

 **2025** | **16-20**
GIJÓN | JUNIO
9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1494

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

Organiza





No mires arriba. Cambios en las raíces reflejan mejor que la función foliar el estado de salud de *Fagus sylvatica*.

LÓPEZ, R. (1), PASTOR-GARCÍA, M. (1), VENTURAS, M. (1), PIÑEIRO, J. (1), MONTEOLIVA, G. (2), RUBIO-CUADRADO, A. (1), RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J. (1), MARTÍNEZ-ARIAS, C. (2), SOBRINO-PLATA, J. (1,3), SALOMÓN, R. (1) y MARTÍN, J.A. (1)

(1) Grupo de Investigación FORESCENT, Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Universidad Politécnica de Madrid.

(2) Centro de Biotecnología y Genómica de Plantas (CBGP) Universidad Politécnica de Madrid.

(3) Departamento de Genética, Fisiología y Microbiología. Facultad de CC. Biológicas. Universidad Complutense de Madrid.

Resumen

La sensibilidad de las hayas (*Fagus sylvatica*) a la sequía y eventos climáticos extremos puede poner en peligro las poblaciones en el límite de distribución de la especie. En este estudio, seleccionamos árboles centenarios con diferente estado de decaimiento en una de las poblaciones más meridionales de Europa, Montejo de la Sierra (Madrid). Aunque el crecimiento anual ha sido menor en los árboles en avanzado estado de decaimiento durante las últimas décadas, no detectamos cambios en las relaciones hídricas de la copa, la vulnerabilidad del xilema a la embolia, la capacidad fotosintética de las hojas o la respiración del tronco. Sin embargo, observamos cambios en el sistema radical, de tal manera que los árboles vigorosos forman raíces más gruesas y duraderas a expensas de la capacidad de absorción, siguiendo una estrategia conservadora. Según avanza el decaimiento la estrategia pasa a ser adquisitiva y los árboles forman raíces con mayor longitud y tasa de recambio. En general, los procesos subterráneos están poco estudiados en el decaimiento forestal, y pueden ser cruciales para determinar la salud de las plantas al desempeñar un papel crítico en la conexión entre la fisiología de los árboles y el funcionamiento del suelo.

Palabras clave

Decaimiento forestal, sequía, relaciones hídricas, fotosíntesis, hidráulica, sistema radical.

1. Introducción

El cambio climático y la aparición de nuevas plagas y enfermedades están provocando un aumento en los episodios de decaimiento forestal a nivel mundial. Sequías más frecuentes y severas han causado una mortalidad alarmante en muchos biomas por sus profundos efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas y el balance de carbono (Hammond et al., 2022). Los bosques de la cuenca mediterránea son especialmente vulnerables a los procesos de decaimiento



relacionados con el cambio global. La baja disponibilidad de agua es un factor muy limitante en esta región (Peñuelas et al., 2001), donde las sequías y las olas de calor son crónicas y se espera que sean más severas y frecuentes en las próximas décadas (IPCC, 2023). Estos fenómenos podrían superar la capacidad de aclimatación de algunas especies, alterar su potencial competitivo o reducir su tolerancia a plagas y enfermedades (LÓPEZ ET AL., 2022; MA ET AL., 2025). Preocupan especialmente aquellas poblaciones que habitan en sitios marginales o en los límites más secos de la distribución de las especies (LÓPEZ ET AL., 2021). Además, aunque la mortalidad suele afectar a los árboles jóvenes, los árboles grandes y viejos también son vulnerables (Bennet et al., 2015). La pérdida de árboles maduros merece especial atención, ya que desempeñan un papel ecológico crítico y representan la mayor biomasa y almacenamiento de carbono (PARDOS ET AL., 2025).

El haya europea (*Fagus sylvatica* L.) es una especie forestal clave en los ecosistemas templados de Europa, donde desempeña un papel fundamental en la regulación de los ciclos biogeoquímicos, el mantenimiento de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos. En las últimas décadas, se ha venido observando un aumento significativo de los síntomas de decaimiento en algunas poblaciones de esta especie, caracterizado por la reducción de crecimiento, defoliación, pérdida de vigor y, en casos extremos, mortalidad de árboles maduros (JuMP ET AL., 2006). Este fenómeno, que afecta tanto a bosques gestionados como naturales, plantea importantes retos ecológicos, económicos y sociales en el contexto de cambio global en el que nos encontramos. El decaimiento del haya ha sido asociado a una compleja interacción de factores abióticos y bióticos. Entre los factores abióticos destacan las sequías recurrentes, el aumento de las temperaturas medias y olas de calor estivales, todos ellos exacerbados por el cambio climático (Schuldt et al., 2020). Por otro lado, factores bióticos como el ataque de hongos patógenos corticales como *Neonectria* y *Biscogniauxia*, oomicetos de los géneros *Phytophthora* y *Pythium* (MARTÍNEZ-ARIAS ET AL., 2024), y competencia inter- e intra- específica también juegan un papel crucial en la disminución del vigor de los árboles (Jung 2009).

En la Península Ibérica, los hayedos están restringidos a los enclaves más húmedos debido a su sensibilidad a la sequía edáfica y atmosférica. En la región mediterránea, estas formaciones no son muy extensas y ocupan principalmente las laderas montañosas a gran altitud, mayormente en áreas sombrías. Los individuos juveniles y adultos de haya se caracterizan por una gran sensibilidad a la sequía edáfica (CANO ET AL., 2013). En condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo, las hojas cierran sus estomas en mayor medida que otras especies de bosques templados (Aranda et al., 2002). Esta sensibilidad, en el escenario actual de cambio climático, puede tener efectos a largo plazo en la resiliencia de los hayedos en los límites más meridionales de su distribución, y a corto plazo, en el progresivo declive de las poblaciones y su susceptibilidad a plagas y patógenos.

En este contexto, las predicciones sobre el decaimiento y la mortalidad forestal requieren una comprensión detallada de los fundamentos fisiológicos que subyacen a la muerte de los árboles para identificar patrones y procesos que



permitan anticipar su vulnerabilidad y desarrollar estrategias de manejo adaptativo. En los últimos años, se ha avanzado sustancialmente en demostrar que la mortalidad es un proceso complejo en el que están involucrados múltiples mecanismos interdependientes que incluyen alteraciones en el balance hídrico, la vulnerabilidad del xilema a la embolia, la capacidad fotosintética, la asignación de recursos a los diferentes órganos, la dinámica de nutrientes y la resistencia a estrés oxidativo (RODRÍGUEZ-CALCERRADA ET AL., 2017; CHOAT ET AL., 2018).

En este trabajo utilizamos el Hayedo de Montejo, situado en la Comunidad de Madrid, como caso de estudio, ya que constituye una de las poblaciones de haya más meridionales de Europa y, a priori, una de las más vulnerables al cambio climático (ARANDA ET AL., 2015). Su situación geográfica en el límite de la distribución natural del haya lo convierte en un laboratorio natural para estudiar la resiliencia de esta especie frente a los efectos del cambio climático, como el estrés hídrico y las olas de calor. De hecho, en las últimas dos décadas, la precipitación media anual ha disminuido un 20 % en esta zona, y se ha observado un proceso de declive incipiente pero progresivo en la especie, afectando principalmente a los árboles de mayor edad, aunque también a los juveniles. Entre los síntomas detectados se encuentran el decaimiento de las copas, exudaciones negras en el tronco, grietas y canchales en la corteza, así como la presencia de hongos de pudrición. Este bosque tiene un gran valor ecológico y cultural. Ha sido declarado Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO y está protegido bajo las figuras de Reserva de la Biosfera y Zona Especial de Conservación Natura 2000. La conservación de esta población de haya no solo es clave para preservar un patrimonio natural de singular belleza, sino también para profundizar en la comprensión de los procesos ecológicos que afectan a las especies forestales en los márgenes de su rango de distribución.

2. Objetivos

El objetivo de nuestro trabajo es el estudio de las respuestas ecofisiológicas, a nivel de copa, tallo y raíces que subyacen a los procesos de decaimiento de hayas adultas en condiciones naturales. Pretendemos profundizar en los mecanismos funcionales implicados en la mortalidad de esta especie para adaptar la gestión de estos bosques al escenario actual de cambio global. Nuestra hipótesis de partida está relacionada con que el aumento de los periodos cada vez más secos y cálidos, y la alta competencia entre las hayas en el Hayedo de Montejo, están provocando un declive fisiológico progresivo que afecta principalmente a los árboles de haya de gran tamaño. Las hayas con síntomas de decaimiento tendrán afectado su balance de carbono, de tal manera que esperamos encontrar tasas fotosintéticas foliares y respiración del tronco menores que en las hayas sanas, a la vez que un sistema hidráulico menos resistente a la embolia producida por sequía. De la misma manera, tanto la producción de raíces finas como la morfología radical se verán afectadas como respuesta a la defoliación y la consiguiente disminución de carbohidratos.

3. Metodología



El Hayedo de Montejo es un bosque mixto de frondosas de aproximadamente 125 ha, situado entre los 1.250 y 1.600 m sobre el nivel del mar en la cordillera del Sistema Central (41°07'N 03°03'O). Las especies dominantes son *F. sylvatica*, *Quercus petraea* y *Quercus pyrenaica*, que representan el 27 %, 23 % y 50 % de la cobertura total de árboles, respectivamente. El clima es submediterráneo, con un período seco de junio a septiembre, una temperatura media anual de 11 °C y una precipitación media anual de 750 mm (datos promedio de 1994 a 2021 registrados en una estación meteorológica dentro del bosque). El suelo es un cambisol de textura franco-arenosa con un pH promedio de 5,6.

