

Comprender cómo se defienden los árboles: primer paso para la prevención de plagas y enfermedades

Carla Vázquez-González¹,
Alejandro Solla²,
Luis Sampedro¹ y
Rafael Zas¹

¹ Misión Biológica de Galicia. Consejo superior de Investigaciones Científicas (MBG – CSIC). A Carballeira, 8, Salcedo. 36143, Pontevedra. Spain

² Ingeniería Forestal y del Medio Natural, Instituto de Investigación de la Dehesa (INDEHESA), Universidad de Extremadura. Avenida Virgen del Puerto 2, 10600 Plasencia, España.

El conocimiento de las interacciones árbol-antagonista abarca desde la identificación de los mecanismos defensivos de los árboles hasta las relaciones con otros organismos del ecosistema que puedan condicionar el estado sanitario de las masas forestales. Aquí presentamos los principales avances llevados a cabo por la comunidad científica en el complejo mundo de las interacciones árbol-antagonista, destacando también el conocimiento más reciente generado a partir de estudios en especies anuales, pero poco desarrollado en especies forestales. Para finalizar, hacemos hincapié en cómo estos avances pueden contribuir a desarrollar estrategias de gestión innovadoras y respetuosas con el medio ambiente que permitan incrementar la resistencia de especies leñosas de interés a insectos y patógenos.

MECANISMOS DEFENSIVOS EN PLANTAS Y ÁRBOLES

Las plantas constituyen un alimento base para multitud de organismos. Entre estos, insectos herbívoros y microorganismos patógenos son los que causan mayores daños, disminuyendo la eficacia biológica (*fitness*) de la planta y provocando en ocasiones su muerte. A lo largo de su historia evolutiva, las plantas han desarrollado múltiples estrategias y mecanismos defensivos para hacer frente a los daños causados por esta amplia y diversa comunidad de organismos antagonistas (1, 2).

A grandes rasgos, existen dos ti-

pos de estrategias defensivas en plantas: Las estrategias de tolerancia y las estrategias de resistencia (2, 3). Las estrategias de tolerancia son aquellas que se basan en compensar o minimizar el impacto negativo que los organismos antagonistas causan sobre el *fitness* de las plantas, sin mayores efectos directos sobre sus atacantes. Las estrategias de resistencia, por su parte, buscan reducir el daño, y por lo tanto tienen un efecto negativo sobre el *fitness* del organismo antagonista. En las últimas décadas se ha generado un enorme conocimiento sobre los mecanismos de resistencia en plantas, y se han identificado numerosos

caracteres defensivos que afectan negativamente a patógenos y herbívoros (4, 5). Se incluyen aquí las defensas mecánicas, que actúan como barreras físicas, dificultando la entrada de organismos invasores o reduciendo la palatabilidad de los tejidos (p. ej., espinas, tricomas, hojas endurecidas, peridermis), y las defensas químicas o metabolitos secundarios que actúan como tóxicos o repelentes (p. ej., fitoanticipinas, terpenos, látex, compuestos fenólicos, alcaloides, ligninas). Además de estos mecanismos defensivos que actúan de forma directa sobre el organismo agresor, las plantas también han desarrollado estrategias de defensa indirecta, en las que entran en juego otros organismos del ecosistema. Mediante la proporción de alimento, cobijo o información sobre la presencia de herbívoros (p. ej., a través de compuestos volátiles, agallas, domatia, néctar extrafloral), las plantas atraen a depredadores o parasitoides de estos, disminuyendo el daño causado por herbívoros (6).

La producción de defensas en plantas no es constante en el tiempo, sino que se regula en función del riesgo biótico al que las plantas están sometidas. Así, la producción de defensas puede incrementar de forma drástica en respuesta a un ataque, poniendo

de manifiesto la complejidad de las relaciones planta-antagonista. Es lo que se conoce como 'defensas inducidas', en contraposición a las 'defensas constitutivas' que están siempre presentes como protección basal, incluso en ausencia de ataques (3). Las defensas inducidas proporcionan una resistencia adicional precisamente cuando ésta es más necesaria, de manera equivalente al sistema inmunitario en humanos. A través de esta regulación defensiva, los recursos necesarios para la defensa se utilizan sólo cuando son necesarios, quedando disponibles para otras funciones en situaciones de bajo estrés biótico.

Los avances recientes sobre los mecanismos defensivos de las plantas evidencian la complejidad de las relaciones planta-antagonista, y han demostrado la capacidad de las plantas para percibir el daño, identificar al organismo agresor, transmitir la señal de daño y generar una respuesta defensiva específica y eficaz (3, 7). Gran parte del esfuerzo de investigación en el campo de las interacciones planta-antagonista se ha centrado en explorar la variación que existe en la producción de defensas, así como en comprender los procesos ecológicos y evolutivos que generan y mantienen dicha variación (1, 8-10). Por una parte, diferen-

tes procesos macro y micro evolutivos han generado complejos patrones de diversidad genética de defensas en plantas, tanto entre como dentro de especies (11-13). Por otra parte, factores ambientales como la disponibilidad de agua o de nutrientes también pueden condicionar la producción de defensas (14). Es decir, las plantas son capaces de percibir cambios ambientales y modular, mediante respuestas plásticas, la producción de compuestos y caracteres defensivos. Los avances en el campo de la biología molecular están permitiendo desentrañar la complejidad de estas respuestas, en las que intervienen numerosas rutas de señalización que permiten ajustar, de manera muy fina, la producción de defensas a las demandas del ambiente biótico y abiótico (7).

