2025 | 16·20
GIJÓN | JUNIO
9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1439

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025**.
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza

La defoliación en dehesas de *Quercus ilex L.*: agentes bióticos y abióticos implicados

GONZÁLEZ ISABEL (1), CAÑELLAS ISABEL (1), ADAME PATRICIA (1), FUERTES ALICIA (1), ALBERDI ICIAR (1), OLIVEIRA NEREA (1) y MORENO-FENÁNDEZ DANIEL (1)

(1) Instituto de Ciencias Forestales (ICIFOR-INIA), CSIC. Carretera de la Coruña km 7.5. Madrid 28040

Resumen

La aparición de daños provocados por agentes bióticos y abióticos comúnmente expresados a través de la defoliación de la copa, son indicadores importantes de la salud del arbolado. En España existen diferentes redes de parcelas permanentes en las que se realiza un seguimiento de daños con protocolos similares: Red Europea de Seguimiento de Daños en Bosques de ICP-Forests, Redes Autonómicas de Seguimiento de Daños y Red de Seguimiento y Evaluación de Parques Nacionales.

En este trabajo se evalúa el efecto de los agentes bióticos o abióticos causantes de defoliación en sistemas adehesados de *Quercus ilex L.* considerando la influencia del clima y las condiciones del sitio en un total de 254 parcelas y en una serie temporal de 33 años (1987-2020).

El agente identificado de mayor presencia son los insectos (29%), seguidos de la sequía (22%) y hongos (20%). Existe una influencia significativa del clima y las condiciones del sitio con la presencia de estos agentes, así como la relación entre la defoliación y el tipo de agente en función del sitio. La combinación del clima y de los agentes bióticos causantes del deterioro en el árbol producen un efecto aditivo en la defoliación.

Palabras clave

Sanidad forestal, eco-regiones, clima, sistemas silvopastorales, decaimiento

1. Introducción

Las formaciones de dehesas son sistemas agro-silvo-pastorales de alto valor socioeconómico que desempeñan un papel crucial en el equilibrio entre la explotación de recursos y la conservación de la biodiversidad (SAN MIGUEL ET AL. 1994; MONTERO ET AL. 2000). Estos sistemas representan una amplia área de distribución en la cuenca mediterránea ocupando aproximadamente 3 millones de hectáreas (MITECO 2021) y han sido reconocidas como hábitats prioritarios para la preservación por su alta diversidad biológica (MORENO ET AL. 2018). Sin embargo, en las últimas décadas, la encina (*Quercus ilex* L.) presente en dehesas ha mostrado signos claros de decaimiento que incluyen entre otros un incremento de la defoliación y reducción de la producción de bellota (OLMO ET AL. 2017; GAZOL ET AL. 2020; GARCÍA-BARREDA ET AL. 2023), ausencia de regeneración y mayor tasa de mortalidad debido a procesos conocidos como “La Seca” (CARNICIER ET AL. 2011; FREDIANI ET AL. 2017; REBOLLO ET AL. 2024).

Entre los diversos mecanismos causantes del decaimiento se encuentran, por un lado, los episodios de sequía extrema ocurridos en las últimas décadas que han podido causar embolia de xilema, lo que se traduce en una disminución de la capacidad de absorción de agua y por tanto desecación de hojas y mortalidad de brotes y ramas (LLORET ET AL. 2004). Por otro lado, el abandono de las prácticas de gestión tradicional de estos sistemas ha llevado a un incremento de la cobertura

del matorral en estas formaciones que ha provocado una reducción de su heterogeneidad y un aumento de su vulnerabilidad frente al cambio climático y a sequías extremas (LÓPEZ ET AL. 2009; PÉREZ-RAMOS ET AL. 2013). Además, en los sistemas de dehesas se ha observado que el decaimiento de la encina está también asociado a patógenos principalmente transmitidos por el suelo como *Phytophthora cinnamomi* Rands causando daños a la raíces y fallos hidráulicos que desencadenan síntomas similares a los producidos por la sequía (CORCOBADO ET AL. 2014; CAMILO-ALVES ET AL. 2013). También se han identificado especies fúngicas del género diplodia como causantes de necrosis foliares intensas y severas que han dado lugar a un decaimiento de la encina (DEL GROSSO ET AL. 2024). Estudios recientes revelan que la defoliación también puede ser causada por cambios en la asignación de carbono no estructural entre la parte aérea y las raíces debido al estrés ocasionado por *P. cinnamomi* (ENCINAS-VALERO ET AL. 2022). Sin embargo, se tiene un menor conocimiento del impacto que puedan tener otros patógenos, como los insectos, en la defoliación y en las defensas químicas del árbol, así como el efecto de la variación interanual de la dinámica de estos insectos (SAMPAIO ET AL. 2016). Hay que indicar además que los patógenos forestales pueden ser agentes significativos del cambio de vegetación, incluso en los casos en que el cambio climático sea el principal factor de estrés (DE MARCO ET AL. 2014).

La defoliación de la copa es un importante indicador que se utiliza para estudiar la vitalidad del arbolado y es el resultado de una compleja interacción entre diferentes agentes bióticos (patógenos, competencia, edad, estructura y composición de especies, acción directa del hombre) y abióticos (clima, topografía, suelo y nutrientes) que pueden ser más o menos relevantes en función de la especie (ANDEREGG ET AL. 2015a; POPA ET AL. 2017; IACOPETTI ET AL. 2019; TOÏGO ET AL. 2020 ; ROHNER ET AL. 2021). Estas complejas interacciones hacen que los resultados obtenidos sobre las relaciones entre los niveles de defoliación, el clima y el estado sanitario del árbol hayan sido consideradas a menudo contradictorias. Respecto a la influencia de estrés climático en la actividad de los patógenos algunos autores concluyen que la sequía aumenta la patogenicidad (RODRIGUEZ-MOLINA ET AL. 2005; GONZÁLEZ ET AL. 2020) mientras que otros autores sugieren que la sequía reduce el riego de daños por patógenos (SERRANO ET AL. 2022). Estos resultados constatan la enorme complejidad de las relaciones multifactoriales que pueden interactuar en el tiempo y en el espacio (GEA-IZQUIERDO ET AL. 2021) indicando que no todos los factores se evalúan con la misma equidad. Comprender por tanto las interacciones entre estos factores abióticos y bióticos será esencial para predecir los procesos de muerte de bosques y para una gestión forestal sostenible en un contexto cambiante (ANDEREGG ET AL. 2015a).

2. **Objetivos** (1) Identificar los agentes causantes de defoliación en los sistemas adehesados de *Q. ilex* para determinar los factores implicados en la defoliación y (2) Analizar cómo el clima y las condiciones de sitio, así como sus variaciones estacionales, afectan a la defoliación con el fin de mejorar el entendimiento de los mecanismos causa-efecto
3. **Material y Metodología** *3.1 Base de datos utilizada en el estudio*

Para el estudio de los niveles de defoliación y de los agentes causantes de los principales síntomas de daños en los árboles se han utilizado los datos recopilados durante el periodo 1987-2020 en 254 parcelas de dehesas de *Q. ilex*. Los datos a nivel parcela, proceden de tres redes de daños forestales presentes en España: Red de Nivel I perteneciente a la Red Europea de Seguimiento de Daños en los Bosques

(ICP-Forest) con un tamaño de malla de 16 x 16 km a la que pertenecen 54 parcelas, las Redes Autonómicas de Seguimiento de Daños coordinadas y gestionadas por las comunidades autónomas con una malla de 8 x 8 km y a las que pertenecen 198 parcelas y dos parcelas de la red de monitoreo y evaluación de Parques Nacionales en una cuadrícula de 4x4 km. Todas las redes utilizan protocolos de seguimiento de daños similares y están incluidas dentro de una base de datos armonizada (ADAME ET AL. 2022). Al menos 24 árboles dominantes y/o codominantes por parcela con una altura mayor a 0,6 m son evaluados anualmente.

3.2 Valoración de la defoliación

El porcentaje de defoliación se determina anualmente siguiendo la metodología del ICP-Forest (EICHHORN ET AL. 2020). Se realiza de forma visual en cada árbol y se define como la pérdida o ausencia de cierta cantidad de hojas comparado con un árbol perfectamente sano de la misma especie el cual debe ser representativo de la edad y morfología de copa de los árboles presentes dentro de la parcela. Para su determinación se divide el dosel arbóreo en 4 cuadrantes, se analiza cualitativamente el grado de defoliación en cada uno de ellos y se promedian los valores obtenidos. La defoliación es calculada con incrementos del 5% respecto a los árboles con follaje completo. Se han definido 4 clases de defoliación: nula (≤ 10%), ligera (entre 11% y 25%), moderada (entre 26% y 60%), severa (≥ 60%) y árbol muerto en el caso del 100% de defoliación. El porcentaje de defoliación se computa a nivel parcela estimando la defoliación media por parcela y año.

