2025 | 16·20
GIJÓN | JUNIO
9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1747

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

Organiza

La rizosfera de hayas con distinto vigor influye de forma diferencial en la susceptibilidad a patógenos corticales

PASTOR GARCÍA, M. (1), MONTEOLIVA GARCÍA, G. (2), LÓPEZ RODRÍGUEZ, R. (1), PIÑEIRO NEVADO, J. (1), RODRÍGUEZ CALCERRADA, J. (1), MARTÍNEZ ARIAS, C. (2), SOBRINO PLATA, J. (1), MARTÍN GARCÍA, 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. Universidad Politécnica de Madrid. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA/CSIC)

Resumen

Los microorganismos de la rizosfera son clave para la salud de las plantas y su defensa contra patógenos de la raíz, pero su papel en la protección frente a patógenos de la parte aérea es menos conocido. Por ello, se sembraron hayucos de *Fagus sylvatica* en suelo estéril enriquecido con rizosfera procedente de hayas vigorosas o decaídas del Hayedo de Montejo (Madrid). Cinco meses después de su germinación, se inocularon dos patógenos corticales, *Biscogniauxia nummularia* y *Neonectria faginata*, previamente aislados de corteza de hayas decaídas adultas. *B. nummularia* resultó más virulento que *N. faginata*, pero su impacto dependió del tipo de rizosfera. En hayas con rizosfera de vigorosas, *B. nummularia* causó síntomas foliares más severos, disminuyó la eficiencia en el uso del agua y aumentó los niveles foliares de MDA, almidón y azúcares, mientras que con rizosfera de decaídas los síntomas fueron menos intensos y la fisiología de la planta no se vio alterada. Nuestros resultados indican que el microbioma de la rizosfera influye de manera diferencial en la respuesta a patógenos corticales. En concreto, la rizosfera de hayas decaídas tiende a atenuar los efectos negativos de estos patógenos.

Palabras clave

Fagus sylvatica, microbioma, suelo, *Neonectria faginata, Biscogniauxia nummularia*

1. Introducción

En las últimas décadas, los bosques de todo el mundo han registrado episodios significativos de mortalidad y decaimiento, relacionados con la creciente frecuencia de eventos meteorológicos extremos, como sequías y olas de calor (Hammond et al., 2022; Schuldt et al., 2020). Estas condiciones extremas no solo afectan el funcionamiento fisiológico de los árboles, sino que también predisponen al ataque de patógenos, exacerbando los riesgos para la salud forestal (La Porta et al., 2008).

El haya europea (*Fagus sylvatica* L.) ha sufrido eventos de decaimiento como resultado de la interacción de factores abióticos y bióticos. Patógenos de la raíz, principalmente oomicetos del género *Phytophthora*, han sido identificados como

principales responsables de este fenómeno (Jung, 2009). En la parte aérea, algunos hongos como *Neonectria faginata*, *N. coccinea* y *Biscogniauxia nummularia*, han sido documentados como patógenos latentes contribuyentes al decaimiento en hayas previamente debilitadas (Granata & Sidoti, 2004; Reed et al., 2022). Estos patógenos corticales, aunque no actúan como agentes primarios del decaimiento, pueden acelerarlo, exacerbando los efectos del estrés.

El microbioma del suelo juega un papel crucial en la salud y resiliencia de las plantas (Berendsen et al., 2012; Reinhold-Hurek et al., 2015). Las interacciones planta-suelo son especialmente activas en la rizosfera, la parte del suelo más cercana y con mayor influencia de la raíz (Hartmann et al., 2008). Aunque algunos microorganismos del suelo pueden tener un papel perjudicial para las plantas, otros pueden resultar beneficiosos, optimizando la absorción de nutrientes y agua, mejorando el crecimiento y la respuesta a estrés o actuando como agentes de biocontrol por competencia directa con patógenos o por inducción de resistencia en la planta (Raaijmakers et al., 2009; Reinhold-Hurek et al., 2015). Esta capacidad de actuar como agentes de biocontrol es conocida frente a patógenos radiculares (Haas & Défago, 2005; Thakur & Singh, 2018), pero su papel en la protección frente a patógenos de la parte aérea ha sido poco estudiado.

La ingeniería del microbioma se presenta como una herramienta prometedora para mejorar la salud de los suelos y las plantas (Foo et al., 2017). Este enfoque implica la trasferencia de microbiomas entre suelos o de microorganismos concretos seleccionados tales como las micorrizas, las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (*Plant Growth-Promoting Bacteria*, PGPB) o agentes de biocontrol, potenciando sus propiedades beneficiosas (Arif et al., 2020; Foo et al., 2017). Una estrategia específica de ingeniería del microbioma es el trasplante de suelo (Araujo, 2022). En agricultura, algunos estudios han demostrado que esta técnica puede mejorar la salud de las plantas y su resistencia a enfermedades (Bziuk et al., 2022; Yergeau et al., 2015). Sin embargo, se sabe poco de su efecto en especies forestales, más longevas y con sistemas radicales mucho más extensos, y de su impacto en la protección contra patógenos corticales. Esta transferencia de organismos potencialmente beneficiosos para la planta podría ser de utilidad para comprender el papel del microbioma de la rizosfera en la respuesta de la planta a patógenos de la corteza.

