



2022
Lleida

27·1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022
ISBN 978-84-941695-6-4
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



La variación intraespecífica en el uso del agua del suelo explica el decaimiento de bosques causado por sequía en especies de robles en el sur de Italia

COLANGELO, M.^{1,2}, CAMARERO, J.J.¹, VOLTAS, J.³, y RIPULLONE, F.²

¹ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Avda. Montañana 1005, Zaragoza E-50059, Spain. E-mail: mcolangelo@ipe.csic.es

² School of Agricultural, Forest, Food and Environmental Sciences, University of Basilicata, Potenza I-85100, Italy.

³ Department of Crop and Forest Sciences – AGROTECNIO Center, Lleida, Rovira Roure 191, Lleida E-25198, Spain.

Resumen

El decaimiento de los bosques debido al cambio climático es un fenómeno global que afecta a muchas especies de árboles, principalmente en áreas propensas a sequías, como la región mediterránea. En el sur de Italia varias especies de robles muestran fenómenos de decaimiento desde principios de siglo debido al estrés inducido por sequía. Si bien el fenómeno se extiende a rodales enteros, el daño (deseccación a nivel del follaje, reducción del crecimiento, etc.) no afecta por igual a todos los individuos. Por lo tanto, existen mecanismos intraespecíficos que explican la variabilidad de la vulnerabilidad a la sequía y que aún no se comprenden completamente. El objetivo general del estudio fue verificar si la variabilidad en dicha vulnerabilidad puede estar relacionada con diferencias en el acceso al agua entre individuos de la misma especie. El estudio se realizó en dos sitios en decaimiento (Gorgoglione y San Paolo Albanese), durante la sequía estival más extrema de la última década (2017), comparando las respuestas de tres robles mediterráneos que presentaban diferentes necesidades ecológicas con respecto a la disponibilidad hídrica: *Quercus pubescens*, *Quercus cerris* y *Quercus frainetto*. Para cada especie comparamos pares de individuos dominantes mostrando mucha (decaídos) o poca (no decaídos) defoliación. Sobre estas categorías se analizó la señal isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) e hidrógeno ($\delta^2\text{H}$) del agua contenida en el xilema de las ramas y en el suelo. También caracterizamos el crecimiento radial para detectar divergencias a largo plazo entre árboles decaídos y no decaídos. Finalmente, se midió la concentración de carbohidratos no estructurales (NSC) en la albura para evaluar las diferencias entre árboles. Al comparar los isótopos estables del agua en el suelo y en el xilema, encontramos diferencias significativas entre individuos decaídos y no decaídos en *Q. cerris* y *Q. pubescens*, pero no en *Q. frainetto*. Los árboles no decaídos utilizaron agua menos enriquecida, derivada de fuentes de agua más profundas, lo que sugiere que disponen de un sistema de raíces más profundo capaz de asegurar un suministro de agua en caso de sequía extrema. La tasa de crecimiento radial promedio de los árboles decaídos, que eran en general menos altos, fue un 44% menor que la de los no decaídos. Encontramos concentraciones más bajas de NSC en árboles decaídos de *Q. pubescens*, la especie que forma un sistema radical menos profundo. Estos resultados no apoyan la idea de que el decaimiento está relacionado con la escasez de reservas de carbono. La vulnerabilidad a la sequía entre individuos de una misma especie depende, entre otros factores, del acceso a los recursos hídricos disponible a distintas profundidades del suelo.

Palabras clave

Bosques mediterráneos, cambio climático, carbohidratos no estructurales, dendroecología, isótopos de agua, *Quercus*, sequía, vulnerabilidad.

1. Introducción

El decaimiento inducido por sequía es un fenómeno global que afecta a todos los biomas forestales (Allen et al. 2015). Sin embargo, ni todas las especies de árboles de una comunidad ni todos los árboles de la misma especie en una población se ven afectados de manera similar por fata

de agua. Varios estudios han evidenciado una vulnerabilidad diversa al daño por sequía entre individuos coexistentes de diferentes o de la misma especie y en función de las características del sitio (sequedad, intensidad de la sequía) o del árbol (por ejemplo, altura, conductividad hidráulica, etc.) o de rasgos funcionales (p. ej., área foliar, densidad de la albura, profundidad de las raíces, etc.) (Adams et al. 2017, Greenwood et al. 2017, Martin-StPaul et al. 2017, Choat et al. 2018, Johnson et al. 2018, Olson et al. 2018, Liu et al. 2019). Estos estudios han intentado vincular estas características con los principales mecanismos del decaimiento forestal, el colapso hidráulico y la falta de compuestos derivados de la fotosíntesis (McDowell et al. 2008).

Las medidas de daño por sequía como la disminución del crecimiento, la defoliación o altas tasas de mortalidad se han asociado con características como la vulnerabilidad del xilema a la cavitación (Nardini et al. 2013). Los rasgos hidráulicos explican parte de la variabilidad en la vulnerabilidad a la sequía entre las especies de árboles (Anderegg et al. 2016). Por ejemplo, se pronostica que las gimnospermas altas serán más propensas a morir debido a la escasez de agua que las angiospermas de baja estatura, hidráulicamente más eficientes (McDowell y Allen 2015).

Sin embargo, predecir qué especies de árboles e individuos tienen más probabilidades de morir o sobrevivir después de una sequía severa sigue siendo un desafío. Las predisposiciones individuales de los árboles debido a respuestas plásticas diferenciales o a rasgos funcionales relacionados con la resistencia a la sequía podrían amortiguar el daño debido al estrés por sequía (Voltas et al. 2013).

A nivel del rodal, se espera que la variabilidad en los rasgos relacionados con la resistencia a la sequía muestre un rango más amplio entre especies que dentro de ellas. Por lo tanto, comprender y cuantificar la vulnerabilidad a la sequía dentro de una especie es un primer paso para predecir la probabilidad de supervivencia individual. Las tendencias de crecimiento (anchura de los anillos de los árboles) se han relacionado con la muerte regresiva de la copa y se han utilizado como señales de alerta temprana para identificar y caracterizar a los individuos en decaimiento y, por lo tanto, más vulnerables dentro de una especie (Camarero et al. 2015).

Sin embargo, este enfoque parece factible en ciertas especies, por ejemplo en algunas coníferas cuyos individuos susceptibles muestran períodos largos (> 20 años) de disminución del crecimiento, pero no en otras como los robles que muestran períodos más cortos (5-20 años) de reducción del crecimiento (Cailleret et al. 2018). Esto puede deberse al hecho de que los robles muestran un comportamiento anisohídrico con pronunciadas disminuciones en el potencial hídrico de las hojas durante la sequía y pueden ser propensos a la cavitación del xilema, mientras que las coníferas isohídricas cierran rápidamente los estomas a medida que aumenta el déficit de presión de vapor (VPD) (Klein 2014). En el caso de las especies de robles mediterráneos con madera de anillo poroso, las sequías más pronunciadas pueden aumentar la demanda atmosférica de agua superando límites de seguridad hidráulica (Tognetti et al. 1998, Colangelo et al. 2017a). En consecuencia, la disfunción hidráulica podría ser un mecanismo plausible de muerte regresiva inducida por la sequía en especies de robles mediterráneos.

