



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-017

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Dinámica eco-fisiológica de un bosque de ribera mixto Mediterráneo en presencia de la especie invasora *Robinia pseudoacacia*. ¿Una invasión inevitable?

SABATÉ, S.^{1,2}, NADAL-SALA, D.¹, POBLADOR, S.¹, SPERLICH, D.^{1,2}, GRACIA, C.A.^{1,2}, y SABATER, F.^{1,2}

¹ Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales (BEECA), Universidad de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028, Barcelona.

² CREA. Campus de Bellaterra Edificio C, 08193, Cerdanyola del Vallès.

Resumen

La falsa acacia (*Robinia pseudoacacia* L.) es una especie invasora originaria de los montes Apalaches. Se introdujo en Europa durante el siglo XVIII y desde entonces, se ha expandido a lo largo de las regiones húmedas del continente Europeo, incluyendo hábitats de especial interés ecológico protegidos en el marco de la red Natura 2000. Su gran capacidad invasora se acentúa en zonas perturbadas como los bosques de ribera mediterráneos, donde se le abren espacios de oportunidad. En el presente estudio se comparan características eco-fisiológicas y estructurales de esta especie invasora con las de especies autóctonas de un bosque de ribera mediterráneo. El objetivo es aportar información que puede ayudar a entender mejor el éxito de esta especie frente a las otras especies autóctonas. La falsa acacia presenta una gran plasticidad, ocupando todos los gradientes espaciales de disponibilidad hídrica del bosque de ribera. Tiene la mayor tasa de transpiración, siendo también la que transpira menos por unidad de área basimétrica. Destaca además su gran eficiencia en el uso del agua, por encima de las demás especies, aunque es la que presenta el período vegetativo más corto. El chopo negro (*Populus nigra* L.) es la especie de mayor crecimiento, pero su presencia depende de ser introducida por plantación. El aliso (*Alnus glutinosa* Gaertn.) es la especie que transpira más por unidad de área basimétrica y la menos eficiente en el uso del agua. El fresno (*Fraxinus excelsior* L.) es la única especie que reacciona al déficit de humedad del suelo. La falsa acacia, una vez se ha establecido en el bosque de ribera, favorecida por gestiones forestales intensivas, muestra su gran capacidad de persistencia en él y el acopio de recursos hídricos en detrimento de las demás especies autóctonas.

Palabras clave

Bosque de ribera, características eco-fisiológicas, eficiencia en el uso del agua, especies invasoras.

1. Introducción

Los bosques de ribera mediterráneos constituyen zonas de alta disponibilidad de agua a pesar del déficit de lluvia estival propio del clima mediterráneo. Esta alta disponibilidad de agua explica la presencia de especies caducifolias como el aliso (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), el chopo negro (*Populus nigra* L.) y el fresno común (*Fraxinus excelsior* L.); que también se distribuyen en zonas más templadas o incluso boreales. De este modo, son zonas de refugio para estas especies en su límite de distribución meridional (Holstein, 1984; Sanz *et al.*, 2011), y constituyen hábitats de especial interés ecológico como se reconoce en la red Natura 2000 (Natura 2000, 91E0). Es lógico pensar que en un contexto de cambio climático, donde se proyecta un aumento importante de la temperatura, acompañado consecuentemente por una mayor demanda evaporativa, estos ecosistemas van a situarse bajo una presión ambiental creciente. Por lo tanto, parece evidente que conocer bien su comportamiento ecofisiológico frente a la disponibilidad hídrica es crucial si se pretenden evaluar los posibles impactos del cambio climático sobre estos ecosistemas. La complementariedad de estas especies en estos hábitats parece clara cuando su distribución en ellos responde a distintas habilidades y capacidades de obtener recursos hídricos y nutrientes. Por ejemplo su carácter

freatófilo o no, o su capacidad de fijar o no nitrógeno. Es más, la mejora de disponibilidad de nitrógeno aportada por el aliso común, puede beneficiar a las otras especies no fijadoras cuando estos nutrientes se incorporan en el suelo con sus aportes de hojarasca año tras año.

La gestión forestal en estos ecosistemas se viene haciendo por corta a matarrasa. Su regeneración en estos casos puede ser relativamente rápida por rebrote vegetativo en el caso de los alisos y sobre todo por plantación en el caso del chopo negro (de crecimiento muy rápido) o incluso del fresno común, del que también se observa regeneración sexual y establecimiento de plántulas. Dicho esto, se está observando cómo estos ecosistemas están siendo invadidos con gran fuerza por la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia* L.). Esta especie invasora se introdujo en Europa durante el siglo XVIII. Desde entonces, se ha expandido a lo largo de las regiones húmedas del continente Europeo, y en particular, en el caso de los bosques de ribera mediterráneos, con gran éxito (Motta et al., 2009; Radke et al., 2013). La habilidad de esta especie para reproducirse tanto sexualmente como de forma vegetativa, de crecer rápido, de fijar nitrógeno, y de gestionar con gran plasticidad los recursos hídricos, le proporcionan un plus de competitividad importante frente a las especies autóctonas del bosque de ribera. Esta especie invasora fue introducida con distintos objetivos. Ha sido cultivada en zonas húmedas de Europa para la producción de madera (DeGomez and Wagner, 2001; Gruenewald et al., 2007; Redei et al., 2011), para un uso energético en forma de biomasa (Kraszkiwicz, 2013) o incluso para la restauración y prevención de la erosión del suelo (Straker et al., 2015). Sin embargo, se considera entre las especies invasoras más problemáticas de la zona Mediterránea. Su control en estas zonas es costoso tanto material como económicamente, y su expansión parece imparable, y más aún, en las condiciones actuales de incremento de temperatura y aridez (Andreu, 2009; Kleinbauer et al. 2010; Benesperi et al., 2012). De hecho, se identifica como una de las amenazas más importantes para las especies de ribera autóctonas. Por otro lado, se trata de una especie intolerante a la sombra y con dificultades para establecerse bajo bosques cerrados (Motta et al., 2009), por lo que su entrada y proliferación se ve favorecida en zonas perturbadas como los bosques de ribera Mediterráneos después de una gestión intensiva (Radtke et al., 2013; Straker et al., 2015).