2. Objetivos

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto protector del microbioma rizosférico frente a patógenos corticales. Para ello, se realizó un ensayo controlado en el que se enriqueció el suelo de plántulas de haya con microbioma rizosférico procedente de hayas adultas con distintos grados de decaimiento. Nuestra hipótesis inicial fue que el microbioma de la rizosfera de hayas vigorosas (presumiblemente más rico en microorganismos beneficiosos) ofrece mayor protección contra patógenos corticales que el de hayas decaídas.

3. Metodología

Tanto el muestreo de rizosfera como el aislamiento de patógenos corticales se realizó a partir de hayas del Hayedo de Montejo (Comunidad de Madrid). En los

últimos años, esta región ha experimentado un decaimiento y muerte gradual de las copas tanto en hayas adultas como juveniles (Figura 1a), además de otros síntomas como la aparición de cancros en la corteza (Figura 1b), cuerpos de fructificación (Figura 1c) o exudaciones en el tronco (Figura 1d), en contraste con los ejemplares sanos (Figura 1e). Sin embargo, hasta el momento no se han identificado patógenos asociados a estos síntomas.

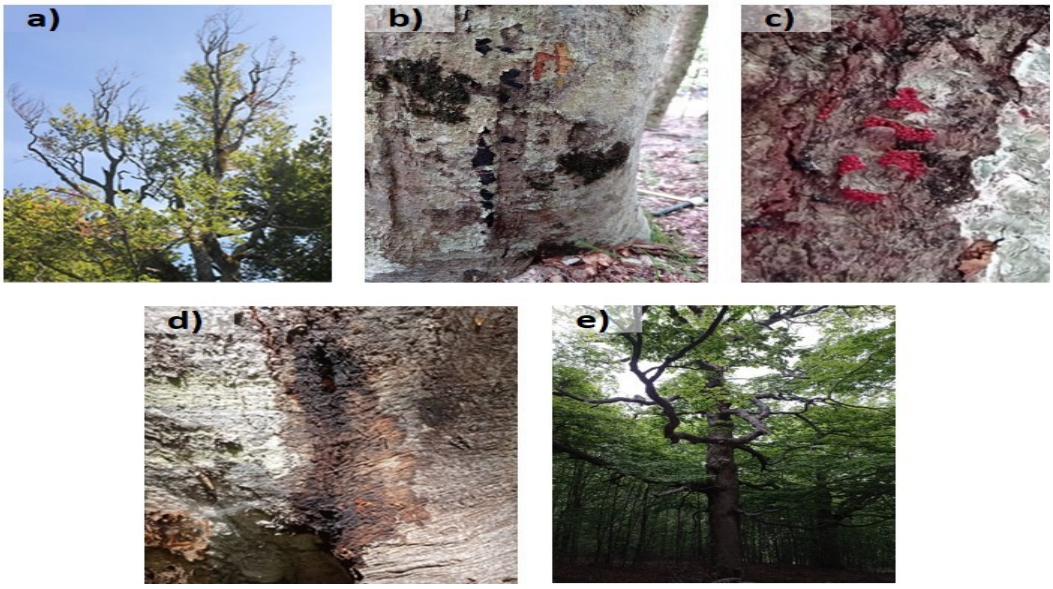

Figura 1. Síntomas de decaimiento en hayas adultas en Hayedo de Montejo. ***a)*** *haya decaída;* ***b)*** *cancro de corteza;* ***c)*** *cuerpo de fructificación de hongo en la corteza;* ***d)*** *exudaciones en la base del tronco;* ***e)*** *haya vigorosa.*

- **Aislamiento de patógenos corticales**

Previo a este ensayo, se realizó un muestreo de hongos de corteza en árboles sintomáticos presentes en este hayedo, con el fin de identificar posibles patógenos responsables de esta sintomatología. Para ello, se recogieron muestras de corteza de 4 árboles decaídos con síntomas corticales y 1 árbol vigoroso sin síntomas como control. Una vez en el laboratorio, se realizó una esterilizaron superficial de las muestras pasándolas ligeramente por una llama, y se sembraron en placas Petri con los medios de cultivo Rosa de Bengala y extracto de malta-agar (MEA). Las placas se incubaron en oscuridad a 22 °C durante 4-6 días. Los hongos crecidos se repicaron en otras placas de cultivo para obtener colonias aisladas, y se clasificaron en distintos morfotipos en función de sus características. Al menos una cepa de cada morfotipo fue identificada molecularmente. Para ello, se extrajo el ADN a partir de micelio fresco con el kit de extracción Plant/Fungi DNA Isolation (Norgen). Se amplificó la región ITS mediante reacción en cadena de la polimerasa (Polymerase Chain Reaction, PCR) con los primers ITS1f-ITS4. Los productos de amplificación del ADN se secuenciaron mediante Sanger. Las secuencias resultantes se alinearon con otras secuencias de ITS mediante BLAST (Altschul, 1997) con la base de datos de GenBank (NCBI). Se estableció un umbral de similitud superior al 98% para la identificación a nivel de especie. De este modo, se identificaron dos endófitos corticales capaces de actuar como patógenos latentes en el haya: *Neonectria faginata*, que se aisló a partir de cuerpos de fructificación (Figura 1c), y que suele asociarse al decaimiento de hayas (principalmente *F.*