Los mecanismos de tolerancia a la sequía son diversos y no se limitan a la resistencia a la cavitación del xilema, el control estomático del uso del agua o un mayor almacenamiento de carbono (Pinheiro et al. 2005). Estos mecanismos también incluyen un acceso diferente a los nutrientes y agua del suelo, con especies de raíces de distinta profundidad que muestran niveles diferentes de daño por sequía (Padilla y Puignaire 2007, Hasselquist et al. 2010, Pivovarov et al. 2016, Antunes et al. 2018, Chitra-Tarak et al. 2018). De hecho, las grandes pérdidas subterráneas de conductancia hidráulica y las raíces poco profundas con frecuencia se asocian con especies que exhiben una mayor mortalidad después de sequías severas (Johnson et al. 2018). Según análisis de isótopos estables, las raíces pueden absorber agua profunda del suelo durante los períodos secos, lo que permite a los árboles amortiguar los efectos de la sequía (Ehleringer y Dawson 1992, Barbeta y Peñuelas, 2017). Las especies coexistentes pueden mostrar diferentes señales isotópicas del agua correspondientes a estrategias de uso del agua contrastadas y altamente dinámicas durante la sequía, como se observa en los bosques mediterráneos (Moreno-Gutierrez et al. 2012, Del Castillo et al. 2016, Dubbert et al. 2019, Dubbert y Werner 2019). Sin

embargo, las especies arbóreas pueden aprovechar fuentes cada vez más profundas de agua del suelo a medida que se intensifica la sequía (Meinzer et al. 1999, Voltas et al. 2015). El acceso a reservas de agua profundas podría amortiguar los impactos negativos previstos de las sequías más extremas en los bosques (Sánchez-Salguero et al. 2017) y permitir que los árboles sobrevivan y se recuperen en refugios hidrológicos donde el agua subterránea está disponible durante todo el año (McLaughlin et al. 2017). En este trabajo proponemos la hipótesis de que las diferencias de árbol a árbol en el uso del agua del suelo profundo pueden explicar el daño diferencial de los individuos de robles coexistentes de la misma especie debido a la muerte regresiva inducida por la sequía. Esperamos que los árboles asintomáticos que no manifiestan decaimiento sean capaces de extraer agua más profunda que los árboles sintomáticos. También esperamos que esta diferencia sea mayor en las especies que ocupan los sitios más xéricos (*Q. pubescens*), en comparación con especies de sitios más méxicos (*Q. frainetto*) o intermedios (*Q. cerris*). Las especies de sitios méxicos crecen más, dependen del agua del suelo menos profunda y tienen una relación raíz-brote menor (Ledo et al. 2018). Por último, planteamos la hipótesis de que los árboles en decaimiento mostrarán una concentración de NSC en la albura más baja que los árboles no decaídos.

2. Objetivos

Para evaluar nuestras hipótesis, nos planteamos los siguientes objetivos: (1) analizar la composición de isótopos estables ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$) del suelo y el agua del xilema obtenida en el pico de la sequía de verano; (2) cuantificar los cambios en el crecimiento radial y (3) determinar la concentración de carbohidratos no estructurales (NSC) en la albura. Estos objetivos se realizaron sobre árboles de la misma especie que muestran diferente vulnerabilidad a la sequía en el mismo sitio.

3. Metodología

Estudiamos tres especies de roble mediterráneo, caducifolio y de anillo poroso en el sur de Italia. Se muestrearon dos especies (*Quercus pubescens* L., *Quercus cerris* L.) en diferentes rodales ubicados en el municipio de Gorgoglione (40°21'51"N, 16°10'34"E, 825 m s.n.m.), y la tercera especie (*Quercus frainetto* Ten.) se muestreó en un rodal cercano a San Paolo Albanese (40°01'20"N, 16°20'46"E, 950 m s.n.m.). En las áreas de estudio el clima es mediterráneo, caracterizado por veranos secos y cálidos que se han vuelto particularmente severos durante la última década. En San Paolo Albanese, la precipitación anual es de 742 mm y la temperatura media anual es de 16,4°C (datos de la estación de Oriolo, 40°03'11"N, 16°26'47"E, 445 m s.n.m., período 1950-2016). En Gorgoglione, la precipitación anual es de 722 mm y la temperatura media anual es de 14,6°C (datos de la estación Gorgoglione, 40°24'00"N, 16°09'00"E, 796 m, período 1950-2016). En ambos sitios la sequía se intensifica de junio a agosto. Para evaluar las tendencias climáticas a largo plazo, utilizamos el conjunto de datos climáticos en cuadrícula de 0,25° de E-OBS considerando el período 1950-2017 (Cornes et al. 2018). También estimamos la severidad de la sequía usando el índice de severidad de sequía de Palmer (PDSI) de verano (de junio a agosto) basado en datos de precipitación y temperatura interpolados (Wells et al. 2004).

En el área de estudio coexisten las tres especies, pero *Q. pubescens* ocupa preferentemente los sitios más xéricos, *Q. frainetto* se encuentra en sitios méxicos (p. ej., pendientes suaves con aspecto norte y relativamente suelos profundos), y *Q. cerris* abunda en lugares intermedios (Gentilesca et al. 2017). Todas las especies han mostrado decaimiento debido a sequía desde principios de este siglo, específicamente mayor defoliación, menos crecimiento y una alta tasa de mortalidad (Colangelo et al. 2017a, 2017b). En los rodales más afectados, más del 50% de los árboles maduros mostraron defoliación severa y el 15% de ellos murió (Colangelo et al. 2018). Los robles decaídos (en adelante árboles D) se consideraron aquellos con defoliación de copa superior al 50%, mientras los no decaídos (en adelante árboles ND) se consideraron aquellos con

transparencia inferior al 50%. Se midió el tamaño (diámetro a 1,3 m, altura total) de todos los árboles y se caracterizó la estructura del rodal (densidad, área basal).

Para cada especie, seleccionamos entre 12-21 parejas árboles de diferente vigor, es decir, robles vecinos ND y D ubicados a 10-15 m de distancia como máximo. Se tomaron muestras de madera a finales del verano de 2016 para cuantificar sus tendencias de crecimiento radial usando una aproximación dendrocronológicas (ver Ripullone et al. 2020). Se tomaron dos testigos radiales a la altura del pecho (1,30 m) de cada árbol en direcciones opuestas y perpendiculares a la pendiente máxima utilizando una barrena Pressler de 5 mm. Se dataron visualmente y se midió la anchura de sus anillos con resolución de 0,01 mm usando un medidor Lintab-TSAP. Para cuantificar las tendencias de crecimiento transformamos la anchura de los anillos en incrementos de área basimétrica (BAI).

Muestreo y extracción de agua de suelo y xilema, recolección de agua subterránea y análisis isotópicos.

El muestreo de suelo y xilema de las ramas se realizó en agosto de 2017 durante un período excepcionalmente caluroso y seco. En este año no hubo precipitaciones entre julio y agosto y la precipitación para la primera mitad del año fue solo el 61% de un año normal. La información sobre el uso de las fuentes de agua del suelo para cada especie y tipo de árbol (D, ND) se obtuvo mediante mediciones de las proporciones de isótopos de oxígeno e hidrógeno ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$) en agua para muestras tomadas a diferentes profundidades de suelo, así como para el agua de xilema (Martín-Gómez et al. 2015, Grossiord et al. 2017). Se tomaron muestras de dos ramas de la copa superior de cada árbol en los lados orientados al norte y al sur y se colocaron inmediatamente en viales de vidrio y se congelaron en hielo seco para evitar la evaporación. El mismo día y siguiendo el mismo protocolo se recolectaron muestras de suelo a dos profundidades (0-15 cm y 15-40 cm, es decir, hasta llegar al lecho rocoso) y se mantuvieron congeladas hasta su análisis. El agua del xilema y del suelo se extrajeron mediante destilación criogénica al vacío (Martín-Gómez et al. 2015). La composición isotópica de del agua se determinó mediante espectroscopia infrarroja de relación de isótopos (IRIS) utilizando un Picarro L2120-i acoplado a un vaporizador de alta precisión A0211 (Picarro Inc., Sunnyvale, CA, EE.UU). Además se obtuvo la línea de agua meteórica local (LMWL) a partir de datos de isótopos de lluvia recolectados cerca del monte Vulture (40° 57' N, 15° 38' E), para el período 2002-2004 (Paternoster et al. 2008). Para el agua subterránea, se utilizaron dos estimaciones alternativas: (1) el promedio ponderado de las firmas isotópicas mensuales de la precipitación de octubre a abril (considerado como el período de recarga del suelo) en el monte Vulture utilizando un conjunto de datos disponible para 15 años, y (2) el promedio de muestras de agua recolectadas de siete (Gorgoglione) o cinco (San Paolo Albanese) fuentes o pozos cercanos ubicados dentro de un radio de 5 km del rodales muestreados.