Este estudio se llevó a cabo en una parcela de 2,5 ha donde coexisten hayas en proceso de decaimiento y sanas de aproximadamente 150 años de edad. Se eligieron 20 árboles de tamaño similar, 35 cm diámetro promedio a la altura del pecho, de los cuales 10 fueron clasificados como sanos (defoliación menor del 15% de la copa) y 10 como decaídos (con una pérdida del 40-70 % de la copa). A principios de julio (disponibilidad hídrica óptima) e inicios de septiembre de 2021 (máximo estrés hídrico) y con ayuda de un escalador, se recogieron ramas de 1,5-2 m de longitud, expuestas al sol, del tercio superior de la copa y orientación sur para caracterizar el estado hídrico y capacidad fotosintética de los árboles. El potencial hídrico de la hoja a mediodía (ψ) se midió con una cámara de presión (1505D, PMS Instrument Company, Albany, OR, USA). La tasa de fotosíntesis neta (A_n), la conductancia estomática (g_s) y la tasa de transpiración (E), así como el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II en luz (F_v'/F_m') se midieron utilizando un analizador de gases de infrarrojo con una cámara de fluorescencia integrada (LI-6400-40, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Calculamos la eficiencia intrínseca en el uso del agua ($iWUE$) como la ratio entre A_n y g_s . Las mediciones se realizaron a una concentración de CO_2 de 420 ppm, temperatura promedio del aire de 25 °C, humedad relativa ambiente y un flujo de densidad de fotones fotosintéticos (PPFD) de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las ramas recogidas en julio fueron enviadas al laboratorio del INRA en Clermont-Ferrand (Francia) para la construcción de las curvas de vulnerabilidad a la embolia mediante la técnica de Cavitron (COCHARD ET AL., 2005). Calculamos el margen de seguridad hidráulico (HSM) como la diferencia entre el P50, potencial hídrico al que las plantas pierden el 50% de conductividad hidráulica, obtenido de la curva de vulnerabilidad a la embolia, y el potencial hídrico más bajo medido durante la estación vegetativa. A finales de invierno de 2021, antes de que los árboles brotaran, se midió la respiración del tronco (R) con el equipo de medición de intercambio gaseoso anteriormente descrito, pero conectado a una cámara de respiración de suelos. Para ello, se había acoplado previamente un adaptador a los troncos, que habían sido ligeramente lijados para eliminar líquenes, musgos y corteza suelta. Las medidas se realizaron en dos fechas, a 10 y 12°C respectivamente, realizándose en cada fecha tres medidas por árbol. En estos mismos árboles se extrajeron barrenas para determinar la profundidad de la albura de la madera con lugol, y hacer el análisis de crecimiento.

Las barrenas de madera extraídas con barrena de Pressler se montaron sobre soportes de madera y se lijaron para distinguir adecuadamente los anillos de crecimiento. Posteriormente se dataron los anillos de crecimiento de forma visual y se midieron con una precisión de 0,01 mm mediante un medidor semiautomático



Lintab y el programa TSAP-Win (Rinntech, Heidelberg, Alemania). Finalmente, las dataciones se validaron usando el programa COFECHA (HOLMES, 1997). Se calcularon las series de crecimientos anuales medios a nivel de árbol y posteriormente se transformaron estos crecimientos radiales en incrementos en área basimétrica (IAB), suponiendo que el crecimiento secundario anual forma anillos circulares y concéntricos. Las series de IAB se promediaron para cada uno de los grupos, sanos y decaídos. Para analizar las tendencias de los crecimientos, se ajustaron los datos de IAB a una curva spline cúbica de cada uno de los grupos, estableciendo una rigidez del suavizado de $\lambda = 0.0017$.

Por último, durante 2021 y 2022, se realizó el seguimiento de la producción de raíces finas y algunos rasgos funcionales de las mismas. Se recogieron tres muestras de suelo de 8 cm de diámetro y 10 cm de profundidad en las proximidades de cada árbol seleccionado (en un radio de 50 cm desde el tronco). Para medir la producción anual de raíces finas, cada punto de muestreo de biomasa de julio de 2021 sirvió como testigo de crecimiento de raíces. Para ello, se rellenó con suelo libre de raíces del sitio, se compactó y se etiquetó con tubos de PVC introducidos 1 cm en la superficie del suelo. Un año después, estas muestras de suelo se recolectaron para cuantificar la producción y el recambio de raíces finas (Piñeiro et al., 2020). Una vez lavadas las raíces finas de las partículas del suelo, se escaneó una submuestra representativa de raíces (600 puntos por pulgada, escáner Epson Perfection 4990). Las imágenes se analizaron utilizando el software Winrhizo™ (Regent Instrument Inc., Sainte-Foy, QC, Canadá) para determinar la longitud total y el diámetro medio de la raíz, así como la longitud de la raíz dentro de clases de diámetro de 0,5 mm hasta 2 mm. Tras el escaneado, las submuestras de raíces, junto con el resto de la muestra de raíces, se secaron durante 48 h a 70°C y se pesaron. A partir del subconjunto de raíces escaneadas, calculamos la longitud específica de la raíz (SRL) como la relación entre su longitud y peso seco, la densidad del tejido de la raíz (RTD) como la relación entre su peso seco y volumen, el área específica de la raíz (SRA) como la relación entre su superficie y peso seco, y la proporción de raíces muy finas (VFR) como el porcentaje de la longitud de la raíz con un diámetro $\leq 0,5$ mm con respecto a la longitud total. Los rasgos funcionales de las raíces finas se obtuvieron a partir de las muestras de testigos de biomasa de 2021 y 2022. La biomasa de raíces finas (FRB; g m^{-2}) y la producción de los testigos de crecimiento (FRP; $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) se evaluaron directamente a partir de la biomasa y de los testigos de crecimiento, respectivamente (Hendricks et al., 2006). La tasa anual de renovación de raíces finas (FRT) se calculó como la relación entre la FRP y la FRB media de los dos años (Ostonen et al., 2005).

El análisis estadístico de los datos para evaluar diferencias en los parámetros de la copa (ψ , An, gs, E, Fv'/Fm', P50), tronco (R, albura) y raíces (SRL, RTD, SRA, VFR, FRP, FRP) entre árboles sanos y decaídos se realizó mediante análisis de la varianza (ANOVA) de un factor. Las curvas de resistencia a la embolia se ajustaron utilizando una función de Weibull, y el P50 se obtuvo con el paquete FITPLC (Duursma & Choat, 2017) en R. Para el estudio de correlaciones de las variables radicales, se realizó un análisis de componentes principales (PCA). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando R versión 4.2.2.

4. Resultados

La fisiología de hojas y ramas de árboles sanos y en proceso de decaimiento fue similar, no observándose en general diferencias significativas entre árboles sanos y decaídos. Los valores de fotosíntesis y conductancia estomática fueron ligeramente mayores a final del verano, 11 vs. 8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 126 vs. 86 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (Figura 1a, 1b), mientras que se alcanzaron valores de potencial hídrico menores -1.7 MPa frente a los -1.5 MPa, medidos a principio de verano. Ni la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE; datos no mostrados) ni la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II variaron entre ambos grupos de árboles a lo largo de la estación de crecimiento (Figura 1c). En cuanto a las curvas de vulnerabilidad a la embolia de las ramas, tampoco observamos diferencias significativas entre árboles sanos y en decaimiento. El valor medio de P50 fue de -3,3 MPa, situándose el margen de seguridad hidráulico en más de 1,5 MPa (Figura 2a).

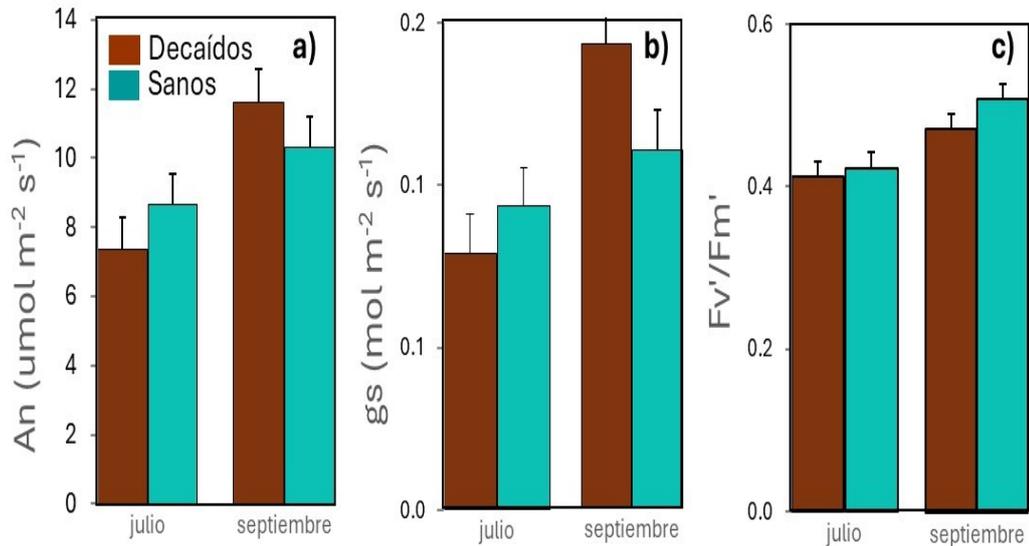


Figura 1. Tasa, de fotosíntesis neta (a), conductancia estomática al vapor de agua (b) y máxima eficiencia del fotosistema II en condiciones de luz (c) medidas a principio del verano, disponibilidad hídrica máxima, y al final, momento de menor disponibilidad de agua, del año 2021 en árboles centenarios sanos y en proceso de decaimiento del Hayedo de Montejo (Madrid).