El conocimiento sobre las interacciones planta-antagonista es especialmente relevante desde un punto de vista aplicado, ya que sirve de guía para desarrollar nuevas prácticas de lucha contra plagas y enfermedades. Los mayores avances en este campo se han realizado en especies anuales, mientras que el conocimiento sobre especies forestales es todavía limitado. Los árboles son especies longevas y de gran tamaño, y están expuestos a numerosos estreses



Encinas secas en san Martín de Valdeiglesias (Comunidad de Madrid)



Pinos con defoliación completa

bióticos y abióticos a lo largo de su vida. Dado que los árboles son especies clave para la funcionalidad de los ecosistemas y proporcionan innumerables beneficios ecosistémicos, es necesario incrementar el conocimiento sobre los mecanismos defensivos de estos y sus interacciones con el medio abiótico y biótico. Esto se vuelve todavía más relevante dado el papel de los bosques en la resolución de la crisis ambiental derivada del cambio global y la actual emergencia climática. Llevamos más de un siglo observando un continuo y alarmante deterioro del estado sanitario de los bosques en todo el planeta (15), y las predicciones presentan un futuro a corto plazo aún más desolador. Sólo a través de un conocimiento robusto y profundo conseguiremos desarrollar estrategias innovadoras de gestión forestal adaptativa que aseguren la salud y persistencia de nuestros ecosistemas forestales.

VARIACIÓN EN LA PRODUCCIÓN DE DEFENSAS Y EN LA RESISTENCIA A PLAGAS Y ENFERMEDADES

La producción de defensas en árboles es un proceso costoso que implica la síntesis de compuestos metabólicos secundarios ricos en

carbono, así como la diferenciación de estructuras anatómicas complejas como los canales resiníferos de los pinos, el engrosamiento celular o la compartimentación (16-18). Los árboles han de ajustar de manera precisa la adjudicación de recursos a la producción de defensas de acuerdo a las condiciones ambientales locales, según los costes y beneficios que éstas generen (8, 19). De este modo, la heterogeneidad en las condiciones abióticas y bióticas constituye una importante fuente de variación en la producción de defensas, tanto a nivel espacial como temporal.

Muchas especies de árboles tienen rangos de distribución muy amplios que abarcan una gran heterogeneidad ambiental biótica (p. ej., presencia y abundancia de herbívoros y patógenos) y abiótica (p. ej., disponibilidad de agua, nutrientes). Esta variación ambiental genera presiones selectivas divergentes a lo largo del rango de distribución de las especies (20). Así, mediante procesos de adaptación a las condiciones ambientales locales, se ha generado una notable variación genética dentro de las especies en caracteres defensivos. Además de esta variación de origen adaptativo, parte de la variación genética que se observa en la producción de

defensas puede tener un origen neutral, no relacionado con la adaptación al medio (21). Las especies forestales de la región paleártica, por ejemplo, tienen una historia demográfica muy compleja, pues sus poblaciones han sobrevivido refugiadas en emplazamientos relictos durante las últimas glaciaciones, dando lugar a procesos de deriva genética (ej., cuellos de botella asociados a tamaños poblacionales muy reducidos) que también han generado patrones de diferenciación neutral (no adaptativa) entre las poblaciones actuales. Ambos procesos evolutivos (adaptación y deriva genética) han contribuido a moldear el complejo mapa de diversidad genética de las especies forestales, dando lugar, por lo general, a poblaciones bien diferenciadas a lo largo de su rango de distribución. Otros procesos evolutivos como el flujo genético y la mutación, contribuyen, a su vez, a mantener una alta variación genética dentro de las propias poblaciones (22). Constituyendo la materia prima sobre la que actúa la selección natural (o artificial) y la adaptación, esta variación genética intra-específica es un valioso recurso para hacer frente a al cambio global, siendo, a su vez, la que permite llevar a cabo programas de mejora genética (23).



Daños por cerambícidos



Daños de Limantria dispar en Sierra Necada

Son muchos los estudios que han mostrado una gran variación genética entre poblaciones en la producción de defensas químicas y mecánicas en diferentes especies de interés forestal (24-28). Algunos de estos estudios han ido un paso más allá y han identificado los mecanismos evolutivos responsables de esta diferenciación, incluyendo procesos de adaptación local al medio abiótico y procesos de diferenciación neutral (27, 28). Esta diferenciación en caracteres defensivos está probablemente detrás de los patrones de diferenciación entre poblaciones en la resistencia ante plagas y enfermedades. Por ejemplo, distintos trabajos han demostrado que existe una fuerte

diferenciación entre poblaciones de pino marítimo (*Pinus pinaster*) en la susceptibilidad ante insectos como *Matsuccoccus feytaudi* (29) o *Hylobius abietis* (30), y patógenos como *Bursaphelenchus xylophilus* (26) o *Fusarium circinatum* (31). En frondosas, esta diferenciación también se ha mostrado patente frente a patógenos, por ejemplo, en olmo, y castaño (32, 33). De forma similar, también existe una gran variación dentro de las poblaciones en la producción de defensas y la resistencia efectiva frente a plagas y enfermedades (17, 27, 34, 35). Muchos de los caracteres de resistencia identificados han resultado estar bajo un fuerte control genético y ser altamen-

