MÁSTER EN AGROBIOLOGÍA AMBIENTAL
INGURUGIRO AGROBIOLOGIA MASTERRA

UNIVERSIDAD PÚBLICA DE NAVARRA
NAFARROAKO UNIBERTSITATE PUBLIKOA

Caracterización de la biomasa radicular fina de haya *Fagus sylvatica* en dos bosques mixtos del pre-pirineo navarro.

TRABAJO FINAL DE MÁSTER

Presentado por:
Martín Elizalde Arbilla
Tutor:
J. BOSCO IMBERT

Co-Tutor
ANTONIO YESTE

Septiembre 2019

Dpto. Ciencias del Medio Natural, Universidad Pública de Navarra, Campus de Arrosadía s / n, Pamplona, 31006 Navarra, España

Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos
Nekazaritza Ingeniarien Goi Mailako Eskola Teknikoa

Edificio de Los Olivos / Olibondoak eraikina
Campus de Arrosadia / Arrosadiko Campusa
31006 - Pamplona-Iruñea
Tel. (+34) (+34) 948 16 9185
Fax. (+34) (+34) 948 16 9187
etsia@unavarra.es

upna
Universidad Pública de Navarra
Nafarroako Unibertsitate Publikoa

El Trabajo Fin de Estudios titulado: Master amaierako lan hau:

Caracterización de la biomasa radicular fina de haya *Fagus sylvatica* en dos bosques mixtos del pre-pirineo navarro.

Presentado por: Nork aurkeztua:

Martin Elizalde Arbilla

Para optar al Master en: Master hau eskuratzeko:

AGROBIOLOGÍA AMBIENTAL

Ha sido realizado en la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de la Universidad Pública de Navarra, en el Departamento de: Nafarroako Unibertsitate Publikoko Nekazaritza Ingeniarien Goi Mailako Eskola Teknikoko sail honetan:

. Ciencias del Medio Natural

Bajo la dirección del Dr./Dra. Noren zuzendaritzapean:

J. Bosco Imbert Rodríguez

Bajo la codirección de

Antonio Yeste Yeste

En Pamplona, el día:
11/09/2019

Fdo./Stua.:	Fdo./Stua.:
Estudiante / ikaslea	Director/a / zuzendaria Co-Director/a / zuzendaria

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer a toda la gente que me ha ayudado de una manera u otra a realizar este Trabajo de Fin de Master, tanto a Bosco Imbert, director del mismo como a Antonio Yeste, Codirector, que han dedicado mucho tiempo y dedicación en ayudarme en todo el proceso de obtención de datos y redacción del proyecto, llegando a prestarme su ayuda en cualquier momento que lo necesitara. Gracias, tambien a Juan Blanco que participo en la primera parte del proyecto intentando centrar los contenidos de éste y prestando toda su ayuda en la busqueda de documentación. Estoy seguro que sin la ayuda de todos, este Trabajo de Fin de Master habría resultado tarea imposible. Ha sido un placer participar de este espectacular proyecto.

Agradecer a todos los profesores que durante estos años han impartido el Máster en Agrobiología Ambiental, abriendo mi mente al futuro medioambiental y mostrándome espacios desconocidos para mi y llenando mis ansias de conocimiento en estos campos.

Finalmente agradecer a mi familia, en especial a mi pareja que ha soportado el peso de una familia amplia en tamaño y pequeña en edad, sin poner ninguna queja ni mala cara, durante estos años que he dedicado a mi formación.

Gracias por confiar en mí

Índice

RESUMEN 5

ABSTRACT 5

1. INTRODUCCIÓN 6

1.1. Las variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces y los rasgos funcionales 8

1.1.1. Densidad de raíces finas de absorción y de transporte por volumen de suelo 9

1.1.2. Proporción de raíces vivas totales y de haya. 9

1.1.3. Longitud específica de raíces de absorción y transporte. 11

1.1.4. La densidad del tejido de las raíces 12

1.2. Objetivos: 12

1.3. Hipótesis: 13

2. MATERIAL Y MÉTODOS 14

2.1. Sitio de estudio 14

2.1.1. Localización 14

2.1.2. Estado de la masa 15

2.1.3. Litología 15

2.1.4. Climatología 15

Ilustración 6 Diagrama ombrotérmico estación de Navascués 15

2.1.5. Vegetación potencial 16

2.1.6. Propiedades químicas del suelo 17

2.2. Factores del estudio 18

2.3. Diseño experimental 19

2.3.1. Establecimiento de las parcelas de estudio 19

2.3.2. Estudio de los rasgos funcionales de las raíces finas de haya (*Fagus sylvatica*) 20

2.3.3. Metodología 21

2.3.4. Factores de muestreo 23

2.4. Variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces: 24

2.5. Variables relacionadas con rasgos funcionales: 24

2.6. Análisis estadísticos. 24

3. RESULTADOS 25

3.1. Resultados del análisis estadístico 25

3.2. Variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces: 26

3.2.1. Densidad de raíces finas de absorción y de transporte por volumen de suelo 26

3.2.2. Proporción de raíces vivas totales y de haya, ratio de raíces de absorción. 27

3.3. Variables relacionadas con rasgos funcionales: 29

3.3.1. Longitud específica de raíces de absorción y transporte. 29

3.3.2. La densidad del tejido de dichas raíces 30

4. DISCUSIÓN 31

4.1. Distribución vertical de las raíces finas de haya en los dos bosques estudiados. 31

4.1.1. Densidad de raíces finas según su distribución vertical 31

4.1.2. Capacidad de exploración del suelo y de adquisición de recursos por medio de la medición de la densidad de raíces finas 31

4.2. Efectos de la profundidad en los rasgos funcionales de raíces de absorción y transporte y la densidad de raíces finas de haya. 33

5. CONCLUSIONES 36

6. REFERENCIAS 37

7. APENDICES 42

7.1.1. Densidad raíces finas Absorción haya 42

7.1.2. Densidad raíces finas de transporte haya 43

7.1.3. Proporción de raíces finas vivas de haya del total 44

7.1.4. Longitud específica (L.E.) raíces finas de absorción de haya 45

7.1.5. Longitud específica (L.E.) raíces finas de transporte de haya 46

7.1.6. La densidad del tejido 47

RESUMEN

Este Trabajo de Fin de Máster forma parte de un estudio que se lleva realizando en el pre-pirineo navarro desde el año 1.999 y que pretende comprender cómo van a afectar los cambios ambientales, que se están produciendo en montes de pino silvestre y haya con influencia mediterránea, sobre el funcionamiento fisiológico de estas especies.

Para ello, es necesario en primer lugar, determinar la distribución espacial en profundidad y evaluar la capacidad de exploración del suelo y de adquisición de recursos de las raíces finas.

Se clasificaron muestras de raíces finas según su función; se escanearon calculando el volumen, la longitud y el diámetro radicular y se calculó su peso seco.

Este trabajo demuestra que la densidad de raíces finas de haya disminuye con la profundidad y existen diferencias de morfología y densidad de las raíces finas de absorción y de transporte que le permiten ser más competitiva en suelos maduros.

PALABRAS CLAVE: Haya (*Fagus sylvatica*), Raíces finas, Longitud específica, Densidad de tejido, densidad de raíz, gestión forestal.

ABSTRACT

This Master's final dissertation is part of a study which has been carried out in Navarra's Pre-Pyrenees since 1999. It tries to understand how the environmental changes in mountains with scots pine and European beech with a mediterranean influence will affect the physiological functioning of these species.

In order to do so, it is necessary, first of all, to determine the spatial distribution and assess the ability of soil exploration and the acquisition of resources of fine roots.

Roots samples were classified according to their function, they were scanned by calculating volume, length and radicular diameter. Besides, the dry weight was calculated.

This dissertation demonstrates that the density of fine roots diminishes with depth, and that there are differences in morphology and density in absorption and transport fine roots, which allow them to be more competitive in mature soils.

KEY WORDS: Beech (*Fagus sylvatica*), Fine Roots, Specific Length, Density of Tissue, Density of root, Forest Management.

1. INTRODUCCIÓN

El mundo se encuentra en un proceso de cambio de las condiciones ambientales que están modificando los flujos de energía, agua, carbono y nutrientes, es decir, el funcionamiento de los ecosistemas. El conocimiento de funcionamiento de los ecosistemas forestales nos permitirá anticiparnos a dichos cambios y adaptar las técnicas forestales con el fin de alcanzar los objetivos planteados conservando el ecosistema.

Los procesos de absorción radicular y descomposición constituyen parte del flujo de nutrientes entre las plantas y el suelo y para conocer el ciclo de nutrientes, es esencial conocer las conexiones de estos procesos que se desarrollan en las raíces y el suelo orgánico.

Las rasgos funcionales de las plantas son utilizados para entender mejor las estrategias y distribución de las especies a lo largo del paisaje (Violle, Navas, y Vile 2007; Reich 2014). En particular, las raíces desempeñan un papel fundamental en las funciones de la planta y de los ecosistemas, realizando funciones de almacenamiento de recursos (es decir, agua y nutrientes) que influyen en la productividad primaria neta (Caldwell y Richards 1986; Eissenstat et al. 2000; Lambers, Shane, y Cramer 2006).

A pesar de esto, los estudios que tienen en cuenta las características de las raíces son un porcentaje muy bajo (7%) en comparación con los estudios que se realizan de la biomasa aérea; (Laliberté 2017). Por lo que se concluye que los estudios de las raíces son insuficientes para comprender adecuadamente sus características y funcionamiento (Holdaway, Richardson, y Dickie 2011). En consecuencia, los estudios que se realizan sobre las plantas y su relación con el suelo y las estrategias funcionales de planta, deben llevar aparejado el estudio de lo que ocurre bajo la superficie del suelo.

Una de las modificaciones esperables en el ciclo externo del nitrógeno es un incremento de las deposiciones atmosféricas de nitrógeno como consecuencia de la elevación de las emisiones antrópicas y el aumento de las temperaturas, y como consecuencia, un aumento de la mineralización de los nutrientes de la hojarasca en descomposición (ciclo interno) (Imbert, Blanco, y J. Castillo 2004) que acidifica el suelo y provoca la liberación de aluminio. El aluminio genera una disminución de la absorción ya que es un compuesto es tóxico para las raíces.

Desde el año 2017, el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra aplica un tratamiento de fertilización simulando esas posibles condiciones futuras de deposiciones atmosféricas, donde en parcelas de condiciones químicas conocidas se les aplica un exceso de nitrógeno.

En dicho experimento se ha analizado la respuesta a los tratamientos de las raíces finas de pinos silvestres y hayas localizados en dos bosques del Pirineo navarro en base a varios rasgos funcionales. Es decir que se analiza el funcionamiento de una de las partes menos estudiadas a nivel internacional como son las raíces para comprender y anticipar los cambios que se van a realizar por el cambio global

La variación en los rasgos funcionales de las plantas a menudo representa diferentes estrategias o adaptaciones a las diferentes condiciones ambientales, a escala local (Pérez-Ramos, Roumet, y Cruz 2012; E. de la Riva, Tosto, y Pérez-Ramos 2016), regional (Liu, Freschet, y Pan 2010; Chen et al. 2013) y global (Díaz, Hodgson, y Thompson 2004; Díaz, Kattge, y Cornelissen 2016; Wright, Reich, y Westoby 2004). Así las plantas mantienen el equilibrio entre la conservación de los recursos y el crecimiento rápido pudiéndose clasificarlas plantas de acuerdo a esta economía de recursos (G. Freschet et al. 2010; Reich 2014; Díaz, Kattge, y Cornelissen 2016).

Aunque ha habido estudios previos que han evaluado el grado en que este equilibrio se puede aplicar a las raíces (Prieto, Roumet, y Cardinael 2015), la información que tenemos sobre ellas es todavía limitada e inconsistente (Eissenstat 1991; P Ryser y Lambers 1995; Tjoelker, Craine, y Wedin 2005; Barkaoui, Roumet, y Volaire 2016) y trabajos recientes sugieren que la variación de los rasgos funcionales de la raíz no siempre es de la misma forma y muchas veces no siguen los patrones esperados de la economía de recursos-crecimiento de la raíz (Weemstra, Mommer, y Visser 2016; Laliberté 2017).

Se ha intentado explicar esta forma de actuar de la raíz, diferente en las modificaciones en tejidos a la estrategia de economía de recursos registrada en otras partes de las plantas, como resultado de asociaciones mutualistas, soluciones adaptativas específicas a las restricciones ambientales o incluso interacciones competitivas (Genney, Alexander, y Hartley 2002; Fort, Volaire, y Guilioni 2017; Valverde-Barrantes et al. 2017).

Sin embargo, existe una gran controversia y algunos autores (Ostonen, Püttsepp, Biel, Alberton, Bakker, et al. 2007; Olmo, Lopez-Iglesias, y Villar 2014; Kramer-Walter, Bellingham, y Millar 2016) consideran que las variaciones de los rasgos funcionales están impulsadas principalmente por los recursos del suelo, y sin embargo, Laliberté (Laliberté 2017) no lo tiene tan claro. Por ejemplo, en los ecosistemas mediterráneos, la disponibilidad de agua constituye el principal obstáculo abiótico que determina la idoneidad del hábitat y modifica los rasgos funcionales de la comunidad (E. de la Riva, Tosto, y Pérez-Ramos 2016), en contraposición a otros estudios realizados en comunidades de pastizales que han revelado un mayor número de adaptaciones funcionales a la escasez de nutrientes del suelo que a la sequía (Ordoñez, van Bodegom, y Witte 2009; Pérez-Ramos, Roumet, y Cruz 2012). Por lo tanto, los estudios basados en los rasgos funcionales incluyendo la parte subterránea son esenciales para desentrañar el funcionamiento de los recursos de la comunidad (Ostonen, Truu, y Helmisaari 2017).

Las raíces pueden ser definidas como un continuo de segmentos que varían en la anatomía, morfología y fisiología, tanto espacial (diferentes partes del mismo sistema de la raíz) como temporal (cambios plásticos, envejecimiento de la raíz) y realizan múltiples funciones (G. T. Freschet y Roumet 2017).

