada insecto tenía un doble sistema de marcado. Por una parte se les pintaron códigos de color en el protórax y en la parte anterior de los élitros y por otra se les rotulo un código en los élitros consecutivo con el anterior (fig. 7). Con este doble marcado se reducía al mínimo la posibilidad de pérdida o desaparición de la marca. Ambas marcas se realizaron con rotuladores Paintmarker de Pilot®.

Antes de la suelta de los insectos, se anotaban el sexo, la especie, el tamaño, el árbol donde se habían localizado, la zona del árbol donde se encontró, la actividad que estaba realizando el insecto y cualquier otro dato morfológico (principalmente amputaciones de patas y antenas) que pudiera servirnos para identificar al individuo en caso de deterioro o pérdida de la marca.



Figura 7: Adulto de *C. welensii* con el sistema de doble marcado

Al final de los 8 años de muestreo se obtuvo información sobre un total de 3480 individuos capturados de *C. welensii*, y 619 individuos capturados de

P. myardi, cuyo reparto a lo largo de las campañas de muestreo se detalla en las tablas 2 y 3, junto con el número máximo de recapturas y la sex-ratio de ambas.

Tabla 2 Historial resumido de capturas de *Cerambyx welensii*

		2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Individuos capturados	Hembras	152	211	105	132	146	189	187	250
	Machos	233	300	144	220	275	250	300	386
	Total	385	511	249	352	421	439	487	636
Individuos recapturados	Hembras	14	44	15	16	20	44	41	44
	Nº max recapturas	1	4	6	2	4	6	3	3
	Machos	8	117	44	49	80	105	101	123
	Nº max recapturas	4	14	5	5	9	14	6	7
Sex-ratio	(h/m)	0.652	0.703	0.729	0.6	0.531	0.756	0.623	0.648

Tabla 3 Historial resumido de capturas de *Prinobius myardi*

		2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Individuos capturados	Hembras	32	37	9	4	6	14	15	21
	Machos	105	59	40	21	33	59	69	96
	Total	137	96	49	25	39	73	84	117
Individuos recapturados	Hembras	2	4	0	0	0	0	4	3
	Nº max recapturas	2	1	-	-	-	-	2	2
	Machos	59	38	26	14	21	31	56	59
	Nº max recapturas	8	8	15	11	7	12	12	14
Sex-ratio	(h/m)	0.305	0.627	0.225	0.19	0.182	0.237	0.217	0.219

A partir de los datos de captura-recaptura obtenidos en las distintas ocasiones de muestreo se elaboraron las historias vitales de cada uno de los individuos encontrados, que contaron con tantos datos como visitas se realizaron. La historia vital de cada ejemplar se construyó de acuerdo a la metodología propuesta por Cooch y White (2006), que consiste en asignar un 0 a la ocasión de muestreo en la que el ejemplar no se vio y un 1 a la ocasión de muestreo en

la que se capturó o recapturó. Así por ejemplo, un historial del tipo 01001 correspondería a uno con 5 ocasiones que fue capturado en la segunda visita y recapturado en la quinta. De las muchas variaciones de este método que se han desarrollado para poblaciones abiertas, se ha optado por el que incluye como recaptura sólo a individuos vivos. En la tabla 4 se muestran las ocasiones de muestreo de cada una de las especies en cada campaña.

Tabla 4: Número de ocasiones de muestreo para cada especie y año

	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
<i>C. welensii</i>	28	35	26	27	33	37	37	33
<i>P. myardi</i>	27	24	24	21	22	23	24	29

Cada campaña de muestreo se planteaba en común para las dos especies, comenzando con la aparición de la especie más temprana (*C.welensii*) y terminando con el último de la más tardía (*P.myardi*), lo que implicaba un periodo intermedio de muestreo (de duración variable) con doble especie por el solapamiento de sus periodos de emergencia.

Procesado de datos en gabinete

Modelos poblacionales

La teoría del modelado establece cuatro principios básicos, el primero es que los modelos son una simplificación de la realidad, el mejor modelo es el que garantiza que dicha simplificación no oculta información importante del sistema que se quiere modelar; el segundo establece que el tipo de modelo elegido condiciona la forma en la que se van a procesar los datos; el tercer principio postula que el nivel de precisión de un modelo puede variar y hay que adaptarlo a los objetivos que se persiguen; el cuarto principio dice que generalmente no es suficiente con un modelo, se obtiene una imagen mejor de lo que ocurre en la realidad a partir de varios modelos (Alarcón, 2000).

Se exponen a continuación una serie de juicios fundamentales a la hora de enfocar el planteamiento del tratamiento de los datos mediante modelos matemáticos.

En primer lugar, con base en el hecho de que ningún adulto de *C. welensii* ni de *P. myardi* sobrevive de una campaña a otra, datos que han sido tomados en diferentes años corresponden a diferentes generaciones, y pueden ser considerados como repeticiones a través del tiempo de los mismos procesos. De acuerdo con esto, se analizaron los datos anuales con la misma metodología y se compararon los resultados, con el fin de encontrar posibles patrones generales.

Por otra parte es importante asegurarse que el tipo de muestreo elegido y el método de análisis empleado son compatibles, con el carácter de la población se refiere. El carácter abierto o cerrado de la población, además de condicionar el tipo de muestreo, determina también las herramientas que se pueden emplear para el análisis de los datos de campo y para la estimación de los parámetros poblacionales que se quieren calcular (tabla 5) (Schwarz y Seber, 1999). En este trabajo la toma de datos se ajustó al mejor tipo de modelo que puede aplicarse a una población abierta, asegurando el cumplimiento del segundo principio básico de la teoría del modelado.

Tabla 5: Parámetros poblacionales de interés y tipo de modelos que los incluyen

Parámetro		Tipo de Modelos
Phi	Tasa de supervivencia	JS, CJS, TSM
Phi ₁	Tasa de supervivencia entre las dos primeras ocasiones de muestreo.	TSM
Phi ₂	Tasa de supervivencia para el resto de las ocasiones de muestreo	TSM
p	Probabilidad de recaptura o capturabilidad	JS, CJS, TSM
Pent	Tasa de incorporación	JS
N	Tamaño poblacional	JS

El procedimiento que se siguió en esta tesis fue el recomendado por Lebreton et al. (1992) para los modelos definidos a partir de datos de Captura-Recaptura. Las directrices generales del procedimiento seguido por Lebreton (1992), ya han sido seguidas por otros autores, como Prévot-Juliad et al. (1998) para aves, Schwarz y Arnason (1996) para peces o Schtickzelle et al. (2003) para mariposas. Dicho procedimiento se estructura en cuatro puntos básicos:

- 1.- Comenzar con un tipo de modelo lo más general posible compatible con la biología de las especies estudiadas y con el diseño del muestreo, y evaluar su ajuste.

- 2.- Seleccionar los modelos más parsimoniosos usando el Criterio de Información de Akaike (AIC) para limitar el número de modelos candidatos.
- 3.- Contrastar la cuestión biológica más importante mediante la comparación de modelos próximos usando el “Likelihood Ratio Test” (LRT), para identificar los modelos estadísticamente similares.
- 4.- Obtener los valores de los parámetros poblacionales de interés con la máxima verosimilitud del modelo.

El nivel de precisión de un modelo se establece fijando el nivel de ajuste que se considera suficiente para alcanzar los objetivos marcados, en este caso, la estimación de parámetros que ayuden a identificar el comportamiento de los individuos dentro de la población. La verificación del tercer principio del modelado queda asegurada, por tanto con el primer punto de la metodología desarrollada. Con el segundo punto se asegura el cumplimiento del primer principio del modelado, puesto que seleccionar los modelos más parsimoniosos asegura el equilibrio entre la precisión del cálculo de los parámetros de interés y la pérdida de información que podría suponer no considerar alguno de ellos. Finalmente el cuarto principio del modelado se refleja en el punto tres de la citada metodología, con la selección de un conjunto de modelos estadísticamente equivalentes para el cálculo de los parámetros.

Dado que nos encontramos ante una población abierta, el tipo de modelos más aconsejable para el análisis de datos es el Jolly-Seber (JS). Estos modelos permiten calcular dos de los parámetros que más nos interesan, la tasa de supervivencia (Φ), la probabilidad de captura (p), además de permitir calcular el tamaño poblacional (N), a partir de la tasa de incorporaciones entre cada uno de los muestreos ($Pent$). Este tipo de modelos tienen la limitación de no distinguir en los aportes poblacionales debidos a nacimiento o a inmigración de individuos; ni las pérdidas poblacionales producidas por muerte o emigración de individuos sin información adicional (Pollock et al., 1990).

Los estimadores de la tasa supervivencia y de la tasa de recaptura usan información de animales marcados recapturados independientemente de que la recaptura sea de un animal vivo o muerto. Una versión reducida de este tipo de

modelos, en la que se incluyen únicamente la tasa de supervivencia y la tasa de recaptura sólo obtenidos a partir de ejemplares vivos (definidos inicialmente por Cormarck, 1964), fue bautizada por Lebreton et al. (1992) como modelo “Cormarck-Jolly-Seber” (CJS).

En esta tesis doctoral y con el fin de facilitar la identificación de las principales características de la población respecto a Φ y p , se establece como tipo de modelo de partida éste último, más sencillo que el JS. Esto constituye una estrategia apropiada, dado que comenzar a construir modelos a partir de 4 parámetros (Φ , p , P_{ent_i} , N), dificulta mucho el manejo de los mismos, dado el elevado número de modelos candidatos que surgirían (Schtickzelle et al., 2002). El elevado número de ocasiones de muestreo que se han considerado en este estudio (entre 22 y 35), puede traducirse en un gran número de combinaciones de parámetros, que harían muy compleja la interpretación de este tipo de modelos. Así mismo conforme aumenta el número de parámetros de un modelo la efectividad de la estimación de los mismos disminuye (Seber y Schwarz, 2002). Es frecuente, además, que cuando hay escasez de datos, algunos parámetros no puedan ser calculados. De acuerdo a todo lo anterior es recomendable, por tanto seguir el principio de parsimonia para seleccionar como mejores modelos aquellos que siendo estadísticamente equivalentes, y presentando un ajuste adecuado de los datos, incluya el menor número de parámetros.

El protocolo de muestreo se diseñó de forma que se cumplieran las cinco hipótesis implícitas a los modelos del tipo JS (que básicamente coinciden con las hipótesis subyacentes los del tipo CJS), estas son:

- 1.- Todos los individuos marcados presentes en la población en el momento (i) tienen la misma probabilidad de recaptura (p_i).
- 2.- Todos los individuos marcados presentes en la población inmediatamente después del momento (i) tienen la misma probabilidad de sobrevivir hasta el momento ($i+1$).
- 3.- Las marcas no se pierden ni se borran.

4.- Todos los muestreos son instantáneos, en relación al intervalo entre el momento (i) y el momento (i+1), y cada suelta se realiza inmediatamente después de la captura.

5.- Las individuos marcados se mezclan aleatoriamente con los individuos sin marcar.

La aplicación concreta para el análisis de los datos obtenidos en campo se detalla a continuación. Como ya se ha indicado, hay que tener en cuenta que sólo se consideraron los datos relativos a recapturas de individuos vivos, lo que a priori condiciona el tipo de modelo de partida. Se siguió un procedimiento basado en el histórico de capturas de cada uno de los individuos marcados. Se construyó de forma separada para cada especie y para cada año de estudio, utilizando el programa MARK 5.0, el conjunto de modelos CJS (con base de dos o tres días según establezca la frecuencia de muestreo), considerando los factores que pudieran influir en la tasa de supervivencia (Φ) y en la tasa de recaptura (p), estos factores son el tiempo y el sexo de cada individuo (Cooch y White, 2006). Dichos modelos se nombran siguiendo la nomenclatura propuesta por Lebreton et al. (1992), $\Phi(s*t)$ $p(s*t)$, donde (*) significa interacción entre las variables tiempo (t) y sexo (s).

Para evaluar la posible falta de ajuste de los modelos se utiliza el factor de inflación de la varianza (\hat{c} o C-hat) propuesta por Burnham et al. (1987) y Lebreton et al. (1992). Conceptualmente, se podría explicar como una forma de evaluar el grado en el que el valor del test (en nuestro caso es χ^2), que evalúa el ajuste que el modelo hace de los datos, se aparta del óptimo. Si el modelo ajusta perfectamente los datos, el valor del test sería igual al número de grados de libertad de dicho modelo (df). La C-hat se define, como el cociente entre el valor del test de bondad del ajuste y los grados de libertad (Ec 1):

$$\hat{c} = \frac{\chi^2}{df} \quad (1)$$

Cuando el valor de C-hat es igual a uno el modelo ajusta los datos, en caso contrario nos encontraríamos ante una cierta falta de ajuste, y habría que corregir los estadísticos que sirvan para la selección del modelo. Según Cooch y White (2006) cuando el valor es menor a uno no sería necesario realizar

corrección alguna, simplemente asumir que el valor de la C-hat es igual a 1. Por el lado contrario, valores inferiores a 3 son aceptables, siempre y cuando se realicen las correcciones pertinentes. Cuando el C-hat toma valores mayores que 3 el modelo se invalida por falta de ajuste.

Hay cuatro formas de calcular este indicador; la primera sería la que ya se ha descrito a partir de los datos obtenidos del test de bondad del ajuste que aporta el programa RELEASE (implementado dentro del programa MARK) y que es la herramienta estándar para estimar la bondad del ajuste de los datos a los modelos CJS. La segunda sería calcularla de acuerdo con la expresión anterior (1) pero con los resultados obtenidos a partir del programa UCARE (Utilities Capture-Recapture). Estas dos formas de cálculo serían muy similares, la diferencia radica en que UCARE utiliza diferentes estrategias para agrupar los datos y el resultado puede variar sensiblemente. La precisión del cálculo es muy similar, pero aporta información acerca de otros aspectos como la dependencia del trampeo o la presencia de heterogeneidad en la muestra, lo que le hace más fiable. La tercera sería a partir de la técnica de re muestreo tipo Montecarlo o similar (Bootstrap), realizado desde el programa MARK, con los datos de partida, y la cuarta propuesta por Cooch y White (2006) la llamada “Median C-hat” y también implementada en MARK., que consiste básicamente en elegir el valor que coincide con la mediana de una serie larga de valores obtenidos por simulación informática. En definitiva el 50% de las varianzas generadas serán mayores que la observada y el otro 50% será menor. Este punto se correspondería con la mediana de una distribución, razón por la cual el parámetro se denomina Median C-hat.

Para este trabajo se ha calculado la \hat{c} de las cuatro formas posibles y se ha adoptado el valor más desfavorable (esto es, el mayor valor) con el fin de solucionar la posible falta de fiabilidad que pudiera presentar el indicador calculado a partir de la fórmula (1) cuando el conjunto de datos de captura-recaptura es pequeño (Conroy et al., 2002).

Una vez comprobado que el tipo modelo de partida ajusta bien los datos, su adecuación, o lo que es lo mismo, el grado de cumplimiento de las hipótesis, se evaluó mediante un procedimiento combinado: en primer lugar se utilizaron los test de bondad del ajuste que se incluyen en el programa MARK, más concretamente en el programa RELEASE (Burnham et al., 1987). Como

quiera que este programa presenta ciertas limitaciones, como que necesita un gran volumen de datos, y carece de test sensibles a posibles diferencias sistemáticas y específicas entre individuos (Pollock. et al., 1990), se utilizó también el programa UCARE (Pradel et al., 2002). La principal utilidad de este programa es que, además de aportar una versión mejorada del test general de bondad de ajuste de RELEASE, dispone de test muy potentes y específicos para detectar la heterogeneidad de la población y la dependencia que puedan tener los individuos del método de captura utilizado. El programa UCARE genera dos test, TEST2 y TEST3, que juntos aportan la bondad del ajuste para el modelo de partida, (como se recuerda: $\Phi(s^*t) p(s^*t)$). Estos test generales constan de dos componentes cada uno, que son:

$$\text{TEST2} = \text{Test2.ct} + \text{Test2.cl}$$

$$\text{TEST3} = \text{Test3.sr} + \text{Test3.sm.}$$

A grandes rasgos, se podría decir que el TEST2, contrasta la homogeneidad de los individuos frente a la probabilidad de recaptura y el TEST3 verifica dicha homogeneidad frente a la probabilidad de supervivencia entre dos ocasiones de muestro consecutivas. Si se analizan más en profundidad cada uno de los componentes de estos test se puede aproximar la causa de una posible heterogeneidad, para lo que es necesario contrastar las hipótesis que se detallan en la siguiente tabla:

Tabla 6: Test de contraste de hipótesis

TEST3	Test3.Sr	<p>$H_0(i)$=No hay diferencia en la probabilidad de ser recapturado en ocasiones posteriores, entre los individuos marcados en la ocasión (i) y los marcados en ocasiones anteriores</p> <p>H_{T1} (hipótesis alternativa de transitoriedad o dependencia de edad)=Los individuos marcados en la ocasión (i) tienden a ser menos recobrados (en ocasiones futuras) que los marcados con anterioridad a la ocasión (i).</p>
	Test3.Sm	<p>$H_0 (i)$=No hay diferencia en el tiempo esperado para la primera recaptura, entre los individuos capturados en la ocasión (i) marcados previamente y los individuos sin marcar.</p>
TEST2	Test2.Ct	<p>$H_0(i)$=De los individuos vivos entre las ocasiones (i) e (i+1), la probabilidad de ser recapturado en la ocasión (i+1) no depende de que los individuos fueron capturados o no en la ocasión (i)</p> <p>H_{T1} (hipótesis alternativa de dependencia del trampeo)=De los individuos vivos entre las ocasiones (i) e (i+1), aquellos capturados en la ocasión (i) tienden a ser más o menos recapturados en la ocasión (i+1)</p>
	Test2.Sm	<p>$H_0(i)$=De los individuos vivos entre las ocasiones (i) e (i+2), no hay diferencia en el tiempo esperado para la próxima recaptura entre los individuos capturados y los no capturados en la ocasión (i)</p>

Cada uno de estos componentes evalúa la heterogeneidad que presentan los individuos con respecto a las hipótesis antes enumeradas, de forma que si alguno de los componentes resulta significativo (es decir, no hay homogeneidad entre los individuos respecto a la supervivencia o a la recaptura), entonces el tipo de modelo de partida presenta cierto grado de falta de ajuste.

Los componentes Test2.ct y Test3.sr, son particularmente interesantes, porque son los que detectan una posible dependencia al trampeo y la presencia de heterogeneidad entre individuos, respectivamente. Cuando el Test3.sr es rechazado pero los demás son aceptados, la solución es incorporar un tipo de modelo con estructura de edad al CJS de partida (Cooch y White, 2006) (Prévoit-Julliard et al., 1998). Es una metodología similar a la empleada por Pradel et al. (1995) denominada “two-stage”.

Siguiendo a Pradel et al. (1997) los individuos transeúntes son aquellos que se marcan, se sueltan y posteriormente emigran permanentemente de la parcela de muestreo, de forma que no están disponibles para recapturas posteriores. En otras palabras son individuos que sólo se ven en una ocasión independientemente de la circunstancia que produzca este hecho. No hay que olvidar que el análisis de datos que se decidió utilizar sólo utiliza los animales vivos, por lo que no se pueden separar conceptos como muerte y emigración. Se diferencian individuos transeúntes de individuos residentes que son aquellos individuos que se marcan, se sueltan y permanecen en la zona muestreada recapturándose una o más veces. La presencia de estos dos tipos de individuos en la muestra supone una clara violación de una de las hipótesis del tipo de modelos CJS, que dice que todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser encontrados en sucesivas ocasiones de muestreo.

Para profundizar en el origen de este incumplimiento, los modelos Time Since Marked (TSM) incorporan estructura de edad en su desarrollo pero no se trata de una edad cronológica real, sino del efecto de la heterogeneidad de la muestra con respecto a la fidelidad que manifiestan los individuos a la parcela considerando dos grupos (dos edades relativas): la de los individuos fieles (residentes) y la de los individuos que la abandonan tras el primer marcaje

(transeúntes). En el conjunto del proceso, pues, si se detecta la presencia de transeúntes en la muestra, a la búsqueda de los mejores modelos del tipo CJS se les sumarán los modelos del tipo TSM.

Así si partimos de tipo de modelos TSM, cuya denominación sería $\Phi(m_{(m_2_t/t)} f(m_2_t/t)) P(s)$ (primero de los modelos que figura en la tabla 7) siguiendo a Lebreton et al. (1992), se compararían toda la serie de modelos anidados en él. Únicamente se consideró el sexo de los individuos como factor que pudiera condicionar la tasa de recaptura (p), porque del análisis de los mejores modelos del tipo CJS, se desprendió que el factor tiempo (t) no influía en dicho parámetro.

La selección del modelo se realizó tomando como base el “Criterio de información de Akaike” (AIC). Este criterio es el que optimiza la relación entre el ajuste (menor log (likelihood)) y la precisión en las estimaciones de los parámetros del modelo (K). El cálculo del índice sigue esta expresión (Ec 2):

$$AIC = -2Ln(L) + 2k \quad (2)$$

Tabla 7: Descripción de los principales modelos TSM (Time Since Marked)

Modelo	Descripción
$\Phi(m_{(m_2_t/t)} f(m_2_t/t)) P(s)$	Supervivencia en función del sexo machos (m) y hembras (f), con dos momentos desde el marcaje de cada uno de ellos (m_2) y cada una de estas clases variables en el tiempo. Recaptura variable entre sexos
$\Phi(m_{(m_2_t/t)} f(m_2_t/t)) P(s)$	Supervivencia en función de machos y hembras con dos momentos desde el marcaje de cada uno de ellos, pero la primera edad de los machos constante.
$\Phi(m_{(m_2_{./t})} f(m_2_t/t)) P(s)$	Supervivencia en función de machos y hembras con dos momentos desde el marcaje de cada uno de ellos, pero las dos clases de edad de los machos constantes
$\Phi(m_{(m_2_{./t})} f(m_2_{./t})) P(s)$	Supervivencia en función de machos y hembras con dos momentos desde el marcaje de cada uno de ellos, pero las dos clases de edad de los machos y la primera de las hembras constantes
$\Phi(m_{(m_2_{./t})} f(m_2_{./t})) P(s)$	Supervivencia en función de machos y hembras con dos momentos desde el marcaje de cada uno de ellos, pero todas ellas constantes

Se tuvo en cuenta también el “Criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas” (QAIC), que contempla en su cálculo un ajuste para el

tamaño efectivo de la muestra (M) y otra corrección para un cierto grado de falta de ajuste (\hat{c}). Se calcula a partir de la expresión (Ec 3):

$$QAIC = \frac{-2Ln(L)}{\hat{c}} + 2k + \frac{2k(k+1)}{M-k-1} \quad (3)$$

Al igual que en el caso de AIC el modelo con menor valor de QAIC se consideró como el que mejor ajustó los datos y por tanto fue el seleccionado. Más aún, todos aquellos modelos que mostraron una diferencia menor de 2 en el QAIC respecto del mejor fueron considerados estadísticamente equivalentes (Anderson et al., 1994, Burnham y Anderson 1998) (Schtickzelle et al., 2002).

Los modelos candidatos (modelos de partida y submodelos) se ordenaron en orden creciente de QAIC, para calcular la diferencia entre ellos ($\Delta QAIC$, siempre cero para el mejor modelo) y así poder calcular el peso que cada uno de los modelos tiene dentro del conjunto analizado. El cálculo de los pesos de cada uno de los modelos respecto al conjunto de modelos candidatos ($\Delta QAIC$ menor de 2), se realizó mediante la ecuación (4):

$$\omega = \frac{e^{(-\Delta AIC_i/2)}}{\sum_{j=1}^R e^{(-\Delta AIC_j/2)}} \quad (4)$$

Donde R es el número de modelos que forman el conjunto de modelos candidatos.

Además de esto se utilizó el Likelihood Ratio Test (LR-test), implementado en el programa MARK. Con este test de contraste entre modelos, obtenemos los que son estadísticamente similares y los que no a un nivel de significación $\alpha=0,05$ (Pradel et al., 1995).

El mejor modelo del tipo TSM (más general que los modelos CJS) se usó para definir los modelos JS (Phi, p, Pent, N). El tipo de modelos JS, ha sido adaptado por numerosos autores, de forma que es posible encontrar diferentes formulaciones entre las que destacan POPAN, Link-Barker, Pradel-recruitment, Burnham JS y Pradel- λ . Todas estas formulaciones presentan ligeras diferencias en cálculo de los parámetros característicos de la población, y todos son asintóticamente equivalentes, en el sentido de que deben dar las mismas estimaciones de la abundancia y parámetros relacionados. Presentan

diferencias en el proceso de cálculo de parámetros relacionados con cambios en la población, lo que hace que según el tipo de datos de que se disponga sea más recomendable la utilización de uno u otro. Todas las formulaciones, sin embargo realizan el cálculo de la tasa de recaptura (p) y de la tasa de supervivencia (Φ) de la misma forma que se hace en el modelo CJS.

Cada una de estas formulaciones tiene una forma de analizar la incorporación a la población ($Pent$) y en función de esto unos aportan estimación neta de la abundancia (N) y otros no. En la tabla 8 se recogen las diferentes formulaciones del tipo de modelo JS.

En este trabajo se ha utilizado la formulación POPAN desarrollada por Schwarz y Arnason (1996) (Arnason y Schwarz, 2002), que está implementada en el programa POPAN-6 (ejecutable desde MARK), para estimar el tamaño poblacional (N) y la tasa de incorporación ($Pent$). Debido a que en este estudio no existen pérdidas en captura (el número de nuevos individuos marcados en la ocasión de muestreo i es igual que el de individuos soltados en la ocasión de muestreo i), también se podría haber utilizado la formulación de Burnham, sin embargo su uso está desaconsejado porque presenta graves problemas de convergencia a la hora de realizar los cálculos ante una posible escasez de datos (Schwarz, 2006 comunicación personal).

Tabla 8: Formulaciones del tipo de modelo JS y parámetros estimados

Formulación	Parámetros estimados			
	Abundancia neta (N)	Nacimientos (B_i) ($Pent$ en POPAN)	Reclutamiento (f_i)	Tasa de crecimiento (λ_i)
Jolly-Seber	si	Si	no	no
POPAN	si	Si	no	no
Link-Barker	no	No	si	no
Pradel-recruitment	no	No	si	no
Burnham JS	si	Si	no	si
Pradel- λ	no	No	no	si

A partir de la tasa de supervivencia inicial (Φ_1) y supervivencia de individuos residentes (Φ_2) calculadas con los modelos TSM, se calculan dos parámetros más siguiendo la metodología utilizada por Cooch y White (2006) y propuesta por Perret et al. (2003): la proporción de individuos transeúntes presentes en la

muestra (τ) (Ec 5) y la proporción de individuos presentes en la población (T) (Ec 6).

$$\tau = 1 - \frac{\text{Phi}_1}{\text{Phi}_2} \quad (5)$$

$$T = \frac{N^{\circ} \text{ ind. marcados y nunca recapturados}}{N^{\circ} \text{ total ind. marcados}} \tau \quad (6)$$

Generalmente identificamos como mejor modelo el que presenta menor valor de QAICc (que suele ser el que mayor peso presenta). Sin embargo, es frecuente encontrarse con un conjunto de modelos estadísticamente equivalentes ($\Delta\text{QAICc} < 2$) y con pesos similares. En este caso se consideraron todos los modelos como posibles y se calcularon los parámetros para cada uno de ellos como recomiendan Conroy et al. (2002).

La estimación final de los parámetros se hizo siguiendo la propuesta de Seber y Schwarz (2002), que consiste en promediar las estimaciones de los modelos estadísticamente equivalentes, ponderando cada una de ellas en función de sus pesos respectivos.

Es frecuente que como consecuencia de falta de datos, los mejores modelos no puedan calcular todos los parámetros potencialmente calculables. Cuando esto ocurre suele recurrirse al agrupamiento de datos de campo con el fin de asegurar un número de capturas suficiente para que la estimación del parámetro (en caso de ser posible), no presente sesgos importantes (Schwarz y Seber, 1999). No hay directrices claras sobre el número de datos que se consideran escasos, dada la naturaleza de los datos que se están analizando (C-R), la escasez puede tener dos causas, el número de ocasiones de muestreo y el número de ejemplares. Respecto a la primera de las causas Lebreton et al. (1992) estiman un mínimo de tres ocasiones de muestreo para poder calcular una tasa de supervivencia inicial, pero son insuficientes para poder extrapolar el resultado al resto de la vida del animal (el período de vuelo del adulto en este caso). Respecto al número de individuos que asegura una buena estimación de los parámetros poblacionales, no se han encontrado directrices o recomendaciones, así se pueden ver trabajos como el de Lebreton et al. (1992) que realizó un análisis con 72 individuos de *Lacerta vivipara* JACQUIN y cinco

ocasiones de muestreo; y otro análisis con 6.662 ejemplares de *Phoenicopterus ruber* L. y nueve ocasiones de muestreo. Es difícil encontrar trabajos de este tipo en insectos, destaca el realizado por Schtickzelle et al (2003) para *Procllossiana eunomia* (Esp.) (Lepidoptera: Nymphalidae), en el que procesaron 3.050 ejemplares durante 11 años, las ocasiones de muestro oscilaron entre 6 y 25.

En este trabajo no se ha recurrido al agrupamiento de datos, porque dada la naturaleza de los datos que se manejan (historial de capturas de cada individuo a lo largo de todo el período de emergencia), tal agrupación supone una gran pérdida de información y no mejora la estimación de los parámetros.

Modelos fenológicos

La tasa de desarrollo o crecimiento de los insectos está condicionada por una serie de factores ambientales. Estos incluyen el tipo y cantidad de alimento, la humedad relativa (especialmente en insectos terrestres), el calor (medido como temperatura) o la presencia de señales medioambientales como el fotoperiodo, la concentración de toxinas o la de otros organismos como predadores o competidores. Es frecuente que dos o más de estos factores interactúen, de forma que las características y patrones de crecimiento inducidos por cada uno de ellos se entremezclan, se matizan o se acentúan complicando el análisis de cada uno de ellos de forma individualizada (Gullan y Cranston, 2010). Sin embargo, parece claro que cuando la alimentación no es limitante, el calor es el factor que más condiciona la tasa de desarrollo o crecimiento de estos organismos (Wagner et al., 1991; Marco, 2001).

En la mayoría de los insectos la temperatura corporal varía directamente con la temperatura ambiental. Esta característica condiciona cualquier tipo de desarrollo biológico, puesto que éste depende de una serie de reacciones químicas, reguladas en mayor o menor medida por la temperatura. En general y dentro de unos límites, cuanto más calor reciben más rápido se producen los cambios sustanciales en sus tasas metabólicas y, con ello en sus tasas de desarrollo. (Speight et al., 2008; Powell y Logan, 2005). Efectivamente, la posibilidad de desarrollo de los insectos se da dentro de un rango determinado de temperaturas, característico de cada especie, que se denomina “Ventana o intervalo térmico” y tiene una amplitud térmica estimada de unos 20°C (Dixon et al., 2009).

El límite inferior de la ventana térmica está fijado por la temperatura a la que comienza el desarrollo (Umbral mínimo de desarrollo) y el límite superior, por la temperatura por encima de la cual el desarrollo del insecto decrece significativamente e incluso se detiene (Umbral máximo de desarrollo) (Wilson and Barnett, 1983; Higley et al., 1986; Wagner et al., 1991; Trudgill et al., 2005; Dixon et al., 2009).

La fuerte dependencia que tiene la tasa de desarrollo con la temperatura condiciona también la emergencia de los insectos inmaduros, el número de generaciones por año que puede desarrollar una especie (Lange et al., 2006) y el

período de actividad diaria de los adultos (Logan et al, 2006). Son especialmente sensibles a la temperatura aquellas especies cuyos adultos pasan el invierno en estado de quiescencia (Powell y Logan, 2005).

Las variaciones de temperatura se suelen traducir, por tanto, en oscilaciones temporales del ciclo vital del insecto. Por esta razón es más preciso expresar la biología de una especie en términos del tiempo fisiológico, que en relación al tiempo cronológico (fechas) (Palma, 1995).

Tal y como argumenta Coscolla (1998), de acuerdo con la ley de la constante térmica de Blunck y Bodenheimer, la cantidad de calor requerido para el completo desarrollo de un organismo dado, o de un determinado estadio (puesta, desarrollo larvario, emergencia adultos, etc.) no sufre variaciones, es decir, se requiere de una cierta cantidad de calor para pasar de un estado de desarrollo a otro, dentro de su ciclo biológico. El tiempo de fisiológico o tiempo de desarrollo, es la cantidad de calor acumulado que necesita un organismo para completar cada estado de desarrollo, y se expresa en grados-día (DD) (Baskerville y Emin, 1969; Allen, 1976; Wilson y Barnett, 1983) (Dixon et al., 2009). Este parámetro representa la acumulación diaria de unidades de calor dentro de un rango de temperaturas definido por los umbrales de desarrollo.

Cada especie requiere, por tanto, un número concreto de grados-día para completar un determinado estado de desarrollo desde la fecha en que se comienzan a acumular las unidades de calor. Esta fecha de inicio se conoce con el nombre de “biofix” cuando está asociada a algún acontecimiento de la especie, como puede el caso de la aparición del primer adulto, fecha de formación de la primera pupa, etc. (Zalom et al., 1983).

Determinación del período de vuelo

Para la determinación del período de vuelo se utilizaron los datos obtenidos a partir del muestreo realizado de 2002 a 2009, de acuerdo a la metodología ya descrita. A partir de los datos de captura y recaptura se determinó, para cada una de las campañas, el número de individuos vivos en cada una de las visitas a lo largo de todo el período de muestreo. Se calculó así mismo la curva de vuelo acumulado a partir de 11 porcentajes de vuelo acumulado (en adelante PVA) (1%, 10%, 20%, 30%, 40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90% y 99%).