Aunque hasta los años 60 del siglo pasado el crecimiento de árboles sanos y en decaimiento fue similar, en las últimas décadas los árboles sanos presentaron tasas de crecimiento significativamente mayores, diferencia que es más clara a partir del año 2000 (Figura 2b). Además, mientras que en árboles sanos el incremento de área basimétrica parece haberse estabilizado alrededor de los 6 cm^2 al año, en los árboles en decaimiento se observó una tendencia descendente en el incremento de área basimétrica desde hace más de 100 años (Figura 2b). La profundidad de la albura fue un 35% menor en las hayas con síntomas de decaimiento, lo que sugiere que la pérdida de la copa está asociada a la muerte, o a la menor producción de células

vivas. Ello se tradujo en una tasa de respiración (por m^2 de superficie de tronco) un 14% menor, aunque de forma no significativa ($P > 0.15$).

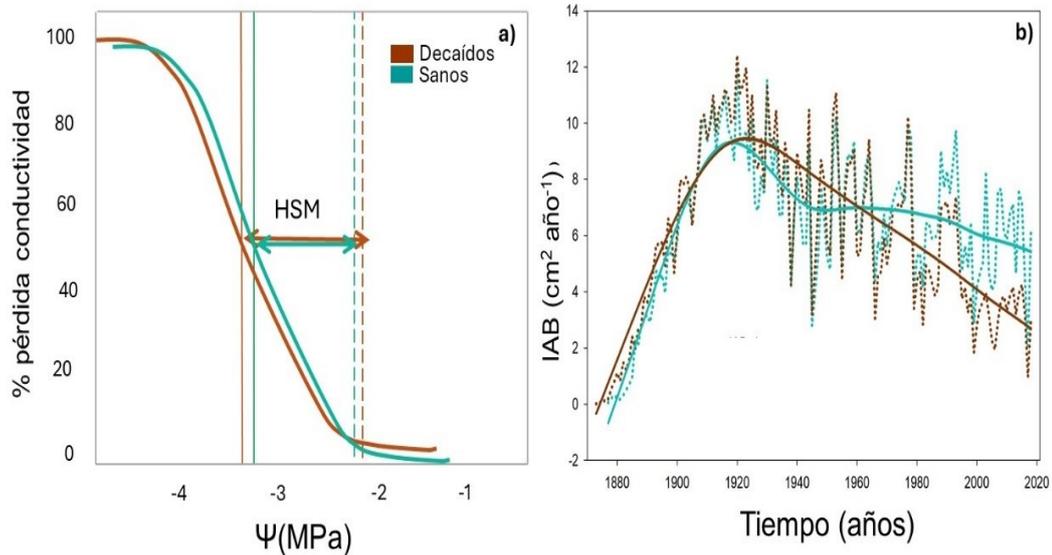


Figura 2. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación y margen de seguridad hidráulico (HSM) de ramas situadas en el tercio superior de la copa de hayas centenarias sanas y en proceso de decaimiento (a). Incremento del área basimétrica (líneas discontinuas) y spliline para el estudio de las tendencias de crecimiento de hayas sanas y en proceso de decaimiento (b).

La biomasa de raíces finas (FRB) en los 10 cm superiores del suelo fue significativamente mayor en julio de 2022 ($235 \pm 23 \text{ g m}^{-2}$) que en julio de 2021 ($115 \pm 24 \text{ g m}^{-2}$), año en el que encontramos mayor FRB en árboles sanos (Figura 3a). La producción de raíces finas ($105 \pm 13 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Figura 3a) no difirió entre árboles en decaimiento y sanos, sin embargo, encontramos tasas de renovación más rápidas en los individuos en decaimiento en comparación con los sanos (Figura 3a). Los rasgos morfológicos de las raíces finas difirieron significativamente entre los árboles en declive y los sanos. En 2021, los árboles en declive mostraron un menor RTD y un mayor SRA (Figura 3b), mientras que en 2022 los árboles en declive mostraron un menor diámetro medio de la raíz fina, un mayor porcentaje de VFR, y una tendencia al aumento de SRL (Figura 3c). En el PCA, los dos primeros ejes representaron el 91,3% en 2021 y el 83,1% en 2022 de la variación y la estructura de correlación de los rasgos radicales. El primer eje está asociado con un gradiente en la estrategia de adquisición de recursos, desde más colaborativa, es decir, con caracteres que propician la asociación con hongos micorrícicos a una más autosuficiente, de adquisición por la propia planta de los nutrientes necesarios, y mostró la fuerte correlación negativa entre SRL y RD. El segundo eje está más relacionado con el gradiente de conservación de recursos, ya que RTD y FRB eran casi ortogonales a SRL y el diámetro. En conjunto, los cambios en los rasgos de las raíces finas en respuesta al decaimiento apuntaron al desarrollo de raíces finas con menores costes de construcción y vida útil, asociadas a una mayor capacidad adquisitiva, pero menos colaborativas (Figura 3b,c).

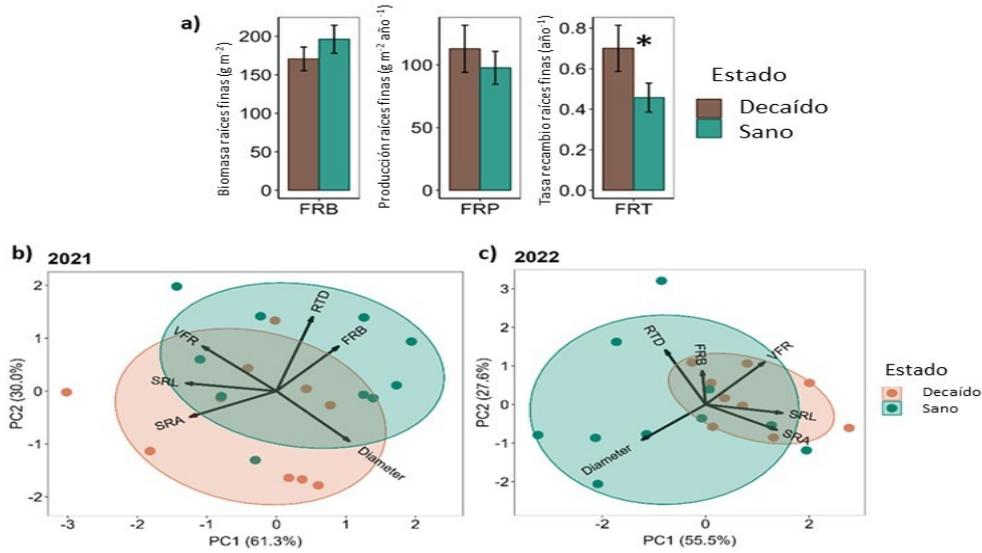


Figura 3. Biomasa, producción y tasa de recambio de raíces finas recogidas durante 2021 y 2022 en árboles sanos y decaídos, el asterisco refleja diferencias significativas ($P < 0.5$) entre árboles sanos y decaídos (a). Análisis de componentes principales para los parámetros de biomasa y morfología radicales durante 2021 (b) y 2022 (c). FRB: biomasa de raíces finas, VFR: volumen de raíces finas; SRL: longitud específica radical, SRA: área específica radical, Diameter: diámetro medio de las raíces finas, RTD: densidad del tejido de las raíces.

5. Discusión

El decaimiento de árboles centenarios en el Hayedo de Montejo ha sido asociado a una combinación de factores, mayormente de estrés abiótico y de elevada competencia debida a la ausencia de gestión forestal durante las últimas seis décadas (RUBIO-CUADRADO ET AL., 2024). En este trabajo mostramos algunas de las diferencias en parámetros morfológicos y fisiológicos de árboles con síntomas de decaimiento y los comparamos con árboles sanos cercanos. Aunque la defoliación parcial, de hasta el 70% de la copa, es característica del proceso de decaimiento, no hemos encontrado diferencias significativas ni en la capacidad fotosintética ni en las relaciones hídricas a nivel foliar. Es decir, las hojas sanas de los árboles decaídos funcionan de manera similar a las de los árboles sanos (Figura 1). Algo parecido sucede con la resistencia a la embolia de las ramas. Aunque pensábamos que los árboles en decaimiento podrían estar construyendo un xilema menos resistente a la sequía, nuestros resultados apuntan a que el proceso de decaimiento no afecta al xilema de las ramas que permanecen vivas. Además, los potenciales hídricos alcanzados durante el verano tampoco fueron distintos, resultando en un margen de seguridad hidráulico (parámetro que describe la diferencia entre el Ψ que una planta puede tolerar antes de que ocurra un fallo funcional significativo en el sistema hidráulico y el Ψ más bajo que normalmente experimenta durante su funcionamiento) amplio (Figura 2a). Es decir, al menos durante el año de medición, el riesgo de fallo hidráulico de los árboles en decaimiento fue bajo.

En cuanto al crecimiento radial del tronco, observamos que los árboles decaídos mostraron tasas de crecimiento menores que los sanos desde los años 60 del siglo pasado, y que además estas tasas de crecimiento tenían una tendencia descendente desde los años 20, mientras que la tasa de crecimiento de los árboles sanos se ha mantenido más o menos estable (Figura 2b). El crecimiento radial del tronco es un proceso altamente integrador influenciado por la fisiología del árbol en su totalidad y regulado por las condiciones ambientales (MARTÍNEZ-VILALTA, 2018). Se ha observado que estreses ambientales agudos, tales como sequías extremas, desencadenan una disminución del crecimiento radial que puede durar varios años o incluso décadas antes de la muerte del árbol (DESOTO ET AL., 2020; LÓPEZ ET AL., 2021), probablemente como consecuencia del declive gradual en las reservas de carbono, junto con una disfunción hidráulica progresiva (CAILLERET ET AL., 2017). De hecho, los árboles decaídos mostraron menor volumen de albura que los sanos, y menores tasas de respiración del tronco, aunque no proporcionales a la pérdida de albura, lo que podría sugerir que las células vivas del tronco de los árboles decaídos tienden a compensar la pérdida de albura aumentando su actividad metabólica.