La cantidad de agua transpirada y la eficiencia en el uso del agua, puede diferenciarse entre especies; y por lo tanto, cada una presentar distintos umbrales de tolerancia al estrés hídrico y a las heladas. En el caso del fresno común y la falsa acacia son especies de poro en anillo, con un potencial de velocidad ascendente de savia alto. Estas especies se comportan como evitadoras de las heladas y de la sequía. Evitar los daños por heladas puede significar el retrasar el inicio del periodo vegetativo. Evitar los efectos de la sequía puede consistir en un mayor control estomático y/o en la pérdida rápida de hojas en periodos de estrés hídrico. En cambio el aliso común y el chopo negro, que presentan una estructura de la madera de poro difuso, son menos vulnerables a las heladas, y pueden soportar potenciales hídricos xilemáticos más negativos antes de producirse la cavitación (Sperry et al., 1994). En este trabajo nos planteamos la comparación entre ellas para entender mejor los mecanismos de esta invasión de la falsa acacia y especialmente su persistencia posterior.

2. Objetivos

En este estudio se presentan características eco-fisiológicas y estructurales de la especie invasora, falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*), comparadas con las de las especies autóctonas, aliso común (*Alnus glutinosa*), chopo negro (*Populus nigra*) y fresno común (*Fraxinus excelsior*), todas ellas coexistentes en un bosque de ribera mediterráneo. Se trata de aportar información estructural y funcional para entender mejor el éxito de esta especie invasora frente a las otras especies autóctonas. A partir de la situación actual de estos bosques, también se plantea si la gestión que en ellos se viene practicando es la más adecuada para frenar la invasión, que de otro modo parece inevitable.

3. Metodología

La zona de estudio

Este estudio se ha realizado en el bosque de ribera de Font del Regàs, localizado en el parque natural del Montseny, NE de la península Ibérica (41° 50' N, 2° 30' E, 550 m s.n.m.). Este bosque crece a orillas de la Riera d'Arbúcies, que se caracteriza por tener un flujo de agua permanente. Las principales especies arbóreas de este bosque son caducifolias de invierno: el aliso común (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), el chopo negro (*Populus nigra* L.), el fresno común (*Fraxinus excelsior* L.) y la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia* L.). Su distribución espacial no es homogénea excepto para el caso de la falsa acacia, que se encuentra en todos los gradientes de disponibilidad hídrica. Estos gradientes se generan por la proximidad al río y la profundidad del nivel freático. El aliso se encuentra en la zona más cercana al río, el fresno común en la zona más alejada y el chopo negro desde la orilla del río hasta la zona intermedia. Esta distribución es coherente con la conocida condición freatófila del aliso común y el chopo negro. Además, en el caso del aliso común y la falsa acacia se trata de especies fijadoras de nitrógeno. Font del Regàs constituye un ejemplo de las poblaciones discontinuas de estas especies que crecen a lo largo de los cursos fluviales en las zonas húmedas del NE de la península Ibérica (Ginés 2007). Otras especies presentes, aunque poco abundantes, constituyen un estrato arbustivo de avellano (*Corylus avellana* L.) y Sauco (*Sambucus nigra* L.). También es notoria la abundancia de hiedra (*Hedera helix* L.) que se emparra a todas las especies de árboles indistintamente. El estrato herbáceo lo dominan *Anemone nemorosa* L., *Viola* spp., y *Carex* spp. propias de estos hábitats, además de otras oportunistas como *Urtica dioica* L., y *Clematis flammula* L.. Los datos aquí presentados fueron obtenidos en distintos momentos del periodo 2011-2014.

En cuanto a la gestión forestal del rodal, se sabe qué hace unos 25 años aproximadamente, como se practica en estos bosques de la zona, se llevó a cabo una corta a matarrasa del bosque de ribera en la zona más cercana al río e intermedia, dejando sin intervención la zona más alejada donde se encuentran actualmente ubicados los fresnos. Después de esta intervención, la falsa acacia se expandió de forma importante y pasó a ser la especie arbórea más abundante del bosque (Tabla 1), distribuyéndose homogéneamente por toda la zona ocupada por el bosque de ribera. Los alisos rebrotaron después de la intervención. Los chopos fueron plantados después de la intervención. No se ha observado regeneración de semilla ni de los alisos, ni de los chopos; mientras que la falsa acacia y los fresnos, presentan abundante producción de semillas y algún establecimiento de plántulas jóvenes, que no prosperan bajo el bosque cerrado. Los árboles de fresno común tienen una edad aproximada de 40 años, mientras que los de las otras especies, la parte aérea tienen unos 25 años (datos estimados a partir de testigos de madera). En esta zona de estudio se estableció una parcela permanente de 150 m x 26 m a ambos lados del río. Las principales características de este bosque se presentan en la Tabla 1. Esta parcela de estudio se subdividió en tres zonas según la humedad del suelo, la inclinación del terreno, la distancia al centro del río y la profundidad del nivel del freático. En la zona más cercana al río se encuentran alisos y falsa acacia. En la zona intermedia se encuentran predominantemente la falsa acacia y los chopos, y en la tercera zona, la más alejada del río y de mayor inclinación del terreno, se encuentran la falsa acacia y los fresnos. En estas tres zonas la profundidad media del nivel del freático, medido a lo largo del año 2012, fue de -0.5 m, -1.2 m y - 2.25 m en la primera, segunda y tercera zona respectivamente.