Datos meteorológicos

Los datos meteorológicos usados en el estudio proceden de cuatro estaciones situadas en un radio de 18 km alrededor del área de estudio (fig. 8) seleccionadas como las más completas dentro de las existentes en la zona. Se trata de estaciones automáticas con distinta frecuencia de acumulación de datos y cobertura parcial de datos dentro del lapso de tiempo utilizado para los cálculos (tabla 9)

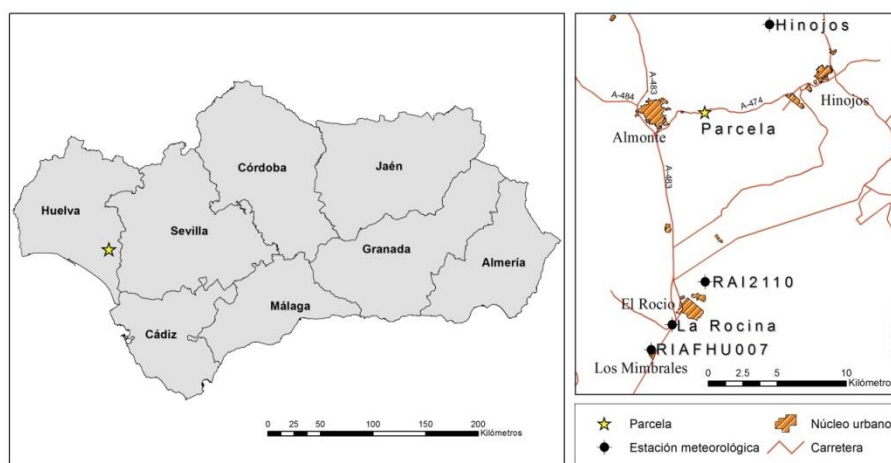


Figura 8: Mapa de localización de las estaciones meteorológicas y de la parcela.

Tabla 9: Estaciones meteorológicas y sus principales características

		Nombre de la estación			
		Hinojos	RIAFHU007	RAI2110	La Rocina
Coord. Geográficas	Norte	37°19'15.105"	37°6'25.155"	37°9'8.757"	37°7'25.570"
	Oeste	6°25'33.470"	6°30'46.474"	6°28'15.533"	6°29'47.950"
Distancia a la parcela(km)		7,86	17,58	12,24	15,52
Altitud(m)		98	18	12	11
Competencia		DCAF ⁽¹⁾	IFAPA ⁽²⁾	CAP ⁽²⁾	END ⁽²⁾
Periodo		15'	24 h.	24 h.	15'
Cobertura		parcial	parcial	parcial	parcial

(1) Estación gestionada por El Departamento de Ciencias Agroforestales (Universidad de Huelva)(2) Estaciones gestionadas por la Junta de Andalucía.

Se utilizaron la temperatura máxima diaria y la temperatura mínima diaria de las estaciones “La Rocina” e “Hinojos” para el cálculo de los grados-día (DD), base de los modelos fenológicos, puesto que ambas estaciones presentan

mediciones cada 15 minutos. Concretamente se usó la estación de “La Rocina” para los dos primeros años (2002, 2003) y la estación de “Hinojos” de 2004 en adelante (año en el que se instaló).

Los datos perdidos se calcularon a partir de la correlación bilateral que existe entre las cuatro estaciones meteorológicas, una vez verificada la misma se completaron las series con los datos calculados a partir de regresiones lineales. La correlación bilateral se estimó a través del coeficiente de correlación de Pearson, partiendo de la hipótesis nula (H_0) de independencia de las variables y a un nivel de significación $\alpha=0,05$. Las rectas de regresión lineal serán multivariantes, en los casos en que la estación que se quiere completar presente buena correlación con dos o más estaciones; o univariante, cuando solamente una presenta buena correlación con la que se quiere (Fernández de Villarán, 2006) (Stevenson et. al., 2008).

Selección de modelos de grados-día y cálculo de las constantes térmicas.

Existen varios métodos de cálculo de los DD, uno de los métodos más utilizados es el método propuesto por Arnold (1960), conocido como el método simple, el del rectángulo o de la media. Consiste en calcular el número de grados-día de un solo día mediante la ecuación (7):

$$\text{Grados-día}(\text{°C}) = \frac{(T^a \text{ max} + T^a \text{ min})}{2} - T^a \text{ umbral_des} \quad (7)$$

Con este método los cálculos resultan sencillos y según Pruess (1983) la subestimación que pudiera darse cuando las temperaturas mínimas están por debajo de la temperatura umbral de desarrollo no tiene mayor importancia, dado que esos días contribuyen muy poco al desarrollo total del organismo.

Otro de los métodos más utilizados es “The Sine Wave Method” (Allen, 1976) que resulta más exacto que el anterior cuando la temperatura mínima cae por debajo del umbral inferior de desarrollo. La principal premisa de este método es que la curva de temperaturas de un día es similar a la curva del seno trigonométrico. La temperatura media diaria se calcula como la media entre la temperatura máxima y la temperatura mínima. Arnold (1960) demostró que para un día cualquiera el área bajo la curva del seno (la amplitud de la cual se ajustó con la temperatura máxima y mínima diaria), es muy similar al área bajo

la curva de temperatura, y que las diferencias que pudieran existir se traducían en discrepancias de entre el 2% y el 4% en el total de unidades de calor acumuladas (DD) dicho día.

Cálculo de los grados-día acumulados

Se utilizó el “Sine Wave method” ante la falta de conocimiento de la relación Desarrollo/tiempo en días (Allen, 1976, Roltsch et al., 1999). Pruess (1983) asegura que la principal ventaja de la utilización de este método es que se ajusta muy bien a la respuesta de los organismos durante la primavera en climas templados, y este es el caso de muchos insectos, entre los que cabe incluir a *C.welensii* y a *P.myardi*. También Naves y Sousa (2009), utilizan este mismo método para calcular el tiempo fisiológico (medido en DD) asociado al 50% del porcentaje de vuelo acumulado de *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera, Cerambycidae). Para la ejecución del método se ha utilizado la aplicación online proporcionada por la Universidad de California (<http://www.ipm.ucdavis.edu/WEATHER/index.html>). Esta herramienta calcula los DD, después de especificar los umbrales de temperatura, a partir de las temperaturas máximas y mínimas diarias del período objeto de estudio.

Siguiendo la metodología propuesta por Naves y Sousa (2009) se utiliza también un corte superior de tipo intermedio (cut-off intermediate) sobre el umbral superior de temperatura propuesto, en los modelos que incluyen dicho umbral.

Elección de fecha de inicio y umbrales de temperatura.

En general los modelos que inician la acumulación de calor utilizando el “biofix”, para predecir una cierta etapa futura suelen ser muy precisos (Pruess, 1983). Cuando no se tienen estas referencias temporales, se suelen proponer fechas estándares de inicio (Pruess, 1983). Así Naves y Sousa (2009) contrastaron varios modelos con fechas de inicio fijadas los días 1 y 15 de enero, febrero y marzo, porque no se conoce la fecha exacta en que las larvas de *Monochamus galloprovincialis* comienzan a ser activas, eligiendo la fecha de inicio que mostraba menor desviación de la emergencia media de los adultos (menor diferencia entre la fecha predicha en cada uno de los supuestos y la fecha observada).

Para establecer la fecha de inicio y los umbrales de desarrollo se utilizó el método iterativo propuesto por Snyder et al. (1999), que básicamente consiste en proponer varias fechas de inicio y varios umbrales de temperatura (definiendo así varios modelos), para posteriormente elegir la combinación que se ajuste más a los datos. Para ello se proponen fechas de inicio que van desde el 1 de octubre hasta el 1 de abril para *C. welensii* puesto que el adulto está formado pero inactivo desde finales del mes de octubre (López-Pantoja et al., 2008), y desde el 1 de marzo hasta el 1 junio para *P. myardi*, porque esta especie realiza la pupa en la primavera del mismo año en el que emerge el adulto (Vives, 2000), a fin de considerar el efecto que pueda ejercer la temperatura durante toda la fase de maduración del adulto en la emergencia del mismo. Se evaluaron como umbrales inferiores temperaturas comprendidas entre 11°C y 20°C. Como umbral superior se consideró el obtenido estableciendo un rango de 20°C a partir del umbral inferior (Dixon et al., 2009), que coincide además con los 30°C propuestos por Pruess (1983). Se estudiaron también, modelos que no presentan umbral superior de desarrollo por si las temperaturas máximas a las que están sometidas las fases de las especies que nos ocupan, no fuesen limitantes para el desarrollo de los mismos.

El procedimiento se repite para un rango de temperaturas umbrales y fechas de inicio hasta encontrar la combinación que produzca el menor error medio cuadrático (RMSE) (Ec 8) en el mayor número de porcentajes de vuelo acumulado. Esto requiere el cálculo del RMSE en cada PVA (1%, 10%, 20%, 30%, 40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90% y 99%) a partir de la ecuación

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Fp_i - F_i)^2}{n}} \quad (8)$$

Donde Fp_i es la fecha teórica, F_i es la fecha real y n es el número de campañas.

Los modelos se clasifican en términos de la cantidad de PVA en el que se cumple este criterio. Se eligieron los diez modelos que presentaron el RMSE más pequeño. Las variables seleccionadas para los modelos finales (Fecha de

inicio, temperatura mínima de desarrollo y temperatura máxima de desarrollo), fueron las utilizados para definir los modelos mejor clasificados (es decir, aquellos con el RMSE más pequeño en el mayor número de PVA).

Cálculo de las constantes térmicas

Para cada modelo se calculan las constantes térmicas asociadas a las fechas en las que se alcanzaron porcentajes de vuelo acumulado (PVA) comprendidos entre el 1% y el 99% (en intervalos del 10%), para uno de los años en los que se está realizando el estudio elegido al azar, resultando ser el año 2003. Estas constantes térmicas sirven de base para obtener las fechas teóricas según cada modelo, para el resto de los años estudiados (2002, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008 y 2009).

Una vez determinadas la fecha de inicio y los umbrales de desarrollo, han de calcularse las constantes térmicas asociadas a cada uno de los PVA. Para esto utilizando los datos del período 2002-2009 se ajusta el vuelo acumulado, a partir de la acumulación de DD, a la ecuación de Gompertz (Ec 9), tal y como hacen Smith et al. (2004), Keena (2006) y Sánchez and Keena (2013) para *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera, Cerambycidae), Stevenson et al. (2008) para *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae) o Knutson and Muegge (2010) para *Acrobasis casebearer* (Lepidoptera, Pyralidae).

$$P = e^{-e^{(a-bDD)}} \quad (9)$$

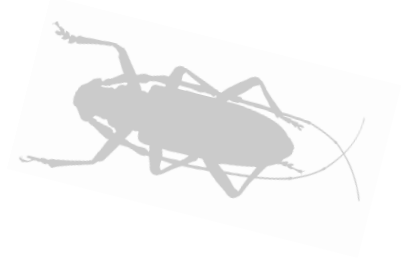
Donde a y b son constantes que representan respectivamente el desfase de DD antes de comenzar la emergencia y la tasa de incremento de la emergencia una vez iniciada la misma respectivamente (Brown y Mayer 1988). Los coeficientes a y b se determina a partir de una regresión iterativa no lineal entre los DD y el porcentaje de vuelo acumulado usando el programa IBM SPSS statistical versión 19.

Validación del modelo

Se utilizaron técnicas de validación cruzada dejando uno fuera (leave-one-out cross-validation) para estimar la exactitud de predicción de un modelo a partir de una serie de conjuntos de datos independientes en todos los datos disponibles (2002 a 2009). En este caso el tamaño de la muestra de datos es de 8 años, el método utilizado consiste en la construcción del modelo utilizando 7 años de datos y luego predecir el valor de error para el año que quede fuera. Esto se repitió 8 veces hasta que todos los años quedaron fuera de una vez. Para cada una de las iteraciones se realiza un cálculo de error (RMSE). El resultado final lo obtenemos realizando la media de los 8 valores de errores obtenidos, según la fórmula (Ec 10):

$$E = \frac{1}{8} \sum_{i=1}^8 RMSE_i \quad (10)$$

El modelo seleccionado fue el que mostró el error medio más pequeño (Goutte, 1997).



RESULTADOS

RESULTADOS

Revisión de hipótesis generales

Tal y como se especificó en el Capítulo 2, el primer paso para obtener un modelo poblacional, es verificar que las hipótesis de partida se cumplen. Podría darse la circunstancia de que en alguna de ellas se presentara cierto grado de incumplimiento, en ese caso se realizarían las adaptaciones metodológicas especificadas también en dicho capítulo.

A continuación se detallan los resultados obtenidos a partir del análisis individualizado de cada una de las hipótesis.

1.- Todos los individuos marcados presentes en la población en el momento (i) tienen la misma probabilidad de recaptura (p_i).

En las tablas 10 y 11 se muestran los resultados globales de cada uno de los test, para cada una de las campañas muestreadas y para cada especie, obtenidos con el programa RELEASE, a partir de su aplicación desde el programa MARK. Como se puede apreciar, no resultan significativos ninguno de los test, ($\alpha=0,05$).

Los valores de la C-hat son bastante próximos a 1 en todas las campañas, lo que significa que el tipo de modelo de partida elegido ajusta muy bien los datos. Se eligen como valores los más desfavorables (marcados en negrita en la tabla 12). El correspondiente a la campaña 2006 será igual a (por convención, por existencia de valores inferiores a la unidad).

Los resultados obtenidos para *P.myardi* son aún mejores, el valor más alejado de 1 es 1,35, por lo que el ajuste del tipo de modelo de partida a los datos de campo es adecuado. Siguiendo el mismo criterio que para la especie anterior, se adoptó como referencia, de forma conservadora, para el cálculo del índice AIC corregido el peor valor en cada caso (marcados en negrita en la tabla 13). En las campañas 2003 y 2003 el valor de C-hat es igual 1.

Tabla 10 Resultados globales procedentes de RELEASE para *C.welensii*

		Test2	Test3	Test 2+3
2002	χ^2	22,121	15,440	33,563
	P-valor	0,731	0,999	0,997
2003	χ^2	67,458	36,169	103,63
	P-valor	0,4613	0,994	0,936
2004	χ^2	8,344	26,997	35,341
	P-valor	0,999	0,955	0,999
2005	χ^2	14,202	12,136	26,399
	P-valor	0,979	0,990	0,999
2006	χ^2	21,003	28,486	49,489
	P-valor	0,999	0,998	0,999
2007	χ^2	81,866	52,529	134,390
	P-valor	0,178	0,886	0,547
2008	χ^2	76,141	18,638	101,803
	P-valor	0,587	0,961	0,627

Tabla 11 Resultados globales procedentes de RELEASE para *P.myardi*

		Test2	Test3	Test 2+3
2002	χ^2	19,09	15,87	34,95
	P-valor	0,58	0,99	0,99
2003	χ^2	5,71	11,78	17,49
	P-valor	0,99	0,99	0,99
2004	χ^2	19,11	13,73	32,84
	P-valor	0,09	0,55	0,20
2005	χ^2	1,64	2,35	3,99
	P-valor	0,99	0,94	0,99
2006	χ^2	15,85	12,76	28,61
	P-valor	0,39	0,69	0,59
2007	χ^2	22,46	17,39	39,85
	P-valor	0,05	0,74	0,22
2008	χ^2	21,87	14,28	35,61
	P-valor	0,086	0,83	0,78

Tabla 12 Valores de \hat{c} para cada una de las campañas según los distintos métodos de cálculo para

<i>C.welensii</i>							
	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Release	1,19	1,15	1,49	1,45	0,49	0,98	0,80
U-care	0,59	0,80	0,50	0,49	0,57	1,06	0,96
Bootstrap	1,19	1,45	1,35	1,44	0,57	0,58	1,15
Median C-hat	0,93	1,05	1,37	1,40	0,99	1,00	1,02

Tabla 13: Valores de \hat{c} para cada una de las campañas según los distintos métodos de cálculo para

<i>P.myardi</i>							
	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Release	0,75	0,40	1,22	1,35	0,92	1,17	1,28
U-care	0,78	0,44	1,17	0,19	0,89	1,22	1,17
Bootstrap	1,19	0,69	0,73	1,35	0,81	0,58	0,58
Median C-hat	0,98	--	--	--	--	--	--

En el caso de *C.welensii* (tabla 14) es el test3.sr resulta significativo para tres de las cuatro campañas estudiadas, lo que puede significar presencia de individuos residentes y transeúntes en la muestra. Esto implica un cierto grado de violación de una de las hipótesis (todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser encontrados). Se puede decir, entonces que la población muestra cierto grado de heterogeneidad entre individuos en al menos uno de los parámetros que se quiere calcular, en concreto en la tasa de supervivencia.

Más concretamente parecen ser los machos los que muestran cierto grado de heterogeneidad, puesto que el test3.sr resulta significativo en seis de las siete campañas. Las hembras no muestran una tendencia clara en este sentido, hay significación en una de las cuatro campañas estudiadas, la correspondiente al año 2004.

De acuerdo a la metodología seguida en esta tesis, detectar cierta heterogeneidad entre los individuos de la población tiene como consecuencia, incluir el tipo de modelo TSM a los modelos de partida.

Tabla 14 Resultados procedentes de UCARE para *Cerambyx welensii*

		TEST3.Sr		TEST3.Sm		TEST2.CT		TEST2.CL	
		N(0,1) statistic for transient >0	P-level	Quadratic chi2	P-level	N(0,1)signed statistic for trap dependence	P-level	Quadratic chi2	P-level
2002	♂	0,77	0,44	0,00	1,00	-0,37	0,71	5,86	0,95
	♀	-0,34	0,71	--	--	-1,46	0,14	1,87	0,76
2003	♂	3,14	0,002*	6,46	0,99	-3,55	0,0003*	19,71	0,76
	♀	1,13	0,26	0,00	1,00	-0,14	0,89	0,71	1,00
2004	♂	2,28	0,02*	3,29	0,99	-0,46	0,65	6,79	0,96
	♀	2,61	0,01*	0,00	1,00	-0,73	0,46	2,71	0,75
2005	♂	2,32	0,02*	0,00	1,00	-1,21	0,23	4,26	0,98
	♀	1,14	0,25	--	--	0,00	1,00	0,94	0,99
2006	♂	2,11	0,03**	10,46	0,92	-1,04	0,30	16,70	0,73
	♀	1,13	0,26	0,00	1,00	-0,93	0,35	3,43	0,99
2007	♂	5,06	0,0004**	10,25	0,89	-1,83	0,07	45,13	0,02*
	♀	1,55	0,12	3,21	0,92	-2,09	0,04*	7,98	0,89
2008	♂	2,14	0,006**	10,12	0,88	-1,01	0,32	20,32	0,68
	♀	1,05	0,18	0,00	1,00	-0,21	0,78	0,82	0,99

Del análisis preliminar de los datos de campo de *P.myardi*, se deduce que a causa del escaso número de hembras, los test no son viables para la mayoría de las campañas, únicamente se dispone de los datos de la campaña de 2002 para intuir de dónde puede proceder la supuesta heterogeneidad presente en este grupo (tabla 15). Según el valor que refleja el test3.sr para esta campaña, las hembras se captarían una vez y luego no volverían a verse, hecho que por otra parte coincide con las observaciones de campo

En el caso de los machos el test3.sr solamente resulta significativo en 2004, donde parece plausible la existencia de algunos machos transeúntes. En estas circunstancias y a pesar de que el grado de incumplimiento es muy pequeño, se recurre nuevamente al tipo de modelo TSM para solucionar esta pequeña falta de ajuste de los datos al CJS. Para esta especie se ha optado por no incluir el grupo de las hembras en los modelos testados, dado el escaso número de ejemplares del que se dispone para el análisis.

Tabla 15 Resultados procedentes de UCARE para *P.myardi*

		TEST3.Sr		TEST3.Sm		TEST2.CT		TEST2.CL	
		N(0,1) statistic for transient >0	P-level	Quadratic chi2	P-level	N(0,1) signed statistic for trap dependence	P-level	Quadratic chi2	P-level
2002	♂	0,87	0,39	10,42	0,88	-2,77	0,006**	3,80	1,00
	♀	1,66	0,09**	--	--	--	--	--	--
2003	♂	0,67	0,50	3,73	0,98	0,02	0,98	6,84	0,74
	♀	--	--	--	--	--	--	--	--
2004	♂	2,12	0,03**	3,63	0,60	-3,40	0,0006**	1,42	0,70
	♀	--	--	--	--	--	--	--	--
2005	♂	0,00	1,00	1,64	0,90	-1,00	0,32	--	--
	♀	--	--	--	--	--	--	--	--
2006	♂	0,32	0,75	3,39	0,85	-1,07	0,28	0,94	0,92
	♀	--	--	--	--	--	--	--	--
2007	♂	1,15	0,25	10,29	0,33	-3,91	0,0009**	2,81	0,97
	♀	--	--	--	--	--	--	--	--
2008	♂	0,45	0,65	5,16	0,98	-5,81	0,0006**	1,95	1,00
	♀	--	--	--	--	--	--	--	--

2.- Todos los individuos marcados presentes en la población inmediatamente después del momento (i) tienen la misma probabilidad de sobrevivir hasta el momento (i+1).

Previamente a la ejecución del muestreo se comprobó con ejemplares en cautividad que las marcas no se borran, no resultan tóxicas para el insecto y no asustan a otros individuos. Por otra parte las observaciones realizadas en campo demuestran que los individuos marcados se comportan con aparente normalidad y muestran una longevidad similar a los insectos sin marcar.

Analizando los datos relativos al Test2 que se recoge en las tablas 10 y 14, vemos que para *C.welensii* en general no resulta significativo este test, salvo para la campaña 2003, hecho que podría deberse a la posición de las capturas en la historia vital de los individuos marcados. Si la mayoría de las capturas de los distintos individuos marcados se concentran en las ocasiones posteriores a la primera captura el resultado del test2.sr tiende a informar sobre la existencia de

influencia de la captura en el comportamiento de los ejemplares haciéndolos más fáciles de capturar. Parece que después del marcaje el individuo tiende a ser más fácilmente recapturado. Sin embargo y dado que la forma de manipular en campo a los ejemplares ha sido la misma durante todos los años de estudio y en el resto de los años no ha aparecido ningún síntoma de dependencia en la captura, cabe pensar que la significación del test se debe a circunstancias aleatorias en el reparto de las recapturas dentro del período de muestreo.

En la Tabla 15 se muestran los resultados obtenidos para *P.myardi*. Las campañas 2002, 2004, 2007 y 2008 presentan significación del Test2 (P-valor siempre menor que 0,006). Estos p-valores serían indicativos de una dependencia del trampeo. Sin embargo estos resultados se pueden explicar atendiendo al carácter territorial y sedentario que muestra esta especie. En los ocho años de estudio de la especie se ha observado que prácticamente todos los machos de *P.myardi* ejercen una espera pasiva de las hembras y son muy raras las ocasiones en las que se han localizado ejemplares en un enclave desprovisto de huecos que les sirvan de cobijo; son muy escasas también las recapturas de individuos fuera del punto exacto donde fueron marcados. Todo lo anterior induce a pensar que la marca no condiciona el comportamiento de la especie.

3.- Las marcas no se pierden ni se borran.

El sistema de marcaje elegido (persistencia de la tinta, doble código...) ha demostrado ser suficientemente fiable e incluso perdurable en el tiempo tras la muerte y deterioro de los insectos en el campo, con ningún indicio de la existencia de una pérdida masiva de los elementos de individualización de los ejemplares. Se han encontrado individuos que llevaban un año muertos semienterrados en el suelo, con las marcas bien visibles. La parte del cuerpo donde se realiza el marcaje, hace muy difícil la pérdida de la marca.

4.- Todos los muestreos son instantáneos, en relación al intervalo entre el momento (i) y el momento (i+1), y cada suelta se realiza inmediatamente después de la captura.

El muestreo se realiza durante 3 ó 4 horas por día, en días alternos. En cada una de las visitas el tiempo que se le dedica a cada individuo nunca ha superado los 5 minutos, por lo que la captura-marcaje-suelta de los individuos no afecta en lo más mínimo a los parámetros que se analizan. Además en el caso que nos ocupa, la suelta se realiza prácticamente en el mismo lugar donde se realizó la captura, lo que facilita la reincorporación del individuo marcado a su actividad normal de forma inmediata.

5.- Las individuos marcados se mezclan aleatoriamente con los individuos sin marcar.

No se ha encontrado ningún indicio de que la marca de los insectos facilite su captura por parte de predadores, tampoco se tienen evidencias de que los individuos marcados resulten rechazados por los individuos no marcados y como ya se comentó anteriormente la supervivencia de los individuos marcados es igual que la de los individuos sin marcar. Además el tipo de marcaje realizado no le impone ninguna limitación al individuo sobre el que se realiza (en cuanto a movimientos, capacidad de vuelo, búsqueda de refugio, etc.).

Modelos poblacionales

Modelos candidatos para *Cerambyx welensii* Küster

A la vista de que el test_{3.sr} refleja la existencia de una cierta heterogeneidad en la población en la práctica totalidad de las campañas (excepto en 2002), además del tipo de modelo CJS, se incluyó en el análisis el tipo de modelo TSM. Finalmente se chequearon 24 modelos en cada una de las campañas, de los cuales se muestran en la tabla 16 que son los que presentaron el menor QAICc y una diferencia de este índice inferior o igual a 2, en cada una de las campañas.

El número de modelos seleccionados varía de una campaña a otra, sin embargo todos comparten el hecho de que el factor tiempo no influye en el cálculo de

los parámetros, por lo que parece que el comportamiento del insecto es similar, en lo que a supervivencia y tasa de recaptura se refiere, a lo largo de todo el período de emergencia.

De la misma forma también coinciden en que el factor sexo sí es determinante en el cálculo de la tasa de recaptura. Cabe esperar por tanto, que hembras y machos se manifiesten de forma diferente frente a este parámetro. Así, esta discrepancia, podría explicarse por la existencia de un comportamiento diferente entre ambos sexos (por ejemplo que uno de los dos fuera de carácter huidizo), o por que presentaran tasas de supervivencia muy diferentes, traduciéndose cualquiera de los dos casos en una mayor dificultad en la recaptura.

Otra circunstancia significativa es que modelos clásicos del tipo CJS comparten protagonismo con modelos TSM. La presencia de estos modelos entre los que mejor ajustan los datos, sugiere la intervención de individuos transeúntes, que estarían representados tanto entre los machos como entre las hembras, si bien no de manera homogénea (o constante) sino aparentemente alternante y/o aleatoria (unos años se da en los machos y otros en las hembras).

Los modelos estadísticamente similares, se deducen de la tabla 17, en la que se muestran los resultados obtenidos del test LRT. La significación de esta prueba revela que, dentro de cada campaña, todos los modelos mostrados en la tabla 15 son igual de buenos para realizar las estimaciones de los parámetros poblacionales que interesan, razón por la cual dichos modelos serán la base de partida para la aplicación de la formulación necesaria para el cálculo del tamaño poblacional.

Salvo en 2004 son varios modelos, con diferente peso, los que participan en la explicación del comportamiento de la población. Así en la campaña 2002 el 57,4 % de los individuos de la muestra presentarían tasas de supervivencia constantes a lo largo del período de muestreo y variables con respecto al sexo. Se aprecia un 38,4 % de transeúntes en la población, tanto hembras como machos, si bien la transitoriedad de los machos afecta al 10,2 %.

Tabla 16 Selección de modelos CJS y TSM a partir del índice QAICc para *C.welensii*

Campaña 2002				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(s)}	757,993	0	0,355	3
{Phi m(.),f(m2-./.) p(g)}	758,452	0,459	0,282	5
{Phi(s) p(s)}	759,241	1,248	0,190	4
{Phi m(m2-./.),f(m2-./.) p(s)}	760,482	2,489	0,102	6
Campaña 2003				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi m(m2-./.),f(.) p(s)}	1396,56	0	0,651	5
{Phi m(m2-./.),f(m2-./.) p(s)}	1398,586	2,026	0,236	6
Campaña 2004				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi m(m2-./.) f(m2-./.) p(s)}	492,382	0	1,000	6
Campaña 2005				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(s)}	526,382	0	0,530	3
{Phi m(m2-./.) f(.) p(s)}	527,916	1,534	0,246	5
{Phi (s) p(s)}	528,105	1,723	0,224	4
Campaña 2006				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(s) PIM}	1,336,502	0,000	0,395	3
{Phim(m2-./.) f(.) p(s)}	1,337,686	1,184	0,219	5
{Phi(s) p(s)}	1,338,177	1,675	0,171	4
{Phim(m2-./.) f(m2-./.) p(s)}	1,339,351	2,849	0,095	6
Campaña 2007				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phim(m2./.) f(m2 ./.) p(s) }	2,082,529	0,000	0,515	6
{Phim(m2./.) f(.) p(s)}	2,082,647	0,118	0,485	5
Campaña 2008				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi m(m2-./.) f(.) p(s)}	526,360	0	0,421	5
{Phi (s) p(s)}	527,814	1,454	0,325	4
{Phi(.) p(s)}	529,105	1,291	0,254	3

Haciendo el mismo análisis para la campaña 2003 se aprecia que los dos modelos que cumplen con la condición establecida en la metodología explican el comportamiento del 88,8% de la población, el 11,8 % restante es explicado por el resto de los 22 modelos estadísticamente no equivalentes, y su contribución a la explicación del carácter de la población no supera el 1% en ninguno de ellos. En esta campaña la tendencia dominante es la presencia de individuos transeúntes en ambos sexos, si bien son los machos los que manifiestan este comportamiento más claramente.

La campaña 2004 es, en este sentido, diferente a las demás puesto que un solo modelo es capaz de explicar el comportamiento del 100 % de los individuos de

la muestra. La presencia de individuos transeúntes y la diferencia en la tasa de supervivencia que presentan hembras y machos es bastante clara.

Tabla 17 Selección de modelos a partir del Likelihood Ratio test para *C. welensii*

		LRT basado en c-hat = 1,19		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(.)f(m2-./.) p(s)}	1,574	1	0,2097
{Phi(.) p(s)}	{Phi(s) p(s)}	0,784	1	0,3758
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2-./.),f(m2-./.) p(s)}	1,584	2	0,4530
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2-./.),f(.) p(s)}	0,794	2	0,6722
{Phi m(.),f(m2-./.) p(s)}	{Phi m(m2-./.),f(m2-./.) p(s)}	0,010	1	0,9202
{Phi(s) p(s)}	{Phi m(m2-./.),f(m2-./.) p(s)}	0,799	1	0,3713
		LRT basado en c-hat = 1,45		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{phi m(m2-./.),f(.) p(s)}	{phi m(m2-./.),f(m2-./.) p(s)}	0,006	1	0,9383
		LRT basado en c-hat = 1,49		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi m(.) f(m2-./.) p(s)}	{Phi m(m2-./.) f(m2-./.) p(s)}	5,841	1	0,0157**
		LRT basado en c-hat = 1,45		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2_./.) f(.) p(s)}	5,601	2	0,0608
{Phi m(m2_./.) f(.) p(s)}	{Phi m(m2_./.) f(m2_./.) p(s)}	0,002	1	0,9637
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2_./.) f(m2_./.) p(s)}	5,603	3	0,1326
		LRT basado en c-hat = 1,0		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2-./.) f(.) p(s)}	2,880	2	0,2369
{Phi(.) p(s)}	{Phi(s) p(s)}	0,353	1	0,5522
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2-./.) f(m2-./.) p(s)}	3,258	3	0,3536
{Phi(s) p(s)}	{Phi m(m2-./.) f(.) p(s)}	2,526	1	0,1120
{Phi m(m2-./.) f(.) p(s)}	{Phi m(m2-./.) f(m2-./.) p(s)}	0,378	1	0,5387
{Phi(s) p(s)}	{Phi m(m2-./.) f(m2-./.) p(s)}	2,904	2	0,2340
		LRT basado en c-hat = 1,06		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi m (m2./.) f(.) p(s) }	{Phim (m2./.) f(m2 ./.) p(s)}	2,149	1	0,1427
{Phi(.) p(s)}	{Phim (m2./.) f(m2 ./.) p(s)}	27,174	3	0,0001
{Phi(.) p(s)}	{Phim (m2./.) f(.) p(g) }	25,025	3	0,0001
		LRT basado en c-hat = 1,15		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2_./.) f(.) p(s)}	4,301	2	0,0708
{Phi m(m2_./.) f(.) p(s)}	{Phi m(m2_./.) f(m2_./.) p(s)}	0,236	1	0,9531
{Phi(.) p(s)}	{Phi m(m2_./.) f(m2_./.) p(s)}	4,403	3	0,2426

En 2005 los tres modelos estadísticamente equivalentes consiguen explicar el 100 % de la muestra. En esta ocasión los individuos residentes (aquellos que se recapturan al menos en una ocasión), suponen el 75,4 % de la población, y el 24,6% la transitoriedad la definen los machos, puesto que el modelo no indica

presencia de hembras transeúntes. La tasa de supervivencia varía entre un sexo y otro en el 57 %.

La campaña 2006 refleja la presencia de un 56,6 % de individuos residentes, frente al 31,4 % de individuos transeúntes. Estos últimos son principalmente machos, las hembras que describen este comportamiento solamente suponen el 9,5 %. Por lo que respecta a la supervivencia, los modelos que incluyen este parámetro variable entre sexos explican el 48,5% de los datos. En esta campaña ocurre lo mismo que en 2003, los modelos que explican el 12 % de los datos restantes tienen unos pesos muy pequeños (menores del 1,2%).

El año 2007 muestra unos resultados muy similares a los de 2003, en el sentido de que la transitoriedad de los individuos es una constante en la población y al igual de lo que ocurrió en 2003 el grupo que más demostró este comportamiento es el de machos (el 100 % frente al 48,5 % de las hembras).

En 2008 el porcentaje de datos explicados por modelos de individuos residentes, fue del 57,9. Sólo se detectaron machos transeúntes, al igual que ocurrió en la campaña 2005.

La tasa de recaptura (p) se presenta variable entre sexos, en todas las campañas y en todos los modelos. El origen de esta diferencia no se puede deducir sólo con el valor de este parámetro, por lo que será necesario un análisis riguroso de la tasa de supervivencia. El análisis de la proporción de individuos transeúntes en la población también podría ayudar la causa de la discrepancia.

Otra característica común en todas las campañas es la presencia de individuos transeúntes (bien sean hembras, machos o ambos), el porcentaje de la muestra que describe este comportamiento es variable, hasta el punto que en las campañas 2003, 2004 y 2007 la totalidad de la muestra tiene este tipo de comportamiento. La presencia mínima de transeúntes se observó en 2005, sólo el grupo de los machos mostró este carácter (24,6%).

En la tabla 18 se recogen los modelos del tipo JS estudiados bajo la formulación POPAN. Todos los modelos muestran la tasa de incorporación de nuevos individuos ($Pent$) variable en el tiempo ($Pent(t)$), pero no parece estar influenciada por el sexo. Esto significaría que tanto hembras como machos

Resultados

presentan una tasa de incorporación variable en el tiempo, pero no diferente entre ellos.

