2025 GIJÓN | 16·20 JUNIO

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1574

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

Organiza

Entendiendo la importancia de la diversidad vegetal y edáfica en los procesos de decaimiento de *Quercus*

GÓMEZ APARICIO, L. (1), GIL MARTÍNEZ, M. (2), ZAMORA BALLESTEROS, C. (3), CAPOTE, N. (4), GALLEGO TÉVAR, B. (1,5), GUTIÉRREZ GONZÁLEZ, E. (1), ALBA GUTIÉRREZ, M. (1), HERRADOR ESQUINAS, M.B. (6), MELCHIORE, G. (1), MARTÍNEZ-MUÑOZ, M. (1), GAYTÁN, A. (1) y PÉREZ RAMOS, I.M. (1)

(1) Dpto. Biogeoquímica, Ecología Vegetal y Microbiana. Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC.
(2) Dpto. MIneralogía, Cristalografía y Química Agrícola, Universidad de Sevilla.
(3) Grupo de Genética Forestal, Universidad de Friburgo, Alemania.
(4) IFAPA Las Torres, Sevilla.
(5) Dpto. Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla.
(6) Herbario, Universidad de Sevilla.

Resumen

La biodiversidad arbórea juega un importante papel en el mantenimiento de sistemas forestales sanos, estables y productivos. Sin embargo, se sabe muy poco sobre la relevancia de la diversidad de otros grupos de organismos en la salud forestal. El decaimiento arbóreo es un problema de máxima relevancia ecológica y económica en las dehesas ibéricas, amenazadas por el cambio climático y los patógenos exóticos (*Phytophthora cinnamomi* Rands.). En esta comunicación, se presentarán los resultados de un proyecto en el que se analizó el papel de la diversidad de matorral y del microbioma edáfico (hongos, bacterias y *Phytophthora*) en la salud de las dehesas de Andalucía. Para ello, se muestrearon 480 encinas (*Quercus rotundifolia*) en 28 dehesas invadidas por *P. cinnamomi* con contrastadas características de defoliación, composición del sotobosque, y propiedades edafo-climáticas. Encontramos que la salud de las encinas (en términos de defoliación) no estuvo necesariamente ligada a altos niveles de riqueza de matorral o de microorganismos edáficos. Sin embargo, la composición de dichas comunidades jugó un papel clave, identificándose especies y grupos funcionales (ej. matorrales del género Lamiaceae, bacterias del filo Actinobacteria, hongos del género *Trichoderma*) que podrían ser promovidos para favorecer la salud arbórea a través de mecanismos de dilución de patógenos, compartición de ectomicorrizas y biocontrol por microorganismos.

Palabras clave

Decaimiento forestal, patógenos exóticos, microbioma edáfico.

1. Introducción

En las últimas dos décadas, múltiples estudios han puesto de manifiesto que la biodiversidad juega un papel fundamental en el mantenimiento de ecosistemas estables y productivos (BALVANERA ET AL. 2006, CARDINALE ET AL. 2006). Así, los sistemas forestales con alto número de especies leñosas coexistentes son generalmente sistemas con mayor productividad primaria (PAQUETTE & MESSIER 2011, LIANG ET AL. 2016), y mayor resistencia a perturbaciones abióticas y bióticas (PRETZSCH ET AL. 2013, JACTEL ET AL. 2017) que los sistemas menos diversos. Los mecanismos subyacentes a los efectos positivos de la biodiversidad vegetal sobre el

funcionamiento ecosistémico se han centrado tradicionalmente en el uso de recursos (LOREAU & HECTOR 2001, MORIN ET AL. 2011). Sin embargo, más recientemente se ha sugerido que el papel positivo de la biodiversidad podría estar mediado no sólo por efectos de complementariedad en el uso de los recursos del sistema, sino también por sus efectos directos e indirectos sobre los microorganismos patógenos del suelo (MARON ET AL. 2011, SCHNITZER ET AL. 2011, MOMMER ET AL. 2018). Estos trabajos han puesto de manifiesto la necesidad de entender el control de enfermedades como una función del ecosistema que merece ser analizada en el marco de los estudios de diversidad-función.

Si bien los beneficios de la diversidad vegetal para el control de patógenos edáficos están poco explorados en sistemas naturales o semi-naturales, estos poseen una larga historia de estudio en agricultura (MUNDT 2002). Se ha propuesto que el principal mecanismo directo subyacente al efecto positivo de la diversidad vegetal en el control de enfermedades es el efecto de dilución que se produce cuando especies susceptibles a un determinado patógeno crecen junto a especies resistentes, dificultando la capacidad del patógeno de acceder e infectar las raíces de su hospedador. Sin embargo, algunos estudios han encontrado el patrón contrario, con incrementos de la diversidad vegetal causando mayores daños por enfermedad debido a mecanismos de compartición de patógenos (KEESING & OSTFELD 2021). Esto ayudaría a explicar el por qué una mayor diversidad no siempre se corresponde con una disminución de los daños por enfermedad en comunidades vegetales.

Estudios recientes han puesto de manifiesto que la diversidad microbiana también puede jugar un papel relevante en el desarrollo de enfermedades de plantas, pues suelos con alta diversidad microbiana parecen presentar una mayor resistencia a la invasión por nuevos microbios patógenos que suelos con baja diversidad (VAN ELSAS ET AL. 2012). La composición de la comunidad microbiana puede jugar también un papel clave en el control de enfermedades. Estudios realizados en sistemas agrícolas han puesto de manifiesto el papel beneficioso de grupos concretos de microorganismos rizosféricos, particularmente de bacterias pertenecientes a los filos Proteobacterias, Actinobacterias y Firmicutes, así como de hongos imperfectos antiguamente denominados Deuteromycetes (*Trichoderma*, *Gliocladium*, *Penicillium*) (MAZZOLA 2004, RAAIJMAKERS ET AL. 2009, MENDES ET AL. 2011). Otro grupo de organismos con un reconocido papel protector frente a patógenos son los hongos micorrícicos (WHIPPS 2004, POZO & AZCÓN-AGUILAR 2007, SIKES ET AL. 2009). Los mutualismos con hongos micorrícicos mejoran el estado nutricional de las plantas y su capacidad de compensar los tejidos dañados, inducen la activación de los mecanismos de defensa, y en el caso de las ectomicorrizas protegen físicamente la raíz frente a la entrada de patógenos mediante la red de Harting (MARX 1972). Sin embargo, la mayoría de los trabajos que han relacionado la diversidad y composición del microbioma edáfico y radical con la salud de las plantas han sido realizado en condiciones controladas de laboratorio o invernadero, conociéndose muy poco sobre su relación con el desarrollo de la enfermedad en sistemas naturales y semi-naturales.

