



Interacciones árbol-insecto: implicaciones para la gestión forestal frente a plagas

Carla Vázquez-González¹, Luis Sampedro¹ y Rafael Zas¹

¹Misión Biológica de Galicia – Consejo Superior de Investigaciones Científicas. 36143, Pontevedra, Spain.
e-mail: cvazquez@mbg.csic.es

RESUMEN

El estudio de las interacciones planta-insecto es fundamental a la hora de implementar prácticas eficientes y sostenibles en la lucha frente a plagas y enfermedades. En particular, los árboles son especies longevas y muy aparentes y están expuestas a multitud de organismos antagonistas, incluyendo insectos herbívoros. El sistema defensivo de los árboles tiene una especial relevancia ecológica y evolutiva y determina en gran medida las interacciones árbol-insecto. Aquí, sintetizamos el principal conocimiento sobre los procesos ecológicos y evolutivos que modulan la producción de defensas en árboles, y exponemos recomendaciones a cerca de como dicho conocimiento ha de ser aplicado en la lucha frente a plagas bajo un contexto de cambio global

PALABRAS CLAVE: Cambio global, control de plagas, defensas en árboles, gestión forestal, interacciones árbol-insecto.

INTRODUCCIÓN

Las plantas han desarrollado un enorme arsenal defensivo para hacer frente a los daños causados por multitud de organismos antagonistas que se alimentan de sus tejidos (Agrawal, 2007; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). En particular, los árboles, siendo especies longevas y muy aparentes, están especialmente expuestos a una comunidad de insectos herbívoros muy amplia y diversa (**Figura 1A, 1E**). Por ello, han desarrollado un sistema defensivo particularmente complejo que comprende la producción de defensas químicas y anatómicas (Franceschi *et al.*, 2005). Por una parte, los metabolitos secundarios (p. ej., terpenos, fenoles) actúan como tóxicos o repelentes, ahuyentando o incluso provocando la muerte de algunos insectos. Por otra parte, los árboles cuentan también con estructuras anatómicas defensivas (p. ej., peridermis, cristales de oxalato, canales resiníferos, tejidos lignificados) que impiden o dificultan la entrada de insectos herbívoros.

La producción de defensas requiere la movilización de grandes cantidades de fotoasimilados que dejan de estar disponibles para otras funciones vitales como la reproducción o el crecimiento (Lorio, 1986; Stamp, 2003) (**Figura 1F**). En el caso de los árboles, las defensas tienden a ser generalistas, poco especializadas pero eficaces ante un amplio espectro de atacantes, incluyendo diferentes insectos y patógenos. Estas defensas generalistas suelen tener efectos dosis-dependientes sobre los agresores, es decir, mayores concentraciones o abundancias de determinados

compuestos defensivos proporcionan una mayor resistencia frente a organismos antagonistas (Wainhouse *et al.*, 1990; Zhao *et al.*, 2011). La producción masiva de compuestos defensivos en los árboles puede resultar muy exigente en términos de movilización de recursos, lo que puede promover o intensificar la expresión de compromisos con otras funciones vitales (**Figura 1F**). Un buen ejemplo de ello es la producción de resina en los pinos, una sustancia viscosa y pegajosa formada a base de hidrocarburos (principalmente terpenos) producida en todos los tejidos del árbol en cantidades especialmente altas (hasta 10-20% del peso seco en ciertos tejidos) (**Figura 2**). Dados los costes asociados a la producción de defensas, las plantas en general, y los árboles en particular, han de ajustar de manera continua mediante respuestas plásticas y adaptativas la adjudicación relativa de recursos a la producción de defensas de acuerdo a las condiciones bióticas y abióticas que los rodean, con la finalidad última de maximizar su *fitness*. Como consecuencia, la producción de defensas es extremadamente variable, observándose patrones de variación fenotípica a distintos niveles, bien sea interespecífica (entre especies), intraespecífica (dentro de especies, entre poblaciones, familias o individuos) o intraindividual (dentro de los individuos, entre tejidos o estados ontogenéticos) (**Figura 3**). En las últimas décadas se ha generado un enorme cuerpo del conocimiento que busca comprender los procesos ecológicos y evolutivos que determinan los patrones de variación en defensas en plantas (Feeny, 1976; Coley *et al.*, 1985; Agrawal, 2007; Agrawal *et al.*, 2010). Explicar los patrones de variación fenotípica dentro de las





especies y explorar la contribución de los factores ambientales y genéticos a dicha variación ha sido un tema de especial prioridad como base conceptual para predecir el futuro de las poblaciones ante el cambio global (Moore *et al.*, 2014; Hahn and Maron, 2016; López-Goldar *et al.*, 2020).

Los ecosistemas forestales suponen aproximadamente un tercio de los ecosistemas terrestres y proporcionan multitud de beneficios y servicios como la regulación del clima, la depuración del agua, o la obtención de materias primas como

la madera o la resina, por citar solo algunos. Sin embargo, la funcionalidad de los bosques está viéndose amenazada por el incremento en la frecuencia y severidad de los brotes de plagas como consecuencia del cambio global y la llegada de nuevas especies de insectos no nativos (Trumbore *et al.*, 2015; Jactel *et al.*, 2019). La utilización de pesticidas ha sido tradicionalmente una de las principales herramientas para reducir el daño causado por insectos herbívoros en sistemas forestales y agrarios. Sin embargo, las políticas de la Unión Europea en relación a los objetivos de desarrollo sostenible establecidos para mitad de