Conocemos que la biomasa de raíces finas está directamente relacionada con condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis de las plantas, con la estructura y composición florística del bosque, con la disponibilidad de nutrientes y su variación con

micrositios, con la presencia de oxígeno y con la porosidad y permeabilidad del suelo. (Misra, Alston and Dexter, 1989)

Tradicionalmente, en las plantas leñosas, las raíces finas han sido definidas como las raíces de diámetro ≤ 2 mm, por debajo del cual la función de la raíz es principalmente la absorción de los recursos (Freschet y Roumet 2017). Sin embargo, dentro del grupo de raíces ≤ 2 mm se incluyen raíces diversas que difieren en su estructura y funciones. Por lo tanto, podemos subdividir este grupo en otros que presenten características similares en forma, composición química y función que realizan: si son delgadas, vida corta, tejidos ricos en N, que soportan la colonización de micorrizas y realizan la captación de recursos del suelo (Núñez et al. 2014) podremos integrarlos en el grupo de raíces de absorción; en contraste, las raíces (Mccormack et al. 2015) más gruesas y de vida más larga, y que generalmente realizan funciones de transporte y almacenamiento ((Valenzuela-Estrada et al. 2008; Maeght, Rewald, y Pierret 2013) serán integradas como raíces de transporte.

La diferenciación entre absorción y transporte se hace en función del orden de la raíz, tal y como propone el trabajo de McCormack et al. 2015. En su trabajo encontraron que generalmente en árboles se cumple que los 3 primeros órdenes de la raíz son los que se encargan principalmente de la absorción. (McCormack et al. 2015), dicha clasificación es muy útil a nivel práctico, puesto que en lugar de tener que estudiar en cada caso la morfología interna o la fisiología de cada parte de la raíz, directamente se aplica la clasificación para su separación.

La proporción de raíces finas ≤ 2 mm asignadas a absorción y a transporte varía entre las especies (Núñez et al. 2014; Valenzuela-Estrada et al. 2008): por ejemplo, entre especies leñosas (10 a 58% de todas las raíces ≤ 2 mm son de absorción) y no leñosas (60 a 100%)(Mccormack et al. 2015). Algunas especies incluso pueden albergar raíces de absorción > 2 mm, no consideradas como raíces finas según la clasificación por diámetro. Por lo tanto, si comparamos entre especies, la definición de las raíces finas como todas las raíces con un diámetro inferior a 2 mm aparece que no es la más acertada y por lo tanto debemos seguir un criterio de selección de las raíces en relación a la función que realizan y no tanto a su diámetro.

1.1. Las variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces y los rasgos funcionales

Las variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces dan una visión de cómo se distribuyen las raíces en profundidad, cuál es su forma y su implicación, existiendo una clara diferenciación funcional en las diferentes partes de la raíz. Por el contrario, los rasgos funcionales indican algo acerca de la estrategia ecológica de los árboles, en este caso, en cuanto a exploración del suelo.

Los rasgos funcionales son características físicas y químicas de las plantas que pueden utilizarse como indicadores, para predecir o explicar distintos procesos, estrategias o respuestas de las plantas ante diferentes condiciones ambientales (Lavorel y Garnier 2002; Cornelissen et al. 2003). la relación entre la biomasa de raíces y la parte aérea (R: S) es uno de los rasgos implicados en una respuesta de mayor tolerancia a la sequía (Leiva y Fernández-Aléz 1998; Markesteijn 2010)

Un conjunto de rasgos de la planta correlacionados, tales como tejidos de baja densidad, alta superficie / relación de masa, alta capacidad metabólica y la tasa de absorción alta de nutrientes, se asocian comúnmente con la captura más eficiente de los recursos y un crecimiento más rápido, mientras que las especies de crecimiento lento tienen la rasgos opuestos (Ryser y Lambers 1995; Wright, Reich, y Westoby 2004).

1.1.1. Densidad de raíces finas de absorción y de transporte por volumen de suelo

La densidad de raíces por volumen de tierra fina aporta información sobre la distribución espacial de dichas raíces finas y su utilización por parte de la planta. La densidad de las raíces relaciona la longitud radical por unidad de volumen de suelo y, como está claro que las raíces finas son las encargadas de la captura de los recursos en la planta, cuanto mayor sea su biomasa, mayor será la capacidad adquisitiva ((Vogt et al. 1995)).

La densidad de raíces finas existentes en cada profundidad y su diferenciación entre raíces de absorción y de transporte son importantes puesto que las raíces de absorción son las que interaccionan más con el suelo y están más directamente relacionadas con el intercambio de sustancias. Por ello deberían ser más variables y adaptables, en función de las condiciones del suelo (Guo, Xia, et al. 2008; Xia, Guo, y Pregitzer 2010).

Las mayores cantidades de raíces finas se corresponden con unos menores niveles de fertilidad edáfica, lo cual sugiere la compensación de la baja disponibilidad de nutrientes con una mayor capacidad de exploración del suelo para su captura, lograda a través de una masa de raíces más abundante. La densidad de raíces finas se correlaciona positivamente con el contenido de carbono orgánico y fósforo extraíble y negativamente con la densidad aparente del suelo.(Misra, Alston and Dexter, 1989).

1.1.2. Proporción de raíces vivas totales y de haya.

Las plantas desarrollan las raíces finas con funciones de exploración. Dentro de las raíces finas se encuentra la categoría de raíces de absorción.

Como se puede observar en las ilustraciones 1 y 2, existen diferencias en la estructura de las raíces finas según el grosor de éstas, siendo la estructura de las más finas mucho menos densa y por lo tanto requieren la utilización de menos recursos para la formación de sus estructuras. Esta menor cantidad de materiales utilizadas en su formación las hace ser más perecederas (Núñez et al. 2014).

Una mayor cantidad de raíces muertas significa que la planta ha invertido muchísima energía en la construcción de raíces de absorción y posteriormente han perdido su utilidad, por lo cual mueren. Necesidades de recursos más altos implican la producción de raíces finas de explotación (es decir, con alta área / masa y la densidad del tejido bajo) para asegurar suficiente agua y el suministro de nutrientes para lograr el crecimiento vegetal rápido (Eissenstat et al. 2000; Fort, Volaire, y Guilioni 2017; Reich 2014).

En contraste, la conservación de nutrientes se puede lograr mediante el aumento del contenido de materia seca y la densidad del tejido de la raíz que favorece la longevidad del tejido y ralentiza las tasas de crecimiento de las plantas, lo que resulta en menores requisitos

de nutrientes relativos y más lento amortización de los costos de construcción (P Ryser 1996; Poorter y Villar 1997; Villar et al. 2006).

La proporción de raíces vivas da una idea de las condiciones edáficas del terreno, cuantas más raíces finas muertas, más inversión en carbono de la planta en exploración, puesto que las raíces finas de absorción son las que tienen un periodo de supervivencia inferior (Núñez et al. 2014; Misra, Alston, and Dexter 1989b). En el estudio de la biomasa de raíces finas, muchos autores no han prestado atención a la separación entre vivas y muertas, estimando así la masa de raíces finas, compuesta por la biomasa y la necromasa (Misra, Alston and Dexter, 1989), perdiéndose muchísima información .

Ilustración 3 Patrón típico de Raíces de Haya *Fagus sylvatica*

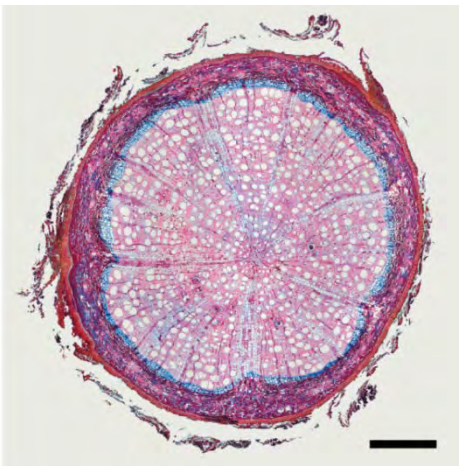


Ilustración 2 Raíces 3 mm:

Ilustración 1 Raíces 1 mm

1.1.3. Longitud específica de raíces de absorción y transporte.

Longitud específica de la raíz (i.e., cm/g) es probablemente el parámetro morfológico medido con mayor frecuencia de las raíces finas. Se cree que caracteriza a los aspectos de economía de recursos del sistema de raíces y es indicativo de los cambios ambientales y por lo tanto, puede ser utilizada con éxito como un indicador de la disponibilidad de nutrientes de los árboles en condiciones experimentales (Ostonen, et al. 2007).

L.E. es la relación longitud-Peso (L/M) de un fragmento de raíz y está relacionado tanto con la densidad del tejido como con las variables de proporción de raíces.

Una alta L.E. significa un alto volumen de suelo explorado y una alta explotación de un volumen dado de suelo por unidad de biomasa invertido en raíces. Esta medida difiere de los obtenidos en las raíces de absorción, donde mayor L.E. representa una mayor capacidad de las raíces para explotar zonas de suelo previamente alcanzado por las raíces de transporte (Eissenstat et al. 2000).

Se ha demostrado que la L.E. de las raíces finas aumenta, disminuye o permanece constante en respuesta a la disponibilidad de nutrientes (Ryser y Lambers 1995). El aumento en la disponibilidad de nutrientes reduce la necesidad de crecimiento de exploración en longitud de la raíz y por lo tanto representan una disminución de la L.E.

Godbold et al. (2003) sugerieron que en el pino albar *Pinus sylvestris*, en condiciones ácidas o adversas, las raíces finas tienen que ser renovadas con más frecuencia para mantener su función de explotación de los recursos, y por lo tanto, tienen una esperanza de vida más corta, lo que puede determinar una menor L.E. en las masas forestales (Godbold et al. 2003). Sin embargo es posible que el haya muestre un funcionamiento diferente.

En condiciones de sequía (adversas) se ha observado que disminuye tanto el volumen de raíz como su longitud, manteniendo un crecimiento reducido de las raíces, lo que le proporciona una presión de turgencia adecuada (Davies y Bacon 2003; Manes et al. 2006), siendo otra estrategia de reducción de L.E.

1.1.4. La densidad del tejido de las raíces

Una densidad de masa de tejido alta se asocia generalmente con especies características de ambientes estresados (Craine et al. 2001), ya que las raíces de dichas especies tienden a tener paredes celulares gruesas y una gran proporción de esclerénquima (Wahl y Ryser 2000). Una reducción en la disponibilidad de nutrientes lleva al aumento de la densidad de masa de la raíz dentro de una especie (Ryser y Lambers 1995). Sin embargo, limitaciones de diferentes nutrientes o salinidad en el suelo pueden llevar a reducir la densidad del tejido para compensar la perdidas de solutos o nutrientes (Ryser 2006)). Esto puede explicarse por un aumento del espacio de aire de la raíz en respuesta a la limitación de nutrientes (Konings y Verschuren 1980; De Drew et al.1989), o por un llenado de los espacios con agua en las raíces jóvenes acelerando así la difusión de solutos (van der Weele et al. 1996).

Las plantas con tejidos de raíces más densas suelen tener también raíces con mayor contenido de materia seca y el área específica de la raíz más bajo, un síndrome asociado comúnmente con una estrategia de conservación de recursos (Pérez-Ramos, Roumet, y Cruz 2012; de la Riva et al. 2018). Mientras que el otro extremo de la especialización parece corresponder a una estrategia de adquisición de recursos, con los rasgos opuestos (valores más bajos de densidad de tejidos de raíces y contenido de materia seca, y la alta área específica de la raíz).

1.2. Objetivos:

(1) Determinar la distribución vertical en el suelo de las raíces finas de haya (*Fagus sylvatica*) en los dos bosques estudiados.

(2) Evaluar la capacidad de exploración del suelo y de adquisición de recursos por medio de la medición de la densidad de raíces finas y de rasgos funcionales.

(3) Determinar la relación de las variables medidas con la profundidad del suelo, la localización, la disponibilidad de nutrientes y sus interacciones.

1.3. Hipótesis:

(1) Disminuirá la densidad de raíces finas con la profundidad. La densidad de raíces finas será mayor en la parte superficial del suelo, donde se concentran más recursos.

(2) Habrá diferencias de morfología y densidad de las raíces finas de absorción y de transporte, es decir, habrá evidencias de especialización funcional en función del orden de la raíz.

(3) Habrá diferencias en los rasgos funcionales de las raíces finas en función de la profundidad, dada la heterogeneidad física y química a lo largo del perfil vertical del suelo. Habrá una mayor longitud específica en las capas superficiales para mejorar la adquisición de recursos en la zona donde éstos se concentran, y la densidad del tejido de la raíz aumentará en profundidad favoreciendo su resistencia y su capacidad de penetrar el suelo.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

2.1.1. Localización

Las localizaciones de estudio se encuentran en los municipios de Aspurz y Navascués, situados al Noreste de Navarra, pertenecientes a los Valles Transversales Pirenaicos. Los lugares de estudio (Aspurz, 42º 42 '31' 'N, 1º 08' 40 ''O y Benasa-Navascués, 42º 41 '43.2' 'N, 1º 06' 37.5 ''O) se encuentran en los Pirineos occidentales, en la provincia de Navarra, norte de España (Figura 4).

Tanto Aspurz como Benasa-Navascués están orientadas hacia el norte. Las parcelas de Aspurz están ubicadas en una altitud media de 620 m y una pendiente media del 20% mientras que las de Benasa-Navascués están ubicadas en una altitud media de 850 m y una pendiente media del 55%. Como se puede apreciar la diferencia de pendiente es importante y la diferencia de altitud también debe aportar diferencias climatológicas.

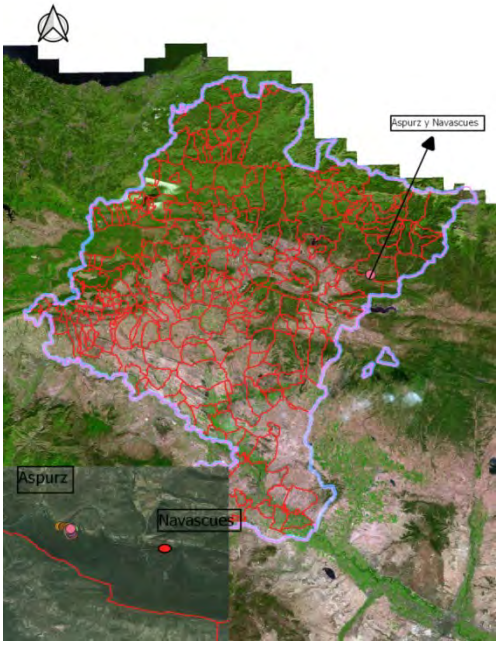


Ilustración 5: Plano de Localización de Zonas de estudio

Ilustración 4 Situación en detalle de la posición de las parcelas

2.1.2. Estado de la masa

Aspurz es un monte mixto natural de edad uniforme dominado por Pino albar *Pinus sylvestris*, con una edad promedio de 40 años y como segunda especie de árbol más abundante el haya (*Fagus sylvatica L.*), con una cobertura sobre el 40% de la superficie que aumenta cada año.

Benasa-Navascués se trata de un monte mixto donde la especie dominante es el haya (*Fagus sylvatica L.*) con una edad mayor que en Aspurz.