Para el estudio de daños en el árbol se realiza una descripción del síntoma observado indicando la parte del árbol afectada y el tipo de síntoma, así como una posterior identificación del agente causante del mismo. La descripción del síntoma se realiza utilizando códigos estandarizados y está principalmente focalizada en aquellos agentes o factores que afecten al estado de la copa. La descripción de los agentes se realiza anualmente y de la forma más detallada posible agrupándose en 9 categorías principales: caza y ganado, insectos, hongos, agentes abióticos, acción directa antrópica, fuego, contaminantes atmosféricos, otros agentes y agentes sin identificar. Cada categoría principal se divide a su vez en clases intentando llegar en la clasificación a nivel especie. Se calcula la frecuencia relativa media de cada grupo de agentes causales a nivel parcela a lo largo de toda la serie temporal.

La edad de los árboles representativos de la parcela es un parámetro que también se ha considerado porque contribuye a explicar parte de la variabilidad en el porcentaje de defoliación, así como mejorar el entendimiento de la estructura de la masa durante la evaluación de los datos. La edad de los árboles se ha clasificado en clases de 20 años con un total de 7 clases: ≤ 20 años, 21-40, 41-60, 61-80, 81-100, 101-120. 121-140, 141-160 y > de 160 años.

3.3 Variables ambientales

Los parámetros edáficos utilizados en este estudio proceden de la base de datos SoilGrid 2.0, los cuales tienen una resolución de 250 m (POGGIO ET AL. 2021). Específicamente, se ha estudiado en los primeros 60 cm del suelo el pH en agua y los contenidos de arena (%), arcilla (%), nitrógeno (N, g kg-1) y carbono orgánico (CO, g kg-1). También se han utilizado datos de altitud (m snm), y pendiente (grados) procedentes de un modelo digital de elevación europeo con una resolución de 25 metros (EU-DEM).

Los datos climáticos han sido obtenidos del repositorio CHELSA 2.1, siendo la temperatura y precipitación estimadas con elevada resolución horizontal (30 arc

sec, ~1 km) ((KARGER ET AL. 2017). Las variables climáticas estudiadas han sido: media anual de las temperaturas medias diarias (TMA, ªC), desviación estándar de las temperaturas medias mensuales, (T EST, ºC/100), media de las temperaturas máximas diarias del mes más cálido (TMAX, ºC), media de las temperaturas mínimas diarias del mes más frio (TMIN, ºC), precipitación total anual (PT, mm), precipitación del mes más seco (PMIN. mm), precipitación del mes más húmedo (PMAX, mm) y coeficiente de variación de la precipitación (P EST, mm). La serie total de datos de precipitaciones y temperaturas comprende el periodo 1979-2020.

3.4 *Análisis estadísticos*

En este estudio se ha considerado la clasificación de las parcelas de las redes de daños utilizadas que corresponden con la formación forestal de dehesas en las eco-regiones definidas por GONZÁLEZ ET AL. (2025) (en revisión). Para ello se utilizaron ocho variables ambientales (temperatura media mensual, temperatura media anual, precipitación total anual, latitud, pendiente, nitrógeno, arcilla y pH), y el algoritmo K-medoids como técnica de clasificación. Este algoritmo divide un conjunto de datos en grupos, en función de la distancia entre los puntos de datos asignados a ese grupo y su punto central. De este modo se clasificaron todas las parcelas en eco-regiones considerando las ocho variables indicadas. Se realizó un Análisis de Componentes Principales para representar las relaciones entre las variables ambientales y las eco-regiones (Fig. 1). De acuerdo con la clasificación realizada las parcelas clasificadas dentro de la eco-región 1 (E1) están situadas principalmente al Sur-oeste del área de estudio siendo la eco-región más cálida, las parcelas incluidas dentro de la eco-región 2 (E2) están localizadas mayoritariamente en el Este y se caracterizan por tener los valores más altos de desviación de las temperaturas medias mensuales, pH y arcilla, mientras que las parcelas distribuidas en la eco-región 3 (E3) están situadas en el Norte del área de estudio y son las más gélidas (Fig. 1).

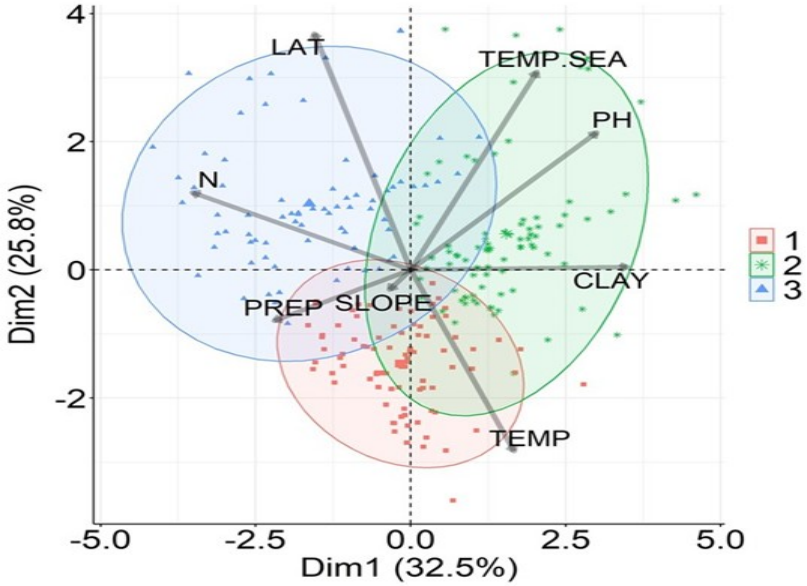

Figura 1. Biplot de las variables incluidas en el algoritmo de K-meidods como resultado del ACP. rojo = eco-región 1, verde= eco-región 2 y azul = eco-región 3 (González et al.2025, en revisión)

En base a esta clasificación de eco-regiones se realizaron análisis de varianza (ANOVA) y pruebas post-hoc de Tukey para estudiar las relaciones de la variable

objeto de estudio, la defoliación (DEFOL), y los principales grupos de agentes causantes de la misma. Previamente se ha estudiado la correlación de las variables ambientales y de sitio con la defoliación y el tipo de agente causante de la misma mediante el coeficiente de correlación de Spearman. Y por último se ajustaron modelos lineales generalizados con distribución normal de los errores para estudiar la contribución de los factores clima, suelo y agentes causales en los niveles de defoliación. Se ha utilizado el programa IBM SPSS Statistics vs 21.

4. **Resultados** *4.1. Caracterización de los agentes causantes de defoliación.*

En el análisis de las parcelas de dehesas estudiadas se ha obtenido que los daños producidos por insectos son los más frecuentes con un 29% de presencia, seguido de sequía (22%) y hongos (20%) (Fig. 2), quedando como agente sin identificar un 20% de los casos. El total del resto de grupos de agentes identificados solamente supone un 9%, por lo que para el análisis posterior solo se tendrán en cuenta los 3 grupos principales de agentes causales indicados (insectos, hongos y sequía).

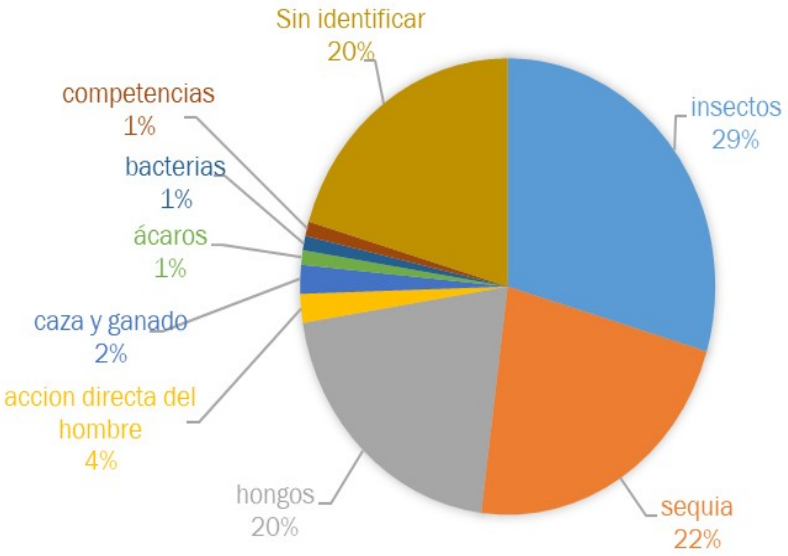

Figura 2. Frecuencia de los 9 grupos principales de agentes causantes de defoliación en el árbol en la 254 parcela de dehesas de Q. ilex durante el periodo 1987-2020. Nº total de árboles evaluados por año 6090.