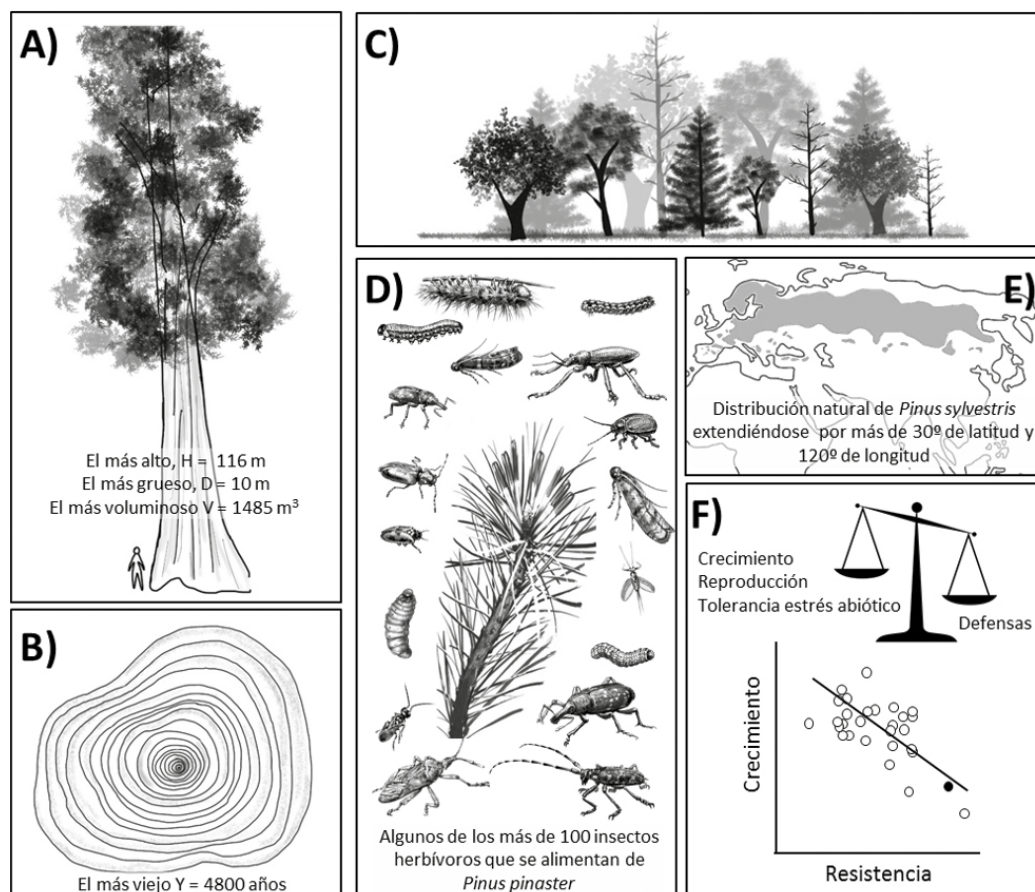


Figura 1. Representación esquemática de algunas particularidades de los árboles con importantes implicaciones en las interacciones planta-antagonista. **A)** Los árboles pueden alcanzar tamaños impresionantes, constituyendo una fuente de alimento o un lugar de cría masivo y fácil de encontrar para sus enemigos. Resistir y tolerar el impacto de la presión que estos causan es crítico para su desarrollo y supervivencia. **B)** Los individuos de muchas especies viven durante cientos o incluso miles de años y a lo largo de su vida están expuestos a fuertes variaciones en las condiciones ambientales tanto abióticas (variaciones climáticas) como bióticas (por ejemplo, alternancia de períodos benignos y brotes de plagas). Esta heterogeneidad temporal ha favorecido una gran capacidad de ajustar plásticamente la inversión defensiva a las necesidades de cada momento (defensas inducidas), inversión que en algunas especies queda registrada en los anillos de crecimiento (por ejemplo, los canales resiníferos en los pinos) permitiendo la incorporación de la dimensión temporal e histórica al estudio de las defensas en plantas. **C)** Las masas forestales son sistemas complejos con una enorme diversidad e intrincadas estructuras horizontales y verticales. Las interacciones entre los múltiples integrantes del ecosistema cobran una relevancia especial y pueden tener importantes repercusiones en la salud de una determinada especie arbórea a través de mecanismos de resistencia indirecta (por ejemplo, interacciones tri-tróficas) o asociacional (alteración de la resistencia asociada a la composición específica de la masa). **D)** Siendo especies tan aparentes y ocupando ambientes tan heterogéneos, la comunidad de antagonistas es especialmente diversa. Los mecanismos de resistencia han de proteger a los árboles de este amplio abanico de enemigos y esto ha favorecido la evolución de defensas generalistas que actúan de forma cuantitativa con efectos dosis-dependientes (por ejemplo, la resina de los pinos). **E)** Muchas especies ocupan de forma natural superficies enormes y muy heterogéneas y arrastran una compleja y larga historia evolutiva con múltiples cuellos de botella. La diversidad genética intraespecífica (incluidos los aspectos defensivos) es, por lo general, muy amplia, siendo la domesticación todavía muy baja, particularidades de enorme interés para la búsqueda de fuentes de resistencia genética y la mejora de ésta a través de programas de selección y cruzamiento. **F)** La inversión en defensas cuantitativas puede llegar a ser muy costosa para los árboles, en los que un alto porcentaje de los recursos disponibles ha de destinarse a la producción de defensas (por lo general ricas en carbono) dejando de estar disponibles para otras funciones. Esto puede generar conflictos con otras funciones vitales, que habrán de tenerse en cuenta en cualquier programa de gestión de la resistencia intrínseca de los árboles (por ejemplo, programas de mejora genética).





siglo abogan por la eliminación de este tipo de productos, dados sus efectos perjudiciales sobre el medio ambiente y las personas. Comprender los procesos ecológicos y evolutivos que gobiernan la diversificación de estrategias defensivas en árboles, así como los factores bióticos y abióticos que desencadenan respuestas plásticas en estos caracteres, nos permitirá desarrollar estrategias innovadoras de gestión adaptativa que aseguren la salud y persistencia de nuestros bosques y cultivos forestales.

