



I. Aranda

INIA-CIFOR, Departamento de Ecología y Genética Forestal, Grupo de Genómica y Ecofisiología Forestal,
Carretera de la Coruña Km7.5, 28040 Madrid
Correo electrónico: aranda@inia.es

13 Vulnerabilidad funcional del haya (*Fagus sylvatica* L.) ante un escenario de incremento en la intensificación y recurrencia de los periodos secos

Resultados clave

- El haya (*Fagus sylvatica* L.) es una especie templada con una alta vulnerabilidad a la intensificación de los periodos secos predichos en los futuros escenarios de cambio climático.
- Pese a su alta vulnerabilidad frente al futuro incremento de la aridez, a corto plazo es esperable un efecto diferencial sobre el arbolado dependiendo de la localidad y estructura de la masa forestal.
- Las áreas más periféricas y marginales de su área de distribución son las que demandan con mayor urgencia medidas de adaptación para contrarrestar los posibles efectos adversos del cambio climático, ya que son las que pueden manifestar una mayor vulnerabilidad al incremento de la aridez.

Contexto

Sensibilidad frente a la sequía en las zonas principales del área de distribución

El haya (*Fagus sylvatica* L.) es una especie de amplia distribución en Centro-Europa, pero su presencia en la península ibérica queda restringida a la media montaña del tercio Norte Peninsular y algunos núcleos aislados del Sistema Ibérico y Central. Su principal característica ecológica viene marcada por su tolerancia a la sombra y por una alta sensibilidad al estrés hídrico (Aranda et al. 2000, 2004, 2005). Dicha sensibilidad ha sido constatada en años puntualmente secos en hayedos de Francia y Alemania (Granier et al. 2000, 2001, Rennenberg et al. 2006, Bréda et al. 2006), pero de manera significativa tras la importante sequía acompañada de una ola de calor en el año 2003 que afectó a importantes

zonas de Centro Europa, y que en años posteriores se tradujo en reducciones del crecimiento y síntomas de decaimiento del arbolado (Leuzinger et al. 2005, Granier et al. 2007). En este sentido, un elemento como es la falta de agua, está empezando a ser considerado en muchos países europeos un problema que podría afectar a escala regional la sostenibilidad de la especie en el futuro (Rennenberg et al. 2004, 2006), si bien el tema es objeto de debate (Ammer et al. 2005, Bolte et al. 2009). Por ello, los estudios realizados sobre la respuesta funcional a la sequía en los límites más meridionales del área de distribución son de gran importancia por representar situaciones de mayor restricción hídrica edáfica y atmosférica (Aranda et al. 2000, Peñuelas et al. 2003, Fotelli et al. 2009; Cano et al. 2013). Y por otra parte, representan situaciones más próximas a las predicciones futuras para otras regiones septentrionales.

Sensibilidad frente a la sequía en la península ibérica

La información disponible sobre la respuesta funcional del haya, gestión del agua y la fijación de carbono, se derivan en gran parte de los estudios realizados en dos áreas en las que la especie se encuentra en su límite meridional, y en donde debe afrontar algunos años con condiciones ambientales lejos de su óptimo ecológico. Así, en el macizo del Montseny (Cataluña) se han realizado diversos estudios que ponen de manifiesto los importantes problemas asociados a la fragmentación en los límites pre-pirenaicos (Jump & Peñuelas 2006), y por otra, el alto grado de afección de la especie en términos de crecimiento e incluso desplazamiento altitudinal como consecuencia de un progresivo deterioro climático reciente (Peñuelas et al. 2003, Jump et al. 2007). Por otro lado, en Montejo de la Sierra (localidad situada en el Sistema Central, Madrid) se ha analizado de manera intensiva la respuesta funcional de la especie.

Es una situación más meridional que el Montseny, y ya representa cierta marginalidad para la especie en lo relativo a su extensión y condiciones ambientales. Es en esta segunda localidad, y gracias a los estudios realizados en los últimos años en donde se ha constatado la gran sensibilidad del haya ante la presencia de periodos secos. Aspecto que se ha observado a distintas escalas ontogénicas, desde el brinzal en sus primeros años durante la fase de reclutamiento (Aranda et al. 2001, 2002, 2004), hasta el árbol adulto y el dosel en su conjunto (Aranda et al. 2001; 2005, Cano et al. 2013).