Los árboles adultos en condiciones naturales son más resistentes y resilientes frente a la sequía que las plántulas. Sin embargo, la mayoría de estudios sobre los mecanismos de mortalidad de especies arbóreas han utilizado plantas en maceta donde la sequía se impone de manera más rápida que en condiciones naturales, y el sistema radical está muy constreñido (MITCHELL ET AL., 2014; RODRÍGUEZ-CALCERRADA ET AL., 2017). En nuestro trabajo, hemos observado que a medida que avanza el decaimiento del árbol, la biomasa de raíces finas disminuye. Este patrón también se ha observado en encinas en decaimiento, particularmente cuando la disponibilidad de nutrientes es baja (ENCINAS-VALERO ET AL., 2022) o cuando los árboles están infectados por patógenos (CORCOBADO ET AL., 2020). Los árboles decaídos, sin embargo, aumentan la producción de raíces finas y su renovación, de manera similar a la respuesta compensatoria observada en el haya en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes (DELAPORTE ET AL., 2017) o limitación de agua (HERTEL ET AL., 2013; MEIER & LEUSCHNER, 2008). En tales circunstancias, las hayas tienden a aumentar la mortalidad de las raíces finas, lo que conduce a una reducción de la biomasa radical. Esta pérdida se compensa posteriormente con un aumento de la producción y la renovación, con el objetivo de restaurar las raíces finas y mejorar su eficiencia. Las raíces de las hayas decaídas tuvieron mayor SRL y SRA y menor diámetro en comparación con los sanos, caracteres propios de una estrategia poco “colaborativa” (BERGMANN ET AL., 2020), es decir poco propensa a establecer simbiosis con hongos micorrízicos. Estas raíces fueron además menos densas. Estas características morfológicas indican una estrategia más adquisitiva para la obtención de recursos, como ya se ha observado en otros estudios relacionados con el decaimiento en suelos con baja disponibilidad de nutrientes (ENCINAS-VALERO ET AL., 2022). El acelerado recambio de raíces finas y la tendencia hacia la adquisición de recursos en árboles en decaimiento pueden generar diferencias notables en la interacción de estos árboles con su microbioma rizosférico y con los ciclos biogeoquímicos edáficos.



6. Conclusiones

Los procesos que ocurren en el suelo han sido poco estudiados con relación al decaimiento forestal y parece que, al menos en algunos casos, pueden ser cruciales para determinar el estado de vigor de los árboles. Además, algunos caracteres de las raíces relacionados con su biomasa, capacidad de absorción de nutrientes y su tasa de reposición, desempeñan un papel fundamental en la conexión entre la fisiología del árbol y el funcionamiento del suelo. En cuanto a la parte aérea, características de la planta más integradoras, tales como el crecimiento radial o el índice de área foliar, reflejan mejor el estado de vigor de la planta que variables relacionadas con el intercambio gaseoso, fotosíntesis, transpiración, eficiencia del aparato fotosintético, o las relaciones hídricas de la copa.

7. Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el proyecto SYLVADAPT (PID2019-107256RB-I00; Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades) y por la Comunidad de Madrid a través de la convocatoria Ayudas a la Investigación para Jóvenes Investigadores de la UPM (Proyecto FAGUS).

8. Bibliografía

ARANDA, I.; GIL, L.; PARDOS, J. A.; 2002. Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories. *For. Ecol. Manage.* 162 153 - 164.

ARANDA, I.; CANO, F. J.; GASCÓ, A.; COCHARD, H.; NARDINI, A.; MANCHA, J. A.; LÓPEZ, R.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; 2015. Variation in photosynthetic performance and hydraulic architecture across European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations supports the case for local adaptation to water stress. *Tree Physiol.* 35 34 - 46.

BENNETT, A. C.; MCDOWELL, N. G.; ALLEN, C. D.; ANDERSON-TEIXEIRA, K. J.; 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants* 1 1 - 5.

BERGMANN, J.; WEIGELT, A.; VAN DER PLAS, F.; LAUGHLIN, D. C.; KUYPER, T. W.; GUERRERO-RAMIREZ, N., ... MOMMER, L.; 2020. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Sci. Adv.* 6 eaba3756.

CAILLERET, M. ; JANSEN, S. ; ROBERT, E. M. ; ... MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Glob. Change Biol.* 23 1675 - 1690.

CANO, F.J., SÁNCHEZ-GÓMEZ, D., RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J., WARREN, C.R., GIL, L.; ARANDA, I.; 2013. Limitations to carbon uptake into the canopy. *Plant Cell*



Environ. 36 1961 - 1980.

CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R.; DUURSMA, R. A.; LÓPEZ, R.; MEDLYN, B. E.; 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558 531 - 539.

COCHARD, H.; DAMOUR, G.; BODET, C.; THARWAT, I.; POIRIER, M.; AMÉGLIO, T.; 2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol. Plant.* 124 410 - 418.

CORCOBADO, T.; CECH, T. L.; BRANDSTETTER, M.; DAXER, A.; HÜTTLER, C.; KUDLÁČEK, T.; HORTA JUNG, M.; JUNG, T.; 2020. Decline of European Beech in Austria: Involvement of Phytophthora spp. and Contributing Biotic and Abiotic Factors. *Forests* 11 895.

DELAPORTE, A.; ZANELLA, A.; VINCENT, G.; BUGEAT, M.; DAMESIN, C.; BAZOT, S.; 2017. Structural and functional differences in the belowground compartment of healthy and declining beech trees. *Appl. Soil Ecol.* 117 106-116.

DESOTO, L.; CAILLERET, M.; STERCK, F.; JANSEN, S.; KRAMER, K.; ROBERT, E. M.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2020. Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nat. Commun.* 11 545.

DUURSMA, R. A.; CHOAT, B.; 2017. Fitplc: an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *J. Plant Hydraul.* 4 e002.

ENCINAS-VALERO, M.; ESTEBAN, R.; HEREŞ, A.-M.; VIVAS, M.; FAKHET, D.; ARANJUELO, I.; SOLLA, A.; MORENO, G.; CURIEL YUSTE, J.; 2022. Holm oak decline is determined by shifts in fine root phenotypic plasticity in response to belowground stress. *New Phytol.* 235 2237 - 2251.

HACKET-PAIN, A.; SZYMKOWIAK, J.; JOURNÉ, V.; BARCZYK, M. K.; THOMAS, P. A.; LAGEARD, J. G. A.; KELLY, D.; BOGDZIEWICZ, M.; 2025. Growth decline in European beech associated with temperature-driven increase in reproductive allocation, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 122 (5) e2423181122.

HAMMOND, W. M.; WILLIAMS, A. P.; ABATZOGLOU, J. T.; ADAMS, H. D.; KLEIN, T.; LÓPEZ, R.; ALLEN, C. D.; 2022. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nat. Commun* 13, 1761.

HENDRICKS, J. J.; HENDRICK, R. L.; WILSON, C. A.; MITCHELL, R. J.; PECOT, S. D.; GUO, D.; 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *J. Ecol.* 94 40 - 57.



HERTEL, D.; STRECKER, T.; MÜLLER-HAUBOLD, H.; LEUSCHNER, C.; 2013. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient - is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *J. Ecol.* 101, 1183 – 1200.

HOLMES, R.L.; 1997. The Dendrochronology Program Library. Version 2.1 user's manual. The International Tree Ring Data Bank Program. Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona. Tucson.

IPCC. 2023. Informe de síntesis del sexto informe de evaluación del IPCC. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>

JUMP, A. S.; HUNT, J. M.; PEÑUELAS, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Change Biol.* 12, 2163 – 2174.

JUNG, T.; 2009. Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *For. Pathol.* 39 73 – 94.

LÓPEZ, R.; CANO, F. J.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; SANGÜESA-BARREDA, G.; GAZOL, A.; CAMARERO, J. J.; ROZENBERG, P.; GIL, L. 2021. Tree-ring density and carbon isotope composition are early-warning signals of drought-induced mortality in the drought tolerant Canary Island pine. *Agric. For. Meteorol.* 310 108634.

LÓPEZ, R.; RAMÍREZ-VALIENTE, J. A.; PITA, P.; 2022. How plants cope with heatwaves in a drier environment. *Flora* 295, 152148.

MA, C. S.; WANG, B. X.; WANG, X. J.; LIN, Q. C.; ZHANG, W.; YANG, X. F.; ... MA, G.; 2025. Crop pest responses to global changes in climate and land management. *Nat. Rev. Earth Environ.* 6, 264 – 283.

MARTÍNEZ-ARIAS, C.; PASTOR-GARCÍA, M.; PIÑEIRO, J.; MACAYA-SANZ, D.; SCANU, B.; BRANDANO, A.; LÓPEZ, R.; MARTÍN, J. A.; 2024. Decline of beech trees in a Mediterranean forest is associated with high rhizosphere oomycete diversity. *Rhizosphere* 32 100974.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2018. The rear window: structural and functional plasticity in tree responses to climate change inferred from growth rings. *Tree Physiol.* 38 155 - 158.



MEIER, I. C.; LEUSCHNER, C.; 2008. Belowground drought response of European beech: Fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Glob. Change Biol.* 14 2081 - 2095.

MITCHELL, P. J.; O'GRADY, A. P.; TISSUE, D. T.; WORLEDGE, D.; PINKARD, E. A.; 2014. Coordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. *Tree Physiol.* 34 443 - 458.

OSTONEN, I.; LÖHMUS, K.; PAJUSTE, K.; 2005. Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. *For. Ecol. Manage.* 212 264 - 277.

PARDOS, M.; CALAMA, R.; ALEJANO, R.; MADRIGAL, G.; CALZADO, A.; HEVIA, A.; TÍSCAR, P. A.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; 2025. Carbon storage potentiality in successional and secondary old growth forests. *Eur. J. For. Res.* 144 193 - 211.

PEÑUELAS, J.; LLORET, F.; MONTOYA, R.; 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Sci.* 47 214 - 218.