En las últimas décadas, bosques de todo el mundo están viendo incrementadas alarmantemente las tasas de mortalidad de árboles adultos debido a diversos factores de cambio global como la aridificación del clima o el ataque por plagas y patógenos exóticos (TRUMBORE ET AL. 2015, MCDOWELL ET AL. 2020). Uno de los géneros de plantas más castigado por procesos de decaimiento y mortalidad es el género *Quercus* (JUNG ET AL. 2000, RIZZO & GARBELOTTO 2003, NAGLE ET AL.

2010). En la Península Ibérica en concreto, el fenómeno de decaimiento de los *Quercus* se viene observando especialmente desde los años 80, afectando fundamentalmente a encinas (*Quercus rotundifolia* Lam. = *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* Desf.) y alcornoques (*Quercus suber* L.) en Andalucía occidental, Extremadura y sur de Portugal. A principios de los años 90 el agresivo patógeno exótico *Phytophthora cinnamomi* fue aislado por primera vez en dehesas y bosques de encinas y alcornoques del centro y sur peninsular (BRASIER 1992, 1996). Desde entonces, *P. cinnamomi* y la enfermedad que produce (podredumbre radical) es considerado el principal factor causante de su decaimiento y muerte, en interacción con factores climáticos y de manejo (CAMILO-ALVES ET AL. 2013, SENA ET AL. 2018). La mortalidad de encinas y alcornoques es un problema de gran relevancia económica y ecológica, pues son las especies arbóreas dominantes de las dehesas, el principal sistema agrosilvopastoral de la Península Ibérica. Sin embargo, apenas se conoce la relación del decaimiento de los *Quercus* con la diversidad vegetal y microbiana de los sistemas que ocupan.

2. Objetivos

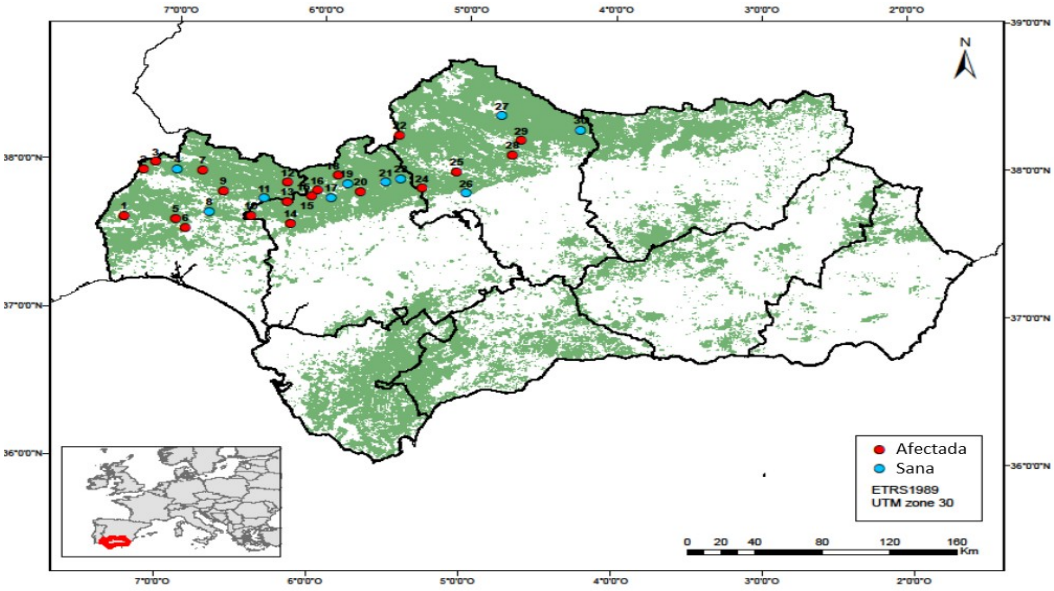
El objetivo general de este estudio es entender el papel que juega la biodiversidad vegetal y edáfica en la salud de las dehesas de Andalucía, y en concreto en la enfermedad de podredumbre radical causada por el patógeno exótico *Phytophthora cinnamomi*, utilizando la encina (*Quercus rotundifolia*) como especie focal por ser la especie arbórea más abundante en los sistemas de dehesa. Partimos de la hipótesis de que de la diversidad vegetal y microbiana debe proteger a la encina frente al desarrollo de la enfermedad, y que dicho patrón ha de cumplirse tanto a escalas regionales como locales. Así, a escala regional esperamos encontrar menor frecuencia de *P. cinnamomi* en dehesas con alta diversidad vegetal y/o microbiana. A escala local, esperamos encontrar un menor desarrollo de la enfermedad en árboles con alta diversidad de matorral en su vecindad y/o alta diversidad microbiana en su rizosfera y raíz. Por otro lado, esperamos encontrar una relación positiva entre la salud arbórea y ciertas especies o grupos funcionales de plantas o microorganismos, los cuales podrían estar actuando como protectores frente al desarrollo de la enfermedad.

3. Metodología

3.1 Área de estudio

Durante la primavera de 2021 se realizó un muestreo extensivo de la diversidad vegetal y edáfica en 30 dehesas de *Quercus rotundifolia* de Andalucía Occidental (Huelva, Sevilla, Córdoba) cubriendo un gradiente de diversidad vegetal y síntomas de enfermedad (Figura 1). De las 30 dehesas, 20 se consideraron dehesas afectadas por síntomas compatibles con la podredumbre radical (defoliación, puntisecado y mortalidad), mientras que las 10 restantes se consideraron dehesas sanas por no presentar el arbolado síntomas de la enfermedad. Las dehesas afectadas fueron elegidas entre las dehesas previamente muestreadas por el Equipo de Diagnóstico de la Seca de la Junta de Andalucía, con el cual se colaboró estrechamente en el proceso de selección. En las 20 dehesas afectadas se seleccionaron 10 árboles con síntomas de defoliación y puntisecado y otros 10 árboles aparentemente sanos, mientras que en las dehesas sanas se seleccionaron sólo 10 árboles sanos (por no existir árboles sintomáticos). En total se seleccionaron 500 árboles, para cada uno

de los cuales se estimó visualmente y mediante foto hemisférica el porcentaje de defoliación de su copa como indicador de estado de salud.



