



9CFE-1501

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

Organiza





Efectos interactivos de la sequía y los patógenos exóticos sobre los bosques mediterráneos mixtos

GAYTÁN, Á. (1), MATÍAS, L. (2), GODOY, Ó. (3), PÉREZ-RAMOS, I.M. (1), HOMET, P. (4), SOLERA-ÁLVAREZ, P.J. (1), GUTIÉRREZ, E. (1), MOREIRA, X. (5) y GÓMEZ-APARICO, L. (1)

(1) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Sevilla, España.

(2) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Sevilla, España.

(3) Estación Biológica de Doñana, EBD-CSIC, Sevilla, España.

(4) Departamento de Biología, Área de Botánica (IVAGRO), Universidad de Cádiz, Puerto Real, Cádiz, España.

(5) Misión Biológica de Galicia (MBG), Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Pontevedra, Galicia, España

Resumen

El cambio climático y los patógenos exóticos son dos importantes impulsores del cambio global que pueden afectar al funcionamiento de los ecosistemas. Hemos realizado un experimento de tres años con infraestructuras de exclusión del 30% de lluvia en dos bosques mediterráneos mixtos invadidos por el patógeno exótico *Phytophthora cinnamomi*. Medimos 10 fuentes y sumideros de carbono en tres especies de árboles adultos (alcornoque, quejigo andaluz y acebuche), además del daño foliar por hongos e insectos. Encontramos una gran variabilidad interespecífica en la sensibilidad a la sequía y *P. cinnamomi*, con variables muy sensibles a ambos factores (fotosíntesis, reproducción y química en raíz), que solo responden a la sequía (producción de hoja) o insensibles (crecimiento del tronco y química en hoja). Predominaron los efectos negativos sobre la mayoría de las variables, pero también observamos efectos indirectos positivos en años húmedos, probablemente debido a la reducción de *P. cinnamomi* en suelos más secos. Además, observamos un incremento del daño foliar debido a los efectos indirectos de la sequía. Estos efectos variaron entre especies, especialmente en sumideros de carbono relacionados con la demografía de los árboles (reproducción), sugiriendo cambios a largo plazo en la comunidad hacia especies más resistentes a ambos factores de estrés.

Palabras clave

Cambio global, *Olea*, *Phytophthora cinnamoni*, *Quercus* spp., reducción de lluvia

1. Introducción

Los factores abióticos y bióticos del cambio global están teniendo un gran impacto en la dinámica de las comunidades vegetales y la función de los ecosistemas (Asner et al. 2004, Stocker et al. 2013, Peñuelas et al. 2017). La reducción de la lluvia modifica fuertemente el rendimiento de los árboles, reduciendo su crecimiento,



éxito reproductivo, balance de nutrientes e inversión en defensas químicas, lo que puede afectar a su susceptibilidad frente a factores bióticos (Ogaya & Peñuelas 2007, Pérez-Ramos et al. 2010, Camarero et al. 2018, Gavinet et al. 2019). Entre los factores bióticos del cambio global, los patógenos exóticos son responsables de muchas enfermedades emergentes graves que aumentan las tasas de mortalidad de los árboles, constituyendo una gran amenaza para la biodiversidad global y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Lowe et al. 2000, Hansen 2008, Essl et al. 2020). Además, los patógenos exóticos coexisten con otros organismos antagonistas nativos que se alimentan de la planta, como insectos y hongos patógenos (Zvereva & Kozlov 2014, Nazarov et al. 2020). Los factores abióticos y bióticos pueden actuar juntos afectando a las especies de plantas de manera aditiva y no aditiva.

La sequía y el daño por patógenos exóticos frecuentemente disminuyen la absorción de C en las plantas, traduciéndose en una menor producción de hojas y, consecuentemente, en una menor asimilación de C debido a la reducción de tejido fotosintético activo (Dietze et al. 2014, Gessler & Grossiord 2019, Weber et al. 2019). Los árboles podrían responder al cambio climático y al daño biótico cambiando la asignación entre los diferentes sumideros de C, resultando en compensaciones directas para la aptitud individual y la dinámica poblacional (Salguero-Gómez et al. 2012, Huot et al. 2014, Huang et al. 2020). Estos cambios pueden resultar en escenarios donde la reducción en la fijación de C y la disminución de compuestos defensivos hagan a las plantas más susceptibles a herbívoros y patógenos, aumentando el daño y la pérdida de hojas (Gutbrodt et al. 2012, Heyman et al. 2021). Por otro lado, si la sequía estimula la acumulación de compuestos con un doble papel protector contra el estrés, las plantas pueden volverse menos susceptibles debido a una menor calidad nutricional, reduciendo el daño foliar (Rivas-Ubach et al. 2014). Aún se sabe poco sobre los efectos combinados de los factores del cambio global en aspectos clave del funcionamiento de los bosques, como la absorción de carbono y su asignación a diferentes sumideros como el crecimiento, la reproducción, la defensa y las reservas.

Los ecosistemas con una pluviometría reducida, como los de la región mediterránea, son particularmente susceptibles al impacto de diferentes factores del cambio global (Stocker et al. 2013, Ali et al. 2022). La región mediterránea se está calentando un 20% más rápido que el promedio global, ejerciendo una presión adicional sobre los ecosistemas ya estresados por la escasez de agua (Peñuelas et al. 2017, Newbold et al. 2020). Además, la región mediterránea alberga una cantidad importante de especies exóticas, donde el número de patógenos exóticos ha aumentado exponencialmente en las últimas décadas debido al comercio internacional, la enorme heterogeneidad de ambientes y la alta diversidad de huéspedes potenciales (Garbelotto & Pautasso 2012, Santini et al. 2013). Entender estos efectos combinados es crucial, ya que pueden tener consecuencias directas en las tasas demográficas de los árboles y determinar la capacidad de cada especie para persistir en los bosques.

2. Objetivos

En este estudio investigamos los efectos individuales y combinados de los factores abióticos (sequía) y bióticos (patógenos exóticos) del cambio global en la asignación de C en los árboles adultos de los bosques mediterráneos mixtos, y cómo estos factores del cambio global pueden afectar indirectamente a la pérdida de tejido foliar debido al daño por insectos y hongos. Hemos utilizado infraestructuras de exclusión de lluvia instaladas en los bosques mediterráneos mixtos del sur de Europa (Figura 1), que actualmente sufren un importante declive debido al aumento de la aridez y la infección por el agresivo patógeno exótico *Phytophthora cinnamomi*. Durante los dos primeros años de la instalación de las infraestructuras (2016-2018), medimos 9 variables relacionadas con la absorción de C y la inversión en producción primaria, reproducción, defensa y reservas en tres especies de árboles, así como el daño foliar por insectos herbívoros y hongos patógenos. Este estudio contribuye a avanzar en la comprensión de los impactos combinados de los factores de estrés abióticos y bióticos sobre el balance de C de las especies arbóreas que coexisten en ecosistemas particularmente sensibles al cambio global, como los bosques mediterráneos.



Figura 1. Infraestructura de exclusión de lluvia en una de las zonas de estudio

3. Metodología

Zona de estudio

El estudio se realizó en el Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz, España) entre 2016 y 2018. El clima es mediterráneo subhúmedo y el 95% de las precipitaciones se concentran entre octubre y mayo, con una precipitación media anual de 748 mm que varía entre los 620 y los 2100 mm (Junta de Andalucía 2017). Esta amplia variabilidad en la precipitación total para esta área se representó durante el periodo de estudio: 2016 fue un año seco (670 mm), 2017 fue un año promedio (980 mm) y 2018 fue un año inusualmente húmedo (1384 mm). Los suelos son arenosos, ácidos y pobres en nutrientes, derivados de la roca madre dominada por areniscas



del oligo-mioceno. Seleccionamos dos sitios separados aproximadamente por 4 km. El primer sitio es un bosque cerrado donde *Q. suber* coexiste con *Q. canariensis*. Dentro del parque natural, los bosques cerrados aparecen en áreas húmedas sobre suelos arenosos y tienen un sotobosque escaso dominado por arbustos altos de *Erica arborea*. El segundo sitio fue un bosque abierto donde *Q. suber* coexiste con *Olea europaea*. Los bosques abiertos generalmente aparecen en las tierras bajas más secas de la zona, sobre suelos arcillosos y tienen un sotobosque denso y rico. Ambos sitios de estudios están invadidos por el patógeno del suelo *Phytophthora cinnamomi* (Serrano et al. 2022, 2024), considerado una de las 100 especies exóticas más devastadoras del mundo (Lowe et al. 2000, Camilo-Alves et al. 2013). *P. cinnamomi* es un patógeno generalista con un gran cantidad de hospedadores que difieren considerablemente en su susceptibilidad (Hardham & Blackman 2018). Entre las tres especies estudiadas, *Q. suber* es la especie más susceptible, seguida por *Q. canariensis* y *O. europaea* (Gómez et al. 2020).