Dentro de los 9 grupos de agentes estudiados se ha seleccionado los 3 grupos principales (insectos, hongos y sequía) y se ha realizado un estudio de su dinámica a lo largo de toda la serie temporal (Fig. 3). Se ha observado qué en todos los años, a excepción del año 2020, los insectos son los agentes causales con mayor presencia presentando un porcentaje medio de 48 %. Hay que destacar un aumento acusado de la de insectos como agentes responsables de la defoliación producido en los años 2002 y 2003 con un porcentaje medio del 74 % y 70%, respectivamente. A partir del año 2018 se observa una disminución de la presencia de insectos y un aumento de la del agente sequía, convirtiéndose este último en 2020 en el agente causal mayoritario de la defoliación con un 38 % de presencia.

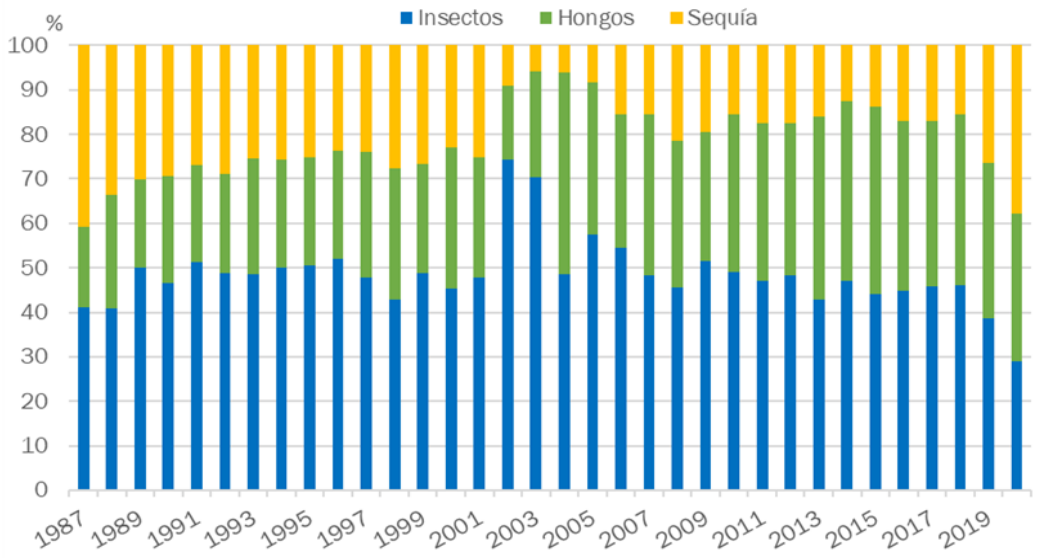

Figura 3. Variación anual en la frecuencia de afección de los 3 grupos principales de agentes causantes de defoliación en 254 parcelas de dehesas de Q. ilex.

De los insectos identificados los más abundantes han sido los perforadores (47%), seguido de formadores de agallas (30%) y defoliadores (21%). Los insectos chupadores y minadores tienen un porcentaje de presencia muy bajo, 2,3% y 0,5 % respectivamente. A lo largo de la serie temporal la presencia de los insectos ha seguido una dinámica diferente; así, hasta el año 2001 han predominado los insectos perforadores, desde el año 2001 al 2015 lo ha hecho los insectos formadores de agallas y a partir del año 2015 se observa un aumento de los insectos defoliadores (Fig. 4).

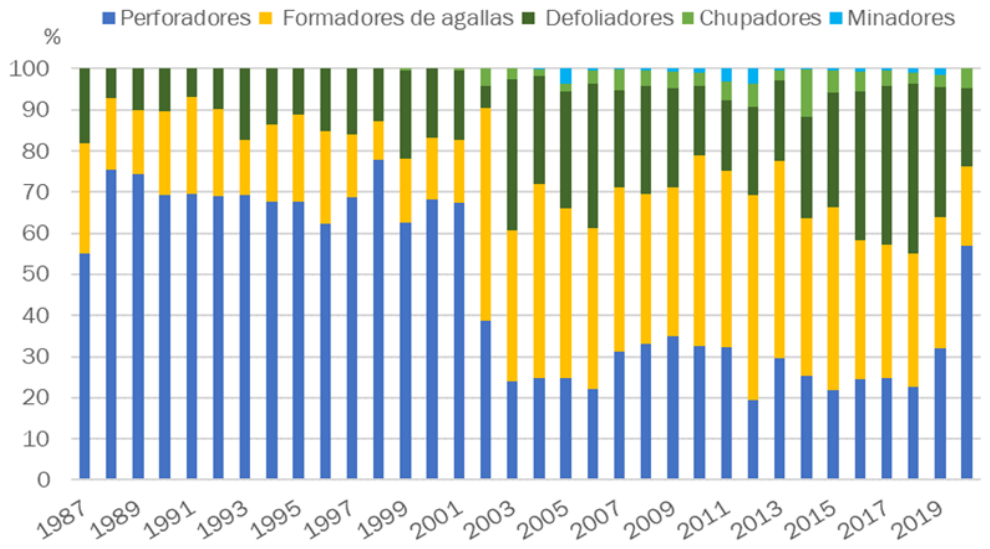

Figura 4. Variación anual en la frecuencia de afección de los cinco grupos principales de insectos identificados

En el caso de los hongos, el 67 % han sido identificados como hongos de pudrición de raíces y el 25% como hongos foliares, de los cuales el 13%, 8% y 5% son responsables de las enfermedades foliares de tizón, roya común y cancro respectivamente. En el 8% de los casos no se ha podido identificar el tipo de hongo.

La frecuencia de la presencia de los principales agentes causales varía dentro de cada eco-región, así en las dehesas localizadas en ambientes más cálidos y secos (E1 y E2) los insectos son los agentes más frecuentes mientras que en las dehesas de ambientes más húmedos y fríos (E3) es la sequía el agente causal con mayor representatividad (Tabla 1, Fig. 5).

Tabla 1. Media y desviación estándar de la frecuencia de agentes causales según las 3 eco-regiones diferenciadas

	Total	E1	E2	E3
% Insectos	28,8±13,7	32,9±11,4	30,8±14,0	21,3±13,1
% Hongos	20,2±13,2	25,7±12,3	18,5±11,7	15,9±13,9
% Sequía	21,6±19,6	14,6±15,6	21,0±17,8	30,1±22,4

Eco-región 1 (E1), Eco-región 2 (E2) y Eco-región 3 (E3)

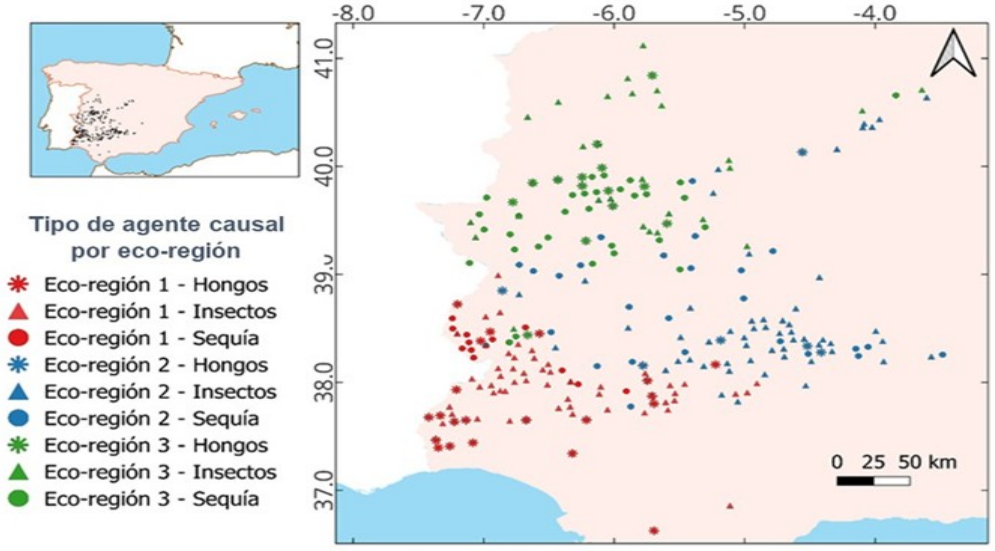

Figura 5. Distribución de las parcelas de dehesas en la eco-región 1, eco-región 2 y eco-región 3 según el agente causal de la defoliación.

Si comparamos entre eco-regiones el porcentaje de insectos ha sido significativamente mayor en E1 (32,9%) y E2 (30,8%) respecto a E3 (21,3%). La presencia de hongos también ha sido, de forma significativa, mayor en E1 (25,7%) en relación a E2 (18,5 %) y E3 (15,9%). Sin embargo, la sequía ha sido el agente causal con una presencia significativamente mayor en E3 (30,1%) (Fig. 6).