3.2 Muestreo de diversidad vegetal

Se realizó un muestreo de la diversidad de especies leñosas en el vecindario de cada uno de los 500 árboles seleccionados, definiendo el vecindario como un círculo de radio 5 m con centro en el árbol, para así considerar solo los matorrales en estrecha interacción con el árbol. Dentro de cada vecindario, se estimó visualmente la presencia y cobertura de cada especie de matorral, datos que se usaron para calcular dos índices taxonómicos de diversidad: riqueza y el índice de Shannon-Wiener (SW) (SHANNON 1948). De cada especie de matorral, se seleccionaron tres individuos para medir la altura y recolectar muestras de hojas, que fueron llevadas al laboratorio para calcular el área foliar promedio (LA), el área foliar específica (SLA) y el contenido de materia seca de las hojas (LDMC). Los valores de altura, LA, SLA y LDMC se usaron para calcular 4 índices de diversidad funcional: diversidad funcional (FDiv), uniformidad funcional (FEve), riqueza funcional (FRich) y entropía cuadrática de Rao (RaoQ) (MASON ET AL. 2005, BOTTA-DUKÁT 2005). Los índices de diversidad funcional se calcularon utilizando el paquete *FD* de R (LALIBERTÉ & LEGENDRE 2010).

3.3 Muestreo de diversidad microbiana en suelo y raíces

En cada uno de los 500 árboles se tomaron muestras de suelo y raíces finas para la caracterización del microbioma edáfico y radical. En concreto, se extrajo el ADN de 500 mg de suelo y de 500 mg de raíz de cada árbol (1000 muestras en total). En cada una de ellas, se cuantificó la cantidad de bacterias, hongos y especies del género *Phytophthora* mediante qPCR, y se caracterizó la diversidad y composición de los tres grupos mediante metabarcoding (Illumina MiSeq). Además, en una submuestra de los suelos (n = 150), se cuantificó de la abundancia de colonias de *P. cinnamomi* (ufc/g) mediante el método de extensión de suelo (ROMERO ET AL. 2007). En la misma submuestra de raíces se cuantificó el grado de colonización por ectomicorrizas siguiendo el método del intercepto (BRUNDETT ET AL. 1996).

3.4 Análisis estadísticos

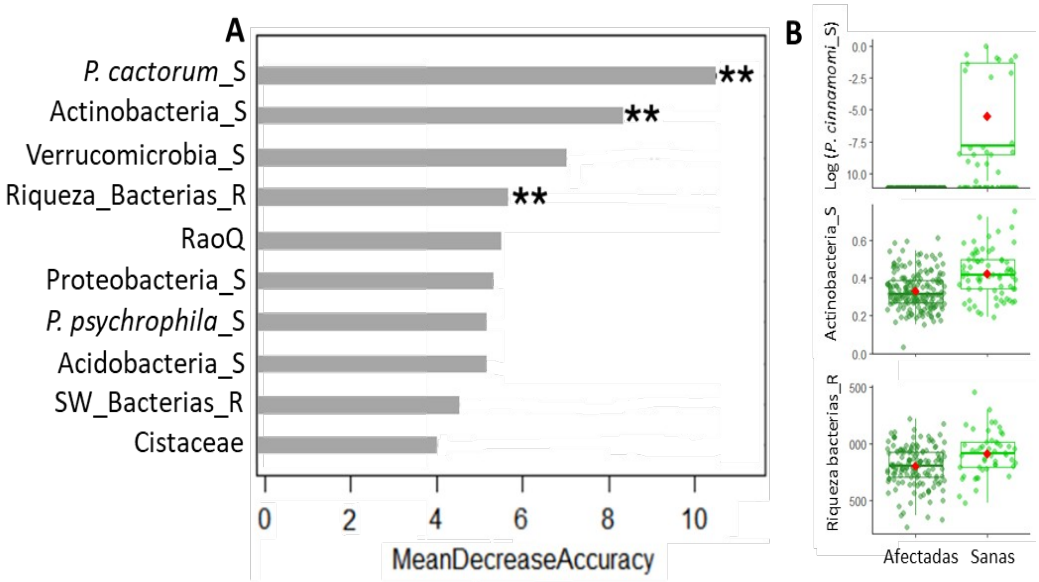
Se utilizó la técnica de machine learning *"random forests"* para explorar la relación entre la salud del arbolado y las características de la comunidad vegetal y microbiana. *Random forests* es un algoritmo de *bagging* o *bootstrap aggregation* que utiliza múltiples árboles de clasificación o regresión (según la naturaleza categórica o continua de la variable analizada) a partir de submuestras aleatorias de los datos. Estos árboles actúan como un comité para decidir cuáles son las variables más predictivas, evaluando su importancia según aumente el error del modelo al ser permutadas aleatoriamente (BREIMAN 2001). Los *random forests* fueron ajustados a dos escalas espaciales: uno a escala regional (comparando dehesas sanas vs. afectadas) para determinar las principales variables relacionadas con la diferente expresión de la enfermedad entre sitios, y uno a escala local (considerando sólo las dehesas afectadas) para determinar las principales variables relacionadas con diferencias entre árboles en la expresión de la enfermedad. A cada escala espacial se ajustaron dos modelos: uno con variable dependiente categórica (dehesa sana vs. afectada, árbol asintomático vs. sintomático) y otro con variable dependiente continua (% de colonización por ectomicorrizas en las raíces). Nuestros modelos utilizaron un total de 51 variables predictoras: 9 descriptivas de la comunidad de matorral, 21 descriptivas del microbioma edáfico, y 21 descriptivas del microbioma radical. Las variables descriptivas de la comunidad de matorral fueron: riqueza, SW, FDiv, FEve, FRich, RaoQ, y cobertura de las principales familias (Cistaceae, Lamiacaeae, Fabaceae). Las variables descriptivas del microbioma edáfico fueron: riqueza de hongos, bacterias y *Phytophthora*, SW de hongos, bacterias y *Phytophthora*, abundancia relativa de los filos dominantes de bacterias (Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Firmicutes, Verrucomicrobia, Chroloflexi), abundancia relativa de los filos dominantes de hongos (Ascomicetos, Basidiomicetos), abundancia relativa de grupos funcionales dominantes de hongos (ectomicorrizas, patógenos de plantas, saprófitos y micoparásitos, asignados usando la base de datos FungalTraits), y abundancia relativa de las especies dominantes de *Phytophthora* (*P. quercina,* P. *psychrophila*, *P. cinnamomi* y *P. cactorum*). Las variables descriptivas del microbioma de la raíz fueron las mismas utilizadas para la descripción del microbioma edáfico. La importancia relativa de las distintas variables predictoras en los *random forests* fue determinada calculando el *Mean Decrease Accuracy* (para variables categóricas) y el %IncMSE (para variables continuas). Los *random forests* fueron implementados en el paquete *randomForest* de R (LIAW & WIENER 2002).