Transpiración y crecimiento en continuo del tronco con dendrómetros

Se midió el flujo de savia (J_s , en $l\text{dm}^{-2}\text{día}^{-1}$) mediante el método de disipación térmica de Granier (1985; 1987) en 30 individuos, a lo largo del año 2012 (aliso $n=7$, chopo $n=6$, fresno $n=5$ y falsa acacia $n=12$). Para escalar a la transpiración por unidad de superficie y por especie ($\text{mm}\text{día}^{-1}$), se estimó el área conductora real. Esta estimación se realizó mediante inyecciones pasivas de 5 l de una solución al 1% de eosina (Foulger, 1969) en el tronco de individuos de la misma parcela pero no sujetos a ninguna medida, durante tres horas. Después, se obtuvieron testigos de madera con una barrena Pressler. Estos testigos fueron analizados bajo lupa en el laboratorio, considerando la parte teñida por la eosina como la conductora. Se establecieron las relaciones alométricas del área conductora respecto al diámetro basal, que se utilizaron para obtener el área conductora para los diferentes individuos estudiados, en $\text{dm}^2\text{-árbol}$, y, finalmente, se calculó el área conductora total para

las diferentes especies de la parcela, en m^2ha^{-1} . Para obtener la estima de transpiración se multiplicó J_s por el área conductora del árbol. La transpiración total de la parcela se obtuvo a partir del J_s promedio para cada especie, y se multiplicó por el área conductora total de la especie en la parcela.

El incremento en área basimétrica (BAI, $\text{cm}^2\text{año}^{-1}$) se midió con dendrómetros automáticos (DRL26, EMS Brno, República Checa), con una precisión de $1 \mu\text{m}$ sobre un rango de 60 mm. El incremento en área basimétrica se midió en árboles en los que también se estaba midiendo el flujo de sabia. El número de réplicas fue de 9 árboles para la falsa acacia, 3 para el aliso, 6 para el chopo, y 4 para el fresno. Como las variaciones en área basimétrica pueden ser debidas tanto a crecimiento como a fenómenos de hidratación-deshidratación, tanto de la madera como de la corteza, se ha usado el incremento en área basimétrica total a lo largo del año 2012 para caracterizar el crecimiento (Zweifel *et al.*, 2000; 2005).

A partir de la división del incremento de área basimétrica por la transpiración de cada individuo, se obtuvo su eficiencia en el uso del agua para crecimiento. Dicha eficiencia se corrigió por la densidad de la madera para tener un estimador relacionado con la producción de biomasa y no únicamente con el incremento de diámetro. Las densidades consideradas fueron de 0.68, 0.43 y 0.51 gcm^{-3} para fresno, aliso y chopo, respectivamente (Gracia *et al.*, 2004), y de 0.75 gcm^{-3} siguiendo a Adamopoulos *et al.*, (2007).

Curvas fotosintéticas

En distintas estaciones de los años 2011 y 2012 se obtuvieron muestras de ramas en altura, de sol y de sombra, de las distintas especies arbóreas presentes en el bosque. Las ramas se cortaron mediante una pértiga y con ayuda de una escalera para acceder a la copa. Las muestras de rama se volvieron a cortar bajo agua en el campo y se mantuvieron con la base de la rama en un recipiente con agua y envueltas en bolsas de plástico hasta realizar las medidas de intercambio de gases. La metodología se explica con detalle en Sperlich (2015). Para medir el intercambio de gases se utilizó un sistema portátil para medidas fotosintéticas Li-Cor LI-6400XT. Para cada muestra, se construyeron curvas de respuesta fotosintética a la radiación y al CO_2 . Los ajustes de estas curvas han servido para estimar los parámetros fotosintéticos y determinar el potencial fotosintético de las distintas especies. Para ello se ha seguido el método propuesto por Sharkey *et al.* (2000). De este modo, se ha estimado la velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}), la tasa máxima de transporte de electrones (J_{max}) y la respiración foliar durante el día (R_d). El número de ramas evaluadas fueron $n=34$ para la falsa acacia, $n=20$ para aliso común, $n=19$ para el chopo negro y $n=23$ para el fresno común.

Recogida de hojarasca

Para estudiar la producción de hojas de las cuatro especies arbóreas estudiadas se instalaron en el campo cestas (1 m^2) de malla 1-mm para evacuar correctamente el agua de lluvia ($n=30$; 5% del área de estudio en total). Durante el año vegetativo 2012 se recogieron bimensualmente los contenidos de las cestas, se separaron por especie y se cuantificaron los pesos secos (60°C , 48h). La producción de hojas se ha referido a unidad de superficie de suelo y por área de albura específica.

Crecimiento

Para el estudio del incremento de área basimétrica promedio de los últimos cinco años se extrajeron testigos de madera con una barrena Pressler (de 12mm \varnothing) a 1.3m de altura del tronco. Se muestrearon la falsa acacia ($n = 31$), el aliso común ($n = 7$), el chopo negro ($n = 13$) y el fresno común ($n = 14$). Los testigos de madera se lijaron para tener una superficie plana y visible, y posteriormente se escanearon (Epson Expression 10000 XL) a alta resolución (4800 dpi). Los testigos se dataron con el uso de la lupa binocular. Posteriormente se dataron las imágenes usando el programa Windendro para medir el grosor de los anillos. La datación cruzada de los testigos de la misma especie se llevó a cabo mediante el programa COFECHA (Holmes, 1983, Grissino-Mauyer 2001). El grosor de los anillos se utilizó para calcular el incremento de área basimétrica (BAI) de los individuos.

$$BAI = \pi (R_t^2 - R_{t-1}^2)$$

Donde R es el radio del árbol y t el año de formación del anillo. El cálculo de incremento de área basimétrica se basa en la medida de incremento de los últimos cinco años.