El enriquecimiento por evaporación del agua de xilema, que tiene un efecto desproporcionadamente mayor sobre $\delta^{18}\text{O}$ que sobre $\delta^2\text{H}$ (Craig, 1961), se cuantificó mediante el concepto de exceso condicionado por la línea de agua del suelo (Barbeta et al. (2019). Este exceso describe la compensación potencial de las muestras de agua del xilema en relación con la línea de agua del suelo y representa una modificación del exceso condicionado por la línea en relación con el LMWL (Landwehr y Coplen 2006).

Finalmente, cuantificamos las concentraciones de carbohidratos no estructurales (NSC) de la albura seleccionando cinco árboles por clase de vigor usando el método de Colangelo et al. (2017a). Distinguímos entre almidón y azúcares solubles.

Usamos análisis estadísticos sencillos para comparar variables entre especies y árboles de distinto vigor (Mann-Whitney U test). Para los de isótopos del suelo ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$), usamos un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) considerando el rodal muestreado (*Q. cerris*, *Q. frainetto*, *Q. pubescens*) y la profundidad del suelo (arriba, abajo) como los factores principales. Para los valores de isótopos de xilema ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y exceso de SW), utilizamos un ANOVA de tres vías considerando los siguientes factores fijos y sus interacciones: especie (*Q. cerris*, *Q. frainetto*, *Q. pubescens*), tipo

de árbol (D, ND) y posición de la rama (norte, sur). Los ANOVAs de modelo mixto se realizaron utilizando el procedimiento MIXED de SAS / STAT v.9.4 (SAS Institute Inc., Cary, NC, EE. UU.).

4. Resultados

Tamaño del árbol y crecimiento radial.

Los árboles de distinto vigor presentaron diámetro y edad similares independientemente de la especie de roble, pero los árboles no decaídos (ND) fueron significativamente más altos ($p < 0,05$) que los árboles decaídos (D) de la misma especie, con diferencias que comprendieron desde el 23% (*Q. cerris*) al 32% (*Q. frainetto* y *Q. pubescens*).

La tasa de crecimiento media (BAI) de los últimos 25 años (período 1991-2016) fue significativamente mayor en árboles ND que en D para todas las especies (Tabla 1). Las reducciones de crecimiento relativo (diferencia BAI entre árboles ND y D) fueron del 53,7%, 35,2% y 42,0% en *Q. cerris*, *Q. frainetto* y *Q. pubescens*, respectivamente. En general, los árboles ND crecieron más que los árboles D entre 2002 y 2016, pero esta diferencia también fue significativa en otros períodos previos. La reciente divergencia en el crecimiento entre los árboles ND y D comenzó en 2002 en el caso de *Q. frainetto*, pero las tasas de crecimiento mayores de los árboles ND se observaban desde 1953 en las otras dos especies (Fig. 1).

Diferencias en NSC entre tipos de árboles

Encontramos una concentración de azúcares solubles significativamente menor en árboles ND que en árboles D de *Q. cerris* y *Q. frainetto*, pero una mayor concentración de almidón en los árboles ND de *Q. cerris* y *Q. pubescens* (Tabla 2). La concentración total de NSC fue menor en los árboles D de *Q. pubescens*, pero mayor en los árboles D de *Q. frainetto*, con diferencias no significativas en *Q. cerris*.

Isótopos de agua del suelo y del xilema.

El agua del suelo superior (0–15 cm) resultó significativamente más enriquecida que el agua del suelo más profunda para ambos isótopos ($\delta^{18}\text{O}$, $p = 0,006$; $\delta^2\text{H}$, $p = 0,014$). También hubo diferencias entre los rodales para ambos isótopos ($p < 0,05$), siendo el agua del suelo de *Q. pubescens* más enriquecida que la de *Q. frainetto*. Excepto en muy pocos casos, las muestras de agua del suelo se colocaron consistentemente en el lado derecho de la línea LMWL (Figs. 2a-c).

Las muestras de agua de xilema tenían valores de $\delta^2\text{H}$ consistentemente más empobrecidos que las capas superior e inferior del suelo ($p < 0,001$) para todas las especies de robles. Por lo tanto, las muestras de xilema quedaron fuera del rango de las fuentes de agua monitoreadas en el espacio de isótopos duales, incluidas las aguas subterráneas estimadas a partir de manantiales naturales (Figs. 2d-f). Para la mayoría de los rodales muestreados, la parte inferior de la línea de evaporación del agua del suelo isotópico cruzó la línea de LMWL en la posición exacta de la estimación de agua subterránea basada en manantiales naturales en el espacio de isótopos duales. La excepción fue el rodal de *Q. pubescens*, en el que la línea isotópica de evaporación del agua del suelo cruzó la línea de LMWL cerca de la posición de la estimación de agua subterránea basada en la precipitación.

Según estos datos, las tres especies de robles absorbieron preferentemente agua procedente de fuentes profundas del suelo. El agua del xilema de *Q. pubescens* y *Q. cerris* estuvo más cerca de los valores del suelo más profundo (15-40 cm), especialmente en el caso de árboles decaídos. Por otro lado, el agua del xilema de *Q. frainetto* tomó valores cercanos al agua subterránea, sin diferencias obvias entre árboles D y ND.

Para la composición isotópica del xilema, se observaron diferencias significativas entre especies para $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$, y entre tipos de árboles solo para $\delta^{18}\text{O}$ (Tabla 3). Sin embargo, hubo una interacción significativa entre las especies y el tipo de árbol para ambos isótopos. Los árboles D de *Q. pubescens* y *Q. cerris* mostraron valores de $\delta^{18}\text{O}$ significativamente más altos que los árboles ND, mientras ambos tipos de árboles mostraron valores de $\delta^{18}\text{O}$ estadísticamente similares para *Q.*

frainetto (Fig. 3a). Además, los árboles D tuvieron valores de $\delta^2\text{H}$ más altos que los árboles ND para *Q. pubescens* y se observaron valores de $\delta^2\text{H}$ más altos de árboles ND para *Q. frainetto* (Fig. 3b). A pesar de tales diferencias, la clasificación de especies fue consistente entre especies, con *Q. pubescens* mostrando los valores menos negativos, seguido por *Q. cerris* y, finalmente, *Q. frainetto*. No hubo diferencias significativas en los valores isotópicos del agua en las orientaciones de la copa.

5. Discusión

Según las hipótesis planteadas, nuestros resultados indican que los robles no decaídos de *Q. cerris* y *Q. pubescens* extrajeron agua del suelo a más profundidad que los árboles decaídos durante el pico de sequía estival, lo que sugiere la existencia de variabilidad entre árboles en el acceso de las raíces a agua situada a diferentes profundidades del suelo, excepto en el caso de *Q. frainetto*. Para esta especie, los árboles probablemente extrajeron agua de similar profundidad, independientemente de su vigor, utilizando una estrategia de supervivencia similar a la observada en los individuos no decaídos en *Q. cerris* y *Q. pubescens*, a pesar de que *Q. frainetto* se encuentra principalmente en sitios más húmedos. Por otro lado, no encontramos apoyo a la hipótesis que planteaba que los árboles en decaimiento deberían mostrar una concentración total de NSC más baja que los árboles no decaídos, lo que sugiere que la escasez de productos de fotosíntesis no sería el principal mecanismo de decaimiento en nuestros sitios de estudio.