LOS SISTEMAS FORESTALES: UN RELICTO DE RIQUEZA GENÉTICA EN LA PRODUCCIÓN DE DEFENSAS

Los sistemas forestales están constituidos por poblaciones naturales de especies que cuentan con rangos de distribución muy amplios y escasos niveles de domesticación. Por ejemplo,

las especies forestales de la región paleártica se distribuyen a lo largo de vastas extensiones, estando presentes en una gran heterogeneidad de ambientes con unas condiciones bióticas y abióticas muy contrastadas (**Figura 1D**). Estas especies, además, se caracterizan por una distribución muy fragmentada y por una historia demográfica particularmente compleja con sucesivas ondas de recolonización a partir de relictos postglaciales sujetos a fuertes cuellos de botella genéticos. Los procesos de selección natural y de adaptación a las condiciones ambientales locales a lo largo del rango de distribución de las especies forestales, así como otros procesos estocásticos asociados a su historia migratoria (p. ej., deriva genética), han contribuido a la diferenciación genética de las poblaciones (Grivet *et al.*, 2013; Jaramillo-Correa *et al.*, 2015; Serra-Varela *et al.*, 2015) (**Figura 3A**). Así, las especies forestales albergan una gran variación

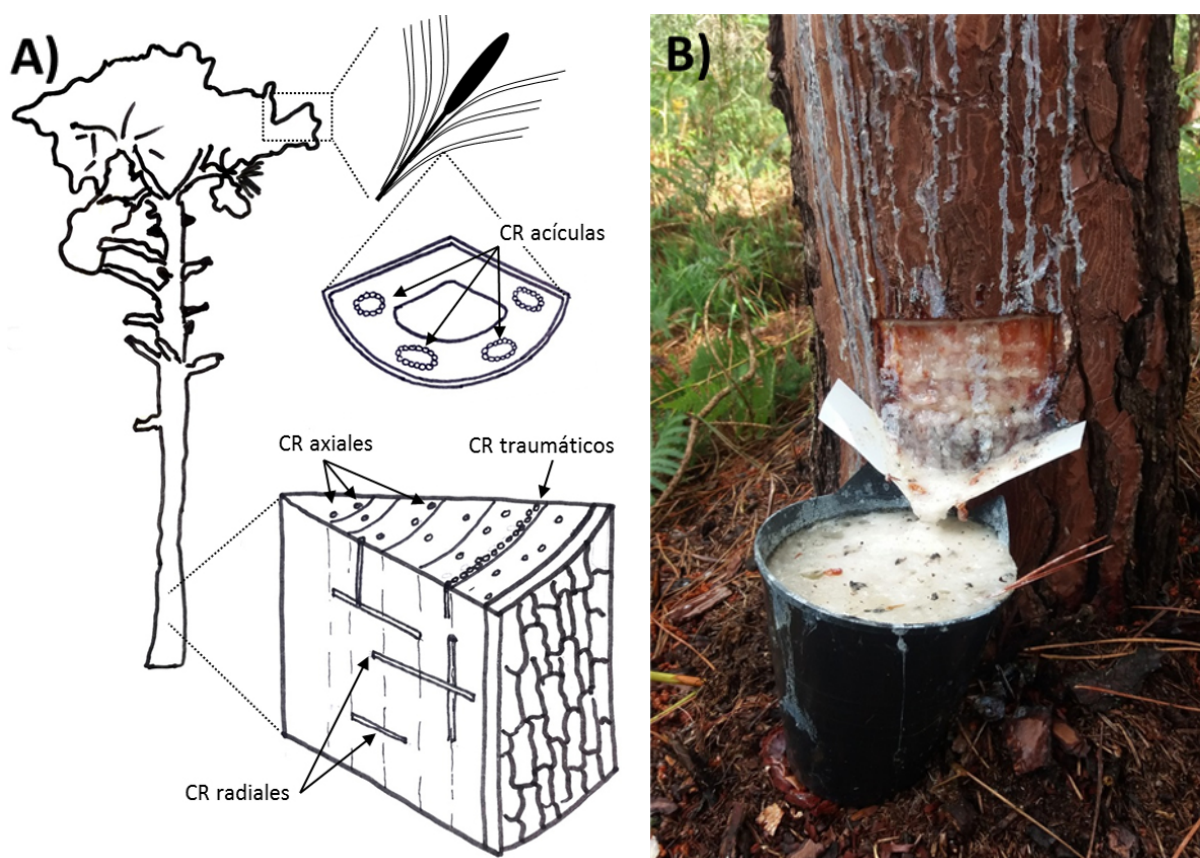


Figura 2. Producción de resina en pinos. La resina es el principal mecanismo de resistencia de los pinos frente a sus enemigos naturales. Se trata de una sustancia viscosa y pegajosa que protege a los árboles tanto químicamente (contiene un cóctel de terpenos con propiedades tóxicas o repelentes para muchos antagonistas) como físicamente (los agresores se quedan atrapados en el flujo que emana por una herida abierta, y una vez expuesta al aire, la resina se oxida y cristaliza sellando las heridas y protegiéndolas de nuevas infecciones). **A)** La resina se produce en grandes cantidades en estructuras especializadas conocidas como canales resiníferos (CR) que circulan a modo de sistema conductor tridimensional por todos los tejidos de la planta (xilema, floema, aciculas, piñas, etc). La resina se almacena a presión en estos canales y se libera fluyendo hacia el exterior ante un ataque o daño de los mismos. En el tronco, el sistema de canales resiníferos conforma una red tridimensional interconectada de canales axiales y radiales. Ante una agresión o daño, los pinos son capaces de revertir la actividad del cambium y aumentar drásticamente la diferenciación de canales resiníferos traumáticos, que conforman bandas concéntricas y muy densas de canales que actúan como una barrera infranqueable para muchos agresores. La identificación de estas bandas en los anillos de los árboles permite el estudio retrospectivo del ambiente biótico, siendo posible la detección de brotes históricos que ocurrieron hace decenas o centenas de años. **B)** La resina es, a su vez, una sustancia con gran interés comercial como bioproducto sostenible y renovable que substituye a los derivados del petróleo en muchas aplicaciones industriales (e.g. pinturas, pegamentos, tintas, cosméticos, coadyuvantes, industria alimentaria, etc.). La producción de resina es una explotación alternativa o complementaria que está recobrando relevancia en muchos pinares ibéricos. Se extrae en árboles vivos practicando heridas mecánicas sucesivas aumentadas por la acción de pastas estimulantes; es decir, no es más que aprovechar las respuestas inducidas de los pinos aumentando la producción de sus defensas ante un traumatismo. Un pino adulto puede producir hasta 5 kg de resina por año o incluso más.



genética neutral y adaptativa en caracteres funcionales, incluyendo caracteres defensivos, en contraposición a las especies presentes en sistemas agrícolas, con niveles de domesticación y constricción genética mucho más acusados.