grandiflora) en combinación con otros microorganismos e insectos, preferentemente bajo estrés ambiental previo (Cale et al., 2017; Reed et al., 2022); y *Biscogniauxia nummularia*, aislada a partir de cancros corticales (Figura 1b) y conocida por su papel en el haya, no sólo como patógeno latente sino también como agente primario (Granata & Sidoti, 2004). Los resultados del BLAST se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Resultados del alineamiento por BLAST de las secuencias de hongos aislados en cortezas sintomáticas de hayas decaídas.

Morfotipo	Síntoma origen	Árbol origen	Mejor alineamiento BLAST	% Ident.	e-value
1	cancro corteza	D8, D3	*Biscogniauxia nummularia*	99.28	2e-142
2	cuerpo fructificación	D3, DX, V2	*Neonectria faginata*	99.66	5e-154

- **Recogida de rizosfera de hayas decaídas y vigorosas**

Para el muestreo de rizosfera, se utilizaron 5 árboles con síntomas de decaimiento (40-70% de muerte de la copa) y 5 árboles sanos coexistentes en la misma parcela, todos de una edad aproximada de 150 años. Se recogieron tres testigos de suelo (8 cm de diámetro, 10 cm de profundidad) en un radio aproximado de 50 cm de cada árbol. Las tres muestras por árbol se agruparon y transportaron al laboratorio a 4 °C. A su llegada, separamos las raíces con la rizosfera del resto del suelo (*bulk soil*). A partir de las raíces, se recogió la rizosfera adherida manualmente y se tamizó a 1 mm. Esta rizosfera se secó a temperatura ambiente para su conservación hasta su uso en el ensayo.

- **Condiciones del ensayo**

En enero de 2022, se sembraron hayucos, previamente desinfectados y estratificados en perlita a 4 °C, en macetas de 650 cm^3 con suelo del hayedo estéril (autoclavado tres veces) y enriquecido con un 5.8% v/v de rizosfera de hayas decaídas o vigorosas. A los cinco meses de crecimiento se inocularon en la base del tallo los hongos patógenos aislados en el hayedo. Una parte de las plantas de cada tratamiento de suelo se inoculó en la base del tallo con *B. nummularia*, otra con *N. faginata* y otra parte se dejó sin inocular, actuando como tratamiento control. Se utilizaron 6 plantas para cada tratamiento combinado de suelo y patógeno. El ensayo se realizó en invernadero bajo condiciones controladas, con una temperatura entre 15 y 25 °C y riego diario. A los 15 días post-inoculación (dpi) el riego se limitó a un 30% simulando una sequía moderada, con el fin de favorecer el efecto de los patógenos. Durante el ensayo, se evaluaron los síntomas foliares visualmente en una escala de 0 a 5, siendo 0 = todas las hojas sanas, 1 = < 25% de las hojas afectadas, 2 = 25-49%, 3 = 50-75%, 4 = > 75% y 5 = 100% de las hojas

afectadas. Antes de la inoculación, a los 15, y a los 30 dpi se utilizó el equipo Li-6400 para medir la conductancia estomática foliar (g_s), la tasa fotosintética (P_n) y la eficiencia de los centros abiertos (= oxidados) del PSII (Fv'/Fm'). A partir de estos parámetros se calculó la eficiencia del uso del agua (WUE). Al final del ensayo, se cosecharon las hojas para su análisis bioquímico. Para ello, se utilizaron hojas frescas previamente homogeneizadas y se siguió el protocolo *rainbow* (López-Hidalgo et al., 2021) para analizar distintos biomarcadores relacionados con la respuesta al estrés, entre ellos malondialdehído (MDA), flavonoides (TFL), azúcares solubles totales y almidón.

- **Análisis estadístico**

El análisis estadístico se realizó en R-Studio, con la versión 4.2.1 de R (R Development Core Team). El efecto del trasplante de rizosfera en la fisiología de las plantas antes de la inoculación de los patógenos se evaluó mediante ANOVA, con el tipo de suelo como factor. El efecto del patógeno entre las distintas mediciones se evaluó con un análisis de medidas repetidas en cada tratamiento de suelo, tomando como factores fijos el patógeno, el tiempo y su interacción. Los resultados de los marcadores bioquímicos de la hoja (MDA, TFL, azúcares y almidón) se analizaron por ANOVA con el patógeno como factor en cada tratamiento de rizosfera. Se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de todos los datos previo a su análisis.