Exclusión de lluvia y *P. cinnamomi*

En marzo de 2016, se instalaron infraestructuras de exclusión de lluvia para evaluar el efecto combinado de la reducción de la precipitación y el patógeno exótico del suelo *P. cinnamomi* en la dinámica de los bosques mixtos mediterráneos. En cada uno de los dos sitios de estudio, establecimos seis parcelas de 20 x 15 m distribuidas en tres bloques (2 parcelas por bloque) con una distancia promedio de 30 m entre bloques. En cada bloque, una parcela se asignó a un tratamiento de exclusión del 30% de lluvia, de acuerdo con las predicciones climáticas futuras para el sur de España (modelo CMIP5 para el escenario RCP 8.5 para el periodo 2081-2100; Stocker et al. 2013) y la otra sirvió como control. La lluvia se excluyó utilizando canaletas de cloruro de polivinilo (PVC) que cubrían el 30% del área de la parcela excluyendo una cantidad similar de lluvia. Las canaletas se colocaron al menos a 1 m de altura sobre el suelo (Figura 1). En los controles, se colocaron las mismas canaletas boca abajo para simular los posibles efectos secundarios de la infraestructura en el microambiente del bosque mientras se mantenía el régimen de precipitación natural (Asbjornsen et al. 2018). Todos los árboles adultos dentro de las parcelas fueron marcados individualmente (3 – 4 árboles por parcela y especie), dando como resultado 21 *Q. suber* y 22 *Q. canariensis* en el bosque cerrado y 21 *Q. suber* y 22 *O. europaea* en el bosque abierto (86 árboles). El efecto del tratamiento de exclusión de lluvia en la humedad del suelo se cuantificó cada cuatro semanas a cuatro profundidades (10, 20, 30 y 40 cm) con una sonda de perfil PR2, Delta-T Devices (UK). La textura del suelo (0 – 20 cm) se midió junto a cada tubo de acceso porque estudios previos en el área han mostrado una gran variabilidad en el contenido de arena a pequeñas escalas, lo que podría afectar a las mediciones de humedad del suelo y, por lo tanto, a la cuantificación del efecto del tratamiento de exclusión de lluvia (Gómez-Aparicio et al. 2012). Para cuantificar *P. cinnamomi*, tomamos muestras de suelo (5-20 cm de profundidad) a principios de primavera (abril) de cada año de estudio usando una barrena de suelo dentro de un radio de 1 m de cada árbol. Se procesaron alícuotas de 10 g de cada muestra de suelo (cf. Serrano et al. 2022) preparando suspensiones de suelo en 100 ml de agua-agar al 0.2%. Alícuotas de 1 ml tomadas de las suspensiones de suelo se sembraron en 20 placas Petri NARPH por muestra (cf. Romero et al. 2007). Las colonias de *P. cinnamomi* que crecieron en las placas se identificaron morfológicamente bajo el microscopio (cf. Erwin & Ribeiro 1996) y se contaron.

Cuantificación de las tasas fotosintéticas de los árboles

Para cuantificar la absorción de carbono, medimos las tasas fotosintéticas netas (A_{max}) en un subconjunto de los árboles experimentales (2 árboles por especie y parcela, 48 en total). Las mediciones se tomaron dos veces durante la primavera del primer año del experimento: una vez justo al comienzo del tratamiento de exclusión (abril de 2016) para caracterizar los niveles previos al tratamiento en primavera y otra vez a principios de verano (junio de 2016) antes del comienzo de la temporada seca. En los años siguientes (2017-2018), estas dos mediciones se complementaron con una tercera medición a finales de verano (septiembre) para explorar las diferencias en condiciones estresantes al final de la temporada seca. Las mediciones se tomaron en una hoja completamente expandida y no dañada de cada árbol, utilizando un sistema analizador de intercambio de gases por infrarrojos LI-6400xt (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA).

Cuantificación de la producción primaria

La producción primaria de los árboles se midió en términos de crecimiento del tronco y producción de hojarasca. El diámetro del tronco se midió instalando un dendrómetro de banda (DB20, EMS Brno, República Checa) a la altura del pecho (DBH = 1.3 m) de cada árbol y se leyó mensualmente para calcular el incremento anual en el diámetro del tronco por árbol y año. Para cuantificar la producción de hojarasca, colocamos trampas de caída de 0.5 m de diámetro (cestas de nailon) colgando de las canaletas de PVC bajo el dosel de cada árbol experimento. Colocamos 2-3 trampas por árbol (dependiendo del tamaño de su copa) a finales del verano (septiembre) de 2016 y las vaciamos cada primavera para calcular la producción anual de hojarasca. La hojarasca se llevó al laboratorio, se secó durante 48 h a 70 °C y se pesó por especie para calcular la biomasa de hojarasca producida anualmente por cada especie en g por m².

Cuantificación de la reproducción

Para cuantificar la inversión reproductiva de los árboles utilizamos dos metodologías diferentes, una para las especies de *Quercus* y otras para los *O. europaea*. Para *Quercus*, utilizamos las trampas de caída para recoger bellotas durante cada temporada de dispersión (septiembre-mayo de 2016, 2017 y 2018). Las bellotas se llevaron al laboratorio, se contaron y se separaron en tres categorías: bellotas abortadas (frutos incompletos o no desarrollados con longitud <13 mm o diámetro < 7 mm), bellotas depredadas (por aves, roedores o insectos) y bellotas maduras y sanas (cf. Pérez-Ramos et al. 2015). Cada categoría de bellotas se secó por separado durante 48 h a 60 °C y se pesó. Los datos se utilizaron para calcular la producción de bellotas y la tasa de aborto de cada árbol en cada uno de los tres años de estudio. En cuanto a *O. europaea*, dado que sus frutos generalmente son dispersados por aves frugívoras, utilizamos una metodología alternativa basada en el conteo directo de frutos en ramas. Marcamos tres ramas por árbol al inicio del experimento y la producción anual de frutos se estimó como el número de frutos maduros (1 – 3 cm de longitud y color púrpura oscuro) al final del periodo de maduración y antes del inicio del periodo de dispersión (noviembre – diciembre). Los datos de las tres ramas se combinaron para calcular un valor promedio por árbol y año.

Cuantificación de las defensas químicas y reservas de C

Los análisis de defensas químicas (fenoles totales y taninos condensados) y reservas de C (carbohidratos no estructurales) se realizaron dos veces al año en hojas y raíces de cada árbol durante los tres años de estudio: uno durante el pico de máxima actividad en primavera (mayo) y otro al final de la estación seca (septiembre). Los análisis químicos de hojas se realizaron en una muestra de 30 hojas verdes recogidas de tres ramas por árbol. Para los análisis químicos de raíces, se tomaron muestras en los primeros 20 cm de suelo siguiendo grandes raíces desde la base de cada tronco de árbol en, al menos, dos direcciones diferentes. Se recolectó una muestra de raíces finas (<0.2 mm de diámetro) adheridas a las raíces más grandes para cada árbol. Las muestras de suelo y raíces se mantuvieron húmedas en bolsas de plástico selladas y se transportaron en una nevera portátil al laboratorio, donde se almacenaron a 4°C hasta su procesamiento. En el laboratorio, las raíces se lavaron suavemente para eliminar las partículas de suelo. Las hojas y raíces se secaron en una estufa a 45°C durante 48 h y se molieron con nitrógeno líquido. Los fenoles totales se determinaron colorimétricamente mediante el ensayo de Folin-Ciocalteu, mientras que los carbohidratos no estructurales (almidón y azúcar) se cuantificaron utilizando el método de antrona (Sampedro et al. 2011).

Daño en hoja

Para la estimación de daño en hoja, utilizamos una muestra de 30 hojas por árbol. Para cada hoja, estimamos visualmente el porcentaje de herbivoría siguiendo un sistema de clases establecido con ocho categorías: 0%, 1%-5%, 6%-10%, 11%-15%, 16%-25%, 26%-50%, 51%-75% y 76%-100% (Castagneyrol et al. 2013). Los niveles de herbivoría representaron principalmente el consumo de tejido foliar por insectos masticadores de hojas ya que otros tipos de herbivoría en hojas, como minadores o formadores de agallas, estuvieron virtualmente ausentes de nuestras muestras (<5%). Para cuantificar el daño por patógenos, las hojas se escanearon y se midió el porcentaje de la superficie foliar dañada por patógenos (necrosis de tejido) utilizando el software de procesamiento de imágenes ImageJ (Schneider et al. 2012).

Análisis estadísticos

Utilizamos modelos lineales generalizados (GLM) para examinar el impacto de la exclusión de lluvia y la abundancia de *P. cinnamomi* en las diferentes variables medidas para caracterizar las fuentes de C (tasas fotosintéticas) y los sumideros (producción primaria, reproducción, defensas y reservas). Los modelos se ejecutaron por separado para cada combinación de tipo de bosque (cerrado y abierto) y año (2016, 2017 y 2018) para explorar impactos diferenciales en sitios con características contrastantes (textura del suelo, composición de especies y años con diferente precipitación). Los modelos incluyeron exclusión de lluvia (RE), abundancia de *P. cinnamomi* (PC), especie de árbol (SP) y sus interacciones de dos y tres vías como factores fijos. Para controlar la estructura anidada del diseño experimental, el bloque (BL) se incluyó como factor fijo adicional. El bloque no se



incluyó como factor aleatorio porque no tenía suficientes niveles (>4 *sensu* Ieno & Zuur 2015). El tamaño del árbol (DBH) y la textura del suelo (% de arena) se incluyeron como covariables en los modelos para controlar sus posibles efectos en el rendimiento del árbol. Partiendo del modelo completo, seguimos un proceso de selección de modelos utilizando AICc (criterio de información de Akaike) para encontrar el mejor modelo (AIC más bajo) o el grupo de mejores modelos ($\Delta AICc < 2$) para cada variable.