Dado que los *random forests* no proporcionan información sobre el signo del efecto (positivo o negativo) de las variables predictoras, ni de su significación estadística, se ajustaron GLMM (Generalized Linear Mixed Models) para las principales variables seleccionadas por los *random forests*. En todos los modelos se incluyó el sitio como factor *random* y se utilizó la distribución de errores más adecuada en cada caso (gaussiana para variables continuas, binomial negativa para conteos, y beta para variables acotadas entre 0 y 1). Los GLMM fueron ajustados utilizando el paquete glmmTMB de R (BROOKS ET AL. 2017). Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R v4.4.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2024).

4. Resultados

4.1 Escala regional: dehesas sanas vs. afectadas

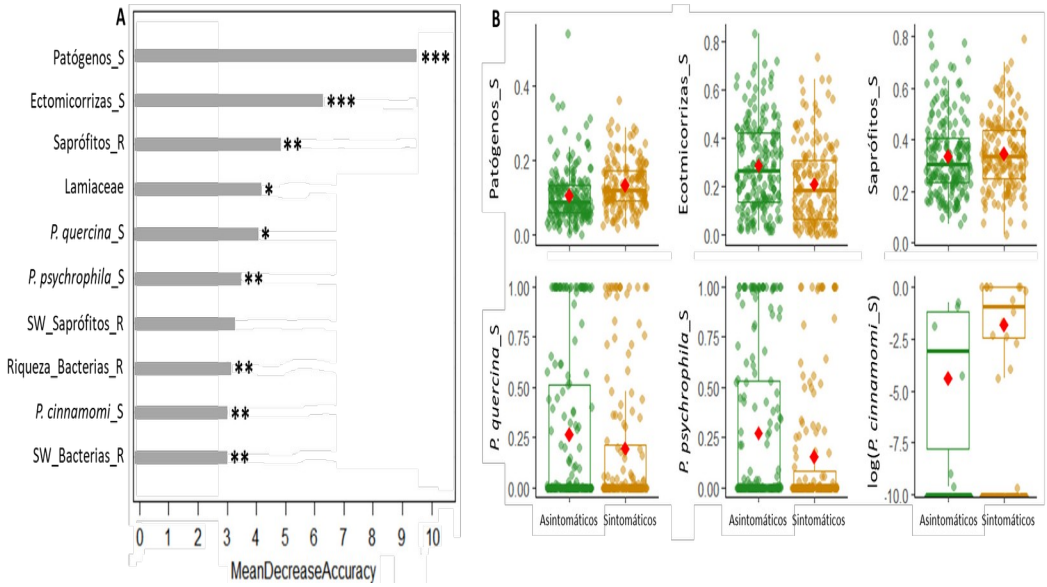
El patógeno *Phytopthora cinnamomi* fue detectado en el suelo de las 20 dehesas afectadas y en 8 de las 10 dehesas aparentemente sanas. Las dos dehesas sin presencia de *P. cinnamomi* fueron excluidas de los análisis estadísticos, por considerar que representan una casuística diferente al resto de las dehesas analizadas, al no estar invadidas por el patógeno. Los resultados del modelo *random forest* mostraron que las principales variables clasificatorias de las dehesas en sanas vs. afectadas son las relacionadas con la comunidad microbiana del suelo y la raíz, particularmente *Phytophthora* y bacterias (Figura 2A). Así, en los suelos de las fincas sanas se detectó una mayor abundancia del pátogeno exótico *P. cactorum*, así como una mayor abundancia y diversidad de bacterias, particularmente del filo Actinobacteria (Figura 2B). Dos variables descriptoras de la vegetación (RaoQ y cobertura de Cistaceae) fueron incluidas dentro del top 10 de las variables clasificatorias, si bien las diferencias entre los dos tipos de dehesas no llegaron a ser significativas ($p>0.05$, GLMM). Ninguna de las variables de la comunidad fúngica fue incluida dentro del grupo de principales variables predictoras del estado de salud de la dehesa. Por otro lado, el principal descriptor del % de colonización por ectomicorrizas en las raíces de las encinas fue la diversidad de matorral en su vecindad, pero la relación no llegó a ser significativa ($p>0.05$, GLMM), posiblemente porque el porcentaje de colonización fue en la mayoría de los casos alto (en torno al 40%).



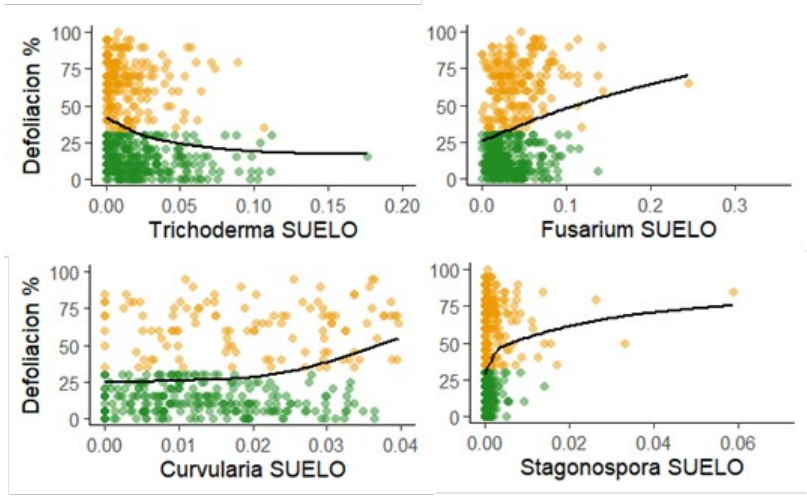
4.2 Escala local: árboles sintomáticos vs. asintomáticos

Dentro de las dehesas afectadas, *P. cinnamomi* fue aislado en un porcentaje similar de árboles asintomáticos (56%) y sintomáticos (60%). El análisis combinado de *random forests* y GLMM indicó que las principales variables clasificatorias de los árboles como sintomáticos o asintomáticos son las relacionadas con la composición de la comunidad fúngica y de fitóftoras del suelo (Figura 3A). Ninguno de los índices de diversidad calculados (ni para la comunidad vegetal ni para la comunidad microbiana) fueron seleccionados como principales variables clasificatorias. Los árboles asintomáticos se caracterizaron por una mayor