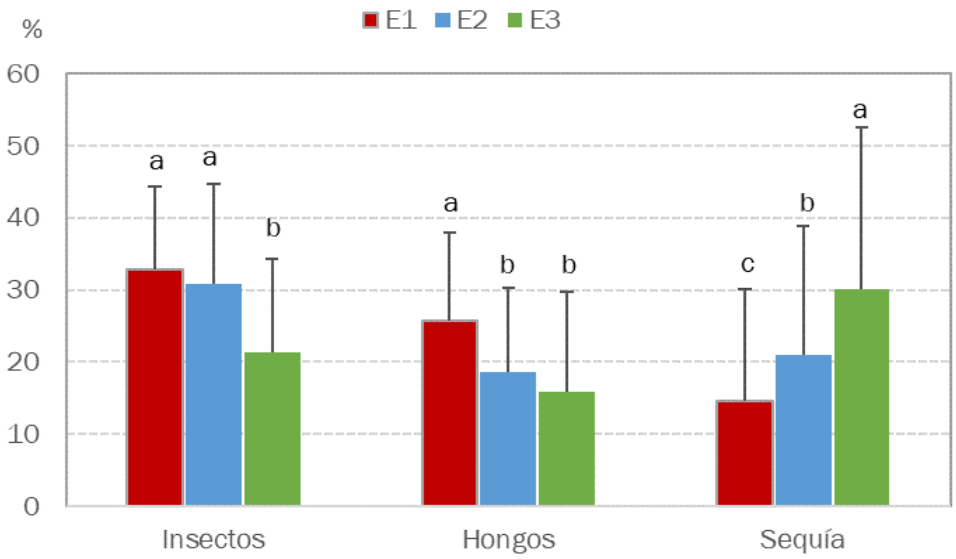

Figura 6. Porcentaje medio y desviación estándar de la frecuencia de afección del agente causante de defoliación de las parcelas de encina según eco-regiones: eco-región 1 (E1), eco-región 2 (E2) y eco-región 3 (E3). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias según test de Tukey

4.2. Relaciones entre Defoliación y agentes bióticos y abióticos

Se ha estudiado las posibles relaciones entre el tipo de agente biótico, las variables ambientales y de sitio, la edad del arbolado y la defoliación. Se ha obtenido una correlación positiva significativa entre la defoliación con TMA (r=0,23, p-valor=0,0002) y la sequía (r=0,28, p-valor<0,0001) sin embargo, no se ha encontrado ninguna correlación significativa de la defoliación con la presencia de insectos (r=-0,0032, p-valor=0,619) o de hongos (r=-0,011, p-valor=0,868). La presencia de daños por insectos se ha correlacionado de forma positiva con TMAX (r=0,18, p-valor =0,0045), con el contenido de arcilla (r=0,27, p-valor<0,0001) y con la presencia de hongos (r=0,26, p-valor<0,0001) y negativa con el contenido de nitrógeno (r=-0,21, p-valor=0,0007) y la latitud (r=-0,38, p-valor<0,0001). Se ha obtenido una correlación positiva de la presencia de hongos con la TMA (r=0,28, p-valor<0,0001), TMIN (r=0,33, p-valor<0,0001), PMAX (r=0,18, p-valor=0,0056) y edad del arbolado (r=0,26, p-valor=0,0006) y negativa con PMIN (r=-0,40, p-valor<0,0001) y la latitud (r=-0,37, p-valor<0,0001).

En cuanto a la influencia del tipo de agente causal en la defoliación, se ha obtenido que la defoliación media total es significativamente mayor cuando el agente causal es la sequía si no se clasifican las parcelas en eco-regiones. Por el contrario, cuando se tiene en cuenta las tres eco-regiones los resultados varían: así en E1 la defoliación media es significativamente mayor cuando el agente causal han sido los hongos y en el caso de E2 y E3 cuando el agente causal ha sido la sequía (Tabla 2).

Tabla 2. Media y desviación estándar de la defoliación según el tipo de agente causal diferenciando entre la eco-región 1 (E1), eco-región 2 (E2) y eco-región 3 (E3). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias según el test de Tukey.

	Defoliación (%)			
Agente	Total	E 1	E 2	E 3
Insectos	22,0 ±12,0 c	22,6±12,4 b	21,8±11,5 c	19,7±11,8 b
Hongos	23,1±12,8 b	24,1±13,3 a	22,3±11,8 b	20,2±13,0 b
Sequía	24,1±11,9 a	23,0±10,9 b	24,6±12,0 a	24,3±12,7 a

Los resultados de los modelos lineales generalizados muestran que el factor clima explica mayor varianza acumulada en la defoliación (16%) que los agentes tanto bióticos como abióticos (12%) o que el factor suelo que solamente explica un 4%. Sin embargo, la combinación del clima y agentes causales produce un efecto aditivo en la defoliación explicando el 26% de su varianza acumulada, no obteniendo ningún efecto con la introducción de los parámetros edáficos (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de los modelos lineales generalizados (MLG): Efecto de las variables climáticas, agentes bióticos y abióticos y variables de suelo en la defoliación como variable respuesta

Factor	Variables explicativas	Razón-F	P-valor	Varianza (%)
Clima	TMA,TMAX, TMIN, PMA, PMAX	8.25	<0.0001	16
Agentes	hongos, insectos, sequía	11.32	<0.0001	12
Suelo	pH, arcilla, nitrógeno	3.82	0.0106	4
Clima *agentes		10.71	<0.0001	26
Clima*agentes*suelo		9.4	<0.0001	26

4.3. Dinámica de los agentes en el periodo de estudio

En cuanto a la dinámica de los agentes causales en las 3 eco-regiones a lo largo de la serie temporal estudiada se observa que en el caso de los insectos y hongos las tres eco-regiones presentan una evolución similar desde 1987 a 2001 con valores muy parecidos entre sí. Sin embargo, a partir de 2002 se produce en E1 y E2 un aumento de la presencia de insectos y hongos, no observándose un cambio de tendencia en E3, excepto un aumento acusado de insectos en el año 2015. La sequía como agente causal es mayor en E1 y E2 durante el periodo 1987-2002 pero a partir del 2002 aumenta en E3, especialmente en el periodo 2006-2012 con un valor máximo de 38% en el año 2009 (Fig. 7).

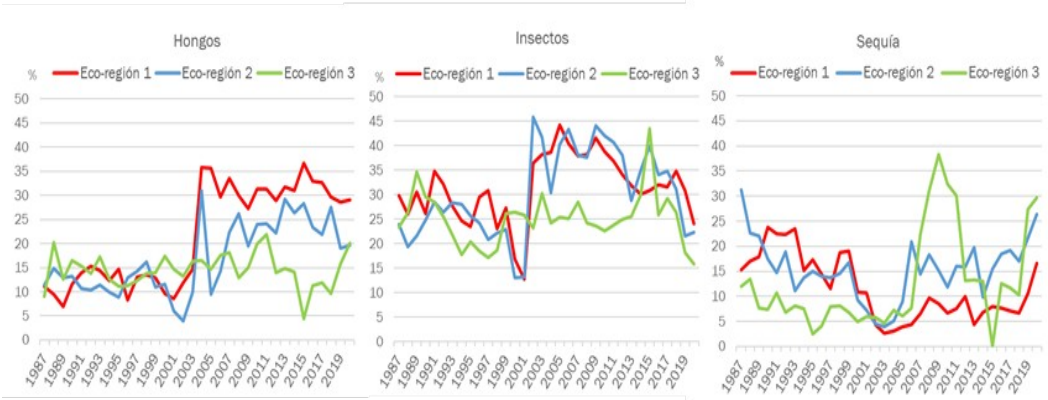

Figura 7. Variación temporal de la identificación de los agentes causantes de defoliación agrupados en hongos, insectos y sequía según las 3 eco-regiones obtenidas

En la dinámica de la defoliación se observa, para las tres eco-regiones, un aumento progresivo desde 1987 hasta 1997 aunque con diferente intensidad (incremento del 50%, 41% y 88% para E1, E2 y E3, respectivamente) seguido de un periodo de estabilización durante el periodo 1998-2011 y de nuevo un aumento, pero menos acusado entre los años 2012 y 2019 también con diferente grado de intensidad (incremento del 11%, 25% y 27% para E1, E2 y E3, respectivamente). A lo largo de toda la serie temporal se observa que la defoliación media ha sido inferior en E3 siendo la diferencia más acusada durante el periodo 1995-2005 (Fig.8).