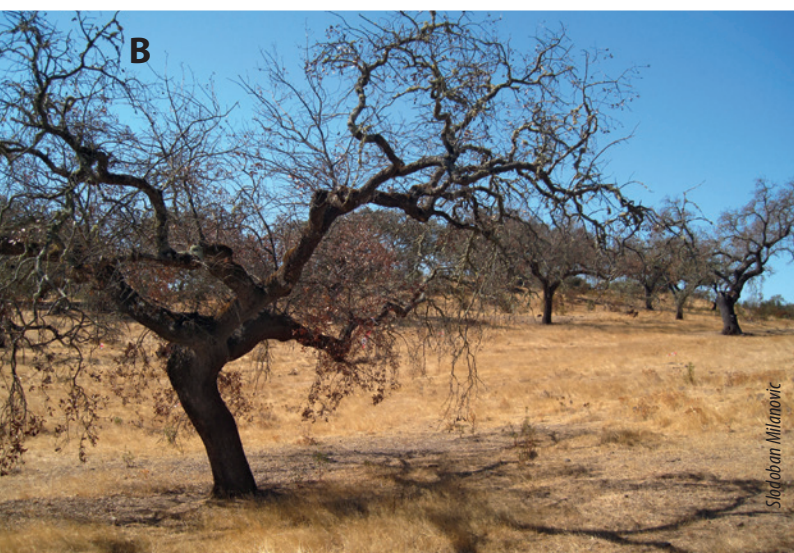
te heredables (35, 36). Sin embargo, la producción de defensas en árboles, no depende solamente de factores genéticos, sino también de factores ambientales (14). Como especies longevas, los árboles experimentan a lo largo de su vida una gran variación en las condiciones ambientales. Así, han de ajustar, de manera continua a lo largo de su vida, la adjudicación de recursos entre la producción de defensas y otras funciones vitales. Se ha observado, por ejemplo, como la disponibilidad de agua (37) o de nutrientes (17, 38) y la temperatura (39) pueden afectar de manera notable a las respuestas defensivas en árboles. Desentrañar cómo los factores ge-



Figura 1. A) Defoliación masiva por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en una masa de *Pinus nigra* en la provincia de Teruel. Este tipo de brotes epidémicos ocurren periódicamente en los pinares mediterráneos y, aunque generan daños considerables, raramente causan la muerte de los pinos, y los pinares suelen recuperar su vigor en pocos años.

Sin embargo, el cambio climático y las alteraciones de los ecosistemas asociados al cambio global han aumentado la frecuencia de los brotes epidémicos y expandido la incidencia de éstos hacia el norte y las altas montañas. El aumento de la frecuencia e intensidad de los daños causados por este insecto está poniendo en jaque a pinares antes libres del defoliador. B) Ejemplar de encina (*Quercus ilex*) severamente dañada por *Phytophthora cinnamomi* en El Andévalo, Huelva. Este microorganismo infecta las raíces del árbol, alterando su perfil hormonal e impidiendo la absorción de agua y nutrientes. Las micorrizas y el microbioma influyen en la interacción árbol-antagonista, cuyo impacto en daños es mayor si el árbol está previamente estresado hídricamente, o defoliado por larvas de un lepidóptero. Bellotas de una encina infectada generan plantas más pequeñas, pero más tolerantes a posteriores infecciones de *P. cinnamomi*. La variación intraespecífica y heredable de la respuesta de la encina ante *P. cinnamomi* podría permitir seleccionar ejemplares tolerantes.

C) Defoliación variable resultado de la interacción *Quercus* sp. - *Lymantria dispar*. El grado de defoliación y el fitness de esta larva omnívora varía según la especie arbórea, la población y los individuos de cada población. Los daños se pueden interpretar como (i) falta de mecanismos de resistencia del árbol al lepidóptero, (ii) tolerancia por parte del árbol a ser defoliado, o (iii) capacidad del lepidóptero para burlar los mecanismos de defensa del árbol. Esta interacción árbol-hospedante se agrava si el árbol está previamente infectado por *Phytophthora plurivora*. No obstante, esta triple interacción no es simétrica y depende del orden de eventos, de modo que el árbol sufre mucho más si es defoliado primero y luego infectado por el patógeno.