Morfología foliar

Para el estudio de la morfología foliar se muestrearon hojas de sol y completamente expandidas de las copas de los árboles en los veranos de 2011 y 2012. De cada individuo muestreado (falsa acacia n = 13, aliso común n=5, chopo negro n=6 y fresno común n=6) se analizaron un mínimo de 20 hojas o foliolos (hojas de aliso común y chopo negro; foliolos para la falsa acacia y el fresno común). Las muestras se escanearon (Epson Expression 10000 XL). Para calcular el área foliar (cm²) se utilizó el programa ImageJ. También se midió el grosor (µm) de las hojas con medidor de espesor mecánico (con precisión de 0.001 mm). El peso seco (g) se obtuvo después de secar las muestras en estufa a 60°C hasta peso constante (~48h). A partir de estas medidas se calculó el peso específico de hoja (mg·cm⁻²) y la densidad de masa foliar (g·cm⁻³). Una vez secas las muestras, una sub-muestra se trituró (MM200 Retsch 2009) y en los Servicios Científico-técnicos de la Universidad de Barcelona se analizó su contenido de carbono, nitrógeno, y de isótopo ¹³C. Con el contenido de C y N se calculó el CN molar de las especies. A partir de la relación isotópica de ¹³C se calculó la eficiencia en el uso del agua de las especies siguiendo la metodología propuesta por Farquhar *et al.* (1982, 1989).

Análisis estadísticos

Todos los test estadísticos se asumen para un p-valor de 0.95. En todos aquellos casos en los que ha sido posible se han realizado test de significación ANOVA para evaluar si había diferencias significativas entre los rasgos de las especies. Dichos test han sido seguidos por test de Tukey de Significación Honesta, a fin de diferenciar los valores obtenidos para las especies. Además, se ha realizado un análisis de ordenación Multidimensional Scaling (MDS) para representar gráficamente las disimilitudes entre los rasgos ecofisiológicos de las especies, e identificar visualmente cuáles de dichos rasgos resultan más explicativos a la hora de diferenciar las especies de la parcela.

Tabla 1. Características estructurales de la parcela experimental * se indica Media ± error estándar (n= 112 *Robinia pseudoacacia*, n=26 *Alnus glutinosa*, n=6 *Populus nigra* y n=29 *Fraxinus excelsior*) y características categóricas funcionales ya conocidas de estas especies.

	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Populus nigra</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
Densidad (pies·ha ⁻¹)	469	212	103	894
DBH medio (cm)*	17.6±0.4	11.6±0.5	30.0±1.8	7.1±0.6
Área Basimétrica (m ² ·ha ⁻¹)	20.9	2.2	3.6	1.1
Área de albura	5.3	4.6	3.9	0.5
Altura (m)*	21.5±0.5	15.9±0.7	28.1±1.3	11.2±0.6
Rango de distancias al río (m)	2 a 26	1 a 4	1 a 5	7 a 23
Hábito foliar	caducifolio	caducifolio	caducifolio	caducifolio
Fijación de nitrógeno	si	si	no	no
Freatófila	posible	si	si	poco

4. Resultados

Transpiración del bosque de ribera

En la Figura 1 se presenta la evolución de la transpiración por unidad de área basimétrica para las cuatro especies estudiadas. La actividad de transpiración cubre todo el periodo vegetativo del año 2012. Se presentan los valores más altos de transpiración en verano, que es cuando de más

demanda evaporativa se dispone. Este patrón se explica por la alta disponibilidad de agua para todas las especies de este bosque de ribera.

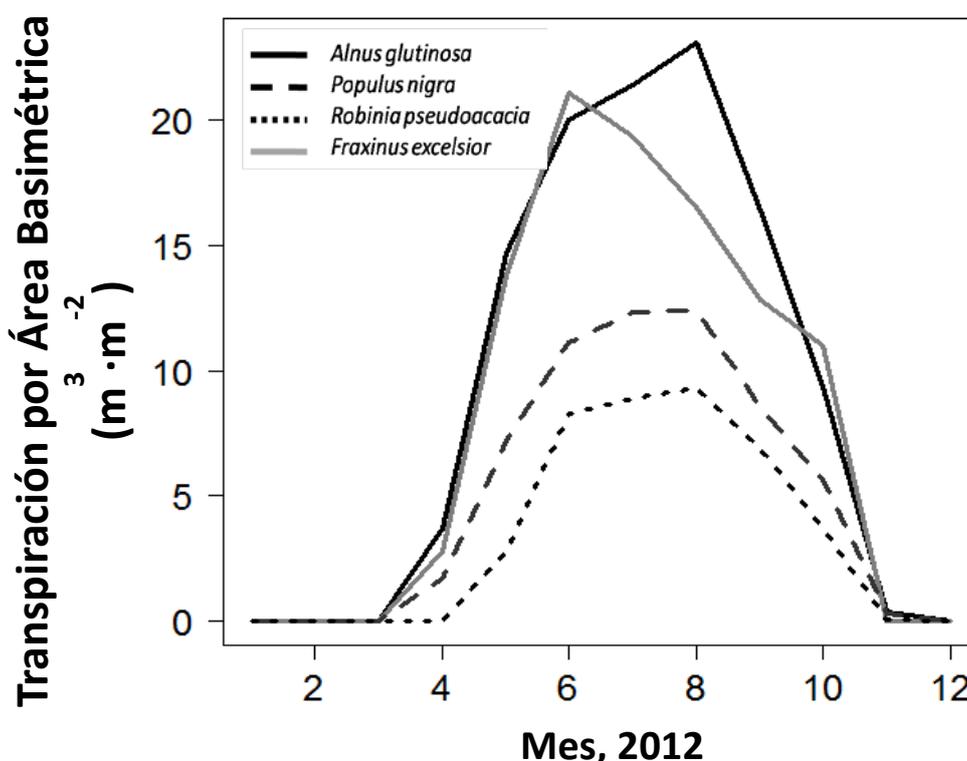


Figura 1. Evolución de la transpiración por unidad de área basimétrica para las cuatro especies estudiadas en la parcela experimental a lo largo del periodo vegetativo del año 2012.