Los robles mediterráneos pueden mantener su actividad fisiológica durante el verano al depender de fuentes de agua como aguas subterráneas más o menos profundas (Del Castillo et al. 2016, Martín-Gómez et al. 2017). Se ha observado una fuerte dependencia de los robles de hoja caduca de la recarga de lluvia durante el otoño y el invierno en zonas mediterráneas (Shestakova et al. 2014). En este sentido, las diferencias entre árboles de distinto vigor fueron evidentes para las especies de sitio más xéricas como *Q. pubescens*, lo que refuerza la importancia de depender de los recursos de agua del suelo profundo para sobrevivir bajo sequías progresivamente severas, laras o cálidas. Sin embargo, observamos un claro desplazamiento isotópico entre los isótopos del agua del suelo y del xilema en el pico del verano, independientemente de la especie. Por esta razón, no pudimos cuantificar la contribución relativa de diferentes profundidades del suelo como fuentes de agua para árboles de distinto vigor utilizando un modelo mixto de ANOVAs (ver por ejemplo, Voltas et al. 2015).

De hecho, las muestras de xilema se colocaron a lo largo de una línea de evaporación alternativa del agua del suelo que puede corresponder a meses previos a la estación de crecimiento, como se observó anteriormente para *Quercus ilex* sometido a una sequía aguda (Del Castillo et al. 2016). Esto podría indicar que los árboles no estaban absorbiendo agua activamente en el pico del verano, por lo que cesaron su actividad fisiológica (transpiración) durante la sequía extrema del verano de 2017. El análisis de la dinámica estacional del acceso de las raíces a diferentes fuentes de agua proporcionaría pistas adicionales sobre el desempeño fisiológico de robles con distinto vigor, tal y como se ha hecho en otras especies (Barbeta et al. 2015; Martín-Gómez et al. 2017; Antunes et al. 2018).

Existe bastante de literatura que muestra el fraccionamiento de deuterio en experimentos controlados (Vargas et al. 2017) o en condiciones naturales (Evaristo y McDonnell 2017, Barbeta et al. 2019, Oerter y Bowen 2019), ya sea bajo riego total o bajo estrés de sequía. En consecuencia, se han planteado varias explicaciones alternativas, pero no excluyentes, para explicar las compensaciones de isótopos que ocurren cuando el agua del xilema está más empobrecida en ^2H que las fuentes de agua consideradas. Entre ellos, la discriminación de la raíz contra el ^2H más pesado puede ocurrir en la interfaz suelo-raíz insaturada después de la condensación del vapor, un proceso que se vuelve progresivamente más importante a medida que el suelo se seca (Vargas et al. 2017, Barbeta et al. 2019). Además, la heterogeneidad espacial en la composición isotópica estable del agua del suelo con diferente movilidad también puede afectar las firmas isotópicas del xilema (Orlowski et al. 2018, Dubbert et al. 2019, Oerter y Bowen 2019), lo que complica la identificación de la fuente de agua que utilizan los árboles. Tampoco podemos descartar la

influencia de los procesos de cavitación para especies anisohídricas, como los robles, en la explicación de la compensación en la composición isotópica del xilema. La permeabilidad de la roca de la zona, que puede crear diferencias en el agua intercambiable contenida en el lecho de roca erosionada, también se ha postulado como una fuente alternativa de agua para las plantas que podría explicar las compensaciones isotópicas (Palacio et al. 2014, Oshun et al. 2015, Barbeta y Peñuelas 2017, Rempe y Dietrich 2018).

En nuestro estudio, sólo los árboles decaídos de *Q. pubescens*, la especie que tolera mejor la sequía (Tognetti et al. 1998), presentaron una concentración de NSC más baja que los árboles no decaídos, mientras que los árboles de *Q. cerris* de diferente vigor presentaron una concentración de NSC en la albura similar. En el caso de *Q. frainetto*, los árboles decaídos mostraron una concentración total de NSC mayor que los no decaídos (Colangelo et al. 2017a). Las diferencias en las concentraciones de NSC en árboles de distinto vigor de *Q. pubescens* y *Q. frainetto* también pueden deberse a la diferente disponibilidad de agua en verano. De hecho, los datos de crecimiento radial mostraron divergencias entre árboles decaídos y no decaídos antes de los años de muestreo, especialmente en *Q. pubescens*. Estas diferencias previas en el crecimiento pueden deberse a sequías o decaimientos previos y pueden haber predisuesto a los árboles de manera diferente a las sequías recientes. Otros factores que pudieron afectar a las tasas de crecimiento pudieron ser la gestión, las plagas, los incendios u otros eventos climáticos extremos.

Como se observó anteriormente (Colangelo et al. 2017b), los árboles decaídos eran más bajos que los no decaídos, independientemente de la especie. Esta diferencia no puede explicarse completamente por los cambios en la intensidad de la competencia de árbol a árbol. Los árboles decaídos también mostraron tasas de crecimiento radial más bajas, reduciendo así su área de sección transversal de albura, lo que afectaría a la conductividad hidráulica total y a la producción y mantenimiento de hojas y raíces finas (Magnani et al. 2000). La variabilidad del tamaño de un árbol a otro podría estar relacionada con las diferencias observadas en el acceso a las fuentes de aguas profundas, ya que los árboles más bajos y en decaimiento podrían formar sistemas de raíces menos profundos o menos eficientes, por lo que dependen más del agua del suelo superficial que los árboles no decaídos, que son más altos y probablemente formen sistemas radiculares más profundos. Las relaciones alométricas como la relación tallo/raíz o biomasa aérea/subterránea (cf. Ledo et al. 2018) están poco estudiadas en estudios de decaimiento, y exigen más investigación para evaluar cómo los patrones de asignación de recursos determinan el acceso al agua y los nutrientes del suelo y si explican los daños causados por sequía. Se han realizado estudios en líneas similares en comparaciones inter-específicas de altura y área de los conductos del xilema (Olson et al. 2018). Los árboles grandes pueden formar sistemas de raíces más extensos y profundos o tener una mayor capacitancia hidráulica (Bucci et al. 2005) y, por lo tanto, mostrar una mejor capacidad para tolerar el estrés por sequía. La asignación de tales diferencias a la variación adaptativa en las respuestas a la sequía también debe considerar diferencias de aspectos microambientales (p. ej., refugios hidrológicos mediados por la topografía) o cómo el clima puede modificar la relación entre troncos y raíces (Camarero et al. 2016, 2018).

La idea de que los árboles decaídos pueden tener menos acceso a aguas profundas está respaldada por estudios empíricos (Grossiord et al. 2017). Tal cambio en la profundidad de la absorción de agua puede estar relacionado con una mayor asignación de carbono a las raíces profundas en condiciones de agotamiento del agua del suelo o VPD elevado durante el verano seco (Bréda et al. 2006). Este estrés estival puede desaparecer cuando aumentan las precipitaciones y las fuentes de agua de las capas de suelo menos profundas se vuelvan disponibles (Voltas et al. 2015). Además, la capacidad de las raíces para absorber cantidades crecientes de agua subterránea con sequías prolongadas y más cálidas es limitada (Markewitz et al. 2010, Barbeta et al. 2015), y la alta temperatura del suelo puede restringir la actividad de las raíces y la absorción de agua y nutrientes en especies con raíces poco profundas o si la sequía amplifica la hidrofobicidad del suelo (Williams y Ehleringer 2000, Gazol et al. 2018). Los factores locales como el acceso diferencial a las fuentes de aguas profundas deben incluirse en los modelos para producir pronósticos más realistas de decaimiento y mortalidad de los bosques en respuesta a la sequía.

6. Conclusiones

En este estudio investigamos la variabilidad entre árboles en crecimiento radial, la absorción de agua del suelo y las concentraciones de NSC en tres especies de robles que mostraban decaimiento inducido por la sequía. En el pico de la sequía estival, los árboles no decaídos extrajeron agua más profunda que los árboles en decaimiento en *Q. cerris* y *Q. pubescens*, como lo indican los valores de agua del xilema significativamente más empobrecidos, pero no en *Q. frainetto*, una especie que domina en sitios más húmedos. Sin embargo, la evidencia del fraccionamiento del deuterio a nivel del suelo o de árbol impidió una cuantificación adecuada de la relevancia de las diferentes fuentes de agua para la transpiración de los árboles. Los individuos decaídos mostraron menor altura y tasa de crecimiento radial que los no decaídos. Las concentraciones de almidón de la albura fueron menores en árboles en decaimiento en *Q. cerris* y *Q. pubescens*.