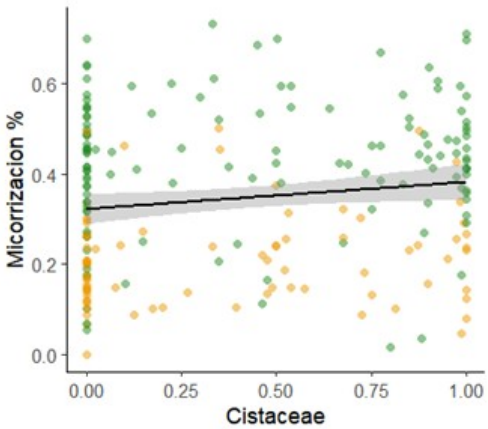
abundancia relativa de hongos micorrícicos en el suelo, así como por una menor abundancia de hongos patógenos y saprófitos (Figura 3B). Los árboles asintomáticos presentaron también una mayor abundancia relativa de fitóftoras nativas (*P. quercina* y *P. psychrophila*) en sus suelos que los árboles sintomáticos, los cuales presentaron mayor abundancia relativa de la especie exótica *P. cinnamomi* (Figura 4).



Dada la relevancia de la comunidad fúngica en la clasificación de los árboles como asintomáticos o sintomáticos, se decidió ajustar un nuevo *random forest* para seleccionar los principales géneros fúngicos predictores de la defoliación. Se encontró que la defoliación disminuyó al aumentar la abundancia relativa en el suelo del género *Trichoderma* (micoparásitos), y aumentó al hacerlo la abundancia relativa de los géneros patógenos *Fusarium*, *Curvularia* y *Stagnospora* (Figura 4).



En cuanto al porcentaje de colonización de las raíces de encina por ectomicorrizas, la principal variable seleccionada por el *random forest* fue el porcentaje de cobertura de Cistacea*e* en la vecindad del arbolado (Figura 5).



5. Discusión

5.1 Relación entre diversidad-decaimiento a escala regional

Los resultados obtenidos demuestran que el patógeno *P. cinnamomi* se encuentra ampliamente distribuido por las dehesas de *Q. rotundifolia* de Andalucía occidental, apareciendo no sólo en dehesas con claros síntomas de defoliación y puntisecado, sino también en dehesas aparentemente sanas. La comparación de las características de las comunidades bióticas de ambos grupos de dehesas sugiere que dichas dehesas no difieren substancialmente en la abundancia, diversidad, y composición de sus comunidades de matorral. De hecho, en ambos grupos de dehesas la cobertura media del suelo por matorral fue de aprox. 20%, con clara dominancia de las Cistaceae (40% de la cobertura), seguidas de las Lamiaceae (10%) y las Fabaceae (6%). Por tanto, nuestros resultados no apoyan la hipótesis de que la abundancia de sotobosque actúe como protector frente a la entrada del patógeno exótico en el sistema.

Sin embargo, sí que se encontraron diferencias en la comunidad microbiana del suelo entre dehesas sanas y afectadas, particularmente de bacterias. Las dehesas invadidas por *P. cinnamomi*, pero que se mantienen asintomáticas, presentaron suelos con comunidades de bacterias más diversas y con mayor abundancia relativa de actinobacterias que las dehesas sintomáticas. Estos resultados están en línea con estudios previos de suelos supresivos de *P. cinnamomi*, realizados en su mayoría en Australia. Dichos estudios han demostrado experimentalmente la capacidad del microbioma edáfico – y en concreto de grupos específicos como las actinobacterias – de limitar el crecimiento y capacidad de infección del patógeno (BROADBENT ET AL. 1971, BROADBENT & BAKER 1974A,B, MARKS & SMITH 1981, HALSALL 1982A,B, YOU ET AL. 1996). Si bien los mecanismos subyacentes son inciertos en la mayoría de los casos, se ha sugerido que el efecto supresor de la comunidad bacteriana podría estar relacionada con una diversidad de habilidades antagonistas, como por ejemplo una alta capacidad de producir antibióticos (como en el caso de las actinobacterias) o la producción de enzimas (celulasas) que degradan las paredes celulares de los oomicetos (EL-TARABILY ET AL. 1996, MCDONALD ET AL. 2007).

Es interesante destacar también que el oomiceto patógeno *Phytophthora cactorum* fue aislado en el 34% de los árboles analizados en las dehesas sanas, mientras que dicho patógeno no apareció nunca en las dehesas afectadas. *Phytophthora cactorum* es considerado de origen exótico, al igual que *P. cinnamomi*

(LA SPADA ET AL. 2022, STRAUS ET AL. 2023). Si bien dicha especie se ha asociado con problemas de decaimiento forestal en bosques de fagáceas de centro y norte Europa (Jung et al. 2018, Redondo et al. 2018), no parece ser particularmente agresiva para los *Quercus* mediterráneos (STRAUS ET AL. 2024). Sin embargo, hasta nuestro conocimiento, no se ha realizado ningún test de patogenicidad que compare ambas especies de *Phytophthora.* Una hipótesis relevante de testar en el futuro es si *Phytophthora cactorum* podría estar ocupando un nicho ecológico en el suelo que, por exclusión competitiva, disminuyera la probabilidad de establecimiento de otras especies de *Phytophthora* exóticas como *P. cinnamomi*.

5.2 Relación diversidad-decaimiento a escala local

Los resultados obtenidos demuestran que el estado de salud de las encinas se encuentra relacionado con las características de su microbioma edáfico y radical, y específicamente con la composición de la comunidad de hongos y *Phytophthora*. Así, los suelos de las encinas asintomáticas se caracterizaron por presentar una mayor abundancia de hongos ectomicorrícicos, así como menor abundancia de patógenos y saprófitos, que los suelos de las encinas sintomáticas. Este resultado concuerda con la mayor colonización por ectomicorrizas medida en las raíces de las encinas asintomáticas, patrón encontrado también en dehesas de Extremadura (CORCOBADO ET AL. 2014, 2015). La abundancia de hongos micorrícicos en el suelo se ha asociado desde antiguo con una disminución del riesgo de infección por *P. cinnamomi* (ROSS & MARX 1972, MALAJCZUK 1979). Entre otros mecanismos, se ha sugerido que los hongos ectomicorrícos podrían actuar de barrera física reduciendo la capacidad de los tubos germinativos de *P. cinnamomi* de penetrar el tejido radical de los hospedadores (Malajczuk 1988). Sin embargo, es necesario explorar de manera experimental en qué medida el bajo nivel de micorrización de los árboles defoliados es causa o consecuencia de la podredumbre radical.