Diferentes estudios han explorado la variación genética entre poblaciones en caracteres defensivos en especies forestales de interés (Solla *et al.*, 2014; Zas *et al.*, 2015; López-Goldar *et al.*, 2019; Vázquez-González *et al.*, 2019). En algunas ocasiones, se ha observado cómo estos patrones de variación pueden estar asociados a gradientes ambientales (Vázquez-González *et al.*, 2019; López-Goldar *et al.*, 2020), poniendo de manifiesto la relevancia de los procesos adaptativos a la hora de determinar la producción de defensas (Figura 3A). De manera importante, los patrones de diferenciación genética en la producción de defensas pueden a su vez determinar la resistencia de las poblaciones forestales frente a plagas de insectos (López-Goldar *et al.*, 2018) y son por lo tanto particularmente relevantes desde un punto de vista aplicado.

Si bien la adaptación y la deriva genética han conseguido generar patrones de diferenciación entre poblaciones, otros procesos como la mutación y el flujo genético han contribuido a mantener una elevada variación genética intra-poblacional en caracteres defensivos y en la resistencia frente a plagas específicas (Zas *et al.*, 2005; López-Goldar *et al.*, 2019). La variación genética dentro de poblaciones es una fuente de variación particularmente importante desde un punto de vista evolutivo y aplicado, puesto que constituye la materia prima de la selección natural (y artificial) y permite la adaptación futura de las poblaciones frente a las fluctuaciones ambientales (Figura 3B). En este sentido, las posibilidades de incrementar la resistencia de las masas forestales frente a plagas y enfermedades mediante programas de mejora genética abren un interesante campo de actuación en diversas especies forestales (Yanchuk and Wheeler, 2008; Alfaro *et al.*, 2013; FAO, 2015) (Figura 3B).