2.1.3. Litología

En cuanto el estrato litológico donde se asientan, Aspurz se encuentra en un estrato del cuaternario, Holoceno inferior en la unidad 543 formada por arcillas, arenas, gravas y bloques mientras que Benasa (Navascués) se encuentra entre dos estratos, en la zona inferior el estrato de la era Mesozoico, edad Maastrichtiense y en la unidad 191 formada por calcarenitas y en la zona superior el estrato de la era terciario marino, edad Thanetiense y en la unidad 211 formada por calcarenitas con alveolinas.

2.1.4. Climatología

Tanto Aspurz como Benasa utilizarán los datos de la cercana estación de Navascués, 42º 43 '06' 'N, 1º 06' 55 '' W, 615 m, con precipitación media anual de 913 mm y temperatura media anual de 12.0 ºC, correspondiente a un clima mediterráneo frío y húmedo. Pero es de suponer algún cambio en la pluviometría y en las temperaturas debido a la diferencia de altura entre Aspurz y Benasa-Navascués, aunque no deben ser significativos.

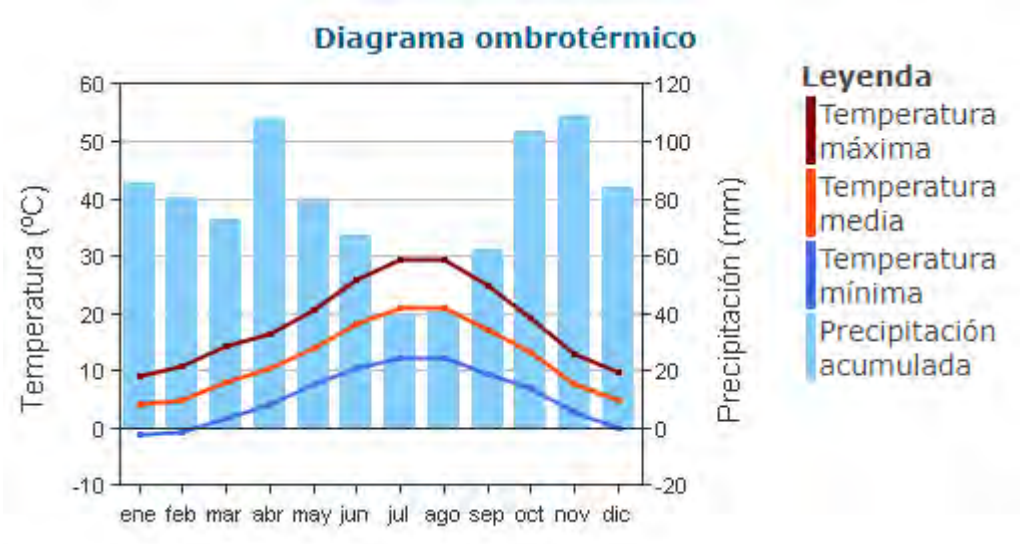


Ilustración 6 Diagrama ombrotérmico estación de Navascués

La precipitación media anual de Aspurz es de 912 mm (Blanco et al., 2004), caracterizándose por una precipitación invernal mayor que la estival. La temperatura media es de 12ºC, oscilando entre 20,9ºC de media en agosto y 4,2ºC en enero, registrándose heladas importantes en los meses de invierno (Arretxe, 2010).

Según la clasificación climática de Thornthwaite (1948), el clima del lugar se encuentra en el dominio B Húmedo; y según la clasificación de Papadakis (1960), el clima es Mediterráneo Frío (Azpiroz, 2008). Ambas zonas se encuentran en la bio-región Eurosiberiana, en el sector pirenaico central.

Ilustración 7: sectorización biogeografica de la región eurosiberiana (J. Peralta 2010)

2.1.5. Vegetación potencial

Esta diferencia de clima, suelo y pendiente se refleja en la vegetación potencial siendo la serie de Aspurz, según Planos del IDENA, "pirenaica occidental y navarro-alavesa de los robledales pubescentes (Roso arvensis-Querco pubescentis S.)". Sin embargo, la vegetación que se encuentra en la zona de estudio se corresponde más a la Serie pirenaica de los hayedos submesofíticos neutrófilos (Buxo sempervirentis-Fago sylvaticae S.); o incluso serie oroibérica septentrional y ayllonense de los hayedos acidófilos (galio rotundifolii-fago sylvaticae s.). Esta última serie de vegetación tiene una pequeña representación en Navarra, concretamente en las laderas septentrionales de las sierras de Leyre e Illón. La inclusión de estos hayedos acidófilos de Leyre en la unidad oroibérica y ayllonense se justifica por su composición florística y por sus etapas de sustitución que presentan un carácter más continental que el que tienen los Cántabro-euskaldunes.

Mientras que en Benasa-Navascués encontramos 3 series según Planos del IDENA: en la zona superior, Serie pirenaica de los hayedos submesofíticos neutrófilos (Buxo sempervirentis-Fago sylvaticae S.); en la zona intermedia, la misma serie de Aspurz, Serie pirenaica occidental

y navarro-alavesa de los robledales pubescentes (Roso arvensis-Querco pubescentis S.); y en la zona inferior, Faciación montana con *Quercus humilis*. La serie de la zona superior refleja el aumento de humedad y bajada de temperatura media como consecuencia de su mayor altitud con respecto a las series de las zonas inferiores. Lo mismo que en Aspurz puede ser que las parcelas se encuentren mejor situadas en la serie oroibérica septentrional y ayllonense de los hayedos acidófilos (galio rotundifolii-fago sylvaticae s.) y que algunas zonas con afloramientos calizos puedan pertenecer a la Serie pirenaica de los hayedos submesofíticos neutrófilos (Buxo sempervirentis-Fago sylvaticae S.)

2.1.6. Propiedades químicas del suelo

En mayo del año 2017, el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra, realizó el análisis químico de los puntos de muestreo de raíces del que se muestran los resultados en la tabla 1.

Dentro de cada mancha hay tres tratamientos de alteración de nutrientes: control, fertilización con N-P-K y exclusión de hojarasca. Al cabo de 1 año se realizó el análisis edafológico, siendo muestreadas en Aspurz exclusivamente las masas mixtas y en Benasa-Navascués la masa pura de haya (*Fagus sylvatica*). En las masas mixtas se muestreó un individuo de pino y otro de haya en cada tratamiento de nutrientes, mientras que en las manchas puras se ha muestreado un individuo de haya por cada tratamiento de nutrientes. Siguiendo este diseño, se han muestreado un total de 18 árboles en Aspurz. Dentro del TFM mi parte es el estudio exclusivo de las 27 hayas. En Benasa-Navascués, sólo existen parcelas control sin claras, con tres tratamientos de nutrientes y una sola especie muestreada, el haya, con un total de 9 árboles estudiados.

Se realizó un análisis previo de las variables de fertilidad de los sitios estudiando las cantidades de Nitrógeno, Carbono, pH donde se obtuvieron los siguientes datos medios:

Tabla 1, Características químicas del suelo de Aspurz y Benasa- Navascués a profundidades de 0-13 cm y 13 a 26 cm. Cedidas por el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra

	Sitio	Profundidad	%N	%C	CCC	pH	Conductancia	CN
Media	Aspurz	13	0,195	4,013	9,857	4,808	50,113	20,604
		26	0,135	2,390	7,747	4,935	36,828	17,750
	Navascués	13	0,180	4,173	12,029	5,315	63,077	23,185
		26	0,085	1,771	6,371	5,146	21,632	20,779
Desviación estándar	Aspurz	13	0,032	0,626	1,412	0,251	7,312	2,602
		26	0,008	0,335	0,625	0,249	2,468	2,721
	Navascués	13	0,061	2,721	5,402	0,439	18,734	6,444
		26	0,031	0,656	3,188	0,417	21,188	6,414

Tabla 2 Porcentaje de tierra fina según profundidad en los sitio a estudiar

Porcentaje tierra fina		Porcentaje tierra fina	
93%	Aspurz 0-13	81%	Benasa-Navascués 0-13
84%	Aspurz 13-26	75%	Benasa-Navascués 13-26
77%	Aspurz 26-39	81%	Benasa-Navascués 26-39

Para el correcto cálculo del volumen de raíces finas por volumen de tierra extraída se debe conocer el porcentaje de tierra fina existente en cada estrato.

2.2. Factores del estudio

Para la selección de factores que varían las variables descritas no se tuvo en cuenta el porcentaje de clara, puesto que estudios anteriores, dentro del estudio general, demuestran que no tienen influencia a nivel de árbol (que es el nivel estudiado). Mientras que la profundidad y el sitio donde se realiza la extracción sí que influyen en el crecimiento, distribución y longitud especifica de las raíces finas y sobre todo, en el Haya *Fagus sylvatica*, haciéndose notar la diferencia entre raíces de absorción y de transporte.

Ha de tenerse en cuenta que al crearse una perturbación como las claras forestales, se alteran factores que inmiscuyen al suelo, como sus propiedades fisicoquímicas (Merino et al., 1998), y que las alteraciones de éstos pueden conllevar a transformaciones más intensas del sistema en relación con la disponibilidad de recursos (Rubio et al., 1999).

2.3. Diseño experimental

2.3.1. Establecimiento de las parcelas de estudio

El Servicio de Montes del Gobierno de Navarra, a través del proyecto SC96-078, "Estudio y construcción de unas tablas de producción de selvicultura variable para masas naturales de Pinus sylvestris L. y establecimiento", estableció en 1999 las parcelas actuales objeto de estudio. Las parcelas fueron seleccionadas en Aspurz y Garde por dicho proyecto debido a que contenían las características representativas del 75% de los bosques de pino silvestre en Navarra.

En Aspurz fueron instaladas Nueve parcelas rectangulares (30 m x 40 m) por el Servicio Forestal del Gobierno de Navarra, siguiendo un diseño de bloques al azar completo de acuerdo con las directrices de la Unión Internacional de Investigación Forestal Organización (IUFRO) (Andrew, 1986). En 1999, se llevaron a cabo diferentes intensidades de Clareo, aplicando el mismo tratamiento en una zona de amortiguamiento de 5-10 m alrededor de las parcelas.

- parcelas de control, sin clareo;
- Clareo moderado bajo (20% de basal área eliminada con la selección de árboles de cultivo) principalmente eliminando árboles suprimidos y algunos dominantes o codominantes (árboles con tallos malformados);
- Clareo fuerte bajo (30% de área basal eliminada de aquí en adelante abreviado como parcelas T30) con selección de árboles de cultivo, eliminando todos los oprimidos y algunos árboles dominantes o codominantes con malformaciones en su forma estructural).

Se realizó una segunda clara en el año 2009 que se diferenció de la primera en que la intensidad de la clara más fuerte fue del 40 % del área basimétrica, un 10 % más que en el año 1.999.

En Benasa (Navascués) se establecieron 3 parcelas pero no se ha realizado ningún clareo.

En el año 2017 el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad instaló, sobre estas parcelas, un segundo experimento dentro del proyecto de investigación Project AGL2016-76463-P - TIMENUTRIENT, financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad en el cual se engloban las actividades realizadas. En base al nuevo diseño experimental, el presente estudio únicamente se ha realizado en las parcelas con los tratamientos A (control) y C (clara intensa) en Aspurz.

En mayo de 2017, se comenzó con la implementación de un experimento de manipulación de los ciclos de nutrientes en las dos localidades de ensayo.

Tanto en Aspurz, en cada una de las tres parcelas control (tratamiento A) y tres parcelas con mayor intensidad de clara (tratamiento C) se escogieron tres hayas objetivo pertenecientes al estrato de árboles dominantes de una zona donde el dosel arbóreo estaba constituido casi en su totalidad por copas de pino. De esta forma, en Aspurz se seleccionaron

un total de 18 árboles y en Benasa-Navascués, 9 árboles, sobre 3 parcelas puras de haya con 3 árboles en cada una.

Se sometieron en el año 2017 a diferentes tratamientos de fertilización (3 tratamientos) de la siguiente forma:

En todas las parcelas se designó un árbol control (marcado con una C), un árbol sometido a un proceso de fertilización (marcado con una F) y un árbol sometido a una reducción del aporte natural de nutrientes.

A continuación, se describen los tres tratamientos diferentes presentes en cada parcela:

− Tratamiento Control (C): Árbol control no sometido a tratamientos de fertilización marcado con una letra C.

− Tratamiento Fertilización (F): Árbol marcado con una F sometido a un tratamiento de fertilización. El árbol se encuentra centrado en un área de fertilización de 2,50 x 2,00 metros. Las aplicaciones se realizaron en dos veces. En mayo de 2017 se aplicó una dosis de fertilizante N-P-K (Nitrofoska®) consistente en 25 kg N/ha, 11 kg P/ha y 29,39 kg K/ha. En octubre de 2017, se fertilizó por segunda vez con una dosis de fertilizante N-K (FerroTop®) de 22,5 kg N/ha y 37,35 kg K/ha.

− Tratamiento sin hojarasca (NL): Árbol sometido a una reducción del flujo de nutrientes debido a que se instaló una malla de retención de desfronde a su alrededor. El mantillo situado bajo el área que ocupa la malla se elimina periódicamente con un escobón de jardinería . La malla de retención está constituida por una estructura de tubos de PVC de 2,50 x 2,00 x 1,50 m y una malla de aluminio con poros de 1 mm de diámetro.

El estudio se realizó en 3 profundidades de estudio, de 0 a 13 cm (13), de 13 a 26 cm (26) y de 26 a 39 cm (39).

En total 81 muestras.

2.3.2. Estudio de los rasgos funcionales de las raíces finas de haya (*Fagus sylvatica*)

En este estudio se evaluaron árboles de las tres parcelas control y de las tres parcelas con clareo fuerte de Aspurz, además de las tres parcelas de Benasa-Navascués. Se seleccionaron 3 árboles por parcela (en total 27) y se recogieron muestras a 50 cm del tronco tal y como se describirá posteriormente.

En el presente diseño experimental, tal y como se puede comprobar, no se han tenido en cuenta ni las claras ni las parcelas. Esto es debido a que ha pasado un amplio margen de tiempo desde que se aplicaron las claras (10 años en Aspurz), además de que este estudio se ha realizado a nivel de árbol y no de parcela. Estudios recientes realizados a esta misma escala han demostrado que no hay diferencias ni entre parcelas ni entre distintos tratamientos de claras en cuanto a la composición química del suelo o densidad de raíces (Goñi 2019; Resano 2018). Por lo tanto, se decidió obviar estos factores y centrarnos en tres factores: el sitio (Aspurz y Benasa-Navascués), la profundidad (0-13 cm, 13-26 cm y 26-39 cm) y

la disponibilidad de nutrientes (fertilización, control y exclusión de hojarasca). Teniendo en cuenta que se utilizaron tres réplicas.