4. **Resultados**

- **Sintomatología foliar**

Quince días después de la inoculación, las plantas inoculadas comenzaron a mostrar síntomas de necrosis foliar, que fueron más notables tras la exposición a condiciones de sequía (Figura 2a). Así, a los 25 dpi, la combinación de patógenos y sequía moderada produjo más síntomas que únicamente la sequía (plantas control) en los dos tipos de suelo. *B. nummularia* resultó notablemente más agresivo que *N. faginata*, causando síntomas superiores a 2 en la escala de valoración en todas las plantas inoculadas, independientemente del tipo de suelo (Figura 2). *B. nummularia* causó síntomas más leves en las hayas con suelo de árboles decaídos (Figura 2b) que en hayas con suelo de árboles vigorosos (Figura 2c), con un 33% del total de plantas gravemente afectadas (escala 3.5-4.5) frente a un 67%, respectivamente. Las plantas con rizosfera de árboles vigorosos mostraron síntomas más severos tras la inoculación de *B. nummularia* que de *N. faginata* (Figura 2c).

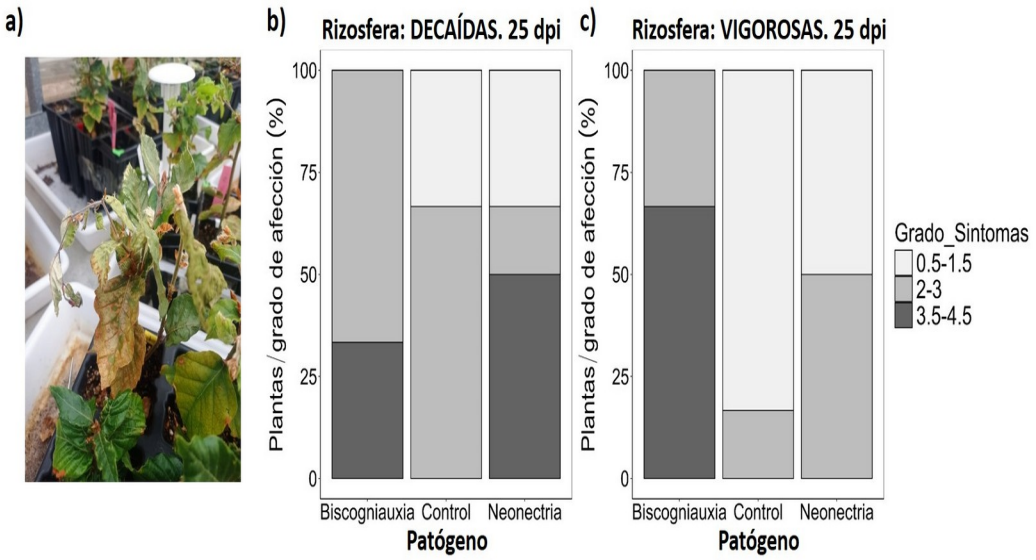

Figura 2. Sintomatología foliar. a) *Signos foliares observados en las plantas inoculadas; Proporción de plantas con rizosfera de árboles decaídos* ***(b)*** *o vigorosos* ***(c)*** *en cada grado de afección. El eje x representa el patógeno inoculado (*Biscogniauxia nummularia, Neonectria faginata *o control sin patógeno).*

- **Adaptaciones fisiológicas**

En ausencia de patógenos, las plantas con rizosfera de hayas decaídas presentaron una mayor conductancia estomática al inicio del ensayo (Figura 3a), y una mayor tasa fotosintética y Fv'/Fm' al final del tratamiento de sequía (Figura 3b).

La inoculación de los patógenos llevó a un aumento de la WUE entre las distintas mediciones del ensayo, pero únicamente con rizosfera de hayas decaídas (Figura 3b). Con suelo de hayas vigorosas, sólo las plantas sin patógeno siguieron esa tendencia. Esta diferencia lleva a una menor WUE en plantas con rizosfera de vigorosas inoculadas con patógeno frente al control, especialmente evidente en las inoculadas con *B. nummularia* bajo condiciones de sequía (Figura 3b).