El acceso diferencial a los recursos de agua profundas influye en la vulnerabilidad de los bosques frente a la sequía y puede determinar qué individuos son más o menos vulnerables y proclives a morir. Se requiere investigar mejor la dinámica estacional del uso del agua, las reservas y otros indicadores fisiológicos relacionados con las posibles diferencias en la capacidad de absorción de agua del suelo entre árboles de distinto vigor que coexisten en la misma población.

7. Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el proyecto "Tecnologías avanzadas para estudiar los impactos del cambio climático en el medio ambiente" (OT4CLIMA, Ministerio de Educación, Universidades e Investigación de Italia - MIUR ARS01_00405) y por el proyecto "Alarma de mortalidad forestal en el sur de Italia" (Gorgoglione, Región de Basilicata, Italia). MC fue apoyado por el programa de doctorado de la Universidad de Basilicata (Italia). JJC reconoce la financiación del proyecto CGL2015-69186-C2-1-R (Ministerio de Economía de España). Agradecemos el uso de los datos climáticos E-OBS del proyecto EU-FP6 UERRA (<http://www.uerra.eu>) así como a sus proveedores de datos dentro del proyecto ECA & D (<https://www.ecad.eu>).

8. Bibliografía

Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser S, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD, Anderegg LDL, Barron-Gafford GA, Beerling DJ, Breshears DD, Brodrigg TJ, Bugmann H, Cobb RC, Collins AD, Dickman LT, Duan H, Ewers BE, Galiano L, Galvez DA, Garcia-Forner N, Gaylord ML, Germino MJ, Gessler A, Hacke UG, Hakamada R, Hector A, Jenkins MW, Kane JM, Kolb TE, Law DJ, Lewis JD, Limousin J-M, Love DM, Macalady AK, Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Mitchell PJ, Muss JD, O'Brien MJ, O'Grady AP, Pangle RE, Pinkard EA, Piper FI, Plaut JA, Pockman WT, Quirk J, Reinhardt K, Ripullone F, Ryan MG, Sala A, Sevanto S, Sperry JS, Vargas R, Vennetier M, Way DA, Xu C, Yezzer EA, McDowell NG (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat Ecol Evol* 1: 1285–1291.

Allen CD, Breshears DD, McDowell NG (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6: art129.

Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AF, Choat B, Jansen S (2016) Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *PNAS* 113: 5024–5029.

Anderegg WRL, Konings AG, Trugman AT, Yu K, Bowling DR, Gabbitas R, Karp DS, Pacala S, Sperry JS, Sulman BN, Zenes N (2018) Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature* 561: 538–541.

Antunes C, Chozas S, West J, Zunzunegui M, Diaz Barradas MC, Vieira S, Máguas C (2018) Groundwater drawdown drives ecophysiological adjustments of woody vegetation in a semi-arid coastal ecosystem. *Glob Ch Biol* 24: 4894–4908.

Barbeta A, Mejía-Chang M, Ogaya R, Voltas J, Dawson TE, Peñuelas J (2015) The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Glob Ch Biol* 21: 1213–1225.

Barbeta A, Peñuelas J (2017) Relative contribution of groundwater to plant transpiration estimated with stable isotopes. *Sci reports* 7: 10580.

Barbeta A, Jones SP, Clavé L, Wingate L, Gimeno TE, Fréjaville B, Wohl S, Ogée J (2019) Unexplained hydrogen isotope offsets complicate the identification and quantification of tree water sources in a riparian forest. *Hydrol Earth Syst Sci* 23: 2129–2146.

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. *Ann For Sci* 63: 625–644.

Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello P, Scholz FG (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19: 296–304.

Cailleret M, Dakos V, Jansen S, Robert EMR, Aakala T, Amoroso MM, Antos JA, Bigler C, Bugmann H, Caccianaga M, Camarero JJ, Cherubini P, Coyea MR, Čufar K, Das AJ, Davi H, Gea-Izquierdo G, Gillner S, Haavik LJ, Hartmann H, Hereş A-M, Hultine KR, Janda P, Kane JM, Kharuk VI, Kitzberger T, Klein T, Levanic T, Linares J-C, Lombardi F, Mäkinen H, Mészáros I, Metsaranta JM, Oberhuber W, Papadopoulos A, Petritan AM, Rohner B, Sangüesa-Barreda G, Smith JM, Stan AB, Stojanovic DB, Suarez M-L, Svoboda M, Trotsiuk V, Villalba R, Westwood AR, Wyckoff PH, Martínez-Vilalta J (2018) Early-warning signals of individual tree mortality based on annual radial growth. *Front. Plant Sci.*, <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01964>

Camarero JJ, Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Oliva, J. and Vicente-Serrano, S. M. 2015. To die or not to die: early-warning signals of dieback in response to a severe drought. *J Ecol* 103: 44–57.

Camarero JJ, Sangüesa-Barreda G, Vergarechea M (2016) Prior height, growth, and wood anatomy differently predispose to drought-induced dieback in two Mediterranean oak species. *Ann For Sci* 73: 341–351.

Camarero, JJ, Sánchez-Salguero, R, Sangüesa-Barreda G, Matías L (2018). Tree species from contrasting hydrological niches show divergent growth and water-use efficiency. *Dendrochronologia* 52: 87–95.

Chitra-Tarak R, Ruiz L, Dattaraja H S, Kumar MSM, Riotte J, Suresh HS, McMahon SM, Sukumar R (2018) The roots of the drought: hydrology and water uptake strategies mediate forest-wide demographic response to precipitation. *J Ecol* 106: 1495–1507.

Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558: 531–539.

Colangelo M, Camarero JJ, Battipaglia G, Borghetti M, De Micco V, Gentilesca T, Ripullone F (2017a) A multi-proxy assessment of dieback causes in a Mediterranean oak species. *Tree Physiol* 37: 617-631

Colangelo M, Camarero JJ, Borghetti M, Gazol A, Ripullone F (2017b) Size matters a lot: drought-affected Italian oaks are smaller and show lower growth prior to tree death. *Front Plant Sci* 8: 135.

Colangelo M, Camarero JJ, Borghetti M, Gentilesca T, Oliva J, Ripullone F, Redondo MA (2018) Drought and *Phytophthora* are associated with the decline of oak species in southern Italy. *Fron Plant Sci* 9: 1595.

Cornes, R., G. van der Schrier, E.J.M. van den Besselaar, and P.D. Jones. (2018) An ensemble version of the E-OBS temperature and precipitation datasets. *J. Geophys. Res. Atmos.*, 123: 9391-9409. doi:10.1029/2017JD028200.

Craig H (1961) Isotopic variations in meteoric waters. *Science* 3465:1702–1703.

Del Castillo J, Comas C, Voltas J, Ferrio JP (2016) Dynamics of competition over water in a mixed oak-pine Mediterranean forest: Spatio-temporal and physiological components. *For Ecol Manage* 382: 214–224.

Dubbert M, Werner C (2019) Water fluxes mediated by vegetation: emerging isotopic insights at the soil and atmosphere interfaces. *New Phytol* 221: 1754–1763.

Dubbert M, Caldeira MC, Dubbert D, Werner C (2019) A pool-weighted perspective on the two-water-worlds hypothesis. *New Phytol* 222: 1271–1283.

Ehleringer JR, Dawson TE (1992) Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell Env* 15: 1073–1082.

Evaristo J, McDonnell JJ (2017) Prevalence and magnitude of groundwater use by vegetation: a global stable isotope meta-analysis. *Sci. Reports* 7:44110.