PIÑEIRO, J.; OCHOA-HUESO, R.; DRAKE, J. E.; TJOELKER, M. G.; POWER, S. A.; 2020. Water availability drives fine root dynamics in a Eucalyptus woodland under elevated atmospheric CO₂ concentration. *Funct. Ecol.* 34 2389 - 2402.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; LI, M.; LÓPEZ, R.; CANO, F. J.; OLEKSYN, J.; ATKIN, O. K.; GIL, L.; 2017. Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. *New Phytol.* 213 597 - 610.

RUBIO-CUADRADO, Á.; GORDALIZA, G. G.; GIL, L.; LÓPEZ, R.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; 2024. Thinning reduces late-spring frost impact on stem radial growth in a beech forest stand. *For. Ecol. Manage.* 554, 121675.

SCHULDT, B.; BURAS, A.; AREND, M.; VITASSE, Y.; BEIERKUHNLIN, C.; DAMM, A.; ... KAHMEN, A.; 2020. A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Appl. Ecol.* 45, 86 - 103.

No mires arriba. Cambios en las raíces reflejan mejor que la función foliar el estado de salud de *Fagus sylvatica*.

LÓPEZ, R. (1), PASTOR-GARCÍA, M. (1), VENTURAS, M. (1), PIÑEIRO, J. (1), MONTEOLIVA, G. (2), RUBIO-CUADRADO, A. (1), RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J. (1), MARTÍNEZ-ARIAS, C. (2), SOBRINO-PLATA, J. (1,3), SALOMÓN, R. (1) y MARTÍN, J.A. (1)



(1) Grupo de Investigación FORESCENT, Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Universidad Politécnica de Madrid.

(2) Centro de Biotecnología y Genómica de Plantas (CBGP) Universidad Politécnica de Madrid.

(3) Departamento de Genética, Fisiología y Microbiología. Facultad de CC. Biológicas. Universidad Complutense de Madrid.

Resumen

La sensibilidad de las hayas (*Fagus sylvatica*) a la sequía y eventos climáticos extremos puede poner en peligro las poblaciones en el límite de distribución de la especie. En este estudio, seleccionamos árboles centenarios con diferente estado de decaimiento en una de las poblaciones más meridionales de Europa, Montejo de la Sierra (Madrid). Aunque el crecimiento anual ha sido menor en los árboles en avanzado estado de decaimiento durante las últimas décadas, no detectamos cambios en las relaciones hídricas de la copa, la vulnerabilidad del xilema a la embolia, la capacidad fotosintética de las hojas o la respiración del tronco. Sin embargo, observamos cambios en el sistema radical, de tal manera que los árboles vigorosos forman raíces más gruesas y duraderas a expensas de la capacidad de absorción, siguiendo una estrategia conservadora. Según avanza el decaimiento la estrategia pasa a ser adquisitiva y los árboles forman raíces con mayor longitud y tasa de recambio. En general, los procesos subterráneos están poco estudiados en el decaimiento forestal, y pueden ser cruciales para determinar la salud de las plantas al desempeñar un papel crítico en la conexión entre la fisiología de los árboles y el funcionamiento del suelo.

Palabras clave

Decaimiento forestal, sequía, relaciones hídricas, fotosíntesis, hidráulica, sistema radical.

1. Introducción

El cambio climático y la aparición de nuevas plagas y enfermedades están provocando un aumento en los episodios de decaimiento forestal a nivel mundial. Sequías más frecuentes y severas han causado una mortalidad alarmante en muchos biomas por sus profundos efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas y el balance de carbono (Hammond et al., 2022). Los bosques de la cuenca mediterránea son especialmente vulnerables a los procesos de decaimiento relacionados con el cambio global. La baja disponibilidad de agua es un factor muy limitante en esta región (Peñuelas et al., 2001), donde las sequías y las olas de calor son crónicas y se espera que sean más severas y frecuentes en las próximas décadas (IPCC, 2023). Estos fenómenos podrían superar la capacidad de aclimatación de algunas especies, alterar su potencial competitivo o reducir su tolerancia a plagas y enfermedades. Preocupan especialmente aquellas poblaciones que habitan en sitios marginales o en los límites más secos de la distribución de las especies. Además, aunque la mortalidad suele afectar a los árboles jóvenes, los árboles grandes y viejos también son vulnerables (Bennet et al., 2015). La pérdida de árboles maduros merece especial atención, ya que



desempeñan un papel ecológico crítico y representan la mayor biomasa y almacenamiento de carbono.

El haya europea (*Fagus sylvatica* L.) es una especie forestal clave en los ecosistemas templados de Europa, donde desempeña un papel fundamental en la regulación de los ciclos biogeoquímicos, el mantenimiento de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos. En las últimas décadas, se ha venido observando un aumento significativo de los síntomas de decaimiento en algunas poblaciones de esta especie, caracterizado por la reducción de crecimiento, defoliación, pérdida de vigor y, en casos extremos, mortalidad de árboles maduros (JuMP ET AL., 2006). Este fenómeno, que afecta tanto a bosques gestionados como naturales, plantea importantes retos ecológicos, económicos y sociales en el contexto de cambio global en el que nos encontramos. El decaimiento del haya ha sido asociado a una compleja interacción de factores abióticos y bióticos. Entre los factores abióticos destacan las sequías recurrentes, el aumento de las temperaturas medias y olas de calor estivales, todos ellos exacerbados por el cambio climático (Schuldt et al., 2020). Por otro lado, factores bióticos como el ataque de hongos patógenos corticales como *Neonectria* y *Biscogniauxia*, oomicetos de los géneros *Phytophthora* y *Pythium* (MARTÍNEZ-ARIAS ET AL., 2024), y competencia inter- e intra- específica también juegan un papel crucial en la disminución del vigor de los árboles (Jung 2009).

En la Península Ibérica, los hayedos están restringidos a los enclaves más húmedos debido a su sensibilidad a la sequía edáfica y atmosférica. En la región mediterránea, estas formaciones no son muy extensas y ocupan principalmente las laderas montañosas a gran altitud, mayormente en áreas sombrías. Los individuos juveniles y adultos de haya se caracterizan por una gran sensibilidad a la sequía edáfica. En condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo, las hojas cierran sus estomas en mayor medida que otras especies de bosques templados (Aranda et al., 2002). Esta sensibilidad, en el escenario actual de cambio climático, puede tener efectos a largo plazo en la resiliencia de los hayedos en los límites más meridionales de su distribución, y a corto plazo, en el progresivo declive de las poblaciones y su susceptibilidad a plagas y patógenos.

En este contexto, las predicciones sobre el decaimiento y la mortalidad forestal requieren una comprensión detallada de los fundamentos fisiológicos que subyacen a la muerte de los árboles para identificar patrones y procesos que permitan anticipar su vulnerabilidad y desarrollar estrategias de manejo adaptativo. En los últimos años, se ha avanzado sustancialmente en demostrar que la mortalidad es un proceso complejo en el que están involucrados múltiples mecanismos interdependientes que incluyen alteraciones en el balance hídrico, la vulnerabilidad del xilema a la embolia, la capacidad fotosintética, la asignación de recursos a los diferentes órganos, la dinámica de nutrientes y la resistencia a estrés oxidativo (RODRÍGUEZ-CALCERRADA ET AL., 2017; CHOAT ET AL., 2018).

En este trabajo utilizamos el Hayedo de Montejo, situado en la Comunidad de Madrid, como caso de estudio, ya que constituye una de las poblaciones de haya más meridionales de Europa y, a priori, una de las más vulnerables al cambio



climático (ARANDA ET AL., 2015). Su situación geográfica en el límite de la distribución natural del haya lo convierte en un laboratorio natural para estudiar la resiliencia de esta especie frente a los efectos del cambio climático, como el estrés hídrico y las olas de calor. De hecho, en las últimas dos décadas, la precipitación media anual ha disminuido un 20 % en esta zona, y se ha observado un proceso de declive incipiente pero progresivo en la especie, afectando principalmente a los árboles de mayor edad, aunque también a los juveniles. Entre los síntomas detectados se encuentran el decaimiento de las copas, exudaciones negras en el tronco, grietas y canchales en la corteza, así como la presencia de hongos de pudrición. Este bosque tiene un gran valor ecológico y cultural. Ha sido declarado Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO y está protegido bajo las figuras de Reserva de la Biosfera y Zona Especial de Conservación Natura 2000. La conservación de esta población de haya no solo es clave para preservar un patrimonio natural de singular belleza, sino también para profundizar en la comprensión de los procesos ecológicos que afectan a las especies forestales en los márgenes de su rango de distribución.

2. Objetivos

El objetivo de nuestro trabajo es el estudio de las respuestas ecofisiológicas, a nivel de copa, tallo y raíces que subyacen a los procesos de decaimiento de hayas adultas en condiciones naturales. Pretendemos profundizar en los mecanismos funcionales implicados en la mortalidad de esta especie para adaptar la gestión de estos bosques al escenario actual de cambio global. Nuestra hipótesis de partida está relacionada con que el aumento de los periodos cada vez más secos y cálidos, y la alta competencia entre las hayas en el Hayedo de Montejo, están provocando un declive fisiológico progresivo que afecta principalmente a los árboles de haya de gran tamaño. Las hayas con síntomas de decaimiento tendrán afectado su balance de carbono, de tal manera que esperamos encontrar tasas fotosintéticas foliares y respiración del tronco menores que en las hayas sanas, a la vez que un sistema hidráulico menos resistente a la embolia producida por sequía. De la misma manera, tanto la producción de raíces finas como la morfología radical se verán afectadas como respuesta a la defoliación y la consiguiente disminución de carbohidratos.