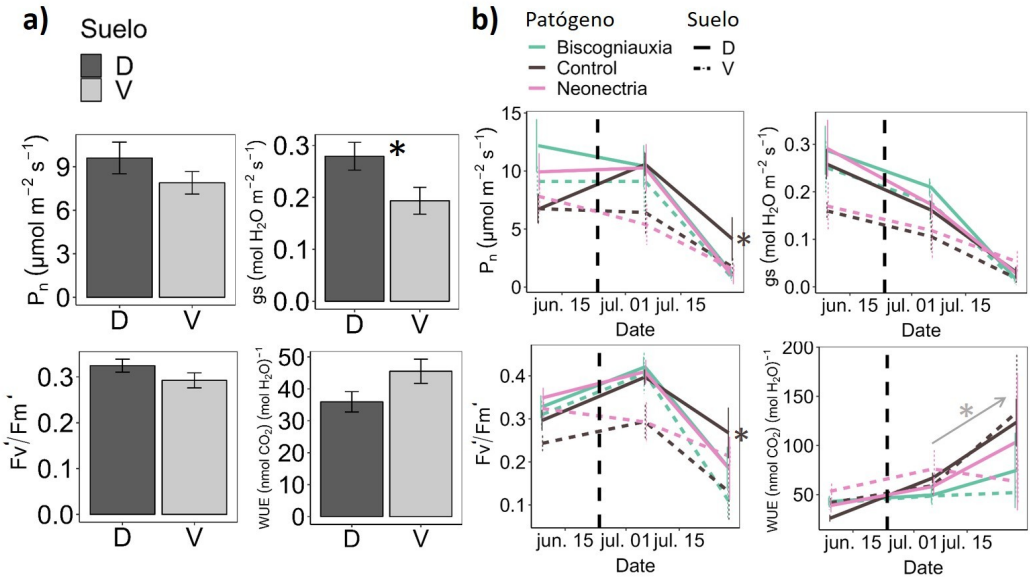

Figura 3. Adaptaciones fisiológicas. *Efecto del suelo a tiempo inicial* ***(a)*** *y variación temporal del efecto suelo y patógeno* ***(b)*** *de la tasa fotosintética (P_n), conductancia estomática (g_s), fluorescencia de la clorofila (Fv'/Fm') y eficiencia del uso del agua (WUE). La línea discontinua vertical representa la fecha de inoculación del patógeno.*

- **Cambios bioquímicos en la hoja**

En hayas con suelo de vigorosas, *B. nummularia* provocó mayores niveles de MDA que *N. faginata* (Figura 4a). Con suelo de decaídas no se observó un efecto del patógeno para los niveles de MDA (Figura 4a).

La inoculación de *N. faginata* tuvo el mismo efecto en la concentración de TFL bajo rizosfera de decaídas que de vigorosas, mientras que *B. nummularia* disminuyó los valores de TFL con rizosfera de vigorosas respecto a la de decaídas, al igual que las plantas sin patógeno (Figura 4b).

En los niveles de azúcares libres no vimos un claro efecto del patógeno ni del suelo (Figura 4c). Sin embargo, sí se observó un efecto del patógeno en la concentración de almidón, con mayores niveles tras la inoculación de *B. nummularia* que de *N. faginata* solamente con rizosfera de hayas vigorosas (Figura 4d).

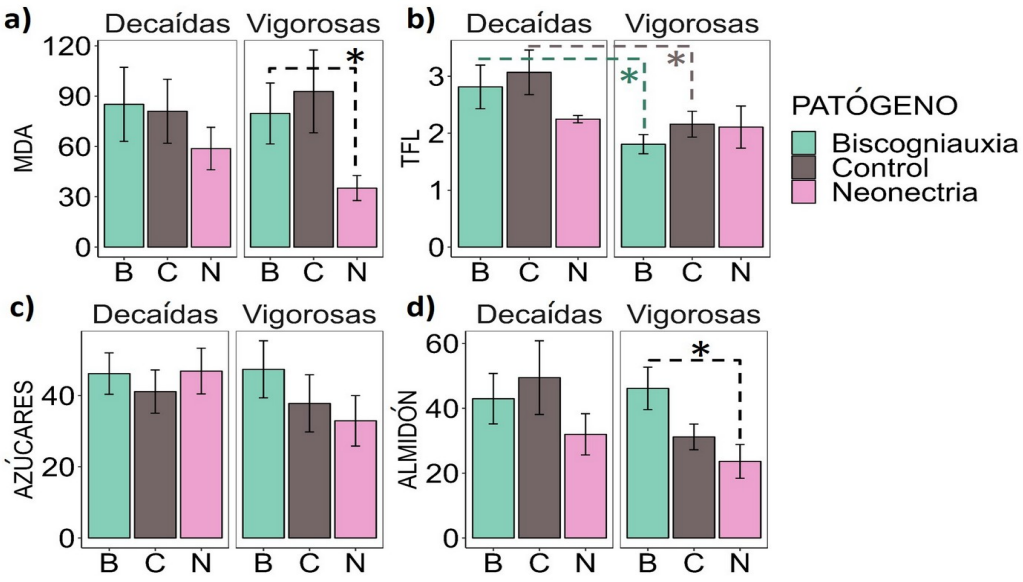

Figura 4. Respuesta bioquímica en la hoja. *Valores medios ± error estándar de la concentración de MDA* ***(a)****, TFL* ***(b)****, azúcares libres* ***(c)*** *y almidón* ***(d)*** *con cada patógeno y tipo de suelo.*