Gazol A, Camarero JJ, Jiménez JJ, Moret-Fernández D, López MV, Sangüesa-Barreda G, Igual JM. 2018. Beneath the canopy: linking drought-induced forest die off and changes in soil properties. *For Ecol Manage* 422: 294–302.

Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J, Lloret F, Kitzberger T, Allen CD, Kraft NJ (2017) Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol Lett* 20: 539–553.

Grossiord C, Sevanto S, Dawson TE, Adams HD, Collins AD, Dickman LT, Newman BD, Stockton EA, McDowell NG (2017) Warming combined with more extreme precipitation regimes modifies the water sources used by trees. *New Phytol* 213: 584–596.

Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164: 881–890.

Johnson DM, Domec JC, Carter Berry Z, Schwantes AM, McCulloh KA, Woodruff DR, Wayne Polley H, Wortemann R, Swenson JJ, Scott Mackay D, McDowell NG, Jackson RB (2018) Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. *Plant Cell Env* 41: 576–88.

Klein T (2014) The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct Ecol* 28: 1313–1320.

Landwehr JM, Coplen TB (2006) Line-conditioned excess: a new method for characterizing stable hydrogen and oxygen isotope ratios in hydrologic systems. In: *Isotopes in Environmental Studies, Aquatic Forum 2004*, International Atomic Energy Agency (Vienna, Austria), IAEA-CSP-26:132–135.

Ledo A, Paul KI, Burslem DF, Ewel JJ, Barton C, Battaglia M, Brooksbank K, Carter J, Eid TH, England JR, Fitzgerald A, Jonson J, Mencuccini M, Montagu KD, Montero G, Mugasha WA, Pinkard E, Roxburgh S, Ryan CM, Ruiz-Peinado R, Sochacki S, Specht A, Wildy D, Wirth C, Zerihun A, Chave J (2018) Tree size and climatic water deficit control root to shoot ratio in individual trees globally. *New Phytol* 217: 8–11.

Liu H, Gleason SM, Hao G, Hua L, He P, Goldstein G, Ye G (2019) Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Sci. Adv.* 5: eaav1332.

Magnani F, Mencuccini M, Grace J (2000) Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant Cell Env* 23: 251–263.

Markewitz D, Devine S, Davidson EA, Brando P, Nepstad DC (2010) Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: Impacts on deep root uptake. *New Phytol* 187: 592–607.

Martín-Gómez P, Barbeta A, Voltas J, Peñuelas J, Denis K, Palacio S, Dawson TE, Ferrio JP (2015) Isotope ratio infrared spectroscopy: a reliable tool for the investigation of plant-water sources? *New Phytol* 207: 914–927.

Martín-Gómez P, Aguilera M, Pemán J, Gil-Pelegrín E, Ferrio JP (2017) Contrasting ecophysiological strategies related to drought: the case of a mixed stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*). *Tree Physiol* 37: 1478–1492.

Martin-StPaul N, Delzon S, Cochard H (2017) Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecol Lett* 20: 1437–1447.

McDowell NG, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry JS, West A, Williams DG, Yezpe EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178: 719–739.

McDowell NG, Allen CD (2015) Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nat Clim Ch* 5: 669–672.

McLaughlin BC, Ackerly DD, Klos PZ, Natali J, Dawson TE, Thompson SE (2017) Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Glob Ch Biol* 23: 2941–2961.

Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Wright SJ (1999) Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121: 293–301.

Moreno-Gutierrez C, Dawson TE, Nicolas E, Querejeta JI (2012). Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a Mediterranean ecosystem. *New Phytol* 196: 489–496.

Nardini A, Battistuzzo M, Savi T (2013) Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytol* 200: 322–329.

Oerter EJ, Bowen GJ (2019) Spatio-temporal heterogeneity in soil water stable isotopic composition and its ecohydrologic implications in semi-arid ecosystems. *Hydrol Process* 33: 1724–1738.

Olson ME, Soriano D, Rosell JA, Anfodillo T, Donoghue MJ, Edwards EJ, León-Gómez C, Dawson T, Camarero JJ, Castorena M, Echeverría A, Espinosa CI, Fajardo A, Gazol A, Isnard S, Lima RS, Marcari CR, Méndez-Alonzo R (2018) Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *PNAS* 115: 7551–7556.

Orlowski N, Breuer L, Angeli N, Boeckx P, Brumbt C, Cook CS, Dubbert M, Dyckmans J, Gallagher B, Gralher B, Herbstritt B, Hervé-Fernández P, Hissler C, Koeniger P, Legout A, Joan Macdonald C, Oyarzún C, Redelstein R, Seidler C, Siegwolf R, Stumpp C, Thomsen S, Weiler M, Werner C, McDonnell JJ (2018) Inter-laboratory comparison of cryogenic water extraction systems for stable isotope analysis of soil water. *Hydrol Earth Syst Sci* 22: 3619–3637.

Oshun J, Dietrich WE, Dawson TE, Fung I (2015) Dynamic, structured heterogeneity of water isotopes inside hillslopes. *Water Resour Res* 52:4840–4847. Padilla FM, Pugnaire FI (2007).

Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol* 21: 489–495.

Palacio S, Azorin J, Montserrat-Martí G, Ferrio JP (2014) The crystallization water of gypsum rocks is a relevant water source for plants. *Nature Commun* 5: 4660. Paternoster M, Liotta M, Favara R (2008) Stable isotope ratios in meteoric recharge and groundwater at Mt. Vulture volcano, southern Italy. *J Hydrol* 348: 87–97.

Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves AR, Loureiro ME, Ducatti C (2005) Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Ann Bot* 96: 101–108

Pivovarov AL, Pasquini SC, De Guzman ME, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS (2016) Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Funct Ecol* 30: 517–526.

Rempe DM and Dietrich WE (2018) Direct observations of rock moisture, a hidden component of the hydrologic cycle. *Proc Natl Acad Sci* 115(11): 2664–2669.

Ripullone, F.; Camarero, J.J.; Colangelo, M.; Voltas, J. Variation in the access to deep soil water pools explains tree-to-tree differences in drought-triggered dieback of Mediterranean oaks. *Tree Phys.* 2020, 40, 591–604.

Sánchez-Salguero R, Camarero JJ, Carrer M, Gutiérrez E, Alla AQ, Andreu-Hayles L, Hevia A, Koutavas A, Martínez-Sancho E, Nola P, Papadopoulos A, Pasho E, Toromani E, Carreira JA, Linares JC (2017) Climate extremes and predicted warming threaten Mediterranean Holocene fir forests refugia. *PNAS* 114: E10142–E10150.

Shestakova TA, Aguilera M, Ferrio JP, Gutiérrez E, Voltas J (2014) Unravelling spatiotemporal tree-ring signals in Mediterranean oaks: a variance–covariance modelling approach of carbon and

Tognetti R, Longobucco A, Raschi A (1998) Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice in central Italy. *New Phytol* 139: 437–447.

Vargas AI, Schaffer B, Yuhong L, Sternberg LSL (2017) Testing plant use of mobile vs immobile soil water sources using stable isotope experiments. *New Phytol* 215: 582–594.

Voltas J, Camarero JJ, Carulla D, Aguilera M, Ortiz A, Ferrio JP (2013) A retrospective, dual-isotope approach reveals individual predispositions to winter-drought induced tree dieback in the southernmost distribution limit of Scots pine. *Plant Cell Environ* 36: 1435–1448.

Voltas J, Lucabaugh D, Chambel MR, Ferrio JP (2015) Intraspecific variation in the use of water sources by the circum-Mediterranean conifer *Pinus halepensis*. *New Phytol* 208: 1031–1041.

Wells N, Goddard S and Hayes MJ (2004) A self-calibrating Palmer Drought Severity Index. *J Clim* 17: 2335–2351.