3. Metodología

El Hayedo de Montejo es un bosque mixto de frondosas de aproximadamente 125 ha, situado entre los 1.250 y 1.600 m sobre el nivel del mar en la cordillera del Sistema Central (41°07'N 03°03'O). Las especies dominantes son *F. sylvatica*, *Quercus petraea* y *Quercus pyrenaica*, que representan el 27 %, 23 % y 50 % de la cobertura total de árboles, respectivamente. El clima es submediterráneo, con un período seco de junio a septiembre, una temperatura media anual de 11 °C y una precipitación media anual de 750 mm (datos promedio de 1994 a 2021 registrados en una estación meteorológica dentro del bosque). El suelo es un cambisol de textura franco-arenosa con un pH promedio de 5,6.

Este estudio se llevó a cabo en una parcela de 2,5 ha donde coexisten hayas en



proceso de decaimiento y sanas de aproximadamente 150 años de edad. Se eligieron 20 árboles de tamaño similar, 35 cm diámetro promedio a la altura del pecho, de los cuales 10 fueron clasificados como sanos (defoliación menor del 15% de la copa) y 10 como decaídos (con una pérdida del 40-70 % de la copa). A principios de julio (disponibilidad hídrica óptima) e inicios de septiembre de 2021 (máximo estrés hídrico) y con ayuda de un escalador, se recogieron ramas de 1,5-2 m de longitud, expuestas al sol, del tercio superior de la copa y orientación sur para caracterizar el estado hídrico y capacidad fotosintética de los árboles. El potencial hídrico de la hoja a mediodía (ψ) se midió con una cámara de presión (1505D, PMS Instrument Company, Albany, OR, USA). La tasa de fotosíntesis neta (A_n), la conductancia estomática (g_s) y la tasa de transpiración (E), así como el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II en luz (F_v'/F_m') se midieron utilizando un analizador de gases de infrarrojo con una cámara de fluorescencia integrada (LI-6400-40, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Calculamos la eficiencia intrínseca en el uso del agua ($iWUE$) como la ratio entre A_n y g_s . Las mediciones se realizaron a una concentración de CO_2 de 420 ppm, temperatura promedio del aire de 25 °C, humedad relativa ambiente y un flujo de densidad de fotones fotosintéticos (PPFD) de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las ramas recogidas en julio fueron enviadas al laboratorio del INRA en Clermon-Ferrand (Francia) para la construcción de las curvas de vulnerabilidad a la embolia mediante la técnica de Cavitron (COCHARD ET AL., 2005). Calculamos el margen de seguridad hidráulico (HSM) como la diferencia entre el P50, potencial hídrico al que las plantas pierden el 50% de conductividad hidráulica, obtenido de la curva de vulnerabilidad a la embolia, y el potencial hídrico más bajo medido durante la estación vegetativa. A finales de invierno de 2021, antes de que los árboles brotaran, se midió la respiración del tronco con el equipo de medición de intercambio gaseoso anteriormente descrito, pero conectado a una cámara de respiración de suelos. Para ello, se había acoplado previamente un adaptador a los troncos, que habían sido ligeramente lijados para eliminar líquenes, musgos y corteza suelta. Las medidas se realizaron en dos fechas, a 10 y 12°C respectivamente, realizándose en cada fecha tres medidas por árbol. En estos mismos árboles se extrajeron barrenas para determinar la profundidad de la albura de la madera con lugol, y hacer el análisis de crecimiento.

Las barrenas de madera extraídas con barrena de Pressler se montaron sobre soportes de madera y se lijaron para distinguir adecuadamente los anillos de crecimiento. Posteriormente se dataron los anillos de crecimiento de forma visual y se midieron con una precisión de 0,01 mm mediante un medidor semiautomático Lintab y el programa TSAP-Win (Rinntech, Heidelberg, Alemania). Finalmente, las dataciones se validaron usando el programa COFECHA (HOLMES, 1997). Se calcularon las series de crecimientos anuales medios a nivel de árbol y posteriormente se transformaron estos crecimientos radiales en incrementos en área basimétrica (IAB), suponiendo que el crecimiento secundario anual forma anillos circulares y concéntricos. Las series de IAB se promediaron para cada uno de los grupos, sanos y decaídos. Para analizar las tendencias de los crecimientos, se ajustó una spline cúbica a las series de IAB de cada uno de los grupos, estableciendo una rigidez del suavizado de $\lambda = 0.0017$.

Por último, durante 2021 y 2022, se realizó el seguimiento de la producción de



raíces finas y algunos rasgos funcionales de las mismas. Se recogieron tres muestras de suelo de 8 cm de diámetro y 10 cm de profundidad en las proximidades de cada árbol seleccionado (en un radio de 50 cm desde el tronco). Para medir la producción anual de raíces finas, cada punto de muestreo de biomasa de julio de 2021 sirvió como testigo de crecimiento de raíces. Para ello, se rellenó con suelo libre de raíces del sitio, se compactó y se etiquetó con tubos de PVC introducidos 1 cm en la superficie del suelo. Un año después, estas muestras de suelo se recolectaron para cuantificar la producción y el recambio de raíces finas (Piñeiro et al., 2020). Una vez lavadas las raíces finas de las partículas del suelo, se escaneó una submuestra representativa de raíces (600 ppp, escáner Epson Perfection 4990). Las imágenes se analizaron utilizando el software Winrhizo™ (Regent Instrument Inc., Sainte-Foy, QC, Canadá) para determinar la longitud total y el diámetro medio de la raíz, así como la longitud de la raíz dentro de clases de diámetro de 0,5 mm hasta 2 mm. Tras el escaneado, las submuestras de raíces, junto con el resto de la muestra de raíces, se secaron durante 48 h a 70°C y se pesaron. A partir del subconjunto de raíces escaneadas, calculamos la longitud específica de la raíz (SRL) como la relación entre su longitud y peso seco, la densidad del tejido de la raíz (RTD) como la relación entre su peso seco y volumen, el área específica de la raíz (SRA) como la relación entre su superficie y peso seco, y la proporción de raíces muy finas (VFR) como el porcentaje de la longitud de la raíz con un diámetro $\leq 0,5$ mm con respecto a la longitud total. Los rasgos funcionales de las raíces finas se obtuvieron a partir de las muestras de testigos de biomasa de 2021 y 2022. La biomasa de raíces finas (FRB; g m^{-2}) y la producción de los testigos de crecimiento (FRP; $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) se evaluaron directamente a partir de la biomasa y de los testigos de crecimiento, respectivamente (Hendricks et al., 2006). La tasa anual de renovación de raíces finas (FRT) se calculó como la relación entre la FRP y la FRB media de los dos años (Ostonen et al., 2005).

El análisis estadístico de los datos para evaluar diferencias en los parámetros de la copa, tronco y raíces entre árboles sanos y decaídos se realizó mediante análisis de la varianza (ANOVA) de un factor. Las curvas de resistencia a la embolia se ajustaron utilizando una función de Weibull, y el P50 se obtuvo con el paquete FITPLC (Duursma & Choat, 2017) en R. Para el estudio de correlaciones de las variables radicales, se realizó un análisis de componentes principales (PCA). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando R versión 4.2.2.

4. Resultados

La fisiología de hojas y ramas de árboles sanos y en proceso de decaimiento fue similar. Los valores de fotosíntesis y conductancia estomática fueron ligeramente mayores a final del verano, 11 vs. 8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 126 vs. 86 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Figura 1a, 1b), mientras que se alcanzaron valores de potencial hídrico menores -1.7 MPa frente a los -1.5 MPa, medidos a principio de verano. Ni la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE; datos no mostrados) ni la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II variaron entre ambos grupos de árboles a lo largo de la estación de crecimiento (Figura 1c). En cuanto a las curvas de vulnerabilidad a la embolia de las ramas, tampoco observamos diferencias entre árboles sanos y en decaimiento. El valor medio de P50 fue de -3,3 MPa, situándose el margen de seguridad hidráulico en más de 1,5 MPa (Figura 2a).

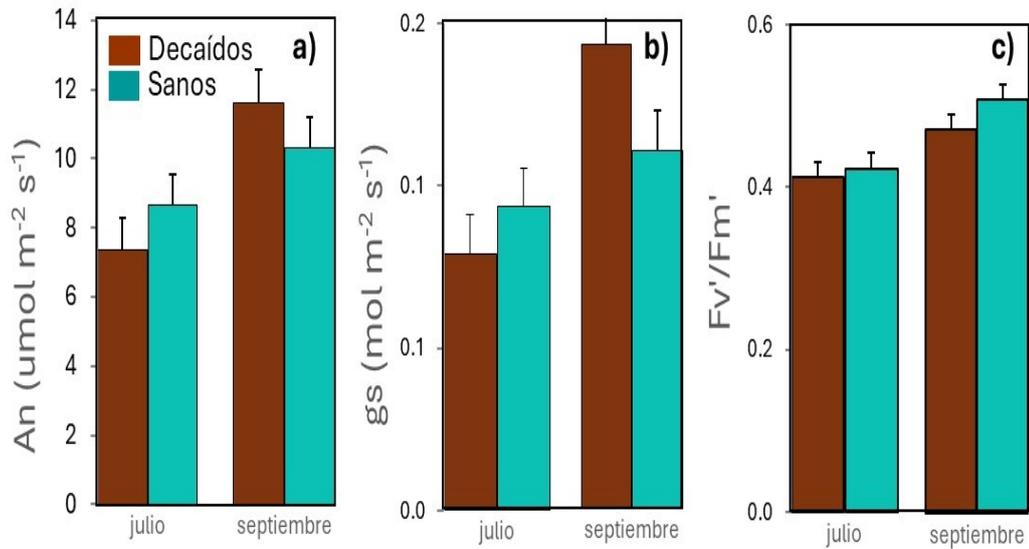


Figura 1. Tasa, de fotosíntesis neta (a), conductancia estomática al vapor de agua (b) y máxima eficiencia del fotosistema II en condiciones de luz (c) medidas a principio del verano, disponibilidad hídrica máxima, y al final, momento de menor disponibilidad de agua, del año 2021 en árboles centenarios sanos y en proceso de decaimiento del Hayedo de Montejo (Madrid).