2.3.3. Metodología

La metodología consistió en las siguientes fases:

Método de campo

Fase 1: Se extrajeron en puntos determinados barrenas de profundidad fija (13 cm) a 3 profundidades (0-13 cm, 13-26 cm, 26-39 cm) que se guardaron en una bolsa de plástico herméticamente cerrada con su correspondiente identificación de campo. Dicha identificación estaba constituida por cuatro apartados informativos:

1. Localización:

   a. N: parcela localizada en Benasa-Navascués

   b. A: parcela localizada en Aspurz

2. Número de parcela: Referente a la parcela según su tratamiento de clara (tres parcelas sin tratamiento de clara y tres parcelas con una clara del 30%)

3. Tratamiento: Identifica el tratamiento de fertilización del árbol objeto de cada parcela ya que en cada parcela se distinguen 3 árboles sometidos a diferentes tratamientos de disponibilidad de nutrientes.

   a. C: árbol testigo, sin manejo de nutrientes

   b. F: árbol fertilizado en dos ocasiones

   c. NL (No litter): árbol sometido a una deficiencia de nutrientes debido a la exclusión de hojarasca

4. Profundidad: Detalla la profundidad a la que se ha extraído la muestra en cuestión.

Las raíces contenidas en estas muestras fueron separadas del suelo para permitir la medición de las siguientes variables:

- Pesos secos de raíces de absorción y de transporte de Haya, peso de raíces muertas, pesos secos de raíces de absorción y de transporte de pino, pesos otras raíces,
- Longitudes de diferentes diámetros de raíces finas,
- Volumen de raíces,
- Volúmenes de tierra total y fina de cada muestra.

Finalmente, mediante las muestras y su posterior clasificación explicada en los siguientes subapartados correspondientes a los métodos de laboratorio, se consiguió llegar al estudio objetivo de las variables respuesta.

Las variables respuesta analizadas fueron ocho:

1. Densidad de raíces finas de absorción.
2. Densidad de raíces finas de transporte.
3. Proporción de raíces vivas totales.
4. Proporción de raíces vivas de haya (*Fagus sylvatica*).
5. Proporción de raíces de absorción vivas de haya (*Fagus sylvatica*).
6. La densidad del tejido de raíces finas de absorción.
7. Longitud específica de raíces de absorción.
8. Longitud específica de raíces de transporte.

Trabajo de Laboratorio

Tras la extracción e identificación de las muestras en campo, en el laboratorio se realizaron los siguientes trabajos con el objetivo de preparar las muestras de raíces finas de haya y continuar con la obtención de datos para el estudio de los rasgos morfológicos

Fase 2: Se separaron las raíces existentes en categorías, según especie (pino, haya y otras), estado (vivas y muertas) y función (absorción y transporte). La clasificación de raíces se llevó a cabo basándose en el estudio de raíces de referencia, de las cuales se conocía su especie, y se congelaron para su conservación. Para este trabajo se analizan solamente las raíces de haya.

Fase 3: Se escanearon las raíces finas de haya, ya separadas entre raíces de absorción y de transporte, utilizando un escáner EPSON Perfection V800 y una resolución de 1200 dpi. Posteriormente se analizaron las imágenes obtenidas con el programa WinRHIZO Pro 2019a (Régent Instruments Inc. 2019), que permite medir las diferentes raíces y obtener el volumen de éstas y posteriormente se realiza el pesado de todas las raíces secas, incluido los fragmentos, muertas y otras no identificadas, para obtener el total de las raíces en cada muestra.

Por lo tanto los datos de partida, que son los que interesan en este estudio, fueron los pesos secos de raíces de absorción y de transporte de Haya, peso de raíces muertas, pesos secos de raíces de absorción y de transporte de Pino, pesos otras raíces, longitudes de diferentes diámetros de raíces finas, volumen de raíces, volúmenes de tierra total y fina de cada muestra.

Cada muestra estaba localizada en profundidad de muestreo, sitio, tipo de clara realizada en el lugar de extracción, tipo de tratamiento de fertilización realizado en este árbol, especie del árbol más cercana y tipo de dosel.

Fase 4: Después del escaneo y antes del tratamiento de datos, las muestras fueron secadas en una estufa durante 48 horas a 40° para calcular su masa seca (Goñi, 2019). Posteriormente, con las medidas obtenidas mediante el software y la masa, se calcularon los rasgos funcionales, utilizando el programa informático Microsoft Excel 2010, se obtuvieron las medidas de Las longitudes específicas L.E. (cm/gr), Áreas específicas(cm^2/gr), densidad del tejido(cm^3/gr), densidad de raíces finas muertas por Volumen de suelo (mg/cm^3), densidad de

raíces finas de absorción de haya por Volumen de suelo (mg/cm^3), densidad de raíces finas de transporte de haya por Volumen de suelo (mg/cm^3), ratio de raíces Finas vivas/muertas, proporción de raíces finas muertas y su inverso (proporción de raíces vivas), proporción de raíces finas vivas de haya, proporción de raíces de absorción de haya y su inverso (proporción de raíces de transporte de haya).

Fase 5: Los resultados obtenidos se analizaron según con el programa estadístico R 3.2.3. (R Core Team, 2015). Para cada variable respuesta se realizó un modelo mixto incluyendo los tres factores fijos de sitio, profundidad y disponibilidad de nutrientes y como factor aleatorio el árbol, incluyendo así la variabilidad intrínseca existente entre los árboles. En cada caso se comprobó la homocedasticidad de la varianza entre grupos y la normalidad de los datos mediante las pruebas de Levene y de Shapiro-Wilk respectivamente.

2.3.4. Factores de muestreo

Como ya se ha indicado en el apartado anterior, cada muestra estaba localizada en profundidad de muestreo, sitio, tipo de clara realizada en el lugar de extracción, tipo de tratamiento de fertilización realizado en este árbol. Es necesario entender los factores que influyen en el crecimiento de las raíces y sus interacciones, por eso el estudio estadístico se analizó con el programa R, ya que permite realizar correlaciones mixtas.

Factor clara: Este estudio se ha hecho a nivel de árbol y no de parcela, por lo tanto el factor no es representativo del estudio, además de que estudios previos han mostrado que a esta escala (árbol) no hay efectos ni de la parcela ni del tratamiento de clara sobre la composición química del suelo ni sobre la densidad de raíces a ninguna profundidad. Por lo que este factor se desecha.

Tipo de tratamiento de fertilización: sobre el tratamiento de fertilización realizado el tratamiento de disponibilidad de nutrientes (C, F, NL).

Factor Profundidad: Se estudiaron tres profundidades principalmente. Como la barrena utilizada para la extracción de las muestras tenía 13 cm, las profundidades son cada 13 cm. de 0 a 13 cm. de 13 a 26 cm. de 26 a 39 cm. a más profundidad se realizaron extracciones pero no se toman en cuenta en este estudio.

Factor Sitio: En este estudio se analizan dos lugares (Aspurz, Benasa-Navascués). Como ya se ha explicado, estos lugares presentan diferencias en cuanto a cota (150 metros superior en Benasa-Navascués), pendiente (muy superior en Benasa-Navascués) y litografía. Si comparamos la composición química entre Aspurz y Benasa-Navascués, Aspurz es ligeramente más ácido. Y en cuanto a fertilidad, Benasa-Navascués sería más pobre con un ratio Carbono/Nitrógeno más alto. En Benasa-Navascués se aprecia una mayor capa de mantillo, posteriormente, en la capa intermedia de tierra, presenta mucha mayor pedregosidad. Sin embargo, en la capa más profunda, la pedregosidad disminuye e incluso es menor que en Aspurz.

2.4. Variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces:

Como variables relacionadas con la cantidad/ proporción de raíces a tener en cuenta, tendremos dos principales: Densidad de raíces finas de absorción y de transporte y Proporción de raíces vivas totales y de haya (*Fagus sylvatica*).

2.5. Variables relacionadas con rasgos funcionales:

La variación en los rasgos funcionales a menudo representa diferentes estrategias de plantas o adaptaciones a una gama de condiciones ambientales, a nivel local (Pérez-Ramos et al. 2012 ; de la Riva et al. 2016), regional (Liu et al. 2010 ; Chen et al. 2013) y escalas globales (Díaz et al. 2004 ; Wright et al. 2004 ; Díaz et al. 2016)

Esta relación de los rasgos funcionales con la cantidad/proporción de raíces y con las condiciones ambientales la que hace interesante su estudio. Se eligen dos rasgos como más representativos: la densidad del tejido de dichas raíces y La longitud específica de raíces de absorción y transporte.

2.6. Análisis estadísticos.

El diseño experimental se realizó con tres factores, uno con dos niveles (i.e., Sitio) y los otros dos con tres cada uno (Variable ~ Sitio + Profundidad + Nutrientes).

La variable clara fue desechada desde el principio, por los argumentos expuestos anteriormente. Sin embargo, también se analizó haciendo selección con modelos mixtos y haciendo análisis parciales (cogiendo solo Aspurz para comparar parcelas control y aclaradas) reforzando que no hay efecto de la clara y siendo desestimado como variable.

Así que en todas las variables los factores utilizados en los modelos son Sitio, Tratamiento y Profundidad, con sus interacciones.

Para cada variable se hizo un análisis siempre teniendo en cuenta los mismos factores, es decir, se hicieron tantos modelos como variables respuesta hay.

Los modelos eran modelos mixtos que tenían como factores fijos el Sitio (Aspurz, Benasa-Navascués), la Profundidad (13, 26, 39) y el Tratamiento de disponibilidad de nutrientes (C, F, NL), y como factor aleatorio el Árbol, para incluir la variabilidad que pueda ocurrir entre individuos.

Las graficas y tablas obtenidas de dicho análisis se encuentran en el apartado 7. Apéndices.

3. RESULTADOS

3.1. Resultados del análisis estadístico

Tras realizar los análisis iníciales con todos los datos obtenidos a partir de los diez Análisis de Varianzas multifactoriales (uno por cada variable respuesta), se puede observar que el factor determinante en las diferencias de rangos funcionales y proporciones de densidad de raíces finas es la profundidad, que afectó significativamente a todas las variables, seguida del sitio, que tuvo efectos significativos sobre las raíces finas de absorción y la proporción de raíces vivas. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para los nutrientes en ninguna variable. Sólo la interacción entre profundidad y sitio mostró efectos significativos, en concreto para la densidad de raíces finas de absorción raíces finas de transporte y la proporción de raíces vivas.

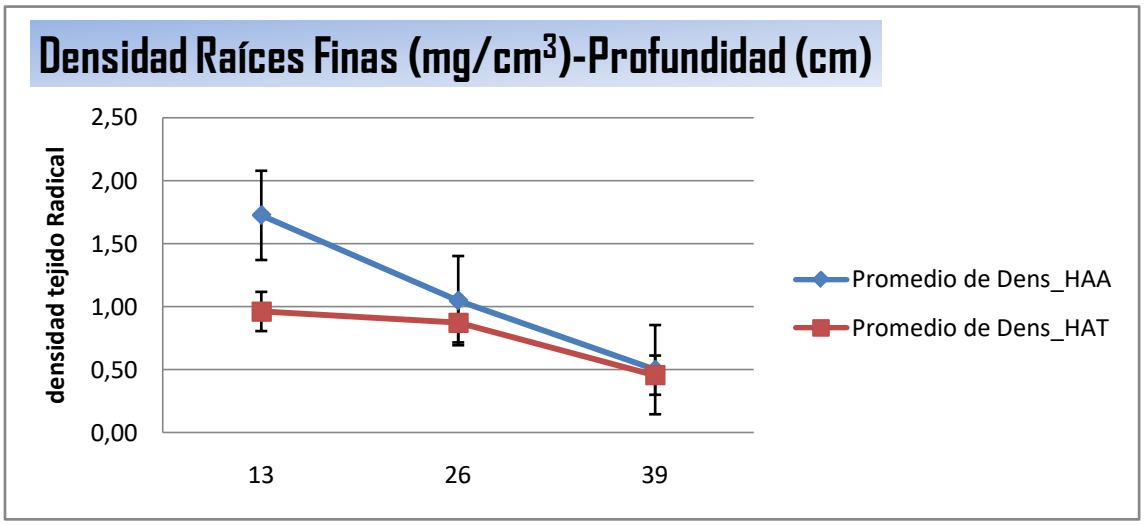
Tabla 3: Resultados estadísticos de las variable analizadas con modelo mixtos en función de los factores (nutrientes, profundidad, sitio e interacciones dobles). * p ≤ 0.05, ** p ≤ 0.01, *** p ≤ 0.001

	Densidad raíces finas Haya absorción	Densidad raíces finas Haya transporte	Proporción raíces vivas	Proporción raíces Haya	L.E. Raíces finas absorción Haya	Densidad tejido Raíces finas absorción Haya
Nutrientes						
Profundidad	***	***	*	*	***	*
Sitio	*		*			
Nutrientes*Profundidad						
Nutrientes*sitio						
Profundidad*sitio	**	*	*			
R^2M	0,44	0,31	0,26	0,14	0,15	0,30
R^2C	0,76	0,48	0,41	0,67	0,71	0,46

R^2M **: valor marginal R cuadrado asociado con efectos fijos**
R^2C: **valor R2 condicional asociado a los efectos fijos más los efectos aleatorios.**

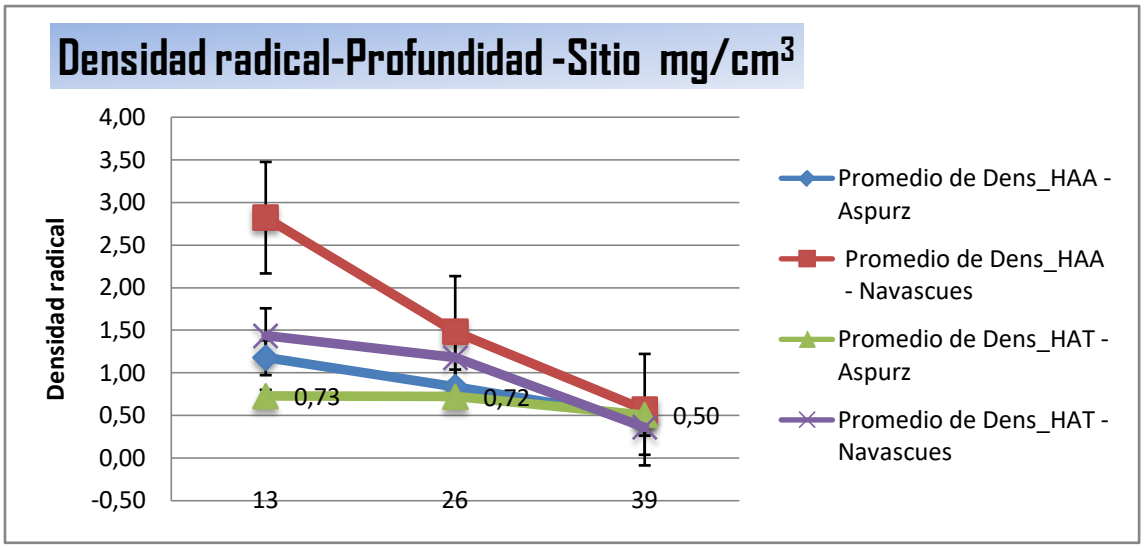
3.2. Variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces:

3.2.1. Densidad de raíces finas de absorción y de transporte por volumen de suelo



Gráfica 1: Densidad media ± error estándar (mg/cm^3)de raíces finas de absorción (HAA) y raíces finas de transporte (HAT) con respecto a la profundidad (cm) en que se encuentran 13 (de 0 a 13 cm), 26 (de 13 a 26 cm) y 39 (de 26 a 39 cm).