Cuando bajamos de nivel taxonómico dentro de la comunidad fúngica, encontramos que el principal género de hongos asociado a los árboles asintomáticos fue el género *Trichoderma*, conocido por su capacidad de biocontrol de enfermedades de plantas (BENÍTEZ ET AL. 2004, YAO ET AL. 2023). *Trichoderma* actúa mediante diversos mecanismos, como el micoparasitismo, la competencia por nutrientes y espacio, y la producción de compuestos antifúngicos (BENÍTEZ ET AL. 2004). Nuestros resultados sugieren por tanto que la abundancia de dicho género podría jugar un papel relevante en el desarrollo de la enfermedad, en consonancia con estudios previos que también han destacado la posible relevancia de este género en el control de la podredumbre radical de la encina (RUÍZ-GÓMEZ ET AL. 2019, CABRERA-PUERTO ET AL. 2023). Sin embargo, son necesarios más estudios que exploren la diversidad de las especies de *Trichoderma* presentes en las dehesas andaluzas, y cuantifiquen de forma experimental su actividad contra *P. cinnamomi*, de cara a avanzar en su posible uso como biocontrol de la enfermedad.

La composición de la comunidad de *Phytopthoras* también difirió substancialmente entre encinas asintomáticas y sintomáticas. Las dos especies dominantes en la comunidad, *P. psychrophila* y *P. quercina*, fueron aisladas con mayor frecuencia en suelos de árboles asintomáticos. Ambas especies de *Phytophthora* son consideradas endémicas de Europa (JUNG ET AL. 2002), y su patogenicidad es considerablemente menor que la de *P. cinnamomi* (PÉREZ-SIERRA ET AL. 2013, MORA-SALA ET AL. 2019, SEDDAIU ET AL. 2020). Sin embargo, el

patógeno exótico *P. cinnamomi* fue aislado con mayor frecuencia en los árboles sintomáticos, poniendo de manifiesto su importancia en el desarrollo de los síntomas detectados.

En contra de lo esperado, las variables descriptoras de la diversidad de la comunidad del matorral no fueron seleccionadas por nuestros modelos dentro del conjunto de principales predictores del estado de salud de las encinas. Estudios paralelos del grupo han demostrado que la mayoría de las especies del matorral de la dehesa son hospedadoras de *P. cinnamomi*, si bien difieren ampliamente en su calidad como hospedador (datos no publicados). Por tanto, es posible que los efectos de dilución de la enfermedad causada por un patógeno tan generalista como *P. cinnamomi* sean limitados, y sólo funcionen cuando la composición de la comunidad vegetal incluya a las especies de menor calidad hospedadora. Sin embargo, es interesante destacar que la cobertura de *Cistaceae* fue el principal predictor del porcentaje de micorrización de las raíces de encina en las fincas afectadas. Ello sugiere que la composición del matorral si podría estar jugando un papel relevante en la salud de las encinas, aunque de manera indirecta a través de sus efectos sobre los hongos mutualistas. De hecho, el género *Cistus* es de los pocos géneros de matorral de las dehesas que, al igual que las encinas, se asocia principalmente con hongos ectomicorrícicos. El resto de géneros dominantes en las dehesas, y pertenecientes a las familias Lamiaceae (*Lavanda*, *Phlomis*, *Salvia*, *Thymus*) y Fabaceae (*Ulex*, *Genista*, *Cytisus*, *Retama*), forman asociaciones con micorrizas arbusculares. Por tanto, en una situación de decaimiento donde la capacidad de las encinas de invertir carbono en mantener relaciones simbióticas estaría limitada, éstas podrían beneficiarse de la red ectomicorrícica mantenida por la abundante comunidad de Cistaceae.

5. Conclusiones

Nuestros resultados indican que el decaimiento de *Q. rotundifolia* en las dehesas andaluzas está íntimamente ligado a la diversidad y, sobre todo, a la composición del microbioma edáfico. De todas las especies de patógenos del género *Phytophthora* encontradas, la más agresiva y asociada a árboles defoliados fue *P. cinnamomi*, lo que apoya su papel clave en los procesos de decaimiento de la especie. Otros patógenos fúngicos como *Fusarium* parecen jugar también un papel importante en la pérdida de salud del arbolado. Nuestros resultados sugieren que determinados grupos de bacterias (ej. Actinobacteria) y hongos (ej. *Trichoderma*), así como otras especies de *Phytophthora* del suelo, contribuyen a crear suelos supresivos que limitan el desarrollo de la enfermedad. La diversidad del matorral, por el contrario, no parece afectar el desarrollo de los procesos de decaimiento. Sin embargo, la gestión de su composición si podría funcionar como herramienta para frenar el avance de la enfermedad, favoreciendo las especies de menor calidad hospedadora para *P. cinnamomi* (ej. *Retama sphaerocarpa*, *Phlomis purpurea*) y aquellas que contribuyen al mantenimiento de una comunidad de ectomicorrizas diversa y abundante (especies del género *Cistus*). En su conjunto, nuestros resultados demuestran la relevancia de estudiar los procesos de decaimiento de *Quercus* en un marco de interacciones con otras especies vegetales y microbianas coexistentes, de cara a usar la gestión de dichas interacciones como herramientas que contribuyan a mejorar la salud de este importante género.

6. Agradecimientos

Agradecemos al Equipo de Diagnóstico de la Seca de la Junta de Andalucía su inestimable ayuda en la localización de dehesas invadidas por *Phytophthora cinnamomi*. Gracias también por su amabilidad y colaboración a todos los propietarios de las dehesas muestreadas. El buen trabajo de los técnicos Marina Moreno, Monte Vasco, Patricia Nogales, Paula Martín y Carlos Domínguez fue clave para el desarrollo del proyecto. BGT contó con un contrato Talento-Doctores de la Junta de Andalucía, y MGM con la subvención Margarita Salas financiada por el Plan de Recuperación, Transformación y Resiliencia de España y NextGenerationEU. La investigación fue financiada por los proyectos DIVERSIFICA (PY18-777, Junta de Andalucía) y SUMHAL (LIFEWATCH-2019-09-CSIC-4, POPE 2014-2020).

7. Bibliografía

BENÍTEZ, T.; RINCÓN, A.M.: LIMÓN, M.C.; CODÓN, A.C. 2004. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *Int. Microbiol.* 7: 249-260.

BALVANERA, P.; PFISTERER, A. B.; BUCHMANN, N.; HE, J.-S.; NAKASHIZUKA, T.; RAFFAELLI, D.; SCHMID, B.; 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9 1146–1156.

BRASIER, C. M.; 1992. Oak decline in Iberia. *Nature* 360 539.

