



FACULTAD DE CIENCIAS

GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

TRABAJO DE FIN DE GRADO

**Diferencias en el crecimiento de árboles nativos y no nativos
en áreas de clima contrastado**

Autor: Jorge Pérez Ortega
Tutor/es: Elena Granda Fernández

Año 2021

Resumen

Las manifestaciones del cambio climático están causando la pérdida de biodiversidad en bosques de la cuenca mediterránea. Para entender los efectos diferenciales que puede producir el cambio climático en especies nativas y no nativas se ha comparado el crecimiento de tres especies de árboles: la nativa *Populus alba*, la invasora *Ailanthus altissima* y la exótica *Robinia pseudoacacia* en localidades de temperatura contrastada (fría, templada y cálida). Se usaron técnicas dendrocronológicas para calcular el incremento de área basal (BAI), así como estudiar las tendencias del crecimiento en un período de 40 años (1980-2019) y su relación con variables climáticas. Se estudió la variación del clima y del BAI en tres períodos distintos: 1980-2019, 2000-2009 y 2010-2019. Los resultados mostraron un aumento de las temperaturas en los últimos 40 años. Se observó un incremento general del crecimiento en la localidad cálida donde *P. alba* fue la especie que presentó un mayor BAI y la única que no presentó tendencias negativas en la última década. La especie que mostró menor crecimiento en esta localidad fue *R. pseudoacacia*, mientras que *A. altissima* presentó crecimientos intermedios entre ambas especies. Las relaciones con el clima estacional difirieron en las tres especies, siendo en la zona más cálida donde se observó un aumento de crecimiento con mayores temperaturas de primavera. Estos resultados indican que la especie nativa no se ve perjudicada por los aumentos recientes en la temperatura mientras que las no nativas pueden verse más afectadas por el cambio climático.

Palabras clave: incremento en área basal · calentamiento global · especies exóticas · especies invasoras · dendroecología · anillos de crecimiento · estrés hídrico · sequía.

Abstract

Manifestations of climatic change are causing biodiversity loss in Mediterranean forests of the Mediterranean basin. To understand the differential effects of climate change on native and exotic species, we compared the growth of three tree species: the native *Populus alba*, and the exotic *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* in locations of with contrasting temperatures (cold, temperate and warm). Dendrochronological techniques were used to calculate basal area increment (BAI), as well as to study growth trends over a 40-year period (1980-2019) and their relationship with climatic variables. The variation of climatic variables and BAI were studied in three different periods: 1980-2019, 2000-2009 and 2010-2019. The results showed an increase in temperatures over the last 40 years. A general increase in growth was observed in the warm location where *P. alba* was the species that showed the highest growth and the only one that did not show negative trends during the last decade. The species showing the lowest growth in this location was *R. pseudoacacia*, while *A. altissima* showed intermediate growth between the two species. Relationships with seasonal climate differed among the three species, with the warmest zone location showing increased growth at with higher spring temperatures. These results indicate that the native species are not adversely affected by recent increases in temperature while the exotics may be more affected by climate change.

Keywords: basal area increment · global warming · exotic species · dendrochronology · tree growth rings · hydric stress · drought.

Introducción

El cambio global percibido en el presente es consecuencia directa e indirecta de las actividades económicas y sociales que la humanidad realiza sobre el planeta. De entre todas estas actividades destacan principalmente la deforestación masiva y sin control, la emisión de gases de efecto invernadero o la mala gestión y eliminación de los residuos producidos en la sociedad. Estas acciones han supuesto una serie de impactos, algunos ejemplos son: la acidificación de los océanos, la alteración de ciclos biogeoquímicos (como el del carbono, fósforo o nitrógeno), la pérdida de biodiversidad o el cambio climático. La interrelación y sinergia de estas alteraciones sobre el planeta, son algunas de las principales causas de extinción de especies desde el último tercio del siglo XX (Ceballos *et al.*, 2015).

Desde que se le atribuyó al cambio climático su relación con la pérdida de riqueza, biodiversidad y extinción de muchas especies, se han postulado numerosos modelos para prever cómo evolucionará esta relación en los próximos años, pero debido a la complejidad del problema que engloba los efectos del calentamiento, es muy difícil predecir el futuro de esta problemática (Araújo y Rahbek, 2006; Mayhew *et al.*, 2008).

Las especies de plantas presentan numerosas adaptaciones, producto de la selección natural o la evolución, en respuesta a distintos factores bióticos (presión herbívora, parásitos, competencia, etc.) y abióticos (perturbaciones como incendios o sequías). Estas adaptaciones han sido puestas a prueba en el contexto del calentamiento global, provocando cambios en la distribución de especies o en sus ciclos de vida (Dobbertin, 2005; Matesanz, Gianoli and Valladares, 2010). De hecho, se han comprobado cambios en la distribución y rasgos funcionales de numerosas especies (Valencia, 2016) y aumentos en la vulnerabilidad a los cambios ambientales al simplificar la estructura de los ecosistemas (Messier *et al.*, 2019).

A causa del cambio global, la estabilidad de las masas forestales ha sido claramente alterada por factores como el aumento de la temperatura, de la evapotranspiración y del estrés hídrico, entre otras variables, que han causado

un aumento de la mortalidad de especies vegetales y supuesto una disminución en su regeneración natural, poniendo en riesgo su persistencia y continuidad en sus hábitats actuales (Young *et al.*, 2017). Otras actividades antrópicas, como los cambios en los usos del territorio y suelo, han condicionado la distribución de especies y aumentado el estado de degradación de los ecosistemas. La conjunción de toda esta serie de alteraciones de distintos orígenes puede suponer el declive de los bosques (Trumbore *et al.*, 2015).

Además del cambio climático y cambios en el uso del suelo, las especies invasoras también han sido señaladas por inducir a la pérdida de biodiversidad. Debido a la magnitud de sus efectos, se considera que las invasiones biológicas forman parte del cambio global (Vitousek *et al.*, 1996). De nuevo el hombre es causante de la introducción de especies exóticas, y estas conllevan otra serie de impactos y perturbaciones a la biosfera (Reyer *et al.*, 2013; Bellard, Cassey y Blackburn, 2016).

Dentro de las especies no nativas, el término de especies exóticas hace referencia a aquellas que no pertenecen a una región biogeográfica y han sido introducidas en otras áreas gracias a un vector (que la mayoría de veces, es el ser humano). Si una especie introducida ha conseguido aclimatarse a las condiciones bióticas y abióticas de este nuevo hábitat y puede propagarse o mantener una población en esta nueva localización, se la define como especie naturalizada. Finalmente, si esta especie es capaz de aumentar su población, y colonizar ya no solo espacios degradados sino espacios con ecosistemas maduros y estables, entonces se define a la especie como invasora (Richardson *et al.*, 2000).

Los efectos que las especies invasoras producen en los ecosistemas receptores son muy variados. Uno de los principales problemas que existen con las especies exóticas (y sobre todo con las invasoras por tener mayor éxito) es que no suelen presentar enemigos naturales que frenen su expansión en el ecosistema en el que se han establecido. Esta ventaja que tienen sobre las nativas induce a que las especies exóticas e invasoras vayan progresivamente desplazando a las nativas de sus hábitats naturales. Estos impactos se ven reflejados en otros parámetros como la disminución de la riqueza de especies o la uniformidad de

su distribución en los ecosistemas, dando como resultado efectos negativos en la diversidad de los mismos. En el caso de las especies vegetales, se ha demostrado que la invasión de especies exóticas (con una gran cobertura vegetal y altura) produce una reducción de la producción primaria (Hejda, *et al.*, 2009; Pyšek *et al.*, 2012).

Las especies invasoras suelen presentar ciertas características comunes, como un rápido crecimiento o mejores estrategias adaptativas que las nativas, que pueden resultar ventajosas en el contexto del cambio climático (Pyšek *et al.*, 2020). Así, el aumento del CO₂ atmosférico, la disminución de las precipitaciones, el aumento de la temperatura y/o el aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos se han mostrado como cambios que pueden favorecer a las plantas no nativas (Thuiller *et al.*, 2007; Walther *et al.*, 2009).

Las condiciones climáticas pueden limitar el desarrollo y crecimiento de las comunidades vegetales si llegan a inducir un estrés hídrico. El término “estrés” en biología se le define como una variable abiótica o biótica llevada hasta un extremo tal que provoca daños para el organismo (Gaspar *et al.*, 2002). Así, este factor limitante para la vegetación se la define como un déficit de agua que provoca efectos negativos (reducción en el crecimiento, decaimiento o muerte) en el individuo.

Los ecosistemas mediterráneos están caracterizados por un clima con una marcada sequía estival, por lo que están formados por comunidades vegetales adaptadas a la escasez de agua. Sin embargo, el cambio climático está siendo más acusado en estas áreas, con un mayor aumento de temperaturas, disminución de la precipitación media anual, aumento de la frecuencia de sequías y olas de calor, siendo éstas además más duraderas (Ulbrich *et al.*, 2006). En la península Ibérica se esperan sequías de mayor duración. Si bien se han observado ciertos aumentos en la tendencia de las precipitaciones desde 1950 a 2012, también se ha visto reducida su intensidad (Serrano-Notivoli *et al.*, 2018). Este aumento en la frecuencia de precipitaciones no se verá reflejado en la precipitación media anual, la cual se prevé que se reduzca un 20-40% para finales del siglo XXI. Además, para finales de siglo se espera que la temperatura

máxima aumente más de 5 grados para toda la península, y que se incremente la frecuencia y duración de las olas de calor (Portero *et al.*, 2020).