La temperatura media anual también ha sido inferior en E3 respecto a E1 y E2 coincidiendo que los valores medios más bajos corresponden al periodo 1992-2005. El patrón de variación de la temperatura ha sido muy similar en las 3 eco-regiones, destacando el pico de T presentado en las 3 eco-regiones en 1995, así como el observado en 2017 para E1 y E2 y en 2019-2020 para E3. La precipitación media anual presenta en toda la serie temporal un patrón de variación muy similar en las 3 eco-regiones. Hay que destacar el periodo prolongado de bajas precipitaciones producido en las 3 ecorregiones entre 1990 y 1995, que coincide con el aumento acusado de la defoliación observado también durante este periodo. También se observa un pico de bajada de las precipitaciones en el año 2005.

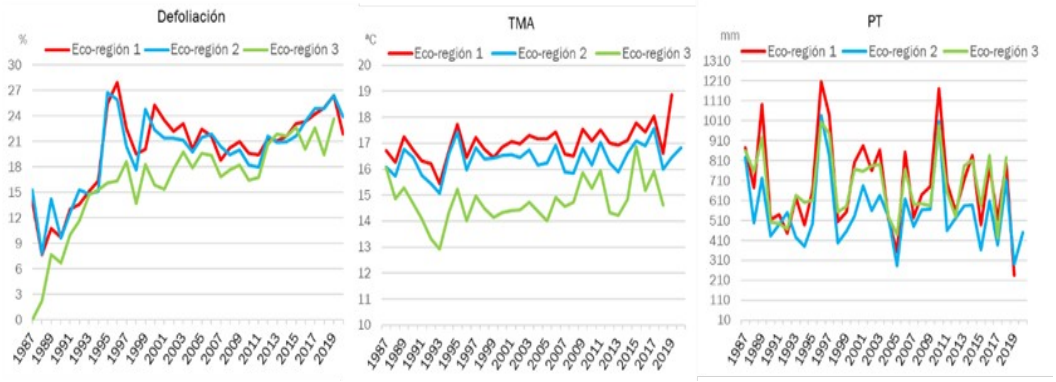

Figura 8. Variación temporal del porcentaje de Defoliación, temperaturas medias anuales (TMA) y precipitación total anual (PT)en las 3 eco-regiones analizadas

No se ha observado una influencia de la edad del arbolado en la defoliación al no mostrar ésta una tendencia creciente o decreciente con la madurez de las masas. Tan solo habría que destacar los mayores porcentajes de defoliación obtenidos en dehesas maduras de más de 120 años desarrolladas en ambientes con condiciones climáticas más favorables (Tabla 4).

Tabla 4. Media y desviación estándar de la defoliación total y por eco-regiones según las clases de edad del arbolado

	Defoliación (%)			
Clase de edad (años)	**Total**	**E 1**	**E 2**	**E 3**

21-40	21,2±12,2	21,2±13,0	17,1±13,1	22,3±11,2
41-60	22,6±13,2	21,6±6,9	26,2±13,9	20,7±13,0
61-80	20,9±12,2	22,8±13,6	23,6±11,2	17,2±10,2
81-100	20,7±11,4	21,9±11,8	20,1±10,9	19,6±11,9
101-120	21,0±11,0	23,8±10,0	22,0±10,6	14,0±10,6
>120	22,4±12,9	21,1±9,7	22,1±14,3	24,8±13,8
masa irregular	21,2±13,2	15,3±8,7	21,9±11,6	22,8±16,3

5. **Discusión** *5.1 Influencia del clima y de las condiciones del sitio en los agentes causantes de decaimiento*

En las últimas décadas se ha producido un aumento tanto en las infecciones por patógenos, siendo *P. cinnammoni* uno de los principales agentes causales del decaimiento de *Q. ilex* en la Península Ibérica (BRASIER 1996; SÁNCHEZ ET AL. 2006; CORCOBADO ET AL. 2013, DEL GROSSO ET AL. 2024) como en plagas de insectos, especialmente insectos defoliadores, que pueden ocasionar defoliaciones severas y recurrentes que acaban provocando un daño significativo en masas de especies del género *Quercus* (BRANCO & RAMOS 2009; SOLLA ET AL.2016). En las parcelas evaluadas en este estudio los insectos han sido los agentes causales de daño daños más abundantes en las eco-regiones E1 y E2 caracterizadas por presentar temperaturas medias anuales más altas y con tendencia creciente a lo largo de toda la serie temporal (Fig.7). Temperaturas más altas en primavera y verano y más suaves en invierno favorecen los brotes de las poblaciones de determinadas plagas de insectos al permitir la supervivencia de las larvas en los meses de invierno (BATTISTI ET AL. 2005) y reducir el tiempo de desarrollo (BERGER ET AL. 2008). Resultado que se constata en este trabajo al obtener una correlación positiva entre la media de las temperaturas máximas con la presencia de insectos. Sin embargo, no se ha obtenido una relación significativa con la precipitación media anual, lo que indicaría que la temperatura sería la variable climática conductora de la actividad fisiológica de los insectos en concordancia con otros autores (TIBERI ET AL. 2016; WEED ET AL. 2013). La predominancia de los insectos perforadores obtenida en este trabajo también ha sido obtenida por HERNÁNDEZ-LAMBRAÑO ET AL. (2024) en diferentes especies de *Quercus*, frente a la mayor presencia de defoliadores en especies de coníferas. La mayor frecuencia de insectos perforadores puede ser debida a que estos insectos son especies termófilas que además se ven indirectamente favorecidos por los efectos fisiológicos que las altas temperaturas producen sobre el árbol (SALLÉ ET AL. 2014). La variabilidad en la frecuencia de los diferentes tipos de insectos obtenida a lo largo de la serie temporal (Fig.3) puede ser debida a que los insectos se ven afectados de manera diferente por las variaciones climáticas y por los cambios inducidos en las plantas por el estrés fisiológico dependiendo del tipo de tejido de los que se alimenten (HUBERTY & DENNO 2004; HANCE ET AL. 2007).

La presencia de hongos aumenta con el incremento de la temperatura media anual, con temperaturas invernales más suaves y con mayores precipitaciones en los meses más húmedos, por lo que la menor incidencia de estos patógenos en las 3 eco-regiones estudiadas podría indicar que la disponibilidad de agua sea el factor más limitante en la actividad de estos hongos causantes de la pudrición de la raíz en concordancia con lo obtenido por otros autores que han demostrado que el estrés hídrico reduce la actividad de los hongos de pudrición (MARTÍN-GARCÍA ET AL. 2015; HOMET ET AL. 2019; SÁNCHEZ-CUESTA ET AL. 2021;2023). También habría que indicar la influencia obtenida de la edad del arbolado en la incidencia de los hongos, siendo los árboles de mayor edad los más susceptibles del ataque de

estos patógenos pudiendo ser debido a que estos árboles presenten mayor debilitamiento y menores mecanismos de defensa que los árboles más jóvenes (VITALE ET AL. 2014; ANDEREGG ET AL. 2015b).

Las propiedades del suelo y la situación geográfica son factores que también están relacionados con la presencia de los agentes bióticos según nuestros resultados, disminuyendo la incidencia de insectos y hongos en dehesas situadas en latitudes más al norte y favoreciendo la presencia, especialmente de insectos, en dehesas desarrolladas en suelos arcillosos y con bajos contenidos de nitrógeno. La relación obtenida entre la actividad de los insectos y las propiedades del suelo puede ser debida a que suelos poco fértiles y arcillosos se desecan y compactan fácilmente dificultando la penetración de las raíces y, por tanto, disminuyendo la absorción de agua, lo que puede dar lugar a un debilitamiento del árbol en condiciones de sequía (LLORET ET AL. 2004; CAMILO-ALVES ET AL. 2013; BARBETA ET AL. 2015), siendo por tanto más susceptible al ataque de insectos (SALLÉ ET AL. 2014; ANDEREGG ET AL. 2015b). Otros autores han encontrado que suelos arcillosos y ricos en nutrientes favorecen la actividad de oomicetos como *P. cinnamomi* (CORCOBADO ET AL. 2013) pero nuestros resultados no sugieren ninguna relación significativa de las propiedades del suelo con la infección por hongos. Las dehesas pertenecientes a la eco-región 3 presentarían por tanto condiciones menos favorables para el desarrollo de plagas de insectos y para la actividad de patógenos, lo que explicaría que la presencia de estos agentes bióticos haya sido menor, siendo la sequía el agente causal con mayor presencia en estas dehesas (Tabla. 2 y Fig. 6). Lo que está en concordancia con la premisa de que árboles adaptados a condiciones más favorables presentan mayor vulnerabilidad a aumentos de temperatura y a sequías más prolongadas (BREDÀ ET AL. 2006; BARBETA & PEÑUELAS 2016).