Aunque hasta los años 60 del siglo pasado el crecimiento de árboles sanos y en decaimiento fue similar, en las últimas décadas los árboles sanos presentaron tasas de crecimiento mayores, diferencia que es más clara a partir del año 2000 (Figura 2b). Además, mientras que en árboles sanos el incremento de área basimétrica parece haberse estabilizado alrededor de los 6 cm^2 al año, en los árboles en decaimiento se observó una tendencia descendente en el incremento de área basimétrica desde hace más de 100 años (Figura 2b). La profundidad de la albura fue un 35% menor en las hayas con síntomas de decaimiento, lo que sugiere que la pérdida de la copa está asociada a la muerte, o a la menor producción de células vivas. Ello se tradujo en una tasa de respiración (por m^2 de superficie de tronco) un 14% menor, aunque de forma no significativa ($P > 0.15$).

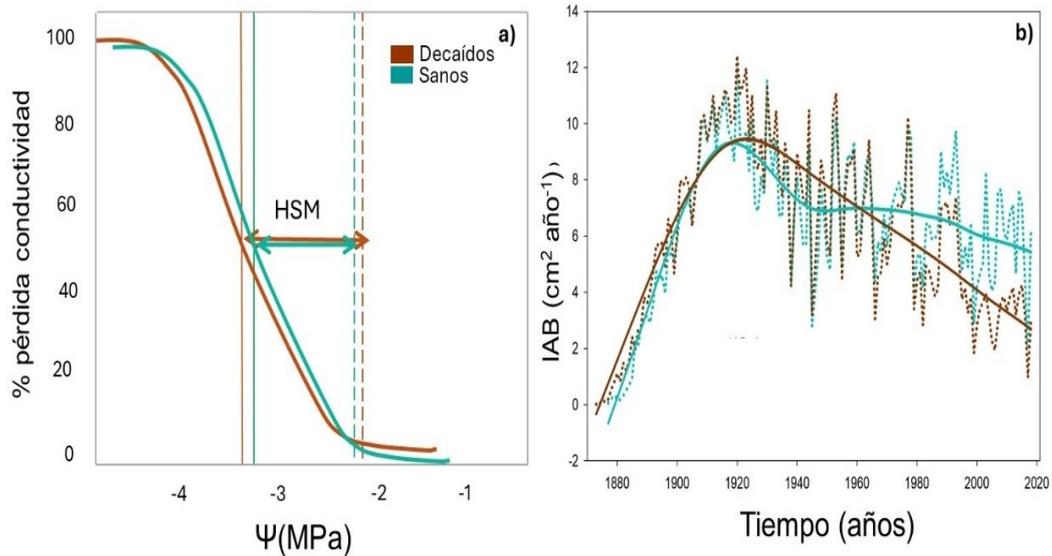


Figura 2. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación y margen de seguridad hidráulico (HSM) de ramas situadas en el tercio superior de la copa de hayas centenarias sanas y en proceso de decaimiento (a). Incremento del área basimétrica (líneas discontinuas) y spliline para el estudio de las tendencias de crecimiento de hayas sanas y en proceso de decaimiento (b).

La biomasa de raíces finas (FRB) en los 10 cm superiores del suelo fue mayor en julio de 2022 ($235 \pm 23 \text{ g m}^{-2}$) que en julio de 2021 ($115 \pm 24 \text{ g m}^{-2}$), año en el que encontramos mayor FRB en árboles sanos (Figura 3a). La producción de raíces finas ($105 \pm 13 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Figura 3a) no difirió entre árboles en decaimiento y sanos, sin embargo, encontramos tasas de renovación más rápidas en los individuos en decaimiento en comparación con los sanos (Figura 3a). Los rasgos morfológicos de las raíces finas difirieron entre los árboles en declive y los sanos. En 2021, los árboles en declive mostraron un menor RTD y un mayor SRA (Figura 3b), mientras que en 2022 los árboles en declive mostraron un menor diámetro medio de la raíz fina, un mayor porcentaje de VFR, y una tendencia al aumento de SRL (Figura 3c). En el PCA, los dos primeros ejes representaron el 91,3% en 2021 y el 83,1% en 2022 de la variación y la estructura de correlación de los rasgos radicales. El primer eje está asociado con un gradiente en la estrategia de adquisición de recursos, desde más colaborativa, es decir, con caracteres que propician la asociación con hongos micorrícicos a una más autosuficiente, de adquisición por la propia planta de los nutrientes necesarios, y mostró la fuerte correlación negativa entre SRL y RD. El segundo eje está más relacionado con el gradiente de conservación de recursos, ya que RTD y FRB eran casi ortogonales a SRL y el diámetro. En conjunto, los cambios en los rasgos de las raíces finas en respuesta al decaimiento apuntaron al desarrollo de raíces finas con menores costes de construcción y vida útil, asociadas a una mayor capacidad adquisitiva, pero menos colaborativas (Figura 3b,c).

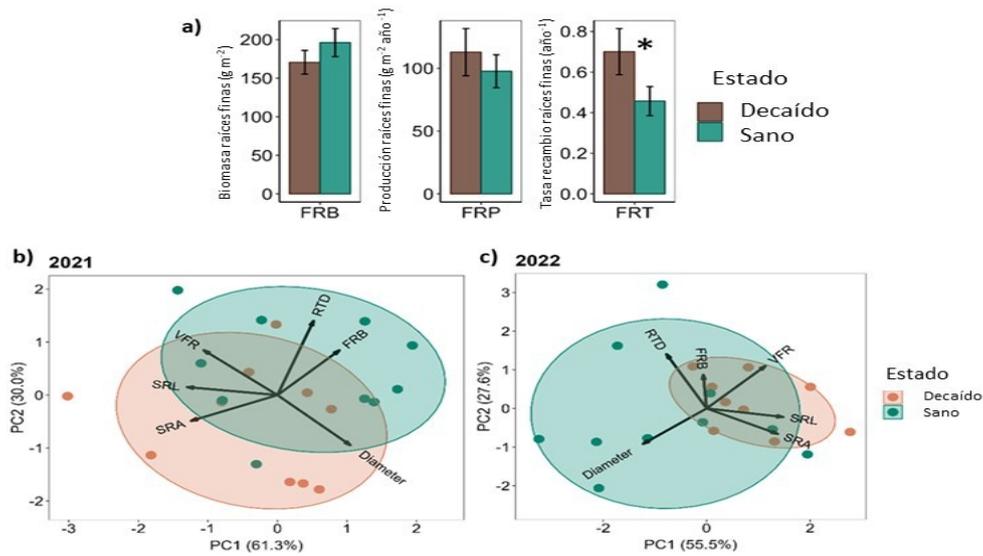


Figura 3. Biomasa, producción y tasa de recambio de raíces finas recogidas durante 2021 y 2022 en árboles sanos y decaídos (a). Análisis de componentes principales para los parámetros de biomasa y morfología radicales durante 2021 (b) y 2022 (c). FRB: biomasa de raíces finas, VFR: volumen de raíces finas; SRL: longitud específica radical, SRA: área específica radical, Diameter: diámetro medio de las raíces finas, RTD: densidad del tejido de las raíces.

5. Discusión

El decaimiento de árboles centenarios en el Hayedo de Montejo ha sido asociado a una combinación de factores, mayormente de estrés abiótico y de elevada competencia debida a la ausencia de gestión forestal durante las últimas seis décadas (RUBIO-CUADRADO ET AL., 2024). En este trabajo mostramos algunas de las diferencias en parámetros morfológicos y fisiológicos de árboles con síntomas de decaimiento y los comparamos con árboles sanos cercanos. Aunque la defoliación parcial, de hasta el 70% de la copa, es característica del proceso de decaimiento, no hemos encontrado diferencias significativas ni en la capacidad fotosintética ni en las relaciones hídricas a nivel foliar. Es decir, las hojas sanas de los árboles decaídos funcionan de manera similar a las de los árboles sanos (Figura 1). Algo parecido sucede con la resistencia a la embolia de las ramas. Aunque pensábamos que los árboles en decaimiento podrían estar construyendo un xilema menos resistente a la sequía, nuestros resultados apuntan a que el proceso de decaimiento no afecta al xilema de las ramas que permanecen vivas. Además, los potenciales hídricos alcanzados durante el verano tampoco fueron distintos, resultando en un margen de seguridad hidráulico (parámetro que describe la diferencia entre el Ψ que una planta puede tolerar antes de que ocurra un fallo funcional significativo en el sistema hidráulico y el Ψ más bajo que normalmente experimenta durante su funcionamiento) amplio (Figura 2a). Es decir, al menos durante el año de medición, el riesgo de fallo hidráulico de los árboles en decaimiento fue bajo.

En cuanto al crecimiento radial del tronco, observamos que los árboles decaídos



mostraron tasas de crecimiento menores que los sanos desde los años 60 del siglo pasado, y que además estas tasas de crecimiento tenían una tendencia descendente desde los años 20, mientras que la tasa de crecimiento de los árboles sanos se ha mantenido más o menos estable (Figura 2b). El crecimiento radial del tronco es un proceso altamente integrador influenciado por la fisiología del árbol en su totalidad y regulado por las condiciones ambientales (MARTÍNEZ-VILALTA, 2018). Se ha observado que estreses ambientales agudos, tales como sequías extremas, desencadenan una disminución del crecimiento radial que puede durar varios años o incluso décadas antes de la muerte del árbol (DESOTO ET AL., 2020; LÓPEZ ET AL., 2021), probablemente como consecuencia del declive gradual en las reservas de carbono, junto con una disfunción hidráulica progresiva (CAILLERET ET AL., 2017). De hecho, los árboles decaídos mostraron menor volumen de albura que los sanos, y menores tasas de respiración del tronco, aunque no proporcionales a la pérdida de albura, lo que podría sugerir que las células vivas del tronco de los árboles decaídos tienden a compensar la pérdida de albura aumentando su actividad metabólica.