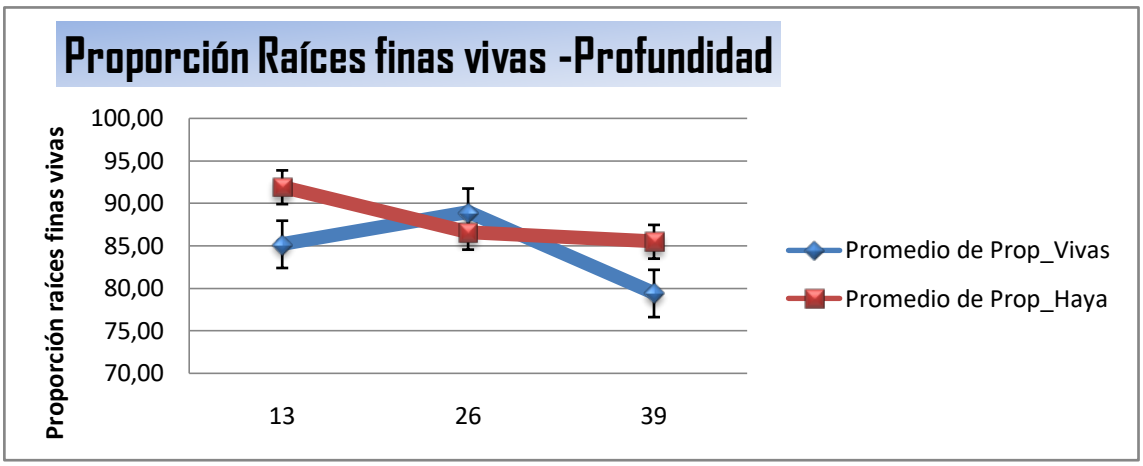
Cuando se observa la densidad de raíces finas (mg/cm^3) sin tener en cuenta el factor sitio, se aprecia que la profundidad tiene un efecto significativo ($p < 0.001$) tanto sobre las raíces finas de absorción como en las de transporte. La densidad de raíces de absorción es superior (1,7 mg/cm^3) en las capas superficiales disminuyendo con la profundidad (hasta 0,5 mg/cm^3) ($p < 0.001$, Tabla 3). Sobre todo la diferencia está entre las raíces finas de absorción con muchísima más densidad en las capas superficiales que la que presentan las raíces de transporte en el mismo estrato (0,96 mg/cm^3), tendiendo a igualarse conforme se profundiza. Apreciamos un valor medio de errores estándar superior, teniendo en cuenta todas las profundidades, en las raíces de absorción (0,35 mg/cm^3) que en las de transporte (0,15 mg/cm^3).



Gráfica 2: Densidad media ± error estándar (mg/cm^3) de raíces finas de absorción (HAA) y raíces finas de transporte (HAT) con respecto a la profundidad en que se encuentran 13 (de 0 a 13 cm), 26 (de 13 a 26 cm) y 39 (de 26 a 39 cm) teniendo en cuenta el factor Sitio

Sin embargo, cuando se estudia la densidad radical de forma diferenciada por sitios, se aprecian diferencias en cómo reaccionan según el sitio. Se produce una interacción entre el sitio y la profundidad ya que en ambos tipos de raíces, las diferencias en densidad entre sitios, (Navascués > Aspurz) son máximas entre 0 y 13 cm, disminuyen bastante entre 13 y 26 cm y son casi nulas entre 26 y 39 cm (Gráfico 3). Estas diferencias de densidades entre sitios en la superficie, son mayores en las raíces de absorción que en las de transporte.

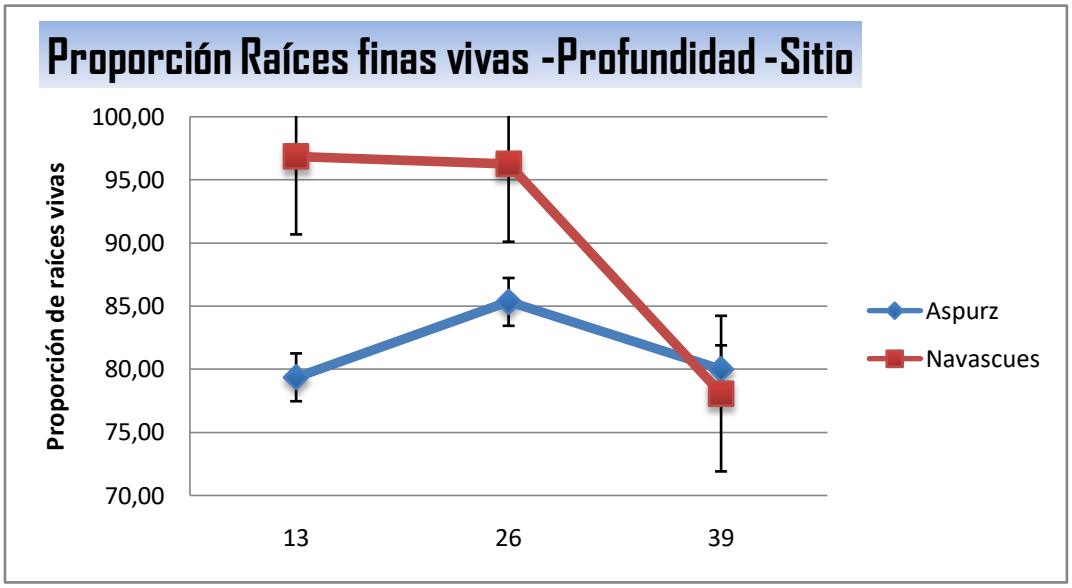
3.2.2. Proporción de raíces vivas totales y de haya, ratio de raíces de absorción.



Gráfica 3 Proporción ± error estándar de raíces vivas del total de raíces (Prop_vivas), promedio de raíces vivas de haya (*Fagus sylvatica*) con respecto de las vivas del total (Prop_Haya), con respecto a la profundidad en que se encuentran 13 (de 0 a 13 cm), 26 (de 13 a 26 cm) y 39 (de 26 a 39 cm).

En la proporción de raíces vivas se aprecia que la profundidad tiene un efecto significativo ($p < 0.05$) sin tener en cuenta el sitio. Observamos que la proporción de raíces vivas con respecto de las totales se mantiene estable entre 0 y 13 cm (90%) disminuyendo algo

en el perfil entre 26 y 39 cm (85%). Cuando se estudia las raíces de Haya vivas de entre todas las vivas, también se ve que los porcentajes son similares en todos los estratos, y cuando lo que que quiere apreciar es el ratio de raíces de absorción de haya con respecto al total de raíces de haya, vemos que en el estrato entre 26 y 39 cm, las raíces de absorción son más abundantes que en los estratos entre 0 y 26 cm donde se mantienen estables en un 55%.



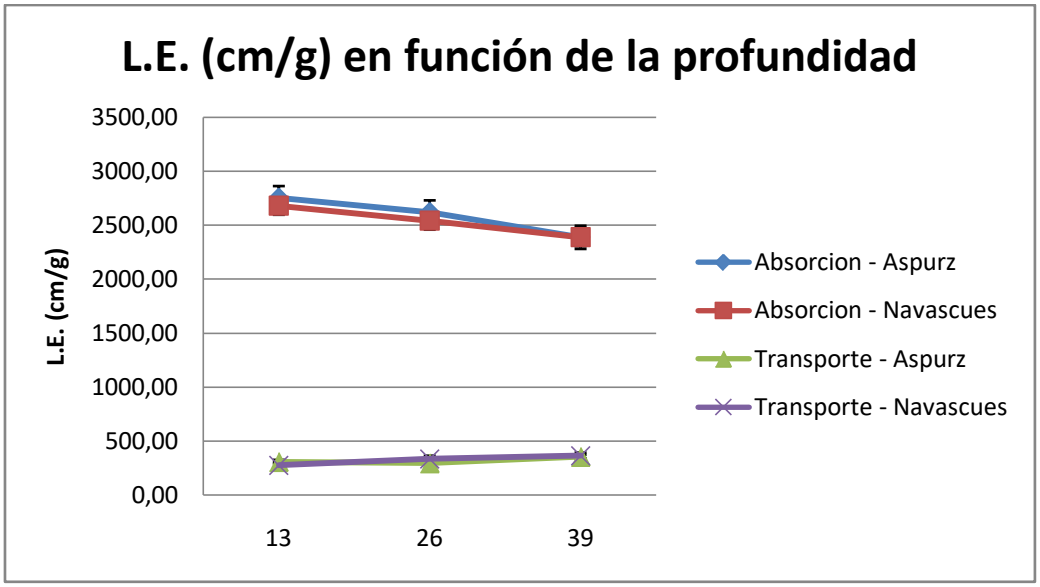
Gráfica 4: Proporción ± error estándar de raíces vivas según profundidad en que se encuentran 13 (de 0 a 13 cm), 26 (de 13 a 26 cm) y 39 (de 26 a 39 cm) y el sitio

Ahora bien, cuando se estudia la proporción de raíces vivas teniendo en cuenta el sitio, se observa que en Aspurz la proporción de raíces vivas con respecto de las totales es un poco más alta (85%) en el estrato superficial entre 13 y 26 cm, disminuyendo posteriormente algo en el perfil entre 26 y 39 cm, pero las diferencias no son notables manteniéndose entre un 85 y un 80 %. Sin embargo, en Benasa-Navascués mientras que en los estratos entre 0 y 26 cm el índice de supervivencia es muy alto (96%) y disminuye de forma importante (78%), en el estrato entre 26 y 39 cm.

El mayor error estándar está en las parcelas de Benasa-Navascués siendo de 6,30 frente a los 3,13 en Aspurz. (El valor medio de errores estándar se calcula teniendo en cuenta todas las profundidades).

3.3. Variables relacionadas con rasgos funcionales:

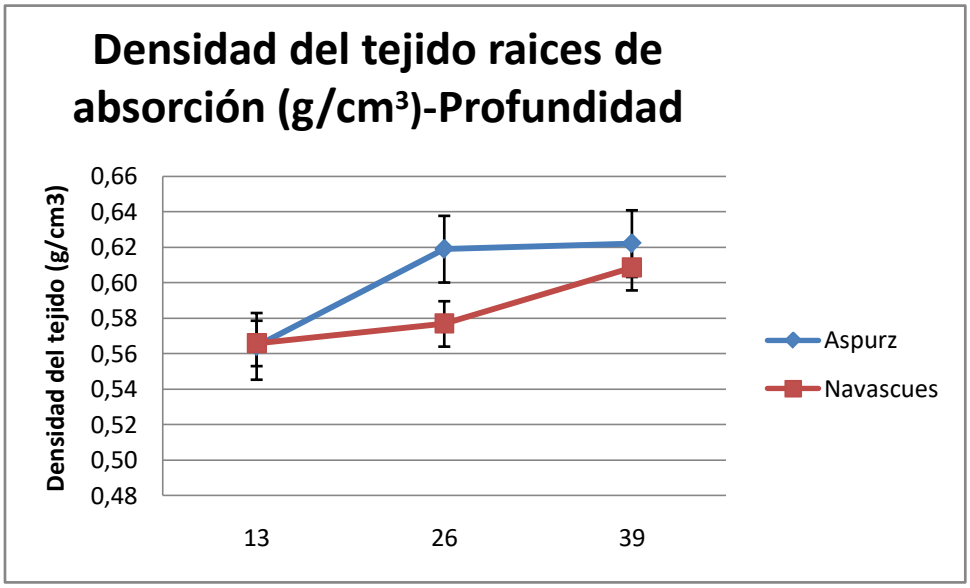
3.3.1. Longitud específica de raíces de absorción y transporte.



Gráfica 5: Longitud específica (L.E.) ± error estándar de raíces finas de Absorción y raíces finas de Transporte con respecto a la profundidad en que se encuentran 13 (de 0 a 13 cm), 26 (de 13 a 26 cm) y 39 (de 26 a 39 cm) y el sitio

En esta gráfica se aprecia claramente que las raíces finas de haya, raíces de absorción y de transporte, actúan de forma muy diferente en función de la profundidad, con un efecto significativo ($p < 0.001$), no así con el sitio. Es muy claro que las raíces de absorción disminuyen su longitud especifica conforme aumenta la profundidad (estrato entre 0 y 13 cm 2755 cm/g y en estrato entre 26 y 39 cm 2380 cm/g) y las raíces de transporte la aumentan de manera ligera (estrato entre 0 y 13 cm: 280 cm/g y en estrato entre 26 y 39 cm: 356 cm/g), siendo los errores estándar mínimos. Cuando realizamos la gráfica añadiendo el factor sitio, prácticamente no varía a la gráfica general en ninguno de los dos sitios.

3.3.2. La densidad del tejido de dichas raíces



Gráfica 6: Densidad del tejido (g/cm^3) ± error estándar de las raíces finas de absorción con respecto la profundidad en que se encuentran 13 (de 0 a 13 cm), 26 (de 13 a 26 cm) y 39 (de 26 a 39 cm) y el sitio

La densidad del tejido (g/cm^3) de las raíces finas es otro rasgo funcional interesante de analizar. En el estudio estadístico, sólo salen como robustos ($p < 0.05$) los datos de las raíces de absorción en el factor profundidad. Se aprecia cómo la densidad de las raíces finas de absorcion es muy inferior en el estrato entre 0 y 13 cm en ambos sitios pero en Aspurz se llega a la densidad a partir del estrato entre 13 y 26 cm. Sin embargo en Benasa-Navascués la densidad aumenta de forma más paulatina hasta casi igualarse en el estrato entre 26 y 39 cm . Lo que si llama la atención es la diferencia bastante significativa de densidad de tejido entre los dos sitios algo que no se aprecia en el estudio de L.E.