Sin embargo, el fresno común, más alejado del nivel del freático, y mayormente dependiente del agua del suelo, atenúa su actividad transpiratoria durante el periodo estival. Los valores más bajos de la falsa acacia y del chopo negro, se deben a su mayor área basimétrica, especialmente para el caso de la falsa acacia. Esta especie transpira, en términos relativos, el 44% del total de agua transpirada por los árboles en el año 2012, seguida por el aliso común (27%), el chopo negro (27%) y finalmente el fresno común (5%). En la figura 2 se presenta la evolución temporal de esta transpiración a lo largo del año. La transpiración acumulada aumenta más en el periodo de mayor demanda evaporativa. La transpiración del estrato arbóreo, al final del periodo vegetativo, es de 211 mm; de los cuales 93 mm corresponden a la falsa acacia, 62 mm al aliso común, 46 mm al chopo negro y 11 al fresno común. A pesar de que la falsa acacia es la especie arbórea que más transpira, ésta inicia su actividad de transpiración más tarde que las demás especies, consistente con un carácter evitador de los daños provocados por heladas. En cualquier caso, comparada con las demás especies, se pone en evidencia en este ecosistema de ribera Mediterráneo, el papel más relevante de la falsa acacia en cuanto a la captación de recursos hídricos.

Caracterización ecofisiológica de las especies del bosque de ribera

En la Tabla 2 se presentan características funcionales y estructurales de las especies arbóreas del bosque de ribera medidas en la parcela experimental. La producción de madera basada en el incremento de los anillos de los últimos cinco años, expresada como incremento de área basimétrica, es mayor en el chopo negro, seguida de la falsa acacia, del aliso común, y del fresno común. En este

bosque de ribera la producción de hojas acumulada es coherente con la abundancia relativa de las especies. La falsa acacia es la que muestra valores más elevados seguida del chopo negro, el aliso común y finalmente el fresno común. Todas ellas aportan un total de $258 \text{ g PS} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. Si esta producción se relativiza al área de albura de las distintas especies arbóreas, los valores son más parecidos entre ellos. Estos aportes de hojarasca acumulados al final del periodo vegetativo se corresponden con la producción anual de hojas.

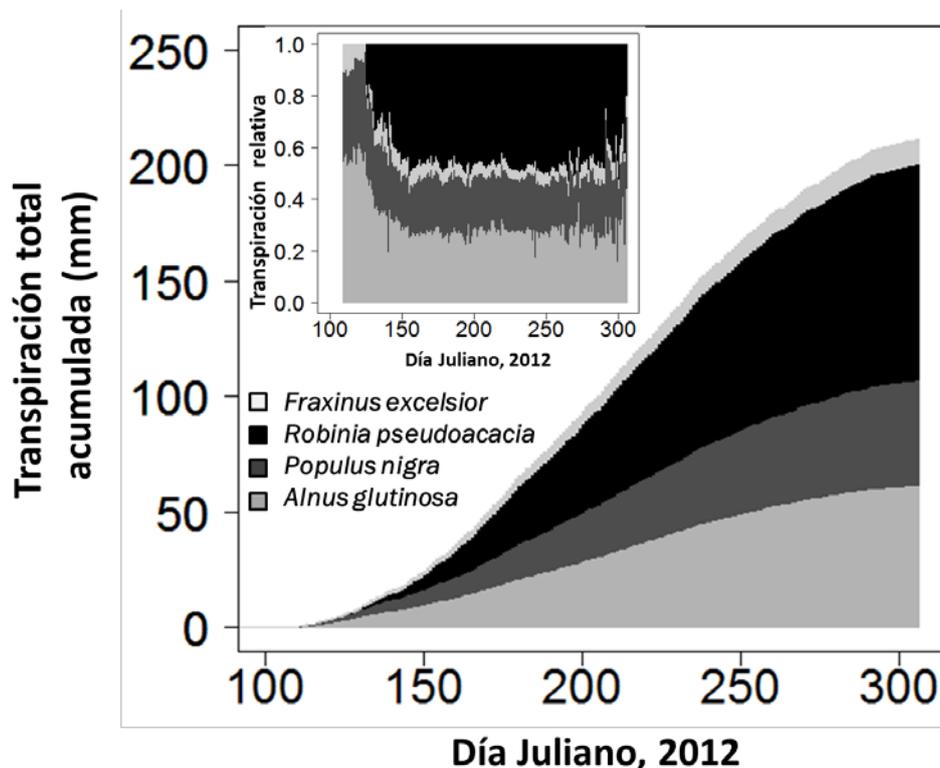


Figura2. Transpiración acumulada y relativa para las distintas especies arbóreas del bosque de ribera durante el periodo vegetativo del año 2012.