Tabla 18: Conjunto de modelos JS parametrizados con POPAN para *Cerambyx welensii*

Campaña 2002		c-hat=1,19		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) P(s) Pent(t) N(s)}	965,89	0	0,52	18
{Phi(s) P(s) Pent(t) n(s)}	967,05	1,16	0,29	18
{Phim(m2_./.)f(m_2./.)P(s)Pent(t)N(s)}	968,11	2,22	0,17	20
Campaña 2003		c-hat=1,45		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi (m(.) f(.)) P(s) Pent(t) N(s)}	2029,36	0	0,58	19
{Phi m(m2_./.) f(.) P(s) Pent (t) N(s)}	2030,05	0,69	0,41	18
Campaña 2004		c-hat=1,49		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phim(m2_./.)f(m2_./.)P(s)Pent(t)N(s)}	657,55	0	1	19
Campaña 2005		c-hat=1,45		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) P(s) Pent(t) N(s)}	698,19	0	0,74	21
{Phim(m2_./.) f(.) P(s) Pent (t) N(s)}	700,65	2,45	0,22	22
Campaña 2006		c-hat=1,00		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(s)Pent(t) N (s)}	163,237	0	0,74229	16
Campaña 2007		c-hat=1,06		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phim(m2_./.) f(.)P(s)Pent(t)N(s)}	2396,499	0,000	0,713	20
Campaña 2008		c-hat=1,15		
Modelo	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) P(s) Pent (t) N(s)}	706,19	0	0,72	19
{Phim(m2_./.) f(.) P(s) Pent (t) N(s)}	708,34	2,15	0,28	21

Modelos candidatos para *Prinobius myardi* Mulsant

Al igual que se hizo para *C.welensii*, se analiza la significación que presentan cada uno de los test de bondad del ajuste utilizados. Como se puede apreciar en la tabla 3, la información relativa al grupo de las hembras es muy escasa, dado que el número de capturas de este grupo fue muy escasa (máximo de 37 en 2003 y mínimo de 4 en 2005).

La presencia de transeúntes en la población no queda claramente reflejada, puesto que para un nivel de significación $\alpha=0,05$, en la campaña 2002 solo se puede intuir un cierto grado de transitoriedad para las hembras (test3.sr p-valor=0,09) y la campaña 2004 muestra significación para machos (p-valor=0,03), lo que por otra parte coincide con las observaciones realizadas en campo. A partir de estos indicios y para darle continuidad a la metodología seguida para *C.welensii*, se comenzó con un modelo general clásico (CJS), al que se sumó con posterioridad un modelo que incorpora estructura de edad (TSM).

Se testaron un total de 24 modelos, de los que en la tabla 19 se recogen los que presentaron el menor QAICc y una diferencia de este índice inferior o igual a 2.

Los modelos estadísticamente similares, se deducen de la tabla 20. Los datos del P-valor (el más próximo a la significación fue de 0,093 y se dio en 2004) revelan que los mismos dos modelos que se han seleccionado en todas las campañas, son igual de buenos para realizar las estimaciones de los parámetros poblacionales que interesan.

Al contrario de lo que ocurría para el caso de *C.welensii*, los modelos seleccionados son los mismos en todas las campañas. Ninguno de los modelos incluye el factor tiempo como determinante en el cálculo de los parámetros. Esto podría interpretarse como que el carácter de los machos (no se utilizan los datos de las hembras) no varía entre una campaña y otra.

La interpretación biológica de lo que indican los modelos es que dentro de la especie, la mayoría de los machos son residentes. Salvo en la campaña 2007, donde este grupo supone un poco más de la mitad de la población (51%), el resto de las campañas revela mucha mayor presencia que de transeúntes.

Tabla 19: Selección de modelos CJS y TSM a partir del índice QAICc para *P.myardi*

Campaña 2002				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(.)}	492,29	0,00	0,69	2
{Phim(m2 ./.) p(.)}	493,94	1,65	0,30	3
Campaña 2003				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(.)}	465,19	0,00	0,71	2
{Phim(m2 ./.) p(.)}	467,07	1,88	0,28	3
Campaña 2004				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phim(m2 ./.) p(.)}	282,99	0,00	0,59	3
{Phi(.) p(.)}	283,75	0,75	0,40	2
Campaña 2005				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(.)}	113,44	0,00	0,74	2
{Phim(m2 ./.) p(.)}	115,58	2,14	0,25	3
Campaña 2006				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(.)}	284,38	0,00	0,66	2
{Phim(m2 ./.) p(.)}	286,30	1,92	0,25	3
Campaña 2007				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(.)}	298,19	0,00	0,51	2
{Phim(m2 ./.) p(.)}	298,30	0,10	0,49	3
Campaña 2008				
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.) p(.)}	524,42	0,00	0,73	2
{Phim(m2 ./.) p(.)}	526,32	1,96	0,27	3

Analizando globalmente todas las campañas, destaca el hecho de que en todas excepto en 2004 el mejor modelo, en cuanto a porcentaje de población explicada, es el que muestra machos con tasa de supervivencia y tasa de recaptura constantes durante todo el período de vuelo, circunstancia que coincide con las observaciones realizadas en campo. La presencia de individuos transeúntes, a la vista de los modelos antes descritos, puede parecer una característica importante del comportamiento de esta especie, sin embargo hay que analizar con detalle los valores de los parámetros asociados, como son la proporción de individuos transeúntes en la muestra y el índice de transitoriedad poblacional, para tener una idea clara a este respecto.

Bajo la formulación POPAN (tabla 21) se mantienen como modelos válidos los mismos obtenidos partiendo del tipo de modelo JS y TSM. Destaca la presencia de un grupo de machos transeúntes durante todas las campañas, aunque nunca mayor del 31,4% observado en 2003.

Tabla 20: Selección de modelos a partir del Likelihood Ratio test para *P.myardi*

Campaña 2002		LRT basado en c-hat = 1,19		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) p(.)}	0,392	1	0,5310
Campaña 2003		LRT basado en c-hat = 1,00		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) p(.)}	0,188	1	0,6647
Campaña 2004		LRT basado en c-hat = 1,22		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) p(.)}	2,826	1	0,0928
Campaña 2005		LRT basado en c-hat = 1,35		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) P(.)}	0,657	1	0,8106
Campaña 2006		LRT basado en c-hat = 1,00		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) p(.)}	0,207	1	0,6491
Campaña 2007		LRT basado en c-hat = 1,22		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) p(.)}	1,983	1	0,1591
Campaña 2008		LRT basado en c-hat = 1,28		
Modelo	Modelo	Chi-sq	df	Prob.
{Phi(.) p(.)}	{Phim(m2 ./.) p(.)}	0,984	1	0,132

Con respecto a la tasa de incorporación (Pent), durante todas las campañas se presenta variable en el tiempo, es decir a principios del período de emergencia aparecen individuos a distinto ritmo que al final del período de emergencia.

De esta formulación destacan los pesos que tienen cada uno de los modelos, en todas las campañas, el modelo que presenta tasas de supervivencia y recaptura constantes y tasa de incorporación variable en el tiempo, representa entre el 68,6% y el 76,3 % (en 2003 y 2007 respectivamente). Lo que refuerza el carácter sedentario que muestran los machos de la especie en campo, y refuerza los resultados obtenidos a partir de la parametrización JS.

Tabla 21 Conjunto de modelos JS parametrizados con POPAN para *P.myardi*

Campaña 2002		c-hat=1,19		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	742,807	0,000	0,70529	23
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	744,552	1,745	0,29471	24
Campaña 2003		c-hat=1,00		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	559,477	0,000	0,686	17
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	561,043	1,566	0,314	18
Campaña 2004		c-hat=1,22		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	342,485	0,000	0,741	15
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	344,585	2,100	0,259	16
Campaña 2005		c-hat=1,35		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	1.095,698	0,000	0,728	17
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	1.097,671	1,973	0,272	16
Campaña 2006		c-hat=1,00		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	361,732	0,000	0,728	14
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	363,702	1,970	0,272	15
Campaña 2007		c-hat=1,22		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	372,660	0,000	0,763	16
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	375,003	2,343	0,237	17
Campaña 2008		c-hat=1,28		
Modelo	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights	Num. Par
{Phi(.)P(.)Pent(t)N(.)}	359,62	0,000	0,73	
{Phim(m2_./.)P(.)Pent(t)N(.)}	361,00	1,343	0,27	

Cálculo de los parámetros estimados a partir de los modelos poblacionales TSM

Supervivencia y transitoriedad.

A partir del tipo de modelo TSM se calculó el porcentaje de transeúntes presentes en la muestra (τ) y en la población (T) durante todos los años, salvo en dos campañas que no presentaron datos suficientes (tabla 22). Se necesitan al menos dos recapturas para que sea posible el cálculo de la supervivencia inicial (Φ_{i1}), y la supervivencia para el resto de las recaptura (Φ_{i2}). En la campaña 2002 se recapturaron 15 hembras en una ocasión, y en 2005 de las 16 hembras recapturas solamente dos lo hicieron en dos ocasiones por lo que no se pudieron calcular dichos parámetros.

Tabla 22 Valores de los parámetros calculados para *C.welensii* a partir del modelo TSM

	Año	Φ_{i1}	95% C.I.	Φ_{i2}	95% C.I.	τ	95% C.I.	T	95% C.I.
Machos	2002	0,826	0,754 - 0,898	0,837	0,820 - 0,854	0,013	0,000 - 0,103	0,009	0,005 - 0,013
	2003	0,800	0,756 - 0,844	0,919	0,910 - 0,928	0,129	0,079 - 0,180	0,072	0,071 - 0,074
	2004	0,678	0,604 - 0,752	0,912	0,893 - 0,931	0,257	0,158 - 0,355	0,174	0,168 - 0,179
	2005	0,716	0,643 - 0,789	0,857	0,834 - 0,880	0,165	0,063 - 0,266	0,122	0,117 - 0,127
	2006	0,885	0,721 - 0,958	0,916	0,897 - 0,934	0,037	0,010 - 0,067	0,025	0,024 - 0,026
	2007	0,745	0,675 - 0,804	0,933	0,918 - 0,946	0,202	0,166 - 0,283	0,100	0,099 - 0,101
	2008	0,758	0,675 - 0,840	0,888	0,871 - 0,905	0,213	0,158 - 0,268	0,110	0,107 - 0,113
	Hembras	2002	--	--	0,85	0,826 - 0,880	--	--	--
2003		0,842	0,673 - 1,000	0,85	0,827 - 0,881	0,014	0,000 - 0,216	0,011	0,000 - 0,023
2004		0,468	0,468 - 0,378	0,89	0,851 - 0,929	0,474	0,121 - 0,828	0,392	0,364 - 0,421
2005		--	--	0,81	0,757 - 0,857	--	--	--	--
2006		0,890	0,640 - 0,973	0,909	0,869 - 0,937	0,020	0,018 - 0,038	0,016	0,013 - 0,019
2007		0,829	0,572 - 0,946	0,908	0,874 - 0,933	0,087	0,000 - 0,191	0,066	0,060 - 0,071
2008		0,796	0,627 - 0,965	0,914	0,876 - 0,952	0,075	0,000 - 0,189	0,048	0,036 - 0,060

Φ_{i1} : supervivencia aparente entre las dos primeras ocasiones de muestreo; Φ_{i2} : supervivencia aparente para el resto de las ocasiones de muestreo; τ : proporción de individuos transeúntes en la muestra; T: proporción de transeúntes en la población

En el caso de las hembras, el porcentaje de transeúntes de la población varió entre el 1,1% de 2003 y el 39,2% de 2004. Aunque no se ha podido estimar la presencia de hembras transeúntes, si consideramos el peso de los tipos de modelos seleccionados (tabla 17), 2005 sería entonces el único año en el que no se podría constatar la existencia de este tipo de comportamiento en las hembras.

Resultados

Por lo que se refiere a los machos, las tasas de transitoriedad son variables a lo largo del periodo de estudio con tendencia al incremento a medida que se suceden los años. El año que mayor tasa de transeúntes mostró para ambos grupos fue 2004 ($T=0,174$, $0,168-0,179$ 95% C.I. para machos y $T=0,392$, $0,364-0,421$ 95% C.I. para hembras).

De acuerdo con los resultados obtenidos, la tasa de supervivencia de los individuos residentes (Φ_{i2}) permanece constante en el tiempo tanto para hembras como para machos, dentro de cada campaña de muestreo. Sí existe, sin embargo, cierta variabilidad interanual y entre grupos, si bien no parecen ser significativas ni en el caso de los machos ni en el de las hembras puesto que, como puede verse en la figura 9, los márgenes de confianza de las tasas de supervivencia se solapan (ver Hilton & Miller 2003 para interpretación estadística. En resumen solape es muy grande para hembras y escaso para machos).

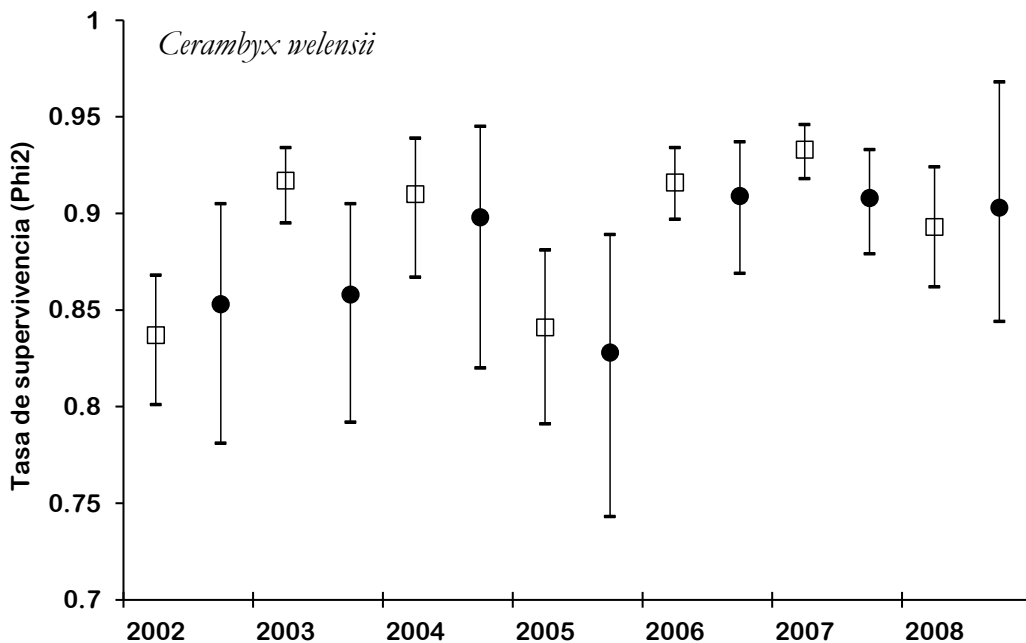


Figura 9: Tasa de supervivencia de individuos residentes de *C. welensii* (Φ_{i2})(con intervalos de confianza 95%) (□machos ●hembras.)

El grupo de los machos de la especie presenta tasas de supervivencia ligeramente mayores que el grupo de las hembras, aunque esta diferencia tampoco parece ser significativa. Para los machos los valores extremos de este parámetro se encuentran entre el 83,7% (0,017 SE) en 2002 y el 91,7% (0,010 SE) en 2003. Los valores de supervivencia de las hembras oscilan entre el 82,8% (0,037 SE) registrado en 2005 y el 89,8% (0,037 SE) en 2004.

En el caso de *P.myardi* el número de parámetros estimados es menor, puesto que solo se considera el grupo de los machos dado el escaso número de hembras capturadas.

En coincidencia con la parametrización POPAN, que mostró claramente que estos individuos no superaban nunca el 30% de la población, los índices de transitoriedad muestral (τ) y poblacional (T) refuerzan la hipótesis de que en general, los machos de esta especie son bastante estáticos. Los resultados que se muestran en la tabla 23, revelan que la principal estrategia vital de la población está definida por un carácter muy marcado de permanencia en el sitio.

Tabla 23 Valores de los parámetros calculados para *P.myardi* a partir del modelo TSM

	Año	Phi ₁	95% C.I.	Phi ₂	95% C.I.	τ	95% C.I.	T	95% C.I
Machos	2002	0,899	0,873 - 0,926	0,909	0,896 - 0,923	0,011	0,00 - 0,043	0,0043	0,003 - 0,005
	2003	0,903	0,880 - 0,926	0,909	0,894 - 0,923	0,006	0,00 - 0,063	0,0021	0,001 - 0,003
	2004	0,859	0,804 - 0,914	0,911	0,892 - 0,930	0,057	0,00 - 0,121	0,0155	0,013 - 0,018
	2005	0,871	0,847 - 0,895	0,878	0,866 - 0,890	0,008	0,00 - 0,039	0,0026	0,000 - 0,005
	2006	0,914	0,879 - 0,949	0,915	0,897 - 0,933	0,001	0,00 - 0,044	0,0004	0,000 - 0,003
	2007	0,854	0,721 - 0,930	0,897	0,849 - 0,931	0,048	0,00 - 0,110	0,0182	0,015 - 0,021
	2008	0,930	0,880 - 0,960	0,928	0,901 - 0,947	0,003	0,00 - 0,028	0,0007	0,000 - 0,001

Phi₁: supervivencia aparente entre las dos primeras ocasiones de muestreo; Phi₂: supervivencia aparente para el resto de las ocasiones de muestreo; τ : proporción de individuos transeúntes en la muestra

De acuerdo con los resultados expuestos en el apartado anterior en 2004 el 58,9% de los machos de *P.myardi* pueden desarrollar un comportamiento típico de individuos transeúntes. Sin embargo el valor de T para esta campaña es de 0,015 (0,013-0,018 95% CI), lo que implica que sólo el 1,5% de los machos que podrían ser transeúntes, lo son realmente. El año 2007 muestra valores de T ligeramente mayores, sin embargo el peso del modelo que revelaría presencia de transeúntes es un 10% menor que en 2004, por lo que la presencia de este tipo de individuos sería aún más pequeña.

La tasa de supervivencia de los individuos residentes permanece constante en el tiempo dentro de cada campaña de muestreo. Sí existe, sin embargo, cierta variabilidad interanual en los valores del parámetro si bien las diferencias no parecen ser significativas puesto que, como puede verse en la figura 10, los márgenes de confianza de las tasas de supervivencia se solapan (ver Hilton & Miller 2003 para interpretación estadística). Los valores extremos de este parámetro se encuentran entre el 91,1% (0,018 SE) en 2006 y 87,8% (0,012%) en 2005.

Los valores de supervivencia de los individuos residentes de *P.myardi* superan en todas las campañas el 88%, lo que puede indicar que la población no está sometida a factores que aumenten la mortalidad.

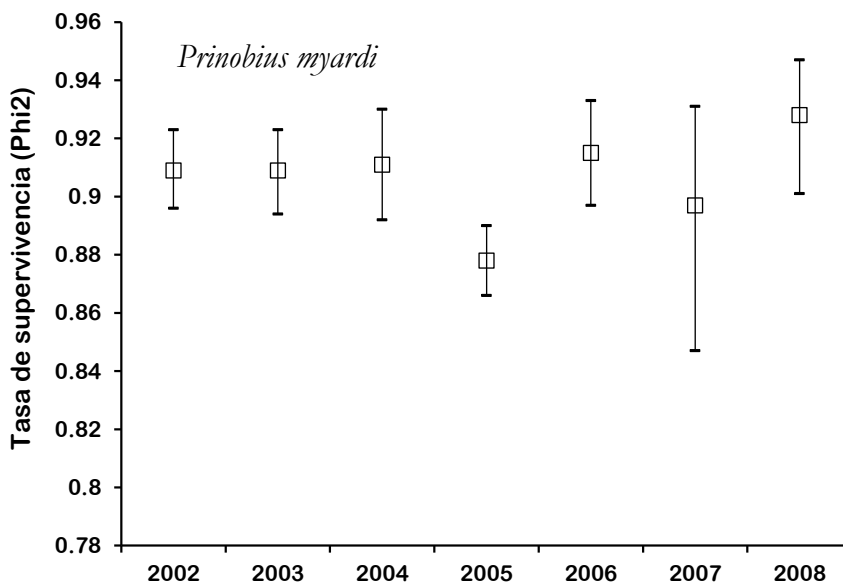


Figura 10 Tasa de supervivencia de los machos residentes de *P.myardi* (con intervalos de confianza 95%) de individuos residentes.

Tasa de recaptura.

En el caso de *C.welensii* la tasa de recaptura resultó ser un parámetro constante a lo largo del período de muestreo dentro de cada grupo, de manera que tanto hembras como machos presentan una probabilidad de recaptura que no depende del momento de emergencia. En ambos grupos se registró cierta

variación interanual en el valor de la tasa de recaptura si bien los errores estándar de estas estimaciones se solapan de forma muy acusada.

La diferencia interanual máxima que presentan las hembras es del 18%, la que presentan los machos es del 15%. En todas las campañas salvo 2004 la tasa de recaptura de los machos es superior a la de las hembras, siendo la diferencia entre ambos grupos aparentemente significativa (tabla 24).

Ante este parámetro machos y hembras presentan grandes diferencias (fig. 11). Biológicamente viene a corroborar un comportamiento diferente entre ambos grupos, que condiciona la tasa de recaptura. En este sentido cabría esperar que uno de los sexos fuera más huidizo que el otro, o que presentaran tasas de supervivencia muy diferentes de forma que la recaptura de uno fuera más probable que la recaptura de otro. Los resultados obtenidos muestran tasas de supervivencia muy similares para hembras y machos, por lo que parece que las hembras tienen un acusado carácter huidizo. Esto coincide con las observaciones realizadas en campo, donde se ha observado a las hembras realizando las puestas en lugares protegidos u ocultos (grietas en los troncos, orificios antiguos de cerambícidos, etc.), y que se traduce en una menor proporción de hembras recapturadas.

Tabla 24 Estimación de la tasa media de recaptura(p) para *C.welensii*.

	Año	p	95% C.I.
Machos	2002	0,186	0,137 - 0,247
	2003	0,190	0,153 - 0,233
	2004	0,187	0,125 - 0,270
	2005	0,175	0,111 - 0,264
	2006	0,097	0,072 - 0,129
	2007	0,244	0,212 - 0,280
	2008	0,201	0,169 - 0,246
	Hembras	2002	0,039
2003		0,078	0,043 - 0,139
2004		0,218	0,074 - 0,372
2005		0,071	0,032 - 0,151
2006		0,062	0,028 - 0,096
2007		0,085	0,052 - 0,135
2008		0,065	0,016 - 0,114

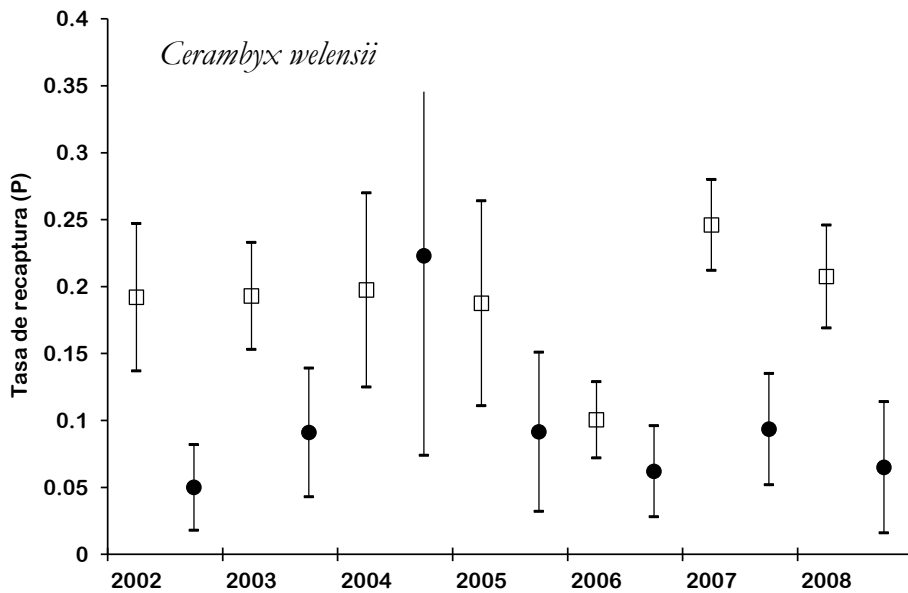


Figura 11 Tasa de recaptura de *C. welensii* (con intervalos de confianza 95%) (□machos ●hembras.)

El comportamiento sedentario de los machos de *P. myardi*, podría deducirse también de los valores que toma la tasa de recaptura (p) (Tabla 25), que oscilan entre 0,425 en 0,739 (2002 y 2004 respectivamente).

Tabla 25: Estimación media de la tasa de recaptura (p) y de la tasa de supervivencia aparente de individuos residentes (Φ_{i2}) de *P. myardi*

Año	Recaptura		Supervivencia	
	p	95% C.I.	Φ_{i2}	95% C.I.
2002	0,425	0,350 - 0,504	0,909	0,896 - 0,923
2003	0,507	0,423 - 0,591	0,909	0,894 - 0,923
2004	0,739	0,647 - 0,814	0,911	0,892 - 0,930
2005	0,671	0,501 - 0,805	0,878	0,866 - 0,890
2006	0,428	0,332 - 0,530	0,915	0,897 - 0,933
2007	0,484	0,378 - 0,591	0,897	0,847 - 0,931
2008	0,638	0,571 - 0,701	0,928	0,901 - 0,947

Analizando de forma pormenorizada en número de recapturas de los individuos de *P. myardi* por campaña, se puede ver que en 2004 un 2,7% de los adultos estudiados fue recapturado en 16 ocasiones e igual porcentaje se recapturó en 13 ocasiones; en 2005 un 4,8% fue recapturado en 12 ocasiones y

en 2007 el 1,7% de los individuos marcados se recapturaron en 13 ocasiones. Pero además del elevado número de recapturas destaca el hecho de que en la mayoría de los casos se realizaron en el mismo refugio donde se marcaron por primera vez. Todo eso refuerza lo ya postulado con anterioridad, que la fidelidad al sitio de los machos de esta especie es muy alta. Estos datos contrastan con los obtenidos para las hembras, para las cuales el número máximo de recapturas fue tres y se realizaron en distinto árbol del que fueron capturadas y marcadas la primera vez.

Machos y hembras parecen desarrollar estrategias vitales radicalmente opuestas. Mientras que los primeros parecen ser sedentarios, circunstancia que facilita la captura y posterior recaptura de individuos; las hembras son bastante móviles y parecen permanecer poco tiempo en el mismo sitio, lo que dificulta su localización.

Tamaño de población.

Los datos de captura y recaptura fueron empleados para estimar el tamaño poblacional (N) con la formulación POPAN de los modelos Jolly-Seber para poblaciones abiertas. Esta formulación utiliza la tasa de incorporación (Pent), que resultó constante para todo el período de vuelo, para calcular N.

Los resultados obtenidos para la población total de *C.welensii* se muestran en la tabla 26. En general son más abundantes las hembras que los machos. A lo largo de las siete campañas estudiadas se observa cierto comportamiento cíclico que se repite cada tres años (fig. 12).

La densidad de población de machos de *C.welensii* osciló entre 276 ± 23 ind./ha (2006) y 140 ± 16 ind./ha (2004), de acuerdo con el tamaño de población estimado para las hembras la densidad poblacional también fue mayor para este grupo, su valor se situó entre 437 ± 118 ind./ha (2002) y 172 ± 35 ind./ha (2004). Analizando los datos de forma conjunta se obtiene una densidad de población total de entre 666 ± 141 ind./ha y 312 ± 51 ind./ha

Tabla 26: Número de ejemplares (N) de *C. Welensii*

Campaña	Machos		Hembras		Sex-ratio
	N	SE	N	SE	
2002	640,97	64,36	1224,51	330,28	1,91
2003	614,09	39,43	1028,11	158,96	1,67
2004	392,96	45,22	481,60	98,00	1,24
2005	682,73	87,43	857,55	244,00	1,26
2006	773,27	64,94	710,20	121,47	0,92
2007	459,23	25,35	694,16	85,28	1,51
2008	580,64	56,00	936,24	132,65	1,61

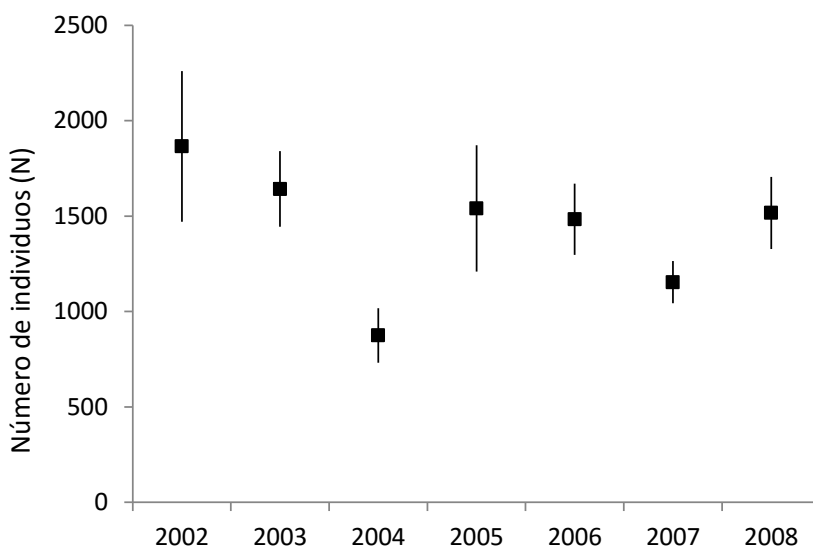


Figura 12: Evolución del tamaño poblacional de *C.welensii* (con intervalos de confianza 95%)

En lo referente a *P.myardi*, los resultados revelan un descenso muy acusado de la población de machos y su posterior recuperación (fig. 13). La presencia de los machos de esta especie es bastante menor que la de *C.welensii*. En la campaña de 2005 llegó a ser 27 veces más pequeña que la de los machos de *C.welensii*. El número de individuos por hectárea no superó los 52 ± 3 .

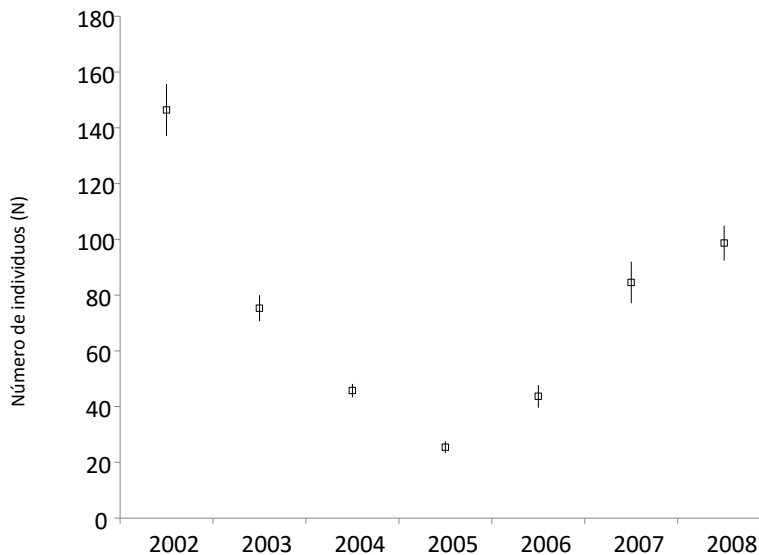


Figura 13: Evolución del tamaño poblacional de *P.myardi* (con intervalos de confianza 95%)

Modelos fenológicos y cálculo de constantes térmicas.

Elaboración de datos de partida

Como primer paso para el desarrollo de un modelo fenológico hay que determinar el período de vuelo y de emergencia de la especie que se quiere modelar. Los datos de partida son los obtenidos a partir del muestreo captura-marcaje-recaptura, que lleva implícita la liberación de los adultos después de su registro. Para obtener una aproximación del periodo de emergencia se han considerado sólo los datos de captura de nuevos individuos en cada una de las visitas realizadas, asumiendo el error que pueda cometerse al suponer que los individuos capturados por primera vez son individuos recién emergidos. El período de vuelo se estima a partir de los datos de captura y recaptura obtenidos en cada ocasión de muestreo

Se han procesado un total de 3480 ejemplares de *Cerambyx welensii* en las ocho campañas muestreadas, de los que 1372 fueron hembras y 2108 machos (tabla 2). El período de emergencia de los machos de esta especie presentó una duración media de $62 \pm 10,2$ días. Por lo que respecta al período de vuelo, tiene una duración de $60 \pm 9,8$ días. El período de emergencia de las hembras

Resultados

de tiene una duración media de $59 \pm 7,0$ días. El período de vuelo fue de $60 \pm 9,2$ (tabla 27).

Tabla 27: Resumen de fechas del período de vuelo y de emergencia de *Cerambyx welensii*

	Machos					Hembras				
	Fecha			Duración (días)		Fecha			Duración (días)	
	primera captura	última captura	última recaptura	PE	PV	primera captura	última captura	última recaptura	PE	PV
2002	04-jun	12-ago	24-jul	69	50	04-jun	28-jul	28-jul	54	54
2003	16-may	27-jul	21-jul	72	66	16-may	09-jul	13-jul	54	58
2004	03-jun	17-jul	19-jul	44	46	03-jun	27-jul	17-jul	54	44
2005	21-may	12-jul	12-jul	52	52	21-may	12-jul	14-jul	52	54
2006	19-may	25-jul	21-jul	67	63	19-may	21-jul	21-jul	63	63
2007	17-may	26-jul	31-jul	70	75	19-may	20-jul	26-jul	62	68
2008	21-may	28-jul	24-jul	68	64	19-may	31-jul	26-jul	73	68
2009	21-may	16-jul	26-jul	56	66	19-may	18-jul	28-jul	60	70

En la figura 14 se pueden ver las curvas de vuelo acumulado de *C.welensii* en las ocho campañas muestreadas

Respecto a *P.myardi* se han obtenido un total de 619 ejemplares en las ocho campañas muestreadas, de los que 421 fueron machos y 138 hembras (tabla 3). El período de emergencia de los machos de *P. myardi* presentó una duración media de $44 \pm 11,5$ días. Por lo que respecta al período de vuelo, tiene una duración de $48 \pm 10,3$ días, ligeramente superior al período de emergencia. La diferencia entre ambos es de $4,4 \pm 5,0$ días (tabla 28). El período de emergencia de las hembras de *P.myardi* tiene una duración media de $29 \pm 12,8$ días. Comienza más tarde que el de los machos y termina antes (fig. 14), aunque las diferencias no fueron significativas (t-student =1,917 p-valor =0,104 $\alpha=0.05$). No parece probable, por tanto, que esta especie desarrolle comportamientos protándricos.