Esta serie de cambios en el clima ha afectado a su vez a las comunidades vegetales mediterráneas que, a pesar de sus adaptaciones y resiliencia frente al estrés hídrico, se han visto mermadas considerablemente en el crecimiento y recuperación tras eventos de sequía extrema (Granda *et al.*, 2013). Por tanto, aunque las plantas de ecosistemas mediterráneos poseen diversas estrategias encaminadas a una optimización del uso del agua (Dobbertin, 2005), se desconoce en muchos casos el efecto que el cambio climático tendrá en estas comunidades.

El aumento de la temperatura media además de inducir al estrés hídrico, también puede promover las invasiones biológicas, haciendo que aumenten la probabilidad de ocurrencia (Huang *et al.*, 2011). Esto puede deberse a una mayor eficiencia en el uso del agua de las especies invasoras, que les puede dotar de una ventaja competitiva frente a las nativas (Sung *et al.*, 2011). Así por ejemplo, la especie invasora *Populus canescens*, se ha establecido en los ecosistemas de bosque de ribera de Sudáfrica, desplazando a las especies nativas gracias a un uso del agua más eficiente (Ntshidi *et al.*, 2018).

El desplazamiento de las especies nativas a causa de las invasiones biológicas también se debe a los impactos que estas causan al permanecer en un nuevo territorio. Algunos de estos efectos los protagonizan especies de árboles como *Ailanthus altissima*, que ha sido ampliamente señalada por alterar el hábitat en el que se instala (Khapugin, 2019), modificando la composición y diversidad de especies en los ecosistemas invadidos (Medina-Villar, 2016).

Existen distintas técnicas para evaluar los efectos del cambio climático y compararlos entre especies nativas y no nativas. Entre ellas, las técnicas que nos permiten la datación y análisis de los anillos de crecimiento para obtener datos de diversa índole científica (Cook *et al.*, 1990) y su aplicación en ecología (técnicas dendroecológicas), han sido ampliamente usadas para el estudio de las especies leñosas. Esto es debido a la importancia del crecimiento radial a la hora de evaluar el estado de salud y evolución de las comunidades boscosas

(LeBlanc, 1996; Dobbertin, 2005) porque nos permite conocer la relación que tienen las especies leñosas con las perturbaciones (Nowacki y Abrams, 1997), con el clima (Suarez *et al.*, 2004) y su posible decaimiento o mortalidad, afectando a la dinámica forestal (Bigler y Bugmann, 2004). En concreto, el crecimiento está muy relacionado con el clima, ya que responde a la disponibilidad de agua. Por ello, su estudio puede ayudarnos en el análisis de las tendencias pasadas y futuras, su resistencia y resiliencia frente a eventos extremos como las sequías, entre otras variables de gran interés ecológico (González-Muñoz *et al.*, 2015; Gomes Marques *et al.*, 2018).

El presente estudio pretende profundizar en el conocimiento sobre los efectos que produce el cambio climático de forma diferencial en especies nativas que coexisten con otras no nativas. Para ello, se han seleccionado tres especies arbóreas: la nativa *Populus alba*, la invasora *Ailanthus altissima* y la exótica *Robinia pseudoacacia*, que, aun no siendo reconocida en España como invasora, sí lo es en muchas regiones del mundo. Estas dos últimas especies no nativas se caracterizan por poseer una gran resistencia y resiliencia al estrés hídrico, desarrollando distintas estrategias para un uso eficiente del agua y viéndose favorecidas en contexto de los efectos del cambio climático (Nadal-Sala *et al.*, 2019). En concreto, *Robinia pseudoacacia* se caracteriza por crecer rápidamente, con un desarrollo radicular que se adentra a las profundidades del sustrato en búsqueda de agua y que, además, puede establecerse en suelos pobres al ser una especie leguminosa (Nicolescu *et al.*, 2020). *Ailanthus altissima* posee dos características que la hacen extremadamente exitosa: su plasticidad morfológica y modificación fisiológica, que la confiere de una gran capacidad adaptativa frente a cualquier limitación hídrica provocada por altas temperaturas o sequías (Corral, 2018). Los efectos que estas dos especies producen en los ecosistemas que invaden han sido señalados como negativos tanto para la riqueza de especies, como para la composición de las mismas en los ecosistemas donde se encuentran (Benesperi *et al.*, 2012). Así por ejemplo, se ha mostrado un efecto negativo sobre la diversidad vegetal de las áreas cercanas a donde ha invadido *Ailanthus altissima*, produciendo como principales efectos un cambio en el estrato herbáceo del ecosistema y la simplicidad o reducción de las funciones que posee (Costán-Nava *et al.*, 2008; Constán-Nava *et al.*, 2015).

El objetivo general del presente estudio es comparar las tendencias a largo plazo del crecimiento radial de tres especies arbóreas coexistentes en distintas zonas del centro peninsular que difieren en sus características climáticas. Gracias a ello, podremos entender mejor si la especie nativa estudiada se están viendo amenazada por las no nativas con las que coexiste, en un contexto del calentamiento global. Los objetivos específicos son:

1. Análisis temporal de variables climáticas (temperatura, precipitación e índice de sequía).
2. Comparación del crecimiento radial de las tres especies en relación a las localidades con diferencias climatológicas.
3. Comparación de especies en relación a las tendencias temporales de crecimiento.
4. Estudio de los efectos del clima estacional en el crecimiento de cada especie en cada localidad de clima contrastado.

La hipótesis de partida es que las especies exóticas (*Robina pseudoacacia* y *Ailanthus althissima*) crecerán más que la nativa (*Populus alba*) en condiciones de mayor temperatura y/o sequía, por presentar mejores adaptaciones frente al estrés hídrico. Las hipótesis correspondientes a los objetivos específicos son:

1. Las 3 localidades estarán sufriendo un aumento de la frecuencia de sequías en las últimas décadas como resultado del aumento de la temperatura y disminución de la precipitación.
2. *Populus alba* crecerá más en zonas más frías por resistir mejor las bajas temperaturas que *Robina pseudoacacia* y *Ailanthus althissima*. En cambio, en zonas con temperaturas templadas y cálidas, el crecimiento se verá más favorecido en las no nativas.
3. Las especies no nativas lograrán crecer más que *Populus alba* durante el paso de los años hasta la actualidad.
4. Las mayores temperaturas y sequías estivales tendrán un efecto negativo en la especie nativa, mientras que las no nativas podrían verse favorecidas por mayores temperaturas, especialmente en la localidad fría.

Materiales y métodos

Localidades y especies de estudio

Se escogieron tres localidades geográficas con características edafológicas similares, pero con distintas características climáticas que garantizan un gradiente climático de temperatura y de aridez. Estas zonas fueron, en orden de región más fría y húmeda a la más cálida y seca: Jadraque (40°55'36"N y 2°55'25"O), Guadalajara (40°37'43.03"N y 3°9'42.66"O) y Mejorada del Campo (40°24'7.42"N y 3°28'32.3"O) (Tabla 1).

Tabla 1. Principales características de las tres localidades, incluyendo longitud, latitud, altitud, temperatura media, precipitación acumulada media e índice de sequía medio para el periodo de estudio (1980-2019)

Localidad	Fría	Templada	Cálida
Longitud	-2,93	-3,16	-3,48
Latitud	40,92	40,63	40,4
Altitud (m.s.n.m.)	808	630	551
T media (° C)	12,65	13,68	14,68
P media (mm)	482	452	410
Índice de sequía medio	1,52	1,34	1,21

Las zonas de muestreo de las tres localidades estaban situadas en llanuras aluviales, donde el suelo está formado por limos, gravas cuarcíticas, guijarros poligénicos, arena y limo-arcillas arenosas (Portero, 1983; Pérez, 1984; Ortega, 1984). En ellas, se tomaron muestras de las siguientes especies de árboles: *Populus alba* (Salicaceae), especie nativa de la península Ibérica que habita en bosques de ribera y se extiende por el centro y sur de Europa hasta el centro-este de Asia; *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae), una especie invasora procedente del noreste y centro de China, que habita en climas templados aunque tiene un amplio rango de tolerancia climática; y *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae), una especie exótica originaria de Norteamérica que habita en bosques mixtos de hoja caduca mesófilos (López González, 2007). Estas especies destacan por una tolerancia elevada a la sequía, con valores del índice de sequía de Niinemets y Valladares (2006) de 2,67 en *P. alba*, 2,96 para *A. altissima* y 4,11 en *R. pseudoacacia*.

Obtención de los testigos de madera, datación y medición de los anillos

Los muestreos se llevaron a cabo durante el invierno de 2019 y la primavera/verano de 2020. En cada localidad se seleccionaron 15 árboles por especie con un diámetro a la altura del pecho (DAP) similar siempre que fuera posible (135 árboles en total). Se extrajeron *cores* o testigos de madera para cada individuo con una barrena *Pressler*, procurando tomar dos orientaciones si estos individuos se encontraban en pendiente, ya que esto puede afectar a la disposición y anchura de los anillos (Cook *et al.*, 1990). Y se midió el DAP (o DBH de las siglas *diameter at breast height* en inglés) que corresponde al diámetro del tronco a una altura de 1,3 m.

Los *cores* se lijaron con cuatro tipos de lijas de distinta granulometría (80, 120, 240 y 400). Después fueron datados con una lupa binocular y luego, se escanearon con una resolución de 600-1200 DPI (dots per inch o puntos por pulgada). Posteriormente, con el programa *CooRecorder* (Larsson, 2020) se midieron los anillos de los *cores* escaneados y con el programa *Cdendro 9.5* se crearon las series maestras para cada especie y localidad.

Se verificó la calidad de la datación cruzada y la precisión de la medición de las series de anillos mediante el cálculo de la intercorrelación entre series (detectando posibles errores en las dataciones) y otros parámetros como la sensibilidad media, que mide la variación intranual promedio usando el programa *COFECHA* (Grissino-Mayer, 2001). Los resultados se agruparon con los datos obtenidos en el muestreo (Tabla 2) y se realizó un análisis de la varianza para determinar las diferencias entre especies en el DAP y la edad.