Para modelar los efectos directos e indirectos de la humedad del suelo y abundancia de *P. cinnamomi* sobre el daño causado por insectos herbívoros y patógenos foliares, mediados por las alteraciones en los compuestos defensivos y los carbohidratos no estructurales utilizamos Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM). Al igual que los GLMs, los SEMs se construyeron por separado para cada combinación de estación, especie y sitio, utilizando la función 'psem' del paquete de R piecewiseSEM (Lefcheck 2016). En todos los modelos, añadimos la identidad del árbol como factor aleatorio para tener en cuenta las mediciones repetidas en el mismo árbol a lo largo de los años. El ajuste de los SEMs se evaluó con la prueba C de Fisher (Lefcheck 2016). Las asociaciones directas, indirectas y totales se estimaron como coeficientes de regresión parcial estandarizados utilizando el paquete de R semEff (Murphy 2022). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R versión 4.1.1 (R Development Core Team 2024).

4. Resultados

Impacto de la exclusión de lluvia y *P. cinnamomi* en las tasas fotosintéticas

Los efectos de la exclusión de lluvia en las tasas fotosintéticas máximas (primavera) de las tres especies aparecieron durante el segundo año del estudio y fueron, en general, negativos, aunque su magnitud varió entre tipos de bosque y años (Figura 2, Tablas 1 y 2). Se detectaron efectos generalmente negativos de *P. cinnamomi* en las tasas fotosintéticas del bosque cerrado, pero no en el bosque abierto (Figura 3, Tablas 1 y 2). No se encontraron interacciones entre la exclusión de lluvia y los efectos de *P. cinnamomi* para ninguna combinación de sitio y fecha (Tablas 1 y 2).

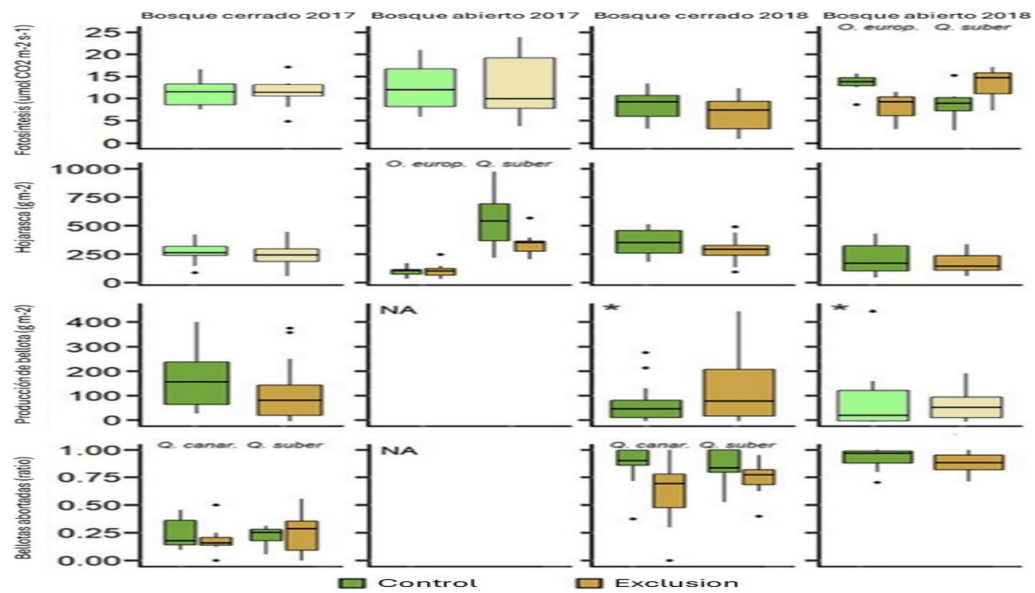


Figura 2. Efectos de la exclusión de la lluvia en la fotosíntesis, producción de hojarasca, producción de bellotas y aborto de bellotas en los dos tipos de bosque, uno (2017) y dos años (2018) después del inicio del experimento. Las cajas con colores claros representan variables para las cuales la exclusión de lluvia no fue incluida en el mejor modelo. Los resultados se muestran separados por especie solo cuando los mejores modelos incluyeron la interacción de la exclusión de lluvia con las especies. NA indica ausencia de datos. En los paneles marcados con asteriscos los valores del eje y deben interpretarse como de un orden de magnitud menor (eje $y \times 10^{-1}$).

Efecto de la exclusión de lluvia y *P. cinnamomi* en la producción primaria

La producción primaria expresada en términos de crecimiento del tronco no se vio afectada ni por la exclusión de lluvia ni por la abundancia de *P. cinnamomi*, como lo demuestra el hecho de que estos factores rara vez se retuvieron en los mejores modelos de crecimiento (Tablas 1 y 2). Por el contrario, la producción de hojarasca mostró una clara respuesta negativa a la exclusión de lluvia en todas las especies (Figura 2, Tabla 1 y 2). La disminución de la producción de hojarasca fue particularmente grande en *Q. suber* el primer año después del inicio del experimento en el bosque abierto, donde los árboles en las parcelas de exclusión de lluvia tuvieron una producción de hojarasca un 27% menor que los árboles control (Figura 2). *P. cinnamomi* no apareció en el mejor modelo de producción de hojarasca para ninguna combinación de sitio y especie (Figura 3).

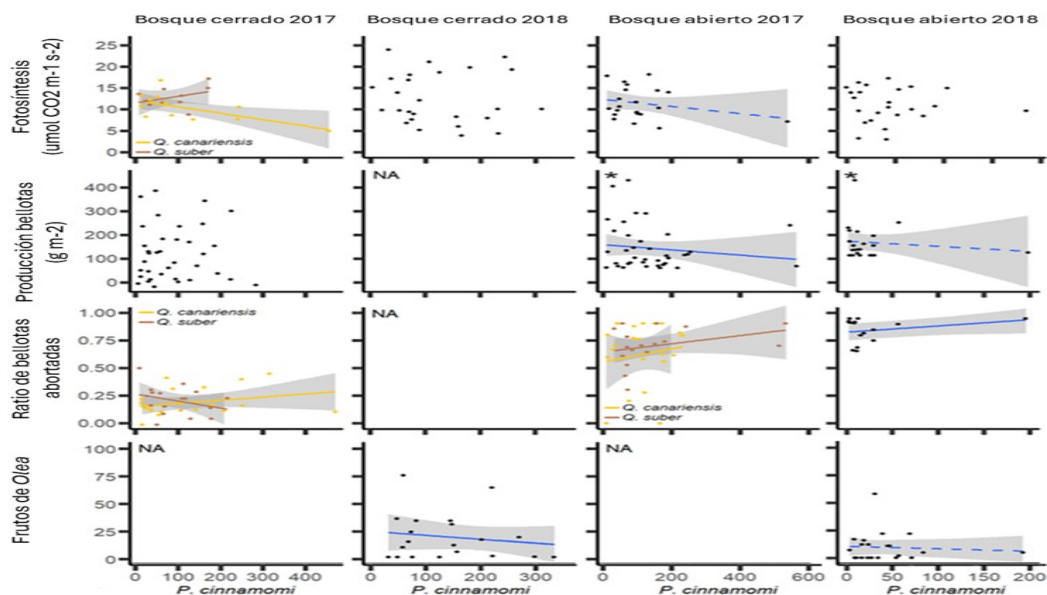


Figura 3. Relaciones entre la abundancia de *P. cinnamomi* en el suelo y las tasas fotosintéticas, la producción y el aborto de bellotas y la producción de frutos de *O. europaea* en los dos tipos de bosque, uno (2017) y dos años (2018) después del inicio del experimento. Las líneas y las áreas sombreadas representan las predicciones del modelo y los intervalos de confianza del 95% asociados (respectivamente). Las líneas continuas indican los efectos incluidos en los mejores modelos, mientras que las líneas discontinuas indican los efectos incluidos en el subconjunto de los mejores modelos. Las regresiones se muestran separadas por especies solo cuando los mejores modelos incluyeron la interacción de la exclusión de lluvia con las especies. NA indica ausencia de datos. Nótese que el rango del eje x varió entre los tipos de bosque y los años, siendo mayor en el bosque cerrado, particularmente en 2018. En los paneles marcados con asteriscos (es decir, producción de bellotas en 2018), los valores del eje y deben interpretarse como de un orden de magnitud menor (eje y $\times 10^{-1}$).