Igualmente se ha puesto de manifiesto la importancia de las poblaciones ibéricas por su mayor capacidad de adaptación a la sequía en relación a otras poblaciones septentrionales (Sánchez-Gómez et al. 2013, Robson et al. 2012, 2013); siempre dentro de los estrechos márgenes marcados por la baja tolerancia de la especie general a la sequía.

Otros elementos al margen de la regionalidad que condicionan la respuesta a la sequía

La sensibilidad al estrés hídrico está condicionada no sólo por factores intrínsecos como la adaptación local sino también por factores, extrínsecos como el micro-clima o la presencia de suelos de alta capacidad de retención de agua que puedan atemperar los efectos negativos derivados de la falta de precipitaciones. La estructura de la masa forestal en términos de densidad del arbolado (van der Maaten 2012), clases de edad (Mérián & Lebourgeois 2011) y el carácter mono-específico o mixto de la misma (Pretzsch et al. 2012, Condés et al. 2013), son todos ellos elementos que condicionan el consumo de agua del arbolado. Así por ejemplo, una alta densidad de la masa como en otras especies forestales, deviene en una exacerbación de la competencia por el agua, lo que resulta especialmente dañino en años muy secos. En relación con la composición específica de la masa forestal, se ha observado una mayor capacidad de soportar eventos de sequía cuando el haya aparece en mezcla con otras especies como los robles. La estructura y composición forestal modulan en último término la sensibilidad del haya y los hayedos frente a periodos secos. Es por ello que el elemento histórico y de manejo de las masas de haya es un elemento importante al considerar su estado actual, y su posible devenir en un escenario de cambio climático.

Todos los factores señalados intervienen modulando el área actual y futura ocupada por la especie. En este sentido debe señalarse que en términos generales, y a partir de los datos del inventario forestal de los últimos diez años, no se observan importantes disminuciones de las masas de haya. En algunas regiones como Navarra incluso se muestra como una especie pujante con alta capacidad de regenerarse a la sombra de otras especies como *Pinus sylvestris* o los robledales de *Quercus petraea*. Por ello, es esperable que las poblaciones más vulnerables sean aquellas situadas en los límites del área de distribución, de mayor meridionalidad y en las que la especie representa un elemento ya casi marginal en la actualidad. Si bien en algunos casos como el Moncayo, la especie parece mantener cierta capacidad de recolonización de nuevos enclaves pese al carácter limítrofe de la estación, y el mal estado de conservación de las masas (Hernando et al. 2013).

Resultados y discusión

Aspectos funcionales de la respuesta de la especie frente a los periodos secos

La especie muestra una gran sensibilidad a la falta de agua en el suelo y la atmósfera (Aranda et al. 2000, Aranda et al. 2005), con un efecto directo sobre la regulación estomática de las pérdidas de agua como se ha podido constatar en hayedos situados al borde del área de distribución en los diferentes estudios funcionales llevados a cabo desde el año 1993 en Montejo de la Sierra. Esta regulación, que en principio tendría un efecto positivo como mecanismo de minimización de las pérdidas de agua, tiene un impacto directo negativo sobre la capacidad de fijación de carbono (Aranda et al. 2000, Fotelli et al. 2009, Aranda et al. 2012, Cano et al. 2013). De tal manera que el control de las pérdidas de agua lleva parejo en primera instancia un aumento de la eficiencia en el uso de este recurso, pero no parece corresponderse con una mejora del crecimiento bajo condiciones de estrés hídrico. Por el contrario se observa una pérdida de capacidad por parte del haya para actuar como sumidero de carbono, tal y como se ha puesto de manifiesto en estudios realizados en el Montseny (Peñuelas et al. 2008, 2011). En este sentido el aumento de la eficiencia en el uso del agua a medio-largo plazo para la especie no es sino reflejo de un incremento en las condiciones de estrés hídrico a nivel local. Ante estas situaciones extremas los fenómenos de pérdida de la funcionalidad del sistema hidráulico (Wortemann et al. 2011, Barigah et al. 2013), el progresivo agotamiento de las reservas de carbono del árbol sobre todo en la albura funcional (Gérard & Bréda 2012) y el aumento en la afección por patógenos (Jung 2009), se pueden constituir en elementos que intensifiquen el decaimiento y la mortandad del arbolado en las áreas más marginales (Allen and Breshears 1998, McDowell et al. 2011).