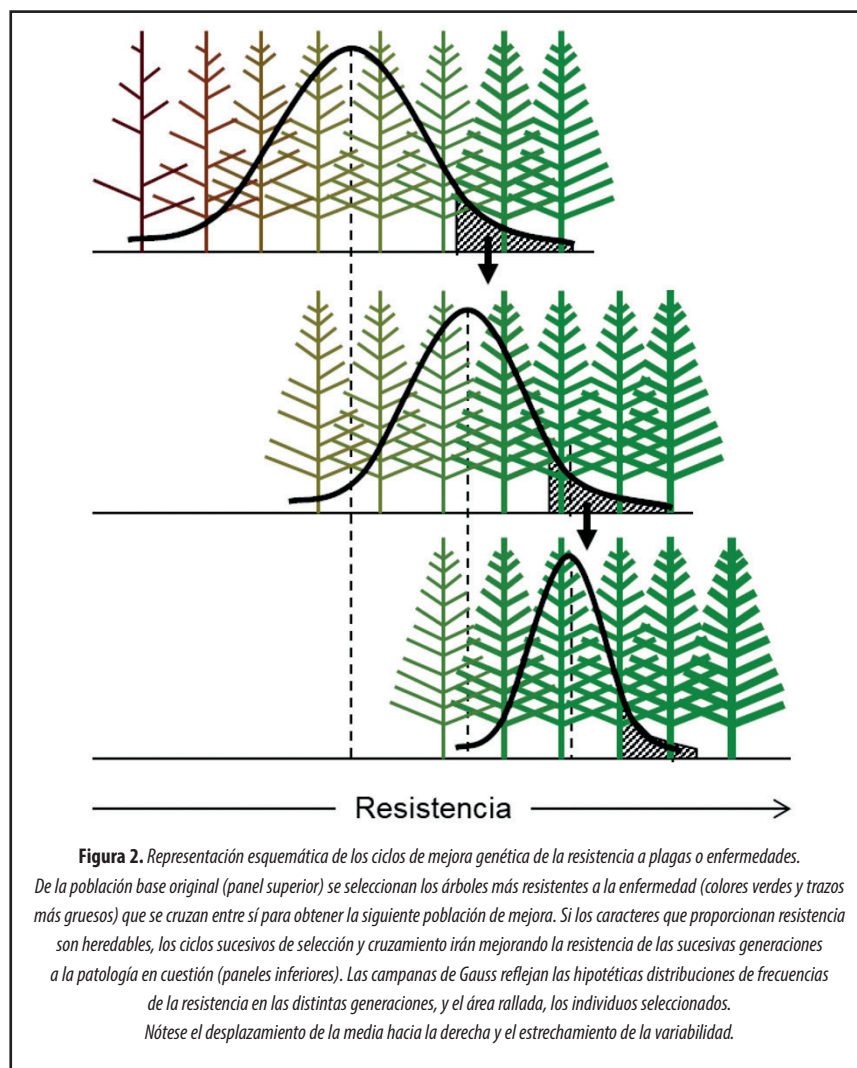


néticos y ambientales afectan, de manera independiente e interactiva, a la producción de defensas en árboles es crucial para predecir las respuestas evolutivas y ecológicas de las masas forestales en un contexto de cambio global. En particular, es fundamental determinar cómo las condiciones climáticas futuras modularán, mediante respuestas adaptativas y plásticas, la producción de defensas en árboles, su resistencia, y determinarán, por ende, el resultado de las relaciones árbol-antagonista.

ESTRESSES BIÓTICOS ASOCIADOS CON EL CAMBIO GLOBAL

Los estreses asociados al cambio global comprometen la sostenibilidad y persistencia de los bosques (15). Preservar los ecosistemas agrícolas y forestales frente al incremento en estreses bióticos es uno de los principales retos a los que se enfrenta la sociedad actual (Figura 1) (40). El aumento de estreses bióticos tiene un origen dual. Por una parte, se ha disparado la presencia de organismos antagonistas exóticos, que fuera de su rango de distribución, y en ausencia de sus enemigos naturales, muestran un comportamiento invasor y pueden causar efectos devastadores sobre las especies autóctonas. Por otra parte, el incremento en las temperaturas asociado con el calentamiento global y los desajustes en los regímenes hídricos están propiciando la expansión de organismos antagonistas nativos, así como un aumento en la frecuencia de brotes epidémicos y de la virulencia de éstos. Cabe resaltar que diferentes organismos antagonistas pueden atacar o infectar al individuo a la vez o en eventos encadenados, donde un organismo facilita la posterior invasión por otro, magnificando sus efectos y agravando los problemas sobre la salud del árbol.

Los cambios globales asociados a la actividad humana pondrán en riesgo la salud de los ecosistemas forestales no sólo mediante efectos sobre las poblaciones de organismos antagonistas, sino también afectando directamente el estado defensivo del árbol. Por ejemplo, el aumento en la frecuencia e intensidad de los episodios de sequía puede limitar la actividad



fotosintética de los árboles y provocar una disminución en la producción de defensas, comprometiendo su capacidad de resistencia (41). Los efectos sinérgicos de los estreses bióticos y abióticos asociados con el cambio global suponen una verdadera amenaza para nuestros bosques. Por ello, la comunidad científica, y actores encargados de la gestión y conservación de las masas forestales, han de trabajar conjuntamente para desarrollar e implementar estrategias que permitan hacer frente a estos nuevos retos.

NUEVAS PERSPECTIVAS EN LA GESTIÓN FORESTAL FRENTE A PLAGAS Y ENFERMEDADES

La principal herramienta en la lucha contra plagas y enfermedades ha sido la utilización de plaguicidas y pesticidas. Sin embargo, las políticas de la Unión Europea abogan por la reducción en el uso de estos productos

y el desarrollo de técnicas innovadoras que permitan llevar a cabo prácticas agrícolas y forestales más respetuosas con el medio ambiente (42). Es aquí donde el conocimiento sobre los mecanismos defensivos de los árboles juega un papel crucial, siendo nuestro mejor bastión para diseñar estrategias de gestión forestal adaptadas a la actual situación de cambio global. Por ejemplo, el conocimiento sobre la variación genética intraespecífica en la producción de defensas nos permitirá seleccionar material vegetal resistente frente a plagas y enfermedades. Además, mediante la implementación de programas de selección y mejora genética podremos incrementar los niveles de resistencia que existen en las poblaciones de origen (Figura 2). Para ello será clave determinar qué mecanismos defensivos son eficaces en la lucha contra plagas y enfermedades.

Si bien se han identificado diferentes caracteres de resistencia, los mecanismos de defensa efectivos frente a un tipo de organismo, pueden no serlo frente a otros. En general, las defensas químicas que actúan como toxinas parecen ser más efectivas frente a insectos generalistas que frente a especialistas, ya que estos últimos podrían haber desarrollado adaptaciones ante este tipo de defensas, llegando incluso a utilizarlas en su favor (43). Además, el tipo de daño causado por diferentes herbívoros (chupadores, mastigadores, minadores, etc.) y patógenos (necrotrofos, biotrofos, etc.) activan diferentes rutas metabólicas de defensa en la planta, que pueden actuar de forma cruzada (44). Dada la amplia variedad de organismos antagonistas a los que están expuestos los árboles, cabría esperar que estos expresen síndromes defensivos, es decir, múltiples rasgos que confieren resistencia simultáneamente, en lugar de caracteres de defensa específicos frente a un organismo en particular (1, 45, 46). Siendo esperable que la expresión de estos síndromes sea particularmente relevante en especies longevas y de gran tamaño (47), el estudio de los mecanismos de resistencia en árboles ha de realizarse bajo un contexto multivariante, evitando buscar caracteres defensivos concretos frente a organismos antagonistas específicos.