Tabla 2. Número total de árboles y series incluidas en los análisis, así como diámetro a la altura del pecho (DAP, cm), edad media \pm error estándar, intercorrelaciones y sensibilidad media para cada especie en cada localidad. Los acrónimos de las especies son: ROPS (*Robinia pseudoacacia*), AIAL (*Ailanthus altissima*) y POAL (*Populus alba*).

Localidad	Especie	número árboles	número series	DAP medio (cm)	Edad media (año)	Intercorrelación media	Sensibilidad media
Fría	ROPS	13	22	28,55 \pm 1,07	49 \pm 2,87	0,49	0,28
	AIAL	17	32	35,77 \pm 1,27	48 \pm 1,27	0,56	0,32
	POAL	16	25	41,68 \pm 1,28	59 \pm 4,94	0,45	0,44
Templada	ROPS	15	29	32,48 \pm 2,14	39 \pm 3,9	0,41	0,38
	AIAL	18	35	28,91 \pm 1,62	29 \pm 3,25	0,50	0,37
	POAL	11	16	40,62 \pm 1,85	53 \pm 5,3	0,25	0,42
Cálida	ROPS	16	29	33,95 \pm 1,42	33 \pm 2,8	0,43	0,41
	AIAL	10	16	32,62 \pm 1,65	24 \pm 1,15	0,35	0,34
	POAL	15	25	39,64 \pm 1,07	23 \pm 2,14	0,41	0,38

Análisis de la tendencia climática.

Para estudiar la relación del crecimiento de las tres especies con el clima estacional, se tomaron datos climáticos mensuales de temperatura y la precipitación de las tres áreas de estudio desde 1980. Las fuentes de datos, temperatura media mensual y precipitación acumulada mensual, se tomaron de Google Earth (CRU) (Harris *et al.*, 2020).

Se calculó la evapotranspiración potencial media mensual por el método de Thornthwaite (Thornthwaite, 1948) con la librería SPEI del programa estadístico R (Beguería y Vicente-Serrano, 2017). En el mismo programa se calculó también el índice de aridez o sequía (UNEP, 2006), que consiste en el cociente entre la precipitación y la evapotranspiración potencial (P/PET). Este índice clasifica un clima como húmedo si tiene un valor $>0,65$, o seco si es menor a dicho valor. Se eligió esta variable porque es sensible a los cambios en la demanda de agua causada por la evaporación y la temperatura.

Con los resultados obtenidos se calcularon las medias anuales y estacionales de la temperatura e índice de sequía, y la precipitación acumulada anual y estacional. Las medias climáticas estacionales se diferenciaron bajo el siguiente orden cronológico: inicia con los meses de septiembre, octubre y noviembre del año anterior (otoño t-1); luego continúa el mes de diciembre del año anterior y, enero y febrero del nuevo año (invierno); después sigue los meses de marzo, abril, y mayo (primavera); continúa con junio, julio y agosto (verano), y termina con septiembre, octubre y noviembre (otoño).

Se analizaron las tendencias temporales mediante un modelo de regresión lineal de las variables climáticas anuales para tres períodos distintos: el primero comprende todo el intervalo aplicado en el estudio (1980-2019), y los dos últimos corresponden a las dos últimas décadas (2000-2009 y 2010-2019), (Tabla 3). Estos análisis fueron realizados con la librería nlme de R (Pinheiro *et al.*, 2021).

Tabla 3. Resultados de la regresión lineal entre la temperatura (°C), precipitación (mm) e índice de sequía anual en función del año en distintas escalas temporales. Se muestra la fórmula resultante de la regresión, su ajuste (R²), f-valor y p-valor.

	Temperatura				Precipitación				Índice de sequía			
	Fórmula	R ²	F-valor	P-valor	Fórmula	R ²	F-valor	P-valor	Fórmula	R ²	F-valor	P-valor
Fría												
Período 1980-2019	Y= -45,1 + 0,03*año	0,44	29,16	0,004	Y= -1071,09 + 0,78*año	0,009	0,34	0,56	Y = 11,54 -0,005*año	0,013	0,48	0,49
Período 2000-2009	Y= 11670 + 0,56*año	0,936	0,0002	0,99	Y= 7260,44 -3,37*año	0,015	0,13	0,73	Y= -5,94 + 0,004*año	0,002	0,018	0,89
Período 2010-2019	Y = -149,32 + 0,08*año	0,37	4,72	0,06	Y= 8202,48 - 3,83*año	0,012	0,1	0,76	Y= 117,78 - 0,06*año	0,09	0,82	0,39
Templada												
Período 1980-2019	Y= -43,56 + 0,03*año	0,43	27,94	0,0058	Y= -1193,51 + 0,82*año	0,012	0,43	0,51	Y= 4,65 -0,002*año	0,002	0,08	0,78
Período 2000-2009	Y= 14,01 -0,0001*año	0,0009	0,0075	0,998	Y= 7023,27 -3,27*año	0,02	0,1663	0,69	Y= -6,14 + 0,004*año	0,0029	0,02	0,88
Período 2010-2019	Y= -147,78 + 0,08*año	0,38	4,91	0,058	Y= 5563,46 - 2,54*año	0,005	0,04	0,84	Y= 102,68 - 0,05*año	0,084	0,73	0,417
Cálida												
Período 1980-2019	Y= -32,7 + 0,024*año	0,387	23,33	0,024	Y= -720,67 + 0,57*año	0,0058	0,22	0,64	Y= 4,63 -0,002*año	0,003	0,095	0,76
Período 2000-2009	Y= -4,54 + 0,01*año	0,011	0,089	0,77	Y= -763,53 + 0,59*año	0,00076	0,006	0,94	Y= -14,65 + 0,008*año	0,016	0,13	0,73
Período 2010-2019	Y= -103,39 + 0,059*año	0,287	3,22	0,11	Y= 15357,73 - 7,4*año	0,047	0,39	0,55	Y= 105,94 - 0,05*año	0,11	0,989	0,35

Análisis de la tendencia temporal de crecimiento de las tres especies de árboles

Tras obtener la longitud del anillo de cada año y haciendo uso de las librerías `dplR` y `treeclim` de R (Bunn, 2008; Zang y Biondi, 2015) se obtuvieron para cada especie y localidad: el incremento de área basal (BAI de sus siglas en inglés *basal area increment*) y la cronología residual estandarizada (método “spline”) para eliminar las tendencias de crecimiento relacionadas con la edad. Se calculó el BAI para cada árbol (tras promediar los radios cuando hubiera dos disponibles) siguiendo la fórmula:

$$\text{BAI} = \pi (r^2_t - r^2_{t-1}),$$

donde r es el radio del árbol y t es el año de formación del anillo. El BAI se usa preferentemente en lugar de la longitud del anillo, porque existe una tendencia a disminuir el tamaño del anillo a medida que aumenta el tamaño del árbol, por lo que dicha tendencia debe ser corregida convirtiendo el incremento radial en incremento de área basal.

Las tendencias de crecimiento (BAI) de los árboles fueron evaluadas para tres periodos: 1980-2019, 2000-2009 y 2010-2019. Además del año, se tuvo en cuenta el tamaño del árbol (medido como diámetro a la altura del pecho o DAP), la especie y localidad para medir sus interacciones mediante una regresión lineal (Tabla 4). Los análisis se llevaron a cabo con la librería `nlme` y `effects` de R (Fox, 2003; Pinheiro et al., 2021). BAI fue normalizado logarítmicamente para los análisis. En la regresión se tuvo en cuenta la autocorrelación temporal de primer orden. La clasificación por periodos se realizó para tener en cuenta las distintas tendencias temporales (de los últimos 40 años y de las últimas dos décadas).

Tabla 4. Resultados de las regresiones lineales en las que se incluye el diámetro a la altura del pecho (DAP), año, especie, localidad y sus interacciones para los periodos: 1980-2019, 2000-2009, 2010-2019.

Período:1980-2019	numDF	F-valor	P-valor	Período:2000-2009	numDF	F-valor	P-valor	Período:2010-2019	numDF	F-valor	P-valor
(Intercept)	1	803,45	<,0001	(Intercept)	1	659,63	<,0001	(Intercept)	1	202,92	<,0001
DAP	1	0,97	0,3245	DAP	1	0,56	0,4532	DAP	1	10,10	0,0015
Año	1	32,87	<,0001	Año	1	15,78	0,0001	Año	1	51,29	<,0001
Especie	2	9,86	0,0001	Especie	2	16,42	<,0001	Especie	2	3,65	0,0262
Localidad	2	33,73	<,0001	Localidad	2	30,97	<,0001	Localidad	2	16,52	<,0001
Año:especie	2	1,00	0,3673	Año:especie	2	3,59	0,0278	Año:especie	2	14,39	<,0001
Año:localidad	2	5,74	0,0033	Año:localidad	2	18,26	<,0001	Año:localidad	2	0,10	0,9028
especie:localidad	4	7,80	<,0001	Especie:localidad	4	11,83	<,0001	Especie:localidad	4	4,30	0,0018
Año:especie:localidad	4	0,71	0,5869	Año:especie:localidad	4	1,80	0,1263	Año:especie:localidad	4	4,84	0,0007

Análisis del crecimiento en relación al clima estacional

Para el análisis de la relación entre el crecimiento y el clima estacional se usó la cronología residual estandarizada de cada especie en cada localidad y las variables climáticas estacionales (temperatura, precipitación e índice de sequía en invierno, primavera, verano y otoño del año en curso y del año previo al crecimiento). Se calculó la correlación de Pearson con la librería Hmisc de R (Harrel, 2021) de R. Se usó la versión 4.05 del programa estadístico R.