5. Discusión

Los resultados de este estudio evidencian que el microbioma de la rizosfera desempeña un papel importante en la protección frente a patógenos corticales, y que el trasplante es una estrategia útil para el estudio de las interacciones planta-suelo. Concretamente, el microbioma asociado a hayas en decaimiento atenuó los efectos negativos del patógeno cortical más virulento (*B. nummularia*) en la sintomatología foliar (Figura 2), fisiología (Figura 3) y respuesta bioquímica de la planta (Figura 4). Este efecto fue menos evidente para *N. faginata*. Este estudio, junto con futuros ensayos, podría contribuir significativamente a comprender los procesos de decaimiento forestal y la influencia de los microorganismos rizosféricos en la respuesta de las plantas a patógenos corticales.

El trasplante de rizosfera influyó en la respuesta fisiológica de la planta (Figura 3). En concreto, y contrariamente a nuestra hipótesis inicial, la rizosfera de hayas en decaimiento mejoró la respuesta fisiológica en comparación con la de hayas vigorosas, independientemente del patógeno inoculado (Figura 3b). La reducción en la conductancia estomática al inicio del ensayo con rizosfera de vigorosas podría haber limitado la tasa fotosintética hacia el final del experimento (Singh & Raja Reddy, 2011), lo cual contrasta con los efectos observados con la rizosfera de decaídas (Figura 3b). Este hecho también podría explicar la mejora de la Fv'/Fm' con rizosfera de decaídas (Sommer et al., 2023) (Figura 3b). Asimismo, esta menor conductancia con rizosfera de vigorosas podría llevar al aumento de la WUE al inicio del ensayo (Figura 3a), pero a su reducción en respuesta al estrés (Singh & Raja Reddy, 2011), que ocurre especialmente frente a *B. nummularia* (Figura 3b). Este efecto resultó más evidente bajo condiciones de sequía, lo que refuerza la idea de que el impacto de estos patógenos se intensifica cuando las plantas enfrentan condiciones abióticas adversas (Hendry et al., 1998; Langer & Bußkamp, 2021).

En cuanto a la respuesta bioquímica de la planta, los niveles de MDA, indicador del daño en las membranas celulares por peroxidación (López-Hidalgo et al., 2021), fueron menores en plantas inoculadas con *N. faginata* en comparación con aquellas inoculadas con *B. nummularia*, pero únicamente con rizosfera de vigorosas (Figura 4a). *B. nummularia* afectó más al estrés oxidativo de la planta que *N. faginata,* pero la rizosfera de hayas decaídas atenuó ese impacto (Figura 4a). La rizosfera inoculada también alteró la capacidad de defensa de la planta frente al estrés biótico. Los niveles foliares de TFL fueron mayores con rizosfera de decaídas (Figura 4b), lo que podría indicar una mayor protección frente al patógeno (Treutter, 2006), particularmente evidente frente a *B. nummularia*. En contraste, la menor concentración de flavonoides en plantas con rizosfera de vigorosas podría aumentar su susceptibilidad a los patógenos (Treutter, 2006). Por otro lado, tanto los niveles de azúcares libres (Figura 4c) como los de almidón (Figura 4d) tendieron a aumentar con la inoculación de *B. nummularia* solamente con rizosfera de vigorosas, con diferencias significativas para los niveles de almidón (Figura 4d). El patógeno podría estar alterando el metabolismo de carbohidratos y limitando la movilización del almidón y el transporte de recursos dentro de la planta (Gamm et al., 2011; MacDonald & Strobel, 1970; Pitino et al., 2018).

Al contrario de lo planteado en nuestra hipótesis inicial, nuestros resultados sugieren que el microbioma de la rizosfera de árboles decaídos desempeña un papel activo en la mitigación del estrés causado por patógenos corticales, atenuando sus efectos tanto a nivel fisiológico como bioquímico. Este fenómeno podría estar relacionado con el concepto de "*cry for help*", que propone que las plantas expuestas a estrés modifican los exudados de sus raíces para reclutar microorganismos capaces de minimizar los efectos del estrés y mejorar su resistencia (Durán et al., 2021; Rizaludin et al., 2021; Rolfe et al., 2019). De este modo, las hayas decaídas, previamente expuestas a estos patógenos u otros factores de estrés, podrían haber seleccionado comunidades microbianas mejor adaptadas o capaces de aportar un beneficio frente a estas condiciones, lo que explicaría el beneficio aportado a las plantas con rizosfera de decaídas frente a los patógenos inoculados.