Por otra parte debe contemplarse un elemento no siempre considerado en los modelos de cambio climático, como es el aumento de la demanda evaporativa (DPV – déficit en la presión de vapor de agua de la atmósfera); a su vez consecuencia directa del incremento térmico. Este fenómeno se uniría al incremento en la frecuencia e intensidad de las sequías (IPCC 2007). Tanto los estudios realizados a nivel de rodal que abordan el efecto del DPV sobre la regulación hídrica (Granier et al. 2000), como sobre el crecimiento (Lendzion & Leuschner 2008), establecen umbrales de sensibilidad para la disminución de la conductancia fisiológica del dosel al vapor de agua (regulación de la transpiración por el dosel forestal) o el propio crecimiento del arbolado entre 1 – 2kPa (Granier et al. 2000). Éste rango se ve frecuentemente superados en algunos hayedos de la península ibérica alcanzándose con frecuencia valores de demanda evaporativa por encima de los 3 kPa (Aranda et al. 2000). Por otra parte, las sequías edáfica y atmosférica podrían verse compensadas por un aumento en los niveles de CO₂ de la atmósfera en el futuro. Sin embargo, son muchas las incertidumbres ante esta posible compensación por el incremento de la fuente de carbono, y su efecto sobre los hayedos como sumideros de dicho carbono. La falta de información, o lo poco concluyentes que son al respecto el bajo número de estudios que han abordado este tema a fecha de hoy, hacen difícil un pronóstico sobre los efectos del enriquecimiento en CO₂ de la atmósfera como atenuante de los efectos negativos del estrés hídrico (Heath & Kerstiens 1997, Bader et al. 2013).

En cualquier caso es esperable que la gran sensibilidad a la sequía edáfica y atmosférica se traduzca en una reducción en el potencial de fijación de carbono en el futuro de la especie en aquellas zonas más susceptibles de un incremento en la aridez del clima. Esto se podría traducir en un progresivo deterioro del arbolado adulto con la aparición de procesos de decaimiento de las hayas en aquellas localidades que ya en la actualidad están en

los límites ecológicos para la especie, y en donde a un incipiente daño en el arbolado en términos de puntiseado de las copas en años muy secos, le puede seguir en años posteriores la muerte de todo el árbol (Figura 1). A esto se le podrían añadir problemas en las tasas de reclutamiento de nuevos individuos durante la fase de regeneración por superarse los umbrales de tolerancia al estrés hídrico a nivel de especie.

■ **Figura 1**



▲ **Figura 1.** Ejemplo de fenómeno de decaimiento en árboles sometidos a un intenso periodo de sequía en donde los daños varían, desde el secado de ramas, a un grado de afección de todo el árbol (superior). La sintomatología en el fenómeno de decaimiento se caracteriza por un progresivo aclaramiento de las copas (inferior), o secado de algunas ramas, que finalmente puede devenir en la muerte del árbol como consecuencia de la sucesión de varios años excepcionalmente secos (Hayedo de Montejo de la Sierra, Madrid).

Fuente: Ismael Aranda.

Variabilidad inter-poblacional en respuesta a la sequía

A pesar de la baja tolerancia a la sequía de la especie, los fenómenos de adaptación local podrían atemperar en parte los efectos adversos de una intensificación de los periodos secos. Las poblaciones de haya de la península ibérica, como otras del Este y Sur de Europa, parecen mantener en su acervo genético un potencial adaptativo que podría minimizar los efectos generales de un hipotético empeoramiento de las condiciones ecológicas para la especie en situaciones marginales (García-Plazaola & Becerril 2000, Sánchez-Gómez et al. 2013). La respuesta de las poblaciones marginales (Fotelli et al. 2009, Robson et al. 2012), incluso de algunas centro-europeas pero originarias de

situaciones ecológicas con un bajo régimen pluviométrico en el lugar de origen (Peuke et al. 2002), sugieren que la especie alberga un grado de variabilidad intra-específica frente al estrés hídrico importante en rasgos funcionales y morfológicos (Meier & Leuschner 2008, Rose et al. 2009, Robson et al. 2012), o fenológicos (Robson et al. 2013). Dicho potencial es susceptible de poder ser aprovechado para ensayos de migración asistida mediante la introducción en la población de nuevos materiales más resistentes a la sequía, si bien solo en aquellas situaciones en las que realmente se observe una pérdida de adaptabilidad por parte de la población local. Por otra parte se puede favorecer a través del mantenimiento de altos grados de diversidad genética en los regenerados naturales o nuevas plantaciones.