Resultados

Tendencias climáticas

La temperatura media anual en la localidad cálida fue 2,03 °C mayor que en la localidad fría en los últimos 40 años (Tabla 1). Además, durante ese período el incremento de la temperatura fue significativo, pero al contrario de lo esperado, no fue una tendencia pronunciada en las últimas dos décadas (Figura 1, Tabla 3). Mientras que en la localidad fría y templada la tasa de aumento de temperatura fue de 0,03 °C x año, alcanzando un incremento de 1,2 °C en 40 años, para la localidad cálida este incremento fue menor, aumentando solo 0,96°C en 40 años (Tabla 3).

En cambio, la tendencia en los valores de precipitación e índice de sequía en los últimos 40 años no fue significativa para ningún período ni localidad. Nótese en la figura 1 que la relación entre el índice de sequía con la temperatura es inversamente proporcional, de forma que cuando hay temperaturas bajas hay valores altos en el índice de sequía (menores condiciones de sequía o aridez) y viceversa.

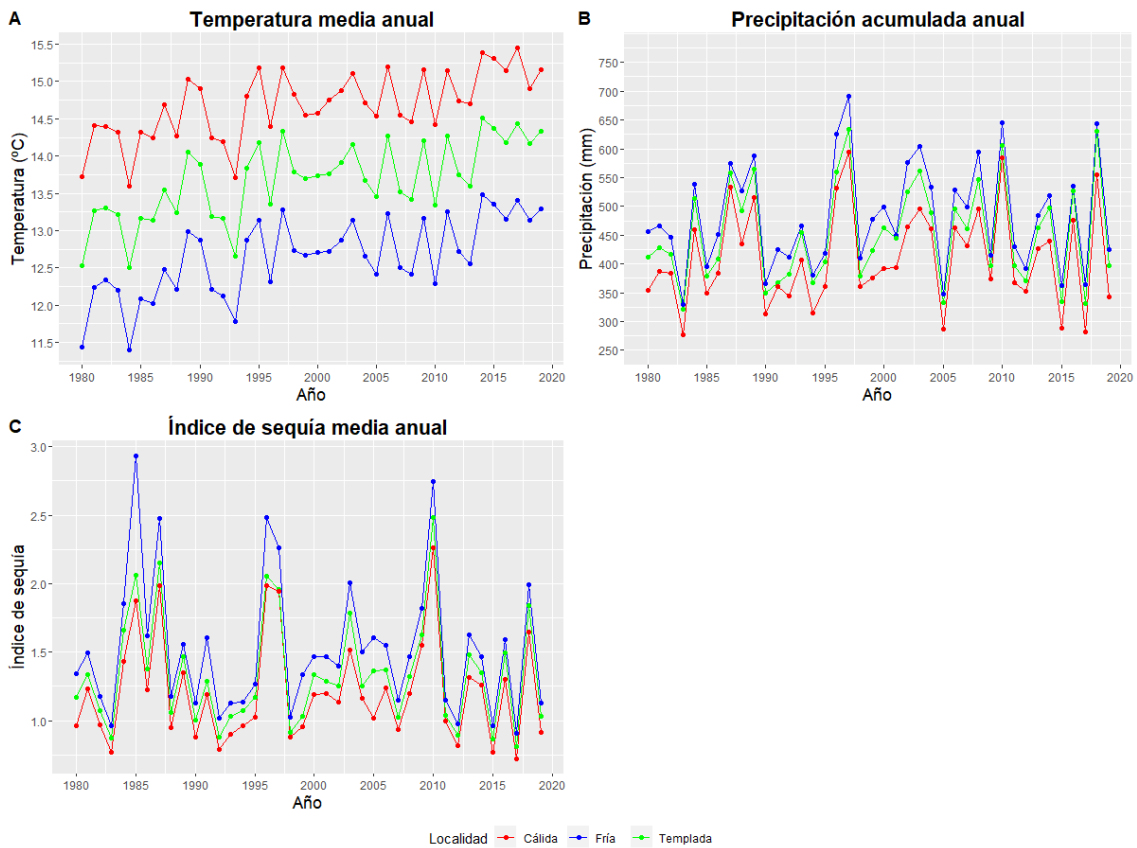


Figura 1: Variables climáticas anuales para el período 1980-2019, siendo: A) Temperatura media anual, B) Precipitación media anual y C) Índice de sequía media anual. Las líneas representan la localidad: cálida (roja), templada (verde) y fría (azul).

Variación en la tendencia temporal de crecimiento de las tres especies arbóreas

P. alba fue la especie de árbol con mayor DAP en las tres localidades (debido a que no se encontraron individuos de tamaño intermedio), con una diferencia significativa (p -valor entre 0,003 y $<0,0001$) con el resto de especies. A su vez, es la que presentó menor edad media en la región cálida y mayor edad en el resto (Tabla 2), con una diferencia significativa con las especies exóticas en las regiones templada ($p = 0,006$) y cálida ($p = 0,0001$).

En relación al número de árboles, se incluyeron en los análisis menos series de *P. alba* en la región templada y *A. altissima* de la región cálida debido a dificultades en la datación de las muestras. Para la intercorrelación se observa que *R. pseudoacacia* presenta la intercorrelación media más baja en la región fría y el valor más alto en la cálida, mientras que, en la sensibilidad media, tanto *R. pseudoacacia* como *A. altissima* poseen el valor más bajo en la localidad fría (Tabla 2).

En el período 1980-2019 el crecimiento de las tres especies aumentó con el tiempo para las tres localidades, pero la interacción significativa año \times localidad indica que dicho aumento fue especialmente acusado en la localidad cálida donde presentó una mayor pendiente y valores más altos que en las otras dos (Figura 2, Tabla 4, Anexo I). También fue significativa la interacción especie \times localidad (Tabla 4), lo que indica que existen diferencias en el crecimiento de las especies según la localidad. En concreto, *P. alba* en la localidad cálida fue la especie que más creció en comparación con el resto de especies y sitios (Figura 2, Tabla 4, Anexo I).

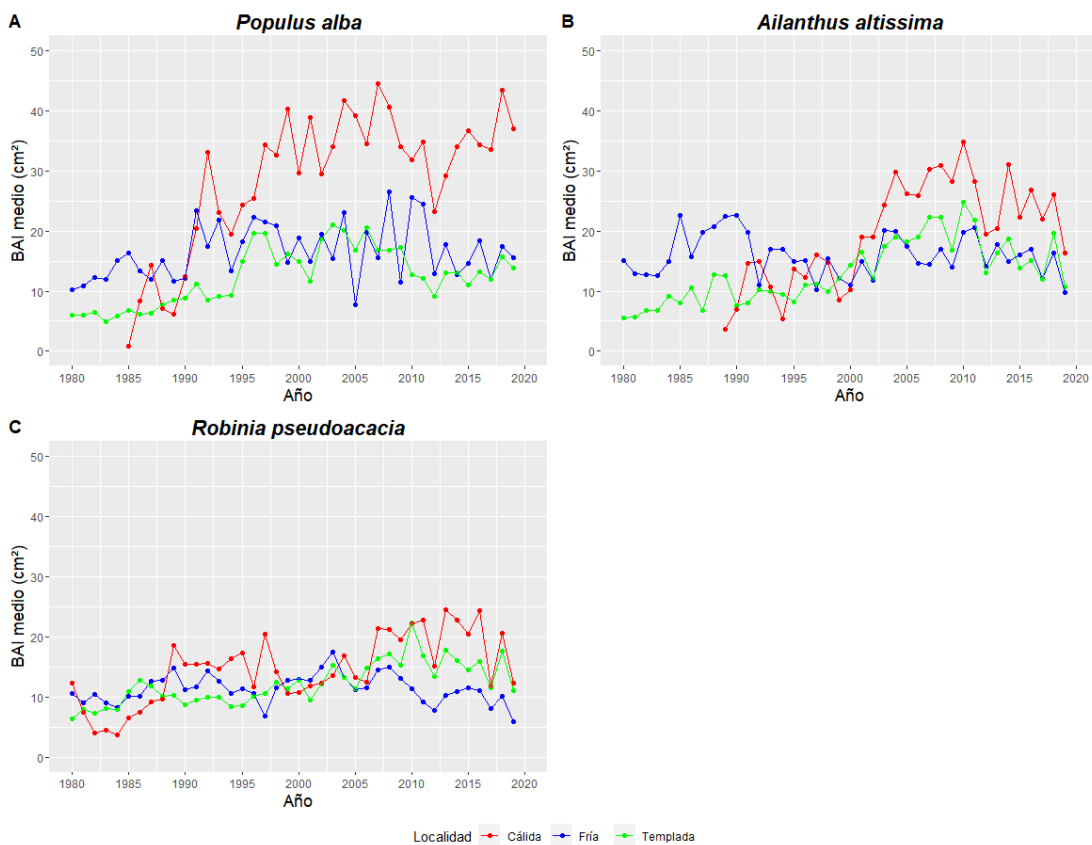


Figura 2. Tendencia temporal del crecimiento (BAI) por especie y localidad, siendo A) *Populus alba*, B) *Ailanthus altissima* y C) *Robinia pseudoacacia*. Las líneas representan la localidad: cálida (roja), templada (verde) y fría (azul).

Para el período 2000-2009 se observaron efectos significativos de las interacciones año \times especie, año \times localidad y especie \times localidad en el crecimiento (Tabla 4). También se percibe que sigue habiendo un incremento del crecimiento con el tiempo, pero sólo en la localidad cálida y más notable para *A. altissima* (Tabla 4, Anexo II). En cambio, en esta década las tendencias de crecimiento de *P. alba* se vuelven estables (Figura 2, Anexo II).