6. Conclusiones

En plantas con rizosfera de hayas vigorosas, *B. nummularia* causó síntomas foliares más severos, disminuyó la eficiencia en el uso del agua, redujo los niveles foliares de flavonoides y aumentó los de MDA y almidón, mientras que con rizosfera de hayas decaídas los síntomas fueron menos intensos y sus parámetros fisiológicos apenas se alteraron. Nuestros resultados indican que el microbioma de la rizosfera influye de manera diferencial en la respuesta a patógenos corticales. En concreto, la rizosfera de hayas decaídas promueve unas respuestas fisiológicas y bioquímicas más efectivas frente a estos patógenos que la rizosfera de hayas vigorosas. Esto podría estar relacionado con una composición microbiana mejor adaptada al estrés en hayas decaídas. En su conjunto, estos hallazgos resaltan la necesidad de investigar más profundamente las interacciones entre los microorganismos del suelo y la planta, así como su papel en la regulación de la respuesta al estrés y en la salud forestal.

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).

Bibliografía

ALTSCHUL, S.; 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. Nucleic Acids Res. 25, 3389–3402. https://doi.org/10.1093/nar/25.17.3389

ARAUJO, R.; 2022. Advances in Soil Engineering: Sustainable Strategies for Rhizosphere and Bulk Soil Microbiome Enrichment. Front. Biosci.-Landmark 27, 195. https://doi.org/10.31083/j.fbl2706195

ARIF, I.; BATOOL, M.; SCHENK, P.M.; 2020. Plant Microbiome Engineering: Expected Benefits for Improved Crop Growth and Resilience. Trends Biotechnol. 38, 1385–1396. https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2020.04.015

BERENDSEN, R.L.; PIETERSE, C.M.J.; BAKKER, P.A.H.M.; 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. Trends Plant Sci. 17, 478–486. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001

BZIUK, N.; MACCARIO, L.; SØRENSEN, S.J.; SCHIKORA, A.; SMALLA, K.; 2022. Barley Rhizosphere Microbiome Transplantation – A Strategy to Decrease Susceptibility of Barley Grown in Soils With Low Microbial Diversity to Powdery Mildew. Front. Microbiol. 13, 830905. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.830905

CALE, J.A.; GARRISON-JOHNSTON, M.T.; TEALE, S.A.; CASTELLO, J.D.; 2017. Beech bark disease in North America: Over a century of research revisited. For. Ecol. Manag. 394, 86–103. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.031

DURÁN, P.; TORTELLA, G.; SADOWSKY, M.J.; VISCARDI, S.; BARRA, P.J.; MORA, M. DE LA L.; 2021. Engineering Multigenerational Host-Modulated Microbiota against Soilborne Pathogens in Response to Global Climate Change. Biology 10, 865. https://doi.org/10.3390/biology10090865

FOO, J.L.; LING, H.; LEE, Y.S.; CHANG, M.W.; 2017. Microbiome engineering: Current applications and its future. Biotechnol. J. 12, 1600099. https://doi.org/10.1002/biot.201600099

GAMM, M.; HÉLOIR, M.-C.; BLIGNY, R.; VAILLANT-GAVEAU, N.; TROUVELOT, S.; ALCARAZ, G.; FRETTINGER, P.; CLÉMENT, C.; PUGIN, A.; WENDEHENNE, D.; ADRIAN, M.; 2011. Changes in Carbohydrate Metabolism in Plasmopara viticola -Infected Grapevine Leaves. Mol. Plant-Microbe Interactions® 24, 1061–1073. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-11-0040

GRANATA, G.; SIDOTI, A.; 2004. Biscogniauxia nummularia : pathogenic agent of a beech decline. For. Pathol. 34, 363–367. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2004.00377.x

HAAS, D.; DÉFAGO, G.; 2005. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. Nat. Rev. Microbiol. 3, 307–319. https://doi.org/10.1038/nrmicro1129

HAMMOND, W.M.; WILLIAMS, A.P.; ABATZOGLOU, J.T.; ADAMS, H.D.; KLEIN, T.; LÓPEZ, R.; SÁENZ-ROMERO, C.; HARTMANN, H.; BRESHEARS, D.D.; ALLEN, C.D.; 2022. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. Nat. Commun. 13, 1761. https://doi.org/10.1038/s41467-022-29289-2

HARTMANN, A.; ROTHBALLER, M.; SCHMID, M.; 2008. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. Plant Soil 312, 7–14. https://doi.org/10.1007/s11104-007-9514-z

HENDRY, S.J.; LONSDALE, D.; BODDY, L.; 1998. Strip-cankering of beech (Fagus sylvatica): Pathology and distribution of symptomatic trees. New Phytol. 140, 549–565. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00282.x

JUNG, T.; 2009. Beech decline in Central Europe driven by the interaction between Phytophthora infections and climatic extremes. For. Pathol. 39, 73–94. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00566.x

LA PORTA, N.; CAPRETTI, P.; THOMSEN, I.M.; KASANEN, R.; HIETALA, A.M.; VON WEISSENBERG, K.; 2008. Forest pathogens with higher damage potential due to climate change in Europe. Can. J. Plant Pathol. 30, 177–195. https://doi.org/10.1080/07060661.2008.10540534

LANGER, G.J.; BUßKAMP, J.; 2021. Fungi Associated With Woody Tissues of European Beech and Their Impact on Tree Health. Front. Microbiol. 12. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.702467

LÓPEZ-HIDALGO, C.; MEIJÓN, M.; LAMELAS, L.; VALLEDOR, L.; 2021. The rainbow protocol: A sequential method for quantifying pigments, sugars, free amino acids, phenolics, flavonoids and MDA from a small amount of sample. Plant Cell Environ.