5.2 Influencia de factores bióticos y abióticos en la defoliación

La defoliación es un importante indicador de la salud de los árboles que integra el efecto de una compleja interacción entre diferentes agentes bióticos y abióticos, que pueden ser más o menos relevantes en función de la especie (LACOPETTI ET AL. 2019; TOÏGO ET AL. 2020). En las parcelas de dehesas estudiadas se ha obtenido que la sequía ha sido el agente que más ha influido en el incremento de la defoliación total (Tabla 3), resultado también obtenido por CARNICIER ET AL. (2011) al identificar la sequía entre los diferentes factores estudiados (hongos, insectos, déficit hídrico, temperatura suelo, densidad, crecimiento y altitud) como el factor principal asociado a la defoliación en *Q. ilex*. Sin embargo, si consideramos las 3 regiones bioclimáticas observamos que en el caso de la región con las condiciones más xéricas (E1) el mayor nivel de defoliación es producido por hongos. Este resultado podría ser debido al efecto combinado de dos factores, por un lado, el estrés fisiológico producido principalmente por altas temperaturas y sequía estival que caracteriza a esta eco-región, y por otro lado el ataque por insectos que se corrobora por la correlación positiva obtenida entre la infección por hongos y la presencia de insectos. La combinación de estos factores podría por tanto promover la propagación de hongos patógenos causando un incremento de la defoliación de acuerdo con lo obtenido por otros autores (SOUSA & KADIRI 2005; ANDEREGG ET AL. 2015a; HARTMANN ET AL. 2018).

La relación positiva obtenida entre la defoliación y la sequía junto con la ausencia de relaciones significativas entre defoliación y agentes bióticos podría ser debida a que la defoliación sea un débil indicador de los síntomas causados por

hongos e insectos debido a una mayor influencia de factores ambientales, en especial la temperatura, en la regulación de la cobertura foliar de la copa (GEA-IZQUIERDO ET AL. 2021; SÁNCHEZ-CUESTA ET AL. 2021). Lo cual estaría en concordancia con el resultado obtenido en este trabajo al ser la temperatura el principal conductor de la defoliación, siendo además el factor clima el que más ha influido en el aumento del decaimiento de la encina (Tabla 4). Aunque también se ha observado un daño mayor si evaluamos el efecto conjunto de clima y agentes causales (Tabla 4) debido a que árboles estresados por condiciones climáticas adversas son más vulnerables a daños causados por insectos y patógenos (JACTEL ET AL. 2012; TOIGO ET AL. 2020).

La defoliación obtenida para *Q. ilex* no ha sido afectada por la edad de la masa, resultado que está en concordancia con lo obtenido por otros autores (VITALE ET AL. 2014; LACOPETTI ET AL. 2019; LÓPEZ-BALLESTEROS ET AL. 2023). Sin embargo, frecuentemente en la literatura se ha mencionado el efecto de la edad en la defoliación (SEIDLING 2015; AUGUSTIN ET AL. 2009). Así, EICKENSCHEIDT ET AL. (2019) ha obtenido que, para diferentes especies de *Quercus*, la defoliación incrementa con la edad de la masa solo hasta los 60 años, manteniéndose constante en edades superiores El efecto de la edad en la defoliación se atribuye principalmente a la senescencia natural, pero probablemente los árboles no envejecen en estrecha relación con el tiempo, sino que su estatus social y los factores de estrés pueden determinar su senescencia (DE VRIES ET AL. 2014). Esta circunstancia podría explicar la ausencia de relación obtenida en este trabajo entre la edad y los niveles de defoliación además del hecho de que la edad ha sido estudiada como un variable discreta agrupada en clases de edad.

5.3 Dinámica de la defoliación

La defoliación a lo largo del tiempo varía según la intensidad y duración de las sequías. En algunos casos, los mayores aumentos se han registrado durante periodos prolongados de sequía (LLORET ET AL. 2004; CARNICER ET AL. 2011; DE LA CRUZ ET AL. 2014; BARBETA ET AL. 2015), mientras que, en otros, han ocurrido en episodios de corta duración, pero de gran intensidad (BARBETA ET AL. 2013). En este estudio, en las tres ecorregiones analizadas, el incremento más notable de la defoliación se produjo entre 1990 y 1996, coincidiendo con un periodo de sequía prolongada y un aumento significativo de la temperatura en 1995. En el año 2005 se registró una significativa disminución de la precipitación, pero esta reducción en la disponibilidad de agua no generó un aumento en la defoliación de copa, lo que sugiere que *Q. ilex* es menos tolerante a sequías de larga duración.

Por otro lado, hay que considerar que la defoliación es una estrategia fisiológica utilizada bajo condiciones de estrés y que las respuestas de adaptación son transitorias y pueden revertirse cuando las limitaciones desaparecen (WOLKOVICH ET AL. 2014; DOMINGO ET AL. 2020). Sin embargo, no hemos observado una recuperación de la copa después del periodo prolongado de sequía (1990-1995). La reiteración de estos ciclos de defoliación, pueden ir reduciendo las reservas de carbohidratos no estructurales y producir un debilitamiento progresivo del árbol con consecuencias fisiológicas graves como la disminución de la capacidad de respuesta ante nuevos episodios de estrés o ataques de insectos y patógenos (BUSSOTTI ET AL. 2023; ZERROUKI ET AL. 2024). Esta circunstancia explicaría que las en las eco-regiones más cálidas (E1 y E2) se haya producido un aumento de la presencia de insectos y hongos a partir del año 2001 que se ha mantenido durante el resto del periodo estudiado, mientras que en la región más

fría se ha observado un aumento del impacto de la sequía.

6. Conclusiones

La distribución, presencia y dinámica de los diferentes tipos de agentes causantes del decaimiento en las formaciones de dehesas están relacionadas con su situación geográfica y con las condiciones del sitio. El clima (en especial la temperatura) ha sido el principal conductor de los cambios en la presencia de los agentes tanto bióticos como abióticos, resultando los insectos el agente causal principal en las dehesas de ambientes más cálidos mientras que la sequía lo ha sido en dehesas de ambientes más gélidos.

La sequía ha sido el factor causante de una mayor defoliación, y si combinamos el factor clima con los agentes bióticos y abióticos se produce un efecto aditivo en el deterioro de la copa. Sin embargo, para un mejor entendimiento de las relaciones causa-efecto entre la salud de los árboles y los factores bióticos y abióticos, se deberían tener en cuenta otros factores y otras interacciones además de las estudiadas en este trabajo como las prácticas silvícolas, la genética de los árboles, la fisiología o la contaminación atmosférica, con el objetivo de ayudar a desarrollar estrategias de gestión adecuadas para adaptar las dehesas al cambio climático que incluyan, entre otras, la prevención y reducción de las poblaciones de insectos. El uso de modelos de simulación puede resultar muy útil para predecir las respuestas de estos ecosistemas a cambios ambientales.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto MITECO2023-AF: “Fundamentos Científicos de la Información Forestal Basados en el Inventario Forestal Nacional”. Agradecemos al Organismo Autónomo Parques Nacionales y a las Comunidades Autónomas españolas de la Junta de Andalucía, Castilla la Mancha, Castilla y León, Madrid y Junta de Extremadura, que nos han facilitado los datos de la red de datos regionales para este estudio.

8. Bibliografía

ADAME, P.; ALONSO, L; CAÑELLAS, I.; 2022. Hacia un seguimiento más completo y armonizado de los daños en los bosques: Aplicación a la defoliación arbórea en España. *Ecosistemas* 31:2387. https://doi.org/10.7818/ECOS.2387

ANDEREGG, W.R.L.; HICKE, J.A.; FISHER, R.A.; ALLEN, C.D.; AUKEMA, J.; BENTZ, B.; HOOD, S.; LICHSTEIN, J.W.; MACALADY, A.K.; MCDOWELL, N.; PAN, Y.; RAFFA, K.; SALA, A.; SHAW, J. D.; STEPHENSON, N.L.; TAGUE, C.; ZEPPEL, M.; 2015a. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *N. Phytol* 208: 674–683. https://doi.org/10.1111/nph.13477.

ANDEREGG, W. R.; SCHWALM, C.; BIONDI, F.; CAMARERO, J. J.; KOCH, G. W.; LITVAK, M. E.; OGLE, K.; SHAW, J. D.; SHEVLIAKOVA, E.; WILLIAMS, A. P.; 2015b. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science* 349:528–532.