Para la última década (2010-2019), se encontró un efecto significativo de la interacción año x especie x localidad sobre el BAI (Tabla 4). Mientras que *P. alba* mantuvo crecimiento estable en todas las localidades, hubo un ligero descenso en el crecimiento de las no nativas (más acusado en *A. altissima* que en *R. pseudoacacia*), (Figura 2, Anexo III). También, este período marca el punto de inflexión en la tendencia de crecimiento para *A. altissima* y *R. pseudoacacia* en la región templada, ya que hasta 2010 su tendencia de crecimiento había sido positiva (Figura 2).

Correlación del crecimiento con el clima estacional

En cuanto a las correlaciones presentes entre la cronología y las variables climáticas estacionales para el periodo 1980-2019, la única variable significativa para las tres especies se observó en la localidad cálida, donde todas las especies vieron aumentado su crecimiento con mayores temperaturas de primavera (**T.p.**, Figura 3C, F, I). Además, se observó para *A. altissima* que esta correlación significativa del crecimiento con la temperatura en primavera en las otras dos localidades (Figura 3A, B), siendo positiva en la localidad templada y negativa en la localidad fría. Además, en la localidad fría también fue significativa la correlación negativa con el índice de sequía medio en invierno (**S.i.**, Figura 3A).

Para el caso de *R. pseudoacacia* no se observó ninguna correlación significativa común en más de una localidad. En la región fría fue significativa la relación negativa entre el crecimiento y la temperatura media en otoño (**T.o.**, Figura 3D), así como la correlación positiva del crecimiento con la precipitación media en el otoño del año anterior (**P.o.***, Figura 3D). Para la localidad templada se observó un aumento del crecimiento con mayores precipitaciones de invierno y primavera (**P.i.** y **P.p.**, Figura 3E) y menor sequía (correlación positiva) de invierno (**S.i.**, Figura 3E).

Para *P. alba*, en la localidad fría el crecimiento se vio aumentado por mayores precipitaciones medias en invierno y primavera (**P.i.** y **P.p.**, Figura 3G). Para las otras dos localidades, comparten correlaciones positivas significativas en las variables: temperatura media en primavera y verano (**T.p.** y **T.v.**, Figura 3H, I) y precipitación media en otoño (**P.o.**, Figura 3H, I).

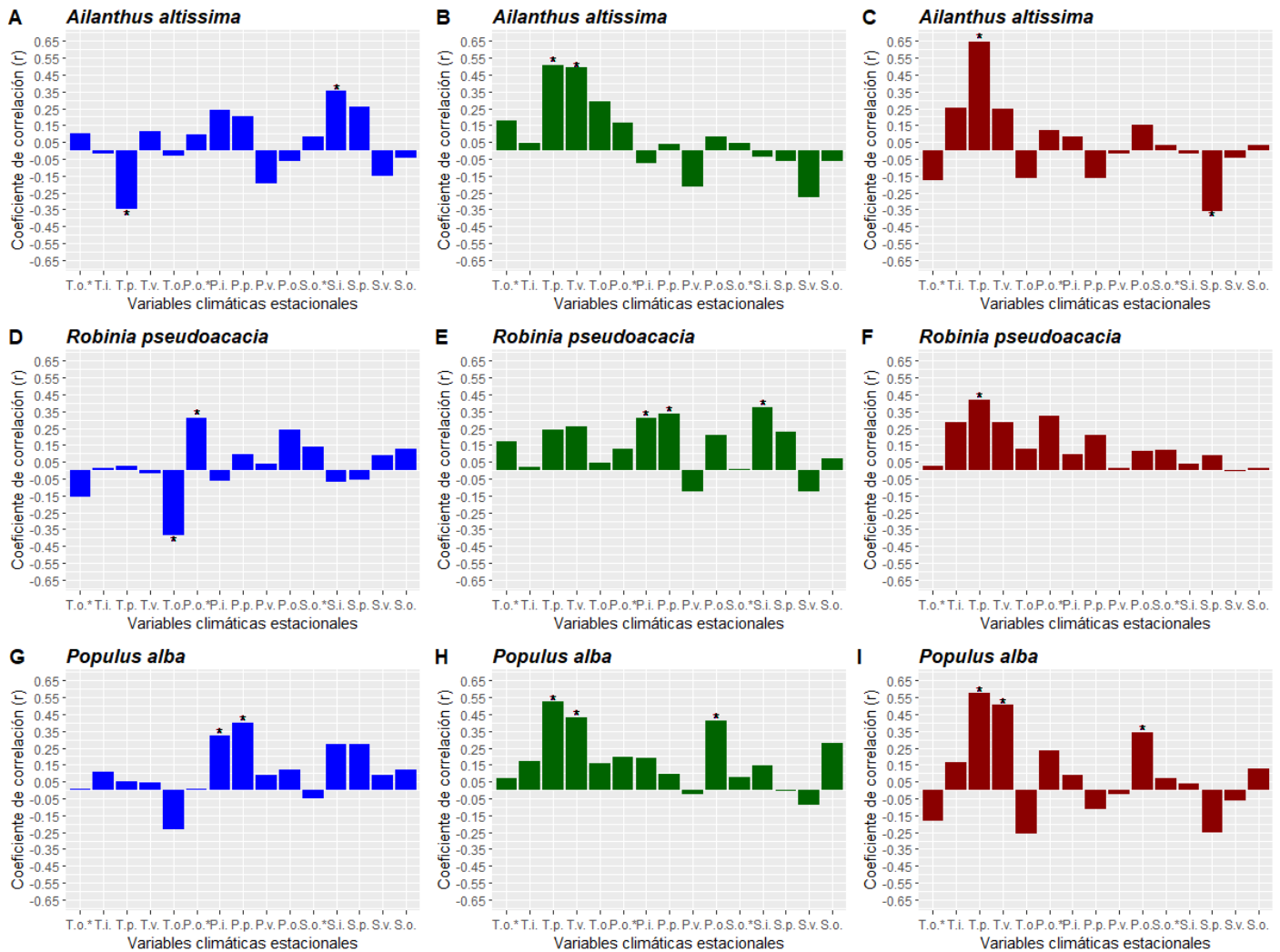


Figura 3. Correlación de la cronología normalizada y la media de variables climáticas estacionales. En el eje X las letras en mayúscula son las variables climáticas (**T**emperatura, **P**recipitación e índice de **S**equía) y las letras en minúscula las estaciones, siendo **o*** el otoño del año anterior; **i**, invierno; **p**, primavera; **v**, verano y **o**, otoño del año de crecimiento.

Discusión

En el presente estudio se han comparado las tendencias climáticas en los últimos 40 años, así como las tendencias del crecimiento radial de tres especies arbóreas (una nativa y dos no nativas) coexistentes en llanuras aluviales del centro peninsular que difieren en sus características climáticas. El objetivo principal pretende demostrar si la especie nativa se está viendo amenazada por las no nativas con las que coexiste en un contexto de calentamiento global.

Tendencias climáticas de las tres localidades en distintos periodos

Según lo esperado, los resultados mostraron un aumento de las temperaturas desde los años 80 en las tres localidades (Mariotti, 2010), aunque el incremento fue menor en la región cálida. Este incremento de la temperatura ha dado lugar a un aumento en la frecuencia de sequías. Aunque no se observó una tendencia significativa de la disminución de la precipitación ni aumento de las sequías, sí se observan valores más bajos del índice de sequía (indicando sequías más extremas) en el último lustro. Esta evolución de las variables climáticas coincide además con los modelos propuestos de evolución del clima mediterráneo (Ulbrich et al., 2006; Sheffield & Wood, 2008). Por el contrario, no se observó un mayor aumento de las temperaturas en las últimas dos décadas.

Crecimiento diferencial de las tres especies de árboles a lo largo del tiempo

En relación al crecimiento, los resultados indican que los mayores crecimientos se encontraron para la especie nativa (*P. alba*) en la localidad cálida. Estos resultados se contraponen a la hipótesis de partida, en la que se esperaba un mayor crecimiento de las especies exóticas en las localidades templada y/o cálida, así como mayores tendencias a aumentar el crecimiento para *A. altissima* y *R. pseudoacacia* con el paso del tiempo. Estos resultados sugieren que *P. alba* se encuentra bajo condiciones climáticas óptimas para la especie (que no suponen una limitación para la planta), lo cual permite un mayor crecimiento (Kozłowski & Pallardy, 1997) incluso en condiciones de calentamiento. El hecho de que el crecimiento de la especie nativa haya llegado a superar al de las especies no nativas estudiadas, induce a pensar que *P. alba* ha logrado adaptarse de forma exitosa a las nuevas condiciones, posiblemente debido a que posee una elevada capacidad de aclimatación y unas tasas elevadas de asimilación neta e intercambio gaseoso (Manzanera y Martínez-Chacón, 2007), que le permiten comportarse como una especie de crecimiento muy rápido.

Se encontró un mayor aumento del crecimiento en la localidad cálida para las tres especies, lo cual contradice las expectativas. Dado que los individuos en esta localidad eran mucho más jóvenes (Tabla 2) que en el resto de las

localidades, no podemos descartar que dicho aumento sea un efecto ontogenético (Barthélémy et al., 1997). Sin embargo, en las últimas décadas estos árboles pueden considerarse ya adultos, puesto que son especies de vida corta (no viven más de ~50-100 años). En concreto, se observó un ligero descenso en el crecimiento de las no nativas (más acusado en *A. altissima* que en *R. pseudoacacia* y en la región cálida y templada). Estos resultados denotan una posible mayor vulnerabilidad frente al cambio climático de estas especies y, por tanto, no apoyan los estudios que sugieren que el cambio climático beneficiará a las especies exóticas e invasoras (Diez et al., 2012; Knüsel et al., 2015; Hulme, 2017; Nadal-Sala et al., 2019). Esta tendencia podría deberse a los mayores eventos de sequía experimentados en la última década (Figura 1), suponiendo que sea un factor limitante en el crecimiento para las especies objeto de estudio (Levitt, 1980), resultando *P. alba* la especie de árbol menos afectada por dichas sequías (Figura 2). Sería necesario realizar un análisis de la resiliencia, resistencia y recuperación de las tres especies tras episodios de sequía para determinar cuánto influyen estos eventos extremos sobre el crecimiento (Lloret et al., 2011; Granda et al., 2014), además de poder aportar información acerca del impacto que sufren o pueden sufrir debido al cambio climático (Allen et al., 2010).