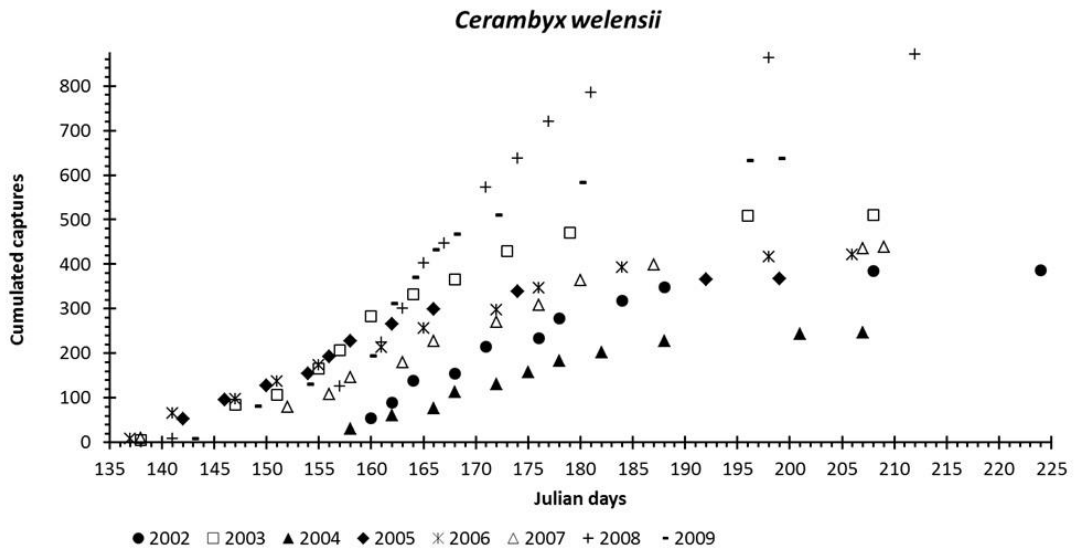


Figura 14: Curvas de vuelo acumulado de *C.welensii*.

Tabla 28 Resumen de fechas del período de vuelo y de emergencia de *Prinobius myardi*

	Machos					Hembras				
	primera captura	Fecha		Duración (días)		primera captura	Fecha		Duración (días)	
		última captura	última recaptura	PE	PV		última captura	última recaptura	PE	PV
2002	22-jun	23-ago	23-ago	62	62	28-jun	18-ago	16-jul	51	18
2003	13-jun	29-jul	06-ago	46	54	19-jun	31-jul	07-jul	42	18
2004	11-jul	10-ago	22-ago	30	42	07-jul	21-jul	--	14	--
2005	30-jun	03-ago	01-ago	34	32	26-jun	22-jul	--	26	--
2006	18-jun	25-jul	02-ago	37	45	24-jun	15-jul	--	21	--
2007	18-jun	12-ago	15-ago	55	58	08-jul	31-jul	--	23	--
2008	28-jun	11-ago	13-ago	44	46	04-jul	31-jul	03-ago	27	30
2009	22-jun	11-ago	18-ago	50	57	26-jun	28-jul	28-jul	32	32

En la figura 15 se pueden ver las curvas de vuelo acumulado de *P.myardi* en las ocho campañas muestreadas

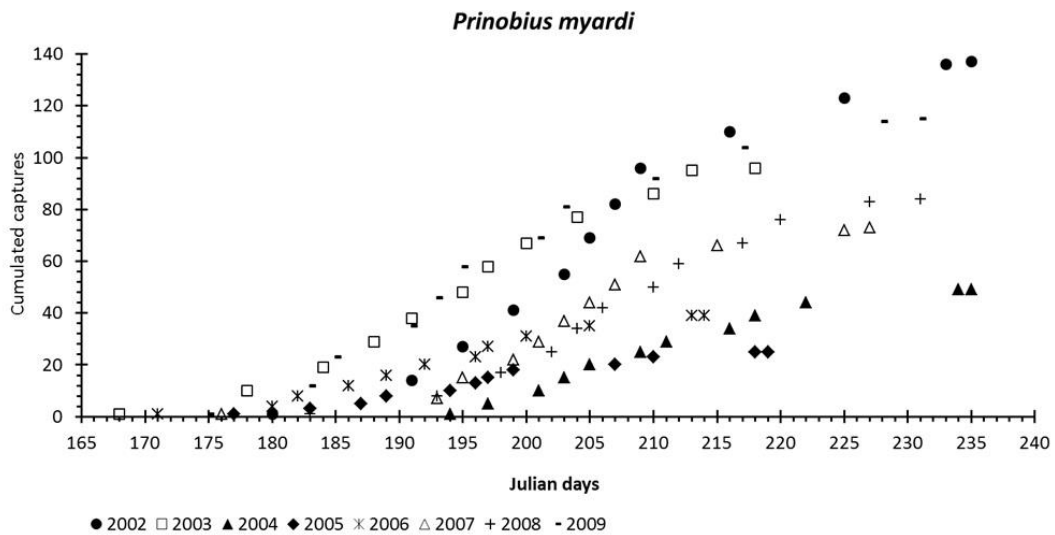


Figura 15: Curvas de vuelo acumulado de *P. myardi*.

Otra tarea previa a la determinación de modelos fenológicos es la obtención de los datos meteorológicos, así como la estimación de los datos perdidos. Esta se realizó con las ecuaciones reflejadas en la tabla 29. La correlación (r^2 de Pearson), osciló entre 0,992 de La Rocina y RAIFHU007 en 2002 y 0,901 de Hinojos y RAIFHU007 y RIA en 2006. Estos tan altos dan testimonio de la gran similitud entre las estaciones y refrendan la fiabilidad del uso de los datos meteorológicos estimados. En 2005 y 2009 no hay ningún registro perdido en la estación de “Hinojos” por lo que no hizo falta ningún cálculo.

Tabla 29 Ecuaciones de regresión lineal utilizadas para completar las series de temperaturas máximas y mínimas.

Año	Registros perdidos	Ecuaciones calculadas para completar los registros perdidos	R ²
2002	15 de 365	TmaxRocina= 0,255 + 1,060 Tmax RAIFHU007	<u>0,992</u>
		TminRocina= 0,398 + 1,007 Tmin RAIFHU007	0,973
2003	4 de 365	TmaxRocina= 0,203 + 0,293 Tmax RAIFHU007+0,727TmaxRIA	0,965
		TminRocina= -0,144 + 0,468 Tmin RAIFHU007+0,558TmaxRIA	0,991
2004	2 de 365	TmaxHinojos= -2,899 + 0,237 Tmax RAIFHU007+0,886TmaxRIA	0,967
		TminHinojos= -1,763 + 0,865 Tmin RAIFHU007+0,174TmaxRIA	0,957
2006	4 de 365	TmaxHinojos= -1,422 – 0,644 Tmax RAIFHU007+1,675TmaxRIA	<u>0,901</u>
		TminHinojos= -0,143 + 0,011 Tmin RAIFHU007+0,918TmaxRIA	0,905
2007	18 de 365	TmaxHinojos= -2,785 – 0,506 Tmax RAIFHU007+1,590TmaxRIA	0,973
		TminHinojos= -1,258 – 0,177 Tmin RAIFHU007+1,137TmaxRIA	0,928
2008	82 de 365	TmaxHinojos= -3,597 + 0,217 Tmax RAIFHU007+0,814TmaxRIA	0,904
		TminHinojos= -1,610 – 0,147 Tmin RAIFHU007+1,147TmaxRIA	0,912

Modelos fenológicos candidatos de Cerambyx welensii

Las combinaciones de las diferentes fechas de inicio (1 de octubre al 1 de abril) y los valores de las temperaturas de desarrollo funcionales dieron lugar a un total de 76 modelos. Todos fueron utilizados para calcular el error medio cuadrático (RMSE) en cada uno de los 11 períodos de vuelo acumulados (PVA) estudiados.

Las modelos que exhiben una de las diez RMSEs más bajas durante al menos 5 PVA fueron aquellos que se construyeron con el 1 de abril como fecha de inicio y con temperaturas mínimas de desarrollo de 11 a 13°C. En concreto, el modelo “01 de abril 12°C / -” cumplió el criterio en 9 de los PVA. Los modelos “01 de abril 11°C / 30°C”, “01 de abril 12°C / 30°C”, “01 de abril 13°C / -” y “01 de abril 13°C / 30°C” verificaron tener el menor RMSE en 8 de los 11 PVA. El resto de los modelos no demostraron tener RMS mínimo en más de 5 PVA, lo que supone menos del 50% del período de vuelo. Se calculó la precisión de las estimaciones que realizaron los cinco modelos anteriores.

Los resultados de la validación cruzada para dichos modelos se muestran en la tabla 30. El mejor modelo (valores de RMSE más bajos en el mayor número de PVA), fue “1 de abril de 12°C / -”.

Tabla 30: Medida de la precisión calculada en la fase de validación para *C.welensii*.

PVA (%)	1A 11/30		1A 12/--		1A 12/30		1A 13/--		1A 13/30	
	md	RMSE	md	RMSE	md	RMSE	md	RMSE	md	RMSE
1	-6	6.2	-1	1.5	-9.4	9.4	0	2.4	-3.8	4.2
10	-3.6	4	1	3	-2.6	6.5	1.1	4	-1.9	2.7
20	-4.4	4.7	0.1	2.5	-2.8	6.2	0.3	3.3	-2.8	3.5
30	-4.9	5.6	-0.4	2.5	-1.8	5.7	-0.3	3.5	-2.8	3.8
40	-4.5	5.3	-0.4	3.1	-1.4	5.7	-0.4	4.1	-2.6	4
50	-4.6	5.6	-0.4	3.2	-1.3	5.3	-0.5	4.3	-2.6	4.1
60	-4.3	5.4	0.6	3.6	-0.8	5.4	0.5	4.9	-2	3.9
70	-3.6	5.3	1.1	3.6	-1.4	5.8	0.9	4.6	-1.8	3.8
80	-2.9	4.7	2	4.1	-0.9	6.8	1.6	5.1	-1.3	3.9
90	-3.8	6	2.3	4.3	-2.5	7	1.6	5.2	-1.9	4.5
99	-9.5	10.3	-2.3	4.2	-14.9	17.2	-2.9	5.9	-8.1	9.5

md= Diferencia media en días. RMSE en días

Las constantes térmicas se determinaron mediante el ajuste de los PVA y los valores DD calculados con los parámetros definidos en el modelo. Obteniendo la ecuación (Ec. 11) que fue la que se utilizó para calcular las constantes térmicas propuestas para cada PVA (tabla 31).

$$CPE = e^{-e^{(3.97(\pm 0.25) + 0.009(\pm 0.0001)DD)}} \quad R^2 = 0,955 \quad (11)$$

Tabla 31. Constantes térmicas estimadas (DD).

	PVA (%)										
	1	10	20	30	40	50	60	70	80	90	99
<i>C.welensii</i> DD (April 1 12 °C/--)	272	349	389	422	452	483	517	557	609	692	953
<i>P. myardi</i> DD (April 15 12 °C/--)	622	709	754	790	824	859	897	942	1000	1094	1388

*Modelos fenológicos candidatos de *Prinobius myardi**

Las combinaciones de las diferentes fechas de inicio (1 de octubre al 1 de mayo) y las distintas temperaturas funcionales de desarrollo dieron lugar a un total de 96 modelos, que se utilizaron para calcular el RMSE en cada PVA.

Ninguno de los modelos con fecha de inicio anterior al 15 de abril se posicionó entre los diez con menor RMSE en más de 4 PVA, con la excepción del modelo de “01 de enero 17°C / -”, que cumplió este criterio en 5 de los PVA definidos. Por otra parte los modelos con fecha de inicio 1 y 15 de mayo no verificaron el criterio de selección en más de 3 PVA. Los modelos “15 de abril 11°C / 30°C”, “15 de abril de 12°C / -” y abril “15 12°C / 30°C” tuvieron valores RMSE entre los diez más bajos en 8 de los 11 PVA. Los otros modelos cumplen el criterio en un máximo de 6 PVA (lo que supone un poco más del 50% del período de vuelo).

Se estimó la precisión, mediante validación cruzada dejando uno fuera, de las predicciones realizadas por los tres modelos anteriores (tabla 32). El modelo seleccionado (“15 de abril 12 °C / -”) mostró los valores mínimos del RMSE en prácticamente todos los PVA. Los errores más grandes que ocurrieron al principio y al final del período de vuelo.

La tabla 31 enumera las constantes térmicas propuestas para cada PVA calculadas a partir de la ecuación de Gompertz (Ec. 12) estimada con los valores de los parámetros proporcionados por el modelo final (fecha de inicio 15 de abril, temperatura mínima de desarrollo 12°C y ausencia de temperatura máxima de desarrollo).

Tabla 32: Medida de la precisión calculada en la fase de validación para *P.myardi*.

PVA(%)	15A 11/30		15A 12/--		15A 12/30	
	md	RMSE	md	RMSE	md	RMSE
1	-9.8	9.9	-3	7.3	-9.4	9.4
10	-3.9	6.4	-0.4	3.4	-2.6	6.5
20	-3.9	7	-0.6	4.4	-2.8	6.2
30	-3	6.2	0.1	3.7	-1.8	5.7
40	-3	6	0.5	3.3	-1.4	5.7
50	-2.6	5.9	0.3	3.8	-1.3	5.3
60	-2	6.5	0.9	4.3	-0.8	5.4
70	-2.9	7.4	0.3	5.7	-1.4	5.8
80	-3.1	7.5	0	5.2	-0.9	6.8
90	-4.5	7.6	-1.6	4.9	-2.5	7
99	-17.5	19.7	-15.5	18.2	-14.9	17.2

md= Diferencia media en días. RMSE en días

$$CPE = e^{-e^{(6.5(\pm 0.15) + 0.008(\pm 0.0001)DD)}} \quad R^2=0.817 \quad (12)$$



DISCUSIÓN

DISCUSIÓN

Análisis poblacional de *C.welensii* y *P.myardi*

En el ambiente mediterráneo las temperaturas diurnas pueden llegar a ser extremas e incrementar el riesgo de deshidratación o reducir los recursos alimentarios (como sustancias líquidas que brotan del árbol), pero los adultos de *C.welensii* y de *P.myardi* evitan sus posibles efectos centrando su actividad principalmente en las horas nocturnas y permaneciendo a resguardo durante el día en oquedades y orificios. Con esto reproducen unos patrones similares a los de los insectos saproxílicos (Dajoz, 2001), los cuales despliegan una estrategia vital basada en la estabilidad ambiental de su micro hábitat (Ranius, 2001 y 2002).

Los modelos que mejor describen el comportamiento de ambas especies son del tipo Cormack-Jolly-Seber (CJS), en concreto aquellos que revelaron un comportamiento de la población homogéneo en el tiempo (Φ y p constantes). Sin embargo hay una parte de la población, de importancia variable según el año y la especie, que se ajusta a modelos del tipo TSM, que muestran la existencia de dos grupos de individuos. La presencia de transeúntes y residentes a lo largo de las siete campañas de estudio indica que hay dos estrategias vitales diferentes dentro de las poblaciones de *C.welensii* y de *P.myardi*, con una proporción mayoritaria de individuos que no abandonan la zona de muestreo, frente a una minoritaria, aunque variable interanualmente, de individuos transeúntes.

Dado que nos encontramos en una población abierta, los individuos que se incorporan siempre serán no marcados, mientras que los individuos que se pierden ocurrirán de forma aleatoria entre los individuos marcados y los no marcados. Esta circunstancia en sí misma puede producir heterogeneidad en la probabilidad de recaptura puesto que cada animal presenta características diferentes (edad, sexo, estatus social dentro de la población). Hay que asumir por tanto que en poblaciones abiertas siempre nos vamos a encontrar con un cierto grado de heterogeneidad, hecho que carece de importancia siempre y cuando dicha heterogeneidad se produzca independientemente en cada uno de

los muestreos, es decir, siempre y cuando no exista dependencia del trampeo (Pollock *et al.*, 1990). Como así ocurre en el caso de las dos especies estudiadas.

El análisis pormenorizado de los modelos y del peso que tiene cada uno de ellos en las poblaciones de *C.welensii* y de *P. myardi*, así como del valor del índice de transitoriedad poblacional (T), matizan el resultado. La tasa de transitoriedad de los individuos de *C.welensii* no muestra una tendencia definida a lo largo de los años estudiados. El máximo de T se alcanzó en 2004, donde se duplicó para los machos, y prácticamente se multiplicó por cuatro para las hembras (respecto al año anterior). En un estudio realizado con *Tetraopes tetraophthalmus* (Foster) (Col. Cerambycidae, Lawrence (1988) apunta a que la estabilidad del hábitat favorece el comportamiento sedentario de hembras jóvenes. La posible repercusión sobre la estabilidad del medio que hubiera podido tener la extracción de corcho (en 2003), sobre todo en lo referente a lugares de puesta y refugio disponibles, podría haber influido en el aumento de movimientos de hembras y machos. De acuerdo con esto la alteración del medio podría haber inducido a la hembra a moverse más y como consecuencia de ello el macho también habría aumentado sus movimientos. Este empeoramiento en las condiciones del hábitat también pudo haber condicionado el comportamiento de los machos de *P.myardi* (en 2004 el valor de T fue superior al de 2003 y 2005), induciéndolos a moverse en busca de zonas más favorables y/o con mayor probabilidad de cópula (Lawrence, 1988). Pero en esta especie la presencia de individuos transeúntes en la población de machos es prácticamente testimonial, en ninguno de los años estudiados el valor de T supone más del 1,5%, lo que parece indicar que el comportamiento de los mismos está marcado por un claro carácter residente.

La detección de pseudoescorpiones forésicos (*Mesochelifer fradei* Vachon) asociados a *C.welensii* se puede interpretar como un indicador indirecto del carácter activo de los individuos de la especie (Domínguez *et al.*, 2008; Ranius y Douwes 2002), lo que refuerza la tendencia que han revelado los modelos.

El análisis del tiempo de residencia, a partir de los datos calculados de supervivencia (Φ), también puede proporcionar información sobre los patrones de comportamiento de los individuos dentro de la población (Lawrence, 1988; Prieto *et al.*, 2005; Knight *et al.*, 1999, Bergman y Landin, 2002; Anholt *et al.*, 2001; Schtickzelle, 2001; Leisnham *et al.*, 2003). Calculando

el tiempo de residencia a partir de la expresión $-\ln(\Phi)-1$ propuesta en su día por Fisher & Ford (1947) (en Cook et al., 1967), se obtiene el tiempo de permanencia de los insectos en la parcela de estudio. El tiempo de residencia estimado para *C.welensii* es de entre 7 y 12 ocasiones de muestreo, teniendo en cuenta que éstas están separadas dos días, el tiempo de permanencia estimado oscilaría entre 14 y 24 días. La longevidad obtenida de los datos de captura-recaptura es de 48 días, entre dos y tres veces y media mayor que el tiempo de residencia, lo que puede ser característico de una población que despliega movimientos.

En el caso de *P.myardi* las cifras no se mueven en el mismo sentido, el tiempo de residencia de los adultos en el área de estudio presenta una media de entre 10 y 12 ocasiones de muestreo. Teniendo en cuenta que se dan cada tres días, el tiempo de permanencia estimado para esta especie oscilaría entre 30 y 36 días. La longevidad estimada es de 38 días, valores que pueden ser interpretados, corroborando las deducciones anteriores, como provenientes de una población (en este caso el grupo de los machos), que apenas despliega movimientos. Nuevamente, el análisis de un parámetro característico de la población como es el tiempo de residencia, revela el mismo comportamiento que mostraron los modelos.

La vida parcialmente troglodita en combinación con el ritmo de actividad nocturno reducen el listado de predadores, ya de por sí no muy numeroso, aún en un medio próximo a espacios naturales protegidos de gran biodiversidad (Parques Nacional y Natural de Doñana). No se han observado a lo largo del periodo de estudio indicios de la existencia de predación, lo que parece indicar que este factor no supone una fuente de control de la población.

La tasa de supervivencia de los individuos residentes de *P. myardi* permanece constante en el tiempo dentro de cada campaña de muestreo, con valores cercanos o superiores al 90%. Estos valores son de la misma magnitud que los que muestra *C. welensii* (tasa de supervivencia máxima 91.9% y mínima 81.4%), debidos en gran medida a la ausencia de factores limitantes capaces de controlar la población a través del incremento de la mortalidad. Estos valores pueden considerarse altos. Más aun teniendo en cuenta que la presencia de individuos transeúntes en la población, siempre se traduce en que las estimaciones de las tasas de supervivencia están infravaloradas (Pradel et al.,

1995). En el caso de las hembras de *C.welensii*, la supervivencia puede estar subestimada además por la baja tasa de recaptura que presentan (Begon, 1989).

La escasa variación interanual detectada en la tasa de supervivencia, tanto en *C.welensii* como en *P.myardi*, parece indicar que las fluctuaciones de los factores bióticos y abióticos del área de estudio son lo suficientemente pequeñas o no operan sobre la población a través de la mortalidad (Covas et al., 2004, Oro et al., 2004). Las mayores oscilaciones ambientales detectadas en el periodo de estudio (observaciones de los autores) las han mostrado las temperaturas, pero fundamentalmente en lo relativo a la distribución temporal de los valores máximos (adelanto o retraso del verano), las cuales sí parecen reflejar variaciones en el ciclo de emergencia de los adultos (López-Pantoja et al., 2004).

La ausencia de diferencias significativas entre las tasas de supervivencia de machos y hembras de *C.welensii* indica que tampoco factores como el desgaste atribuible a las peleas en el caso de los machos o al sobre esfuerzo de la puesta en el caso de las hembras operan sobre la mortalidad a través del sexo. Por otra parte los hábitos sedentarios tan acusados de los machos de *P. myardi*, reducen también el riesgo de muerte porque la probabilidad de encontrarse con algún peligro importante son muy pequeñas.

En este sentido, se han citado entre los insectos proterándricos casos en los que las tasas de supervivencia se ven afectadas por el efecto del mayor esfuerzo y riesgo que contraen los machos al esperar la emergencia de las hembras para conseguir la cópula. Esta tendencia, descrita fundamentalmente en lepidópteros (Wiklund & Torbjör, 1977; Schtickzelle et al., 2002; Aukland et al., 2004), ha sido descrita también en algunos cerambícidos como *Tetraopes tetraophthalmus* (Foster) (Yanega et al., 1996), pero no hay evidencias de que ocurra en ninguna de las dos especies objeto de análisis.

Valores altos de supervivencia concuerdan con el carácter de plaga que ya han adquirido estas especies en el área de estudio. Algunos de los parámetros demográficos asociados con una alta supervivencia (mayor longevidad, mayor potencialidad de puestas, mayor capacidad de búsqueda de hospedantes) les otorgan potencialidad para mantener un nivel alto de infestación del arbolado, quedando ello refrendado por el incremento paulatino de árboles afectados en

la parcela (del 44% en 2002 de estudio al 70% en 2005, datos no publicados) y por la detección de árboles jóvenes infestados.

Las condiciones del arbolado, en cuanto a disponibilidad de refugio, alimento, zonas de puesta, etc. mejoran con el tiempo, puesto que la acción del insecto implica un aumento de decrepitud del arbolado y por lo tanto aumenta la capacidad del árbol para acoger insectos. Pero ésta podría estar cerca de su límite, en el sentido de que se podría producir un colapso del hábitat (Dajoz, 2001; Faytl et al., 2006; Ranius, 2002). Se desconoce si el presente patrón evolutivo del hábitat puede por sí solo desestabilizar la población de insectos. Sin embargo, la constancia relativa de la tasa de mortalidad durante el período estudiado sugiere que los insectos son potencialmente capaces de vivir en los recursos óptimos como los árboles jóvenes y de trasladarse a áreas más favorables.

Bajo condiciones de fragmentación y aislamiento (como las que caracterizan la finca donde se ha realizado este estudio), el tiempo necesario para que un hábitat alcance un estado residual que conduzca a la extinción local de una especie de insectos puede ser de algunos siglos para algunas especies que viven en la madera en descomposición (Ranius, 2002; Whitlock, 1992). Sin embargo, el tiempo necesario para que el deterioro gradual y eventual muerte de los árboles suponga una reducción sustancial de los recursos disponibles para las larvas e incluso adultos de especies perforadoras como las que nos ocupan, puede ser mucho más corto. Los árboles de la parcela de estudio muestran un rápido decaimiento. Están desapareciendo (ruptura de troncos y ramas por efecto de los cerambícidos), a una velocidad por encima de 3 árboles/ha*año (observaciones personales). Además de los efectos propios de la dinámica de población, las prácticas forestales deficientes y la retirada o quema in situ de grandes ramas secas y troncos están dando lugar a un aumento de la inestabilidad del hábitat para los insectos perforadores.

Como resultado de esta situación, la estructura de la formación forestal puede colapsar como hábitat dentro de cien años si los árboles jóvenes de la parcela no son colonizados por los insectos. Si la tasa de mortalidad actual persiste, todos los árboles que viven actualmente en la parcela pueden morir y la población de insectos podría desaparecer en los próximos 180 años. El aislamiento virtual de la finca donde se realizó el estudio reduce la posibilidad

de colonización de nuevas zonas de vegetación cercanas y aumenta la probabilidad de que los árboles jóvenes sean infestados por los insectos.

De acuerdo con anteriores estudios como el de Prieto et al., (2005), la tasa de recaptura puede interpretarse como un indicador indirecto del carácter de la población. Cuando la tasa de recaptura (p) es superior al 60% se considera que la población está confinada, esto es, que las inmigraciones y emigraciones son despreciables, aunque la población sea abierta se comporta como si no lo fuera. En nuestro caso los datos obtenidos para *C.welensii* están muy por debajo de este valor, lo que claramente indica que la población objeto de estudio no está confinada, sino que existe intercambio de individuos con otras porciones del área de estudio. Sin embargo, *P.myardi* mostró valores elevados en la tasa de recaptura para los machos en las campañas 2004, 2005 y 2008 (superiores al 63,8 %), y podrían hacer pensar que nos encontramos ante una población confinada. Sin embargo el área de estudio forma parte de una formación vegetal continua de idénticas características, por lo que no se puede considerar que la población objeto de estudio esté aislada. Parece lógico pensar, por tanto, que estos valores se deben a que la movilidad de los machos de esta especie es muy reducida. El resto de las campañas presentan tasas de recaptura significativamente menores, pero muy superiores a las obtenidas para *C. welensii* (p máxima 0.190 ± 0.0065); es decir, incluso en aquellas campañas donde la tasa de recaptura es menor, los machos de *P.myardi* vuelan en escasas ocasiones.

La tasa de recaptura de *C.welensii* tampoco varía con el tiempo, esto significa que durante todo el período de emergencia tienen la misma probabilidad de ser recapturados. Ante este parámetro machos y hembras presentan grandes diferencias, reafirmando un comportamiento diferente entre ambos grupos, que condiciona la tasa de recaptura. En este sentido cabría esperar que uno de los sexos fuera más huidizo que el otro, que presentaran tasas de supervivencia muy diferentes, de forma que la recaptura de uno fuera más probable que la recaptura de otro, o que uno de los grupos fuera sensiblemente más pequeño que el otro. Los resultados obtenidos muestran tasas de supervivencia muy similares para hembras y machos, por lo que parece que las hembras tienen un acusado carácter huidizo. Por otra parte la sex-ratio calculada a partir del tamaño de población estimado por los modelos POPAN, indica que el número

de hembras es mayor que el número de machos, lo que viene a corroborar el carácter huidizo de las hembras.

Los valores de la tasa de recaptura de *P.myardi* también parecen mostrar que la fidelidad al sitio de los machos de esta especie es muy alta. A pesar de que las hembras capturadas son escasas en número, tanto que no se han podido calcular los parámetros característicos de la población para este grupo, se puede intuir que hembras y machos desarrollan estrategias vitales radicalmente opuestas. Mientras que los machos son sedentarios, circunstancia que facilita la captura y posterior recaptura de los individuos, las hembras son bastante móviles y parecen permanecer poco tiempo en el mismo sitio, lo que dificulta su localización.

El comportamiento marcadamente sedentario de uno de los sexos, puede estar asociado a la emisión de feromonas sexuales de corta o larga distancia por parte de dicho sexo. Así varias especies de la subfamilia Prioninae (*Prionus californicus* Motschulsky y *Prionus laticollis* Drury) (Cervantes et al., 2006), muestran características morfológicas y de comportamiento asociados con producción de feromonas sexuales por parte de la hembra, que muestra una naturaleza más sedentaria que el macho, el cual suele tener una estructura antenal más elaborada (Barbour et al., 2006). En *P. myardi* es el macho el que muestra el comportamiento sedentario, mientras que parece ser la hembra la que se mueve para localizar al macho. Esto podría inducir a pensar en la posibilidad de que sea el macho el que emita algún tipo de feromona sexual. Se asocia la presencia de poros en el protórax con la existencia de estructuras emisoras de feromona sexual. En especies de la subfamilia Cerambycinae, es bastante común (Ray et al., 2006). Sin embargo no están constatados para especies de la subfamilia Prioninae (más primitiva que la anterior), a la que pertenece *P. myardi*. Tener la misma filiación taxonómica, sin embargo, no implica tener los mismos niveles evolutivos y por lo tanto cada especie puede tener estrategias vitales diferentes (Ray et al., 2006), así sería recomendable estudiar el protórax de los machos de *P. myardi* para ver si presenta o no este tipo de estructuras.

Los resultados obtenidos sobre el tamaño poblacional (N) muestran que el número de machos de *C.welensii* es hasta siete veces mayor que el de *P.myardi*, lo que nos lleva a considerar al primero como el principal perforador de quercíneas en la zona de estudio. Pero aunque la población de *P.myardi* no sea

lo suficientemente grande como para considerarla un problema, la presencia simultánea de ambas especies, junto con la similitud de las consecuencias que sufre el arbolado a consecuencia de su actividad como xilófagos, recomiendan que la gestión de las poblaciones de estas especies se haga de forma conjunta, puesto que el impacto producido en el medio por una de las especies, se ve reforzado por el impacto que produce la otra.

Los patrones de comportamiento que se han deducido a partir de los modelos seleccionados hacen aconsejable que, cuando las alteraciones en los valores del ecosistema producidas por estas especies sean incompatibles con el uso que se haga de ellos, se recurra a la captura masiva de hembras y machos de las dos especies para conseguir una reducción efectiva del tamaño poblacional de perforadores.

Sin embargo, es difícil medir y evaluar el cambio o la alteración que producen los insectos en el medio y su evolución en el tiempo, sobre todo cuando dichas alteraciones son permanentes y no es fácil distinguir las producidas en un año u otro, como es el caso de los insectos perforadores. Poder identificar un nivel poblacional con un nivel de daño y ver su evolución en el tiempo, suponen una herramienta básica para definir el umbral de tolerancia en el que fundamentar la toma de decisiones dentro de un Plan de Manejo Integrado.

Requerimientos térmicos de *C.welensii* y *P.myardi*

El cálculo de los días-grado (DD) ha sido ampliamente utilizado en distintos estudios para predecir el tiempo de desarrollo de cultivos y sus plagas asociadas, demostrándose lo valiosa que resulta esta herramienta cuando se requiere programar acciones de control para algún agente dañino (Herms, 2004). Hay que tener en cuenta, sin embargo, que los modelos fenológicos basados en los DD, tienen asociados dos fuentes de error consecuencia de la elección de una serie de factores como la fase de desarrollo en que se encuentre un determinado organismo, los umbrales de temperatura utilizados y el uso de temperaturas medias diarias sin tener en cuenta los posibles efectos directos de las temperaturas extremas (Higley et al., 1986). Además de estos factores existen otros de diferente naturaleza (densidad poblacional, diferencias

genéticas, calidad y cantidad de alimento, humedad, lluvia, pH del medio en el que se desarrollan y fotoperiodo), que pueden influir en la tasa de desarrollo de los insectos, y cuyos efectos no se han tenido en cuenta en los modelos fenológicos basados en la temperatura (Wagner et al., 1991). Los posibles errores derivados de los factores anteriores no condicionan la validez del resultado, puesto que no existe un modelo perfecto, y aumentar la complejidad del modelo para incluir todos los factores que pueden condicionar el desarrollo de los insectos no es garantía de mayor precisión (Damos y Savapoulou-Soultani, 2010). A efectos prácticos, sin embargo, si el modelo se prueba fiable supone una herramienta muy útil para la toma de decisiones en cuanto a la iniciación de las tácticas de manejo integrado de plagas y la temporalización de la aplicación de plaguicidas (Trudgill et al., 2005).

Las principales características del método propuesto son su simplicidad, su facilidad de desarrollo y su aplicación a cualquier especie de insecto. A partir de la curva de vuelo y de las temperaturas diarias máximas y mínimas de la estación meteorológica más cercana, se pueden estimar las constantes térmicas asociadas al mismo. Por otra parte, con los modelos obtenidos es posible predecir el período de emergencia de los adultos utilizando solamente las temperaturas máximas y mínimas diarias. Además las herramientas de cálculo necesarias para calcular los DD a medida que se van acumulando, están disponibles en la Red y son de libre disposición, circunstancia que facilita la inclusión de estas herramientas en la gestión de la sanidad forestal.

La definición y posterior aplicación de un modelo fenológico parte del conocimiento del umbral de desarrollo y la fecha en la que se empieza a cuantificar el efecto de la temperatura en el desarrollo del insecto (ID). El procedimiento propuesto en esta tesis para determinar los componentes de un modelo fenológico como el de DD (constituido por la fecha de inicio y la temperatura mínima de desarrollo), se localiza entre los estudios de laboratorio orientados al cálculo de los umbrales de desarrollo y la utilización de valores estándares de ambos parámetros, que no siempre se ajustan a la biología de las especies.

Dada la compleja biología de los cerambícidos xilófagos no son frecuentes los estudios encaminados a determinar los umbrales térmicos que regulan el desarrollo de los insectos, y para la mayoría de las especies se opta por utilizar

umbrales de desarrollo funcionales, como en el caso de los cerambícidos *Enaphalodes rufulus* (Haldeman) (18,3°C) (Fierke y Stephe, 2007), *Phoracantha semipunctata* Fab. (11,5°C) (González, 1992), o del burpéstido *Agrilus anxius* Gory 8,0°C o 10,0°C (dependiendo del sitio) (Akers y Nielsen, 1984) para modelizar el período de vuelo del adulto. El uso de los umbrales de desarrollo estándares de 5,0, 10,0 y 15,0°C propuestos por Pruess (1983) está también muy extendido. En este sentido son numerosas las especies de insectos en los que se utiliza el umbral de 10,0°C como base para calcular las constantes térmicas que han de asociarse a determinados tratamientos fitosanitarios (Jarosik et al., 2011), debido a que está muy extendido el uso de 10,0°C como umbral mínimo de desarrollo (Damos y Savapoulou-Soultani, 2012). Especialmente relevantes, por la importancia del daño que producen, son los estudios desarrollados partiendo de este umbral de desarrollo para las especies *Agrilus planipennis* Fairmaire, *Agrilus anxius*, *Neochytus caprea* (Say) (col Cerambycidae) (Herms, 2004) e incluso *Anoplophora glabripennis* (Smith, 2004).