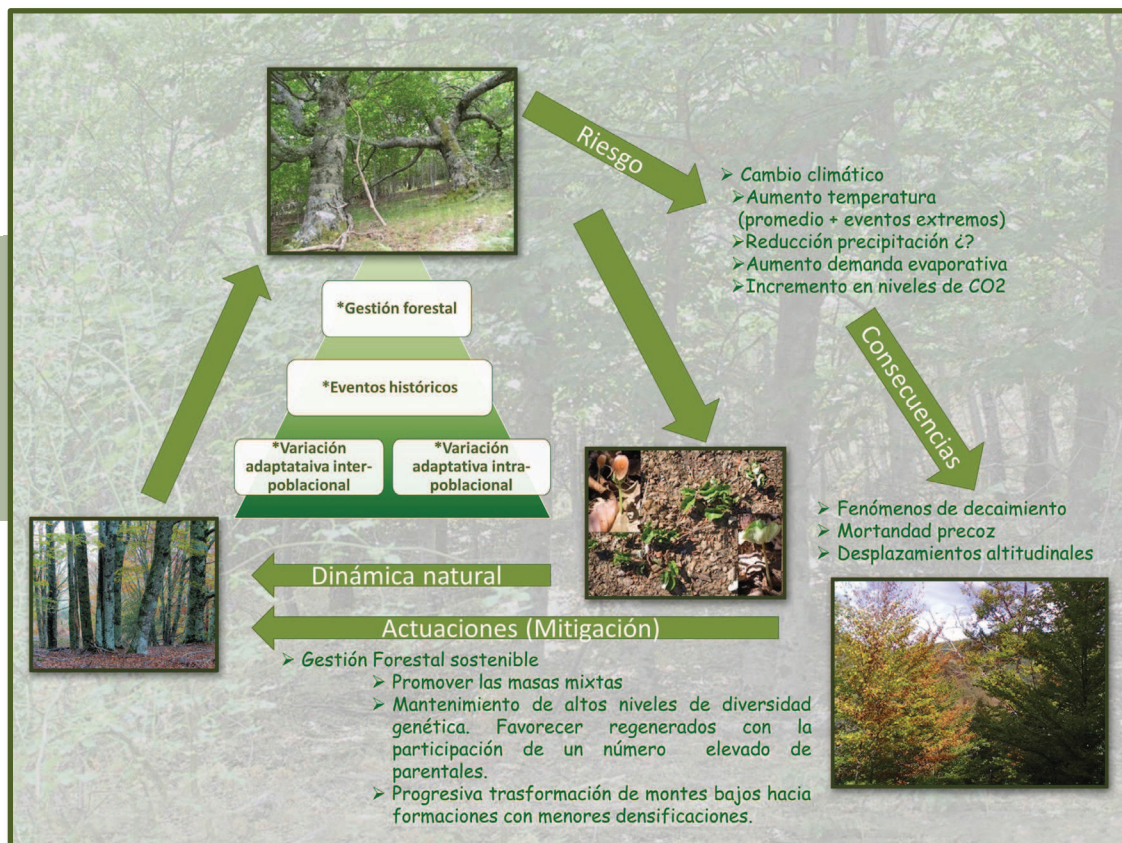
Efectos a largo plazo en un contexto de cambio climático

En el caso de los hayedos del Sur de Europa, en los que habría que encuadrar una parte importante de las formaciones de la península ibérica, la situación del haya es muy dependiente de la localidad considerada (Aranda et al. 2000, Fotelli et al. 2009). Aunque en términos generales, se constata la presencia de efectos sobrevenidos en el crecimiento y la productividad de la especie tras un evento extremo (p.ej. periodos excepcionalmente secos o veranos muy cálidos; Peñuelas et al. 2003, Lebourgeois et al. 2005, Campioli et al. 2011). Los efectos son observables incluso décadas después, incluyendo cambios en las pautas de competencia con otras especies (Scharnweber et al. 2011, Cavin et al. 2013). Recientemente se ha apuntado a localidades métricas como situaciones de una especial sensibilidad a fenómenos extremos de sequía, frente a localidades de sitios más secos donde las poblaciones de haya podrían estar más adaptadas a la sequía y mostrar a corto plazo una mayor resiliencia (i.e. capacidad de recuperar la estructura y función después de una perturbación; Di Filippo et al. 2012, Weber et al. 2013). En cualquier caso, las pautas apuntadas se verán moduladas, y en algunos casos agravadas, por el efecto diferencial que las sequías tengan sobre el haya y sobre las especies acompañantes (Aranda et al. 2000, Raftoyannis y Radoglou 2002, Leuzinger et al. 2005, Bolte et al. 2010, Meier et al. 2011).