AUGUSTIN, N. H.; MUSIO, M.; VON WILPERT, K.; KUBLIN, E.; WOOD, S. N.; SCHUMACHER, M.; 2009. Modeling spatiotemporal forest health monitoring data. *J Am Stat Assoc* 487:899-911

BARBETA, A.; PEÑUELAS, J.; 2016. Sequence of plant responses to droughts of different timescales: lessons from holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Plant Ecol Divers* 9:321–338. https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1212288

BARBETA, A.; MEJIA-CHANG, M.; OGAYA, R.; et al.; 2015. The combined effects of a

long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Glob Chang Biol* 21:1213–1225. https://doi.org/10.1111/gcb.12785

BARBETA, A.; OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; 2013. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Glob Chang Biol* 19:3133–3144. https://doi.org/10.1111/gcb.12269

BATTISTI, A.; STASTNY, M.; NETHERER, S.; ROBINET, C.; SCHOPF, A.; ROQUES, A.; LARSSON, S.; NETHERER, S.; 2005. Expansion of geographic range in Berger D, Walters R, Gotthard K. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Funct Ecol* 22:523–529. https://doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01392.x

BERGER, D.; WALTERS, R.; GOTTHARD, K.; 2008. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Funct Ecol* 22(3): 523-529.

BRANCO, M.; RAMOS, A. P.; 2009. Coping with pests and diseases. In: ARONSON, J.; PEREIRA, J. S.; PAUSAS, J. G. (eds). *Cork Oak Woodlands: Ecology, Adaptive Management, and Restoration of an Ancient Mediterranean Ecosystem*. Island Press, Washington (DC), pp 103–111.

BRASIER, C. M.; 1996. *Phytophthora cinnamomi* and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change. In: *Ann For Sci* 53(2-3): 347-358.

BREDA, N.; ROLAND, H.; GRANIER, A.; DREYER, E.; 2006. Temperate forest trees and stands. *Ann For Sci* 63:625–644.

BUSSOTTI, F.; BETTINI, D.; CARRARI, E.; SELVI, F.; POLLASTRINI, M.; 2023. Health condition of forests in central Italy (Tuscany) after recurrent droughts and heat events. *Ecologia Mediterranea* 49(1).

CAMILO-ALVES, C.; DA CLARA, M. I. E.; DE ALMEIDA RIBEIRO, N. M. C.; 2013. Decline of Mediterranean oak trees and its association with *Phytophthora cinnamomi*: A review. *Eur J For Res* 132:411–432.

CARNICER, J.; COLL, M.; NINYEROLA, M.; et al.; 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc Natl Acad Sci* 108:1474–1478.

CORCOBADO, T.; SOLLA, A.; MADEIRA, M. A.; et al.; 2013. Combined effects of soil properties and *Phytophthora cinnamomi* infections on *Quercus ilex* decline. *Plant Soil* 373:403–413. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1804-z

DE LA CRUZ, A. C.; GIL, P. M.; FERNANDEZ-CANCIO, A.; et al.; 2014. Defoliation triggered by climate-induced effects in Spanish ICP Forests monitoring plots. *For Ecol Manage*, 331:245–255. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.010

DE MARCO, A.; PROIETTI, C.; CIONNI, I.; FISCHER, R.; SCREPANTI, A.; VITALE, M.; 2014. Future impacts of nitrogen deposition and climate change scenarios on forest crown defoliation. *Environ Pollut* 194:171–180. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.07.027

DE VRIES, W.; DOBBERTIN, M. H.; SOLBERG, S.; VAN DOBBEN, H. F.; SCHAUB, M.; 2014. Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather conditions on forest ecosystems in Europe: an overview. *Plant Soil* 380(1):1–45. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2056-2

DEL GROSSO, C.; PALMIERI, D.; MARCHESE, L.; MELISSANO, L.; LIMA, G.; 2024. First Report of *Diplodia quercivora* and *Neofusicoccum vitifusiforme* Associated with Cankers and Necrosis of Holm Oak (*Quercus ilex*) in Declining Stands in Southern Italy. *J Fungi (Basel)*10(1):35. https://doi.org/10.3390/jof10010035

DOMINGO, J.; ZAVALA, M. A.; MADRIGAL-GONZÁLEZ, J.; 2020. Thinning enhances stool resistance to an extreme drought in a Mediterranean *Quercus ilex* L. coppice: insights for adaptation. *New For (Dordr)*, 51:597–613. https://doi.org/10.1007/s11056-019-09755-4

EICHHORN, J.; ROSKAMS, P.; POTOČIĆ, N.; et al.; 2020. Part IV: Visual Assessment of Crown Condition and Damaging Agents. Version 2020-3. In: Thünen Institute of Forest Ecosystems EG, 49 p. *UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre*: Manual on Methods and Criteria for Harmonized Sampling, Assessment, Monitoring and Analysis of the Effects of Air Pollution on Forests. http://www.icp-forests.org/manual.htm

EICKENSCHEIDT, N.; AUGUSTIN, N. H.; WELLBROCK, N.; 2019. Spatio-temporal modelling of forest monitoring data: modelling German tree defoliation data collected between 1989 and 2015 for trend estimation and survey grid examination using GAMMs. *IForest* 12:338–348. https://doi.org/10.3832/IFOR2932-012

ENCINAS-VALERO, M.; ESTEBAN, R.; HERES, A.M.; et al.; 2022. Holm oak decline is determined by shifts in fine root phenotypic plasticity in response to belowground stress. *New Phytol* 235:2237–2251. https://doi.org/10.1111/nph.18182

FEDRIANI, J. M.; GARCIA, L. V.; SANCHEZ, M. E.; CALDERON, J.; RAMO, C.; 2017. Long-term impact of protected colonial birds on a jeopardized cork oak population: conservation bias leads to restoration failure. *J Appl Ecol* 54:450–458.

GARCIA-BARREDA, S.; VALERIANO, C.; CAMARERO, J. J.; 2023. Drought constrains acorn production and tree growth in the Mediterranean holm oak and triggers weak legacy effects. *Agric For Meteorol* 334. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109435

GAZOL, A.; HERES, A.-M.; CURIEL YUSTE, J.; 2020. Land-use practices (coppices and dehesas) and management intensity modulate responses of holm oak growth to drought. *Agric For Meteorol* 297: 108235. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108235

GEA-IZQUIERDO, G.; NATALINI, F.; CARDILLO, E.; 2021. Holm oak death is accelerated but not sudden and expresses drought legacies. *Sci Total Environ* 754:141793.

GONZÁLEZ, M.; ROMERO, M. A.; GARCÍA, L. V.; 2020. Unravelling the role of drought as predisposing factor for *Quercus suber* decline caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Eur J Plant Pathol* 156:1015–1021. https://doi.org/10.1007/s10658-020-01951-9

GONZÁLEZ, I.; OLIVEIRA, N.; ALBERDI, I.; ADAME, P.; FUERTES, A.; CAÑELLAS, I.; MORENO-FERNÁNDEZ, D.; 2025. Spatio-temporal patterns of defoliation in agro-forestry *Quercus ilex* L. *Systems.* En revisión.

HANCE, T.; VAN BAAREN, J.; VERNON, P.; BOIVIN, G.; 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu Rev Entomol* 52:107–126. https://doi:10.1146/annurev.ento.52.110405.091333

HARTMANN, H.; MOURA, C. F.; ANDEREGG, W. R. L.; RUEHR, N. K.; SALMON, Y.;

ALLEN, C. D.; ARNDT, S. K.; BRESHEARS, D. D.; DAVI, H.; GALBRAITH, D.; RUTHROF, K. X.; WUNDER, J.; ADAMS, H. D.; BLOEMEN, J.; CAILLERET, M.; COBB, R.; GESSLER, A.; GRAMS, T. E. E.; JANSEN, S.; KAUTZ, M.; LLORET, F.; O'BRIEN, M.; 2018. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *New Phytol* 218:15–28. https://doi.org/10.1111/nph.15048

HERNÁNDEZ-LAMBRAÑO, R. E.; PARRA, J. L.; ROMÁN, J. F. C.; SÁNCHEZ-AGUDO, J. Á.; 2024. Less suitable climatic conditions and pests increase tree defoliation in Spanish Iberian Peninsula forests. *For Eco Manage* 566:122048.

HOMET, P.; GONZÁLEZ, M.; MATÍAS, L.; GODOY, O.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; GARCÍA, L. V.; GÓMEZ-APARICIO, L.; 2019. Exploring interactive effects of climate change and exotic pathogens on *Quercus suber* performance: Damage caused by *Phytophthora cinnamomi* varies across contrasting scenarios of soil moisture. *Agric For Meteorol* 276:107605.

HUBERTY, A. F.; DENNO, R. F.; 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85:1383–1398.

JACTEL, H.; PETIT, J.; DESPREZ-LOUSTAU, M. L.; DELZON, S.; PIOU, D.; BATTISTI, A.; KORICHEVA, J.; 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biol* 18(1):267–276.