Las defensas inducidas juegan también un papel muy importante en la resistencia frente a organismos antagonistas (48). La producción de defensas inducidas depende en parte de la exposición previa a distintos estímulos, que pueden conducir a la planta a un estado de pre-activación defensiva o 'imprimación' (Figura 3) (48). Bajo este estado de imprimación, la planta está mejor preparada para una situación de riesgo y es capaz de generar respuestas inducidas más fuertes y rápidas. Los estímulos previos que impriman a las plantas son muy variados e incluyen desde pequeños daños iniciales ocasionados por el agente agresor hasta estímulos por parte de organismos simbiosntes (ej. micorrizas y endófitos) y alteraciones químicas en el ambiente aéreo o subterráneo que rodea a la planta (48, 49). Un caso especialmente llamativo es el de la emisión de com-

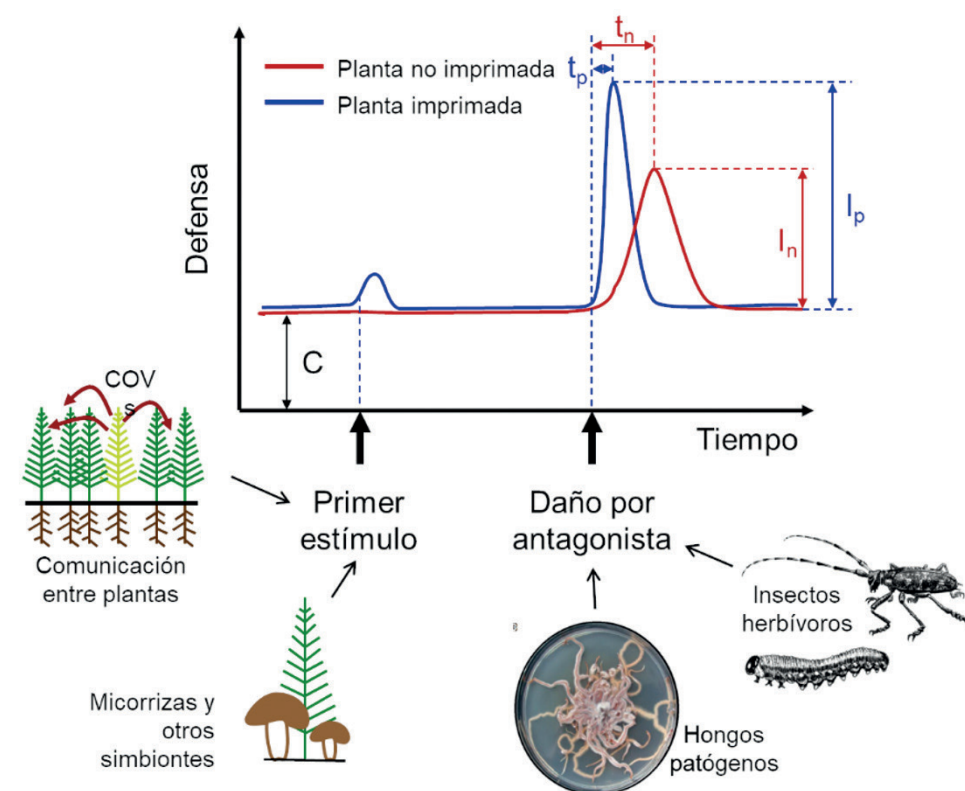


Figura 3. Esquema de los procesos de inducción de resistencia en plantas no imprimadas (línea roja) y plantas imprimadas (línea azul) mostrando la dinámica de la concentración de una defensa hipotética de la planta (eje y) a lo largo del tiempo (eje x). Las plantas poseen un nivel basal de la defensa en cuestión (C) que generalmente aumenta en respuesta a una agresión por patógenos o herbívoros (ej. insectos y microorganismos). Ese aumento de la defensa tras el daño se conoce como inducibilidad (I_n), o respuesta inducida. Recientemente se ha demostrado un estado intermedio de pre-activación de defensas conocido como priming (imprimación), estado que se activa con un estímulo previo que las plantas perciben como un riesgo de daño (ej. recepción de los cambios en la emisión de compuestos orgánicos volátiles – COV – de una planta vecina atacada o de otras partes de la misma planta, o los estímulos generados por organismos simbiosntes como las micorrizas y hongos endófitos). Este primer estímulo no desencadena una respuesta inducida propiamente dicha, sino que preactiva la maquinaria defensiva de la planta de tal manera que ésta es capaz de responder más intensamente ($I_p > I_n$) y más rápidamente ($t_p < t_n$) al daño generado por una agresión posterior, mejorando su resistencia efectiva.

puestos orgánicos volátiles (COVs) en respuesta a un ataque, que pueden ser reconocidos por plantas vecinas sanas o por la propia planta atacada, alertándolas sobre un ataque inminente (50). Estos compuestos podrían ser aplicados de manera artificial para pre-activar la producción de defensas en árboles. Sin embargo, los avances sobre los fenómenos de comunicación planta-planta y su papel en los procesos de imprimación se han llevado a cabo en especies anuales modelo, y todavía no conocemos bien el alcance de estos mecanismos en especies forestales. Con el objetivo de trasladar a la gestión forestal este conocimiento, es necesario identificar qué compuestos volátiles están implicados en los procesos de comunicación e imprimación en árboles, y ante qué organismos antagonistas concretos son efectivos.