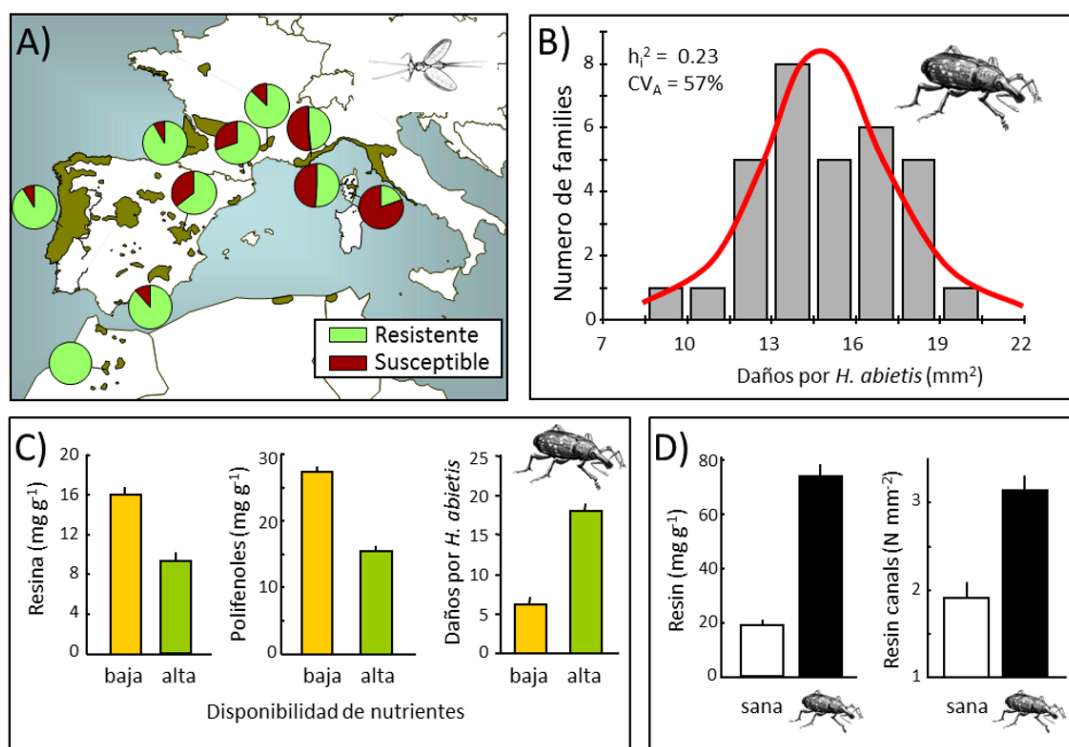


Figura 3. Fuentes de variación en caracteres defensivos y resistencia a insectos herbívoros en el pino marítimo (*Pinus pinaster*). **A)** Variación genética entre poblaciones de *Pinus pinaster* en la resistencia a la cochinilla del pino (*Matsucoccus feytaudi*) a partir de estudios en ensayos de procedencia infectados de forma natural por el insecto. Obsérvese el aumento de susceptibilidad hacia el oeste, donde la cochinilla ha llegado recientemente y los pinos naturales carecen de una historia coevolutiva con el insecto. Figura adaptada de Harfouche *et al.* (1995). **B)** Variación genética intrapoblacional en la resistencia al curculiónido *Hyllobius abietis*. La figura muestra la variación en los daños causados por el insecto en una colección de familias de medios hermanos establecidas en un ensayo de progenies naturalmente infectado por el insecto. Una heredabilidad moderada de la resistencia junto con un elevado coeficiente de variación aditiva sugieren una buena oportunidad para mejorar la resistencia mediante ciclos de selección y cruzamiento recurrentes. Figura adaptada de Zas *et al.* (2005). **C)** Plasticidad fenotípica de caracteres defensivos (resina no volátil y polifenoles totales) y de la susceptibilidad al gorgojo del pino *H. abietis* en relación a la disponibilidad de nutrientes en el suelo. En contra de las creencias populares pero acorde con las teorías de defensas, se observa una disminución de la inversión defensiva y un aumento acorde de la susceptibilidad a la plaga en las plantas mejor nutridas. Figura adaptada de Sampedro *et al.* (2011a). **D)** Plasticidad fenotípica de caracteres defensivos en relación al ambiente biótico. Las figuras muestran el importante aumento de la inversión defensiva (tanto defensas químicas como físicas) en respuesta a los daños causados por el gorgojo *H. abietis*. Estas defensas inducidas aparecen en cuestión de horas tras el ataque y pueden permanecer activas durante varios meses, o incluso permanentemente en el caso de la diferenciación de canales traumáticos. Figuras adaptadas de Moreira *et al.* (2009) y Sampedro *et al.* (2011b).





RESPUESTAS PLÁSTICAS QUE MODULAN LA PRODUCCIÓN DE DEFENSAS EN ÁRBOLES

Además de la contribución de los factores genéticos al fenotipo defensivo de los árboles, la producción de defensas es altamente sensible ante las fluctuaciones ambientales. Es decir, los caracteres defensivos cuentan con una gran plasticidad fenotípica siendo ésta particularmente relevante en el caso de los árboles. Por un lado, la enorme variación ambiental existente a lo largo del rango de distribución de muchas especies forestales (**Figura 1D**) favorece la plasticidad espacial en la producción de defensas (**Figura 3C**). Esta plasticidad es, por lo general, difícil de separar de los patrones de variación genética resultado de la adaptación local y sólo el uso de ensayos genéticos en múltiples ambientes permite una adecuada cuantificación de ambas fuentes de variación (Di Matteo and Voltas, 2016). Por otro lado, al ser especies de vida larga, los árboles están expuestos a una enorme variación ambiental temporal, esencialmente climática, a lo largo de su vida (**Figura 1B**), y han de ajustar de manera continua la adjudicación de recursos a la producción de defensas. Por ejemplo, períodos de baja disponibilidad de agua o de sequía pueden afectar negativamente a la producción de defensas en árboles (Gaylord *et al.*, 2013; Suárez-Vidal *et al.*, 2019). Comprender cómo el clima afecta a la producción de defensas es de especial relevancia bajo un contexto de cambio climático, ya que estos efectos podrán determinar a su vez la resistencia futura de las poblaciones forestales frente a plagas y otras enfermedades.

La variación ambiental en el tiempo no sólo es climática. A lo largo de sus largos ciclos de vida, los árboles también están expuestos a una fuerte variación temporal en el ambiente biótico, alternando años o períodos más benignos con momentos de mayor presión biótica. Por ejemplo, muchas especies de insectos pueden mostrar explosiones poblacionales, a menudo vinculadas a determinadas condiciones ambientales, como las especies de escarabajos escolítidos que afectan a los bosques de coníferas del oeste de Norte América (Raffa *et al.*, 2008). Estas fluctuaciones temporales en la presión biótica han favorecido la evolución de estrategias plásticas de defensa, donde la producción de defensas se ajusta en función del nivel de presión biótica. Son lo que se conoce como defensas inducidas (Karban, 2011) (**Figura 3D**), defensas que se producen en respuesta a una agresión y que suponen una mejora de la resistencia justo en el momento que ésta es necesaria. Las estrategias de inducción de defensas cobran especial relevancia en árboles, ya que gracias a ellas los árboles pueden optimizar la adjudicación de recursos a la producción de defensas a lo largo de su vida, reservando recursos para otras funciones vitales en períodos de bajo riesgo biótico.

MÁS ALLÁ DE LAS INTERACCIONES ÁRBOL-INSECTO

El estudio de las interacciones entre plantas y herbívoros se ha planteado tradicionalmente de manera aislada, sin tener en cuenta otras interacciones que tienen lugar en el contexto de la comunidad biótica. Sin embargo, los sistemas forestales son,

por lo general, ecosistemas muy complejos, que albergan una gran biodiversidad, y que muestran una estructura horizontal y vertical compleja y diversa (**Figura 1C**). Esta complejidad tiene importantes consecuencias en las interacciones planta-antagonista y ofrece interesantes oportunidades para la gestión sanitaria de las masas forestales. Uno de los procesos más sorprendentes en este sentido es la capacidad de los árboles para comunicarse entre ellos, un fenómeno que se denominó, ya en la década de los 80, como 'árboles parlantes'. Trabajos pioneros en este campo observaron cómo árboles vecinos de árboles atacados por insectos mostraban una mayor producción de defensas (Baldwin and Schultz, 1983), lo que a su vez podría resultar en una mayor resistencia a insectos herbívoros (Rhoades, 1983). Estos trabajos sugerían que las plantas atacadas emitían señales químicas que las plantas vecinas percibían, preparando su fenotipo defensivo ante un probable e inminente ataque. El fenómeno de los 'árboles parlantes' no contó inicialmente con un gran apoyo por parte de la comunidad científica, dada la dificultad para encontrar una explicación biológica a la ventaja evolutiva que supondría para una planta emitir señales beneficiosas para plantas vecinas competidoras (Fowler and Lawton, 1985; Karban *et al.*, 2014). Sin embargo, trabajos más recientes demuestran que este fenómeno de comunicación entre plantas es generalizado (Karban *et al.*, 2014), convirtiéndose en un tema de gran interés científico en las últimas dos décadas. Si bien el fenómeno de la comunicación entre plantas ha sido descrito inicialmente en árboles, los trabajos más relevantes que tratan de identificar los mecanismos que subyacen a este fenómeno se han llevado a cabo principalmente en plantas anuales. Así, se conoce que la emisión de compuestos orgánicos volátiles (COVs) por parte de plantas emisoras atacadas actúa como una señal química que es percibida por plantas receptoras no atacadas (Heil and Karban, 2010; Karban, 2011). Esta señal química desencadena un estado de pre-activación defensiva conocido como *priming* en las plantas receptoras, que puede actuar como una 'vacuna' frente a posteriores ataques (Karban, 2011). La aplicación exógena de COVs se ha propuesto como una herramienta de lucha contra plagas en diferentes especies anuales de interés agrícola. Sin embargo, los procesos de *priming* en árboles han sido menos estudiados, y nuestro conocimiento sobre que COVs o mezclas concretas de estos compuestos desencadenan un estado de pre-activación defensiva en especies de interés forestal es todavía muy limitado.