El método propuesto en este trabajo estima los umbrales térmicos de desarrollo a partir de datos tomados en campo, donde el desarrollo de los insectos responde a condiciones de temperatura variables. La temperatura mínima de desarrollo deducida del modelo seleccionado para *C.welensii* y *P.myardi* ha sido de 12,0°C, resultando de un orden de magnitud similar a la propuesta para otros cerambícidos xilófagos. Así, los umbrales mínimos de desarrollo obtenidos en laboratorio, bajo condiciones de temperatura constantes, durante la fase de pupación e inicio del período de vuelo para *Monochamus galloprovincialis* resultaron ser de 12,2 °C (Naves y Sousa 2009), entre 9 y 13 °C para *Anoplophora glabripennis* (Keena 2006) (Sánchez y Keena 2013) y de 12.6°C para *Psacothea hilaris* (Watari et al., 2002).

Experimentos realizados en laboratorio por Zhou et al. (1984) para *Anoplophora nobilis* y por Keena y Moore (2010) para *Anoplophora glabripennis*, revelan una actividad y un desarrollo “abnormal” por encima de los 33°C a 35°C. Las temperaturas máximas diarias observadas en el período de desarrollo de la pupa y maduración del adulto de *C.welensii* y *P.myardi*, superaron con frecuencia este valor durante los años en los que se ha realizado el estudio. La ausencia de umbral superior de desarrollo en los dos modelos que mejor se ajustan al período de emergencia de los adultos de *C.welensii* y *P.myardi*, indica que el

efecto que las altas temperaturas pueden tener en dichas fases del ciclo biológico para ambas especies no se traduce en modificaciones sustanciales del período de emergencia, que es lo que modeliza la metodología propuesta. Esto puede deberse a que, como apuntan Worner (1992) y Rénière et al. (2012), la tasa de desarrollo bajo condiciones de temperatura constantes (condiciones en las que se realizaron los estudios antes mencionados), difiere significativamente de la tasa de desarrollo para temperaturas variables. El régimen ambiental de temperaturas al que están sometidas las especies objeto de estudio se caracteriza por tener una gran amplitud térmica y por la corta duración de los picos de temperatura extremos. Esta circunstancia puede justificar que el comportamiento observado en campo respecto a la temperatura umbral superior, no se ajuste al descrito en laboratorio para especies de hábitos similares (Damos and Savapoulou-Soultani, 2012).

La utilización del 1 de enero como fecha de inicio para empezar a acumular unidades de calor (DD) está muy extendida (Herms, 2004; Smith et al., 2004; Gulland y Cranston, 2010), pero no cabe duda que los modelos que fijan la fecha de inicio de acuerdo con el ciclo biológico del insecto son mucho más precisos que los que utilizan valores fijos o estándares. Naves y Sousa (2009) establecieron como mejor fecha de inicio el 1 de marzo ante la imposibilidad de calcular con precisión la fecha en la que finaliza la dormición invernal de las larvas de *M.galloprovincialis*, puesto que fue la que menor error producía al ajustar el período de vuelo. El modelo deducido para *C.welensii* fija la fecha de inicio el 1 de abril. La biología de esta especie determina que el adulto está formado desde el otoño del año anterior a su emergencia, por lo que la fecha de inicio propuesta se aproximaría al inicio de la maduración del adulto. Las larvas *P.myardi*, sin embargo, pupan en la primavera del año de emergencia de los adultos (Vives, 2000 y 2001). La fecha de inicio seleccionada es el 15 de abril, que podría coincidir con el inicio de esta fase. En ambas especies las fechas de inicio podrían tener pues significado biológico lo que supondría una mejora sustancial respecto a los modelos que utilizan valores estándar predefinidos (Damos and Savapoulou-Soultani, 2012).

Una aplicación directa de los modelos es la localización temporal del inicio, máxima emergencia y final del período de vuelo, lo que posibilita optimizar el diseño y la planificación de las estrategias encaminadas al muestreo,

monitorización y/o control de las poblaciones, con el consiguiente ahorro de medios materiales y humanos (Zalom et al., 1984). Dado el carácter crepuscular y troglodita de las especies objeto de estudio, la monitorización y/o control de las poblaciones se reduce casi exclusivamente a la instalación de trampas de captura masiva (Sánchez-Osorio, 2005).

El modelo seleccionado para *C.welensii* muestra peor ajuste al inicio y al final del período de vuelo. El error cometido para el 80% de vuelo acumulado es de 4 días. Errores de este calibre no resultan trascendentes ni graves a la hora de establecer plazos y fechas en el control de la población de este perforador mediante trampeo. No ocurre lo mismo para *P.myardi*, si bien el error al final del período de vuelo (PVA 99%) implica un retraso respecto a la fecha observada que garantizaría un trampeo que abarcaría de forma holgada todo el período de vuelo de la especie, las diferencias observadas entre la fecha predicha y la fecha observada son demasiado grandes (RMSE=18 días) para asumir el incremento del coste que supondría la amplitud del período de trampeo marcada por las predicciones del modelo. El error obtenido entre las fechas observadas y predichas en el PVA 90% (RMSE=4,9 días) sí posibilitaría el trampeo masivo, aunque habría que evaluar si los individuos que escapan al trampeo como consecuencia de finalizar el mismo en este PVA reducirían la efectividad de este método en el control de las poblaciones. En las campañas estudiadas el número medio de nuevos individuos de *P.myardi* que emergieron entre el PVA 90% y el PVA 99% (que son los que escaparían al trampeo), suponen el 7,34% del total, lo que equivale a 5 ó 6 insectos, de los cuales solamente uno sería hembra. Cabe suponer, por tanto, que finalizar el trampeo masivo en el PVA 90% no supondría una merma en la efectividad del trampeo como método de control de poblaciones para esta especie y además se reducirían los costes del mismo.

Los trabajos de monitorización encaminados a detectar la presencia de la especie son más efectivos cuando se realizan en fechas próximas al momento de máxima emergencia, que se localiza en el punto de inflexión de la curva de Gompertz. Para *C.welensii*, dicho punto corresponde a una constante térmica de 430,35 DD y a un PVA de 36,8%. Para este porcentaje de vuelo acumulado en el valor del error (RMSE) fue de 2,7 días. Para *P.myardi* los resultados obtenidos sitúan el pico de emergencia en 817,23 DD, que corresponde a PVA de 38,2%.

El error obtenido para este Porcentaje de vuelo acumulado fue de 3,6 días. Aunque el RMSE es menor para *C.welensii* que para *P.myardi*, en ambos casos estas diferencias son perfectamente compatibles con el diseño de un muestreo de detección en el que se minimicen los errores de omisión o falsos negativos (no detectar especies en lugares donde si están presentes en realidad).

Los elevados coeficientes de correlación obtenidos entre las estaciones meteorológicas consideradas (entre 0,901 y 0,992) revelan una gran uniformidad climatológica de la comarca donde se localiza la parcela de estudio. Esta circunstancia nos induce a pensar que los modelos obtenidos sean extrapolables a todas las formaciones vegetales de similares características que se localicen en un clima mediterráneo con influencia oceánica, como es el de la parcela en la que se ha realizado el estudio. Keena y Moore (2010) observaron las mismas respuestas a la temperatura para dos poblaciones de *A.glabripennis* separadas entre sí más de 1000 km. Este resultado unido a que la temperatura inferior de desarrollo que se ha deducido para *C.welensii* y *P.myardi* sea de la misma magnitud a la estimada para *A.glabripennis* así como para otras especies similares en otras localidades, como se ha visto en párrafos anteriores; hace suponer que los modelos propuestos puedan tener una aplicación geográfica mucho más amplia, con ligeras modificaciones de la ecuación de Gompertz. La extensión del modelo a zonas con otra climatología requeriría de su validación en campo y, en caso de ser necesario, de la reevaluación de los parámetros del modelo.

Aunque las dos especies de cerambícidos xilófagos predominantes, al menos en gran parte de la provincia de Huelva, son *C. welensii* y *P. myardi* (Sánchez-Osorio, 2005), es posible encontrarlos compartiendo hábitat con *Cerambyx cerdo*. Esta última especie está protegida por el convenio de Berna (Anexo II) y está considerada de interés comunitario por la Directiva Hábitat (Anexo IV), aunque en la legislación nacional ya no aparece con categoría de amenazada, la presencia de *C.cerdo* en aquellas formaciones vegetales en las que los cerambícidos xilófagos presentan una situación de plaga, ha supuesto una limitación para la aplicación de medidas de control. *C.cerdo* y *C.welensii* muestran un ciclo biológico muy parecido, tanto en la duración de cada una de las fases de desarrollo como en la época del año en la que tienen lugar (El Antri, 1990; Vives, 2000 y 2001; Vicente, 2013), por eso lo más probable es que el modelo

calculado para *C.welensii* también se ajustara al comportamiento de vuelo de *C.cerdo*, facilitando así la ejecución de un muestreo cuyo objetivo principal fuera la detección de esta especie; Sin embargo, lo más recomendable sería desarrollar estudios similares a los aquí expuestos para esta especie en particular.

En definitiva, se aporta un método de estudio que resulta novedoso para la gestión del control de especies que intervienen en el deterioro de una formación de alto valor ecológico dentro de la Unión Europea, como es la dehesa, incluyendo la ayuda en el conflicto que para la gestión supone la participación de una especie protegida supone.



CONCLUSIONES



CONCLUSIONES

- 1.- Los modelos matemáticos se han mostrado útiles para conocer parámetros demográficos básicos de las especies estudiadas de cara a la elaboración de planes de gestión de sus poblaciones. El buen ajuste de los modelos, muy sensibles a la falta de datos suficientes, probablemente se deba a la buena calidad de los datos manejados, que tiene su base en una alta frecuencia de muestreo en campo sostenida durante una serie amplia de años. Los modelos que mejor ajustan el comportamiento de los individuos de *C.welensii* y *P.myardi* son del tipo Cormarck-Jolly-Seber (CJS) y del tipo Time Since Marked (TSM), estos últimos han resultado ser muy sensibles a la presencia de individuos transeúntes, por pequeña que ésta sea.
- 2.- Los modelos informan del elevado valor de la tasa de supervivencia en ambas especies, lo que puede corresponderse con una alta potencialidad en cuanto a persistencia y colonización de nuevos parches de arbolado.

Esta información es muy interesante tratándose de especies cuya actividad puede traducirse en pérdidas económicas significativas en un agroecosistema tan importante ecológica y socialmente como es la dehesa.

La existencia de heterogeneidad en la población de *C.welensii* y de *P.myardi* (con parte de los individuos transeúntes que hacen más difícil su detección) tiende a ofrecer una infravaloración del valor de este parámetro.

- 3.- Los modelos corroboran la existencia de dos estrategias vitales diferentes entre sexos en ambas especies, pero también dos estrategias muy diferentes entre ambas especies.

Tanto las hembras como los machos de *C.welensii* incluyen individuos residentes y transeúntes, pero esto no significa que los dos sexos se

comporten igual. De hecho se constata que las hembras tienen carácter huidizo, que no aparece en los machos. Así lo demuestran los valores de la tasa de recaptura (p), la tasa de supervivencia (Φ), índice de transitoriedad poblacional (T) y sex-ratio estimada; así como otros indicadores indirectos como el tiempo de residencia.

Los distintos patrones de fidelidad al entorno próximo en donde se produce la emergencia (también detectada por los modelos), son la base de esas estrategias diferenciadas, que en el caso de *P.myardi* probablemente radique en el uso de feromonas sexuales por parte de los machos, aspecto que resulta interesante estudiar.

- 4.- Los modelos también permiten tener una idea del tamaño de las poblaciones de ambas especies. Aunque las peculiaridades de las especies estudiadas aconsejen el uso de otros modelos que ofrecen una mayor precisión en el valor de este parámetro, la obtenida con las parametrizaciones usadas son suficientes para informar del grado de magnitud que presentan ambas especies.

Ambas especies comparten ecosistema, pero la población de *C.welensii* es mucho más grande que la población de *P.myardi*, lo que le convierte en el principal perforador de encinas y alcornoques. No obstante, la gestión de las poblaciones ha de realizarse de forma conjunta, puesto que la acción que ejercen sobre el arbolado es prácticamente la misma y es acumulativa.

- 5.- Los modelos fenológicos también se han demostrado viables para el conocimiento de los patrones temporales de ambas especies y representan una herramienta útil en el CIP.

Los modelos presentan unos márgenes de error relativamente pequeños, menores en la especie de la que se dispone mayor volumen de datos y que despliega un comportamiento más homogéneo (*C.welensii*).

Esta especie es precisamente la que muestra un mayor tamaño de población, con base en lo que representa un mayor peligro y por tanto el acierto en las fechas es más crucial.

Los modelos obtenidos son extrapolables a todas las formaciones vegetales de características similares a las de la zona de estudio, que se localicen en un clima mediterráneo con influencia oceánica. Aunque las dos especies de cerambícidos xilófagos predominantes, al menos en gran parte de la provincia de Huelva, son *C. welensii* y *P. myardi*, es posible encontrarlos compartiendo hábitat con *Cerambyx cerdo*. Dada la similitud de la biología de *C.welensii* y *C. cerdo*, lo más probable es que el modelo calculado para *C.welensii* también se ajustara al comportamiento de vuelo de *C.cerdo*, facilitando así la ejecución de un muestreo cuyo objetivo principal fuera la detección de esta especie; Sin embargo, lo más recomendable sería desarrollar estudios similares a los aquí expuestos para esta especie en particular.



BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Akers R.C. y Nielsen D.G. 1984.** Predicting *Agrilus anxius* Gory (Coleoptera: Buprestidae) adult emergence by heat unit accumulation. *Journal of Economic Entomology*, **77**, 149-1463.
- Alaejos J. 2011.** Distribución de las dehesas en Andalucía occidental. En *Manual para la gestión sostenible de las dehesas andaluzas*. Alejano R., Domingo J. y Fernández M. (Coords.). Universidad de Huelva y Encinal. 24-35.
- Alejano R., Tapias R., Fernández M., Torres E., Alaejos J. y Domingo J. (2008)** Influence of pruning and the climatic conditions on acorn production in holm oak (*Quercus ilex* L.) dehesas in SW Spain. *Ann. For. Sci.* (**65**) **209**.
- Alejano R., Vázquez J. y Tapias R. 2012.** Reducción de la intensidad de las podas en dehesas de encina (*Quercus ilex* subsp. *Ballota*). En: Vericat, P; Piqué, M.; Serrada, R. (eds.). *Gestión adaptativa al cambio global en masas de Quercus mediterráneas*. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Solsona (Lleida), p. 162-164.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D. et al. 2010** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. **259** (4). 660–684
- Allen J.C. 1976.** A modified sine wave method for calculating degree-days. *Environmental Entomology*, **5**(3), 388–396.
- Amstrup S.C., McDonald T.L. y Manly B.F. 2005.** *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton University Press. EEUU
- Anderson D.R., Link W.A., Johnson D.H., Burnham K.P. 2001.** Suggestion for presenting the results of data analyses, *Journal of wildlife management*, **65**(3), 373-379.
- Andrés J.A. y Cordero A. 2001.** Survival rates in a natural population of the damselfly *Ceriagrion tenellum*: effects of sex and female phenotype. *Ecological Entomology*, **26**, 341-346.

Anholt B. R., Vorburger C. y Knaus P. 2001. Mark–recapture estimates of daily survival rates of two damselflies (*Coenagrion puella* and *Ischnura elegans*). *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 895–899.

Aukland J.A., Debinski D.M. y Clark W.R. 2004. Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*. *Ecological entomology*, **29**, 139–149.

Barbour J.D., Cervantes D.E., Lacey E.S. y Hanks L.M. 2006. Calling Behavior in the Primitive Longhorned Beetle *Prionus californicus* Mots. *Journal of Insect Behavior*, **19** (5), 623–629.

Barreda J.M. 2001. Cerambícidos nuevos e interesantes para Andalucía y España (Coleoptera. Cerambycidae). *Boletín de la Sociedad Andaluza de Entomología*, **2**, 29–31.

Barreda J.M. 2002. Cerambícidos (Coleoptera. Cerambycidae) de la provincia de Sevilla (España). *Boletín de la Sociedad Andaluza de Entomología*. **3**, 10–37.

Bart J., Flinger M.A. y Notz W.I. 1998. *Sampling and statistical methods for behaviour ecologists*. Cambridge University Press, U.K.

Begon M. 1989. *Ecología animal. Modelos de cuantificación de poblaciones*. Ed. Trillas, Mexico.

Benassy C. 1977. Lucha biológica e integrada en la protección de plantas. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*. **3(1)**, 75–86.

Bense U. 1995. *Longhorn Beetles. Illustrated Key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe*. Margrat Werlag, Weikersheim. 512 pp.

Bergman K.O. y Landin J. 2002. Population structure and movements of a threatened butterfly (*Lopinga achine*) in a fragmented landscape in Sweden. *Biological Conservation*, **108**, 361–369.

Bird G. W. 2003. Role of integrated pest management in sustainable development. En *Integrated Pest Management in Global Arena*. Mareid K.M., Dakouo y Mota-Sánchez D. eds. Wallingford, UK: CABI Publishing. 73–85.

Blanco E., Casado M.A., Costa M., Escribano R. et al. 2001. Los bosques ibéricos. Planeta. Barcelona

- Blomberg S.P. y Shine R. 2001.** Modelling life history strategies with capture–recapture data: Evolutionary demography of the water skink *Eulamprus tympanum*. *Austral Ecology*, **26**, 349–359.
- Burnham K.P., Anderson D.R. White G. Brownie C. y Pollock, K.H. 1987.** Design and analysis methods for fish survival experiments based on release–recapture. *American Fisheries Society*, **5**, 1–437.
- Buse J., Ranius T. y Assmann T. 2008.** An endangered longhorn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem engineer. *Conservation Biology*, **22**, 2:329-337.
- Campos P. 1992.** Reunión Internacional sobre sistemas agroforestales de dehesas y montados. *Agricultura y Sociedad*. **62**, 197-202.
- Carrasco A., Fernández A., Trapero A., López G., et al. 2009.** *Procesos de decaimiento forestal (la Seca). Situación del conocimiento. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.*
- Carrasco, A. y cols. 2009.** *Procesos de Decaimiento Forestal (la Seca), Situación del Conocimiento. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, 112 pp. Córdoba.*
- Cervantes D. E., Hanks L. M., Lacey E. S. y Barbour J. D. 2006.** First documentation of a volatile sex pheromone in a longhorned beetle of the primitive subfamily Prioninae. *Ann. Entomol. Soc. Am*, **99**(4), 718-722.
- Choquet R.; Reboulet A.M., Pradel R., Giménez O. y Lebreton J.D. 2003.** User's manual for U-Care. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier (<ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/>).
- Comisión de Medio Ambiente, Agricultura y Pesca del Senado de España. 2011.** Informe de la Ponencia de Estudio Sobre la Protección del Ecosistema de la Dehesa.
- Conroy M.J., Senar J.C. y Doménech J. 2002.** Analysis of individual- and time-specific covariate effects on survival of *Serinus serinus* in north-eastern Spain. *Journal of Applied Statistics*, **29**, 125–142.

Cooch E. y White G. 2006. *Program MARK: "A Gentle Introduction"*. 4th ed. [Online.] Available at www.phidot.org/software/mark/docs/book/.

Cook L.M., Brower L.P. y Croze H.J. 1967. The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. *Journal of Animal Ecology*, **36**(1), 57–60.

Correia B, Rodriguez J.L., Valledor L., Almeida T., Santos C., Cañal M.J. y Pinto G. 2014. Analysis of the expression of putative heat-stress related genes in relation to thermotolerance of cork oak. *J Plant Physiol* **171**: 399–406.

Coulson R. y Witter J. 1990. *Entomología Forestal: ecología y control*. Ed. Limusa, Mexico.

Council of the European Communities. 1992. Council Directive 92/43/EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora (Habitats Directive). Official Journal of the EEC L206 22/07/1992:7–50.

Council of the European Communities 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. 92/43/EEC of 21 May

Covas R., Brown C.R., Anderson M.D. y Brown M.B. 2004. Juvenile and adult survival in the sociable weaver (*Philetairus socius*), a southern–temperate colonial cooperative breeder in Africa. *The Auk*, **121**(4), 1199–1207.

Cuttelod A., García N., Abdul Malak D., Temple H. y Katariya V. 2008. The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. In: J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor and S.N. Stuart (eds). *The 2008 Review of the IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN Gland, Switzerland.

Dahlsten D. L., Rowney D. L. y Lawson A. B. 1998. IPM helps control elm leaf beetle. *Calif. Agric.* **52**(2):18–24.

Dajoz R. 2001. *Entomología forestal: los insectos y el bosque*. Ed. Mundi-prensa, Madrid, Spain..

Damos P y Savopoulou-Soultani M. 2012. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche*, **ID 123405**, 13 p.

Damos P. y Savopoulou-Soultani M. 2010. Development and statistical evaluation of models in forecasting moth phenology of major lepidopterous

peach pest complex for Integrated Pest Management. *Crop Protection*, **29**(10), 1190–1199.

Díaz M., Campos P. y Pulido F.J. 1997 Spanish Dehesas: a Diversity in land-use and wildlife. In: Pain, D.J., Pienkowski, M.W. (eds.) *Farming and birds in Europe*. Academic, London.

Díaz M., Pulido F.J. y Marañón T. 2006. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adehesados. *Ecosistemas*. **Año XV, 3.** 57-79.

Dixon A.F.G., Honek A., Keil M. et al. 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology*, **23**, 257–264.

Do F. y Rocheteau A. 2002. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. Field observations and possible remedies. *Tree Physiology*, **22**, 641–648.

Domínguez L., López-Pantoja G. y Sánchez-Osorio I. 2010. Memoria final de convenio. Universidad de Huelva. EGMASA, S.A., Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.

Domínguez L.; Sánchez-Osorio I.; López-Pantoja, G. Sánchez I. y Zaragoza J.A. 2008. Foresia de *Mesochelifer fradei* Vachon, 1940 (Pseudoescorpiones: Cheliferidae) sobre coleópteros cerambícidos en el Sur de España. Nuevos registros para la especie. *Revista Ibérica de arcnología*, **16**, 71-81.

Dupont P y Zagatti P 2005. *Cerambyx cerdo* Linné, 1758. http://www.inra.fr/Internet/Hebergement/OPIE-Insectes/observatoire/coleos/cerambyx/c_cerdo.htm

EAFRD 2004 Council Regulation (EC) No 1698/2005 of 20 September 2005 on support for rural development by the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD)

El Antry S. 1999. Biologie et dégâts de *Cerambyx cerdo mirbeckii* Lucas (Coléoptère, *Cerambycidae*) en subéraie de la Mamora (Maroc). *IOBC/WPRS Bulletin*, **22**(3), 59–64.

Extremera F.M., Cobo A., Pérez Rodríguez M.C., Pérez Guerrero S. y Vargas Osuna E. 2004. El complejo de lepidópteros defoliadores de *Quercus* en la provincia de Córdoba. *Boletín de Sanidad Vegetal y de Plagas*. **30**, 203-209.

Fan Z., Kabrick J.M., Spetich M.A., Shifley S.R. y Jensen R.G. 2008 Oak mortality associated with crown dieback and oak borer attack in the Ozark Highlands. *Forest Ecology and Management* **255**. 2297–2305.

Faytl Ph., Dufrière M., Branquart E., Hastir P., Pontégnie P., Henin J.,y Versteirt V. 2006. Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests. *Journal of Insect Conservation*. **10**, 129–150.

Fernández P. y Porras C.J. 1998. La dehesa. Algunos aspectos para la regeneración del arbolado. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía. Sevilla.

Fernández-Rebollo P. 2004. La dehesa. Algunos aspectos para la regeneración de arbolado. Jornadas sobre manejo integral de la dehesa “Valle de los Pedroches”. Diputación de Córdoba, Deleg. de Turismo y Desarrollo Rural. Córdoba

Ferreira M.C. y Ferreira G.W.S. 1989 *Platipus cylindrus* F. (Coleóptera, Platypodidae), plaga de *Quercus suber* L. *Boletín de Sanidad Vegetal de Plagas*. **15 (4)**, 301-306.

Fierke M.K. y Stephen F.M. 2007. Red oak borer (Coleoptera: Cerambycidae) flight trapping in the Ozark National Forest, Arkansas. *Florida Entomologist*, **90**, 488–494.

Fishel F.M. 2013. Pest Management and Pesticides: A historical perspective Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida: Gainesville, FL, USA, PI219. <http://edis.ifas.ufl.edu/pi219> (octubre, 2015)

Fisher R. A. y Ford E.B. 1947. The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L.. *Heredity*. **1**, 143–174.

Gallego F J., Perez de Albag, A. y Fernandez-Escobar R., 1999. Etiology of oak decline in Spain. *Eur. J. For. Pathol.* **29**, 17–27.

- García A. y Yoldi L. 1987.** Aspectos silvopascícolas de las dehesas mediterráneas. Seminario sobre Dehesas y Sistemas agrosilvopastoriles similares. Unesco. M.A.B.
- González, C.F., Vives E. y De Sousa A.J. 2007.** Nuevo catálogo de los cerambycidae de la Península Ibérica, islas Baleares e islas atlánticas: Canarias, Azores y Madeira. *Monografías. S.E.A.*, **12**.
- González, L. 1992.** Estudio sobre las integrales térmicas de *Phoracantha semipunctata* Fab. (Col: Cerambycidae), insecto perforador del género *Eucalyptus*, en Huelva (España). *Boletín Sanidad Vegetal de Plagas*, **18**, 529–545.
- González Peña F., Vives i Noguera E. y Sousa Zuzarte A.J. 2007** Addenda et corrigenda al Nuevo Catálogo de los Cerambycidae (Coleoptera) de la Península Ibérica, islas Baleares e islas atlánticas: Canarias, Açores y Madeira. *Monografías SEA*. **12**, 211pp.
- González Peña F., Vives i Noguera E. y Sousa Zuzarte A.J. 2007.** Nuevo Catálogo de los Cerambycidae (Coleoptera) de la Península Ibérica, islas Baleares e islas atlánticas: Canarias, Açores y Madeira (Monografías SEA, Vol. 12, 2007). *Bol.Soc.Ent. Ar.* **40**, 595-596.
- Goutte C. 1997.** Note on fee lunches and cross-validation. *Neural Computation*, **9**, 1211–1215.
- Gullan P.J. y Cranston P.S. 2010.** *The Insects: An Outline of Entomology*. Wiley–Blackwell, London.
- Habitat Directive, 1992.** Directive 92/43/EEC of 21th May for mature habitat, wild fauna and flora conservation, EEC.
- Hanks L. M. 1999.** Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Annu. Rev. Entomol.* **44**, 483–505.
- Hermes D.A. 2004.** Using degree-days and plant phenology to predict pest activity. In: Kruschik V, Davidson J (eds) IPM of midwest landscapes. St Paul, University of Minnesota.

Higley G., Pedigo P. y Ostle R. 1986. DEGDAY: A program for calculating degree days, and assumptions behind the degree-day approach. *Environmental Entomology*, **15** (5), 999–1016.

Hilton B. Jr. y Miller M.W. 2003. Annual survival and recruitment in a Ruby Throated Hummingbird population, excluding the effect of transient individuals. *The Condor*. **105**, 54–62.

Hu J., Ageli S., Schuetz S. Luo Y. y Hajek A.E. 2009. Ecology and management of exotic and endemic Asian longhorned beetle *Anoplophora grabripennis*. *Agricultural and Forest Entomology*, **11**, 359–375.

IPCC 2013 Cambio climático Bases físicas
https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg1/WG1AR5_SPM_brochure_es.pdf (consulta: octubre, 2015)

Jamieson I.G., Forbes M.J. y McKnight E.B. 2000. Mark–recapture study of mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) on rock tor ‘islands’. *New Zealand Journal of Ecology*. **24**, 209–214.

Jarosík V., Honek A., Magarey R. y Skuhrovec J. 2001. Developmental database for phenology models: related insect and mite species have similar thermal requirements. *Journal of Economic Entomology*. **104**(6): 1870-1876.

Jentsch A., Kreyling J.y Beierkuhnlein, C. 2007 A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **5**. 365–374.

Jonsson M. 2002. *Dispersal Ecology of Insects Inhabiting Wood-Decaying Fungi*. Doct. Diss. Upsala, Sweden.

Joyce S.J., Jamieson I.G. y Barker R. 2004. Survival of adult mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) along an altitude gradient as determined by mark–recapture. *New Zealand Journal of Ecology*. **28**(1), 55–61.

Kean J.M. 2013. How accurate are methods for predicting phenology in New Zealand? *New Zealand Plant Protection*. **66**, 124–131.

- Keena M.A. 2006.** Effects of temperature on *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) adult survival, reproduction, and egg hatch. *Environmental Entomology*. **35**, 912–921.
- Keena M.A. y Moore P.M. 2010.** Effects of temperature on *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) Larvae and pupae. *Physiology Entomology*. **39**(4), 1323–1335.
- Kitching R.L. 1977.** Time, resources and population dynamics in insects. *Australian Journal of Ecology*. **2**(31), 31–34.
- Knight A., Brower L.P. y Williams E.H. 1999.** Spring remigration of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in north-central Florida: estimating population parameters using mark–recapture. *Biological Journal of the Linnean Society*. **68**, 531–556.
- Knutson A.E. y Muegge, M.A. 2010.** A degree-day model initiated by pheromone trap captures for managing pecan nut case bearer (Lepidoptera: Pyralidae) in pecans. *Journal Economy Entomology*. **103**, 735–743.
- Lange H., Økland B. y Krokene, P. 2006.** Thresholds in the life cycle of the spruce bark beetle under climate change. *Interjournal of Complex System*. **1648**, 1–10.
- Lawrence W.S. 1988.** Movement ecology of the rad milkweed beetle in relation to population size and structure. *Journal of Animal Ecology*. **57** (1), 21–35.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. y Anderson D.R. 1992.** Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. **62**(1), 67–118.
- Leisnham P.,T., Cameron C., Jamieson G. 2003.** Life cycle, survival rates and longevity of an alpine weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) determined using mark–recapture analysis. *New Zealand Journal of Ecology*. **27**(2), 191–200.
- Llinares A. 2002.** Primeras citas de algunos cerambícidos (Insecta, Coleoptera, Cerambycidae) para la provincia de Córdoba. *Boletín de la Sociedad Anadaluzza de Entomología*. **4**, 34–37.

Logan J. y Powell, J. 2001. Ghost forests, global warming and the mountain pine beetle. *American Entomologist*. **47**(3), 160–173.

Logan J.D., Wolessensky W. y Joerns A. 2006. Temperature-dependent phenology and predation in Anthropod system. *Ecological modelling*. **196** (3–4), 471–482.

López G., Domínguez L., Sánchez I., Tapias R., Cremades D., Paramio A. y Alesso S.P. 2004. Population ecology of xylophagous beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in mediterranean *Quercus* forest (southwest of Iberian Peninsula). Incidence on oak trees health (*Quercus ilex* L. spp ballota and *Quercus suber* L.). *Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems. Proceedings 10th MEDECOS Conference, Rhodes, Greece, April 25-May 1* (ed. By M. Arianoutsou and V. Papanastasis), pp. 66-74. Millpress, Greece.

López-Pantoja G. y Sánchez-Osorio I. 2011a. Plagas y enfermedades en las dehesas: guía para su identificación. En *Manual para la gestión sostenible de las dehesas andaluzas*. Alejano R., Domingo J. y Fernández M. (Coords). Universidad de Huelva y Encinal. 157-184.

López-Pantoja G. y Sánchez-Osorio I. 2011b. Tratamientos danitarios: actuaciones para el control de plagas y enfermedades en la dehesa. En *Manual para la gestión sostenible de las dehesas andaluzas*. Alejano R., Domingo J. y Fernández M. (Coords). Universidad de Huelva y Encinal. 334-339.

López-Pantoja G., Domínguez L. y Sánchez-Osorio I. 2008. Mark–recapture estimates of the survival and recapture rates of *Cerambyx Welensii* Küster (Coleoptera Cerambycidae) in a cork oak dehesa in Huelva (Spain). *Central European Journal of Biology*. **3**(4), 431–441.

López-Pantoja G., Dominguez L. y Sánchez-Osorio I. 2011. Analysis of *Prinobius myardi* Mulsant population dynamics in a Mediterranean cork oak stand. *Annales de la Société Entomologique de France*. **47**(1–2), 260–268.

Marañón T. 1988. Agro-Sylvo-Pastoral Systems in the Iberian Peninsula: Dehesas and montados. *Rangelands*. **10** (6), 255-258.

Marín-Pageo F. 2011. Introducción a la situación de la dehesa como explotación agraria. En *Manual para la gestión sostenible de las dehesas andaluzas*.

Alejano R., Domingo J. y Fernández M. (Coords). Universidad de Huelva y Encinal. 398-399.

Martín J., Cabezas J., Buyolo T. y Patón D. 2005. The relationship between *Cerambyx* spp. damage and subsequent *Biscogniauxia mediterraneum* infection on *Quercus suber* forest. *Forest Ecology and Management*. **216**, 166–174.

Mckee F.R. y Aukema B.H. 2015. Influence of temperature on the reproductive success, brood development and brood fitness of the eastern larch beetle *Dendroctonus simplex* LeConte. *Agricultural and Forest Entomology*. **17**, 102-112.

McMaster G. S. y Wilhelm W. 1997. Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Publications from USDA-ARS / UNL Faculty*. Paper **83**. [http://digitalcommons.unl.edu/usdaarsfacpub/83McMaslter y Wilhelm](http://digitalcommons.unl.edu/usdaarsfacpub/83McMaslter%20y%20Wilhelm)

Médail F. y Quézel P. 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Mis-souri Botanical Garden*. **84**. 112–127.

Montoya J. M. 1992. Mortandad de quercíneas: la perspectiva selvícola y los antecedentes climáticos. La cuestión de *Hypoxyylon mediterraneum* en el alcornoque de Mamora (Marruecos). *Ecología*. **6**, 123–130.

Moral del J. 1994. *Cerambyx* spp., historia de una plaga de las dehesas extremeñas. *Phytoma-España*. **60**, 18–24.

Moral del J., Casado D., Gallego M. y Rey J.M. 1994. Presencia de insectos parásitos del grupo *Cerambyx cerdo* en la dehesa extremeña. *Phytoma-España*. **59**, 44–52.

Muñoz C., Cobos P., Martínez G., Soldevilla C. y Díaz M. 1996. *Microflora y patología del alcornoque (Quercus suber L.)*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, Spain.