Por último, conviene resaltar que el estado de salud de nuestras masas forestales no depende solamente de los propios mecanismos defensivos del individuo, sino también de las intrincadas interrelaciones con sus vecinos y con otros organismos del ecosistema. Por ejemplo, una mayor diversidad de plantas disminuye el daño causado por insectos herbívoros (51, 52). Este fenómeno, denominado resistencia asociativa (Figura 4), es especialmente relevante en ecosistemas forestales, donde las masas mixtas tienden a ser sanitariamente más resilientes que las masas monoespecíficas (53). Una mayor diversidad de especies forestales favorecería la presencia de depredadores de herbívoros, como hormigas o pájaros insectívoros (54). Estos juegan un papel muy relevante en las cascadas tróficas mediando las interaccio-

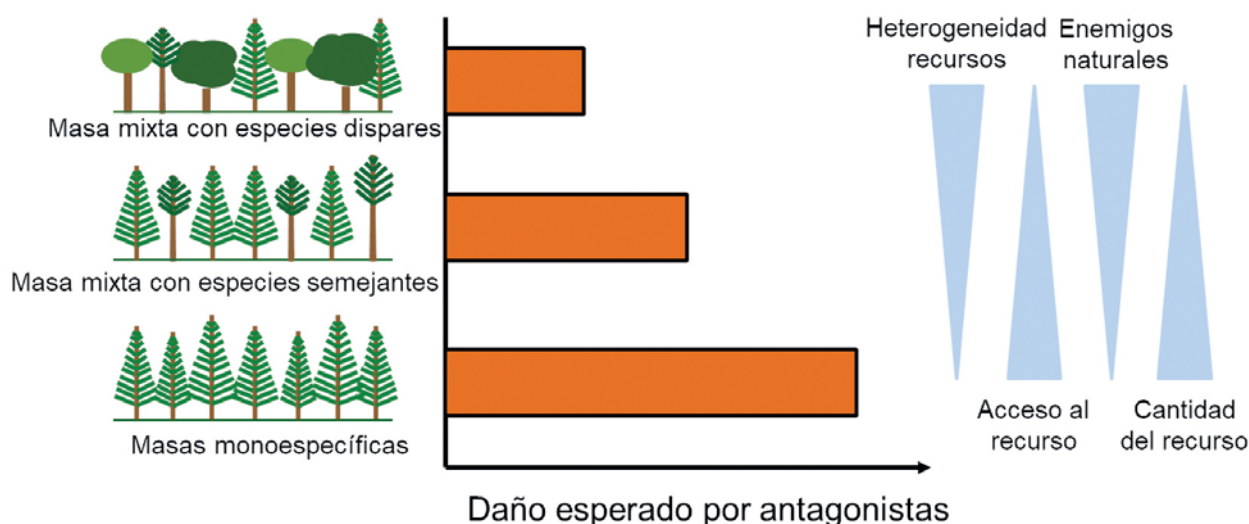


Figura 4. Figura conceptual mostrando el efecto de la diversidad específica de las masas forestales sobre la susceptibilidad al daño por antagonistas en una misma especie focal (adaptado a partir de Jactel et al., 2017 y Jactel et al., 2020). Las masas mixtas tienden a ser más resistentes (sufren menos daños) a las agresiones bióticas de insectos herbívoros y hongos patógenos que las masas monoespecíficas, especialmente si la mezcla de especies incluye especies filogenéticamente distantes entre sí. A la derecha se muestran cuatro factores que podrían estar detrás de este efecto. La diversidad específica aumenta la heterogeneidad de recursos para los herbívoros y antagonistas y favorece los mecanismos de control por niveles tróficos superiores (depredadores de insectos y hongos patógenos). A su vez, en las masas mixtas la especie diana es menos abundante y accesible.

nes árbol-antagonista, ya que pueden reducir la abundancia de insectos herbívoros en una masa forestal y ayudar a mitigar los daños por herbivoría (55). Los depredadores de herbívoros, además, pueden detectar COVs emitidos por plantas atacadas, un mecanismo de defensa indirecta que se conoce coloquialmente como 'llamada de socorro' (6). Los beneficios de la resistencia asociativa y de las interacciones entre plantas, herbívoros, y depredadores, ponen de manifiesto la necesidad de fomentar planes de gestión forestal que preserven la biodiversidad, en contraposición al establecimiento de monocultivos. Esto no solo tendrá efectos positivos sobre la lucha contra plagas y enfermedades, sino que también ayudará a preservar la funcionalidad ecológica de los bosques.

Todas estas nuevas visiones del complejo mundo de las interacciones árbol-antagonista están generando oportunidades muy prometedoras para la mejora del estado de salud de nuestros bosques. La identificación de síndromes defensivos y la búsqueda de resistencia múltiple a distintos organismos, la posibilidad de estimular de manera artificial las respuestas defensivas de los árboles, el manejo de la diversidad arbórea como herramienta para maximizar la resistencia asociativa, y la gestión integral del bosque con el foco puesto no sólo en los árboles sino también en aquellos

elementos del ecosistema implicados en las cascadas tróficas, emergen como procesos muy interesantes desde un punto de vista aplicado, y podrían revolucionar la gestión forestal frente a plagas y enfermedades en un futuro cercano.