Por otra parte, el aumento en la variabilidad climática puede constituirse en un mayor riesgo para la

resiliencia de la especie, y tener un efecto mucho más negativo que un cambio en las condiciones climáticas promedio a nivel regional (Reyer et al. 2013). Aunque un aumento de las temperaturas puede incluso favorecer el avance de la especie en localidades septentrionales, el aumento en la frecuencia de años excepcionalmente secos tras años favorables, podría traducirse en un progresivo decaimiento de las poblaciones meridionales. Todo ello pese a poder tener a priori una mejor capacidad de respuesta, tanto por fenómenos de adaptación local como de plasticidad fenotípica, que las poblaciones más septentrionales del núcleo central de la especie (Peñuelas and Boada 2003). En las poblaciones españolas más próximas a los límites de distribución del haya, ya se han observado desplazamientos hacia mayores altitudes como en el macizo del Montseny (Jump et al. 2007), en donde al cambio climático se le puede estar superponiendo un cambio en el uso del territorio con la resultante de un retraimiento del área ocupada por la especie en las zonas de menor altitud. En otras situaciones como el Moncayo (Hernando et al. 2013) o el Sistema Central (Gil et al. 2011) la situación no es tan preocupante, aunque se empiezan a observar en el segundo caso algunos síntomas de puntisechado y mortandad en arbolado joven. Por otra parte, y considerando un ámbito territorial amplio, los modelos de distribución de la especie en el futuro son poco concluyentes, y mientras algunos pronostican desplazamientos de la especie a altitudes mayores (Vitasse et al. 2012), otros no parecen coincidir con esta visión (Rabasa et al. 2013), o adelantan variaciones poco significativas respecto a los rangos actuales (Gómez-Aparicio et al. 2011).

■ Figura 2



▲ **Figura 2.** La estructura actual de los hayedos españoles obedece a procesos históricos caracterizados en muchos casos por un aprovechamiento intensivo de las masas. Bajo estas condiciones es en donde adquieren mayor importancia medidas y actuaciones encaminadas a paliar y mitigar los efectos del cambio climático, de manera especial en las poblaciones más meridionales y límites de distribución de la especie.

Fuente: Elaboración propia.

La conclusión que se puede extraer es que la respuesta futura en la península ibérica del haya estará condicionada por procesos a nivel local, con una fuerte influencia sobre la sostenibilidad de las masas según las condiciones micro-climáticas y edáficas, y de los modelos y medidas de gestión aplicados. Así por ejemplo, disminuciones en la densidad de algunas masas es un elemento que repercutiría positivamente a corto plazo en la resistencia y resiliencia frente a periodos secos (van der Maaten 2013). Aunque en líneas generales la mayor necesidad de implementar medidas de mitigación se circunscribe fundamentalmente a las zonas marginales (Felicísimo et al. 2012). Es en estas situaciones donde deberían concentrarse los esfuerzos de vigilancia sobre la evolución de las masas forestales de haya, así como intensificar los estudios de respuesta de la especie desde el punto de vista de su dinámica ecológica. Elementos clave en su funcionamiento son la variación genética intra- e inter-específica, y la presencia de eventos históricos relacionados con la ocurrencia de sequías intensas o heladas tardías con un fuerte impacto en el comportamiento de la especie en los años siguientes a los del evento climático extremo. Además, una gestión forestal muy distinta de acuerdo a las particularidades de uso y aprovechamiento de los hayedos según el territorio, ha modificado significativamente su estructura y funcionamiento en relación a lo que cabría esperar de masas más naturalizadas. Las perspectivas de un cambio climático con intensificación en la intensidad y recurrencia de los periodos secos es previsible que sea una realidad en el futuro más inmediato, al menos en lo relativo a altas temperaturas y demanda evaporativa, y con un menor grado de certidumbre respecto al régimen pluviométrico. En cualquier caso, dichos periodos secos podrían convertirse en elementos que promuevan un deterioro de las masas en situaciones limítrofes para la especie. Por ello, es bajo estas especiales situaciones donde deben adoptarse medidas para paliar y mitigar en la medida de lo posible los efectos adversos derivados del cambio climático (Figura 2). Algunas de estas medidas quedan recogidas en el siguiente apartado.