Otro de los aspectos más actuales en el estudio de las interacciones árbol-insecto es el papel que juegan los enemigos naturales de los herbívoros (p. ej., pájaros, reptiles, artrópodos) (Abdala-Roberts *et al.*, 2019). El daño producido por los insectos herbívoros sobre las plantas está modulado, por una parte, por fuerzas *bottom-up* (defensas producidas por las plantas que afectan negativamente a los insectos herbívoros) y, por otra parte, por fuerzas *top-down* (depredadores que disminuyen las poblaciones de herbívoros de una planta). De manera importante, los efectos de los depredadores sobre las poblaciones de herbívoros pueden estar mediados por diferentes caracteres en los árboles. A estos caracteres, se les ha denominado defensas indirectas, ya que actúan indirectamente sobre el *fitness* de los herbívoros





atrayendo a los enemigos naturales de estos (Pearse *et al.*, 2020). Por ejemplo, los COVs emitidos en respuesta al daño no solo actúan como señal química en procesos de comunicación entre plantas, sino que también proporcionan información sobre la presencia de herbívoros a los depredadores de éstos (Turlings and Erb, 2018). Este último mecanismo de defensa mediado por la emisión de COVs por plantas atacadas se denomina resistencia indirecta inducida, y tiene un gran potencial para la gestión de plagas en sistemas forestales (Fernandez-Conradi *et al.*, 2021).

Una de las estrategias de lucha contra plagas más comunes es el control biológico, es decir, la liberación de enemigos naturales de insectos herbívoros con el fin de reducir su impacto sobre los sistemas agrícolas y forestales. Sin embargo, existe la posibilidad de atraer a los enemigos naturales de los insectos herbívoros ya presentes en el ecosistema, y de mantener sus poblaciones en los niveles deseados. A esta estrategia, se le ha denominado control biológico por conservación (Fernandez-Conradi *et al.*, 2021), y para su implementación se requiere un profundo conocimiento sobre cómo la química de las plantas media las interacciones tri-tróficas entre las plantas, los insectos herbívoros y sus enemigos naturales. El conocimiento actual sobre los mecanismos de resistencia indirecta inducida se ha fundamentado principalmente en estudios llevados a cabo en especies modelo y en sistemas agrícolas. Así, es necesario extrapolar el estudio de este tipo de mecanismos a especies de vida larga, con el objetivo de llevar a cabo un efectivo control biológico de plagas en sistemas forestales.

Por último, el estado sanitario de los sistemas forestales también puede verse afectado por las propiedades que caracterizan al propio sistema. La resistencia biótica de un individuo no sólo depende de su fenotipo defensivo sino también de su contexto biótico y abiótico. Así, uno de los factores que más puede influir sobre el estado sanitario de las masas forestales es la biodiversidad que éstas albergan. Una revisión sistemática reciente ha demostrado como las masas mixtas en sistemas forestales sufren un menor nivel de daños por herbivoría que los monocultivos (Jactel *et al.*, 2020). Este fenómeno, que se conoce como resistencia asociativa, puede estar relacionado con la capacidad de los sistemas forestales, más diversos que los ecosistemas agrícolas, de albergar una mayor diversidad y abundancia de depredadores de herbívoros, siendo, por lo tanto, más resistentes frente a plagas. Los beneficios que supone la resistencia asociativa sobre el control de plagas pone de manifiesto la necesidad de implementar planes de gestión y manejo que conserven la biodiversidad de especies para preservar la salud y funcionalidad de los ecosistemas forestales.

IMPLICACIONES DE LAS INTERACCIONES ÁRBOL-ANTAGONISTA PARA LA GESTIÓN FORESTAL

El estudio de las interacciones planta-antagonista ha permitido comprender los mecanismos defensivos de las plantas, un conocimiento clave a la hora de implementar prácticas efectivas en la lucha frente a plagas de insectos y otras enfermedades. Los principales avances sobre las interacciones planta-insecto se han llevado a cabo en especies

anuales modelo y especialmente en especies de interés agrícola. Sin embargo, los árboles y los sistemas forestales guardan diferencias importantes con respecto a las especies que conforman los sistemas agrícolas. Los árboles son especies longevas y aparentes. Por lo tanto están expuestas a una mayor diversidad de organismos antagonistas, incluyendo insectos herbívoros, así como a una enorme variación en las condiciones abióticas y en las presiones bióticas que experimentan a lo largo de su vida. Así, la regulación de la producción de defensas mediante respuestas plásticas y en particular la producción de defensas inducidas, cobran una especial relevancia ecológica y evolutiva en estas especies de vida larga. Además, los sistemas forestales a menudo albergan una gran diversidad genética intraespecífica. Esta diversidad es el resultado de procesos evolutivos como la deriva genética y la selección natural que contribuyen a la diferenciación genética de las poblaciones, y otros como la mutación y el flujo genético que ayudan a mantener la variación genética dentro de las poblaciones. Por último, los sistemas forestales son ecosistemas particularmente diversos y a menudo conforman complejos sistemas de interacciones entre diferentes niveles tróficos.