44, 1977–1986. https://doi.org/10.1111/pce.14007

MACDONALD, P.W.; STROBEL, G.A.; 1970. Adenosine Diphosphate-Glucose Pyrophosphorylase Control of Starch Accumulation in Rust-infected Wheat Leaves. Plant Physiol. 46, 126–135. https://doi.org/10.1104/pp.46.1.126

PITINO, M.; ALLEN, V.; DUAN, Y.; 2018. LasΔ5315 Effector Induces Extreme Starch Accumulation and Chlorosis as Ca. Liberibacter asiaticus Infection in Nicotiana benthamiana. Front. Plant Sci. 9, 113. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00113

RAAIJMAKERS, J.M.; PAULITZ, T.C.; STEINBERG, C.; ALABOUVETTE, C.; MOËNNE-LOCCOZ, Y.; 2009. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. Plant Soil 321, 341–361. https://doi.org/10.1007/s11104-008-9568-6

REED, S.E.; VOLK, D.; MARTIN, D.K.H.; HAUSMAN, C.E.; MACY, T.; TOMON, T.; COUSINS, S.; 2022. The distribution of beech leaf disease and the causal agents of beech bark disease (Cryptoccocus fagisuga, Neonectria faginata, N. ditissima) in forests surrounding Lake Erie and future implications. For. Ecol. Manag. 503, 119753. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119753

REINHOLD-HUREK, B.; BÜNGER, W.; BURBANO, C.S.; SABALE, M.; HUREK, T.; 2015. Roots Shaping Their Microbiome: Global Hotspots for Microbial Activity. Annu. Rev. Phytopathol. 53, 403–424. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102342

RIZALUDIN, M.S.; STOPNISEK, N.; RAAIJMAKERS, J.M.; GARBEVA, P.; 2021. The Chemistry of Stress: Understanding the ‘Cry for Help’ of Plant Roots. Metabolites 11, 357. https://doi.org/10.3390/metabo11060357

ROLFE, S.A.; GRIFFITHS, J.; TON, J.; 2019. Crying out for help with root exudates: adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes. Curr. Opin. Microbiol., Environmental Microbiology 49, 73–82. https://doi.org/10.1016/j.mib.2019.10.003

SCHULDT, B.; BURAS, A.; AREND, M.; VITASSE, Y.; BEIERKUHNLEIN, C.; DAMM, A.; GHARUN, M.; GRAMS, T.E.E.; HAUCK, M.; HAJEK, P.; HARTMANN, H.; HILTBRUNNER, E.; HOCH, G.; HOLLOWAY-PHILLIPS, M.; KÖRNER, C.; LARYSCH, E.; LÜBBE, T.; NELSON, D.B.; RAMMIG, A.; RIGLING, A.; ROSE, L.; RUEHR, N.K.; SCHUMANN, K.; WEISER, F.; WERNER, C.; WOHLGEMUTH, T.; ZANG, C.S.; KAHMEN, A.; 2020. A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. Basic Appl. Ecol. 45, 86–103. https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.04.003

SINGH, S.K.; RAJA REDDY, K.; 2011. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (Vigna unguiculata [L.] Walp.) under drought. J. Photochem. Photobiol. B 105, 40–50. https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2011.07.001

SOMMER, S.G.; HAN, E.; LI, X.; ROSENQVIST, E.; LIU, F.; 2023. The Chlorophyll Fluorescence Parameter Fv/Fm Correlates with Loss of Grain Yield after Severe Drought in Three Wheat Genotypes Grown at Two CO2 Concentrations. Plants 12, 436. https://doi.org/10.3390/plants12030436

THAKUR, P.; SINGH, I.; 2018. Biocontrol of Soilborne Root Pathogens: An Overview, in: Giri, B., Prasad, R., Varma, A. (Eds.), Root Biology. Springer International Publishing, Cham, pp. 181–220. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75910-4_7

TREUTTER, D.; 2006. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. Environ. Chem. Lett. 4, 147–157. https://doi.org/10.1007/s10311-006-0068-8

YERGEAU, E.; BELL, T.H.; CHAMPAGNE, J.; MAYNARD, C.; TARDIF, S.; TREMBLAY, J.; GREER, C.W.; 2015. Transplanting Soil Microbiomes Leads to Lasting Effects on Willow Growth, but not on the Rhizosphere Microbiome. Front. Microbiol. 6. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01436