Efecto de la exclusión de lluvia y la abundancia de *P. cinnamomi* en la reproducción

La reproducción de todas las especies experimentó cambios importantes asociados tanto a la exclusión de lluvia como a la abundancia de *P. cinnamomi* (Tablas 1 y 2). En 2017, la producción de bellotas fue menor y las tasas de aborto más altas en árboles bajo exclusión de lluvia que en parcelas de control, particularmente en *Q. suber* (Figura 2). Sin embargo, el efecto de la exclusión de lluvia se volvió positivo en el húmedo 2018, mostrando los robles bajo exclusión de lluvia una mayor producción de bellotas y menores tasas de aborto que los árboles de control (Figura 2). La respuesta de *O. europaea* a la exclusión de lluvia siguió un patrón similar al de los robles, con una disminución en el número de frutos detectada en 2017 pero no en 2018 (Figura 2). La abundancia de *P. cinnamomi* en el suelo se relacionó negativamente con la producción de bellotas y positivamente con las tasas de aborto (Figura 3). Los efectos de *P. cinnamomi* en la producción de bellotas fueron modificados por el tratamiento de exclusión de lluvia en el bosque cerrado con tasas de aborto que aumentaron con la abundancia de *P. cinnamomi* solo en parcelas de control tanto en 2017 como en 2018 (Figura 3). También se detectaron relaciones negativas entre la abundancia de *P. cinnamomi* y la reproducción en *O.*

europaea, particularmente el primer año del experimento (Figura 3).

Efecto de la exclusión de lluvia y la abundancia de *P. cinnamomi* en las defensas químicas y reservas, y efectos indirectos sobre el daño en hoja

La exclusión de lluvia y *P. cinnamomi* no tuvieron efectos importantes en las defensas de las hojas (fenoles) y reservas (NSC) (Tablas 1 y 2). Por el contrario, la química de las raíces (particularmente NSC) fue afectada por los dos impulsores del cambio global, pero fueron efectos muy variables tanto entre tipos de bosque como en el tiempo a lo largo de los años (Tablas 1 y 2). Los efectos de la abundancia de *P. cinnamomi* en NSC de las raíces también variaron de negativos a positivos dependiendo de la combinación de sitio y año (Figura 3). El conjunto de relaciones causales propuesto en los SEMs reveló efectos indirectos de los cambios inducidos por la sequía en el daño foliar, mediados por las defensas foliares (Figura 4). Los fenoles totales mediaron consistentemente los efectos ascendentes similares del contenido de agua del suelo sobre el daño foliar causado tanto por herbívoros como por patógenos, en todas las especies y sitios (Figura 4).

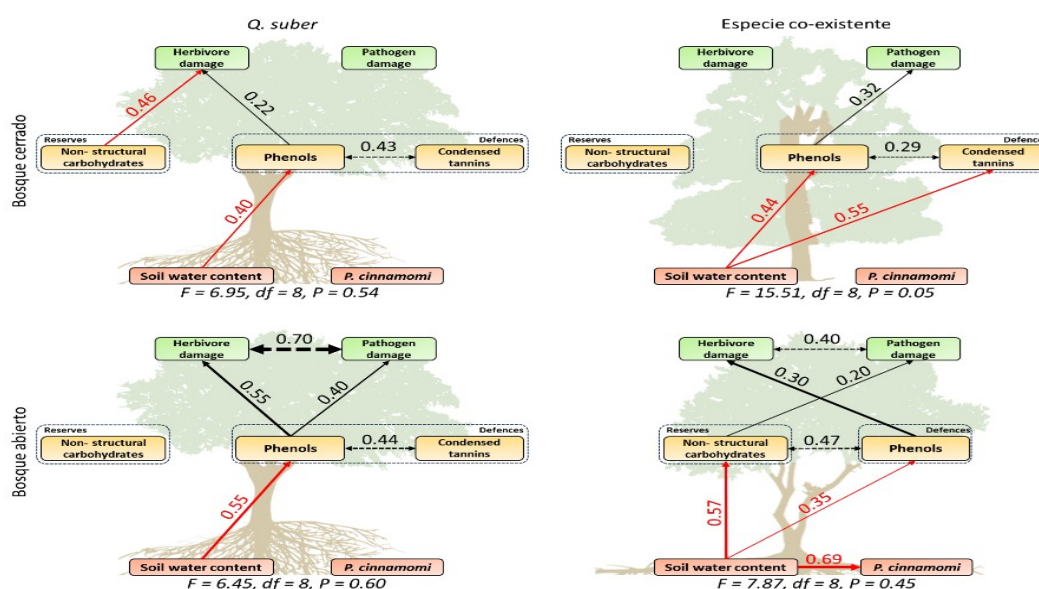


Figura 4. Modelos de ecuaciones estructurales (SEMs) que prueban los efectos en cascada del contenido de agua del suelo y la abundancia de *P. cinnamomi* sobre la química de las hojas (reservas y defensas) y el daño foliar causado por herbívoros de alimentación libre y patógenos fúngicos. Los SEMs se ejecutaron por separado para cada combinación de sitio y especie (*Q. suber* y *Q. canariensis* en el bosque cerrado, *Q. suber* y *O. europaea* en el bosque abierto). Los valores junto a cada flecha son coeficientes de regresión estandarizados, donde los valores en negro y rojo representan asociaciones positivas y negativas, respectivamente. Las líneas continuas representan efectos causales y las líneas discontinuas representan correlaciones entre variables.

5. Discusión

Efectos de la exclusión de lluvia y los patógenos exóticos en las fuentes y sumideros de C en las especies de árboles mediterráneos

Los estudios disponibles que utilizan infraestructuras de exclusión de lluvia suelen llegar a la conclusión común de que un clima más seco reduciría la transpiración de los árboles y la asimilación de C por cierre estomático, con consecuencias negativas para el crecimiento y la reproducción (Limousin et al. 2009, Sperlich et al. 2015, Grossiord et al. 2018, Peñuelas et al. 2018, Ogaya & Peñuelas 2020). Nuestros resultados mostraron que esta conclusión es más compleja de lo informado anteriormente cuando se consideran otros impulsores del cambio global. En nuestro estudio, las respuestas del rendimiento de los árboles a la exclusión de lluvia variaron de negativas a positivas, y esta variación probablemente estuvo relacionada con la invasión del patógeno exótico *P. cinnamomi*. Los patógenos del suelo dependen en gran medida de la disponibilidad de agua del suelo para su dispersión e infección de raíces, por lo que su capacidad para causar daño puede reducirse con un clima más seco (González et al. 2020, Homet et al. 2021, 2024, Serrano et al. 2021, 2022). La menor abundancia de *P. cinnamomi* podría explicar por qué *Q. suber*, la especie más susceptible al patógeno entre las tres estudiadas, fue la especie que mostró las respuestas positivas más importantes a la exclusión de lluvia tanto en términos de mayor fijación de C como de menor aborto de frutos, y estos efectos positivos se limitaron al húmedo 2018. La capacidad limitada de *P. cinnamomi* para causar daño en un suelo más seco también se respaldó por el hecho de que el incremento de las tasas de aborto con la abundancia del patógeno solo se detectó en las parcelas control, y no en las parcelas de exclusión de lluvia. Encontramos una gran variación entre los sumideros de C en la magnitud de los efectos negativos causados por los impulsores abióticos y bióticos del cambio global explorados, siendo la reproducción el sumidero más gravemente afectado por ambos factores. La disminución proyectada de las precipitaciones se tradujo en mayores tasas de aborto de bellotas, así como en reducciones de la producción de bellotas (*Quercus*) y la abundancia de frutos (*Olea*) hasta un 33% y un 46% respectivamente. Estos resultados respaldan estudios previos de exclusión de lluvia que mostraron efectos negativos de un clima más seco para la reproducción de especies de árboles mediterráneos (Ogaya & Peñuelas 2007, Sanchez-Humanes & Espelta 2011, Pérez-Ramos et al. 2013). Indicando que la sequía interrumpe el desarrollo de los frutos y favorece la abscisión prematura de las bellotas antes de que hayan completado el proceso de maduración (Pérez-Ramos et al. 2010). Nuestro estudio añade la novedad de mostrar que, en bosques invadidos por patógenos exóticos, altos niveles de abundancia de patógenos pueden causar reducciones en la producción de frutos de magnitud similar a las de un clima más seco.

La producción primaria medida en términos de producción de hojarasca también respondió fuertemente a la sequía experimental, pero no mostró ninguna respuesta a la abundancia de *P. cinnamomi* en el suelo. La exclusión de lluvia provocó una fuerte reducción de la producción de hojarasca desde el primer año después del inicio de la exclusión, mostrando la fuerte sensibilidad de la producción de hojarasca al estrés por sequía (Brando et al. 2008, Korner 2003, Moser et al. 2014), y respaldando estudios previos de la exclusión de lluvia realizados en ecosistemas con limitación de agua (Limousin et al. 2009, Adams



et al. 2015, Liu et al. 2015, Jin et al. 2018). Las plantas bajo estrés hídrico disminuyen la producción de hojarasca para minimizar la evapotranspiración, previniendo la desecación de la planta (Morgan 1984, Limousin et al. 2009, Adams et al. 2015). Por el contrario, no encontramos efectos negativos de la producción de la lluvia o de la abundancia de *P. cinnamomi* en la producción primaria medida en términos de crecimiento de los árboles para cualquier combinación de sitio, año y especie. Curiosamente experimentos previos de exclusión de lluvia también han encontrado respuestas negativas limitadas del crecimiento del tronco en un clima más seco (Brando et al. 2008, Nepstad et al. 2002, Gavinet et al. 2019, Chambi-Legoas et al. 2020, Ogaya & Peñuelas 2020). En general, estos resultados muestran claramente una sensibilidad diferencial de los diferentes componentes del crecimiento vegetativo en árboles adultos (hoja y tronco) a la reducción de lluvia. Añadimos a estos estudios que se observa también una menor sensibilidad del crecimiento de la parte aérea a los patógenos exóticos que a la sequía. Una posible explicación sería que los impactos de los patógenos del suelo son generalmente mucho más rápidos y fuertes en la biomasa vegetal subterránea que en la aérea (Camilo-Alves et al. 2013, Homet et al. 2019), pero se necesitan más estudios que analicen la producción primaria en ambos compartimentos para aclarar su sensibilidad diferencial a los impulsores del cambio global.