El incremento ante la frecuencia e intensidad de brotes de plagas de insectos herbívoros y otro tipo de enfermedades es uno de los principales retos a la que nos enfrentamos en la gestión sostenible de los ecosistemas forestales. Este incremento en las presiones bióticas es consecuencia de los efectos conjuntos del cambio climático, que contribuye a la expansión de organismos antagonistas nativos, así como de la globalización, que provoca la aparición de especies nuevas exóticas (Bale *et al.*, 2002; Steffen *et al.*, 2006; Raffa *et al.*, 2008; Trumbore *et al.*, 2015). Comprender cómo los procesos ecológicos y evolutivos modulan las interacciones entre árboles e insectos herbívoros constituye un eje central en las estrategias de gestión forestal para reducir los impactos negativos de las plantas (Fernandez-Conradi *et al.*, 2021). Existen varios frentes en los que este conocimiento puede ser de una relevancia particular. Primero, la gran variación genética en caracteres defensivos y en resistencia que albergan las especies de interés forestal puede ser explotada, por un lado, para seleccionar material genético en origen que se adecue a las condiciones abióticas y bióticas de una determinada región, y por otro, para crear planes de mejora genética que tengan como objetivo aumentar la resistencia de las poblaciones frente a plagas y enfermedades (FAO, 2015). Segundo, conocer como los factores ambientales y particularmente el clima modula la adjudicación de recursos a la producción de defensas, y, por lo tanto, la inversión en resistencia, nos permitirá predecir las respuestas futuras de las masas forestales ante el cambio global (Celedon and Bohlmann, 2019). Tercero, los avances llevados a cabo en especies anuales sobre los procesos de imprimación y las estrategias de resistencia indirecta inducida, han puesto de manifiesto la relevancia de los COVs como caracteres de defensa clave. Éstos caracteres tienen una especial relevancia ecológica y evolutiva, y representan enormes implicaciones para la lucha frente a plagas (Fernandez-Conradi *et al.*, 2021). La utilización de mezclas o compuestos volátiles específicos se ha propuesto como una estrategia útil a la hora de estimular





las respuestas defensivas en árboles y de potenciar la defensa indirecta proporcionada por los depredadores de los insectos. Por último, los beneficios de la resistencia asociativa han puesto de manifiesto la necesidad de gestionar las masas forestales manteniendo la diversidad de especies que albergan los bosques en condiciones naturales. En definitiva, el conocimiento sobre los mecanismos que median las interacciones planta-antagonista nos permitirá llevar a cabo una gestión de los sistemas forestales más sostenible, adaptada al cambio global, y que permita conservar la funcionalidad de estos preciados ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se encuadra dentro de las actividades de difusión de la Red de Investigación RED2018-102407-T "Aprendiendo de la Naturaleza: interacciones multitróficas para la protección de cultivos y bosques" y del proyecto de investigación RESILPINE (RTI2018-094691-B-C33 "Resiliencia de los pinos mediterráneos en un ambiente cambiante: integración fenotípica de defensas químicas y físicas, respuestas climáticas y síndromes adaptativos") financiado por MCIU/AEI/FEDER-UE. CVG ha recibido financiación del programa FPI (BES-2016-076624). Los autores agradecen la inestimable ayuda de, María Zas, Celia Arcos, Isaac Sucasas, y Pepe Zas en la elaboración de las figuras.





REFERENCIAS

- Abdala-Roberts, L., Puentes, A., Finke, D.L., Marquis, R.J., Montserrat, M., Poelman, E.H., Rasmann, S., Sentis, A., van Dam, N.M., Wimp, G.,** 2019. Tri-trophic interactions: bridging species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 22, 2151-2167.
- Agrawal, A.A.,** 2007. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 103-109.
- Agrawal, A.A., Conner, J.K., Rasmann, S.,** 2010. Tradeoffs and negative correlations in evolutionary ecology. In: MA, B., DJ, F., WF, E., JS, L. (Eds.), *Evolution since Darwin: the first 150 years*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, Massachusetts, pp. 243-268.
- Alfaro, R.I., King, J.N., vanAkker, L.,** 2013. Delivering Sitka spruce with resistance against white pine weevil in British Columbia, Canada. *Forestry Chronicle* 89, 235-245.
- Baldwin, I.T., Schultz, J.C.,** 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science* 221, 277-279.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J.,** 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8, 1-16.
- Celedon, J.M., Bohlmann, J.,** 2019. Oleoresin defenses in conifers: chemical diversity, terpene synthases and limitations of oleoresin defense under climate change. *New Phytologist* 224, 1444-1463.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S.,** 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899.
- Di Matteo, G., Voltas, J.,** 2016. Multienvironment evaluation of *Pinus pinaster* provenances: evidence of genetic trade-offs between adaptation to optimal conditions and resistance to the maritime pine bast scale (*Matsucoccus feytaudi*). *Forest Science* 62, 553-563.
- FAO,** 2015. Selection and breeding for insect and disease resistance. <http://www.fao.org/forestry/26445/en/>.
- Feeny, P.,** 1976. Plant apparency and chemical defense. In: *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. Springer, Boston, MA, pp. 1-40.
- Fernandez-Conradi, P., Castagnyrol, B., Jactel, H., Rasmann, S.,** 2021. Combining phytochemicals and multitrophic interactions to control forest insect pests. *Current Opinion in Insect Science*. 44, 101-106.
- Fowler, S.V., Lawton, J.H.,** 1985. Rapidly induced defenses and talking trees: the devil's advocate position. *The American Naturalist* 126, 181-195.
- Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E., Kreckling, T.,** 2005. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist* 167, 353-376.
- Gaylord, M.L., Kolb, T.E., Pockman, W.T., Plaut, J.A., Yepez, E.A., Macalady, A.K., Pangle, R.E., McDowell, N.G.,** 2013. Drought predisposes pinon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytologist* 198, 567-578.
- Grivet, D., Climent, J., Zabala-Aguirre, M., Neale, D.B., Vendramin, G.G., González-Martínez, S.C.,** 2013. Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68, 555-566.
- Hahn, P.G., Maron, J.L.,** 2016. A framework for predicting intraspecific variation in plant defense. *Trends in Ecology & Evolution* 31, 646-656.
- Heil, M., Karban, R.,** 2010. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 137-144.
- Jactel, H., Koricheva, J., Castagnyrol, B.,** 2019. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science* 35, 103-108.
- Jactel, H., Moreira, X., Castagnyrol, B.,** 2020. Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms and Prospects. *Annual Review of Entomology* 66.
- Jaramillo-Correa, J.-P., Rodríguez-Quilón, I., Grivet, D., Lepoittevin, C., Sebastiani, F., Heuertz, M., Garnier-Géré, P.H., Alía, R., Plomion, C., Vendramin, G.G.,** 2015. Molecular proxies for climate maladaptation in a long-lived tree (*Pinus pinaster* Aiton, Pinaceae). *Genetics* 199, 793-807.
- Karban, R.,** 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25, 339-347.
- Karban, R., Yang, L.H., Edwards, K.F.,** 2014. Volatile communication between plants that affects herbivory: a meta-analysis. *Ecology Letters* 17, 44-52.
- López-Goldar, X., Villari, C., Bonello, P.E., Borg-Karlson, A.K., Grivet, D., Zas, R., Sampedro, L.,** 2018. Inducibility of plant secondary metabolites predicts genetic variation in resistance against a key insect herbivore in maritime pine. *Frontiers in Plant Science* 9, 1651.
- López-Goldar, X., Villari, C., Bonello, P., Borg-Karlson, A.K., Grivet, D., Sampedro, L., Zas, R.,** 2019. 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.
- López-Goldar, X., Zas, R., Sampedro, L.,** 2020. Resource availability drives microevolutionary patterns of plant