Correlación del crecimiento con el clima estacional

A escala estacional, y a diferencia de lo postulado, las mayores temperaturas y sequías estivales no tuvieron un efecto negativo en la especie nativa, mientras que las no nativas no se vieron favorecidas por mayores temperaturas en la localidad fría. Para *A. altissima* en la localidad fría (Figura 3A), el crecimiento se vio influido significativamente por la sequía y la temperatura. Su relación con la sequía fue positiva en invierno, lo que quiere decir que una menor sequía invernal estimula el crecimiento del ailanto. Esto puede deberse a la gran capacidad de uso del agua que posee esta especie de árbol (Kowarik y Säumel, 2007; Corral, 2018) y a un rápido crecimiento en primavera (Knüsel et al., 2015; Trájer et al., 2016) gracias al agua de los acuíferos recargados en invierno. Por otra parte, el crecimiento del tronco en la localidad fría se vio mermado con mayores temperaturas en primavera. Esta relación inesperada, podría explicarse

como una estrategia de la especie de mayor crecimiento del sistema radicular en detrimento del crecimiento radial como una medida preventiva ante un posible episodio de sequía (Kowarik y Säumel, 2007). Sin embargo, en la región templada y cálida la temperatura indujo al crecimiento radial de *A. altissima*, por lo que habría que considerar la posibilidad de dependencia de otros factores que no se han tenido en cuenta en el estudio. A su vez, en otro artículo que relaciona el crecimiento con el clima estacional, también se han observado relaciones similares (Knüsel *et al.*, 2019), pero las explicaciones no son concluyentes.

En la región cálida, *A. altissima* presentó un mayor crecimiento en condiciones más secas en primavera. A pesar de que esta especie presenta mecanismos de ahorro hídrico, como la disminución en la pérdida de agua por las hojas o la reducción de la conductividad hídrica radicular (Graves *et al.* 1991; Trifilò *et al.*, 2004), dichos mecanismos explicarían una falta de disminución del crecimiento en condiciones de sequía en primavera. Sin embargo, los resultados muestran un aumento del crecimiento bajo estas condiciones, lo que puede ser debido a la relación que esta variable tiene con la temperatura (Knüsel *et al.*, 2015; Trájer *et al.*, 2016), que también tiene un efecto positivo en el crecimiento.

En el caso de *R. pseudoacacia*, en la localidad fría se observó un menor crecimiento con temperaturas altas en otoño. Este resultado también es inesperado, ya que se ha mostrado en varias especies que el crecimiento radial puede alargarse hasta el otoño siempre que la temperatura lo permita y no haya estrés hídrico. Dado que *R. pseudoacacia* es una especie con gran tolerancia a la sequía (Niinemets & Valladares, 2006), no parece que este efecto negativo se deba al estrés hídrico. En un estudio llevado a cabo en Polonia para la misma especie, se obtuvieron resultados similares (Feliksik *et al.*, 2007) y pese a que en ese caso la temperatura media anual es incluso menor que en la localidad fría (8,5 °C), sigue estando en el rango óptimo para el crecimiento y desarrollo de la especie (Rédei *et al.*, 2017). Estudios de las reservas y su relación con el crecimiento estacional deberían llevarse a cabo para poder determinar los mecanismos que inducen la respuesta observada, ya que podría estar relacionada con la acumulación de reservas en otoño para ser utilizadas el año siguiente en el crecimiento. De hecho, en la misma localidad la precipitación en

la estación de otoño del año anterior indujo a un mayor crecimiento de la robinia, lo que indica que un aumento de la precipitación inducido por el inicio del año hidrológico podría permitir una mayor acumulación de reservas para formar el anillo del próximo año.

En la localidad templada, *R. pseudoacacia* vio aumentado su crecimiento con mayores precipitaciones de invierno (también menor sequía) y primavera, lo que nos indica que utiliza el agua (acumulada durante el invierno además del agua de primavera) en la formación del nuevo anillo. La robinia es una especie adaptada a climas templados y húmedos como los de su lugar de origen, donde la precipitación acumulada anual es 1020-1830 mm/año (Huntley, 1990). Los resultados obtenidos indican que en la localidad templada puede haber una ligera limitación hídrica para el crecimiento de esta especie ya que tiene gran capacidad de consumir agua para generar biomasa, siempre que ésta esté disponible en grandes cantidades, como en otras especies de árboles con fisiología hidráulica similar (Abrams, 1990).

Por último, en la región cálida la robinia presentó una relación positiva con la temperatura en primavera, lo que nos indica que las altas temperaturas en dicha estación favorecen el crecimiento. Otros estudios han indicado un rápido crecimiento de esta especie al inicio de la estación de crecimiento (Schmitt et al., 2000). Estos resultados concuerdan con las numerosas adaptaciones que esta especie posee frente a un amplio rango de condiciones ambientales y al uso de las reservas acumuladas durante el inicio del año hidrológico (Xu et al., 2009; Veste et al., 2013; Nicolescu et al., 2020). Estos resultados en la región templada y cálida coinciden nuevamente con las observadas por Feliksik et al. (2007), otorgando estos autores explicaciones similares. No obstante, en el futuro será necesario realizar más estudios acerca de la fisiología de la robinia para poder comprender mejor los mecanismos responsables de sus respuestas al clima.

Finalmente, *P. alba* presentó una correlación positiva del crecimiento con la temperatura y precipitación estacional (concretamente en invierno, primavera y otoño) en las tres localidades (Figura 3G, H, I). En la localidad fría el crecimiento de *P. alba* se vio beneficiado por la precipitación en invierno y primavera. Esta relación posiblemente ocurre por la misma razón que en el caso de la *R.*

pseudoacacia en la región templada, es decir, que se le atribuye a la capacidad de uso del agua en función de la cantidad disponible (Kozłowski & Pallardy, 1997). En las regiones templada y cálida, el crecimiento se vio estimulado significativamente por el aumento de las temperaturas en primavera y verano, y la precipitación en otoño. Estas relaciones implican que *P. alba* no está limitada por las altas temperaturas de verano, probablemente por tener acceso a suficiente agua como para mantener una elevada conductancia estomática (Will y Teskey, 1997), permitiendo así mantener el intercambio gaseoso durante el verano y, por tanto, el incremento de su crecimiento (Hetherington y Woodward, 2003).

Conclusiones

La evolución de la temperatura coincidió con la hipótesis formulada, ya que se observó una tendencia positiva de esa variable climática. Además, los resultados del presente estudio nos permiten rechazar la hipótesis de partida sobre que las especies no nativas, *Ailanthus altissima* y *Robinia pseudoacacia*, crecen más que la nativa *Populus alba*. Por el contrario, se muestra que las no nativas, además de tener menor crecimiento en la localidad más cálida, se están viendo ligeramente afectadas por los efectos del cambio global en la última década. No obstante, harían falta realizar más estudios sobre la fisiología y fenología de estas especies no nativas en su etapa adulta para entender en profundidad la relación del clima con el crecimiento radial.

Bibliografía

Abrams, M. D. (1990) 'Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America', *Tree Physiology*, 7(1-2-3-4), pp. 227–238.

Araújo, M. B. y Rahbek, C. (2006) 'How does climate change affect biodiversity?', *Science*, 313(5792), pp. 1396–1397.

Barthélémy, D., Caraglio, Y., Costes, E. (1997) 'Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux', *Science Update, INRA*, pp. 89–136.

Beguiría, S. y Vicente-Serrano, S.M. (2017) 'SPEI: Calculation of the Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index'.

Bellard, C., Cassey, P. y Blackburn, T. M. (2016) 'Alien species as a driver of recent extinctions', *Biology Letters*, 12(4).

Benesperi, R., Giuliani, C., Zanetti, S., Gennai, M., Mariotti Lippi, M., Guidi, T., Nascimbene, J., Foggi, B. (2012) 'Forest plant diversity is threatened by *Robinia pseudoacacia* (black-locust) invasion', *Biodiversity and Conservation*, 21(14), pp. 3555–3568.

Bigler, C. y Bugmann, H. (2004) 'Predicting the time of tree death using dendrochronological data', *Ecological Applications*, 14(3), pp. 902–914.

Bunn, AG. (2008) 'A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia', 26, pp. 115–124.

Ceballos, G., G.; Ehrlich, P. R.; Barnosky, A. D.; García, A.; Pringle, R. M.; Palmer, T. M. (2015) 'Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction', *Science Advances*, 1(5), e1400253.

Constán-Nava, S., Soliveres, S., Torices, R., Serra, L., Bonet, A. (2015) 'Direct and indirect effects of invasion by the alien tree *Ailanthus altissima* on riparian plant communities and ecosystem multifunctionality', *Biological Invasions*, 17(4), pp. 1095–1108.

Cook, E., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V., Jones, P. D. (1990) 'Data Analysis', in *Methods of Dendrochronology*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 97–162.

Corral, M. (2018) 'RASGOS CARACTERISTICOS Y PRINCIPALES FACTORES DE EXPANSION DEL *AILANTHUS ALTISSIMA*', *Mundo Investigación*, 2(3), pp. 25–36.