4. DISCUSIÓN

4.1. Distribución vertical de las raíces finas de haya en los dos bosques estudiados.

4.1.1. Densidad de raíces finas según su distribución vertical

El primer objetivo que se ha marcado en este trabajo es determinar la distribución vertical en el suelo de las raíces finas de haya (*Fagus sylvatica*), en los dos bosques estudiados.

Tras el análisis de las variables relacionadas con la cantidad/proporción de raíces se aprecia claramente que la mayor densidad de raíces finas se encuentra en los estratos superiores disminuyendo con la profundidad, encontrándose la mayor densidad en la capa superficial con mayores nutrientes, con lo cual la primera hipótesis se cumple.

4.1.2. Capacidad de exploración del suelo y de adquisición de recursos por medio de la medición de la densidad de raíces finas

El segundo objetivo trata de evaluar la capacidad de exploración del suelo y de adquisición de recursos por medio de la medición de la densidad de raíces finas y aquí es donde se aprecian diferencias significativas entre los dos sitios.

El sitio Benasa-Navascués presenta una densidad de raíces finas muy superior a Aspurz en su estrato entre 0 y 13 cm, igualándose esta variable con la profundidad. Y esto crea incertidumbres en cuanto a este comportamiento.

La diferencia del valor de la densidad de raíces de absorción, comparada con la densidad de las raíces de transporte, es mayor en los estratos superficiales entre 0 y 13 cm, acercándose proporcionalmente en los estratos más profundos, siendo esta diferencia más notable en la capa 0-13 cm, en Benasa-Navascués que en Aspurz. En la tabla 4 se puede observar estas diferencias.

Tabla 4: Densidad en g/cm3. Comparativa de Densidades de raíces finas entre Aspurz y Benasa-Navascués

	Profundidad		
	0-13 cm	26-39 cm	Diferencia
Aspurz (absorción)	1,18	0,47	0,71
Aspurz (transporte)	0,73	0,50	0,23
Benasa (absorción)	2,82	0,57	2,25
Benasa (transporte)	1,43	0,36	1,07

La densidad de raíces finas está condicionada por la disponibilidad de nutrientes y su variación con micrositios, con la presencia de oxígeno y con la porosidad y permeabilidad del suelo (Misra, Alston, y Dexter 1989). Por otro lado, algunos autores afirman que las mayores cantidades de raíces finas se corresponden con unos menores niveles de fertilidad edáfica, lo cual sugeriría la compensación de la baja disponibilidad de nutrientes con una mayor capacidad de exploración del suelo para su captura, lograda a través de una masa de raíces más abundante (Herrera et al. 1978).

En principio, estas dos conclusiones no tienen porque ser contrapuestas sino diferentes formas de actuación de distintas especies. No parece, por los datos de los nutrientes en ambos sitios, que éstos sean limitantes y vayan a crear estas diferencias.

Las raíces de absorción son las que interaccionan más con el suelo y que están más directamente relacionadas con el intercambio de sustancias y por eso deberían ser más variables, adaptables, en función de las condiciones del suelo. (Guo, Li, et al. 2008; Xia, Guo, y Pregitzer 2010). Pero la producción de raíces de absorción también lleva asociados el crecimiento anterior de raíces de transporte (Eissenstat 1991). La mayor densidad de raíces de transporte en Benasa-Navascués que raíces de absorción en Aspurz puede ser debida a la necesidad de sustentar una mayor densidad de raíces de absorción.

Otros datos extraídos de este estudio y que condicionan las conclusiones son la proporción de raíces vivas y la compactación del suelo.

La proporción de raíces vivas da una idea de las condiciones edáficas del terreno, cuantas más raíces finas muertas, más inversión en carbono de la planta en exploración puesto que las raíces finas de absorción son las que tienen un periodo de supervivencia inferior(Núñez et al. 2014; Misra, Alston, y Dexter 1989b) y un plazo de renovación también inferior.

Por lo tanto, la mayor proporción de raíces finas muertas en Aspurz con respecto a Benasa-Navascués en el estrato entre 0 y 13 cm, no se corresponde muy bien con la existencia de una mayor proporción de raíces de absorción con respecto a las de transporte en Benasa-Navascués y a que las raíces de absorción presentan una longevidad inferior a las de transporte (Eissenstat et al. 2000; Fort, Volaire, y Guilioni 2017; Reich 2014).

Una hipótesis razonable es que en Aspurz hay una tasa de renovación superior y que en el momento del estudio la proporción de raíces muertas inferior compense la diferencia de densidad de raíces entre Aspurz y Benasa-Navascués.

Otra hipótesis es que las diferencias en cuanto a raíces muertas podrían deberse también al resto de raíces de otras especies de las que no sabemos su proporción de absorción/transporte.

En cualquier caso, con los datos que tenemos no se puede dar una conclusión medianamente válida, por lo que se considera conveniente investigar en ese sentido.

La compactación del suelo es otro factor a tener en cuenta puesto que altera la presencia de oxígeno, la porosidad y la permeabilidad del suelo, lo que conlleva a transformaciones intensas del sistema en relación con la disponibilidad de recursos (Rubio et al., 1999).

Por lo tanto, a falta de datos de compactación de los suelos de Aspurz y Benasa-Navascués, se puede deducir que los suelos superficiales de Benasa-Navascués presentan una compactación inferior a los de Aspurz debido a su menor concentración de tierras finas en los estratos entre 0 y 26 cm como se indica en la tabla 2, al tener una mayor cantidad de mantillo que facilita el crecimiento de las raíces finas, y que conforme profundizamos esta densidad se va equiparando hasta ser superior en el estrato entre 26 y 39 cm.

Hay mayor densidad de raíces finas en Benasa-Navascués por unidad de suelo y la proporción de raíces de absorción es inferior en Aspurz. La explicación la debemos obtener de una dificultad mayor en Aspurz para obtener nutrientes en la capa superficial. Ya sea por las características químicas del suelo, la capa entre 0 y 13 cm presenta un pH inferior (4,8 Aspurz frente a 5,31 Benasa-Navascués) que le impide la absorción de nutrientes de la misma forma que en Aspurz y adicionalmente, también hay diferencias en las cantidades de nutrientes en el suelo mineral que podrían complementar la explicación del patrón o por una mayor compactación del suelo que impida su desarrollo, por lo tanto se necesita invertir más en formación de raíces de absorción en Benasa-Navascués que en Aspurz.

4.2. Efectos de la profundidad en los rasgos funcionales de raíces de absorción y transporte y la densidad de raíces finas de haya.

La segunda parte de la segunda hipótesis consiste en evaluar la capacidad de exploración del suelo y de adquisición de recursos por medio de la medición de los rasgos funcionales.

Como ya se ha explicado, la capacidad de exploración del suelo por las raíces está condicionada por la facilidad de obtención de nutrientes y ésta lo está por la forma y cantidad en que estos se encuentran, por la porosidad y permeabilidad del suelo, lo que conlleva a transformaciones del sistema radicular en relación con la disponibilidad de recursos (Rubio et al., 1999). Mayor L.E. representa una mayor capacidad de las raíces para explorar zonas del suelo previamente alcanzados por las raíces de transporte(Eissenstat et al. 2000)

Estos condicionantes por lo tanto influyen en los rasgos funcionales de las raíces finas tales como la longitud específica y la densidad del tejido. Las comunidades de plantas que crecen en entornos más productivos (es decir, con mayor nitrógeno del suelo, materia orgánica y la disponibilidad de agua) están dominadas por especies que tienen características de las raíces asociados con la adquisición de recursos rápida. Estos rasgos funcionales pueden facilitar una tasa de crecimiento más rápido y permiten a las especies competir mejor por los nutrientes del suelo y agua (Eissenstat et al. 2000; Kramer-Walter, Bellingham, y Millar 2016).

Según el estudio realizado sobre las raíces de pino silvestre ((Zozaya 2019), datos sin publicar del grupo de ecología de la UPNA), la longitud específica de las raíces de absorción de pino silvestre es (media ± desviación estándar): 579,6 ±192,8 cm/g, y la L.E. de las raíces de transporte: 203,5 ± 66,6 cm/g.

En este caso, las raíces de absorción y de transporte de pino silvestre respondieron de la misma forma a los factores (nutrientes, profundidad, sitio e interacciones) y no mostraron tanta diferenciación como en el caso del haya, en la cual medimos una longitud específica de las raíces de absorción (media ± desviación estándar en todas las profundidades): 2452 ±491,3 cm/g y la L.E. de las raíces de transporte: 310,5 ± 114,6 cm/g.:

En el caso del pino no hubo efecto de la profundidad ni de la disponibilidad de nutrientes, sólo del sitio (comparando Aspurz y Garde). Sin embargo el factor profundidad es el factor determinante en el haya.

Por otro lado, si se analiza la densidad del tejido de las raíces finas. conociendo que las plantas con tejidos de raíces más densas tenían, también, raíces con mayor contenido de materia seca y área específica (cm^2/g) de la raíz más baja, lo cual se asocia, comúnmente, a un funcionamiento con una estrategia de conservación de recursos, (p. ej., Pérez-Ramos, Roumet, y Cruz 2012; de la Riva, E., Tosto, y Pérez-Ramos 2016). Es decir, lo que se gana produciendo raíces más densas, se pierde en área específica pero se gana en resistencia y longevidad de las raíces. Por lo tanto, las raíces de haya presentarán unas raíces más rápidas en su crecimiento y con mayor densidad, cubriendo el suelo con mayor eficacia que el pino silvestre, pero con menor densidad de tejido, resistencia y longevidad.

De esto podemos deducir que el haya necesitará de unos suelos más desarrollados, con mayor capa de mantillo y menor compactación que le permita colonizar el suelo con mayor eficiencia que el pino, y por lo tanto extraer los nutrientes mucho más rápido que éste pero a costa de una estrategia de consumo de carbono para formación de estructuras más perecederas y con menor resistencia.

El tercer objetivo trata de establecer la relación de las variables medidas con la profundidad del suelo, la localización, la disponibilidad de nutrientes y sus interacciones. Este objetivo comprende los dos objetivos anteriormente explicados.

Si se compara las raíces del haya (*Fagus sylvatica*) con las del Pino albar (Pinus sylvestris) observamos claras diferencias en sus rasgos morfológicos. El rasgo que presenta mayor diferencia de los estudiados entre ambas especies es la longitud específica (L.E.). El Haya presenta una longitud especifica en las raíces de absorción mucho mayor que el pino, lo que indica que invierte mucho menos carbono en la formación de estructuras por longitud y por lo tanto genera estructuras más débiles que le permiten explorar mucho más terreno de forma más rápida. Esto nos indica que el haya es una especie que coloniza terrenos maduros donde las raíces tienen facilidad de expansión pero con estructuras más temporales para el aprovechamiento rápido de los nutrientes existentes.

La hipótesis segunda dice que habrá diferencias de morfología y densidad de las raíces finas de absorción y de transporte, es decir, que habrá evidencias de especialización funcional en función del orden de la raíz queda totalmente aceptada en los datos analizados.

Si se observa la sucesión vegetal, este comportamiento del haya cuadra con la sucesión de pinar a hayedo, donde el pinar es la especie pionera que coloniza los terrenos baldíos debido a su estructura radicular más densa y estable, y posteriormente, al cabo de unos años, es sustituido paulatinamente por el hayedo. Es decir, se puede hipotetizar con que la sucesión no se produce solamente por el temperamento de las especies, sino que también influye la forma de gestión que tienen éstas de los recursos para la formación de estructuras radiculares.

Una vez establecido el hayedo en el pinar, estos rasgos funcionales de su sistema radicular también le proporciona ventajas en su nutrición, puesto que el haya será capaz de extraer más nutrientes que el pino de forma más rápida y eficaz. Por dos motivos: por su mayor volumen ocupado de espacio con raíces de absorción y por una capacidad mucho mayor para ser colonizado por micorrizas, las cuales le proporcionaran aún mayor capacidad de absorción de nutrientes.

Esta capacidad de absorción de nutrientes, unida a su temperamento de sombra, le proporciona al haya (*Fagus sylvatica*) una clara ventaja sobre el pino en condiciones favorables con respecto al pino, terminando finalmente por sustituirlo en la sucesión vegetal del monte.

El crecimiento superficial se va moderando conforme aumenta la profundidad del suelo. Sin embargo las raíces de transporte son mucho más robustas ya desde los estratos superficiales no presentando prácticamente variación, con la profundidad, en su longitud respecto a su masa.

Se observa que la densidad del tejido aumenta con respecto a la profundidad, lo que encaja con los datos obtenidos de L.E. y densidad de suelo ocupado, y explica que la densidad de las raíces de absorción superficiales tienen que tener menor densidad de tejido puesto que presentan mayor densidad de ocupación de suelo con mayor longitud por gramo de materia invertida.

Sin embargo, también se puede apreciar que la densidad de tejido en Aspurz es mayor que en Benasa-Navascués en el estrato entre 13 y 26 cm. Este dato se complementa con que la densidad de ocupación del suelo era mucho mayor en Benasa-Navascués que en Aspurz y la longitud específica es prácticamente igual en ambos sitios. Por lo tanto, así como el peso de cada unidad de longitud no varía en los dos sitios, sí que lo hace el volumen de cada unidad de peso. El diámetro de las raíces es superior en Benasa- Navascués en el estrato entre 13 y 26 cm. Esto se puede explicar porque la compactación del suelo es menor (algo que podemos presuponer por la proporción de tierra fina extraída) y sería menor impedimento al crecimiento en anchura de las raíces, utilizando los mismos compuestos para su crecimiento en longitud y aumentando en zonas huecas para lo que sea (reserva de agua, por ejemplo).

Debemos tener en cuenta que la pendiente es mucho mayor en Benasa-Navascués que en Aspurz influyendo en la diferencia en la estructura del suelo, siendo la profundidad del suelo inferior en Benasa-Navascués. Esta menor profundidad supone una menor capacidad de retención de agua y es posible que las raíces sufran modificaciones para almacenar mayor cantidad de agua. Por lo tanto queda demostrada parcialmente la hipótesis 3 que decía que habrá diferencias en los rasgos funcionales de las raíces finas en función de la profundidad, dada la heterogeneidad física y química a lo largo del perfil vertical del suelo.