BRASIER, C. M.; 1996. Phytophthora cinnamomi and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change. *Ann. Sci. For.* 53 347–358.

BREIMAN, L.; 2001. Random Forests. *Mach. Learn.* 45 5–32.

BROADBENT, P.; BAKER, K. F.; 1971. Association of bacteria with spongospora subterranea and its role in the development of powdery scab of potatoes. *Aust. J. Biol. Sci.* 24 925–944.

BROADBENT, P.; BAKER, K. F.; 1974a. Behaviour of *Phytophthora cinnamomi* in soils suppressive and conducive to root rot. *Aust. J. Agric. Res.* 25 121–137.

BROADBENT, P.; BAKER, K. F.; 1974b. A comparison of methods for studying the behaviour of *Phytophthora cinnamomi* in soil. *Aust. J. Agric. Res.* 25 139–145.

BROOKS, M.E.; KRISTENSEN, K.; VAN BENTHEM, K.J.; MAGNUSSON, A.; BERG, C.W.; NIELSEN, A.; SKAUG, H.J.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.M. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9 378–400.

BRUNDETT, M.; BOUGHER, N.; DELL, B.; GROVE, T.; MALAJCZUK, N.; 1996. *Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture*. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR).

CABRERA-PUERTO, R. J.; RUÍZ-GÓMEZ, F. J.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; 2023. Beneficial microorganisms and water stress influence *Quercus ilex* seedlings' response to *Phytophthora cinnamomi* Rands. *Forests* 14 870.

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

CARDINALE, B. J.; SRIVASTAVA, D. S.; DUFFY, J. E.; WRIGHT, J. P.; DOWNING, A. L.;

SANKARAN, M.; JOUSEAU, C.; 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443 989–992.

CORCOBADO, T.; VIVAS, M.; MORENO, G.; SOLLA, A.; 2014. Ectomycorrhizal symbiosis in declining and non-declining *Quercus ilex* trees infected with or free of *Phytophthora cinnamomi*. *For. Ecol. Manag.* 324 72–80.

CORCOBADO, T.; MORENO, G.; AZUL, A. M.; SOLLA, A.; 2015. Seasonal variations of ectomycorrhizal communities in declining *Quercus ilex* forests: Interactions with topography, tree health status, and *Phytophthora cinnamomi* infections. *Forestry* 88 257–266.

EL-TARABILY, K. A.; AL-DOUZI, H. M.; ALOUFI, H. I.; HASSAN, M. M.; 1996. Studies on the effects of *Trichoderma* spp. on the growth of *Phytophthora* spp. *Can. J. Bot.* 74 618–624

HALSALL, D.; 1982a. The occurrence and distribution of *Eucalyptus* root rot caused by *Phytophthora cinnamomi* in Western Australia. *Aust. J. Bot.* 30 11–25.

HALSALL, D.; 1982b. The pathogenicity of *Phytophthora* spp. in relation to *Eucalyptus* root disease. *Aust. J. Bot.* 30 27–37.

JACTEL, H.; DELATTE, A.; LAURENT, F.; 2017. Effects of climate change on forest pests and diseases: impacts and adaptation strategies. *Curr. For. Rep.* 3 223–243.

JUNG, T.; SCHLÖSSEL, C.; BLASCO, M.; 2000. Morphology, molecular analysis, and pathogenicity of *Phytophthora* species infecting *Quercus* spp. *Plant Pathol.* 49 706–718.

JUNG, T.; HANSEN, E.M.; WINTON, L.; OβWALD, W.; DELATOUR, C. 2002. Three new species of *Phytophthora* from European oak forests. *Mycol. Res*. 106: 397-411.

JUNG, T.; PÉREZ-SIERRA, A.; DURÁN, A.; JUNG, M.H.; BALCI, Y.; SCANU, B. 2018. Canker and decline diseases caused by soil- and airborne *Phytophthora* species in forests and woodlands. Persoonia 40: 182–220.

LA SPADA, F.; COCK, P. J. A.; RANDALL, E.; PANE, A.; COOKE, D. E. L.; CACCIOLA, S. O.; 2022. DNA Metabarcoding and Isolation by Baiting Complement Each Other in Revealing *Phytophthora* Diversity in Anthropized and Natural Ecosystems. *J. Fungi* 8 330.

LIAW, A.; WONG, W. K.; 2002. Classification and regression by randomForest. *R News* 2 18–22.

LIANG, J.; ZHANG, J.; WANG, L.; LI, H.; ZHAO, W.; YAN, X.; 2016. Forest dynamics and climate change. *Science* 354 aaf8957.

LOREAU, M.; HECTOR, A.; 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412 72–76.

MALAJCZUK, N.; 1979. Studies on the control of *Phytophthora cinnamomi* in Western Australia. *Plant Pathol.* 28 37–43.

MALAJCZUK, N.; 1988. The role of root rots in *Eucalyptus* decline. *Aust. J. Bot.* 36 213–225.

MARKS, G.; SMITH, I.; 1981. Mycorrhizal symbiosis in *Eucalyptus* species and its relation to root disease. *Aust. J. Bot.* 29 483–495.

MARON, J. L.; HOOPES, M. F.; 2011. Effects of invasive species on the relationships between biodiversity and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 14 36–41.

MARX, D. H.; 1972. The role of ectomycorrhizae in the ecology of forest ecosystems. *Annu. Rev. Phytopathol.* 10 429–454.

MAZZOLA, M.; 2004. Management of soilborne diseases in vineyards. *Annu. Rev. Phytopathol.* 42 35–59.

MCDONALD, V.; ABREU, R.; BIANCHI, L.; 2007. Soil health and sustainable agriculture. *Plant Soil* 2007 17–28.

MCDOWELL, N. G.; ALLEN, C. D.; ANDERSON-TEIXEIRA, K.; AUKEMA, B. H.; BOND-LAMBERTY, B.; CHINI, L.; CLARK, J. S.; DIETZE, M.; GROSSIORD, C.; HANBURY-BROWN, A.; HURTT, G. C.; JACKSON, R. B.; JOHNSON, D. J.; KUEPPERS, L.; LICHSTEIN, J. W.; OGLE, K.; POULTER, B.; PUGH, T. A. M.; SEIDL, R.; TURNER, M. G.; URIARTE, M.; WALKER, A. P.; XU, C.; 2020. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science* 368 9463.

MENDES, R.; WIEMANN, M.; DA COSTA, M. R.; FERREIRA, J.; BARBOSA, A.; LIMA, M.; BASTOS, J.; KIM, S.; GOMES, L.; ALVES, A.; 2011. Deciphering the microbial landscape of the human microbiome. *Science* 332 1097–1100.