Costán-Nava, S. C., Jornet, A. B., Lluís, Y., Laliga, S. (2008) 'EFECTOS DE LA ESPECIE INVASORA *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle SOBRE LA DIVERSIDAD VEGETAL EN BOSQUES DE RIBERA DEL LIC SERRA DE MARIOLA Y CARRASCAL DE LA FONT ROJA', *Iberis*, 7, pp. 65-75.

Diez, J.M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grosholz, E.D., Olden, J.D., Sorte, C.J.B., Blumenthal, D.M., Bradley, B.A., Early, R., Ibáñez, I., Jones, S.J., Lawler, J.J. y Miller, L.P. (2012) 'Will extreme climatic events facilitate biological invasions? ', *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(5), pp. 249-257.

Dobbertin, M. (2005) 'Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review', *European Journal of Forest Research*, 124(4), pp. 319–333.

Fox, J. (2003) 'Effect Displays in R for Generalised Linear Models', *Journal of Statistical Software*, 8(15), 1-27.

Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J. F., Dommes, J. (2002) 'Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures', *Plant Growth Regulation*, 37(3), pp. 263–285.

Gomes Marques, I. Campelo, F., Rivaes, R., Albuquerque, A., Ferreira, M. T., Rodríguez-González, P. M. (2018) 'Tree rings reveal long-term changes in growth resilience in Southern European riparian forests', *Dendrochronologia*, 52, pp. 167–176.

González-Muñoz, N., Linares, J. C., Castro-Díez, P., Sass-Klaassen, U. (2015) 'Contrasting secondary growth and water-use efficiency patterns in native and exotic trees co-occurring in inner Spain riparian forests', *Forest Systems*, 24(1), pp. 0–10.

- Granda, E., Camarero, J. J., Gimeno, T. E., Martínez-Fernández, J., Valladares, F. (2013) 'Intensity and timing of warming and drought differentially affect growth patterns of co-occurring Mediterranean tree species', *European Journal of Forest Research*, 132(3), pp. 469–480.
- Granda, E., Rossatto, D. R., Camarero, J. J., Voltas, J., Valladares, F. (2014) 'Growth and carbon isotopes of Mediterranean trees reveal contrasting responses to increased carbon dioxide and drought', *Oecologia*, 174(1), pp. 307–317.
- Graves, W.R., Joly, R.J., Dana, M.N., (1991) 'Water use and growth of honey locust and tree-of-heaven at high root- zone temperature', *HortScience* 26(10), pp.1309–1312.
- Harrell, F.E. (2021) 'Hmisc: Harrell Miscellaneous'.
- Harris, I., Osborn, T. J., Jones, P., Lister, D. (2020) 'Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset', *Scientific Data*, 7(1), p. 109.
- Hejda, M., Pyšek, P. y Jarošík, V. (2009) 'Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities', *Journal of Ecology*, 97(3), pp. 393–403.
- Hetherington, A. M. y Woodward, F. I. (2003) 'The role of stomata in sensing and driving environmental change', *Nature*, 424(6951), pp. 901–908.
- Huang, D., Haack, R. A. y Zhang, R. (2011) 'Does global warming increase establishment rates of invasive alien species? a centurial time series analysis', *PLoS ONE*, 6(9).
- Hulme, P.E. (2017) 'Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options', *Biological Reviews*, 92(3), pp. 1297-1313.
- Khapugin, A. (2019) 'A global systematic review of publications concerning the invasion biology of four tree species', *Hacquetia*, 18(2), pp. 233–270.

Knüsel, S., Conedera, M., Rigling, A., Fonti, P., Wunder, J. (2015) 'A tree-ring perspective on the invasion of *Ailanthus altissima* in protection forests', *Forest Ecology and Management*, 354, pp. 334–343.

Knüsel, S., Liu, J., Conedera, M., Gärtner, H., Bugmann, H., Li, M. H., Stoffel, M., Wunder, J. (2019) 'Comparative dendroecological characterisation of *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle in its native and introduced range', *Dendrochronologia*, 57.

Kowarik, I. and Säumel, I. (2007) 'Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle', *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4), pp. 207–237.

Kozlowski, T. T. & Pallardy, S. G. (1997) *Physiology of Woody Plants*. 3^a edition. San Diego: Elsevier.

Larsson (2020) 'Cybis CooRecorder - Image Coordinate Recording program', version: 9.5.

LeBlanc, D.C. (1996) 'Using tree rings to study forest decline: an epidemiological approach based on estimated annual wood volume increment', *Tree rings, environment, and humanity*, pp. 437–449.

Levitt, J. (1980) *Responses of plants to environmental stresses*. 2^a edition. Orlando: Academic Press.

Lloret, F., Keeling, E. G. y Sala, A. (2011) 'Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests', *Oikos*, 120(12), pp. 1909–1920.

Manzanera, J. A. and Martínez-Chacón, M. F. (2007) 'Ecophysiological Competence of *Populus alba* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., and *Crataegus monogyna* Jacq. Used in Plantations for the Recovery of Riparian Vegetation', *Environmental Management*, 40(6), pp. 902–912.

Mariotti, A. (2010) 'Recent Changes in the Mediterranean Water Cycle: A Pathway toward Long-Term Regional Hydroclimatic Change?', *Journal of Climate*, 23(6), pp. 1513–1525.

Matesanz, S., Gianoli, E. y Valladares, F. (2010) 'Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants', *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1), pp. 35–55.

Mayhew, P. J., Jenkins, G. B. y Benton, T. G. (2008) 'A long-term association between global temperature and biodiversity, origination and extinction in the fossil record.', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), pp. 47–53.

Medina-Villar, S. (2016) 'Impactos ecológicos de los árboles exóticos invasores en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas fluviales y de ribera', *Ecosistemas*, 25(3), pp. 116–120.

Messier, C., Bauhus, J., Doyon, F., Maure, F., Sousa-Silva, R., Nolet, P., Mina, M., Aquilué, N., Fortin, M. J., Puettmann, K. (2019) 'The functional complex network approach to foster forest resilience to global changes', *Forest Ecosystems*, 6(1).

Nadal-Sala, D., Hartig, F., Gracia, C. A., Sabaté, S. (2019) 'Global warming likely to enhance black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) growth in a Mediterranean riparian forest', *Forest Ecology and Management*, 449, p. 117448.

Nicolescu, V. N., Rédei, K., Mason, W. L., Vor, T., Pöetzelsberger, E., Bastien, J. C., Brus, R., Benčať, T., Đodan, M., Cvjetkovic, B., Andrašev, S., La Porta, N., Lavnyy, V., Mandžukovski, D., Petkova, K., Roženberger, D., Wąsik, R., Mohren, G. M. J., Monteverdi, M. C., Musch, B., Klisz, M., Perić, S., Keça, L., Bartlett, D., Hernea, C., Pástor, M. (2020) 'Ecology, growth and management of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.), a non-native species integrated into European forests', *Journal of Forestry Research*, 31(4), pp. 1081–1101.

Niinemets, Ü. y Valladares, F. (2006) 'Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs', *Ecological Monographs*, 76(4), pp. 521–547.

Nowacki, G.J. y Abrams, M.D., (1997) 'Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks', *Ecological Monographs*, 67(2), pp. 225–249.

Ntshidi, Z., Gush, M. B., Dzikiti, S., Maitre, D. Le. (2018) 'Characterising the water use and hydraulic properties of riparian tree invasions: A case study of *populus canescens* in south africa', *Water SA*, 44(2), pp. 328–337.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team (2021) 'nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models'.

Portero, J., Acero, F. J. y García, J. A. (2020) 'Analysis of extreme temperature events over the Iberian Peninsula during the 21st century using dynamic climate projections chosen using max-stable processes', *Atmosphere*, 11(5).

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., Vilà, M. (2012) 'A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment', *Global Change Biology*, 18(5), pp. 1725–1737.

Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M. J., (2020) "Scientists' warning on invasive alien species', *Biological Reviews*, 95(6), pp. 1511–1534.

Rédei, K., Keserű, Z., Csiha, I., Rásó, J., Honfy, V. (2017) 'Plantation Silviculture of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) Cultivars in Hungary – A Review', *South-east European forestry*, 8(2).

Reyer, C. P. O., Leuzinger, S., Rammig, A., Wolf, A., Bartholomeus, R. P., Bonfante, A., de Lorenzi, F., Dury, M., Gloning, P., Abou Jaoudé, R., Klein, T., Kuster, T. M., Martins, M., Niedrist, G., Riccardi, M., Wohlfahrt, G., de Angelis, P., de Dato, G., François, L., Menzel, A., Pereira, M. A. (2013) 'A plant's perspective of extremes: Terrestrial plant responses to changing climatic variability', *Global Change Biology*, 19(1), pp. 75–89.

Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. (2000) 'Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions', *Diversity Distributions*, 6(2), pp. 93–107.

Serrano-Notivoli, R. Beguería, S., Saz, M. Á., de Luis, M. (2018) 'Recent trends reveal decreasing intensity of daily precipitation in Spain', *International Journal of Climatology*, 38(11), pp. 4211–4224.

Sheffield, J. y Wood, E. F. (2008) 'Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations', *Climate Dynamics*, 31(1), pp. 79–105.

Suarez, M.L., Ghermandi, L., Kitzberger, T., (2004) 'Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends', *Journal of Ecology*, 92 (6), pp. 954–966.

Sung, C. Y., Li, M. H., Rogers, G. O., Volder, A., Wang, Z. (2011) 'Investigating alien plant invasion in urban riparian forests in a hot and semi-arid region', *Landscape and Urban Planning*, 100(3), pp. 278–286.

Thornthwaite, C. W. (1948) 'An Approach toward a Rational Classification of Climate', *Geographical Review*, 38(1), p. 55.