La dimensión química del rendimiento de las plantas ha sido raramente abordada en experimentos de exclusión de lluvia (Rosas et al. 2013, Adams et al. 2015, Dickman et al. 2015), particularmente en el compartimento subterráneo (Jin et al. 2018b, Guo et al. 2022). Nuestros resultados mostraron respuestas complejas a los impulsores del cambio global que impidieron la detección de cualquier patrón general. Esta dificultad podría estar influenciada por la alta variabilidad inherente que caracteriza la química de los tejidos vegetales tanto en el espacio como en el tiempo (Feeny & Bostock 1968, Salminen et al. 2004). A pesar de la gran variabilidad, encontramos que la química de las raíces fue más sensible a los impulsores del cambio global estudiados que la química de las hojas. Este patrón podría tener explicaciones alternativas no excluyentes, como un aumento de los azúcares solubles cruciales para el ajuste osmótico y la evitación de la desecación de la planta bajo sequía (Morgan 1984, Kuang et al. 2017, Signori-Müller et al. 2021), o una reducción en la demanda de carbono de la parte aérea debido a una menor producción de hojas y bellotas. Claramente se necesitan más estudios experimentales para mejorar nuestra comprensión de los patrones y las implicaciones de los impulsores del cambio global en las reservas y defensas de las plantas, particularmente en el comportamiento subterráneo.

Encontramos que un aumento en los fenoles totales de las hojas con una baja disponibilidad de agua en el suelo estaba relacionado con un mayor daño foliar. Este resultado parece bastante contradictorio dado el papel bien conocido de los fenoles como compuestos defensivos contra los antagonistas (Hale et al. 2005, Kosonen et al. 2012, Kuczyk et al. 2021, Lin et al. 2021). Sin embargo, se ha demostrado que los compuestos fenólicos no solo pueden actuar contra los herbívoros y patógenos, sino que también pueden promover la interacción. De hecho, se ha demostrado que ciertos fenoles, como las quercetinas, estimulan la herbivoría y el crecimiento de patógenos fúngicos (Close & McArthur 2002, Bais et al. 2010, Kosonen et al. 2012, Ahammed et al. 2023). Estos efectos se hicieron



significativamente evidentes durante el verano, siguiendo el pico de fenoles que actúan como antioxidantes en condiciones de sequía (Varela et al. 2016, Park et al. 2023). Estos resultados implican que el aumento previsto en la severidad y frecuencia de las sequías en los ecosistemas mediterráneos debido al cambio climático (Stocker et al. 2013, Ali et al. 2022) podría indirectamente aumentar la cantidad de daño foliar causado por herbívoros y patógenos a través de cambios en la química de las hojas. Nuestros resultados sugieren que las respuestas químicas de las plantas a la sequía no son adaptativas para resistir el daño foliar, lo que puede crear un conflicto entre la respuesta de la planta a la sequía y el daño foliar.

6. Conclusiones

Nuestros hallazgos revelaron que la absorción y asignación de carbono (C) en los bosques mediterráneos mixtos son altamente sensibles a la disminución de las precipitaciones y al aumento de la abundancia de patógenos exóticos del suelo, y que dicha sensibilidad varió considerablemente tanto en los sumideros de C como entre las especies de árboles. Específicamente, la especie dominante en nuestros bosques de estudio, *Q. suber*, pareció ser la especie más vulnerable a los efectos combinados del cambio climático y los patógenos exóticos, particularmente en términos de inversión en reproducción. Este hallazgo es extremadamente relevante dado los grandes problemas de regeneración natural que sufren el arbolado del bosque mediterráneo y la dehesa (Moreno & Pulido 2009, Pérez-Ramos & Marañón 2012). El consumo de frutos por vertebrados y la mortalidad de plántulas debido a la sequía estival han sido reconocidos durante décadas como impulsores fundamentales del fracaso de la regeneración en estos valiosos sistemas, amenazando su sostenibilidad a largo plazo (Bonal et al. 2007, Pérez-Ramos et al. 2012, 2013, Canelo et al. 2021). Los resultados de este estudio sugieren que esta limitación podría agravarse en el futuro debido a la baja producción y viabilidad de frutos impulsada por los efectos combinados del aumento de la sequía y los patógenos exóticos, y a pesar de los efectos atenuantes de la sequía en el daño por patógenos (Homet et al. 2019, 2024, Serrano et al. 2021). Una menor densidad de árboles y una mayor abundancia relativa de las especies más resistentes a la sequía y a los patógenos son expectativas plausibles que podrían traducirse en importantes alteraciones del balance del carbono en el bosque.

Además, el daño en hojas causado tanto por insectos como por patógenos foliares probablemente aumente en un escenario de menor disponibilidad de agua en el suelo. Esto implica que el cambio climático podría no solo reducir el rendimiento de los árboles directamente al aumentar la limitación hídrica (Adams et al. 2015, Chambi-Legoas et al. 2020, Ogaya & Peñuelas 2020), sino que también indirectamente al alterar los rasgos de las hojas que fomentan el consumo de insectos y la infección por patógenos. Sin embargo, la identidad de los rasgos específicos de las hojas que subyacen a este parón es incierta. Aquí nos centramos en la química de las hojas como un rasgo clave potencial debido a su conocido papel en la palatabilidad de las mismas (Barton & Koricheva 2010, Castagneyrol et al. 2018, Gaytán et al. 2022). Nuestros resultados señalan a los fenoles como compuestos químicos clave que ayudan a las plantas a mitigar el impacto de la sequía, pero a expensas de aumentar los niveles de daño en hojas. Este hallazgo

sugiere claramente que las especies de árboles podrían enfrentarse a un conflicto fundamental sobre cómo protegerse del creciente estrés impuesto por los componentes abióticos y bióticos del cambio global.

Tabla 1. Mejores modelos lineales que analizan el impacto de la exclusión de la lluvia (RE), la abundancia de *P. cinnamomi* (PC) y las especies de árboles (SP) sobre las fuentes y sumideros de carbono en el bosque cerrado durante los tres años del experimento. Los modelos completos también incluyeron tres covariables: bloque (B), tamaño del árbol (diámetro a la altura del pecho, DBH) y textura del suelo (T). $\Delta AICc$ representa la diferencia entre el AICc (Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños) de los mejores modelos y los modelos nulos. También se da el número total de parámetros en el mejor modelo ("Par") y el ajuste del modelo (R²). [RE] y [PC] indican cuando la exclusión de la lluvia y *P. cinnamomi* fueron incluidos en el subconjunto de mejores modelos ($\Delta AIC < 2$ con el mejor modelo). Para las variables medidas más de una vez por año (tasas fotosintéticas y química de hojas/raíces), solo se muestran los resultados de primavera.

Bosque cerrado					
Año	Variable respuesta	Predictores	Par	$\Delta AICc$	R ²
2016	Fotosíntesis	Null	2	0.00	
	Tronco	DBH + SP	4	26.32	0.50
	Hojarasca	DBH + SP [PC]	4	28.31	0.57
	Producción de bellota	Null	2	0.00	
	Bellotas abortadas	Null	2	0.00	
	Fenoles en hoja	SP	3	6.29	0.20
	NSC en hoja	SP [RE]	3	4.19	0.16
	Fenoles en raíz	B + RE + PC	5	5.02	0.13
	NSC en raíz	T + RE + PC + RE × PC	6	2.07	0.27
	Fotosíntesis	T + PC + SP + PC × SP	6	6.65	0.47
2017	Tronco	DBH + SP	4	4.31	0.40
	Hojarasca	T	3	1.32	0.09
	Producción de bellota	B + RE + SP	5	4.03	0.36
	Bellotas abortadas	B + DBH + RE + PC + SP + RE × SP + RE × PC	9	242.02	0.26
	Fenoles en hoja	DBH + SP [PC]	4	1.45	0.04
	NSC en hoja	Null [PC]	2	0.00	
	Fenoles en raíz	Null [RE, PC]	2	0.00	
	NSC en raíz	B + T + RE [PC]	5	7.47	0.31
	Fotosíntesis	B + RE + SP [PC]	5	0.70	0.49
	Tronco	B + DBH + T + SP [RE, PC]	6	6.74	0.45
2018	Hojarasca	RE	3	0.61	0.07
	Producción de bellota	RE + PC + SP + RE × PC	6	3.38	0.12
	Bellotas abortadas	B + DBH + RE + PC + SP + RE × SP + PC × SP + RE × PC	10	79.80	0.26
	Fenoles en hoja	B + T [PC]	4	25.26	0.58
	NSC en hoja	B + T + RE + SP	6	5.49	0.46
	Fenoles en raíz	B [RE]	3	0.92	0.16
	NSC en raíz	RE	3	1.08	0.08

Tabla 2. Mejores modelos lineales que analizan el impacto de la exclusión de la lluvia (RE), la abundancia de *P. cinnamomi* (PC) y las especies de árboles (SP) sobre las fuentes y sumideros de carbono en el bosque abierto durante los tres años del experimento. Los modelos completos también incluyeron tres covariables: bloque (B), tamaño del árbol (diámetro a la altura del pecho, DBH) y textura del suelo (T). $\Delta AICc$ representa la diferencia entre el AICc (Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños) de los mejores modelos y los modelos nulos. También se da el número total de parámetros en el mejor modelo ("Par") y el ajuste del modelo (R²). [RE] y [PC] indican cuando la exclusión de la lluvia y *P. cinnamomi* fueron incluidos en el subconjunto de mejores modelos ($\Delta AIC < 2$ con el mejor modelo). Para las variables medidas más de una vez por año (tasas fotosintéticas y química de hojas/raíces), solo se muestran los resultados de primavera.