KARGER, D.N.; CONRAD, O.; BÖHNER, J.; ET AL.; 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Sci Data* 4:170122. https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122

LACOPETTI, G.; BUSSOTTI, F.; SELVI, F.; MAGGINO, F.; POLLASTRINI, M.; 2019. Forest ecological heterogeneity determines contrasting relationships between crown defoliation and tree diversity. *For Ecol Manage* 448:321–329. doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.017

LLORET, F.; SISCART, D.; DALMASES, C.; 2004. Canopy recovery after drought dieback in holm oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Glob Chang Biol* 10:2092–2099. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00870.x

LÓPEZ, B. C.; GRACIA, C. A.; SABATÉ, S.; KEENAN, T.; 2009. Assessing the resilience of Mediterranean holm oaks to disturbances using selective thinning. *Acta Oecol* 35:849–854.

LÓPEZ-BALLESTEROS, A.; RODRÍGUEZ-CABALLERO, E.; MORENO, G.; ESCRIBANO, P.; HERES, A. M.; YUSTE, J. C.; 2023. Topography modulates climate sensitivity of multidecadal trends of holm oak decline. *Global Change Biol* 29(22):6336–6349.

MARTÍN-GARCÍA, J.; SOLLA, A.; CORCOBADO, T.; SIASOU, E.; WOODWARD, S.; 2015. Influence of temperature on germination of *Quercus ilex* in *Phytophthora cinnamomi*, *P. gonapodyides*, *P. quercina* and *P. psychrophila* infested soils. *For Pathol* 45(3):215–223.

MITECO; 2021. Anuario de Estadística Forestal 2019. Ministerio para la Transición Ecológica y El Reto Demográfico. Madrid. 176 pp.

MONTERO, G.; SAN MIGUEL, A.; CAÑELLAS, I.; 2000. Systems of Mediterranean silviculture "La Dehesa". In: Agrofuturo; Life; Mundiprensa (ed) *Agricultura Sostenible*. Grafistaff S.L., Madrid, pp. 519–554.

MORENO, G.; AVIRON, S.; BERG, S.; CROUS-DURAN, J.; FRANCA, A.; DE JALÓN, S. G.; HARTEL, T.; MIRCK, J.; PANTERA, A.; PALMA, J. H. N.; PAULO, J. A.; RE, G. A.; SANNA, F.; THENAIL, C.; VARGA, A.; VIAUD, V.; BURGESS, P. J.; 2018. Agroforestry

systems of high nature and cultural value in Europe: provision of commercial goods and other ecosystem services. *Agrofor Syst* 92(4):877–891.

OLMO, M.; ANDICOBERRY, S.; GARCÍA-MORENO, A. M.; CAÑO, A. B.; GÓMEZ-GIRALDEZ, P. J.; CARBONERO, M. D.; ZAMORA-ROJAS, E.; FERNÁNDEZ-REBOLLO, P.; VILLAR, R.; GUERRERO-GINEL, J. E.; 2017. Producción de bellota y defoliación en el arbolado de las dehesas del proyecto Life+bioDehesa. In: Sociedad Española de Ciencia Forestales (ed) *7º Congreso Forestal Español. Gestión del monte: Servicios ambientales y bioeconomía*. Plasencia, Cáceres, Extremadura.

PÉREZ-RAMOS, I. M.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; OURCIVAL, J. M.; RAMBAL, S.; 2013. *Quercus ilex* recruitment in a drier world: a multi-stage demographic approach. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 15:106–117.

POGGIO, L.; DE SOUSA, L. M.; BATJES, N. H.; et al.; 2021. SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *Soil*, 7:217–240. https://doi.org/10.5194/SOIL-7-217-2021.

POPA, B.; BADEA, O.; SILAGHI, D.; 2017. Influence of climate on tree health evaluated by defoliation in the ICP level I network (Romania). *iForest*, 10:554–560. https://doi.org/10.3832/ifor2202-009.

REBOLLO, P.; MORENO-FERNÁNDEZ, D.; CRUZ-ALONSO, V.; et al.; 2024. Recent increase in tree damage and mortality and their spatial dependence on drought intensity in Mediterranean forests. *Landsc Ecol* 39:38.

RODRÍGUEZ-MOLINA, M. C.; BLANCO-SANTOS, A.; PALO-NÚÑEZ, E. J.; TORRES-VILA, L. M.; TORRES-ÁLVAREZ, E.; SUÁREZ-DE-LA-CÁMARA, M. A.; 2005. Seasonal and spatial mortality patterns of holm oak seedlings in a reforested soil infected with *Phytophthora cinnamomi*. *For Pathol* 35(6):411–422.

ROHNER, B.; KUMAR, S.; LIECHTI, K.; GESSLER, A.; FERRETTI, M.; 2021. Tree vitality indicators revealed a rapid response of beech forests to the 2018 drought. *Ecol. Indic* 120:10690.

SALLÉ, A.; NAGELEISEN, L.; 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. *For Ecol Manage* 328:79–93. https://doi:10.1016/j.foreco.2014.05.027.

SAMPAIO, T.; BRANCO, M.; GUICHOUX, E.; PETIT, R. J.; JOÃO, S.; PEREIRA, J. S.; VARELA, M. C.; ALMEIDA, M. H.; 2016. Does the geography of cork oak origin influence budburst and leaf pest damage? *For Ecol Manage* 373:33–43. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.019.

SÁNCHEZ-CUESTA, R.; RUIZ-GÓMEZ, F. J.; DUQUE-LAZO, J.; et al.; 2021. The environmental drivers influencing spatio-temporal dynamics of oak defoliation and mortality in dehesas of Southern Spain. *For Ecol Manage* 485:118946.

SÁNCHEZ-CUESTA, R.; GONZÁLEZ-MORENO, P.; CORTÉS-MÁRQUEZ, A.; et al.; 2023. Soil distribution of *Phytophthora cinnamomi* inoculum in oak afforestation depends on site characteristics rather than host availability. *New For (Dordr)*, 54:1037–1059. https://doi.org/10.1007/s11056-022-09951-9.

SANCHEZ, M.E.; CAETANO, P.; ROMERO, M.A.; NAVARRO, R.M.; TRAPERO, A.; 2006. Phytophthora root rot as the main factor of oak decline in southern Spain. In: Proceedings of the Third International IUFRO Working Party S07.02.09. Presented at the Progress in research on Phytophthora diseases of forest tres. Forest

Research, Freising (Germany).

SAN MIGUEL, A.; 1994. La dehesa española. Origen, tipología, características y gestión. Fundación Conde del Valle del Salazar. Madrid. 96 pp.

SEIDLING, W.; HAELBICH, H.; SANDERS, T.; 2015. Relationships between defoliation of forest trees and modelled nitrogen deposition. In: Michel, A., Seidling, W. (Eds.). Technical Report of ICP Forests. Report under the UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution (CLRTAP). BFW Austrian Research Centre for Forests, Vienna

SERRANO, M.S.; ROMERO, M.Á.; HOMET, P.; GÓMEZ-APARICIO, L.; 2022. Climate change impact on the population dynamics of exotic pathogens: The case of the worldwide pathogen Phytophthora cinnamomi. *Agric Fort Meteorol* 322:109002.

SOLLA, A.; MILANOVIĆ, S.; GALLARDO, A.; et al.; 2016. Genetic determination of tannins and herbivore resistance in Quercus ilex. *Tree Genet Genomes* 12:117.

SOUSA, E.; KADIRI, Z.A.; 2005. Le déclenchement des perturbations physiologiques de peuplement de chêne liège: une synthèse des relations agent/hôte. *IOBC-WPRS Bull* 28(8): 9-16.

TIBERI, R.; BRANCO, M.; BRACALINI, M.; CROCI, F.; PANZAVOLTA, T.; 2016. Cork oak pests: a review of insect damage and management. *Ann. For. Sci* 73:219–232. https://doi.org/10.1007/s13595-015-0534-1.

TOÏGO, M.; NICOLAS, M.; JONARD, M.; CROISÉ, L.; NAGELEISEN, L.M.; JACTEL, H.; 2020. Temporal trends in tree defoliation and response to multiple biotic and abiotic stresses. *For Ecol Manage* 477:118476.

VITALE, M.; PROIETTI, C.; CIONNI, I.; et al.; 2014. Random forests analysis: A useful tool for defining the relative importance of environmental conditions on crown defoliation. *Water Air Soil Pollut*, 225. https://doi.org/10.1007/s11270-014-1992-z.

WEED, A.S.; AYRES, M.P.; HIKE, J.; 2013. Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. *Ecol Monogr* 83: 441–470.

WOLKOVICH, E.M.; COOK, B.I.; MCLAUCHLAN, K.K.; DAVIES, T.J.; 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. *Ecol Lett* 17:1365–1379. https://doi.org/10.1111/ele.12353.

ZERROUKI, A.; KARA, K.; RACHED-KANOUNI, M.; REDJAIMIA, L.; TOUAFCHIA, B.; 2024. Contribution to the study of the health state of holm oak in the Chettaba Forest (Algeria). *Ecol Eng Environ Technol* 25(2):17–30. https://doi: 10.12912/27197050/174219.