CONCLUSIONES

En las últimas décadas el avance en el conocimiento sobre los procesos ecológicos y evolutivos que determinan las relaciones planta-antagonista en general, y árbol-antagonista en particular ha sido elevado. Estos avances incluyen no sólo la identificación de mecanismos de resistencia frente a plagas y enfermedades y la influencia de factores genéticos y abióticos sobre éstos, sino también desvelar la relevancia de las interacciones bióticas a nivel de comunidad. Este conocimiento es imprescindible para hacer frente a uno de los principales retos a los que se enfrenta la humanidad: reducir los daños causados por el incesante aumento de plagas y enfermedades minimizando sus riesgos ambientales. La implementación de estrategias innovadoras basadas en el conocimiento sobre las relaciones árbol-antagonista permitirá llevar a cabo planes de gestión forestal adaptativa que ayudarán a mejorar la salud de los sistemas forestales. Aunque todavía incipiente, esta línea de trabajo es especialmente atractiva

y prometedora y, en opinión de los autores, mejorará la forma actual de gestionar las masas forestales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se encuadra dentro de las actividades de difusión del proyecto de investigación RESILPINE (RTI2018-094691-B-C33) financiado por MCIU/AEI/FEDER-UE. También se agradece la financiación concedida por EU y la Consejería de Economía e Infraestructuras, Junta de Extremadura (VI-Plan Regional de I+D+i, IB18091).

REFERENCIAS

1. A. A. Agrawal, Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 103-109 (2007).
2. J. Núñez-Farfán, J. Fornoni, P. L. Valverde, The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 541-566 (2007).
3. R. Karban, I. T. Baldwin, *Induced responses to herbivory*. (University of Chicago Press, 1997).
4. D. Carmona, M. J. Lajeunesse, M. T. Johnson, Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25, 358-367 (2011).
5. M.-L. Pilet-Nayel et al., Quantitative resistance to plant pathogens in pyramiding strategies for durable crop protection. *Frontiers in Plant Science* 8, 1838 (2017).
6. I. S. Pearse et al., Generalising indirect defence and resistance of plants. *Ecology Letters*, (2020).

*La lista completa de referencias puede consultarse en el material suplementario online.