■ Recomendaciones para la adaptación

- Sería recomendable el mantenimiento de un tamaño poblacional mínimo en las formaciones de haya que garanticen un “pool” genético suficiente para afrontar un posible empeoramiento de las condiciones a nivel local. En este sentido se debería promover el incremento de la conectividad entre las masas actuales, sobre todo en las situaciones de mayor vulnerabilidad (Sistema Central, Ibérico, Moncayo y hayedos pre-pirenaicos).
- La adopción de medidas de gestión forestal que minimicen la competencia por los recursos hídricos es de vital importancia, y debe estar encaminada a la reducción de la espesura de las masas. Esto es especialmente importante para situaciones de alta sensibilidad como las anteriormente citadas. En esta misma línea se recomienda el mantenimiento de las masas mixtas de haya con otras especies por verse incrementada su resiliencia ante futuros eventos de sequía intensa.
- Es también importante la conservación de las poblaciones situadas en el límite meridional de

distribución, ya que pese a su pequeña extensión, aparente marginalidad y falta de conectividad en algunos casos, podrían mantener en su acervo genético un mayor grado de tolerancia al estrés que poblaciones más septentrionales. En este sentido deben articularse planes de conservación “in-situ” y “ex-situ” de las poblaciones en mayor riesgo por su reducida extensión.

- En las áreas más marginales deben establecerse estrategias de gestión forestal que maximicen el arraigo e implantación de la especie, bien de manera natural o a través de plantaciones, sobre todo bajo aquellas condiciones que ya de por sí en la actualidad no favorecen su regeneración (p. ej. uso y gestión de otras especies forestales como cubiertas protectoras, selección de zonas que mantengan buenos desarrollos edáficos, o planificación a través del uso de condiciones micro-climáticas más idóneas para la especie).

■ Material suplementario

La mayor parte de los estudios citados en la sección de Resultados y Discusión parten fundamentalmente de un enfoque funcional centrado en el análisis de la respuesta fisiológica de la especie. Los trabajos cubren aproximaciones experimentales llevadas tanto bajo condiciones naturales en Montejo de la Sierra (Aranda et al. 2000, 2001a,b, 2005, 2012, Cano et al. 2013), como en condiciones controladas en ensayos “common garden” en campo (Robson et al. 2012, 2013) o invernadero (Sánchez-Gómez et al. 2013). Los llevados a cabo en condiciones naturales se han realizado en el Sitio Natural de Interés Nacional conocido como “El Hayedo de Montejo”, integrado en la Reserva de la Biosfera de la Sierra Pobre de Madrid (Nor-oeste Comunidad Autónoma de Madrid). Su estructura es la de una vieja dehesa boyal en la que cesó todo tipo de aprovechamiento en la década de los años 50, y que está representada por una masa mixta de viejas hayas (*Fagus sylvatica*) y robles (*Quercus petraea* y *Quercus pyrenaica*) en el estrato superior que en muchos casos sobrepasan los 300 años (Gil et al. 2010), y abundante presencia de *Ilex aquifolium* en el sotobosque. Entre las viejas hayas se ha establecido una importante regeneración de arbolado más joven, y aparecen de manera esporádica ejemplares de otras especies arbóreas como *Prunus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus aria*, *Crataegus monogyna*, y testimonialmente algunos ejemplares de *Pinus sylvestris*, *Taxus baccata*, *Betula pendula*, *Corylus avellana* o *Ulmus glabra*.

Desde el punto de vista metodológico, en los distintos trabajos funcionales se han usado técnicas relacionadas con la evaluación del estado hídrico del arbolado a distintas escalas ontogénicas: de la plántula al árbol adulto. Los estudios se han llevado a cabo en distintos momentos a lo largo del día y del periodo vegetativo, y en diferentes años (p.ej. Aranda et al. 1996, 2000, 2002, 2004). La medida del estado hídrico se complementó con el análisis de la regulación del intercambio gaseoso a distintas escalas de la hoja al dosel, o considerando el consumo hídrico de todo el árbol (Aranda et al. 2000, Aranda et al. 2005, Cano et al. 2013); además de llevarse a cabo un seguimiento de las condiciones micro-climáticas en los años de estudio.