Bosque abierto					
Año	Variable respuesta	Predictores	Par	$\Delta AICc$	R ²
2016	Fotosíntesis	DBH	3	0.85	0.09
	Tronco	DBH + SP	4	22.83	0.47
	Hojarasca	DBH + T	4	18.85	0.43
	Producción de bellota	Null	2	0.00	
	Bellotas abortadas	B + DBH + T	5	77.29	0.13
	Número de frutos (<i>Olea</i>)	Null [RE]	2	1.70	
	Fenoles en hoja	SP [RE]	3	58.21	0.76
	NSC en hoja	T + SP	4	52.36	0.73
	Fenoles en raíz	DBH + RE	4	24.32	0.39
	NSC en raíz	RE + SP + RE $\times$ SP	5	12.21	0.36
	Fotosíntesis	SP	3	29.84	0.70
	Tronco	DBH + SP	4	2.61	0.58
2017	Hojarasca	RE + SP + RE $\times$ SP	5	22.38	0.66
	Número de frutos (<i>Olea</i>)	RE + PC	4	4.43	0.38
	Fenoles en hoja	RE	3	32.09	0.05
	NSC en hoja	DBH [PC]	3	1.95	0.09
	Fenoles en raíz	DBH [PC]	3	39.50	0.62
	NSC en raíz	DBH + PC	4	7.44	0.24
	Fotosíntesis	RE + SP + RE $\times$ SP	5	7.38	0.33
	Tronco	DBH + PC + SP + PC $\times$ SP	6	0.65	0.52
2018	Hojarasca	DBH + RE	4	19.30	0.42
	Producción de bellota	DBH [PC]	3	1.51	0.18
	Bellotas abortadas	RE + PC	4	18.47	0.08
	Número de frutos (<i>Olea</i>)	Null [PC]	2	0.00	
	Fenoles en hoja	B + DBH	4	3.42	0.64
	NSC en hoja	DBH	3	12.68	0.30
	Fenoles en raíz	DBH + PC + SP	5	30.02	0.60
	NSC en raíz	DBH [RE]	3	1.77	0.12



1. Agradecimientos

Agradecemos a la Fundación Jaime González Gordon por concedernos el permiso para construir la infraestructura de exclusión de lluvia en su propiedad, así como el constante apoyo durante todo el experimento. Este estudio fue financiado por el proyecto FEDER SUMHAL (LIFEWATCH-2019-09-CSIC-13) y los proyectos del MICINN INTERCAPA (CLG2014-56739-R) y MICROFUN (RTI2018-094394-B-I00). AG y PH fueron apoyados por el programa de becas postdoctorales Juan de la Cierva (JDC2022-048313-I y JDC2022-049507-I). LM fue apoyado por la beca CNS202-135560 financiada por MICIU/AEI/10.13039/501100011033 y por la Unión Europea. OG agradece el apoyo financiero proporcionado por el MINECO y por el Fondo Social Europeo a través del proyecto TASTE (PID 2021-127607OB-I00). XM fue apoyado financieramente por dos becas del MICINN (PIC2022-141761OB-I00, EUR2023-143463) y dos becas de la Agencia Gallega de Innovación (IN607A 2021/03 y el Programa Oportunus).

2. Bibliografía

- ADAMS, H. D.; COLLINS, A. D.; BRIGGS, S. P.; VENNETIER, M.; DICKMAN, L. T.; SEVANTO, S. A.; GARCIA-FORNER, N.; POWERS, H. H.; MCDOWELL, N. G.; 2015. Experimental drought and heat can delay phenological development and reduce foliar and shoot growth in semiarid trees. *Glob. Chang. Biol.* 21: 4210-4220.
- AHAMMED, G. J.; WU, Y.; WANG, Y.; GUO, T.; SHAMSY, R.; LI, X.; 2023. Epigallocatechin-3-Gallate (EGCG): A unique secondary metabolite with diverse roles in plant-environment interaction. *Environ. Exp. Bot.* 209: 105299.
- ALI, E.; CRAMER, W.; CARNICER, J.; GEORGOPOULOU, E.; HILMI, N.; LE COZANNET, G.; LIONELLO, P.; 2022. Cross-Chapter Paper 4: Mediterranean region. *Clim. Chang.* 2022: Impacts, Adapt. Vulner. 6: 2233-2272.
- ASBJORNSEN, H.; CAMPBELL, J. L.; JENNINGS, K. A.; VADEBONCOEUR, M. A.; MCINTIRE, C.; TEMPLER, P. H.; PHILLIPS, R. P.; BAUERLE, T. L.; DIETZE, M. C.; FREY, S. D.; GROFFMAN, P. M.; GUERRIERI, R.; HANSON, P. J.; KELSEY, E. P.; KNAPP, A. K.; MCDOWELL, N. G.; MEIR, P.; NOVICK, K. A.; OLLINGER, S. V.; ... RUSTAD, L. E.; 2018. Guidelines and considerations for designing field experiments simulating precipitation extremes in forest ecosystems. *Methods Ecol. Evol.* 9: 2310-2325.
- ASNER, G. P.; ELMORE, A. J.; OLANDER, L. P.; MARTIN, R. E.; HARRIS, A. T.; 2004. Grazing systems, ecosystem responses and global change. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 29: 261-299.
- BAIS, H. P.; VENKATACHALAM, L.; BIEDRZYCKI, M. L.; 2010. Stimulation or inhibition: Conflicting evidence for ($\pm$)-catechin's role as a chemical facilitator and disease protecting agent. *Plant Signal. Behav.* 5: 239-246.
- BARTON, K. E.; KORICHEVA, J.; 2010. The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *Am. Nat.* 175: 481-493.
- BONAL, R.; MUÑOZ, A.; DÍAZ, M.; 2007. Satiation of predispersal seed predators: The importance of considering both plant and seed levels. *Evol. Ecol.* 21: 367-380.



- BRANDO, P. M.; NEPSTAD, D. C.; DAVIDSON, E. A.; TRUMBORE, S. E.; RAY, D.; CAMARGO, P.; 2008. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: Results of a throughfall reduction experiment. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 363: 1839-1848.
- CAMARERO, J.; GAZOL, A.; SANGÜESA-BARREDA, G.; CANTERO, A.; SÁNCHEZ-SALGUERO, R.; SÁNCHEZ-MIRANDA, A.; GRANDA, E.; SERRA-MALUQUER, X.; IBÁÑEZ, R.; 2018. Forest growth responses to drought at short- and long-term scales in Spain: Squeezing the stress memory from tree rings. *Front. Ecol. Evol.* 6: 1-9.
- 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.
- CANELO, T.; GAYTÁN, Á.; PÉREZ-IZQUIERDO, C.; BONAL, R.; 2021. Effects of longer droughts on Holm Oak *Quercus ilex* L. acorn pests: Consequences for infestation rates, seed biomass and embryo survival. *Divers.* 13: 3.
- CASTAGNEYROL, B.; GIFFARD, B.; PÉRÉ, C.; JACTEL, H.; 2013. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *J. Ecol.* 101: 418-429.
- CASTAGNEYROL, B.; JACTEL, H.; MOREIRA, X.; 2018. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. *J. Ecol.* 106: 2043-2057.
- CHAMBI-LEGOAS, R.; CHAIX, G.; TOMAZELLOFILHO, M.; 2020. Effects of potassium/sodium fertilization and throughfall exclusion on growth patterns of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden during extreme drought periods. *New For.* 51: 21-40.
- CLOSE, D. C.; MCARTHUR, C.; 2002. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99: 166-172.
- DICKMAN, L. T.; MCDOWELL, N. G.; SEVANTO, S.; PANGLE, R. E.; POCKMAN, W. T.; 2015. Carbohydrate dynamics and mortality in a piñon-juniper woodland under three future precipitation scenarios: Carbohydrate dynamics in piñon-juniper woodland. *Plant, Cell Environ.* 38: 729-739.
- DIETZE, M. C.; SALA, A.; CARBONE, M. S.; CZIMCZIK, C. I.; MANTOOTH, J. A.; RICHARDSON, A. D.; VARGAS, R.; 2014. Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 65: 667-687.
- ERWIN, D.; RIBEIRO, O.; 1996. *Phytophthora* diseases worldwide. *Am. Phytopathol. Soc.*
- ESSL, F.; LENZNER, B.; BACHER, S.; BAILEY, S.; CAPINHA, C.; DAEHLER, C.; DULLINGER, S.; GENOVESI, P.; HUI, C.; HULME, P. E.; JESCHKE, J. M.; KATSANEVAKIS, S.; KÜHN, I.; LEUNG, B.; LIEBHOLD, A.; LIU, C.; MACISAAC, H. J.; MEYERSON, L. A.; NUÑEZ, M. A.; ... ROURA-PASCUAL, N.; 2020. Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. *Glob. Chang. Biol.* 26: 4880-4893.
- FEENY, P.; BOSTOCK, H.; 1968. Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry* 7: 871-880.
- GARBELLOTO, M.; PAUTASSO, M.; 2012. Impacts of exotic forest pathogens on Mediterranean ecosystems: Four case studies. *Eur. J. Plant Pathol.* 133: 101-116.
- GAVINET, J.; OURCIVAL, J.; LIMOUSIN, J.; 2019. Rainfall exclusion and thinning can