Navarro Cerrillo R.M. y Calzado Martínez, C. 2005. *Resultados de las evaluaciones de las Redes Andaluzas de Seguimiento de Daños (Red Andaluza y Red de pinsapo) Campaña de 2005*. Servicio de Ordenación de los Recursos Forestales -

Departamento de Plagas y Enfermedades. Dirección General de Gestión del Medio Natural-Consejería de Medio Ambiente.

Navarro R, Fernández-Rebollo P., Trapero A. et. al. 2004. Los procesos de decaimiento de encinas y alcornoques. Consejería de Medio Ambiente, Sevilla.

Navarro R. 2011. ¿Qué es una dehesa?. En *Manual para la gestión sostenible de las dehesas andaluzas*. Alejano R., Domingo J. y Fernández M. (Coords). Universidad de Huelva y Encinal. 19-24.

Navarro-Cerrillo R. y Fernández-Rebollo P. 2000. El síndrome de la Seca del encinar. Propuesta de solución para el Valle de los Pedroches. Fundación Ricardo Delgado Vizcaíno, Pozoblanco (Córdoba).

Naveiro F. y Morcuende A. 1994. Observaciones sobre los cerambícidos de las quercíneas en la provincia de Cáceres. *Phytoma-España*. **60**, 49–52.

Naveiro F., Morcuende A., Pulido F.J., Del Pozo J.D. et al. 1999. Situación fitosanitaria del arbolado de las dehesas en Extremadura: influencia de las labores selvícolas. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*. **25(4)**, 425-433.

Naves P. y Sousa E. 2009. Threshold temperatures and degree-day estimates for development of post-dormancy larvae of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera:Cerambycidae). *Journal of Pest Science*. **82**, 1–6.

Olea L. y San Miguel-Ayanz A. 2006. The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean silvopastoral system linking production and natura conservation. *21st General Meeting of the European Grassland Federation*. Badajoz (Spain).

Oro D., Aguilar J.S., Igual J.M. y Louzao, M. 2004. Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biol. Conserv.* **116**, 93-102.

Pérez-Laorga, 1995. El manejo integado de plagas. I Jornadas de plagas y enfermedades forestales. Universidad de Huelva (documento sin publicar).

Perkins J.H. 2002. History. In *Encyclopedia of Pest Management*. Ed. Pimentel. NJ: Marcel Dekker. 368-372.

- Perret N., Pradel R., Miaud Grolet O. y Joly P. 2003.** Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *Journal of Animal Ecology*. **72**, 567–575.
- Planes S.A. y Carrero J.M. 2008.** *Plagas del Campo*. Mundiprensa Libros. Madrid
- Plieninger T. y Schaar M. 2008.** Modification of land cover in a traditional agroforestry system in Spain: processes of tree expansion and regression. *Ecology and Society* **13**(2), 25.
- Powell J.A. y Logan, J.A. 2005.** Insect seasonality: Circle map analysis of temperature-driven life cycles. *Theoretical Population Biology*. **167**(3), 161–179.
- Pradel R. 1995.** Transient animals in a resident population of snow. *Journal of Applied Statistics*. **22**, 695–710.
- Pradel R., Hines J.E., Lebreton J.D. y Nichols J.D. 1997.** Capture–recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*. **53**, 60–72.
- Prévot-Julliard A.C., Lebreton J.D. y Pradel R. 1998.** Re-evaluation of adult survival of black-headed gulls (*Larus ribidundus*) in presence on recapture heterogeneity. *The Auk*. **115** (1), 85-95.
- Prieto C., Takegami C. y Rivera J.M. 2005.** Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotropica*. **20** (1), 15–22.
- Pruess P. 1983.** Day-degree methods for pest management. *Environmental Entomology*. **12** (3), 613–619.
- Ragazzi, A. y Tiberi, R. 1998.** Ruolo degli insetti fitofagi e dei patogeni fungini nel deperimento delle querce in Italia. *Monti e boschi*. **49** (6), 25-28.
- Ranius T. 2000.** Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia*. **1126**, 208–215.

Ranius, T. 2002. Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal biodiversity and conservation*. **25** (1),53-68.

Ray A.M., Lacey E.S. y Hanks L.M. 2006. Predicted taxonomic patterns in pheromone production by longhorned beetles. *Naturwissenschaften*. **93**, 543–550.

Regan R., DeAngelis J. y Gredler G. 1991. Predicting seasonal flight of European pine shoot moth (Lepidoptera: Tortricidae) in Western Oregon. *Environmental Entomology*. **20**(5), 1403–1406.

Régnière J., Powel J.A., Bentz B.J. y Nealis V.G. 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*. **58**, 634–647.

Robredo F. 1975. Contribución al conocimiento de la bioecología de *Rhyacionia buoliana* Den. et Schiff., 1776 (Lep:Tortricidae).I.-Estudio del adulto. *Bol.Serv.Plagas*. **1**, 69-81.

Rodríguez-Molina M.C., Santiago R., Blanco A., Pozo J.D., Colino M.I., Palo E.J. y Torres-Vila L.M. 2003. Detección de *Phytophthora cinnamomi* en dehesas de Extremadura afectadas por "seca" y su comportamiento in vitro. *Bol. San. Veg. Plagas*. **29**: 627-640,

Roltsch W.J., Zalom F.G., Strawn A.J. et al. 1999. Evaluation of several degree-day estimation methods in California climates. *International Journal of Biometeorolog*. **42**, 169–176.

Romanyk N., Cadahia, D. (coord.) 2002. *Plagas de Insectos en las Masas Forestales Españolas*. Coedición: Sociedad Española de Ciencias Forestales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, Spain.

Sallé A., Nageleisen L.M., Lieutier F. 2014. Bark and wood boring insects involved in oak declines in Europe: current knowledge and future prospects in a context of climate change. *Forest Ecology and Management*. **328**:79–93.

Sama G. 2002. *Atlas of the Cerambycidae of Europe and Mediterranean area*. Vol. 1, Vít Kabourek, Zlín.173 pp.

San Miguel A. 1994. La dehesa española. Origen, tipología, características y gestión. Fundación Conde del Valle de Salazar. Madrid.

San Miguel A. 2006. La dehesa española. Un antiguo sistema Silvopastoral mediterráneo que combina producción y conservación. http://www.montes.ups.es/Sptos/sptoSilvopascicultura/SanMiguel/pdfs/apuntes/La_Dehesa_Española_2006.pdf

Sánchez M. E., Navarro R. M., Trapero A. y Fernández P. 2000 La "seca" de encinas y alcornoques: una visión histórica. *Montes*. **62**, 29–39.

Sánchez M.E., Caetano P., Ferraz J., y Trapero A. 2002. *Phytophthora* disease of *Quercus ilex* in southwestern Spain. *Forest Pathology*. **32**, 5-18.

Sánchez V. y Keena M.A. 2013. Development of the teneral adult *Anoplophora glabripennis* (Coleoptea: Cerambycidae): Time to initiate and completely bore out of maple wood. *Environmental Entomology*. **42**(1), 1–6.

Sánchez, M. E., Navarro, R. M., Trapero, A. & Fernández, P. (2000) La "seca" de encinas y alcornoques: una visión histórica. *Montes*, **62**, 29-39.

Sánchez-Osorio I. 2005. Orientación olfativa de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius germari* Dejean, principales cerambícidos xilófagos de encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota*) y alcornoque (*Quercus suber* L.) para la localización de hospedantes. Tesis Doctoral. Universidad de Huelva. Huelva.

Sánchez-Osorio I., Domínguez L. y López-Pantoja G. 2009a. Caracterización de la respuesta electroantenográfica de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius germari* Dejean (Coleoptera: Cerambycidae). *Invest. Agrar:Sist.Recur.For.* **16**, 95-106.

Sánchez-Osorio I., Domínguez L. y López-Pantoja G. 2009b. Informe final sobre la “Consultoría y asistencia técnica para el estudio de la distribución geográfica en Andalucía de *Cerambyx cerdo* y para el control de *Cerambyx welensii*.” Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. (Documento sin publicar).

Sánchez-Osorio I., López-Pantoja G., Paramio A., Lencin J.L., Gallego D. y Domínguez L. 2015. Field attraction of *Cerambyx welensii* Küster to

fermentation odors and host monoterpenes. *Journal of pest science*. DOI: **0.1007/s10340-015-0654-2**

Schtickzelle N., Le Bolulengé E. y Baguette M. 2002. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos*. **97**, 349–360.

Schwarz C.J. y Seber G.A.F. 1999. Estimating animal abundance: review III. *Statistical Science*. **14**(4), 427–456.

Seber, G. & Schwarz, C. 2002. Capture-recapture before and after EURING 2000. *Journal of applied statistics*. **29** (1-4), 5-18.

Shibata E. 1986a. Adult populations of the sugi bark borer, *Semanotus japonicus* Lacordaire (Coleoptera: Cerambycidae), in Japanese cedar stands: population parameters, dispersal, and spatial distribution. *Res. Popul. Ecol.* **28**, 253-266.

Shibata E. 1986b. Dispersal movements of the adult Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) in a young pine forest. *Appl. Entomol. Zool.* **21**, 184-18.

Sierra J.M. y Martín, A.B. 2004. Efectividad de trampas de feromona en la captura masiva de *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae), escolítido perforador de los pinos *Bol. San. Veg. Plagas.* **30**, 745-752.

Smith M.T., Tobin P.C., Bancroft J.et al. 2004. Dispersal and spatiotemporal dynamics of Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in China. *Environmental Entomology*. **33**, 435–442.

Snyder R.L., Spano D., Cesaraccio C. y Duce, P. 1999. Determining degree-day thresholds from field observations. *International Journal Biometeorology*. **42**, 177–182.

Soria F. J., Villagrán M. y Cárdenas A. M. 1996. Distribución e incidencia de los principales perforadores de la encina en el Parque Natural de las Sierras Subbéticas (Córdoba, Spain). *Zoologica Baetica*. **7**, 33–43.

Southwood T.R.E. y Henderson P.A. 2000. *Ecological methodology*. Blackwell Science, Ltd. Oxford, UK.

Speight M.R., Hunter M.D. y Watt A.D. 2008. *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Wiley–Blackwell. London

Stark R.W. 1980. Integrated forest protection: a successful marriage of technology and ecology. *Weyerhaeuser lecture series*. November, 1980.

Statewide IPM Program, Agriculture and Natural Resources 2003. UC IPM. University of California. How to manage pests. Degree-days. [WWW document]. URL <http://www.ipm.ucdavis.edu/WEATHER/ddconcepts.html>. [Accessed 14 August 2014].

Stern V.M, Smith R.F, Van den Bosch R. y Hagen K.S. 1959. The Integrated Control Concept. *Hilgardia*, UC Division of Agriculture and Natural Resources

Stevenson D.E., Michels G.J., Bible J.B. et al. 2008. Physiological time model for predicting adult emergence of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) in the Texas High Plains. *Journal Economy Entomology*. **101**(5), 1584–1593.

Strojny W. 1997. Studies on the biology of the great capricorn beetle *Cerambyx cerdo* L. (Coleoptera: Cerambycidae) living on pedunculate oaks –*Quercus robur* L – in Swojec and Wilczyce near Wrocław in 1973–1976. *Polskie Pismo Entomologiczne*. **47** (4), 727–746.

Thacker J.R.M. 2002. *An Introduction to Arthropod Pest Control*. Cambridge, UK:Cambridge University Press.

Torres-Vila L.M., Sánchez-González A., Merino-Martínez J. et al. 2013. Mark–recapture of *Cerambyx welensii* in dehesa woodlands: dispersal behaviour, population density, and mass trapping efficiency with low trap densities. *Entomologia Experimentaliset Applicata*. **149**, 273–281.

Torres-Vila L.M., Sanchez-González A., Ponce-Escudero F. et al. 2012. Assessing mass trapping efficiency and population density of *Cerambyx welensii* Küster by mark–recapture in dehesa open woodlands. *European Journal of Forest Research*. **131**, 1103–1116.

- Trudgill D.L., Honek A., Li, D. y Van Straalen N.M. 2005.** Thermal time: Concepts and utility. *Annals of Applied Biology*. **146**, 1–14.
- Tuset J.J., Hinarejos C., Mira J.L. y Cobos J.M. 1996.** Implicación de *Phytophthora cinnamomi* Rands en la enfermedad de la seca de encinas y alcornoques. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*. **22**, 491-499.
- UC IPM 2015.** *Management Guidelines: Strawberry* UC ANR Publication 3468
- UC IPM 2015.** *Pest Management Guidelines: Almond* UC ANR Publication 3431
- UC IPM 2015.** *Pest Management Guidelines: Citrus* UC ANR Publication 3441
- Verdugo A. 2004.** Los cerambícidos de Andalucía (Coleoptera:cerambycidae). *Sociedad Andaluza de Entomología. Monografía 1*. Córdoba. España.
- Vicente C. 2013.** Evaluación del grado de efectación por larvas de *Cerambyx welensii* Küster 1846 (Col., Cerambycidae) del arbolado de las dehesas (*Quercus suber*, L. y *Q.rotundifolia*, Lam.) en Extremadura y sur elación con alguna variables importantes del ecosistema. PhD Thesis. University of Extremadura.
- Vives E. 2000.** Coleoptera, Cerambycidae. Fauna Ibérica. Museo Nacional de Ciencias Naturales (ed. by Ramos M. A. *et al.*).CSIC, Madrid, Spain. Vol. 12.
- Vives E. 2001.** *Atlas fotográfico de los Cerambícidos Íbero–Baleares*. Editorial Argania. Barcelona, Spain.
- Wagner T.L., Olson R.L. y Willers J.L. 1991.** Modeling arthropod development time. *Journal of Agricultural Entomology*. **8**, 251–270.
- Watari Y., Yamanaka T., Asano,W. y Ishikawa, Y. 2002.** Prediction of the cycle of the west Japan type yellow-spotted longicorn beetle *Psacotha hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae) by numerical simulations. *Applied Entomology and Zoology*. **37**(4), 559–569.
- Weslien J. y Lindelöw A. 1989.** Trapping local population of spruce bark beetles (*Ips typographus* (L.)): population size and origin trapped beetles. *Holarctic Ecology*. **12**, 511-514

- White G. C. y Burnham K. P. 1999.** Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*. **46**, Supplement: 120 - 138.
- Whitlock M.C. 1992.** Nonequilibrium population structure in forked fungus beetles: extinction, colonization, and the genetic variance among populations. *American Naturalist*. **139**, 952–970.
- Wiklund C. y Torbjörn F. 1977.** Why do males emerge before females? *Oecologia*. **31**(2), 153–158.
- Worner S.P. 1992.** Performance of phenological models under variable temperature regimes: consequences of the Kaufmann or rate summation effect. *Environmental Entomology*. **21**, 689–669.
- WWF/Adena. 2006.** La dehesa en los Programas de desarrollo rural 2007-13. Propuesta. WWF/Adena. 34 pp.
- Yanega D. 1996.** Field guide to Northeastern longhorned beetles (Coleoptera:Cerambycidae). Illinois Natural History Survey, Manual 6, October.
- Zalom F.G., Goodell P.B., Wilson L.T. et al. 1984.** *Degree-days: The calculation and use of heat units in pest management*. University of California, Division of Agriculture and Natural Resources, Leaflet 21373.
- Zhou J., Zhang K. y Lu, Y. 1984.** Study on adult activity and behavioural mechanism of *Anoplophora nobilis* Ganglbauer. *Scientia Silvae Sinica*. **20**(4), 372–379.



ANEXO I

López-Pantoja G., Domínguez L. y Sánchez-Osorio I. 2008. Mark–recapture estimates of the survival and recapture rates of *Cerambyx Welensii* Küster (Coleoptera Cerambycidae) in a cork oak dehesa in Huelva (Spain). *Central European Journal of Biology*. **3**(4), 431–441.

Factor impacto: 0,662 (Q3)

Mark-recapture estimates of the survival and recapture rates of *Cerambyx welensii* Küster (Coleoptera Cerambycidae) in a cork oak dehesa in Huelva

Abstract

The oak decline is probably the most severe plant health problem faced in the Mediterranean region about one of the habitats of community interest under the EU's environmental legal regime. More information to clarify the interaction of Cerambycids species in this decay is still needed. This paper reports the apparent survival rate (Φ) and recapture rate (P) for a population of *Cerambyx welensii* Küster (Coleoptera Cerambycidae) in a highly degraded cork oak grove near the Doñana National Park (Huelva, Spain) as calculated using the mark-capture-recapture method. High and constants in the time values of apparent survival rates for males and females are detected; the overall recapture rate (P), with relatively low values, exceeded in the male group that of the female group, the difference between the two being seemingly significant. The presence of individual transients gives idea of a nucleus of population with many participation of immigration and emigration with regard to the plot of study. These results are used to discuss various aspects of the insect biology, and also the potential effect of the gradual deterioration of the studied ecosystem on the insect population it supports.

Introduction

Cork oak (*Quercus suber* Linnaeus, 1753) forests constitute one of the habitats of community interest under the EU's environmental legal regime [16], which compels the member states to take effective steps towards their protection. These forest formations have for centuries been exploited for –mainly– cork and structured as open woodlands forest locally called “dehesas” in order to facilitate their use for agronomic and/or gaming purposes. The present decline in *Quercus* woodlands (oak decline) is probably the most severe plant health problem faced in the Mediterranean region as it threatens to extinguish such representative, potentially highly productive ecosystems [53,58]. This degradation process is the result of a wide variety of abiotic (rainfall distribution, edaphic characteristics) and biotic factors (pathogenic fungi and bacteria, insects). From the former there are a lot of insects implied in the decay process (triggering and/or worsening it), which causes defoliations (*Lymantria dispar* Linnaeus, (1758) and *Tortrix viridana* Linnaeus, (1758) mainly) [21] and holes on trunk and breeds as caused mainly by *Platypus cylindrus* Fabricius, (1792) [23] and three cerambycid species: *Cerambyx welensii* Küster (1846), *Cerambyx cerdo* Linnaeus (1758) and *Prinobius myardi* Mulsant (1842)[7, 25, 26, 36, 40, 51, 52, 58]. The knowledge on the biology and the population dynamics of *L. dispar* and *T. viridana* is very high, and several control methods in order to reduce damages have been applied. The presence of *P. cylindrus* on *Quercus* forests is very slip and local; in spite of its high pathogen potential, its effects are insignificant.

As far as the big cerambycid species concerned, their effects are known in weakening the structural resistance and plant health of trees in a lot of *Quercus ilex* Linnaeus, (1753) and *Q. suber* masses. Their morphological similarity, semi-voltine character and non-specific damage have propitiated the indiscriminate management of their populations and estimation of the damage they cause [37]. However, one of the species (*C. cerdo*) is protected by European laws (Annex IV of the Habitats Directive of 1992, which compels member states to control noxious agents for this type of habitat and actively conserve the populations of protected species).

The original assumption that the action of these cerambycids is usually restricted to old trees in a decaying or poor physiological condition [20, 51] has subsequently been challenged by the finding of young (70 years) cork oak trees

affected by these insects [37, 39], which suggests that their ability to colonize new hosts may be dictated by factors other than the vigour status of the trees [39].

Ecologically, these species are functionally important to forest ecosystems inasmuch as they influence the structure and composition of forests, and also because they expand available niches for a number of reptile, bird, mammal and some invertebrate species working as ecosystem engineers [11, 22].

A number of ecological, economic and conservation reasons therefore exist that warrant predicting population dynamics in these insects from an accurate knowledge of their biology. However, most scientific studies on oak decline (“la seca”) have so far focused on specific mycological and phytoclimatic characteristics of the stands and little is known as a result about the insect fauna associated to open woodland forest ecosystems (particularly in relation to xylophagous cerambycids).

This paper reports part of the results of a serial study of the phenomena involved in oak decline that is being performed within a global project funded by the Environmental Council of the Andalusian regional government. The aim of this work was to increase available knowledge about the population dynamics of *C. welensii*, which is one of the species involved in the above-described processes. Interpreting the results in terms of the phytosanitary status of the hosts can help establish some reference for the development of effective protection and management strategies.

Material and methods

Species: *C. welensii* is a large insect; thus, the studied males were 4.66 ± 0.45 cm ($n = 72$) and females 4.99 ± 0.13 cm ($n = 64$) (personal observations) (Fig 1). Also, they exhibit slight sexual dimorphism, essentially as regards antenna length –which exceeds body length in males only. The yearly flight period for adult individuals usually spans from mid May to late July (Fig. 2). This species exhibits nocturnal and crepuscular habits. Although no accurate knowledge is available in this respect, direct field observations as well as bibliographical references on similar species (f.e. *C. cerdo*) suggest that they feed on some nutritional substance in trunk or leaf exudates or canker and also in mature fruits [19, 54]. Tree damage is caused during the larval stage and is associated to the feeding and refuge and pupation habits of the species, which

constructs larval galleries in tree trunks and branches (Fig.3). Therefore, the species can be included in the “strictly xylophagous” group defined by Hanks (1999)[27]. As larvae grow, their hosting trees become weaker and prone to breaking and decaying. The final size of the larvae is similar to that of *C. cerdo* (13 - 16 mm wide and 60 - 70 mm long) [51, 59]. Their semi-voltine cycle requires 3 years to complete a generation. The larvae turn into pupa after summer (august-october) and the adults cross a phase of ripeness remaining inside the tree during the winter and spring (from august-october to May). The main hosts of this species are trees of the genus *Quercus* (particularly *Q. suber* and *Q. ilex*) [61, 62]. Males compete strongly for females by engaging in violent fights that frequently result in amputation of legs and/or antennae. Adults are active fliers when fleeing or moving to a new host (personal field observations).

Study area: The present study was conducted in a *Q. suber* plot located in Almonte (Huelva, SW Spain). Although the area is in the vicinity of highly biodiverse protected spaces such as the Doñana Natural Park and Doñana National Park, anthropization of the area has resulted in increasing fragmentation of the originally fairly extensive forest formations of cork oaks, interspersed with holm oaks, over the past fifty years; also, cropped and urbanized land has grown in parallel, which has considerably further reduced the original biodiversity.

The studied plot was located on the “Dehesa boyal” farm, which is largely devoted to cork production but is also used for grazing by a small livestock of ovine cattle. On a yearly basis, the soil is sown with grasses and tilled by complete surface harrowing—the bush layer is therefore virtually absent. Based on the damage repeatedly caused by the machinery used, this tillage method seemingly makes the trees vulnerable to attack by xylophagous cerambycids.

The farm is surrounded by cropped land, the nearest forest formations being more than 600 m away. The studied plot was a rectangular portion located at the beginning of a narrow strip of land that extends to the south of the farm and is bound by a regional road in the north—a barrier that potentially hinders insect dispersal—a sunflower (*Helianthus annuus* Linnaeus, 1754) plantation in the east and a fig tree (*Ficus carica* Linnaeus, 1753) plantation in the West (Fig. 4).

The average monthly temperature for the sampling period in a typical year ranges from 17.9 to 24.8 °C and precipitation is zero. The plot was 2.8 ha (120 m long and 250 m wide) in size and contained 211 trees (the density was thus 75 trees/ha). Trees distributed as follows in terms of diameter: 4.39% were less than 20 cm wide, 83.9% 20-60 cm wide and 11.7% wider than 60 cm.

The trees were markedly damaged: more than two-thirds had exit holes typical of drilling insects. Most have been stripped several times to obtain cork, but roughly one third have never been stripped. Trees were last stripped in both the studied plot and those around it in the summer of 2003 (after field work on the studied plot was completed). As can be readily seen, the use of a deficient cork removal technique has resulted in wounds that have often evolved into cracks in many trees throughout the farm. Other deficient management practices have potentially facilitated colonization by cerambycids of unhealed wounds in pruned branches, which are present in high proportions in the studied plot.

Mark-recapture study: Field work was done from 2002 to 2005. The sampling frequency, which was chosen on the assumption that the sampled population was of the open type [60], was a visit on each second day throughout the adult emergence period (mid May to late July) (Fig. 2). At least one living specimen was found in 29 visits in 2002, 35 in 2003, 25 in 2004 and 28 in 2005. Visits were done during the early nocturnal hours (9.30 pm to 3.00 am), which was the period of highest activity for beetles (personal observation). In each visit, each of the 211 trees in the plot was visually inspected for the presence of insects, which were captured by hand. Captured insects were classified and subsequently marked with a customized colour code that was painted on their prothorax and a number was written with a Paintmaker permanent marker from Pilot (Tokyo, Japan) on their elytra. Though some of the marks were getting lost partially, the system of double code chosen was allowing always to reconstruct the original mark. The evidence makes think about a scanty or no loss of information for this cause. The marking technique used seemingly had no influence on insects behaviour. Marked insects were released on the trees they were captured, and each subsequent recapture was recorded.

The total number of insects studied over the four years was 1497, namely: 385 (152 females and 233 males) in 2002, 511 (211 females and 300 males) in 2003, 249 (105 females and 144 males) in 2004 and 352 (132 females and 220

males) in 2005. All of them were classified as *C.welensii*. No evidence about presence of other similar cerambycids species has been gotten.

Analysis of data: Whether a population is of the open or closed type dictates the choice of method for analysing field data and estimating population parameters [56]. Of the many methods available for open populations, we chose to use one including living individuals as recaptures only.

The original data were expressed in binary form (*i.e.* 011001...) where 0 denoted the absence and 1 the presence of a given insect on a specific visit; this is the usual choice for logistic regression in calculating basic population parameters. Analyses were started by checking whether the most general Cormack-Jolly-Seber (CJS) model, $\Phi(t^*g)P(t^*g)$, fitted the field data; to this end, we used a modified version of the programme Release as implemented in Mark 4.0 [14], and the software U-Care [12]. The overall test consisted of four components that should be non-significant under the previous model in order to, some basic hypothesis of the capture-recapture method used was accepted. Each of the four components was sensitive to different factors; this allowed potential deviations from the model to be detected. Specifically, the significance of Test 3.SR suggests the use of models considering a potential influence on age on survival rates [45, 46].

The lack of fit of the general model was quantified for subsequent correction by using the variance inflation factor, $c\text{-hat}(\hat{c})$, which was calculated in four different forms and the most unfavourable response adopted in order to circumvent the shortcoming of a potentially inadequate data set [13]. The procedures involved (a) using the goodness of fit data provided by Release in the form proposed by Burnham et al. (1987) [10] and Lebreton *et al.* [34], ($\hat{c} = \chi^2/df$); (b) using data provided by U-Care in the previous expression; (c) subjecting the starting data to a Bootstrap resampling procedure as implemented in Mark; and (d) using the median $c\text{-hat}$ as proposed by Cooch and White [14].

The procedure used to calculate the survival and recapture rates involved the following [1, 2; 29, 31, 34, 35]:

- (a) Starting with a global model compatible with the biology of the species concerned and sampling design used to assess the fit. We used the above-mentioned CJS model and, included Time Since Marked (TSM) models if Test 3.RS was significant. While

structurally, these are “age models”, they are used when all marked individuals are adults (with a single individual age), so any heterogeneity in the sample is not due to age, but rather to the time elapsed since marking. In its most general form, the model is represented by the expression $\Phi[m(m_2-t/t)f(m_2-t/t)]P(g)$ (survival rate as a function of the male (m) and female (f) group, each considered over two sampling intervals (m_2) and variable in time; variable recapture between groups).

- (b) Selecting the most parsimonious model by applying Akaike's Information Criterion (AIC) or its corrected version (QAICc) for small samples if \hat{c} suggests inadequate fitting.
- (c) Estimating the maximum likelihood of the model parameters from precision estimators. The final estimates of the parameters were determined according to Seber and Schwarz [57]; this involved averaging the estimates for statistically equivalent models with an appropriate weighting function.

The recapture and survival rates of male and female individuals as calculated using mark-recapture techniques can help one check behavioural hypothesis for this species. Its survival likelihood and recapture rate can be calculated by using the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model as implemented in the software Mark v. 4.0, which processes capture-mark-recapture data. This method allows parameters to be estimated with a minimal residual deviation [34]. Also, it provides the confidence intervals for the estimates and a solid base to check hypotheses concerning survival likelihood and recapture between groups [3].

The TSM models allowed us to calculate the survival rate over the first sampling interval (the transient -individuals that are seen once but never recaptured- survival rate, Φ_1) and that for the other intervals (resident survival rate, Φ_2). These parameters were processed according to Cooch and White [14], and Perret *et al.* [43], in order to calculate the proportions of transient individuals present in the sample (τ) and the overall population (T).

Results

Fitting of data

The data provided by U-Care suggested the presence of some heterogeneity in the studied sample (Table 1). Specifically, Test 3.SR was significant ($\alpha = 0.005$) three of the four studied years ($p \leq 0.02$ in 2003, 2004 and 2005), which indicates the simultaneous presence of resident and transient individuals in the sample. Therefore, the population can be assumed to be heterogeneous in at least one of the target parameters: the survival likelihood.

Specifically, the heterogeneity appears to be due to the males. Thus, their test was significant three of the four years; by contrast, the test for the females exhibited no clear-cut trend and was only significant one year (2004).

Based on \hat{c} , the data for all four years exhibited good fitting. Irrespective of the method, \hat{c} was very close to 1 (perfect fitting) and rather different from 3 –which is the acceptable limit (Table 2). A \hat{c} value of 1.19 for 2002, 1.45 for 2004, 1.49 for 2004 and 1.45 for 2005 was adopted to correct the studied models.

Selection of the best model

Table 3 shows the models exhibiting the lowest QAICc values and a difference equal to or less than 2.5 in this parameter. A total of 5 models were found to fit the data optimally. None involved any changes in the target parameters with time. Also, they resulted in differences between groups (sexes), especially as regards recapture rate. Classical CJS models proved as effective as TSM models all four years. The former expose the presence of transients in the sampled population. Three of the five models assumed the presence of such individuals among males and/or females. Fitting them to the data revealed the presence of differences between years (Table 3).

Survival

Based on the results, the survival rate of the resident individuals was constant in time for both females and males each year. There were, however, some differences between years, and also between groups (Table 6). In any case, such differences were seemingly insignificant for both males and females; thus, as can be seen from Fig. 5, the confidence intervals for the survival rates

overlapped (see [28], for a statistical interpretation of this result). Overlap was specially strong among females. By contrast, males exhibited less marked coincidence (especially in the result for 2003).

The male group exhibited survival rates slightly exceeding those of the female group; the difference, however, was also insignificant. This parameter ranged from 83.7% (0.017 SE) in 2002 to 91.7% (0.010 SE) in 2003 for the male group, and from 82.8% (0.037 SE) in 2005 to 89.8% (0.031 SE) in 2004 for the female group (Table 6).

Transience

Time Since Marked models (TSM) were used to calculate the proportions of transients present in the sample (τ) and the overall population (T) except in 2002 and 2005 for the females (Tables 4 and 5). The proportion for the female group changed dramatically between the two years it could be calculated (from 1.1% in 2003 to 39.2% in 2004). Based on the model fitting the data, one would have expected the presence of transient females in 2002 and their absence in 2005. The transience rates for the male group increased over the studied period. The year 2004 was that with the highest transience rates for both groups ($T = 0.174$, 0.168-0.179, 95% CI for males; and $T = 0.392$, 0.364-0.421, 95% CI for females).

Recapture

The recapture rate also remained constant throughout the flight period. Also, it was constant within each group. Therefore, the recapture likelihood of both females and males was independent of their emergence time. Both groups exhibited a slight difference in recapture rate between years; the differences, however, were almost negligible for the male group. The standard errors for the estimates were strongly overlapped. The differences between years for the female group were similar to those for the male group except in 2004, where both the recapture rate ($P = 0.218$) and its confidence interval ($\alpha = 0.05$, 0.074-0.372) departed from those of the other years (Fig. 6). The overall recapture rate of the male group exceeded that of the female group, the difference between the two being seemingly significant. However, the highest rate found was that for the female group in 2004 (Table 7).

Discussion

Diurnal temperatures in the Mediterranean region can be extreme and increase the risk of dehydration or reduce food resources such as liquid exudates from trees; however, adult insects avoid these unfavourable effects by restricting most of their activity to the nocturnal hours and taking shelter in holes or hollows during the day. In this way, they mimic the behavioural patterns of saproxylic insects [18], the life strategy of which adjusts to the environmental stability of their habitat [30; 48; 49].

The combination of a partly cavernous life and nocturnal activity habits additionally reduces the number of potential predators –which is fairly small in itself–, even in an environment close to such a highly biodiverse protected natural space as the Doñana National Park and Doñana Natural Park.

The survival rates found during the study can be deemed high, especially if one considers the presence of transient individuals among the population; this was the case with both males and females, and invariably resulted in underestimated survival rates [44]. The survival rates for the female group may have been additionally underestimated by effect of its low recapture rates [6]. These results are consistent with the absence of limiting factors, whether endogenous or exogenous, controlling the population via an increased mortality.

The little change in survival rate between years indicates that fluctuations in biotic and abiotic factors in the study area are either small or uninfluential on mortality in the studied population [17, 42]. The greatest environmental oscillations detected during the studied period (personal observations) were those in temperature, especially as regards the time distribution of the earliest highest (in the form of an advanced or delayed summer); such oscillations do seem to affect the emergence cycle of the adults [36].

The absence of significant differences in survival rates between males and females indicates that factors such as weakening from fights between males or additional efforts during laying in females result in no differences in mortality between the two sexes. The survival rate of some proterandric insects is reduced by the increased effort and risk involved in males waiting for females to emerge in order to copulate. This tendency, which has been preferentially observed in lepidoptera [4, 55, 64], has also been reported for some cerambycids such as

Tetraopes tetraophthalmus Forster (1771) [64], but no evidence exists of its presence in *C. welensii*.

The gradual increase in the proportion of infested trees in the studied plot [44% in 2002 and 70% in 2005 (unpublished results)] and in the presence of infested young trees can be the indicative one of the population increase reaching levels out of the initial colonization stage.

In this situation the self-improvement obtained by making new holes for adults to shelter during the day or females to lay their eggs, as previously observed in xylophagous and saproxylic species [22, 49] can be near of his limit by the way of the habitat collapse. Whether the present evolutionary pattern of the habitat can by itself destabilize the insect population is unknown. However, the relative constancy of the mortality rate over the studied period suggests that the insects are potentially capable of living on suboptimal resources –young trees in our case– and moving to more favourable areas.

Under fragmentation and isolation conditions, the time a given habitat takes to reach a residual state leading to the local extinction of an insect species can be as long as a few centuries for some species living on decaying wood [49, 63]. However, the time needed for the gradual deterioration and eventual death of trees to substantially reduce available resources for larvae or even adults of drilling species with larvae developing in living trees can be much shorter. Trees in the study area exhibit fast decay; thus, they are disappearing by effect of cerambycids breaking trunks and branches at a rate above 0.40 trees/ha*yr (personal observations). In addition to the intrinsic effects of the population dynamics, deficient forestry practices and the withdrawal or *in situ* burning of large dead branches and trunks are leading to an increased instability of the habitat for drilling insects.