El área foliar se presenta de dos tipologías, las especies que presentan hojas planifolias simples como el aliso común y el chopo negro, y las que presentan hojas planifolias compuestas, que es el caso de la falsa acacia y del fresno común. Por lo tanto, la superficie efectiva de intercambio de gases en las hojas es mayor en el caso de las primeras, como puede observarse en la tabla. Sin embargo, el grosor de las hojas o folíolos es menor en la falsa acacia comparada con las demás, igual que su peso seco. La especie con un peso seco por hoja mayor es la del chopo negro, que además es la que las expone a un régimen de radiación más alto; dado que por la envergadura de sus pies (Tabla 1), sitúa su copa mayormente por encima de las demás especies. La falsa acacia y el aliso son las especies que presentan un peso específico foliar menor; casi la mitad del que presentan el chopo negro y fresno común. La especie con una menor densidad de masa foliar es el aliso común. La relación C/N es mayor en las hojas de chopo negro, que coherentemente con su mayor peso específico y menor en el caso de la falsa acacia; en este caso coherente con su mayor concentración de nitrógeno. En cambio, cuando el contenido de carbono se expresa por unidad de superficie de hoja, las diferencias desaparecen. Los valores de contenido de nitrógeno son relativamente altos en todas las especies y la retención de nutrientes en el proceso de senescencia es alta para el chopo negro, intermedio para la falsa acacia y relativamente bajos para el aliso y el fresno. No se han obtenido diferencias entre los parámetros fotosintéticos de las distintas especies, y esto es válido

para V_{cmax} , J_{max} y la respiración foliar diurna. En cambio, por los dos métodos distintos presentados, destaca la alta eficiencia en el uso del agua de la falsa acacia comparada con las demás especies.

Tabla 2. Características funcionales y estructurales de las especies evaluadas en la parcela experimental.

	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Populus nigra</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
Incremento de Área basimétrica por pie, IAB testimonios de madera ($\text{cm} \cdot \text{año}^{-1}$)	12.7±1.9 ^A	9.8±1.1 ^{AC}	37.2±7.1 ^B	5.8±1.1.2 ^C
Producción de hojas (hojarasca) ($\text{g PS} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$)	146	30	63	19
Producción de hojas por área de albura ($\text{g PS} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{albura} \cdot \text{año}^{-1}$)	27	11	30	40
Área foliar (*foliolos) (cm^2)	*7.2±1.3 ^A	26.6 ± 4.9 ^B	28.3±5.1 ^B	*9.6± 2.6 ^A
Grosor hoja (*foliolos) (μm)	15± 3 ^A	25± 3 ^B	27±2 ^B	24±3 ^B
Peso seco hoja (*foliolos) (g)	0.03±0.01 ^A	0.13±0.05 ^B	0.26±0.06 ^C	0.08±0.03 ^B
Peso específico hoja ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$)	4.8± 1.0 ^A	4.5±1.2 ^A	9.2±0.7 ^B	8.1±1.3 ^B
Densidad de masa hoja ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	3.3±0.6 ^A	1.8±0.6 ^B	3.5±0.5 ^A	3.5±0.5 ^A
C/N ($\text{mol C} \cdot \text{mol N}^{-1}$) en hoja	14.3±1.6 ^A	17.9±1.5 ^B	23.1±4.0 ^C	18.0±1.4 ^B
Contenido de N en hoja (%)	4.1± 0.5 ^A	3.2 ± 0.4 ^B	2.3 ± 0.6 ^C	3.0 ± 0.2 ^{BC}
Contenido de N en hoja ($\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$)	191.5±46.4 ^{ns}	148.6±48.0 ^{ns}	210.4±55.6 ^{ns}	238.3±19.5 ^{ns}
Reabsorción N foliar por senescencia (%)	40.1	26.9	56.4	32
Parámetros fotosintéticos: V_{cmax}	74.4±5.3	79.7±4.2	68.6±6.0	63.7±5.8
Parámetros fotosintéticos: J_{max}	107.8±7.6	109.0±6.0	106.8±8.6	96.6±8.2
Respiración foliar diurna ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	2.62±0.93	2.16±0.74	3.72±1.06	3.12±1.01
EUAi (análisis isotópico de hojas)	79.1±12.8 ^A	56.2±15.3 ^B	63.1±11.6 ^{AB}	64.9±9.9 ^{AB}
EUAc (crecimiento neto tronco vs. transpiración)	5.5±0.9 ^A	1.9±0.5 ^C	4.8±1.1 ^{AB}	2.9±1.0 ^{BC}

En la Figura 3 se presenta un análisis de ordenación MDS para relacionar las distintas variables entre ellas y situar en su contexto a las distintas especies. Se observa que las variables que mejor describen las diferencias interespecíficas para las especies estudiadas son, por un lado, el crecimiento en área basimétrica y el porcentaje de reabsorción de nitrógeno foliar (eje de abscisas), que separan al chopo negro del resto de las especies. Los individuos de esta especie son los que presentan un mayor crecimiento en área basimétrica y una mayor reabsorción de nitrógeno durante el proceso de senescencia foliar. Por otro lado, en la parte superior de la figura destaca la falsa acacia, que se relaciona (eje de ordenadas) con valores altos tanto de eficiencia en el uso de agua como de concentración de nitrógeno en sus hojas y que están correlacionados negativamente con la transpiración por área basimétrica. Por lo tanto, en cuanto a las características eco-fisiológicas, se observan tres tipologías de especies. En la primera destaca el chopo negro, que se asocia a un crecimiento rápido, menor concentración de nitrógeno foliar y una alta tasa de reabsorción de nitrógeno de las hojas caídas. En la segunda destaca la falsa acacia, que presenta valores muy bajos de transpiración por unidad de área basimétrica, alta eficiencia en el uso del agua (tanto fisiológica como de crecimiento), y una proporción C:N muy baja. En la tercera se encuentran el aliso común y el fresno común, con valores bajos de eficiencia en el uso del agua (tanto fisiológica como en crecimiento), con un incremento de área basimétrica menor, una baja tasa de reabsorción de N foliar y también una transpiración anual por área basimétrica muy alta.