Williams DG, Ehleringer JR (2000) Intra- and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon–juniper woodlands. *Ecol Monogr* 70: 517–537.

Tablas

	<i>Quercus cerris</i>	<i>Quercus frainetto</i>	<i>Quercus pubescens</i>
Media BAI árboles ND 1991- 2016 (mm ²)	884,26 ± 63,86b	655,99 ± 26,82b	448,51 ± 17,48b
Media BAI D árboles 1991- 2016 (mm ²)	408,70 ± 24,77a	424,58 ± 26,01a	259,56 ± 11,32a
Periodos con BAI de árboles ND > D	1953-1987, 1991-2016	1933-1947, 2002-2016	1937-1944, 1953-1961, 1984-1987, 1991-2016

Tabla 1. Comparaciones de tasas de crecimiento radial (BAI) entre árboles ND y D coexistentes de las tres especies de robles del estudio. Los valores son medios ± SE. Las letras diferentes entre los promedios de BAI indican diferencias significativas en el nivel de 0,05 según los tests Mann-Whitney. La fila más baja muestra periodos en los que los árboles ND crecieron significativamente ($P < 0,05$) más que los árboles D según el test Wilcoxon rank-sum.

Especie	Clase de vigor	SS (%)	Almidón (%)	NSC (%)
<i>Quercus pubescens</i>	D	2,28 ± 0,16a	1,82 ± 0,13a	4,10 ± 0,24a
	ND	2,22 ± 0,21a	3,24 ± 0,35b	5,46 ± 0,43b
<i>Quercus cerris</i>	D	2,03 ± 0,12b	2,05 ± 0,23a	4,08 ± 0,27a
	ND	1,62 ± 0,11a	2,89 ± 0,34b	4,51 ± 0,29a
<i>Quercus frainetto</i>	D	2,14 ± 0,12b	3,26 ± 0,28a	5,40 ± 0,42b
	ND	1,48 ± 0,13a	2,93 ± 0,33a	4,41 ± 0,44a

Tabla 2. Concentraciones de NSC en la albura en robles D y ND, medidas mostradas como SS, almidón y NSC total. Los valores son medios ± SE. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$; pruebas de Mann-Whitney) entre clases de vigor dentro de cada especie.

Efecto	$\delta^2\text{H}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)	Exceso de SW (‰)
Especie	94,47 (<0,001)	90,07 (<0,001)	41,58 (<0,001)
Tipo de árbol	0,00 (0,961)	7,28 (0,007)	2,61 (0,108)
Posición de las ramas	0,34 (0,563)	0,23 (0,663)	0,10 (0,751)
Especie × Tipo	4,73 (0,010)	6,28 (0,002)	0,90 (0,409)
Especie × Posición	0,35 (0,702)	0,29 (0,748)	0,22 (0,799)
Tipo × Posición	0,21 (0,651)	0,05 (0,812)	0,50 (0,480)
Especie × Tipo × Posición	0,94 (0,395)	0,36 (0,659)	0,85 (0,429)

Tabla 3. Estadísticos de ANOVAs (F y p) de tres vías calculados sobre valores de isótopos de agua de xilema ($\delta^2\text{H}$, $\delta^{18}\text{O}$) medidos en muestras de individuos D y ND (tipo de árbol) de las tres especies de roble. La posición de las ramas (posición) también se consideró como un efecto en los análisis. La probabilidad de los valores de F se muestra entre paréntesis.

Figuras

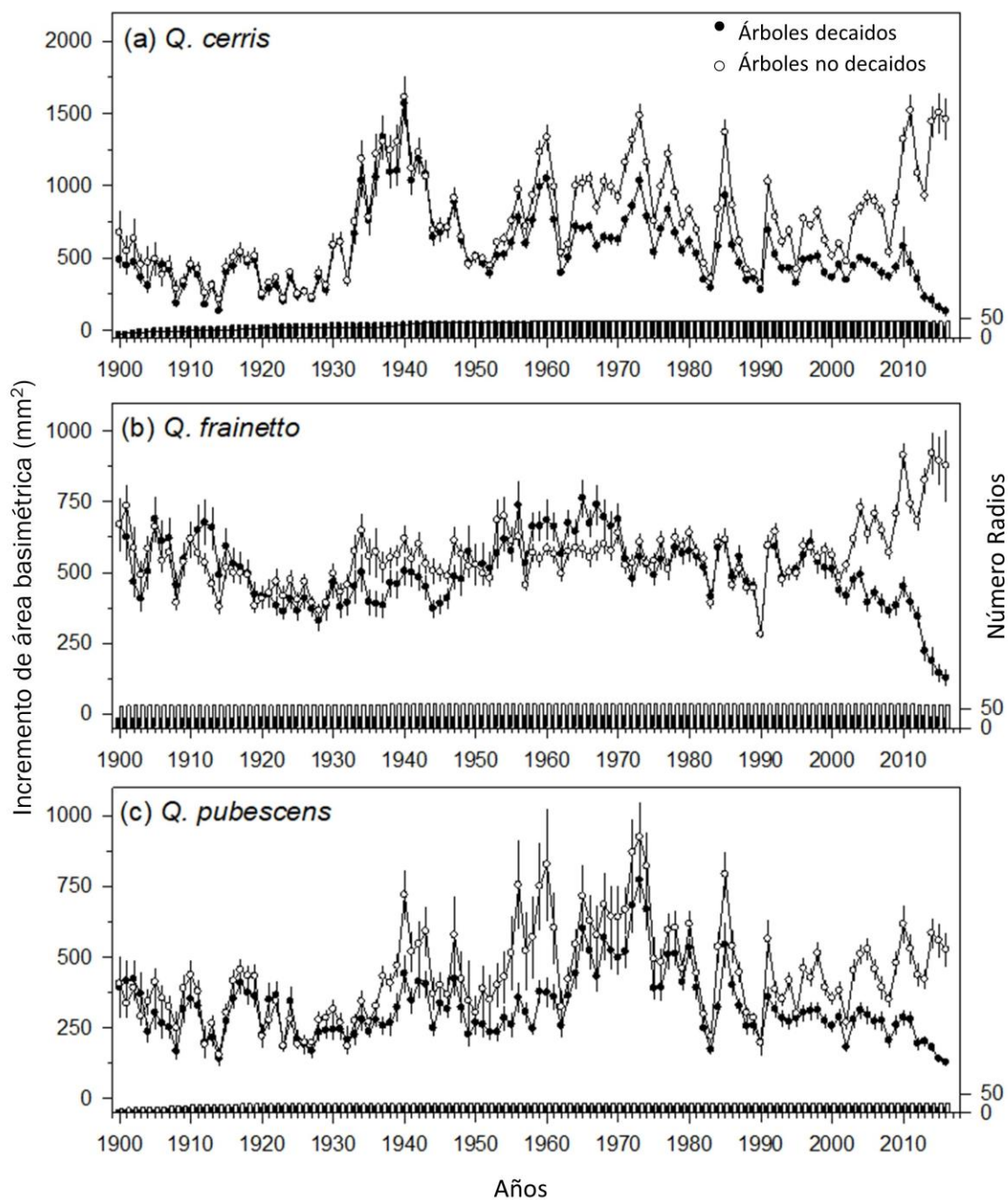


Figura 1. Serie media de crecimiento radial (expresado como Incremento de área basimétrica (mm^2) de 1900 a 2016 considerando árboles decaídos y no decaídos de los tres robles de estudio. Especies: (a) *Q. cerris*, (b) *Q. frainetto* y (c) *Q. pubescens*. Las barras de error son error estándar. El eje de la derecha muestra el número de radios medidos.