In agreement with this situation, the structure of the forest formation can be expected to collapse as a habitat within one hundred years if young trees in the plot are not colonized by the insects. If the present mortality rate persists, all currently living trees in the plot can be expected to die –and the insect population to disappear– within the next 180 years. The virtual isolation of the farm reduces the possibility of the insects colonizing nearby vegetation patches and raises that of young trees being infested.

The presence of transient individuals throughout the studied period is suggestive of two different life strategies, namely: a major strategy involving

resident individuals and a minor –albeit variable in significance– strategy involving transient individuals.

The transience rate of males tended to increase with time; no clear-cut trend could be inferred in that of females, however, as it could not be determined throughout the studied period. There is no biological explanation for this trend except for a potential effect of stripping of the tree cork in 2003 and 2004 on the number of available laying and sheltering sites. Because these are essential elements of the habitat structure, their alteration can be expected to affect male and female movements [33].

In this respect, studies on *Tetraopes tetraophthalmus* (Col. Cerambycidae) suggest that a variable abundance of mates and competitors facilitates the rapid development of local mobility in males; by contrast, a stable habitat favours sedentary habits in young females [33]. *C. welensii* could follow these patterns since an altered environment seemingly compels females to be more active –and males too in response.

Based on previous studies such as one by Prieto *et al.* [47], the recapture rate can be used as an indirect indicator of the character of a population. When $P > 60\%$, the population concerned is assumed to be confined (*i.e.* immigration and emigration are both negligible) and hence that, even if it is of the open type, it behaves as if it were not. Our P values were much lower than 60%, so our population is not confined; rather, there is continuous exchange of individuals with other portions of the study area.

The mobility of the individuals of this population is also confirmed by their site loyalty, estimated from the survival rate as recommended by some authors [5]. In this context, the term “survival” is replaced with “residency” [33] as no distinction between migration and death is possible in calculating this parameter [8, 32]. The residence time for insects in the studied plot as calculated from the expression $-\ln(\Phi)^{-1}$, proposed by Fisher and Ford, 1947 [24] (see [15]) and used by many authors [3; 33; 35; 55], was 7 days on average and never exceeded 12 days. Compared to the 48 days of maximal survival derived from the capture-recapture observations during the study, these values can be deemed typical of a moving population.

Males and females differ markedly in recapture rate. Biologically, this confirms a disparate behaviour in the two groups that influences the recapture rate. Thus, one can expect one sex to be more fleeting or exhibit a higher

survival rate than the other—and hence its recapture to be more likely. However, the survival rates for males and females were very similar, which suggests that the latter are markedly fleeting. This is consistent with field observations where females were seen laying their eggs or even copulating in sheltered or hidden places (*e.g.* trunk cracks, old cerambycid holes).

Acknowledgements

We want to acknowledge the Environmental Council of the Andalusian regional government for financial support. We thank Dr Carl Schwarz for his scientific support and his advice about popan models' use. We are very grateful to Toñi Paramio, Miguel Angel Gay and David Cremades for helping the field work. Finally we want to thank Raúl Tapias and Patricia Alesso for their technical and field support at the beginning of the work.

References actualizada

- [1] Anderson D.R., Link W.A., Johnson D.H., Burnham K.P., Suggestion for presenting the results of data analyses, *Journal of wildlife management*, 2001, 65(3), 373-379.
- [2] Andrés J.A., Cordero A., Survival rates in a natural population of the damselfly *Ceragrion tenellum*: effects of sex and female phenotype, *Ecological Entomology*, 2001, 26, 341-346.
- [3] Anholt B. R., Vorburger C., Knaus P., Mark-recapture estimates of daily survival rates of two damselflies (*Coenagrion puella* and *Ischnura elegans*), *Can. J. Zool.*, 2001, 79, 895–899.
- [4] Aukland J.A., Debinski D.M., Clark W.R., Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*, *Ecological entomology* 2004, 29, 139–149.
- [5] Bart J., Flinger M.A., Notz W.I., *Sampling and statistical methods for behavioral ecologists*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 1998.
- [6] Begon M., *Ecología animal. Modelos de cuantificación de poblaciones*, Ed. Trillas, Mexico, 1989.
- [7] BENSE U., 1995. Longhorn Beetles. Illustrated Key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe. Margrat Werlag, Weikersheim. 512 pp.

- [8] Bergman K.,O., Landin J., Population structure and movements of a threatened butterfly (*Lopinga achine*) in a fragmented landscape in Sweden, *Biological Conservation*, 2002, 108, 361–369.
- [9] Blomberg S.,P., Shine R., Modelling life history strategies with capture–recapture data: Evolutionary demography of the water skink *Eulamprus tympanum*, *Austral Ecology*, 2001, 26, 349–359.
- [10] Burnham K.,P., Anderson D.,R., White G., Brownie C., Pollock, K.,H., Design and analysis methods for fish survival experiments based on release–recapture, *American Fisheries Society*, 1987, 5, 1–437.
- [11] Buse J., Ranius T., Assmann T., An endangered longhorn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem engineer. *Conservation Biology*, 2008, 22, 2:329-337.
- [12] Choquet R., Reboulet A.,M., Pradel R., Giménez O., Lebreton J.,D., User's manual for U-Care. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, 2003, <ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/>.
- [13] Conroy M.,J., Senar J.,C., Doménech J., Analysis of individual- and time-specific covariate effects on survival of *Serinus serinus* in north-eastern Spain, *Journal of Applied Statistics*, 2002, 29, 125–142.
- [14] Cooch E., White G., *Program Mark "A gentle introducción"*, 2006, <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.
- [15] Cook L.,M., Brower L.,P., Croze H.,J., The accuracy of a population estimation from multiple recapture data, *Journal of Animal Ecology*, 1967, 36(1), 57–60.
- [16] Council of the European Communities. 1992. Council Directive 92/43/EEC on the conservation of natural habitats and of wildfauna and flora (Habitats Directive). *Official Journal of the EEC* L206 22/07/1992:7–50.
- [17] Covas R., Brown C.,R., Anderson M.,D., Brown M.,B., Juvenile and adult survival in the sociable weaver (*Philetairus socius*), a southern–temperate colonial cooperative breeder in Africa, *The Auk*. 2004, 121(4), 1199–1207.
- [18] Dajoz R., *Entomologia forestal: los insectos y el bosque*, Ed. Mundi-prensa, Madrid, Spain, 2001.
- [19] Dupont P & Zagatti P (2005). *Cerambyx cerdo* Linné, 1758. <http://www.inra.fr/Internet/Hebergement/OPIE->

Insectes/observatoire/coleos/cerambyx/c_cerdo.htm

- [20] El Antry S., Biologie et dégâts de *Cerambyx cerdo mirbecki* Lucas (Coléoptère, *Cerambycidae*) en subéraie de la Mamora (Maroc), Integrated Protection in Oak Forests IOBC. Bulletin, 1999, 22 (3), 59–64.
- [21] Extremera F.M., Cobo A., Pérez Rodríguez M.C., Pérez Guerrero S., Vargas Osuna E., El complejo de lepidópteros defoliadores de *Quercus* en la provincia de Córdoba, Bol.San.Veg. Plagas, 2004, 30, 203–209.
- [22] Fayt Ph., Dufrêne M., Branquart E., Hastir P., Pontégnie P., Henin J., Versteirt V., Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests, *Journal of Insect Conservation*, 2006, 10, 129–150.
- [23] Ferreira M.C., Ferreira G.W.S., *Platypus cylindrus* F. (Coleoptera, Platypodidae), plaga de *Quercus suber* L., 1989, Bol.San.Veg.Plagas vol 15, nº4, 301–306.
- [24] Fisher R., A., Ford, E., B., The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L., *Heredity*, 1947, 1, 143–174.
- [25] González Peña F., Vives i Noguera E., Sousa Zuzarte A.J., Addenda et corrigenda al Nuevo Catálogo de los Cerambycidae (Coleoptera) de la Península Ibérica, islas Baleares e islas atlánticas: Canarias, Açores y Madeira, 2007, Monografías SEA, Vol. 12, 211pp.
- [26] González Peña F., Vives i Noguera E., Sousa Zuzarte A.J., Nuevo Catálogo de los Cerambycidae (Coleoptera) de la Península Ibérica, islas Baleares e islas atlánticas: Canarias, Açores y Madeira (Monografías SEA, Vol. 12, 2007), 2007 Bol.Soc.Ent. Ar. nº 40, 595–596.
- [27] Hanks L., M., Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles, *Annu. Rev. Entomol.*, 1999, 44, 483–505.
- [28] Hilton B., Jr., Miller M., W., Annual survival and recruitment in a Ruby Throated Hummingbird population, excluding the effect of transient individuals, *The Condor* 2003, 105, 54–62.
- [29] Jamieson I., G., Forbes M., J., McKnight E., B., Mark–recapture study of mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) on rock tor ‘islands’, *New Zealand Journal of Ecology*, 2000, 24, 209–

- 214.
- [30] Jonsson M., Dispersal Ecology of Insects Inhabiting Wood-Decaying Fungi. Doct. Diss. Upsala, Sweden, 2002.
- [31] Joyce S., J., Jamieson I., G., Barker R., Survival of adult mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) along an altitude gradient as determined by mark–recapture, *New Zealand Journal of Ecology*, 2004, 28(1), 55–61.
- [32] Knight A., Brower L., P., Williams E., H., Spring remigration of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in north-central Florida: estimating population parameters using mark–recapture, *Biological Journal of the Linnean Society*, 1999, 68, 531–556.
- [33] Lawrence W., S., Movement ecology of the rad milkweed beetle in relation to population size and structure, *Journal of Animal Ecology*, 1988, 57 (1), 21–35.
- [34] Lebreton J., D., Burnham K., P., Clobert J., Anderson D., R., Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies, *Ecological Monographs*, 1992, 62(1), 67–118.
- [35] Leisnham P., T., Cameron C., Jamieson G., Life cycle, survival rates and longevity of an alpine weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) determined using mark–recapture analysis, *New Zealand Journal of Ecology*, 2003, 27(2), 191–200.
- [36] López G., Domínguez L., Sánchez I., Tapias R., Cremades D., Paramio A., Alesso S., P., Population ecology of xylophagous beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Mediterranean *Quercus* forest (southwest of Iberian Peninsula). Incidence on oak trees health (*Quercus ilex* L. spp ballota and *Quercus suber* L.), En: Arianoutsou, M.; Papanastasis, V. (eds.). *Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems. Proceedings 10th MEDECOS Conference, Rhodes, Greece, April 25–May, 2004*, 1, 8 pp.
- [37] Martín J., Cabezas J., Buyolo T., Patón D., The relationship between *Cerambyx* spp. damage and subsequent *Biscogniauxia mediterraneanum* infection on *Quercus suber* forest, *Forest Ecology and Management*, 2005, 216, 166–174.
- [38] Montoya J., M., Mortandad de quercíneas: la perspectiva selvícola y los

- antecedentes climáticos. La cuestión de *Hypoxylon mediterraneum* en el alcornoque de Mamora (Marruecos), *Ecología*, 1992, 6, 123–130.
- [39] Moral del J., *Cerambyx* spp., historia de una plaga de las dehesas extremeñas, *Phytoma-España*, 1994, 60, 18–24.
- [40] Moral del J., Casado D., Gallego M., Rey J., M., Presencia de insectos parásitos del grupo *Cerambyx cerdo* en la dehesa extremeña, *Phytoma-España*, 1994, 59, 44–52.
- [41] Muñoz C., Cobos P., Martínez G., Soldevilla C., Díaz M., Micoflora y patología del alcornoque (*Quercus suber* L.). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, Spain. 1996.
- [42] Oro D., Aguilar J., S., Igual J.M., Louzao M., Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater, *Biological Conservation*, 2004, 116, 93–102.
- [43] Perret N., Pradel R., Miaud Grolet O., Joly P., Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72, 567–575.
- [44] Pradel R., Transient animals in a resident population of snow. *Journal of Applied Statistics*. 1995, 22, 695–710.
- [45] Pradel R., Hines J.E., Lebreton J.D., Nichols J.D., Capture–recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 1997, 53, 60–72.
- [46] Prévot-Julliard A.C., Lebreton J.D., Pradel R., Re-evaluation of adult survival of black-headed gulls (*Larus ribidundus*) in presence on recapture heterogeneity. *The auk*, 1998, 115 (1), 85–95.
- [47] Prieto C., Takegami C., Rivera J.M., Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotropica*, 2005, 20 (1), 15–22.
- [48] Ranius T., Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia*, 2000, 1126, 208–215.
- [49] Ranius T., Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2002, 25 (1), 53–68.

- [50] Rodríguez-Molina M.C., Santiago R., Blanco A., Pozo J.D., Colino M.I., Palo E.J., Torres-Vila, L.M., Detección de *Phytophthora cinnamomi* en dehesas de Extremadura afectadas por "seca" y su comportamiento in vitro. Bol. San. Veg. Plagas, 200329: 627-640,
- [51] Romanyk N., Cadahia, D. (coord.) Plagas de Insectos en las Masas Forestales Españolas. Coedición: Sociedad Española de Ciencias Forestales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, Spain. 2002.
- [52] Sama G., Atlas of the Cerambycidae of Europe and Mediterranean area, 2002, Vol. 1, Vit Kabourek, Zlín.173 pp.
- [53] Sánchez M. E., Navarro R. M., Trapero A., Fernández P., La "seca" de encinas y alcornoques: una visión histórica. Montes, 2000, 62, 29–39.
- [54] Sánchez-Osorio I., Orientación olfativa de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius germari* Dejean, principales cerambícidos xilófagos de encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota*) y alcornoque (*Quercus suber* L.), para la localización de hospedantes. PhD thesis, Huelva University, Huelva, Spain, 2005, (in spanish).
- [55] Schtickzelle N., Le Bolulengé E., Baguette M., Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. Oikos, 2002, 97, 349–360.
- [56] Schwarz C.J., Seber G.A.F., Estimating animal abundance: review III. Statistical Science, 1999, 14(4), 427–456.
- [57] Seber G.A.F., Schwarz C.J., Capture–recapture: before and after EURING 2000. Journal of Applied Statistics, 2002, 29:5–18.
- [58] Soria F. J., Villagrán M., Cárdenas A. M., Distribución e incidencia de los principales perforadores de la encina en el Parque Natural de las Sierras Subbéticas (Córdoba, Spain). Zoologica Baetica, 1996, 7, 33–43.
- [59] Strojny W., Studies on the biology of the great capricorn beetle *Cerambyx cerdo* L. (Coleoptera: Cerambycidae) living on pedunculate oaks –*Quercus robur* L – in Swojec and Wilczyce near Wroclaw in 1973–1976. Polskie Pismo Entomologiczne 1977, 47 (4), 727–746.
- [60] Southwood T.R.E., Henderson P.A., Ecological methodology. Blackwell Science, Ltd. Oxford, UK, 2000.
- [61] Vives E., Coleoptera, Cerambycidae. Fauna Ibérica. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, Spain, Vol. 12, 2000.
- [62] Vives E., Atlas fotográfico de los Cerambícidos Íbero–Baleares.

Editorial Argania. Barcelona, Spain, 2001.

- [63] Whitlock M.C., Nonequilibrium population structure in forked fungus beetles: extinction, colonization, and the genetic variance among populations. *American Naturalist*, 1992, 139, 952–970.
- [64] Wiklund C., Torbjörn F., Why do males emerge before females? *Oecologia* 1977, 31(2), 153–158.
- [65] Yanega D., Field guide to Northeastern longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae). Illinois Natural History Survey, Manual 6, October, 1996.

Table 1. Results for *Cerambyx welensii* Küster provided by U-Care

<i>Cerambyx welensii</i> Küster		2002		2003		2004		2005	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Test3.SR	N(0,1) statistic for transient >0	0.767	-0.344	3.138	1.134	2.276	2.609	2.319	1.141
	P-level two-sided test	0.443	0.712	0.002*	0.257	0.02*	0.01*	0.02*	0.254
Test3.SM	Quadratic chi2	0.000	-	6.456	0.000	3.294	0.000	0.000	-
	P-level	1.000	-	0.994	1.000	0.993	1.000	1.000	-
Test2.CT	N(0,1) signed statistic for trap dependence	-0.370	-1.464	-3.549	-0.145	-0.459	-0.731	-1.205	0.000
	P-level two-sided test	0.711	0.143	0.000*	0.885	0.646	0.465	0.228	1.000
Test2.CL	Quadratic chi2	5.856	1.872	19.713	0.708	6.793	2.706	4.264	0.936
	P-level	0.951	0.759	0.762	1.00	0.963	0.745	0.978	0.988

Table 2. Variance inflation factor obtained each year using various computation methods

	2002	2003	2004	2005
Release	1.192	1.154	1.489	1.453
U-care	0.587	0.803	0.501	0.490
Bootstrap	1.191	1.454	1.348	1.439
Median C-hat	0.928	1.051	1.373	1.401

Table 3. CJS and TSM models best fitting the QAICc results for *Cerambyx welensii* Küster in the studied period

	Model	QAICc	Δ QAICc	QAICc weights	No. par
2002	{Phi(.) p(g)}	756.995	0.000	0.391	3
	{Phi(m(.) f(m2./)) p(g)}	757.559	0.564	0.295	4
	{Phi(g) p(g)}	758.257	1.262	0.208	4
	{Phi(m(m2 ./) f(m2./)) p(g)}	759.587	2.592	0.107	5
2003	Model	QAICc	Δ QAICc	QAICc weights	No. par
	{Phi(m(m2./)f(.) p(g)}	1396.560	0.000	0.651	5
	{Phi(m(m2./) f(m2./) p(g)}	1398.586	2.026	0.236	6
2004	Model	QAICc	Δ QAICc	QAICc weights	No. par
	{Phi(m(m2./) f(m2./) p(g)}	492.382	0.000	1.000	6
2005	Model	QAICc	Δ QAICc	QAICc weights	No. par
	{Phi(.) p(g)}	526.382	0.000	0.530	3
	{Phi(m(m2./) f(.) P(g)}	527.916	1.534	0.246	5
	{Phi(g) p(g)}	528.105	1.723	0.224	4

Table 4. Parameter values provided by the TSM

	Year	Phi ₁	95% C.I.	Phi ₂	95% C.I.	τ	95% C.I.
Males	2002	0.826	0.754–0.898	0.837	0.820–0.854	0.013	0.000–0.103
	2003	0.800	0.756–0.844	0.919	0.910–0.928	0.129	0.079–0.180
	2004	0.678	0.604–0.752	0.912	0.893–0.931	0.257	0.158–0.355
	2005	0.716	0.643–0.789	0.857	0.834–0.880	0.165	0.063–0.266
Females	2002	–	–	0.853	0.826–0.880	–	–
	2003	0.842	0.673–1.000	0.847	0.827–0.881	0.014	0.000–0.216
	2004	0.468	0.468–0.378	0.889	0.851–0.929	0.474	0.121–0.828
	2005	–	–	0.814	0.757–0.857	–	–

Phi₁: apparent survival between the first two sampling visits; **Phi₂**: apparent survival between the other sampling visits; **τ** : proportion of transient individuals in the sample

Table 5. Transience index (*T*) for the female and male groups

Males			Females		
Year	T	95% C.I.	Year	T	95% C.I.
2002	0.009	0.005–0.013	2002	–	–
2003	0.072	0.071–0.074	2003	0.011	0.000–0.023
2004	0.174	0.168–0.179	2004	0.392	0.364–0.421
2005	0.122	0.117–0.127	2005	–	–

Table 6. Mean estimates of the apparent survival rate (Φ) for resident individuals

Males			Females		
Year	Φ	95% C.I.	Year	Φ	95% C.I.
2002	0.837	0.801–0.868	2002	0.853	0.781–0.905
2003	0.917	0.895–0.934	2003	0.858	0.792–0.905
2004	0.910	0.867–0.939	2004	0.898	0.82–0.945
2005	0.841	0.791–0.881	2005	0.828	0.743–0.889

Table 7. Mean estimates of the recapture rate (P)

Males			Females		
Year	P	95% C.I.	Year	P	95% C.I.
2002	0.186	0.137–0.247	2002	0.039	0.018–0.082
2003	0.190	0.153–0.233	2003	0.078	0.043–0.139
2004	0.187	0.125–0.270	2004	0.218	0.074–0.372
2005	0.175	0.111–0.264	2005	0.071	0.032–0.151

**Figure 1:**adults of *Cerambyx welensii* Küster

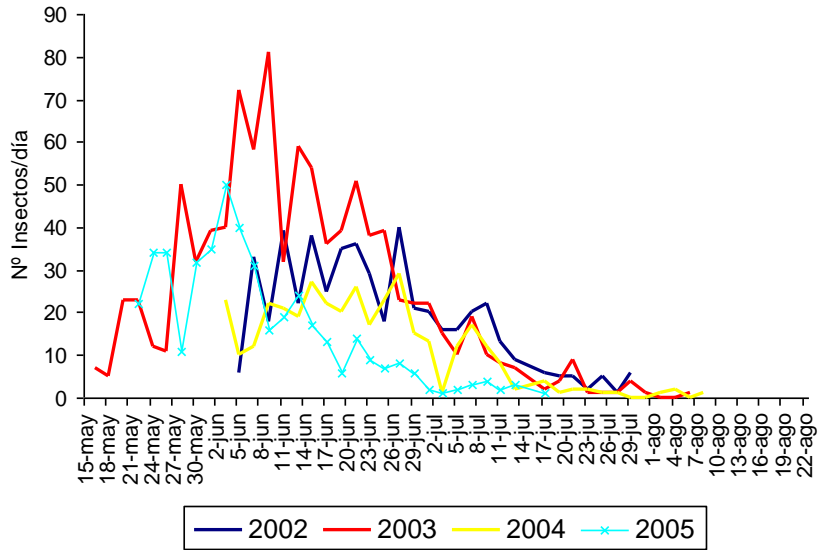


Figure 2: Flight period of *C. welensii*, during the study period.



Figure 3: Larvae of *Cerambyx welensii* and damage on trunk and branch

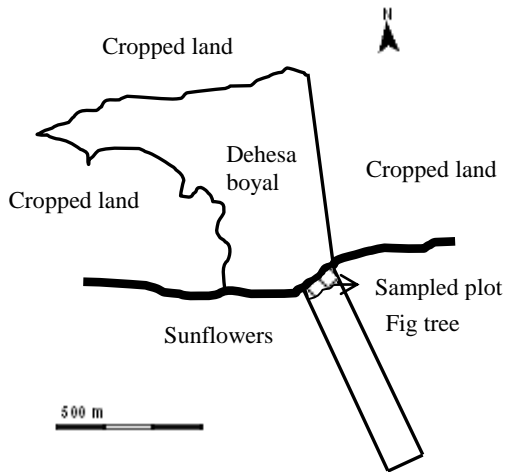


Figure 4: Location of the farm and sampled plot.

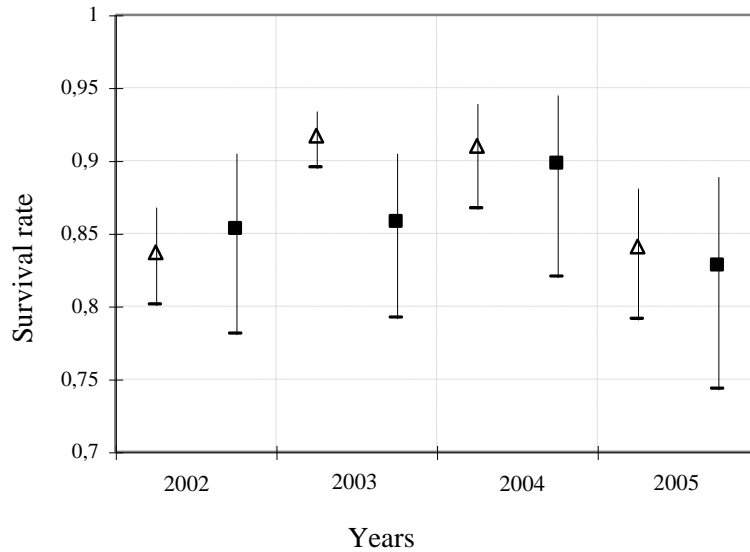


Figure 5: Apparent survival rate (and 95% confidence interval) for resident individuals as calculated over the entire yearly flight period (Δ males ■ females)

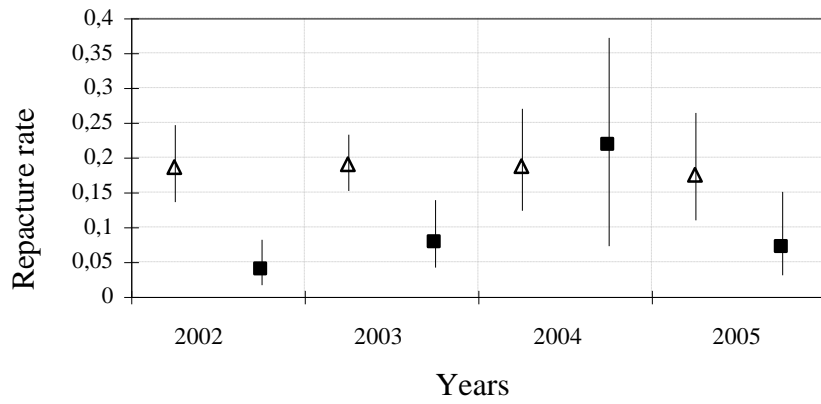


Figure 6: Recapture rate (and 95% confidence interval) as calculated over the entire yearly flight period.
(Δ males ■ females)



ANEXO II

López-Pantoja G., Domínguez L. y Sánchez-Osorio I. 2011. Analysis of *Prinobius myardi* Mulsant population dynamics in a Mediterranean cork oak stand. *Annales de la Société Entomologique de France*. **47**(1–2), 260–268.

Factor impacto: 0,537 (Q3)

Analysis of *Prinobius myardi* Mulsant population dynamics in a Mediterranean cork oak stand.

Gloria López-Pantoja⁽¹⁾, Luis Dominguez⁽¹⁾ and Israel Sánchez-Osorio⁽¹⁾

(1) Agroforestry Sciences Department, High Politecnical School, Campus of “La Rábida” Huelva University, 21819 Palos de la Frontera (Huelva), Spain. Email: pantoja@uhu.es

Running title:

Analysis of *Prinobius myardi* Mulsant population dynamics

ABSTRACT

The dehesa is a silvopastoral system of a high economic and ecological significance in the Iberian Peninsula that is protected under the EEC/92/43 Habitat Directive. One of the most serious problems the dehesa system is currently facing is oak decline. This tree decay process is largely caused by three xylophagous cerambycids of which *Prinobius myardi* is the least known. In this study, we used a capture–mark–recapture method to identify the models best fitting the behaviour of this species with a view to estimating basic population parameters such as survival rate (ϕ), recapture rate (p) and transiency index (T). *Prinobius myardi* adults were captured by hand following visual detection in the trees of a cork oak (*Quercus suber*) plot located in the close vicinity of the Doñana National Park (SW Spain). Males exhibited a constant survival rate exceeding 85.4% throughout their flight period, a maximum transiency index of 1.82% and a recapture rate ranging from 42.50% to 76.90%. These results are suggestive of a sedentary behaviour in *P. myardi* males. By contrast, the small number of females captured precluded calculation of the previous parameters for this gender; in any case, field observations revealed a fleeing, less sedentary behaviour with respect to the males.

KEYWORDS

Cerambycids, *Prinobius myardi*, Mark-recapture, Oak decline, CJS model,

INTRODUCTION

The dehesa in the southwest of the Iberian Peninsula (Huelva) is a traditional silvopastoral system associated to production and conservation practices. By virtue of its efficient integral, extensive management, the SW Spanish dehesa possesses a high environmental value (Olea & San Miguel-Ayanz 2006) and is protected under the EEC/92/43 Habitat Directive. Also, its high biological diversity and careful preservation of its natural and cultural heritage (Marañón 1988) endow it with a high ecological significance. Most trees in the SW Spanish dehesa belong to the genus *Quercus* and are largely evergreen Mediterranean species such as holm oaks [*Quercus ilex* Linnaeus (1753)] or cork oaks [*Quercus suber* Linnaeus (1753)].

These agriforest systems are currently facing three problems that may threaten their permanence, namely: substantial migration from rural places to cities by effect of social and economic changes; little or no tree regeneration; and tree

decay processes (Olea & San Miguel-Ayanz 2006). The latter two factors are closely related inasmuch as the disappearance of adult trees by effect of the pathologies associated to decay processes is worsened by the absence of renovation or regeneration actions.

Tree decay involves a number of factors ranging from environmental conditions to the presence of biotic agents such as fungi or insects. The triggers and/or aggravators of tree decay processes in the SW Spanish dehesa include drilling insects and, especially, the cerambycid species *Cerambyx welensii* Küster (1846), *Cerambyx cerdo* Linnaeus (1758) and *Prinobius myardi* Mulsant (1892) (Montoya 1992; Muñoz *et al.* 1996; Sánchez *et al.* 2000). *C. welensii* and *P. myardi* are the predominant cerambycids in the province of Huelva (Sánchez-Osorio 2005). Both have additionally been reported among holm oak drillers in the province of Córdoba (Soria *et al.* 1996), and encountered in a number of holm oak and cork oak formations in Andalusia and Extremadura (Barreda 2001, 2002; González *et al.* 2007; López Pantoja *et al.* 2004; López Pantoja *et al.* 2008; Llinares 2002; Naveiro & Morcuende 1994; Sánchez-Osorio *et al.* 2007; Verdugo 2006; Vives 2000).

Proliferation of these insects is favoured by deficient implementation of the cultivation practices systematically applied to dehesa land (Martín *et al.* 2005). Thus, harrowing usually causes wounds in tree feet that are used by females to lay their eggs; also, inappropriate stripping can leave wounds in the generating cork layer and facilitate access to females for laying. This can accelerate tree decay even in the absence of pathogens (fungi, bacteria); in fact, poorly planned and/or executed silvicolous practices can easily turn xylophagous cerambycids into the main culprits for adult tree decay. Thus, the damage caused by cerambycid larvae makes tree aerial organs more prone to breaking by effect of the wind, heavy rain or their own weight (Sánchez-Osorio 2005). Also, like other phytophages, adult cerambycids can play a prominent role as vectors for fungi and various other pathogens (Ragazzi & Tiberi 1998). Specifically, the coexistence of xylophagous cerambycids such as *C. cerdo* and fungal pathogens such as *Biscogniauxia mediterranea* or *Botryosphaeria spp.*, or rots of the genus *Stereum*, on the same host can facilitate their propagation (Sánchez-Osorio 2005; Martín *et al.* 2005). Because *P. myardi* adults are found in both weakened and seemingly healthy trees, this species can be deemed a primary xylophage (Hanks 1999). Most often, however, adults are found in strongly weakened trees or dead, thick fallen branches (Vives 2001), so this species also behaves as a secondary xylophage. Its

individuals can thus use trees spanning a wide range of vigour. The extent of tree damage caused by *P. myardi* depends not only on the previous vigour status of the trees, but also on the pest status of the particular insect population a factor which has scarcely been studied in xylophages in general and this species in particular. Careful study of the cerambycid populations present in dehesa systems is crucial with a view to understanding their specific role in tree decay. The information obtained from capture–mark–recapture samplings can be used to develop models based on basic population parameters such as the survival and recapture rates in order to identify differences in life strategy in each species and derive useful information about its biology, all of which is indispensable with a view to accurately interpreting behavioural patterns in the field. In this work, we used the software MARK (White & Burham 1999) to construct Cormack–Jolly–Seber (CJS) models in order to examine the behaviour of the studied population. Similar models were previously used to interpret some population parameters for *C. welensii* (López-Pantoja *et al.* 2008), a species with which *P. myardi* often shares habitat.

The primary aims of this work were as follows: (a) to identify the emergence period and flight period of *P. myardi* adults; and (b) to obtain a better knowledge of the basic behavioural patterns of this species by interpreting the CJS models established and the ensuing population parameters.

MATERIALS AND METHODS

Target species

Prinobius myardi is a holo-Mediterranean species the distribution of which in the Iberian Peninsula overlaps with that of its main host: cork oak (*Q. suber*). Adults are 30–50 mm in size and have markedly nocturnal habits. They tend to hide in holes and cracks of trunks and branches and they do not seem to feed. Larvae, which take several years to develop completely, feed on xylem from the trunk and main branches; also, they pupate on the spring of the year where adults emerge, inside the galleries they carve as they develop (Vives 2000, 2001). Their flight period falls in the summer.

Study area

The present study was conducted in a *Q. suber* plot located in Almonte (Huelva, SW Spain) and spanning an area of 2.8 ha (120 long × 250 m wide). The plot

contained 211 trees, so the average density was 75 tree/ha. The proportion of trees with a normal diameter (20–70 cm) amounted to 91%. The physical or natural boundaries of the plot include the A-484 regional road –beyond which the cork oak mass extends in the north; a sunflower (*Helianthus annuus* L.) plantation in the west; a fig tree (*Ficus carica* L.) plantation in the east; and the rest of the oak mass in the south.

The mean annual temperature of the area is 17.2 °C and its precipitation 627 mm. Based on Allué's classification, the climate is of the IV2 genuine Mediterranean type. The average temperature during the active period for the adult insects (June to August) is 23.9 °C and precipitation virtually zero (23 mm) (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural Y Marino 2008). The plot trees are strongly affected; nearly one-third of all have exit holes typical of the action of these insects. Most have been stripped at least once –the last stripping work was done in 2003– and many several times and somewhat carelessly. This has left trunk wounds many of which have evolved into cracks. A few trees have never been stripped, however. One other feature of the trees directly reflecting the potential presence of xylophagous cerambycids is that the larger ones have been pruned but left untreated. The plot provides pasture for wool sheep in addition to cork. At present, the land soil is sown with grasses and tilled by complete surface harrowing. As a result, bushes are virtually completely absent.

Capture–mark–recapture study

Field work spanned the period from 2002 to 2008. The sampling frequency, which was established under the assumption that the studied population was of the open type (Southwood & Henderson 2000), was a visit on each second day during June and July, and one on each third day during August, from 2002 to 2006; and a visit on each second day during the adult activity period in 2007 and 2008. Insects were captured and recaptured by hand following visual detection in the trees. Sampling was started at 9:30 pm owing to the crepuscular habits of the insects and finished once all trees had been inspected (around 1:00 am). Insects were marked on an individual basis on their thorax and elytra, using a permanent marker (Pilot Paintmarker). On each visit, the presence or absence of marked insects was recorded and those captured for the first time were marked.