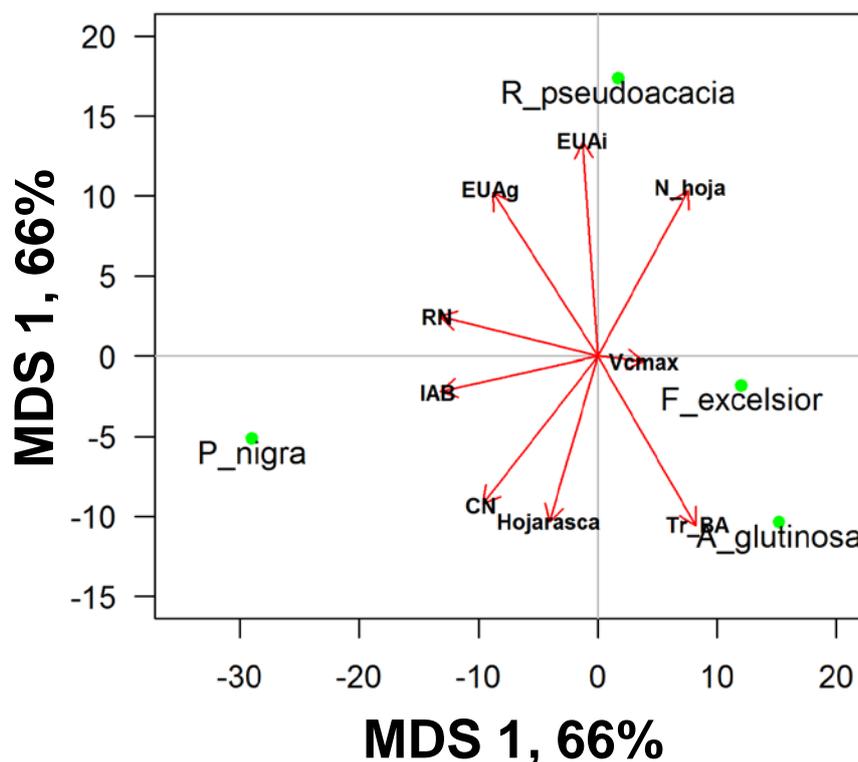


Figura3. Análisis de ordenación Multidimensional Scaling (MDS) para las cuatro especies presentes en el Regàs, y para las variables: V_{cmax} (Velocidad de carboxilación máxima, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); IAB (Incremento en área basimétrica, $\text{cm}^2\cdot\text{año}^{-1}$); Tr_{BA} (Transpiración por unidad de área basimétrica, $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$); EUAi (Eficiencia en el uso del agua medida mediante isótopos, $\text{mmolC}\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$); EUAg (Eficiencia en el uso del agua en el crecimiento estandarizada por la densidad de la madera, $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$); CN ($\text{mol C}\cdot\text{mol N}^{-1}$); N_{hoja} (Contenido de nitrógeno de la hoja, %); Producción de hojas o caída de hojarasca ($\text{g PS}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$); y RN (Porcentaje de reabsorción de nitrógeno foliar, %). Cada eje incorpora el porcentaje de la disimilaridad que explica.

5. Discusión

El bosque de ribera estudiado presenta unas condiciones de buena disponibilidad de nutrientes y agua. Su transpiración y características foliares presentadas en la Tabla 2 así lo indican. El contenido de N no es sólo alto para las fijadoras de N, sino también para las que no lo son. Estas condiciones favorables pueden explicar que los parámetros fotosintéticos no se distingan entre las especies. Sin embargo, a pesar de tratarse de un sistema con alta disponibilidad de agua, sí que se observan diferencias en la eficiencia de uso del agua. Destaca, en este caso, la mayor eficiencia de la falsa acacia. Su presencia en todas las zonas del bosque de ribera nos indica una mayor plasticidad comparada con las demás especies (Vitková *et al.*, 2015). Estas se ven más restringidas espacialmente en función de la profundidad del nivel freático, como ya se ha comentado, y por lo tanto pueden verse más afectadas por variaciones de este. La especie de crecimiento más rápido es el chopo negro, cuyos pies fueron plantados entre el río y la zona intermedia. Esta especie se beneficia de una buena disponibilidad de agua y de nutrientes, pero al no observarse regeneración natural alguna, su presencia depende de ser introducida por plantación.

El menor crecimiento del fresno común se puede relacionar con una cierta limitación hídrica durante el periodo estival. Diversos estudios indican que el fresno absorbe el agua principalmente de los primeros 30 centímetros del suelo, y tiene poca capacidad de movilizar agua del nivel freático (Sánchez-Pérez *et al.*, 2008; Singer *et al.*, 2013). Si el nivel del freático desciende en un futuro, el fresno común podría expandirse a las zonas donde actualmente el nivel freático es alto. Esto lo podría hacer en detrimento del aliso común y del chopo negro; ya que estas son especies claramente

freatófilas y con menor eficiencia en el uso del agua. Sin embargo, esta ocupación, independientemente del nivel del freático y condiciones de aridez, ya la está realizando la falsa acacia. La falsa acacia no refleja una disminución de transpiración en el periodo estival. Esto sugiere que esta especie puede utilizar agua freática (Móricz *et al.*, 2016); aunque también puede funcionar con los recursos hídricos del suelo, como indica su presencia en las zonas más alejadas del río.