alter the relationships between forest functioning and drought. *New Phytol.* 223: 1267-1279.

GAYTÁN, Á.; MOREIRA, X.; CASTAGNEYROL, B.; VAN HALDER, I.; DE FRENNE, P.; MEEUSSEN, C.; TIMMERMAN, B. G. H.; TEN HOOPEN, J. P. J. G.; RASMUSSEN, P. U.; BOS, N.; JAATINEN, R.; PULKKINEN, P.; SÖDERLUND, S.; COVELO, F.; GOTTHARD, K.; TACK, A. J. M.; 2022. The co-existence of multiple oak leaf flushes contributes to the large within-tree variation in chemistry, insect attack and pathogen infection. *New Phytol.* 235: 1615-1628.

GESSLER, A.; GROSSIORD, C.; 2019. Coordinating supply and demand: Plant carbon allocation strategy ensuring survival in the long run. *New Phytol.* 222: 5-7.

GÓMEZ, M. C.; GONZÁLEZ, M.; GÓMEZ-APARICIO, L.; SERRANO, M. S.; 2020. Coexistent Mediterranean woody species as a driving factor of *Phytophthora cinnamomi* infectivity and survival. *Ann. Appl. Biol.* 177: 41-50.

GÓMEZ-APARICIO, L.; IBÁÑEZ, B.; SERRANO, M. S.; DE VITA, P.; ÁVILA, J. M.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; GARCÍA, L. V.; ESPERANZA SÁNCHEZ, M.; MARAÑÓN, T.; 2012. Spatial patterns of soil pathogens in declining Mediterranean forests: Implications for tree species regeneration. *New Phytol.* 194: 1014-1024.

GONZÁLEZ, M.; ROMERO, M.-Á.; GARCÍA, L.-V.; GÓMEZ-APARICIO, L.; SERRANO, M.-S.; 2020. Unravelling the role of drought as predisposing factor for *Quercus suber* decline caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Eur. J. Plant Pathol.* 156: 1015-1021.

GROSSIORD, C.; SEVANTO, S.; LIMOUSIN, J.-M.; MEIR, P.; MENCUCCINI, M.; PANGLE, R. E.; POCKMAN, W. T.; SALMON, Y.; ZWEIFEL, R.; MCDOWELL, N. G.; 2018. Manipulative experiments demonstrate how long-term soil moisture changes alter controls of plant water use. *Environ. Exp. Bot.* 152: 19-27.

GUO, X.; LIU, S.; WANG, H.; CHEN, Z.; ZHANG, J.; CHEN, L.; NIE, X.; ZHENG, L.; CAI, D.; JIA, H.; NIU, B.; 2022. Divergent allocations of nonstructural carbohydrates shape growth response to rainfall reduction in two subtropical plantations. *For. Ecosyst.* 9: 100021.

GUTBRODT, B.; DORN, S.; MODY, K.; 2012. Drought stress affects constitutive but not induced herbivore resistance in apple plants. *Arthropod-Plant Interact.* 6: 171-179.

HALE, B. K.; HERMS, D. A.; HANSEN, R. C.; CLAUSEN, T. P.; ARNOLD, D.; 2005. Effects of Drought Stress and Nutrient Availability on Dry Matter Allocation, Phenolic Glycosides, and Rapid Induced Resistance of Poplar to Two Lymantriid Defoliators. *J. Chem. Ecol.* 31: 2601-2620.

HANSEN, E. M.; 2008. Alien forest pathogens: *Phytophthora* species are changing world forests. *Boreal Environ. Res.* 13: 33-41.

HARDHAM, A. R.; BLACKMAN, L. M.; 2018. *Phytophthora cinnamomi*. *Mol. Plant Pathol.* 19: 260-285.

HEYMAN, L.; CHRYSARGYRIS, A.; DEMEESTERE, K.; TZORTZAKIS, N.; HÖFTE, M.; 2021. Responses to Drought Stress Modulate the Susceptibility to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera* Self-Rooted Cuttings. *Plants* 10: 273.

HOMET, P.; GÓMEZ-APARICIO, L.; MATÍAS, L.; GODOY, O.; 2021. Soil fauna modulates the effect of experimental drought on litter decomposition in forests invaded by an exotic pathogen. *J. Ecol.* 109: 2963-2980.



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.* 276-277: 107605.

HOMET, P.; MATÍAS, L.; GODOY, O.; GÓMEZ-APARICIO, L.; 2024. Evidence for antagonistic effects of climate change and exotic pathogens on regeneration of Mediterranean forests. *J. Ecol.* 112: 174-188.

HUANG, J.; KAUTZ, M.; TROWBRIDGE, A. M.; HAMMERBACHER, A.; RAFFA, K. F.; ADAMS, H. D.; GOODSMAN, D. W.; XU, C.; MEDDENS, A. J. H.; KANDASAMY, D.; GERSHENZON, J.; SEIDL, R.; HARTMANN, H.; 2020. Tree defence and bark beetles in a drying world: Carbon partitioning, functioning and modelling. *New Phytol.* 225: 26-36.

HUOT, B.; YAO, J.; MONTGOMERY, B. L.; HE, S. Y.; 2014. Growth–Defense Tradeoffs in Plants: A Balancing Act to Optimize Fitness. *Mol. Plant* 7: 1267-1287.

IENO, E. N.; ZUUR, A. F.; 2015. A beginner's guide to data exploration and visualization with R. Highland Stat. Ltd.

JIN, Y.; LI, J.; LIU, C.; LIU, Y.; ZHANG, Y.; SHA, L.; WANG, Z.; SONG, Q.; LIN, Y.; ZHOU, R.; CHEN, A.; LI, P.; FEI, X.; GRACE, J.; 2018. Carbohydrate dynamics of three dominant species in a Chinese savanna under precipitation exclusion. *Tree Physiol.* 38: 1371-1383.

JIN, Y.; LI, J.; LIU, C.; LIU, Y.; ZHANG, Y.; SONG, Q.; SHA, L.; CHEN, A.; YANG, D.; LI, P.; 2018. Response of net primary productivity to precipitation exclusion in a savanna ecosystem. *For. Ecol. Manag.* 429: 69-76.

JUNTA DE ANDALUCÍA.; 2017. PORN/PRUG/PDS Parque Natural de los Alcornocales. Consejería Medio Ambiente.

KORNER, C.; 2003. Carbon limitation in trees. *J. Ecol.* 91: 4-17.

KOSONEN, M.; KESKI-SAARI, S.; RUUHOLA, T.; CONSTABEL, C. P.; JULKUNEN-TIITTO, R.; 2012. Effects of Overproduction of Condensed Tannins and Elevated Temperature on Chemical and Ecological Traits of Genetically Modified Hybrid Aspens (*Populus tremula* × *P. tremuloides*). *J. Chem. Ecol.* 38: 1235-1246.

KUANG, Y.; XU, Y.; ZHANG, L.; HOU, E.; SHEN, W.; 2017. Dominant Trees in a Subtropical Forest Respond to Drought Mainly via Adjusting Tissue Soluble Sugar and Proline Content. *Front. Plant Sci.* 8: 802.

KUCZYK, J.; MÜLLER, C.; FISCHER, K.; 2021. Plant-mediated indirect effects of climate change on an insect herbivore. *Basic Appl. Ecol.* 53: 100-113.

LEFCHECK, J.; 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution and systematics. *Methods Ecol. Evol.* 7: 573-579.

LIMOUSIN, J. M.; RAMBAL, S.; OURCIVAL, J. M.; ROCHETEAU, A.; JOFFRE, R.; RODRIGUEZ-CORTINA, R.; 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Glob. Chang. Biol.* 15: 2163-2175.

LIN, P.-A.; PAUDEL, S.; AFZAL, A.; SHEDD, N. L.; FELTON, G. W.; 2021. Changes in tolerance and resistance of a plant to insect herbivores under variable water availability. *Environ. Exp. Bot.* 183: 104334.