Referencias bibliográficas

- Allen CD, Breshears DD (1998) Drought-induced shift of a forest–woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95:14839-14842
- Ammer C, Albrecht L, Borchert H, Brosinger F, Dittmar CH, Elling W, Ewald J, Felbermeier B, von Gilsa H, Huss J, Kenk G, Kölling CH, Kohnle U, Meyer P, Mosandl R, Moosmayer H-U, Palmer S, Reif A, Rehfuess K-E, Stimm B (2005) Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica*) in Mitteleuropa. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 176: 60-67
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (1996) Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 84:219-229
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2000) Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees - Structure and Function* 14:344-352
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2001) Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* L. stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted within the pinewood. *Trees - Structure and Function* 15:358-364
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2002) Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories. *Forest Ecology and Management* 162:153-164
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2004) Improvement of growth conditions and gas exchange of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted below a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning the pinewood. *Trees - Structure and Function* 18:211-220
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2005) Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecology* 179:155-167
- Aranda I, Rodríguez-Calcerrada J, Robson TM, Cano FJ, Alté L, Sánchez-Gómez D (2012) Stomatal and non-stomatal limitations on leaf carbon assimilation in beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings under natural conditions. *Forest Systems* 21:405-417
- Badtger MKF, Leuzinger S, Keel SG, Siegwolf RTW, Hagedorn F, Schleppi P, Körner C (2013) Central European hardwood trees in a high-CO₂ future: synthesis of an 8-year forest canopy CO₂ enrichment project. *Journal of Ecology* DOI: 10.1111/1365-2745.12149
- Barigah TS, Charrier O, Douris M, Bonhomme M, Herbette S, Améglio T, Fichot R, Brignolas F, Cochard H (2013) Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany* DOI:10.1093/aob/mct204
- Bolte A, Hilbrig L, Grundmann B, Kampf F, Brunet J, Roloff A (2010) Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research* 129:261-276
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63:625-644
- Campioli M, Gielen B, Göckede M, Papale D, Bouriaud O, Granier A (2011) Temporal variability of the NPP-GPP ratio at seasonal and interannual time scales in a temperate beech forest. *Biogeosciences* 8:2481-2492
- Cavin L, Mountford EP, Peterken GF, Jump AS (2013) Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Functional Ecology* DOI: 10.1111/1365-2435.12126
- Condés S, Del Río M, Sterba H (2013) Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management* 292:86-95
- Di Filippo A, Biondi F, Maugeri M, Schirone B, Piovesan G (2012) Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Global Change Biology* 18:960-972
- Felicísimo AM, Muñoz J, Mateo RG, Villalba CJ (2012) Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Ecosistemas* 21:1-6
- Fotelli MN, Nahm M, Radoglou K, Rennenberg H, Halyvopoulos G, Matzarakis A (2009) Seasonal and interannual ecophysiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) at its south-eastern distribution limit in Europe. *Forest Ecology and Management* 257:1157-1164
- Friedrichs DA, Trouet V, Büntgen U, Frank DC, Esper J, Neuwirth B, Löffler J (2009) Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees* 23:729-739
- García-Plazaola JI and Becerril JM (2000) Effects of drought on photoprotective mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from different provenances. *Trees - Structure and Function* 14: 485-490
- Geßler A, Keitel C, Kreuzwieser J, Matyssek R, Seiler W, Rennenberg H (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21:1-11
- Gérard B, Bréda N (2012) Radial distribution of carbohydrate reserves in the trunk of declining European beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* DOI:10.1007/s13595-012-0240-1