LISTA COMPLETA DE REFERENCIAS

1. A. A. Agrawal, Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 103-109 (2007).
2. J. Núñez-Farfán, J. Fornoni, P. L. Valverde, The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 541-566 (2007).
3. R. Karban, I. T. Baldwin, *Induced responses to herbivory*. (University of Chicago Press, 1997).
4. D. Carmona, M. J. Lajeunesse, M. T. Johnson, Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* **25**, 358-367 (2011).
5. M.-L. Pilet-Nayel *et al.*, Quantitative resistance to plant pathogens in pyramiding strategies for durable crop protection. *Frontiers in Plant Science* **8**, 1838 (2017).
6. I. S. Pearse *et al.*, Generalising indirect defence and resistance of plants. *Ecology Letters*, (2020).
7. M. C. Schuman, I. T. Baldwin, The layers of plant responses to insect herbivores. *Annual Review of Entomology* **61**, 373-394 (2016).
8. N. Stamp, Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* **78**, 23-55 (2003).
9. A. A. Agrawal, Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology* **25**, 420-432 (2011).
10. B. D. Moore, R. L. Andrew, C. Külheim, W. J. Foley, Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytologist* **201**, 733-750 (2014).
11. A. A. Agrawal, J. K. Conner, M. T. Johnson, R. Wallsgrove, Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution* **56**, 2206-2213 (2002).
12. P. G. Hahn, A. A. Agrawal, K. I. Sussman, J. L. Maron, Population variation, environmental gradients, and the evolutionary ecology of plant defense against herbivory. *The American Naturalist* **193**, 20-34 (2018).
13. P. G. Hahn, J. L. Maron, A framework for predicting intraspecific variation in plant defense. *Trends in Ecology & Evolution* **31**, 646-656 (2016).
14. D. A. Herms, W. J. Mattson, The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* **67**, 283-335 (1992).
15. S. Trumbore, P. Brando, H. Hartmann, Forest health and global change. *Science* **349**, 814-818 (2015).
16. J. Gershenzon, Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology* **20**, 1281-1328 (1994).
17. X. Moreira, R. Zas, A. Solla, L. Sampedro, Differentiation of persistent anatomical defensive structures is costly and determined by nutrient availability and genetic growth-defence constraints. *Tree Physiology* **35**, 112-123 (2015).
18. H. Morris *et al.*, Using the CODIT model to explain secondary metabolites of xylem in defence systems of temperate trees against decay fungi. *Annals of botany* **125**, 701-720 (2020).
19. P. D. Coley, J. P. Bryant, F. S. Chapin, Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**, 895-899 (1985).
20. S. N. Aitken, S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, S. Curtis-McLane, Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* **1**, 95-111 (2008).
21. M. Serra-Varela *et al.*, Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Global Ecology and Biogeography* **24**, 1302-1313 (2015).
22. O. Savolainen, T. Pyhäjärvi, T. Knürr, Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 595-619 (2007).
23. A. Kremer *et al.*, Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters* **15**, 378-392 (2012).
24. G. A. O'Neill, S. N. Aitken, J. N. King, R. I. Alfaro, Geographic variation in resin canal defenses in seedlings from the Sitka spruce x white spruce introgression zone. *Canadian Journal of Forest Research* **32**, 390-400 (2002).
25. A. Solla, J. C. López-Almansa, J. A. Martín, L. Gil, Genetic variation and heritability estimates of *Ulmus minor* and *Ulmus pumila* hybrids for budburst, growth and tolerance to *Ophiostoma novo-ulmi*. *iForest-Biogeosciences and Forestry* **8**, 422 (2014).
26. R. Zas *et al.*, Intraspecific variation of anatomical and chemical defensive traits in Maritime pine (*Pinus pinaster*) as factors in susceptibility to the pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*). *Trees - Structure and Function* **29**, 663-673 (2015).
27. X. López-Goldar *et al.*, Genetic variation in the constitutive defensive metabolome and its inducibility are geographically structured and largely determined by demographic processes in maritime pine. *Journal of Ecology* **107**, 2464-2477 (2019).
28. C. Vázquez-González, X. López-Goldar, R. Zas, L. Sampedro, Neutral and climate-driven adaptive processes contribute to explain population variation in resin duct traits in a Mediterranean pine species. *Frontiers in Plant Science* **10**, 1613 (2019).
29. G. Di Matteo, J. Voltas, Multienvironment evaluation of *Pinus pinaster* provenances: evidence of genetic trade-offs between adaptation to optimal conditions and resistance to the maritime pine bark scale (*Matsucoccus feytaudi*). *Forest Science* **62**, 553-563 (2016).
30. X. López-Goldar *et al.*, Inducibility of plant secondary metabolites predicts genetic variation in resistance against a key insect herbivore in maritime pine. *Frontiers in Plant Science* **9**, 1651 (2018).
31. M. Elvira-Recuenco, E. Iturriza, J. Majada, R. Alia, R. Raposo, Adaptive potential of maritime pine (*Pinus pinaster*) populations to the emerging pitch canker pathogen, *Fusarium circinatum*. *PLoS One* **9**, e114971 (2014).
32. J. A. Martín, J. Sobrino-Plata, J. Rodríguez-Calceirrada, C. Collada, L. Gil, Breeding and scientific advances in the fight against Dutch elm disease: will they allow the use of elms in forest restoration? *New Forests* **50**, 183-215 (2019).
33. F. Alcaide *et al.*, Adaptive evolution of chestnut forests to the impact of ink disease in Spain. *Journal of Systematics and Evolution*, (2020).
34. R. Zas, L. Sampedro, E. Prada, J. Fernández-López, Genetic variation of *Pinus pinaster* Ait. seedlings in susceptibility to the pine weevil *Hylobius abietis* L. *Annals of Forest Science* **62**, 681-688 (2005).
35. L. Sampedro, X. Moreira, J. Llusia, J. Peñuelas, R. Zas, Genetics, phosphorus availability, and herbivore-derived induction as sources of phenotypic variation of leaf volatile terpenes in a pine species. *Journal of Experimental Botany* **61**, 4437-4447 (2010).
36. S. Rosner, B. Hannrup, Resin canal traits relevant for constitutive resistance of Norway spruce against bark beetles: environmental and genetic variability. *Forest Ecology and Management* **200**, 77-87 (2004).
37. E. Suárez-Vidal *et al.*, Drought stress modifies early effective resistance and induced chemical defences of Aleppo pine against a chewing insect herbivore. *Environmental and Experimental Botany* **162**, 550-559 (2019).
38. L. Sampedro, X. Moreira, R. Zas, Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability. *Journal of Ecology* **99**, 818-827 (2011).
39. A. Rigling, H. Bruhlhart, O. U. Braker, T. Forster, F. H. Schweingruber, Effects of irrigation on diameter growth and vertical resin duct production in *Pinus sylvestris* L. on dry sites in the central Alps, Switzerland. *Forest Ecology and Management* **175**, 285-296 (2003).
40. H. Jactel, J. Koricheva, B. Castagnèyrol, Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science* **35**, 103-108 (2019).
41. M. L. Gaylord *et al.*, Drought predisposes pinon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytologist* **198**, 567-578 (2013).
42. J. Martín-García *et al.*, Environmentally friendly methods for controlling pine pitch canker. *Plant Pathology* **68**, 843-860 (2019).
43. J. G. Ali, A. A. Agrawal, Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in plant science* **17**, 293-302 (2012).
44. J. S. Thaler, P. T. Humphrey, N. K. Whiteman, Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science* **17**, 260-270 (2012).
45. T. A. Kursar, P. D. Coley, Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* **31**, 929-949 (2003).

46. J. Koricheva, H. Nykänen, E. Gianoli, Meta-analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *The American Naturalist* **163**, E64-E75 (2004).
47. P. Feeny, in *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. (Springer, Boston, MA, 1976), pp. 1-40.
48. R. Karban, The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* **25**, 339-347 (2011).
49. M.-A. Selosse, A. Bessis, M. J. Pozo, Microbial priming of plant and animal immunity: symbionts as developmental signals. *Trends in Microbiology* **22**, 607-613 (2014).
50. M. Heil, R. Karban, Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology & Evolution* **25**, 137-144 (2010).
51. P. Barbosa *et al.*, Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**, 1-20 (2009).
52. D. K. Letourneau *et al.*, Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* **21**, 9-21 (2011).
53. H. Jactel, X. Moreira, B. Castagneyrol, Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms and prospects. *Annual Review of Entomology* **66**, (2020).
54. L. Abdala-Roberts *et al.*, Tri-trophic interactions: bridging species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* **22**, 2151-2167 (2019).
55. K. A. Mooney, Tritrophic effects of birds and ants on a canopy food web, tree growth, and phytochemistry. *Ecology* **88**, 2005-2014 (2007).