LIU, D.; OGAYA, R.; BARBETA, A.; YANG, X.; PEÑUELAS, J.; 2015. Contrasting



impacts of continuous moderate drought and episodic severe droughts on the aboveground-biomass increment and litterfall of three coexisting Mediterranean woody species. *Glob. Chang. Biol.* 21: 4196-4209.

LOWE, S.; BROWNE, M.; BOUDJELAS, S.; DE POORTER, M.; 2000. 100 of the World's worst invasive alien species. *Invasive Species Spec. Grp.*

MORENO, G.; PULIDO, F. J.; 2009. The functioning, management and persistence of dehesas. En *Agrofor. Europe: Curr. Status Future Prospect.* pp. 127-160.

MORGAN, J. M.; 1984. Osmoregulation and Water Stress in Higher Plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 35: 299-319.

MOSER, G.; SCHULDT, B.; HERTEL, D.; HORNA, V.; CONERS, H.; BARUS, H.; LEUSCHNER, C.; 2014. Replicated throughfall exclusion experiment in an Indonesian perhumid rainforest: Wood production, litter fall and fine root growth under simulated drought. *Glob. Chang. Biol.* 20: 1481-1497.

MURPHY, M.; 2022. Automatic Calculation of Effects for Piecewise Structural Equation Models. CRAN v 0.6.1.

NAZAROV, P. A.; BALEEV, D. N.; IVANOVA, M. I.; SOKOLOVA, L. M.; KARAKOZOVA, M. V.; 2020. Infectious plant diseases: Etiology, current status, problems and prospects in plant protection. *Acta Naturae.* 12: 46-59.

NEPSTAD, D. C.; MOUTINHO, P.; DIAS-FINLHO, M. B.; DAVIDSON, G.; CARDINOT, G.; MARKEWITZ, D.; FIGUEIREDO, R.; VIANNA, N.; CHAMBERS, J.; RAY, D.; GUERREIROS, J. B.; LEFEBVRE, P.; STERNBERG, L.; MOREIRA, M.; BARROS, L.; ISHIDA, F. Y.; TOHLVER, I.; BELK, E.; KALIF, K.; SCHWALBE, K.; 2002. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *J. Geophys. Res.* 107: D20.

NEWBOLD, T.; OPPENHEIMER, P.; ETARD, A.; WILLIAMS, J. J.; 2020. Tropical and Mediterranean biodiversity is disproportionately sensitive to land-use and climate change. *Nat. Ecol. Evol.* 4: 1630-1638.

OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; 2007. Species-specific drought effects on flower and fruit production in a Mediterranean holm oak forest. *Forestry* 80: 351-357.

OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; 2020. Wood vs. Canopy Allocation of Aboveground Net Primary Productivity in a Mediterranean Forest during 21 Years of Experimental Rainfall Exclusion. *For.* 11: 1094.

PARK, Y. J.; KWON, D. Y.; KOO, S. Y.; TRUONG, T. Q.; HONG, S.-C.; CHOI, J.; MOON, J.; KIM, S. M.; 2023. Identification of drought-responsive phenolic compounds and their biosynthetic regulation under drought stress in *Ligularia fischeri*. *Front. Plant Sci.* 14: 1140509.

PEÑUELAS, J.; SARDANS, J.; FILELLA, I.; ESTIARTE, M.; LLUSIÀ, J.; OGAYA, R.; CARNICER, J.; BARTRONS, M.; RIVAS-UBACH, A.; GRAU, O.; PEGUERO, G.; MARGALEF, O.; PLA-RABÉS, S.; STEFANESCU, C.; ASENSIO, D.; PREECE, C.; LIU, L.; VERGER, A.; BARBETA, A.; ... TERRADAS, J.; 2017. Impacts of Global Change on Mediterranean Forests and Their Services. *For.* 8: 463.

PEÑUELAS, J.; SARDANS, J.; FILELLA, I.; ESTIARTE, M.; LLUSIÀ, J.; OGAYA, R.; CARNICER, J.; BARTRONS, M.; RIVAS-UBACH, A.; GRAU, O.; PEGUERO, G.; MARGALEF, O.; PLA-RABÉS, S.; STEFANESCU, C.; ASENSIO, D.; PREECE, C.; LIU, L.; VERGER, A.; RICO, L.; ... TERRADAS, J.; 2018. Assessment of the impacts of climate change on Mediterranean terrestrial ecosystems based on data from field



experiments and long-term monitored field gradients in Catalonia. *Environ. Exp. Bot.* 152: 49-59.

ROMERO, M. A.; SÁNCHEZ, J. E.; JIMÉNEZ, J. J.; BELBAHRI, L.; TRAPERO, A.; LEFORT, F.; SÁNCHEZ, M. E.; 2007. New *Pythium* Taxa Causing Root Rot on Mediterranean *Quercus* Species in South-west Spain and Portugal. *J. Phytopathol.* 155: 289-295.

ROSAS, T.; GALIANO, L.; OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2013. Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. *Front. Plant Sci.* 4: 388-393.

SALGUERO-GÓMEZ, R.; SIEWERT, W.; CASPER, B. B.; TIELBÖRGER, K.; 2012. A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 367: 1606.

SALMINEN, J.-P.; ROSLIN, T.; KARONEN, M.; SINKKONEN, J.; PIHLAJA, K.; PULKKINEN, P.; 2004. Seasonal Variation in the Content of Hydrolyzable Tannins, Flavonoid Glycosides, and Proanthocyanidins in Oak Leaves. *J. Chem. Ecol.* 30: 1693-1711.

SAMPEDRO, L.; MOREIRA, X.; ZAS, R.; 2011. Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability: Costs of constitutive and induced pine tree defences. *J. Ecol.* 99: 818-827.

SANCHEZ-HUMANES, B.; ESPELTA, J. M.; 2011. Increased drought reduces acorn production in *Quercus ilex* coppices: Thinning mitigates this effect but only in the short term. *Forestry* 84: 73-82.

SANTINI, A.; GHELARDINI, L.; PACE, C.; DESPREZ-LOUSTAU, M. L.; CAPRETTI, P.; CHANDELIER, A.; CECH, T.; CHIRA, D.; DIAMANDIS, S.; GAITNIEKIS, T.; HANTULA, J.; HOLDENRIEDER, O.; JANKOVSKY, L.; JUNG, T.; JURC, D.; KIRISITS, T.; KUNCA, A.; LYGIS, V.; MALECKA, M.; ... STENLID, J.; 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytol.* 197: 238-250.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W.; 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9: 671-675.

SERRANO, M. S.; PÉREZ, F. J.; GÓMEZ-APARICIO, L.; 2021. Disentangling the interactive effects of climate change and *Phytophthora cinnamomi* on coexisting Mediterranean tree species. *Agric. For. Meteorol.* 298-299: 108295.

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. For. Meteorol.* 322: 109002.

SERRANO, M. S.; VILLA-SANABRIA, E.; HOMET, P.; GUTIÉRREZ, E.; GÓMEZ-APARICIO, L.; 2024. Impact of a drier climate on the exotic pathogen *Phytophthora cinnamomi* in Mediterranean forests differing in soil properties and species composition. *For. Ecol. Manag.* 556: 121721.

SIGNORI-MÜLLER, C.; OLIVEIRA, R. S.; BARROS, F. DE V.; TAVARES, J. V.; GILPIN, M.; DINIZ, F. C.; ZEVALLOS, M. J. M.; YUPAYCCANA, C. A. S.; ACOSTA, M.; BACCA, J.; CHINO, R. S. C.; CUELLAR, G. M. A.; CUMAPA, E. R. M.; MARTINEZ, F.; MULLISACA, F. M. P.; NINA, A.; SANCHEZ, J. M. B.; DA SILVA, L. F.; TELLO, L.; GALBRAITH, D.; 2021. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nat. Commun.* 12: 2310.



SPERLICH, D.; BARBETA, A.; OGAYA, R.; SABATÉ, S.; PEÑUELAS, J.; 2015. Balance between carbon gain and loss under long-term drought: Impacts on foliar respiration and photosynthesis in *Quercus ilex* L. *J. Exp. Bot.* 67: 821-833.

STOCKER, T. F.; QUI, D.; PLATTNER, K. G.; TIGNOR, M.; ALLEN, S. K.; BOSCHUNG, J.; NAUELS, A.; XIA, Y.; BEX, V.; MIDGLEY, P. M.; 2013. *Climate change: The physical science basis: Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge Univ. Press.

VARELA, M. C.; ARSLAN, I.; REGINATO, M. A.; CENZANO, A. M.; LUNA, M. V.; 2016. Phenolic compounds as indicators of drought resistance in shrubs from Patagonian shrublands (Argentina). *Plant Physiol. Biochem.* 104: 81-91.

WEBER, R.; GESSLER, A.; HOCH, G.; 2019. High carbon storage in carbon-limited trees. *New Phytol.* 222: 171-182.

ZVEREVA, E. L.; KOZLOV, M. V.; 2014. Effects of herbivory on leaf life span in woody plants: A meta-analysis. *J. Ecol.* 102: 873-881.