- Gil L, Alonso J, López de Heredia U, Millerón M, Nanos N, Perea R, Rodríguez-Calcerrada J, Valbuena M, Aranda I, González I, Gonzalo J (2011) El Hayedo de Montejo, mucho más que hayas. *Foresta* 52:479-485
- Gómez-Aparicio L, García-Valdes R, Ruíz-Benito P, Zavala MA (2011) Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology* 17:2400-2414
- Granier A, Ceschia E, Damesin C, Dufrêne E, Epron D, Gross P, Lebaube S, Le Dantec V, Le Goff N, Lemoine D, Lucot E, Ottorini JM, Pontailler JY, Saugier B (2000) The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology* 14:312-325
- Granier A, Reichstein M, Bréda N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, Grunwald T, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Facini O, Grassi G, Heinesch B, Ilvesniemi H, Keronen P, Knohl A, Kostner B, Lagergren F, Lindroth A, Longdoz B, Loustau D, Mateus J, Montagnani L, Nys C, Moors E, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J, Rambal S, Rebmann C, Rodrigues A, Seufert G, Tenhunen J, Vesala I, Wang Q (2003) Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year. *Agricultural Forest Meteorology* 143:123-145
- Hernando A, Núñez MV, García Abril A, Tejera R, Pérez A (2013) Evaluación del estado de conservación del hábitat 9120 "Hayedos acidófilos atlánticos" en la "Dehesa del Moncayo", (Zaragoza). VII Congreso Ibérico de Agroingeniería y Ciencias Hortícolas, Madrid, 26-29 Agosto
- Heath J, Kerstiens G (1997) Effects of elevated CO₂ on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant Cell and Environment* 20: 57-67
- Jump AS, Peñuelas J (2006) Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103: 8096-8100
- Jump AS, Hunt JM, Peñuelas J (2007) Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *Fagus sylvatica* in the Montseny Mountains, northeast Spain. *Ecoscience* 14:507-518
- Jung T (2009) Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *Forest Pathology* 39: 73-94
- Lebourgeois F, Bréda N, Ulrich E, Granier A (2005) Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees-Structure and Function* 19:385-401
- Lendzion J, Leuschner CH (2008) Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology Management* 256:648-655
- Leuzinger S, Zott G, Asshoff R, Körner C (2005) Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology* 25: 641-650
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M (2011) The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution* 26:523-532
- Mérian P, Lebourgeois F (2011) Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. *Forest Ecology Management* 261: 1382-1391
- Meier ES, Edwards TC, Jr Kienast F, Dobbertin M, Zimmermann NE (2011) Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Biogeography* 38: 371-382
- Meier IC, Leuschner CH (2008) Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of the fine root system of European beech. *Tree Physiology* 28: 297-309
- Michelot A, Bréda N, Damesin C, Dufrêne E (2012) Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management* 265:161-171
- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140
- Peñuelas J, Hunt JM, Ogaya R, Jump AS (2008) Twentieth century changes of tree-ring δ13C at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology* 14:1076-1088
- Peñuelas J, Canadell JG, Ogaya R (2011) Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography* 20:597-608
- Peuke AD, Schraml C, Hartung W, Rennenberg H (2002) Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytologist* 154:373-387
- Pluess AR, Weber P (2012) Drought-adaptation potential in *Fagus sylvatica*: linking moisture availability with genetic diversity and dendrochronology. *PLoS ONE* 7: e33636
- Pretzsch H, Dieler J, Seifert T, Rötzer T (2012) Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in stands with different spatial mixing patterns. *Trees-Structure and Function* 26:1343-1360
- Raftoyannis Y, Radoglou K (2002) Physiological

- responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Annals Botany* 89: 723-730
- Rennenberg H, Seiler W, Matyssek R, Gessler A, Kreuzwieser J (2004) Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) –ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 175: 210-224
- Rennenberg H, Loreto F, Polle A, Brilli F, Fares S, Beniwal RS, Gessler A (2006) Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology* 8: 556-571
- Reyer C, Leuzinger S, Rammig A, Wolf A, Bartholomeus RP, Bonfante A, De Lorenzi F, Dury M, Gloning P, Jaoude RA, Klein T, Kuster TM, Martins M, Niedrist G, Riccardi M, Wohlfahrt G, DeAngelis P, DeDato GB, François L, Menzel A, Pereira M (2013) A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Global Change Biology* 19:75-89
- Robson TM, Sánchez-Gómez D, Cano FJ, Aranda I (2012) Differences in functional leaf traits among beech provenances during a Spanish summer reflect the differences in their origin. *Tree Genetics and Genomes* 8:1111-1121
- Robson MT, Rasztoivits E, Aphalo PJ, Alía R, Aranda I (2013) Flushing phenology and fitness of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from a trial in La Rioja, Spain, segregate according to their climate of origin. *Agricultural and Forest Meteorology* 180:76-85
- Rose L, Leuschner C, Kockemann B, Buschmann H (2009) Are marginal beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *European Journal Forest Research* 128:335-343
- Sánchez-Gómez D, Robson TM, Gascó A, Gil-Pelegrín E, Aranda I (2013) Differences in the leaf functional traits of six beech (*Fagus sylvatica*) populations are reflected in their drought tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 87: 110-119
- Scharnweber T, Manthey M, Criegee C, Bauwe A, Schröder C, Wilmking M (2011) Drought matters—Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology Management* 262:947-961
- van der Maaten E (2013) Thinning prolongs growth duration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) across a valley in southwestern Germany. *Forest Ecology and Management* 306: 135-141
- van der Maaten E (2012) Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees* 26: 777-788.
- Weber P, Bugmann H, Pluess AR, Walthert L, Rigling A (2013) Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees* 27: 171-181
- Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alía R, Ducousso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P, Cochard H (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31:1175-82