Pero sin embargo, la siguiente parte donde decía que habrá una mayor longitud específica en las capas superficiales para mejorar la adquisición de recursos en la zona donde éstos se concentran, y la densidad del tejido de la raíz aumentará en profundidad favoreciendo su resistencia y su capacidad de penetrar el suelo, es falsa en el haya.

Las raíces de absorción funcionan de diferente manera que las de transporte y presentan mayor L.E. en superficie y disminuye con la profundidad, en cambio las de transporte les pasa lo contrario aunque de forma menos pronunciada. La densidad del tejido sí aumenta.

5. CONCLUSIONES

La densidad de raíces finas de haya (*Fagus sylvatica*) disminuye con la profundidad. La densidad de raíces finas será mayor en la parte superficial del suelo, donde se concentran más recursos. Sin embargo esta densidad está condicionada por las características del terreno.

Existen diferencias de morfología y densidad de las raíces finas de absorción y de transporte, es decir, hay evidencias de especialización funcional en función del orden de la raíz, siendo las raíces de absorción más abundantes en la capa superficial e igualándose la densidad en las capas más profundas con las raíces de transporte. Sin embargo existe una cierta correspondencia en la densidad entre raíces de absorción y de transporte debido a que unas sin las otras no pueden realizar sus funciones, siendo mayor la densidad de raíces de transporte cuanta mayor sea la densidad de raíces de absorción.

Hay diferencias en los rasgos funcionales de las raíces finas en función de la profundidad, dada la heterogeneidad física y química a lo largo del perfil vertical del suelo. En las raíces finas de haya, existe una gran diferencia entre las raíces de absorción y de transporte siendo las de absorción muchísimo más ligeras que las de transporte y aumentando su peso conforme aumenta la profundidad y las raíces de transporte prácticamente no varían su longitud específica conforme aumenta la profundidad. Además, aunque las condiciones del terreno sean diferentes el patrón de la longitud específica es el mismo. Sin embargo la densidad del tejido de la raíz aumenta en profundidad favoreciendo su resistencia y su capacidad de penetrar el suelo y varía con las condiciones del terreno.

Esta capacidad de absorción de nutrientes, unida a su temperamento de sombra, le proporciona al haya (*Fagus sylvatica*) una clara ventaja sobre el pino, terminando finalmente por sustituirlo en la sucesión del monte.

Como conclusión práctica para la gestión de los aprovechamientos de madera en hayedo se puede interpretar que la compactación producida por la maquinaria reducirá muchísimo la densidad de raíces finas en las capas compactadas. Y por lo tanto en los primeros años el haya será muy afectada en su crecimiento. Con el paso de pocos años la capa de mantillo le proporcionara el sustrato necesario para ser colonizado por raíces de absorción que, por su mayor capacidad de formación de estructuras sencillas, le darán ventajas competitivas sobre el pino. Esto sucede si la clara se realiza mediante aclareo sucesivo uniforme que permite la restitución de este mantillo rápidamente. Si por el contrario se utiliza otro tipo de sistemas de extracción de madera más agresivas se le estará proporcionando la ventaja ecológica al pino, puesto que su estructura radicular está más adaptada a la colonización de suelos más pobres y a un uso de los recursos más austero.

6. REFERENCIAS

Barkaoui, K, C Roumet, y F Volaire. 2016. «Mean root traitmore than root trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures». *Agric Ecosyst Environ*., 231: 122-132

Brañas, J., Merino, A., & González-Río, F. (2000). Contenido y distribución de nutrientes en plantaciones de Eucalyptus globulus del Noroeste de la Península Ibérica. *Forest Systems*, *9*(2), 317-335.

Caldwell, Martyn M., and J. H. Richards. "Competing root systems: morphology and models of absorption." *On the economy of plant form and function: proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity, Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants, Harvard Forest, August 1983*. Cambridge [Cambridgeshire]: Cambridge University Press, c1986., 1986.

Chen, W, H Zeng, DM Eissenstat, y D Guo. 2013. «Variation of firstorder root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time.» *Glob Ecol Biogeogr*., 22: 846-856

Cornelissen, JHC, S Lavorel, E Garnier, S Díaz, N Buchmann, y DE Gurvich. 2003. «A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide». *Aust J Bot*., 51: 335-380

Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A., & Chapin, III, F. S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, *93*(2), 274-285.

Davies, William J., and Mark A. Bacon. "Adaptation of roots to drought." *Root ecology*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2003. 173-192.

Díaz, S, JG Hodgson, y K Thompson. 2004. «The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents». *J Veg Sci*., 15: 295-304

Díaz, S, J Kattge, y JH Cornelissen. 2016. «The global spectrum of plant form and function». *Nature*, 529: 167-173

Duarte, C. M., Merino, M., Agawin, N. S., Uri, J., Fortes, M. D., Gallegos, M. E., ... & Hemminga, M. A. (1998). Root production and belowground seagrass biomass. *Marine Ecology Progress Series*, *171*, 97-108.

Eissenstat, DM. 1991. «On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks». *New phytol*., 118: 63-68

Eissenstat, DM, CE Wells, RD Yanai, y JL Whitbeck. 2000. «Building roots in a changing environment: implications for root longevity». *New phytol*., 147: 33-42

Fort, F, F Volaire, y L Guilioni. 2017. «Root traits are related to plant water use among rangeland Mediterranean species». *Funct Ecol*., 31: 1700-1709

Freschet, Grégoire T., y Catherine Roumet. 2017. «Sampling roots to capture plant and soil functions». *Functional Ecology*. Blackwell Publishing Ltd. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12883.

Freschet, GT, JHC Cornelissen, RSP van Logtestijn, y R Aerts. 2010. «Evidence of the Bplant economics spectrum^ in a subarctic flora.» *J ecol*., 98: 362-373

Konings, H. (1982). Ethylene-promoted formation of aerenchyma in seedling roots of Zea mays L. under aerated and non-aerated conditions. *Physiologia plantarum*, *54*(2), 119-124.

Genney, David R., Ian James Alexander, and S. E. Hartley. "Soil organic matter distribution and below-ground competition between Calluna vulgaris and Nardus stricta." *Functional Ecology* (2002): 664-670.

Godbold, DL, H-W Fritz, G Jentschke, H Meesenburg, Rademacher, y P. 2003. «Root turnover and root necromass accumulation of Norway spruce (Picea abies) are affected by soil acidity». *Tree Physiol*., 23: 915-921

Goñi, Ibai. 2019. «INFLUENCIA DE LAS DIFERENTES GESTIONES FORESTALES EN LA DISTRIBUCIÓN DEL SISTEMA RADICULAR DE PINUS SYLVESTRIS L. EN UN BOSQUE DEL PIRINEO NAVARRO»: 33-34.

Guo, D, H Li, RJ Mitchel, W Han, JJ Hendricks, TJ Fahey, y RL. Hendrick. 2008. «Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods.» *New Phytologist*., 177: 443-456

Guo, D, M Xia, X Wei, W Chang, Y Liu, y Z. Wang. 2008. «Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species.» *New Phytologist*., 180: 673-683

Herrera, R., Tatiana Merida, Nellie Stark, y C. F. Jordan. 1978. «Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots». *Naturwissenschaften*., 65: 208-209

Holdaway, RJ, SJ Richardson, y Ian A. Dickie. 2011. «Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120000- year soil chronosequence in temperate rain forest». *J ecol*., 99: 954-963

Imbert, J., Blanco, J. y Castillo, F. J. 2008. «Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global».Páginas 481-508 en F. Valladares (editor).Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (2ª edición). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid

Kramer-Walter, KR, PJ Bellingham, y TR Millar. 2016. «Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum.» *J ecol*., 104: 1299-1310

la Riva, EG de, A Tosto, y IM Pérez-Ramos. 2016. «A plant economics spectrum inMediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits?» *J veg sci*., 27: 187-199

la Riva, Enrique G. de, Teodoro Marañón, Ignacio M. Pérez-Ramos, Carmen M. Navarro-Fernández, Manuel Olmo, y Rafael Villar. 2018. «Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum?» *Plant and Soil* 424 (1-2): 35-48. https://doi.org/10.1007/s11104-017-3433-4.

Laliberté, E. 2017. «Below-ground frontiers in trait-based plant ecology.» *New phytol*., 213: 1597-1603

Lambers, H, MW Shane, y MD Cramer. 2006. «Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits». *Ann bot*., 98: 693_713

Lavorel, S, y E Garnier. 2002. «Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail». *Funct Ecol*., 16: 545-556

Leiva, MJ, y R Fernández-Aléz. 1998. «Variability in seedling water status during drought within a Quercus ilex subsp. ballota population, and its relation to seedling morphology.» *Ecol Manag*., 111: 147-156

Liu, G, GT Freschet, y X Pan. 2010. «Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems». *New phytol*., 188: 543-553

Maeght, Jean Luc, Bon's Rewald, y Alain Pierret. 2013. «How to study deep roots-and why it matters». *Frontiers in Plant Science* 4 (AUG): 1-14. https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00299.

Manes, F, M Vitale, E Donato, M Giannini, y G. Puppi. 2006. «Different ability of three Mediterranean oak species to tolerate progressive water stress». *Photosynthetics*., 44: 387-393

Markesteijn, L. 2010. «Drought tolerante of tropical tree species. Functional traits, trade-offs and species distribution». *Thesis, Wageningen University*.

McCormack, M. Luke, Ian A. Dickie, David M. Eissenstat, Timothy J. Fahey, Christopher W. Fernandez, Dali Guo, Heljä Sisko Helmisaari, et al. 2015. «Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes». *New Phytologist*., 207: 505-518. Blackwell Publishing Ltd. https://doi.org/10.1111/nph.13363.

Misra, R.K., A.M. Alston, y A.R. Dexter. 1989a. «Amazon Ecosystems, Their Structure and Functioning with Particular Emphasis on Nutrients». *SOIL TILL*, n.º January: 103-16.

Caldwell, M. M., & Richards, J. H. (1986). Competing root systems: morphology and models of absorption. In *On the economy of plant form and function: proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity, Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants, Harvard Forest, August 1983*. Cambridge [Cambridgeshire]: Cambridge University Press, c1986..

Núñez, L. M. V., Maillard, P., Barrios, J. L. G., & Cervantes, G. G. (2014). Balance de carbohidratos en diferentes compartimentos vegetales de encino (Quercus petraea) y haya (Fagus sylvatica), sometidos a defoliación y sombra. *Revista Chapingo Serie Zonas Aridas*, *13*(1), 33-38.

Olmo, M, B Lopez-Iglesias, y R Villar. 2014. «Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate.» *Plant Soil*., 384: 113-129

Ordoñez, JC, PM van Bodegom, y JPM Witte. 2009. «A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility.» *Glob Ecol Biogeogr*., 18: 137-149

Ostonen, I., Ü Püttsepp, C. Biel, O. Alberton, M. R. Bakker, K. Lõhmus, H. Majdi, et al. 2007. «Specific root length as an indicator of environmental change». *Plant Biosystems*., 141: 426-442. https://doi.org/10.1080/11263500701626069.

Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lõhmus, K., ... & Vanguelova, E. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant*

Biosystems, *141*(3), 426-442.

Ostonen, I, M Truu, y HS Helmisaari. 2017. «Adaptive root foraging strategies along a boreal–temperate forest gradient.» *New phytol*., 215: 977-991

Pérez-Ramos, IM, C Roumet, y P Cruz. 2012. «Evidence for a Bplant community economics spectrum^ driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. J». *Ecol 100*, 1315–1327.

Poorter, H, y R Villar. 1997. «Chemical composition of plants: causes and consequences of variation in allocation of C to different plant constituents». *Plant resource allocation. Academic Press*.

Prieto, I, C Roumet, y R Cardinael. 2015. «Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum.» *J ecol*., 103: 361-373

Régent Instruments Inc. 2019. «WinRHIZO Pro 2019a». Canadá.

Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast–slow'plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, *102*(2), 275-301.

Ryser, P. 1996. «The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses.» *Funct Ecol*., 10: 717-723

Ryser, P, y H Lambers. 1995. «Root and leaf attributes accounting for the performance of fast-growing and slow-growing grasses at different nutrient supply.» *Plant and Soil*., 170: 251-265

Ryser, Peter. 2006. «The mysterious root length». *Plant and Soil* 286 (1-2): 1-6. https://doi.org/10.1007/s11104-006-9096-1.

Tjoelker, MG, JM Craine, y D Wedin. 2005. «Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species.» *New phytol*., 167: 493_508

Valenzuela-Estrada, Luis R., Vivianette Vera-Caraballo, Leah E. Ruth, y David M. Eissenstat. 2008. «Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in Vaccinium corymbosum (Ericaceae)». *American Journal of Botany* 95 (12): 1506-14. https://doi.org/10.3732/ajb.0800092.

Van der Weele, C. M., Canny, M. J., & McCully, M. E. (1996). Water in aerenchyma spaces in roots. A fast diffusion path for solutes. *Plant and Soil*, *184*(1), 131-141.

Valverde-Barrantes, OJ, GT Freschet, C Roumet, y CB Blackwood. 2017. «A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants.» *New phytol*., 215: 1562-1573

Villar, R, JR Robleto, Y De Jong, y H Poorter. 2006. «Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families». *Plant Cell Environ*., 29: 1629-1643

Violle, C, ML Navas, y D Vile. 2007. «Let the concept of trait be functional!» *Oikos*., 116: 882-892

Vogt, K., D. Vogt, P. Palmiotto, P. Boon, J. O'Hara, y H. Asbjornsen. 1995. «Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species.» *Plant and Soil*, 187: 159-219

Wahl, S., y P. Ryser. 2000. «Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses.» *New Phytologist*., 148: 459-471

Weemstra, M, L Mommer, y EJ Visser. 2016. «Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review». *New phytol*., 211: 1159-1169

Wright, IJ, PB Reich, y M Westoby. 2004. «The leaf worldwide leaf economics spectrum». *Nature*., 428: 821-827

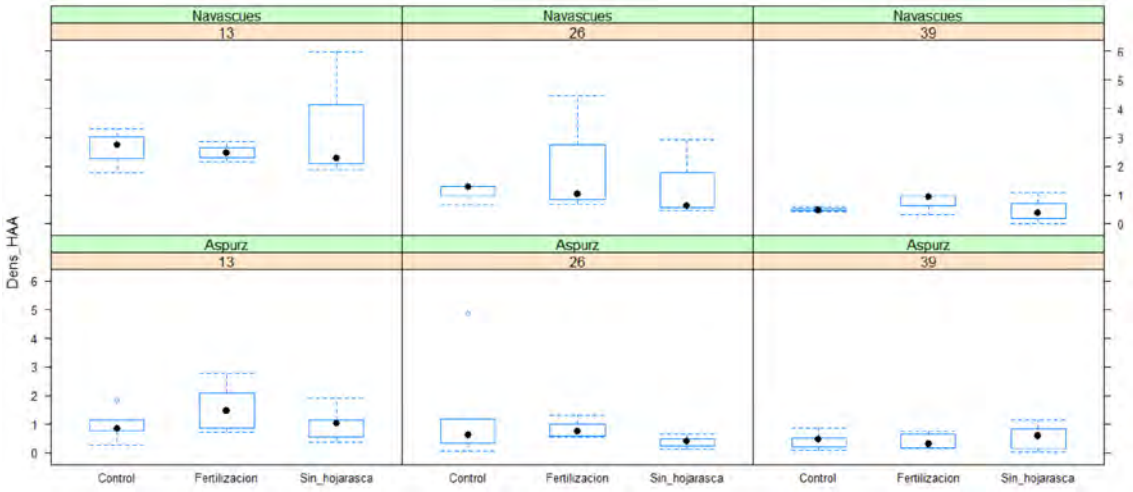
Xia, M, D Guo, y KS Pregitzer. 2010. «Ephemeral root modules in Fraxinus mandshurica». *New Phytologist*., 188: 1065-1074

Resano, María Uxue. 2018. «INFLUENCIA DE LA ALTERACIÓN DE LA ENTRADA DE NUTRIENTES EN LAS PROPIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DEL SUELO EN DOS BOSQUES DEL PIRINEO NAVARRO». *Universidad Pública de Navarra*.