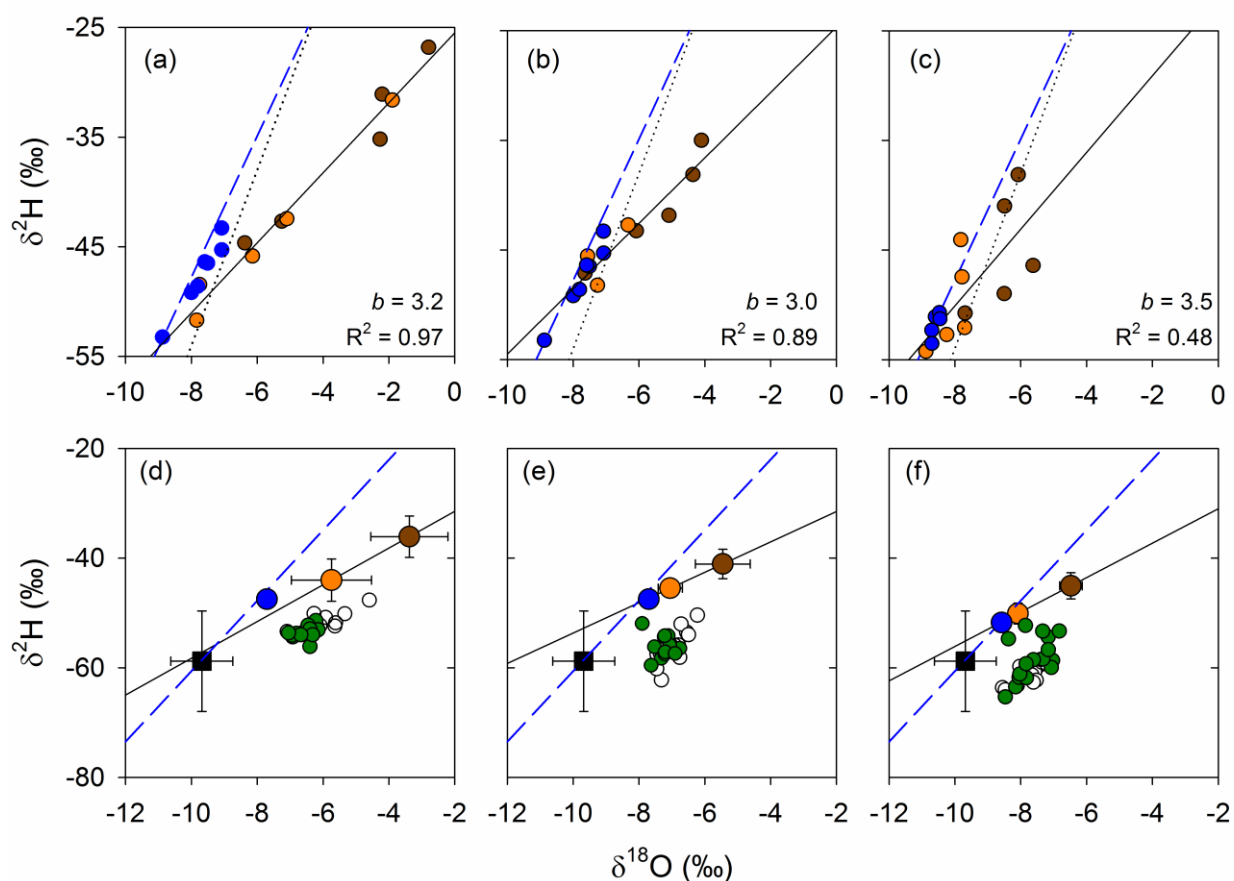


Figura 2. Valores de isótopos de agua ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$) de muestras de suelo individuales de robledales (a, *Q. pubescens*; b, *Q. cerris*; c, *Q. frainetto*). Los isótopos del agua del suelo corresponden a distintas profundidades: 0–15 cm (círculos marrones), 15–30 cm (círculos naranjas) y agua subterránea procedente de fuentes y pozos (círculos azules). La pendiente (b, líneas negras continuas) de la línea isotópica del agua del suelo ajustada a nivel del rodal y su coeficiente de determinación (R^2) se muestran en cada gráfica. Valores de isótopos de agua del xilema ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$) de árboles no decaídos (círculos rellenos verdes) y decaídos (círculos vacíos) de especies de roble (d, *Q. pubescens*; e, *Q. cerris*; f, *Q. frainetto*). Los cuadrados negros son estimaciones de aguas subterráneas basadas en la precipitación (cuadrados negros). Las líneas negras sólidas, azules discontinuas y negras punteadas indican la línea de agua isotópica del suelo, la LMWL y la línea de agua meteórica global (GMWL), respectivamente. El LMWL muestra la variación lineal de la composición isotópica de los eventos de precipitación en el área de estudio. En los paneles d-f se muestran valores medios y errores estándar.

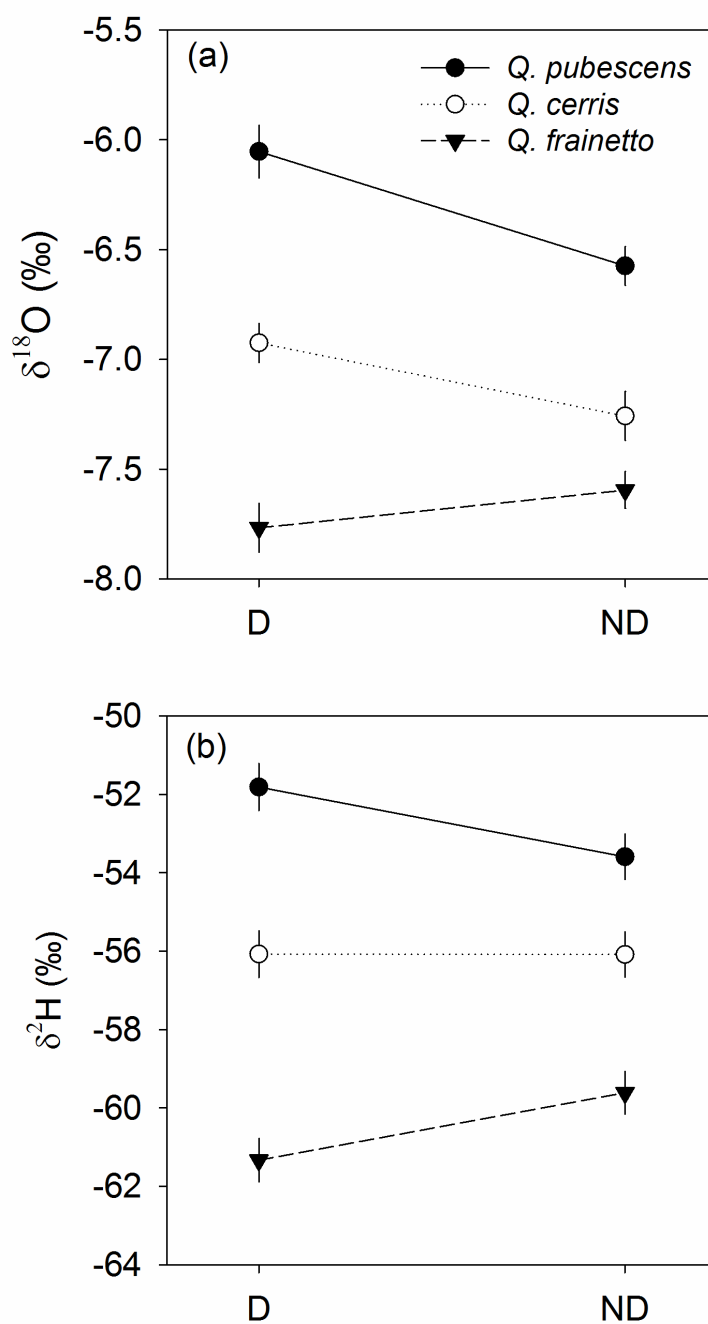


Figura 3. Valores medios (\pm errores estándar) de la composición isotópica de (a) oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) e (b) hidrógeno ($\delta^2\text{H}$) del agua del xilema en árboles decaídos (D) y no decaídos (ND) de las tres especies de roble estudiadas.