Identification of the emergence period

The emergence period of insects is usually established by using light or bait traps (Robredo 1975; Southwood & Henderson 2000) or some plant residue capable of attracting adults (Coulson & Witter 1991; Sierra & Martín 2004); very often, however, these methods destroy the captured insects. The method used in this work (capture–mark–recapture) involves releasing the insects following recording. Only the capture data for new individuals found on each visit were considered –with provision for the potential error made in assuming that the insects captured for the first time were newly emerged individuals– in order to obtain a rough estimate of the emergence period. The flight period was estimated from the capture and recapture data recorded on each sampling visit.

Estimation of population parameters

The field data for *P. myardi* were fitted with the method previously used by López-Pantoja *et al.* (2008) to calculate population parameters for a similar species (*C. welensii*). The method involves applying a general model of the Cormack–Jolly–Seber (CJS) type $[\Phi(t^*g)P(t^*g)]$, where Φ (survival) and P (recapture) are both time and sex dependent. The model should fit field data closely and fulfill the five basic hypotheses for the capture–recapture method used, namely: (a) all insects have the same recapture likelihood (π); (b) all marked individuals present in the population immediately after time i have the same likelihood of surviving until time $(i + 1)$; (c) marks are neither lost nor erased; (d) all samplings are instantaneous relative to the interval between time i and time $(i + 1)$; and (e) insects are released immediately after sampling and marked individuals intersperse randomly with unmarked individuals.

Violation of any of the previous hypotheses was detected from the results of the comparison tests used (Test2.SM, Test3.SM and Test3.SR) as calculated with the software U-care (Choquet *et al.* 2003). Specially important in this respect was the significance of Test3.SR, provides a measure of the presence of transient individuals (*viz.* individuals that are seen only once) in a population. This required using models considering the effect of age on survival such as those of the Time Since Marked (TSM) type, which are more generally designated by $[m(m_2_t/t) f(m_2_t/t)] P(g)$ [survival rate as function of the male (m) and female(f) group, each considered over two sampling intervals (m_2) and variable in time recapture group-dependent] (Pradel 1997; Prévot-Juliard *et al.* 1998). The potential lack of fit of the model was corrected by using the variance inflation factor ($C\text{-hat}$).

The next step involved choosing the most parsimonious model in terms of Akaike's Information Criterion (AIC) or the quasi-likelihood adjusted (QAICc) if there is a lack of fit between the general and saturated models (noted that if $\hat{c}=1$ QAICc reduces back to AICc).

The survival and recapture rates for *P. myardi* were also calculated as previously done by López-Pantoja *et al.* (2008) for *C. welensii*. The procedure involved obtaining the maximum likelihood estimators for the statistically equivalent models and correcting each estimate as a function of its weight in the model (Seber & Schwarz 2002).

TSM models facilitate calculation of the survival rate for transient individuals (first sampling interval, Φ_1), which in turn affords calculation of the proportion of such individuals present in the sample (τ) and in the whole population (T) (Cooch & White 2006; Perret *et al.* 2003).

RESULTS

Emergence period and flight period

The capture–mark–recapture method used allowed a total of 503 specimens (386 males and 117 females) to be sampled in seven years (see tab. 1). The emergence period for *P. myardi* males lasted an average 44.0 (SE 11.5) days and their flight period 48.8 (SE 10.3) days. Therefore, the flight period was slightly longer than the emergence period, the difference amounting to 4.4 (SE 5.0) days (tab.1- 2). The emergence period for the females lasted an average 29.0 (SE 12.8) days. Also, it started later and finished earlier than that for the males (fig. 1). However, the differences in this respect between the two groups were not significant (Student's $t = 1.9$, $p = 0.1$, $\alpha = 0.05$). It therefore seems unlikely for this species to exhibit a protandric behaviour (fig. 1).

Fitting of field data

Careful analysis of the different elements of the comparison tests via the results of the programme U-care revealed that the basic hypotheses for the capture–recapture method used, were violated to some extent (tab. 3). The only Test3.SR results reported here correspond to the females in 2002 and 2008, which were the only years where at least one female was recaptured. This precluded accurate analysis of behavioural models and calculation of population parameters for the female group.

Test3.SR was significant in 2002, 2004, 2007 and 2008 (all with $p < 0.007$) (tab.3).

Selection of the most suitable model

Table 4 shows the models that have lower QAICc values each year and differing by at least 2.5 units in this index –none of the models used included any females. Although there was no unambiguous sign of the presence of transient males in the population, we started with a classical general model of the CJS type and then used one incorporating the variable age (TSM) in its definition. Clearly, none of the models exhibiting the best QAICc values included time as a limiting factor for the population parameters (tab.4).

A global analysis of the sampling years revealed that the best model for all –2004 excepted– as regards the proportion of population accounted for was that considering males with a time-independent survival rate and recapture rate (Phi.(.)P.).

Survival rate and transiency index

The survival rate (apparent survival where death is a combination of actual mortality and emigration) for resident males was constant over time. In fact, their survival likelihood throughout a given emergence period remained constant between sampling times irrespective of their dates. Also, differences between years were small (see Hilton & Miller 2003 for a statistical interpretation) (fig. 2). The results provided by the TSM models were used to calculate the proportion of transient individuals present in the sample (τ) and in the population (T) (tab. 5). The highest transiency rate (T) was 0.018 (0.015–0.021, 95% CI) in 2007 and the lowest 0.0004 (0.000–0.003, 95% CI) in 2006. Differences between years were generally very small except for 2004 and 2007, with 1.5 and 1.8%, respectively. These values, while low, were significantly different from those for the other seasons (tab.5).

The results were consistent with those discussed under “Fitting of field data”. As can be seen from Table 3, Test3.SR was only significant for males in 2004.

Recapture rate

The recapture rate, P , ranged from 0.4 (0.3–0.5, 95% CI) in 2002 to 0.7 (0.6–0.8, 95% CI) in 2004. As can be seen from the differences in P between years in figure

3, the 2004, 2005, 2008 results differed markedly from all others in this respect (see Hilton & Miller for a statistical interpretation) (tab.6).

One parameter of interest in addition to the recapture rate (tab. 6) is the largest number of recaptures for each year (tab. 1). In 2004, some specimens were recaptured up to 15 times; also, more important, most such specimens were recaptured in the same hole they had been marked the first time. This was not the case with the females, which were recaptured a maximum of two times and in a different tree each (2002 and 2008).

DISCUSSION

The models best describing the behaviour of *P. myardi* were of the Cormack–Jolly–Seber (CJS) type. In fact, such models accounted for the behaviour of a proportion of males ranging from 74.4% in 2006 to 40.5% in 2004. Based on the results, the studied population exhibits a homogeneous behaviour ($\Phi(\cdot) p(\cdot)$). Another fraction of the population fitted TSM models more closely; such a fraction consisted of a group of mobile males (transient individuals) which exhibited a constant recapture rate throughout the emergence period and another group consisting of sedentary males (*i.e.* individuals never leaving the sampled zone) ($\Phi m(m2_{./}) p(\cdot)$).

These results suggest the presence of transient males throughout the studied period. However, the results of a careful analysis of the models and their weight for the studied population, and the transience index (T) obtained, somehow depart from this conclusion.

The weight of the TSM models ranged from 58.9% in 2004 (the only year where Test3.SR was significant) to 25.2% in 2006. Therefore, 58.9% of the males sampled in 2004 exhibited the typical behaviour of transient individuals. However, the transience index for 2004 was 0.015 (0.013–0.018, 95% CI), so only 1.5% of all potential transient individuals actually were.

The transience index for the overall population was greater in 2004 and 2007 than in the other years. This may have been a result of worsened habitat conditions leading males to move to more favourable zones or of the population dynamics being dictated by the low density of individuals (both females and males) present in the zone. Under these conditions, males can be expected to search for zones with a higher mating likelihood (Lawrence 1988). Neither hypothesis, however, can seemingly justify the slight increase in transient individuals detected by the models. In any case, it affected the behaviour of males, which appeared to be

dictated by that of resident individuals. Thus, some males were recaptured up to 12 times in the same hole as in the initial capture, which reveals site-fidelity in *P. myardi*—so much so that it dictated the results of Test2.CT and confused sedentary and territorial character with trap dependence. Although, in fact, the results of the previous tests suggested the need to use models including the effect of marking on the adult recapture likelihood (*i.e.* trap dependence) (Cooch & White 2006), the field observations seem to reveal that unmarked, but readily identified individuals, behaved identically with marked individuals; therefore, it was not marking that governed the behaviour of this species and no need therefore existed to use specific models providing for its effect.

However presence of both groups (transients and residents) may lead to heterogeneity among insects (Schwartz 2010 *in it*), therefore it would be interesting the use of the models proposed in Pledger *et. al* (2009) and Pledger *et. al* (2010) for future studies.

The survival rate (per day) for *P. myardi* resident individuals was time-independent, and close to or even greater than 90%, throughout each sampling season. Such high rates are similar to those previously found for *C. welensii* (with a maximum rate of 91.9% and a minimum value of 81.4%) (López *et al.* 2008), largely as a result of the absence of exogenous and endogenous limiting factors capable of controlling the population behaviour via an increased mortality rate. The behavioural habits of *P. myardi* males are typical of saproxylic insects (Dajoz 2001). This, together with the sedentary and fleeing nature of this species, suggest that the studied population was under the effect of no limiting factors since its environmental conditions and habitat were identical with those for *C. welensii* (López *et al.* 2008).

Differences in survival rate between years were very small. This suggests that changes in biotic and abiotic factors in the study area have little effect on the mortality rate of the target population (Covas *et al.* 2004; Oro *et al.* 2004). In addition, the marked sedentary habits of *P. myardi* males reduce the risk of death by considerably diminishing those of being confronted with a serious hazard such as the presence of a predator, crashing into a tree trunk or the need to overcome a spatial barrier (*e.g.* a road).

The extremely high recapture rates for males in 2004, 2005 and 2008, which exceeded 63.8%, may be indicative of a confined population (Prieto *et al.* 2005) with a negligible number of individuals joining or leaving it. However, the study area is part of a continuous plant formation of identical characteristics, so the

target population cannot be deemed an isolated population. One can therefore reasonably think that the high recapture rates obtained are a result of low mobility in the males. The recapture rates for the other years were significantly lower, but still much higher than those for *C. welensii* reported by López-Pantoja *et al.* (2008), viz. $P_{\max} = 0.190 \pm 0.0065$; therefore, even in the years with the lower recapture rates, *P. myardi* males flew very rarely.

As recommended by some authors (Bart *et al.* 1998), the mobility of insects in the population can be established by interpreting their survival rate in terms of site loyalty. Using the factor “residency” instead of “survival” (Lawrence 1988; Prieto *et al.* 2005) and calculating it from the expression $\ln(\Phi) - 1$ proposed by Fisher & Ford (1947) (in Cook *et al.*, 1967) and Cook *et al.* (1967), led to an average insect permanence value of 10 and never exceeding 12. Since sampling visits were done every 2 or 3 days, the resulting permanence time ranged from 30 to 36 days. If we use the estimated lifetime calculated from the overall capture–recapture data (38 days or more), then these results, consistent with previous conclusions, can be ascribed to a population –the male group– of little mobility. Based on the foregoing, *P. myardi* males are highly site loyal. This contradicts the observations for females. Although the number of recaptured females was very small –so much so that it precluded calculation of the basic population parameters for their group–, one can easily infer that females and males exhibit a radically different behaviour. Thus, while males are sedentary –which facilitates their capture and subsequent recapture–, females are quite mobile and seemingly stay very little time in the same place, which hinders their location. The presence of pseudo-forensic scorpions (*Mesochelifer fradei* Vachon), especially on females (Domínguez *et al.* 2008 and results pending publication) may provide additional support for this hypothesis (Ranius 2002).

The markedly sedentary behaviour of one sex may be associated to its releasing short- or long-range sex pheromones. Thus, the morphological and behavioural characteristics of some species of the subfamily prioninae (*Prionus californicus* Motschulsky and *Prionus laticollis* Drury) (Cervantes *et al.* 2006) are in some way associated to the production of sex pheromones by females, which are more sedentary than males –which possess a more complex antenna system (Barbour *et al.* 2006). In *P. myardi*, it is males that exhibit a sedentary behaviour and females those apparently moving in their pursuit. This suggests that it may be males that release some sex pheromone. The presence of pores in their prothorax may be associated with that of pheromone releasing structures. This is quite common

among some species in the subfamily cerambycynae (Ray *et al.* 2006), but has not been confirmed in prioninae, a more primitive subfamily to which *P. myardi* belongs. However, sharing taxonomic affiliation does not necessarily mean sharing evolutionary characters; in fact, each species can have its own life strategy (Ray *et al.* 2006). This makes it advisable to examine the prothorax of *P. myardi* males with a view to confirming whether it actually contains any pheromone releasing structures.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. Scwartz and Dr. Cordero for their very helpful comments. Our thanks also go to Dr. Pledger for the R-package (Hetage). Financial support for this research was provided by the Environmental Council of the Andalusian regional government.

REFERENCES

- Barbour J.D., Cervantes D.E., Lacey E.S., Hanks L.M. 2006.** Calling Behavior in the Primitive Longhorned Beetle *Prionus californicus* Mots. *Journal of Insect Behavior* **19** (5): 623–629.
- Barreda J.M. 2001.** Cerambícidos nuevos e interesantes para Andalucía y España (Coleoptera. Cerambycidae). *Boletín de la Sociedad Andaluza de Entomología* **2**: 29–31.
- Barreda J.M. 2002.** Cerambícidos (Coleoptera. Cerambycidae) de la provincia de Sevilla (España). *Boletín de la Sociedad Andaluza de Entomología* **3**: 10–37.
- Bart J., Flinger M.A., Notz W.I. 1998.** *Sampling and Statistical Methods for Behaviour Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 352 p.
- Cervantes D. E., Hanks L. M., Lacey E. S., Barbour J. D. 2006.** First documentation of a volatile sex pheromone in a longhorned beetle of the primitive subfamily Prioninae. *Ann. Entomol. Soc. Am* **99**(4): 718–722.
- Choquet R., Reboulet A.M., Pradel R., Giménez O., Lebreton J.D. 2003.** *User's manual for U-Care*. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier (<http://www.cefe.cnrs.fr/biom/pdf/Choquet-USER%20MANUAL%20U-CARE%202.2.pdf>). 53p.
- Cooch E., White G. 2006.** *Program MARK: "A Gentle Introduction"*. 4th ed. [Online.] Available at www.phidot.org/software/mark/docs/book/.

- Cook LM., Brower L.P., Croze H.J. 1967.** The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. *Journal of Animal Ecology* **36(1)**: 57–60.
- Covas R., Brown C.R., Anderson M.D., Brown M.B. 2004.** Juvenile and adult survival in the sociable weaver (*Philetairus socius*), a southern–temperate colonial cooperative breeder in Africa. *Auk* **121**: 1199–1207.
- Coulson R., Witter J. 1990.** *Entomología Forestal: Ecología y Control*. Ed. Limusa, Mexico. 751 p.
- Dajoz R. 2001.** *Entomología Forestal*, Ed Mundi–Prensa, Madrid, Spain. 549p.
- Domínguez L., Sánchez-Osorio I., López-Pantoja G., Sánchez I., Zaragoza J.A. 2008.** Foresia de *Mesochelifer fradei* Vachon, 1940 (Pseudoescorpiones: Cheliferidae) sobre coleópteros cerambícidos en el Sur de España. Nuevos registros para la especie. *Revista Ibérica de Aracnología* **16**: 71–81.
- González C.F., Vives E., De Sousa A.J. 2007.** Nuevo catálogo de los cerambycidae de la Península Ibérica, islas Baleares e islas atlánticas: Canarias, Azores y Madeira. *Monografías. S.E.A* **12**. Zaragoza. Spain. 211p.
- Hanks L. M. 1999.** Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Annual Reviews of Entomology* **44**: 483–505.
- Habitat Directive 1992.** Directive 92/43/EEC of May 21, on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.
- Hilton B., Miller M.W. 2003.** Annual survival and recruitment in a Ruby Throated Hummingbird population, excluding the effect of transient individuals. *The Condor* **105**: 54–62.
- Lawrence W.S. 1988.** Movement ecology of the red milkweed beetle in relation to population size and structure. *Journal of Animal Ecology* **57 (1)**: 21–35.
- López G., Domínguez L., Sánchez I., Tapias R., Cremades D., Paramio A., Alesso S.P. 2004.** Population ecology of xylophagous beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Mediterranean *Quercus* forest (southwest of Iberian Peninsula). Incidence on oak trees health (*Quercus ilex* L. spp ballota and *Quercus suber* L.). *Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems. Proceedings 10th MEDECOS Conference, Rhodes, Greece, April 25–May 1* in: **Arianoutsou M., Papanastasis V. (eds.)**, Millpress, Greece, pp 66–74.
- López-Pantoja G., Domínguez L., Sánchez-Osorio I. 2008.** Mark–recapture estimates of the survival and recapture rates of *Cerambyx welensii* Küster

- (Coleoptera cerambycidae) in a cork oak dehesa in Huelva (Spain). *Central European Journal of Biology* **3(4)**: 431–444.
- Llinares A. 2002.** Primeras citas de algunos cerambícidos (Insecta, Coleoptera, Cerambycidae) para la provincia de Córdoba. *Boletín de la Sociedad Anadaluz de Entomología* **4**: 34–37.
- Marañón T. 1988.** Agro–sylvo–pastoral systems in the Iberian Peninsula: dehesas and montados. *Rangelands* **10 (6)**: 255–258.
- Martín J., Cabezas J., Buyolo T., Patón D. 2005.** The relationship between *Cerambyx* spp. damage and subsequent *Biscogniauxia mediterraneum* infection on *Quercus suber* forest. *Forest Ecology and Management* **216**: 166–174.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural Y Marino 2008.** Memoria de la Red Europea de Seguimiento Intensivo y Continuo de los Ecosistemas Forestales. Nivel II. (Huelva) (http://www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/montes_politica_forestal/sanidad_forestal/actividades_y_tareas/red_ce_nivel2/pdf/10Ppa08-dist.pdf)
- Montoya J. M. 1992.** Mortandad de quercíneas: la perspectiva selvícola y los antecedentes climáticos. La cuestión de *Hypoxylon mediterraneum* en el alcornoque de Mamora (Marruecos). *Ecología* **6**: 123–130.
- Muñoz C., Cobos P., Martínez G., Soldevilla C., Díaz M. 1996.** *Micoflora y Patología del Alcornoque (Quercus suber L.)*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Spain. 328 p.
- Naveiro F., Morcuende A. 1994.** Observaciones sobre los cerambícidos de las quercíneas en la provincia de Cáceres. *Phytoma–España* **60**: 49–52.
- Olea L., San Miguel-Ayanz A. 2006.** The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean silvopastoral system linking production and nature conservation. *Proceedings 21st General Meeting of the European Grassland Federation, Opening Paper*. Badajoz, Spain. 1-15p.
- Oro D., Aguilar J.S., Igual J.M., Louzao M. 2004.** Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation*. **116**: 93–102.
- Perret N., Pradel R., Miaud C., Grolet O., Joly P. 2003.** Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *Journal of Animal Ecology* **72**: 567–575.
- Pledger S., Efford M., Pollock K., Collazo J., Lyons J. 2009.** Stopover Duration Analysis with Departure Probability Dependent on Unknown Time Since Arrival. D.L. Thomson et al. (eds.), *Modeling Demographic*

- Processes in Marked Populations, Environmental and Ecological Statistics 3, DOI 10.1007/978-0-387-78151-8 15, C_ Springer Science+Business Media, LLC 2009. **349-363p.**
- Pledger S., Pollock K., Jammes L. 2009.** Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity:II. Jolly-Seber Model. *Biometrics*. DOI: 10.1111/j.1541-0420.2009.01361.x. 1-8 P
- Pradel R., Hines J.E., Lebreton J.-D., Nichols J.D 1997.** Capture–recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* **53**: 60–72.
- Prévot-Julliard A.C., Lebreton J.-D., Pradel R. 1998.** Re-evaluation of adult survival of black-headed gulls (*Larus ribidundus*) in presence on recapture heterogeneity. *The Auk* **115** (1): 85–95.
- Prieto C., Takegami C., Rivera J.M. 2005.** Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotropica* **20**(1): 15–22.
- Ragazzi A., Tiberi R. 1998.** Ruolo degli insetti fitofagi e dei patogeni fungini nel deperimento delle querce in Italia. *Monti e Boschi* **49** (6): 25–28.
- Ranius T. 2002.** Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation* **25** (1): 53–68.
- Ray A.M., Lacey E.S., Hanks L.M. 2006.** Predicted taxonomic patterns in pheromone production by longhorned beetles. *Naturwissenschaften* **93**: 543–550.
- Robredo F. 1975.** Contribución al conocimiento de la bioecología de *Rhyacionia buoliana* Den. et Schiff., 1776 (Lep:Tortricidae). I. Estudio del adulto. *Boletín del Servicio de Plagas* **1**: 69–81.
- Sánchez M. E., Navarro R. M., Trapero A., Fernández P. 2000** La "seca" de encinas y alcornoques: una visión histórica. *Montes*, **62**, 29–39.
- Sánchez-Osorio, I. 2005** Orientación olfativa de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius germari* Dejean, principales cerambícidos xilófagos de encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota*) y alcornoque (*Quercus suber* L.) para la localización de hospedantes. PhD Thesis. University of Huelva, Huelva, Spain, March 2005. 185 p.
- Sánchez-Osorio I., Domínguez L., López-Pantoja G. (2007)** Caracterización de la respuesta electroantenográfica de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius*

- germari* Dejean (Coleoptera: Cerambycidae). *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales*, **16**, 95–106.
- Seber G., Schwar C. (2002)** Capture–recapture before and after EURING 2000. *Journal of Applied Statistics*, **29** (1–4), 5–18.
- Sierra J.M., Martín A.B. (2004)** Efectividad de trampas de feromona en la captura masiva de *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae), escolítido perforador de los pinos. *Boletín de Sanidad Vegetal: Plagas*, **30**, 745–752.
- Soria F. J., Villagrán M., Cárdenas A. M. (1996)** Distribución e incidencia de los principales perforadores de la encina en el Parque Natural de las Sierras Subbéticas (Córdoba, Spain). *Zoologica Baetica*, **7**, 33–43.
- Southwood T.R.E., Henderson P.A., (2000)** *Ecological methods*. Blackwell Science, Ltd. Oxford, UK. 575 p.
- Verdugo A (2004)** Los cerambícidos de Andalucía (Coleoptera:cerambycidae). *Sociedad Andaluza de Entomología. Monografía 1*, Córdoba, Spain. 150 p.
- Vives E. (2000)** Coleoptera, Cerambycidae. Fauna Ibérica. Museo Nacional de Ciencias Naturales. (ed. By Ramos, M. A. *et al.*). CSIC, Madrid, Spain Vol. 12. 715 p.
- Vives E. (2001).** *Atlas fotográfico de los Cerambícidos Íbero–Baleares*. Ed. Argania, Barcelona, Spain. 287p.
- White G. C., Burnham K. P. (1999)** Program MARK: survival estimation from populations of marked animals, *Bird Study*, **46**, Supplement: 120–138.

Table 1. Numbers of captured and recaptured *P. myardi* specimens

Year	Captures			Recaptures				Female/male ratio
	Females	Males	Total	Females	Max no. recaptures	Males	Max no. recaptures	
2002	32	105	137	2	2	59	8	0.305
2003	37	59	96	4	1	38	8	0.627
2004	9	40	49	0		26	15	0.225
2005	4	21	25	0		14	11	0.190
2006	6	33	39	0		21	7	0.182
2007	14	59	73	0		31	12	0.237
2008	15	69	84	4	2	56	12	0.217

Table 2. Selected dates for the flight and emergence periods of *P. myardi*

Year	Males					Females				
	Date			Duration (days)		Date			Duration (days)	
	First capture	Last capture	Last recapture	Emergence period	Flight period	First capture	Last capture	Last recapture	Emergence period	Flight period
2002	Jun 22	Aug 23	Aug 23	62	62	Jun 28	Aug 18	Jul 16	51	18
2003	Jun 13	Jul 29	Aug 06	46	54	Jun 19	Jul 31	Jul 7	42	18
2004	Jul 11	Aug 10	Aug 22	30	42	Jul 07	Jul 21	–	14	–
2005	Jun 30	Aug 03	Aug 01	34	32	Jun 26	Jul 22	–	26	–
2006	June 18	Jul 25	Aug 02	37	45	Jun 24	Jul 15	–	21	–
2007	Jun 18	Aug 12	Aug 15	55	58	Jul 08	Jul 31	–	23	–
2008	Jun 28	Aug 11	Aug 13	44	46	Jul 04	Jul 31	Aug 03	27	30

Table 3. Results of the U-care test for *P. myardi*

<i>Prinobius myardi</i>		2002		2003		2004		2005		2006		2007		2008	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
TEST3.SR	$N(0,1)$ statistic for transient > 0	0.87	1.66	0.67	-	2.12	-	0.00	-	0.32	-	1.15	-	0.45	0,00
	P -level two-sided test	0.39	0.09	0.50	-	0.03*	-	1.00	-	0.75	-	0.25	-	0.65	1,00
TEST3.SM	Quadratic chi2	10.42	-	3.73	-	3.63	-	1.64	-	3.39	-	10.29	-	5.16	-
	P -level	0.88	-	0.98	-	0.60	-	0.90	-	0.85	-	0.33	-	0.98	-
TEST2.CT	$N(0,1)$ signed statistic for trap dependence	-2.77	-	0.02	-	-3.40	-	-1.00	-	-1.07	-	-3.91	-	-5.81	-
	P -level two-sided test	0.006**	-	0.98	-	0.0006**	-	0.32	-	0.28	-	0.0009**	-	0.0006**	-
TEST2.CL	Quadratic chi2	3.80	-	6.84	-	1.42	-	-	-	0.94	-	2.81	-	1.95	-
	P -level	1.00	-	0.74	-	0.70	-	-	-	0.92	-	0.97	-	1.00	-

Table 4. Selection of CJS and TSM models in terms of QAICc for *P. myardi*

2002		c-hat = 1.19		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(.) p(.)}	492.29	0.000	0.69	2
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	493.94	1.65	0.30	3
2003		c-hat= 1.00		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(.) p(.)}	465.19	0.00	0.71	2
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	467.07	1.88	0.28	3
2004		c-hat=1.22		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	283.00	0.00	0.59	3
{Phi(.) p(.)}	283.75	0.75	0.40	2
2005		c-hat=1.35		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(.) p(.)}	113.44	0.000	0.74	2
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	115.58	2.14	0.25	3
2006		c-hat=1.00		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(.) p(.)}	284.38	0.00	0.66	2
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	286.31	1.93	0.25	3
2007		c-hat=1.22		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(.) p(.)}	298.20	0.00	0.51	2
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	298.30	0.10	0.49	3
2008		c-hat=1.28		
Model	QAICc	Delta QAICc	QAICc weights	Num. par
{Phi(.) p(.)}	524.42	0.00	0.73	2
{Phi(m(m2 ./)) p(.)}	526.38	1.96	0.27	3

Table 5. Population parameters calculated with the TSM model

Year	Φ_1	95% CI	Φ_2	95% CI	τ	95% CI	T	95% CI
2002	0.89	0.87–0.93	0.91	0.89–0.92	0.011	0.00–0.043	0.004	0.003–0.005
2003	0.90	0.88–0.93	0.91	0.89–0.92	0.006	0.00–0.063	0.002	0.001–0.003
2004	0.86	0.80–0.91	0.91	0.89–0.93	0.057	0.00–0.121	0.016	0.013–0.018
2005	0.87	0.85–0.89	0.88	0.87–0.89	0.008	0.00–0.039	0.003	0.000–0.005
2006	0.91	0.88–0.95	0.91	0.89–0.93	0.001	0.00–0.044	0.0004	0.000–0.003
2007	0.85	0.72–0.93	0.89	0.85–0.93	0.048	0.00–0.110	0.018	0.015–0.021
2008	0.93	0.88–0.96	0.93	0.90–0.95	0.003	0.00–0.028	0.0007	0.000–0.001

Φ_1 apparent survival between the first two sampling times; Φ_2 apparent survival for all other sampling times; τ proportion of transient individuals in the sample; T proportion of transient individuals in the whole population

Table 6. Recapture rate for *P. myardi*

Year	<i>P</i>	95% CI
2002	0.42	0.35–0.50
2003	0.51	0.42–0.59
2004	0.74	0.65–0.81
2005	0.67	0.50–0.80
2006	0.43	0.33–0.53
2007	0.48	0.38–0.59
2008	0.64	0.57–0.70

Figure 1. Percent cumulative emergence of *P. myardi* females and males.

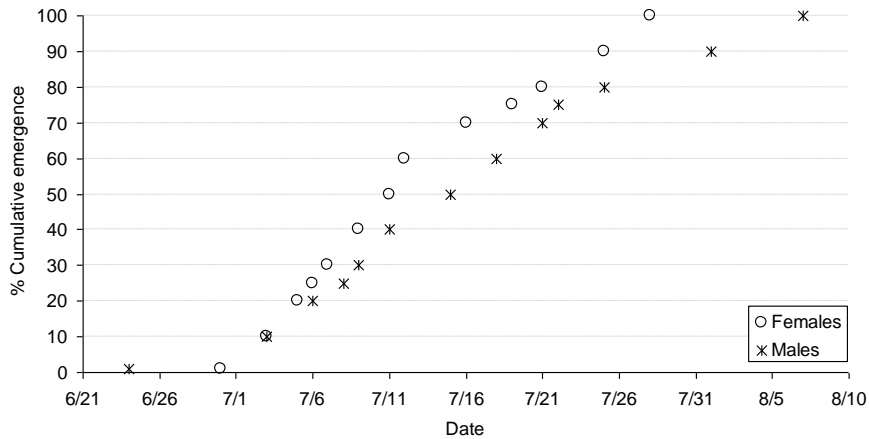


Figure 2. Apparent survival rate (Φ_2) and 95% confidence interval for resident individuals as calculated with respect to the yearly flight period.

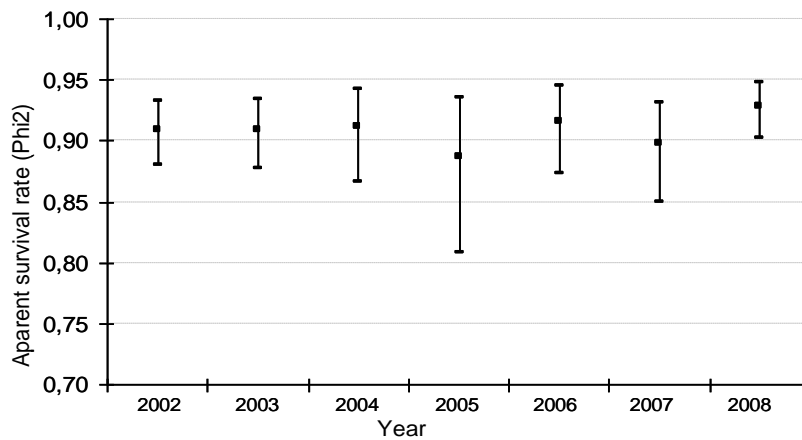
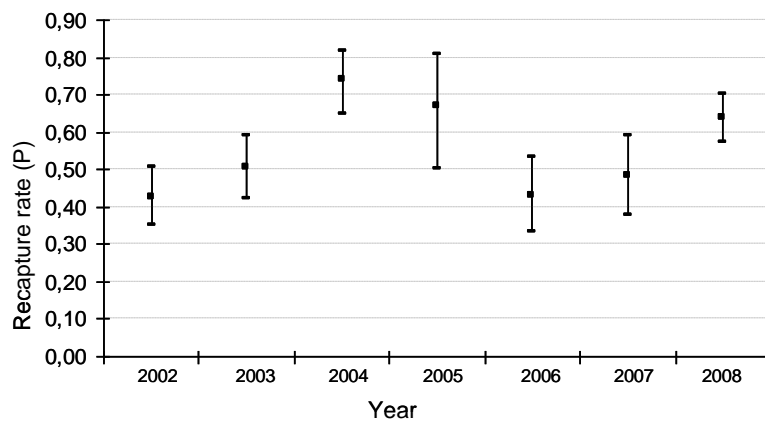


Figure 3. Recapture rate (P) and 95% confidence interval as calculated with respect to the yearly flight period.



ANEXO III

El artículo que forma parte de este apartado ha sido retirado de la tesis, provisionalmente, debido a restricciones relativas a los derechos de autor. Dicho artículo ha sido sustituido por la referencia bibliográfica, así como por el enlace al texto completo (solo miembros de la UHU) y resumen.

- López Pantoja, G., Domínguez Nevado, L., Sánchez Osorio, I.: "A procedure for calculating the thermal constants associated with the flight period of *Cerambyx welensii* Küster and *Prinobius myardi* Mulsant from field observations". *Agricultural and Forest Entomology*. Vol. 18, págs. 82-90, (2016). DOI: 10.1111/afe.12139

Enlace al texto completo del artículo (solo para miembros de la UHU):

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/afe.12139/pdf>

RESUMEN:

Field observations conducted in a dehesa in the southwest of the Iberian Peninsula over a period of 8 years (2002-2009) allowed the development and validation of two degree-day phenology models for predicting the flight period of *Cerambyx welensii* Küster (1846) and *Prinobius myardi* Mulsant (1892). The start dates and functional development temperatures for the two species were estimated using an iterative method. The start dates were found to be 1 April for *C. welensii* and 15 April for *P. myardi*. The minimum development temperature for both species was 12 °C. The thermal constants associated with each flight percentage studied (1-99% at 10% intervals) were calculated from Gompertz curves fitting the equation $CPE = \exp[-\exp(3.97 + 0.009DD)]$ ($r^2 = 0.955$) for *C. welensii* and $CPE = \exp[-\exp(6.50 - 0.008DD)]$ ($r^2 = 0.817$) for *P. myardi*, where CPE is the cumulative percentage of emergence and DD is degree-days. The validation procedure revealed that the proposed models predict cumulative flight percentages with errors of 2.5-4.3 days for *C. welensii* and 3.2-18.2 days for *P. myardi*. The simplicity of the proposed method for calculating thermal constants and the small errors with which they can be estimated allow the widespread use of the models for efficiently managing populations of the two xylophagous cerambycids under study. This can be incorporated into a useful and novel element in the fight against the deterioration of a valuable ecosystem within the European Union.



ANEXO IV