Thuiller, W., Richardson, D. M. y Midgley, G. F. (2007) 'Will Climate Change Promote Alien Plant Invasions?', *Biological Invasions*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 197–211.

Trájer, A., Hammer, T., Bede-fakezas, Á., Schoffhauzer, J., Padisák, J. (2016) 'THE COMPARISON OF THE POTENTIAL EFFECT OF CLIMATE CHANGE ON THE SEGMENT GROWTH OF *FRAXINUS ORNUS*, *PINUS NIGRA* AND *AILANTHUS ALTISSIMA* ON SHALLOW, CALCAREOUS SOILS', *Applied Ecology and Environmental Research*, 14(3), pp. 161–182.

Trifilò, P., Raimondo, F., Nardini, A., Lo Gullo, M. A., Salleo, S. (2004) 'Drought resistance of *Ailanthus altissima*: root hydraulics and water relations', *Tree Physiology*, 24(1), pp. 107–114.

Trumbore, S., Brando, P. y Hartmann, H. (2015) 'Forest health and global change', *Science*, 349(6250), pp. 814–818.

Ulbrich, U., May, W., Li, L., Lionello, P., Pinto, J. G., Somot, S. (2006) 'Chapter 8 The Mediterranean climate change under global warming', *Developments in Earth and Environmental Sciences*, 4, pp. 399–415.

Valencia, E. (2016) 'Efectos del cambio climático sobre los atributos de las comunidades bióticas y funcionamiento del ecosistema en zonas áridas', *Ecosistemas*, 25(3), pp. 154–159.

Vitousek, P., M. D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Westbrooks, R. (1996) 'Biological invasions as global environmental change', *American Scientist*, 84(5), pp. 468–478.

Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukkát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V., Reineking, B., Robinet, C., Semchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vilà, M., Vohland, K., Settele, J. (2009). 'Alien species in a warmer world: risks and opportunities', *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 686–693.

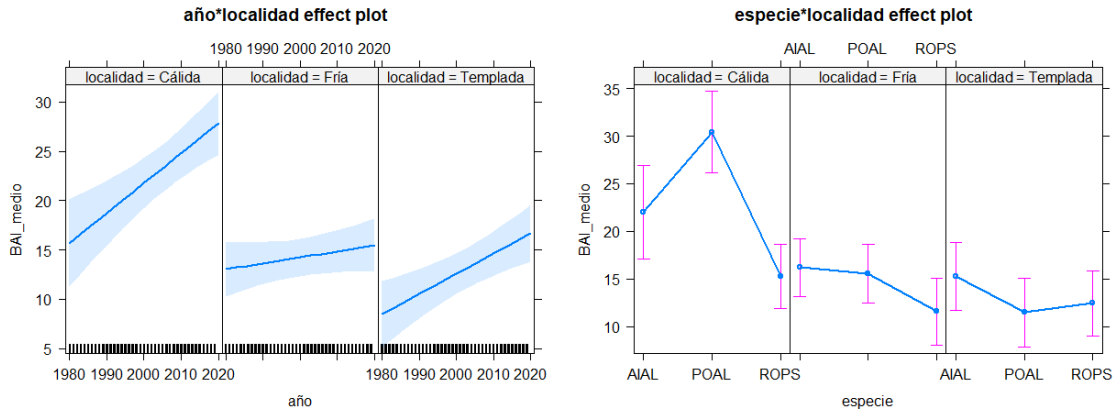
Will, R. E. y Teskey, R. O. (1997) 'Effect of irradiance and vapour pressure deficit On stomatal response to CO₂ enrichment of four tree species', *Journal of Experimental Botany*, 48(12), pp. 2095–2102.

Xu, F., Guo, W., Wang, R., Xu, W., Du, N., Wang, Y. (2009) 'Leaf movement and photosynthetic plasticity of black locust (*Robinia pseudoacacia*) alleviate stress under different light and water conditions', *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(3), pp. 553–563.

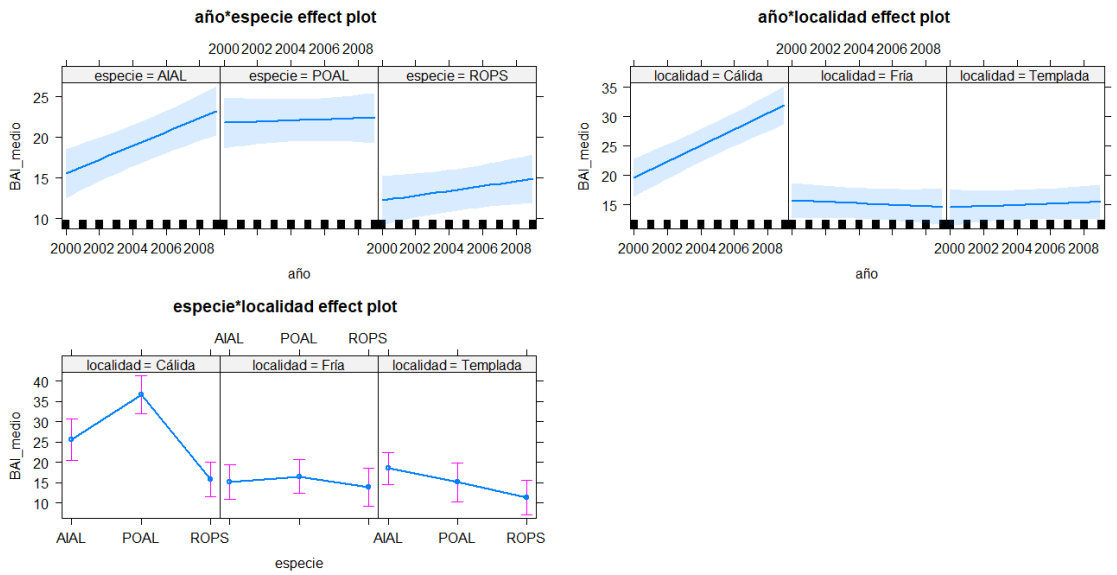
Young, D. J. N., Stevens, J. T., Earles, J. M., Moore, J., Ellis, A., Jirka, A. L., Latimer, A. M. (2017) 'Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought', *Ecology Letters*. 20(1), pp. 78–86.

Zang, C. y Biondi, F. (2015) 'treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships' *Ecography*, 38(4), pp. 431-436.

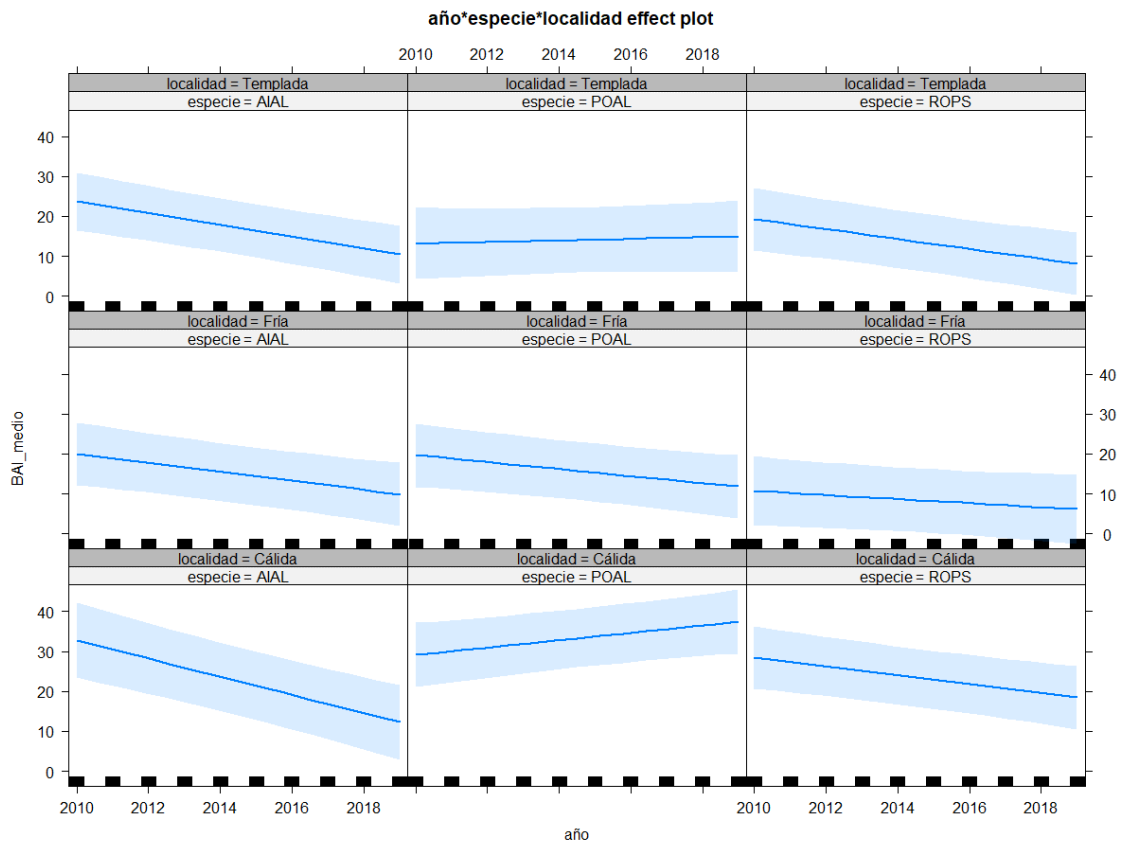
Anexos



Anexo I: tendencia de las relaciones significativas en el primer período (1980-2019).



Anexo II: tendencia de las relaciones significativas en el segundo período (2000-2009).



Anexo III: tendencia de las relaciones significativas en el tercer período (2010-2019).