Los árboles adultos en condiciones naturales son más resistentes y resilientes frente a la sequía que las plántulas. Sin embargo, la mayoría de estudios sobre los mecanismos de mortalidad de especies arbóreas han utilizado plantas en maceta donde la sequía se impone de manera más rápida que en condiciones naturales, y el sistema radical está muy constreñido (MITCHELL ET AL., 2014; RODRÍGUEZ-CALCERRADA ET AL., 2017). En nuestro trabajo, hemos observado que a medida que avanza el decaimiento del árbol, la biomasa de raíces finas disminuye. Este patrón también se ha observado en encinas en decaimiento, particularmente cuando la disponibilidad de nutrientes es baja (ENCINAS-VALERO ET AL., 2022) o cuando los árboles están infectados por patógenos (CORCOBADO ET AL., 2020). Los árboles decaídos, sin embargo, aumentan la producción de raíces finas y su renovación, de manera similar a la respuesta compensatoria observada en el haya en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes (DELAPORTE ET AL., 2017) o limitación de agua (HERTEL ET AL., 2013; MEIER & LEUSCHNER, 2008). En tales circunstancias, las hayas tienden a aumentar la mortalidad de las raíces finas, lo que conduce a una reducción de la biomasa radical. Esta pérdida se compensa posteriormente con un aumento de la producción y la renovación, con el objetivo de restaurar las raíces finas y mejorar su eficiencia. Las raíces de las hayas decaídas tuvieron mayor SRL y SRA y menor diámetro en comparación con los sanos, caracteres propios de una estrategia poco “colaborativa” (BERGMANN ET AL., 2020), es decir poco propensa a establecer simbiosis con hongos micorrízicos. Estas raíces fueron además menos densas. Estas características morfológicas indican una estrategia más adquisitiva para la obtención de recursos, como ya se ha observado en otros estudios relacionados con el decaimiento en suelos con baja disponibilidad de nutrientes (ENCINAS-VALERO ET AL., 2022). El acelerado recambio de raíces finas y la tendencia hacia la adquisición de recursos en árboles en decaimiento pueden generar diferencias notables en la interacción de estos árboles con su microbioma rizosférico y con los ciclos biogeoquímicos edáficos.

6. Conclusiones

Los procesos que ocurren en el suelo han sido poco estudiados con relación al



decaimiento forestal y parece que, al menos en algunos casos, pueden ser cruciales para determinar el estado de vigor de los árboles. Además, algunos caracteres de las raíces relacionados con su biomasa, capacidad de absorción de nutrientes y su tasa de reposición, desempeñan un papel fundamental en la conexión entre la fisiología del árbol y el funcionamiento del suelo. En cuanto a la parte aérea, características de la planta más integradoras, tales como el crecimiento radial o el índice de área foliar, reflejan mejor el estado de vigor de la planta que variables relacionadas con el intercambio gaseoso o las relaciones hídricas de la copa.

7. Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el proyecto SYLVADAPT (PID2019-107256RB-I00; Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades) y por la Comunidad de Madrid a través de la convocatoria Ayudas a la Investigación para Jóvenes Investigadores de la UPM (Proyecto FAGUS).

8. Bibliografía

ARANDA, I.; GIL, L.; PARDOS, J. A.; 2002. Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories. *For. Ecol. Manage.* 162 153 - 164.

ARANDA, I.; CANO, F. J.; GASCÓ, A.; COCHARD, H.; NARDINI, A.; MANCHA, J. A.; LÓPEZ, R.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; 2015. Variation in photosynthetic performance and hydraulic architecture across European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations supports the case for local adaptation to water stress. *Tree Physiol.* 35 34 - 46.

BENNETT, A. C.; MCDOWELL, N. G.; ALLEN, C. D.; ANDERSON-TEIXEIRA, K. J.; 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants* 1 1 - 5.

BERGMANN, J.; WEIGELT, A.; VAN DER PLAS, F.; LAUGHLIN, D. C.; KUYPER, T. W.; GUERRERO-RAMIREZ, N., ... MOMMER, L.; 2020. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Sci. Adv.* 6 eaba3756.

CAILLERET, M. ; JANSEN, S. ; ROBERT, E. M. ; ... MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Glob. Change Biol.* 23 1675 - 1690.

CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R.; DUURSMA, R. A.; LÓPEZ, R.; MEDLYN, B. E.; 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558 531 - 539.

COCHARD, H.; DAMOUR, G.; BODET, C.; THARWAT, I.; POIRIER, M.; AMÉGLIO, T.;



2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol. Plant.* 124 410 - 418.

CORCOBADO, T.; CECH, T. L.; BRANDSTETTER, M.; DAXER, A.; HÜTTLER, C.; KUDLÁČEK, T.; HORTA JUNG, M.; JUNG, T.; 2020. Decline of European Beech in Austria: Involvement of *Phytophthora* spp. and Contributing Biotic and Abiotic Factors. *Forests* 11 895.

DELAPORTE, A.; ZANELLA, A.; VINCENT, G.; BUGEAT, M.; DAMESIN, C.; BAZOT, S.; 2017. Structural and functional differences in the belowground compartment of healthy and declining beech trees. *Applied Soil Ecology*, 117, 106-116.

DESOTO, L.; CAILLERET, M.; STERCK, F.; JANSEN, S.; KRAMER, K.; ROBERT, E. M.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2020. Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nat. Commun.* 11 545.

DUURSMA, R. A.; CHOAT, B.; 2017. Fitplc: an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *J. Plant Hydraul.* 4 e002.

ENCINAS-VALERO, M., ESTEBAN, R., HEREŞ, A.-M., VIVAS, M., FAKHET, D., ARANJUELO, I., SOLLA, A., MORENO, G., & CURIEL YUSTE, J.; 2022. Holm oak decline is determined by shifts in fine root phenotypic plasticity in response to belowground stress. *New Phytol.* 235 2237 - 2251.

HAMMOND, W. M.; WILLIAMS, A. P.; ABATZOGLOU, J. T.; ADAMS, H. D.; KLEIN, T.; LÓPEZ, R.; ALLEN, C. D.; 2022. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nat. Commun* 13, 1761.

HENDRICKS, J. J.; HENDRICK, R. L.; WILSON, C. A.; MITCHELL, R. J.; PECOT, S. D.; GUO, D.; 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *J. Ecol.* 94 40 – 57.

HERTEL, D.; STRECKER, T.; MÜLLER-HAUBOLD, H.; LEUSCHNER, C.; 2013. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient - is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *J. Ecol.* 101, 1183 – 1200.

HOLMES, R.L.; 1997. The Dendrochronology Program Library. Version 2.1 user's manual. The International Tree Ring Data Bank Program. Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona. Tucson.

IPCC. 2023. Informe de síntesis del sexto informe de evaluación del IPCC. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático.



<https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>

JUMP, A. S.; HUNT, J. M.; PEÑUELAS, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Change Biol.* 12, 2163 – 2174.

JUNG, T.; 2009. Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *For. Pathol.* 39 73 – 94.

LÓPEZ, R.; CANO, F. J.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; SANGÜESA-BARRERA, G.; GAZOL, A.; CAMARERO, J. J.; ROZENBERG, P.; GIL, L. 2021. Tree-ring density and carbon isotope composition are early-warning signals of drought-induced mortality in the drought tolerant Canary Island pine. *Agric. For. Meteorol.* 310 108634.

MARTÍNEZ-ARIAS, C.; PASTOR-GARCÍA, M.; PIÑEIRO, J.; MACAYA-SANZ, D.; SCANU, B.; BRANDANO, A.; LÓPEZ, R.; MARTÍN, J. A.; 2024. Decline of beech trees in a Mediterranean forest is associated with high rhizosphere oomycete diversity. *Rhizosphere* 32 100974.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2018. The rear window: structural and functional plasticity in tree responses to climate change inferred from growth rings. *Tree Physiol.* 38 155 - 158.

MEIER, I. C.; LEUSCHNER, C.; 2008. Belowground drought response of European beech: Fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Glob. Change Biol.* 14 2081 - 2095.

MITCHELL, P. J.; O'GRADY, A. P.; TISSUE, D. T.; WORLEDGE, D.; PINKARD, E. A.; 2014. Coordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. *Tree Physiol.* 34 443 - 458.

OSTONEN, I.; LÖHMUS, K.; PAJUSTE, K.; 2005. Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. *For. Ecol. Manage.* 212 264 - 277.

PEÑUELAS, J.; LLORET, F.; MONTOYA, R.; 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Sci* 47 214 - 218.

PIÑEIRO, J.; OCHOA-HUESO, R.; DRAKE, J. E.; TJOELKER, M. G.; POWER, S. A.; 2020. Water availability drives fine root dynamics in a Eucalyptus woodland under elevated atmospheric CO₂ concentration. *Funct. Ecol.* 34 2389 - 2402.



RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; LI, M.; LÓPEZ, R.; CANO, F. J.; OLEKSYN, J.; ATKIN, O. K.; GIL, L.; 2017. Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. *New Phytol.* 213 597 - 610.

RUBIO-CUADRADO, Á.; GORDALIZA, G. G.; GIL, L.; LÓPEZ, R.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; 2024. Thinning reduces late-spring frost impact on stem radial growth in a beech forest stand. *For. Ecol. Manage.* 554, 121675.

SCHULDT, B.; BURAS, A.; AREND, M.; VITASSE, Y.; BEIERKUHNLIN, C.; DAMM, A.; ... KAHMEN, A.; 2020. A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Appl. Ecol.* 45, 86 - 103.