Zozaya, Helena. 2019. «INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y DE GESTIÓN EN LOS RASGOS FUNCIONALES DE LAS RAÍCES FINAS DE PINOS SILVESTRES EN DOS BOSQUES DEL PIRINEO NAVARRO».

7. APENDICES

7.1.1. Densidad raíces finas Absorción haya

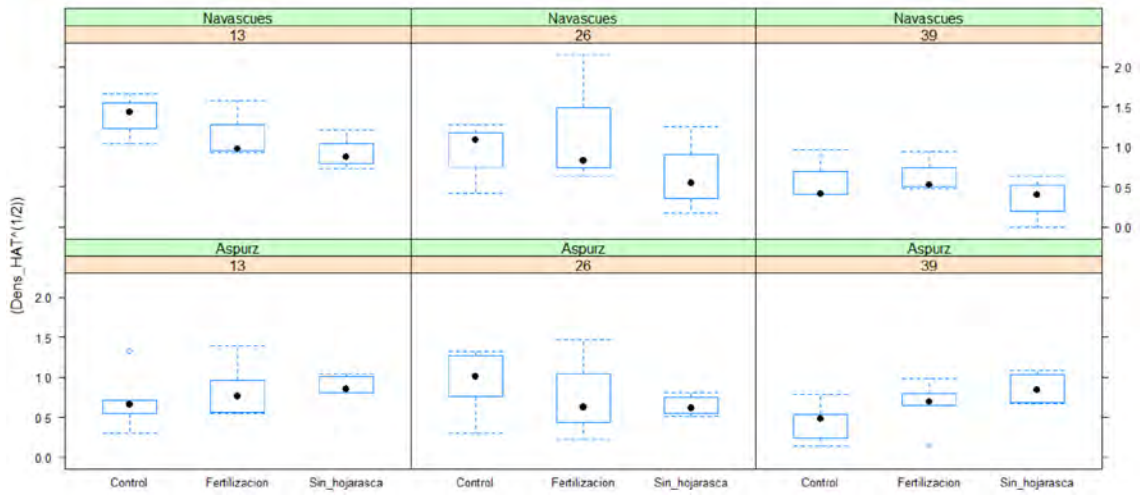


Gráfica 7: Análisis estadístico Densidad de Raíces de Absorción de haya (HAA) con respecto al sitio, tratamiento y profundidad

Tabla 5: Resultados del análisis estadístico Densidad de Raíces de Absorción de haya (HAA) con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con los factores de profundidad, Sitio, Profundidad-Sitio. El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.HAA.final <- lme ((Dens_HAA)^(1/3) ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = DENSIDAD,
+ random = ~1|Arbol)
> anova (lme.HAA.final)
                            numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)                     1    42 554.8680  <.0001
Tratamiento                     2    21   0.6627  0.5259
Profundidad                     2    42  43.3937  <.0001
Sitio                           1    21   5.6055  0.0276
Tratamiento:Profundidad         4    42   0.8771  0.4858
Tratamiento:Sitio               2    21   0.0050  0.9950
Profundidad:Sitio               2    42   7.2990  0.0019
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    42   2.4006  0.0650
>
> r.squaredGLMM (lme.HAA.final) # R2m = 0.44, R2c = 0.76  # Significativos: Sitio, Profundidad y Sitio * Profundidad.
          R2m       R2c
[1,] 0.4450242 0.7610112
```

7.1.2. Densidad raíces finas de transporte haya



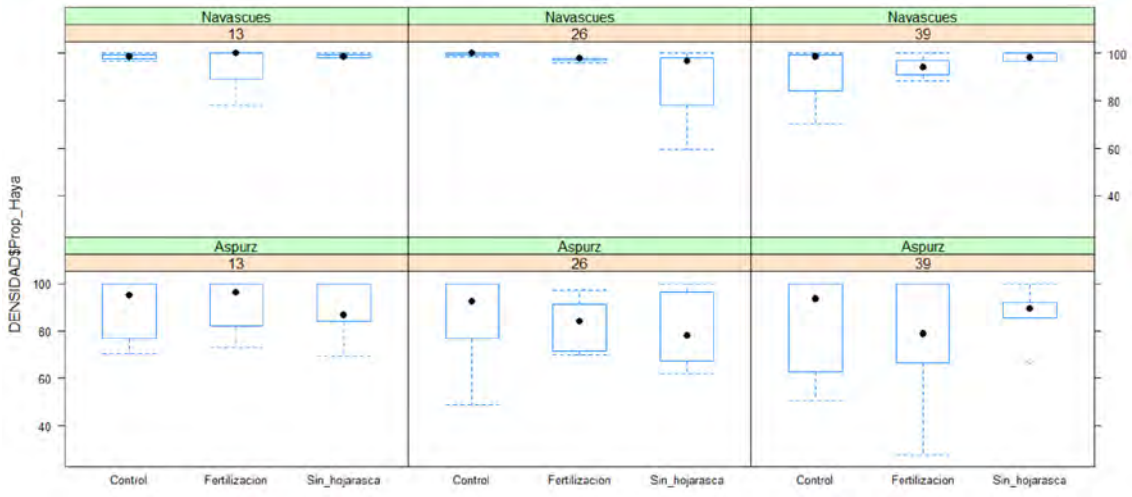
Gráfica 8 Análisis estadístico Densidad de Raíces de Transporte de haya (HAT) con respecto al sitio, tratamiento y profundidad

Tabla 6 Resultados del análisis estadístico Densidad de Raíces de Transporte de haya (HAT) con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con los factores de profundidad y Profundidad-Sitio El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.HAT.final <- lme ((Dens_HAT)^(1/2) ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = DENSIDAD,
+ random = ~1|Arbol)
> anova (lme.HAT.final)
                            numDF denDF   F-value p-value
(Intercept)                     1    42 290.17749  <.0001
Tratamiento                     2    21   0.26409  0.7704
Profundidad                     2    42   7.94219  0.0012
Sitio                           1    21   1.60860  0.2186
Tratamiento:Profundidad         4    42   1.58889  0.1950
Tratamiento:Sitio               2    21   2.01405  0.1584
Profundidad:Sitio               2    42   3.89508  0.0281
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    42   1.37572  0.2587
>
> r.squaredGLMM (lme.HAT.final)
          R2m       R2c
[1,] 0.3094435 0.4835249
```

Proporción de raíces finas vivas del total

7.1.3. Proporción de raíces finas vivas de haya del total



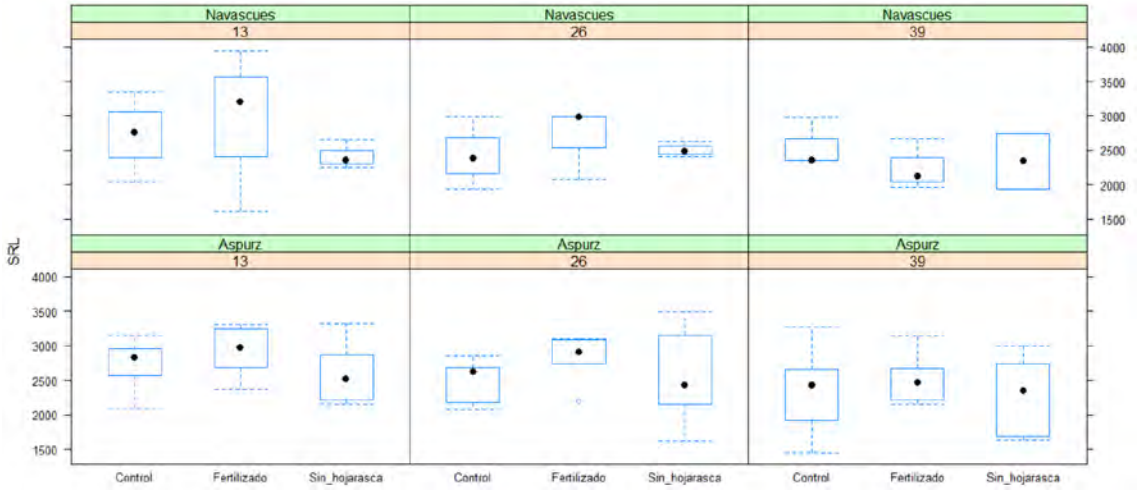
Gráfica 9: Análisis estadístico Proporción de raíces vivas de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad

Tabla 7: Resultados del análisis estadístico Proporción de raíces vivas de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con el factor de profundidad. El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.PH.final <- lme (asin((Prop_Haya/100)^(1/2)) ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = DENSIDAD, na.action = na.omit,
+  random = ~1|Arbol)
>
> anova (lme.PH.final)
                            numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)                     1    41 897.3664  <.0001
Tratamiento                     2    21   0.2383  0.7900
Profundidad                     2    41   3.3879  0.0435
Sitio                           1    21   3.0348  0.0961
Tratamiento:Profundidad         4    41   0.8609  0.4955
Tratamiento:Sitio               2    21   0.0045  0.9955
Profundidad:Sitio               2    41   0.3027  0.7405
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    41   0.7204  0.5829
>
> r.squaredGLMM (lme.PH.final) #
          R2m       R2c
[1,] 0.1428719 0.672611
```

Proporción de raíces finas de absorción de haya

7.1.4. Longitud específica (L.E.) raíces finas de absorción de haya



Gráfica 10: Análisis estadístico Longitud específica de raíces finas (SRL) de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad

Tabla 8: Resultados del análisis estadístico de Longitud específica de raíces de absorción de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con el factor de profundidad. El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.SRLHAA.final <- lme (SRL ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = SRL_HAA, na.action = na.omit,
+ random = ~1|Arbol)
> anova (lme.SRLHAA.final)
                            numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)                     1    40 920.1001  <.0001
Tratamiento                     2    22   0.8617  0.4362
Profundidad                     2    40  10.5134  0.0002
Sitio                           1    22   0.1563  0.6964
Tratamiento:Profundidad         4    40   1.2949  0.2883
Tratamiento:Sitio               2    22   0.1107  0.8957
Profundidad:Sitio               2    40   0.2221  0.8018
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    40   0.2986  0.8771
>
> r.squaredGLMM (lme.SRLHAA.final) #
          R2m       R2c
[1,] 0.1568405 0.7126886
```

7.1.5. Longitud específica (L.E.) raíces finas de transporte de haya

Tabla 9: Resultados del análisis estadístico de Longitud específica de raíces de absorción de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con ningún factor . El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.SRLHAT.final <- lme (SRL ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = SRL_HAT, na.action = na.omit,
+ random = ~1|Arbol)
> anova (lme.SRLHAT.final)
                            numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)                     1    40 501.7909  <.0001
Tratamiento                     2    22   0.4535  0.6412
Profundidad                     2    40   2.4192  0.1019
Sitio                           1    22   0.0710  0.7923
Tratamiento:Profundidad         4    40   1.2508  0.3053
Tratamiento:Sitio               2    22   1.1997  0.3202
Profundidad:Sitio               2    40   0.7531  0.4774
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    40   0.9763  0.4313
>
> r.squaredGLMM (lme.SRLHAT.final) #
          R2m       R2c
[1,] 0.1813655 0.2980714
```

7.1.6. La densidad del tejido

Tabla 10: Resultados del análisis estadístico de la densidad del tejido de raíces de absorción de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con el factor de profundidad. El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.RTDHAA.final <- lme (Densidad ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = RTD_HAA, na.action = na.omit,
+ random = ~1|Arbol)
> anova (lme.RTDHAA.final)
                            numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)                     1    40 4196.497  <.0001
Tratamiento                     2    22    0.818  0.4544
Profundidad                     2    40   10.169  0.0003
Sitio                           1    22    7.646  0.0113
Tratamiento:Profundidad         4    40    0.667  0.6186
Tratamiento:Sitio               2    22    0.116  0.8913
Profundidad:Sitio               2    40    0.489  0.6171
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    40    0.352  0.8413
>
> r.squaredGLMM (lme.RTDHAA.final) #
          R2m       R2c
[1,] 0.2977946 0.4621467
```

Tabla 5: Resultados del análisis estadístico de la densidad del tejido de raíces de transporte de haya con respecto al sitio, tratamiento y profundidad donde se puede apreciar como validos los resultados con ningún factor. El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para P < 0.05; **, significante para P < 0.01.

```
> lme.RTDHAT.final <- lme (Densidad ~ Tratamiento * Profundidad * Sitio, data = RTD_HAT, na.action = na.omit,
+ random = ~1|Arbol)
> anova (lme.RTDHAT.final)
                            numDF denDF   F-value p-value
(Intercept)                     1    40 1254.7188  <.0001
Tratamiento                     2    22    0.2091  0.9794
Profundidad                     2    40    0.8330  0.4421
Sitio                           1    22    0.2231  0.6414
Tratamiento:Profundidad         4    40    1.3169  0.2803
Tratamiento:Sitio               2    22    0.4206  0.6618
Profundidad:Sitio               2    40    0.9251  0.4048
Tratamiento:Profundidad:Sitio   4    40    0.2744  0.8928
>
> r.squaredGLMM (lme.RTDHAT.final) #
          R2m       R2c
[1,] 0.1006761 0.3789632
```