defences. *Functional Ecology* 34, 1640-1652.

Lorio, P.L., 1986. Growth-differentiation balance: a basis for understanding southern pine beetle-tree interactions. *Forest Ecology and Management* 14, 259-273.

Moore, B.D., Andrew, R.L., Külheim, C., Foley, W.J., 2014. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytologist* 201, 733-750.

Moreira, X., Sampedro, L., Zas, R., 2009. Defensive responses of *Pinus pinaster* seedlings to exogenous application of methyl jasmonate: concentration effect and systemic response. *Environmental and Experimental Botany* 67, 94-100.

Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., Valverde, P.L., 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 541-566.

Pearse, I.S., LoPresti, E., Schaeffer, R.N., Wetzel, W.C., Mooney, K.A., Ali, J.G., Ode, P.J., Eubanks, M.D., Bronstein, J.L., Weber, M.G., 2020. Generalising indirect defence and resistance of plants. *Ecology Letters* 23, 1137-1152

Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., Romme, W.H., 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience* 58, 501-517.

Rhoades, D.F., 1983. Responses of alder and willow to attack by tent caterpillars and webworms: evidence for pheromonal sensitivity of willows. *Plant Resistance to Insects* 4, 55-68

Sampedro, L., Moreira, X., Zas, R., 2011a. Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability. *Journal of Ecology* 99, 818-827.

Sampedro, L., Moreira, X., Zas, R., 2011b. Resistance and response of *Pinus pinaster* seedlings to *Hylobius abietis* after induction with methyl jasmonate. *Plant Ecology* 212, 397-401.

Serra-Varela, M., Grivet, D., Vincenot, L., Broennimann, O., Gonzalo-Jiménez, J., Zimmermann, N., 2015. Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Global Ecology and Biogeography* 24, 1302-1313.

Solla, A., López-Almansa, J.C., Martín, J.A., Gil, L., 2014. 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.

Stamp, N., 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* 78, 23-55.

Steffen, W., Sanderson, R.A., Tyson, P.D., Jäger, J., Matson, P.A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.-J., Turner, B.L., 2006. *Global change and the earth system: a planet under pressure*. Springer Science & Business Media.

Suárez-Vidal, E., Sampedro, L., Voltas, J., Serrano, L., Notivol, E., Zas, R., 2019. 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.

Trumbore, S., Brando, P., Hartmann, H., 2015. Forest health and global change. *Science* 349, 814-818.

Turlings, T.C., Erb, M., 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annual review of entomology* 63, 433-452.

Vázquez-González, C., López-Goldar, X., Zas, R., Sampedro, L., 2019. 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.

Wainhouse, D., Cross, D., Howell, R., 1990. The role of lignin as a defence against the spruce bark beetle *Dendroctonus micans*: effect on larvae and adults. *Oecologia* 85, 257-265.

Yanchuk, A., Wheeler, N., 2008. Selection and breeding for insect and disease resistance. Web-based United Nations Food and Agricultural Organization (FAO) Report: <http://www.fao.org/forestry/site/26445/en>

Zas, R., Moreira, X., Ramos, M., Lima, M.R.M., da Silva, M.N., Solla, A., Vasconcelos, M.W., Sampedro, L., 2015. 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.

Zas, R., Sampedro, L., Prada, E., Fernández-López, J., 2005. Genetic variation of *Pinus pinaster* Ait. seedlings in susceptibility to the pine weevil *Hylobius abietis* L. *Annals of Forest Science* 62, 681-688.

Zhao, T., Krokene, P., Hu, J., Christiansen, E., Björklund, N., Långström, B., Solheim, H., Borg-Karlson, A.-K., 2011. Induced terpene accumulation in Norway spruce inhibits bark beetle colonization in a dose-dependent manner. *PLoS One* 6, e26649.