MOMMER, L.; NIEMANN, P.; THIJS, J.; VAN DER HEIDEN, M.; BONGERS, F.; GOEDEN, D.; VAN DUYNHOVEN, W.; 2018. Plant root interactions: A global perspective. *New Phytol.* 542–553.

MORA-SALA, B.; ABAD-CAMPOS, P.; BERBEGAL, M.; 2019. Response of *Quercus ilex* seedlings to *Phytophthora* spp. root infection in a soil infestation test. *Eur. J. Plant Pathol.* 154 215–225.

MORIN, X.; BARTOLOMÉ, F.; PÉREZ-RODRIGUEZ, J.; HURTT, G.; MANDAL, S.; LUDWIG, F.; LIZARDI, F.; SAUER, T.; 2011. Climate change and biodiversity: Observed trends and projections. *Ecol. Lett.* 14 1211–1219.

MUNDT, C. C.; 2002. Disease resistance management strategies. *Annu. Rev. Phytopathol.* 40 381–410.

KEESING, F.; OSTFELD, R. S.; 2021. Impacts of biodiversity and ecosystem functioning. *Science* 372 380–381.

PAQUETTE, A.; MESSIER, C.; 2011. The role of biodiversity in ecosystem functioning and services. *Global Ecol. Biogeogr.* 20 170–180.

PÉREZ-SIERRA, A.; LÓPEZ-GARCÍA, C.; LEÓN, M.; GARCÍA-JIMÉNEZ, J.; ABAD-CAMPOS, P.; JUNG, T.; 2013. Previously unrecorded low-temperature *Phytophthora* species associated with *Quercus* decline in a Mediterranean forest in eastern Spain. *Forest Pathol.* 43 331–339.

POZO, M. J.; AZCÓN-AGUILAR, C.; 2007. Plant mycorrhizae and their effects on plant health. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10 393–398.

PRETZSCH, H.; BIEDERMANN, R.; CADOT, A.; CHIANG, H.; CHIN, A.; FISCHER, H.; GIERTH, L.; HARTMANN, H.; KOTZEK, S.; MAERZ, F.; MITTAL, A.; WEINMANN, K.; 2013. Functional diversity and ecosystem services. *Plant Biol.* 15 483–495.

RAAIJMAKERS, J. M.; VAN DER LEE, T. A. J.; DE PATER, M.; MULDER, P.; FISCHER, E.; WILHELM, H.; 2009. Microbial communities and their role in plant health. *Plant Soil* 321 341–361.

REDONDO, M. A.; BOBERG, J.; STENLID, J.; OLIVA, J.; 2018. Functional traits associated with the establishment of introduced *Phytophthora* spp. in Swedish forests. *J. Appl. Ecol.* 55 1538–1552.

RIZZO, D. M.; GARBELOTTO, M.; 2003. *Phytophthora* as an agent of forest disease. *Front. Ecol. Environ.* 1 197–204.

ROMERO, M.; CAETANO, P.; FERREIRA, J.; TRAPERO, A.; 2007. New *Pythium* taxa causing root rot on Mediterranean *Quercus* species in south-west Spain and Portugal. *J. Phytopathol.* 155: 289–295.

ROSS, W.; MARX, D. H.; 1972. Mycorrhizal infection in forest ecology. *Annu. Rev. Phytopathol.* 10 341–362.

RUÍZ-GÓMEZ, F. J.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; PÉREZ-DE-LUQUE, A.; OßWALD, W.; VANNINI, A.; MORALES-RODRÍGUEZ, C.; 2019. Assessment of functional and structural changes of soil fungal and oomycete communities in holm oak declined dehesas through metabarcoding analysis. *Sci. Rep.* 9 5315.

SCHNITZER, S. A.; RUIZ-BLANCO, L. R.; HE, Y.; LIU, Z.; CHEN, X.; ZHANG, Q.; LI, X.; GUO, X.; WANG, J.; 2011. Soil biodiversity and ecosystem functions in ecosystems. *Ecology* 92 296–303.

SEDDAIU, S.; BRANDANO, A.; RUIU, P. A.; SECHI, C.; SCANU, B.; 2020. An overview of *Phytophthora* species inhabiting declining *Quercus suber* stands in Sardinia (Italy). *Forests* 11 971.

SENA, K.; KOBAYASHI, M.; SHIMIZU, M.; ARIMURA, G.; KATO, M.; NAKAJIMA, T.; 2018. Effects of forest management on biodiversity. *Forest Ecol. Manag.* 409 799–807.

SIKES, B. A.; ADAMS, R. P.; PETERS, R. S.; STANLEY, M. L.; TAYLOR, J. C.; WILLIAMS, T. M.; 2009. The role of species interactions in ecosystems. *J. Ecol.* 97 1274–1280.

ŠTRAUS, D.; CABALLOL, M.; SERRADÓ, F.; OLIVERAS, J.; RAMIS, X.; OLIVA, J.; 2023. Distribution of *Phytophthora* species within recreational chestnut, beech and cork oak forests. *Forest Ecol. Manag.* 529 120674.

TRUMBORE, S.; BRANDO, P.; HARTMANN, H.; BIEDERMANN, R.; CARRERA, J.; CASSIMIR, A.; CHAVEZ, J.; CONRAD, R.; COULSON, T.; CUNNINGHAM, D.; de WEIR, S.; DIETRICH, H.; FAHRIG, L.; FALK, H.; GALLARDO, A.; GOMES, J.; GRASSI, F.; GUTIERREZ, C.; HICKLER, T.; KOH, L. P.; LARSON, R.; LIANG, J.; LOPES, A.; MILLER, S.; O'HARA, B.; RIVERA, M.; ROJAS, P.; SCHMIDT, R.; SEEBER, K.; VASQUEZ, M.; WILKINSON, M.; 2015. Forest health and global change. *Science* 349 6250.

VAN ELSAS, J. D.; et al.; 2012. Microbial diversity in the environment and the global carbon cycle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109 1159–1164.

WHIPPS, J. M.; 2004. Mycorrhizal fungi in plant health. *Can. J. Bot.* 82 1198–1227.

YAO, X.; GUO, H.; ZHANG, K.; ZHAO, M.; RUAN, J.; CHEN, J.; 2023. *Trichoderma* and its role in biological control of plant fungal and nematode diseases. *Front. Microbiol.* 3 14.

YOU, M. P.; et al.; 1996. Soil health and plant nutrition. *Biol. Fertil. Soils* 22 237–242.