Otro aspecto relevante para la presencia de estas especies es su capacidad para producir semillas, y por lo tanto para poder colonizar espacios abiertos. Tanto para el fresno común como para la falsa acacia se ha observado la producción y germinación de semillas. Sin embargo, destaca en este sentido la falsa acacia. Cuando en el bosque se dan condiciones de elevada disponibilidad lumínica sus plántulas tienen una gran oportunidad para prosperar y establecerse (González-Muñoz *et al.*, 2011). Si las prácticas de gestión forestal que se aplican provocan una abertura importante de las copas, como las cortas a matarrasa, la invasión de la falsa acacia parece inevitable. Por lo tanto, debería evitarse una gestión forestal basada en cortas a matarrasa del bosque de ribera si se quieren preservar las especies autóctonas de éstos. De todos modos, la falsa acacia es una especie bien adaptada a las oscilaciones de disponibilidad hídrica y aumento de condiciones de aridez. Por lo tanto, es de esperar que con la tendencia actual de cambio climático, esta especie se vea fuertemente favorecida en aquellas zonas donde haya llegado (Kleinbauer *et al.*, 2010); lo cual irá en detrimento de las especies autóctonas de los bosques de ribera mediterráneos.

6. Conclusiones

Las características ecofisiológicas de la falsa acacia explican bien que una vez ha entrado en el bosque de ribera tenga una gran capacidad de persistencia y de utilización de recursos en detrimento de las especies arbóreas autóctonas. Esta capacidad la lleva a un incremento de su presencia e invasión de estos ecosistemas, especialmente si se favorece por gestión forestal intensiva. Por lo tanto, la gestión forestal de estos bosques de ribera debería incorporar como criterio de decisión el riesgo de invasión que implica. Además, la plasticidad de esta especie la sitúa en mejor posición que las especies autóctonas, en su límite de distribución, en un contexto de aumento de demanda evaporativa con el aumento de temperatura e irregularidad en la disponibilidad hídrica.

7. Agradecimientos

Este trabajo se ha beneficiado del soporte económico del gobierno español a través de la financiación de los proyectos MEDFORESTREAM (CGL2011-30590) y MEDSOUL (CGL2014-59977-C3-2). Sílvia Poblador ha sido becaria FPI del Ministerio Español de Economía y Competitividad (BES-2012-054572). Daniel Nadal-Sala es becario FPI del Ministerio Español de Economía y Competitividad (BES-2015-072983). Dominik Sperlich fué ERS en el marco del Proyecto europeo GREENCYCLESII (FP7 2007-2013) (grant agreements n° 238366). Daniel Nadal-Sala, Santiago Sabaté, Sílvia Poblador, Francesc Sabater y Carlos Gracia son miembros del grupo de investigación financiado por la Generalitat de Cataluña FORESTREAM (AGAUR, Cataluña 2014SGR949). También estamos agradecidos a Vichy Catalan y a la Agencia Catalana de l'Aigua (ACA) por los permisos y facilidades para trabajar en la cuenca de Font del Regàs.

8. Bibliografía

ADAMOPOULOS, S.; PASSIALIS, C; VOULGARIDIS, E.; 2007. Strength properties of juvenile and mature wood in black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Wood and Fiber Science* 39: 241-249

ANDREU, J.; VILÀ, M. y HULME, PE.; 2009. An assessment of stakeholder perceptions and management of noxious alien plants in Spain. *Journal of Environmental Management* 43:1244-1255

BENESPERI, R.; GIULIANI, C.; ZANETTI, S.; *et al.*; 2012. Forest plant diversity is threatened by *Robinia pseudoacacia* (black-locust) invasion. *Biodiversity Conservation* 21:3555-3568

DEGOMEZ, T. y WAGNER, M.R.; 2001. Culture and use of black locust. *Horttechnology* 11:279-288

FOULGER, AN.; 1969. Classroom demonstrations of wood properties. U.S. Forest Products Laboratory. Washington DC, United States 41 pp.

FARQUHAR, GD; O'LEARY, MH; BERRY, JA.; 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9:121-37.

FARQUHAR, GD; EHLERINGER, JR; HUBICK, KT.; 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Reviews. Plant Physiology. Plant Molecular Biology* 40:503-37.

GINÉS, L.; 2007. Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares. Mundi-PrensaLibros, Barcelona, Spain. 894 pp

GONZÁLEZ-MUÑOZ, N.; CASTRO-DÍEZ, P. y FIERRO- BRUNNENMEISTER, N.; 2011. Establishment success of coexisting native and exotic trees under an experimental gradient of irradiance and soil moisture. *Environmental Management* 48:764-773

GRACIA, C; BURRIEL, J; IBÁÑEZ, J; MATA, T; VAYREDA, J. 2004. Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya. CREAL, Bellaterra.

GRANIER, A.; 1985. Mesure du flux de seve brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle methode thermique. *Annals des Sciences Forestieres* 44:1-14.

GRANIER, A.; 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3:309-320

GRISSINO-MAYER H.D.; 2001. Evaluating crossdating accuracy. A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-ring research*, 52:205-211.

GRUENEWALD, H.; BRANDT, B.; SCHNEIDER, B.U.; *et al.*; 2007. Agroforestry systems for the production of woody biomass for energy transformation purposes. *Ecological Engineering* 29:319-328

HOLSTEIN, G.; 1984. Deciduous island in an Evergreen Sea. In: Warner RE, Hendrix K. eds. 1984. California riparian forests. Ecology, Conservation and Productive management. University of California Press.

KLEINBAUER, I.; DULLINGER, S.; PETERSEIL, J. y ESSL, F.; 2010. Climate change might drive the invasive tree *Robinia pseudoacacia* into nature reserves and endangered habitats. *Biological Conservation* 143: 382-390

KRASZKIEWICZ A.; 2013. Evaluation of the possibility of energy use black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) dendromass acquired in forest stands growing on clay soils. Journal of Central European Agriculture 14:388-399

MÓRICZ, N.; TÓTH, T.; BALOG, K.; *et al.*; 2016. Groundwater uptake of forest and agricultural land covers in regions of recharge and discharge. Iforests ifor1864-009

MOTTA, R.; NOLA, P. y BERRETTI, R.; 2009. The rise and fall of the black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in the “Siro Negri” Forest Reserve (Lombardy, Italy): lessons learned and future uncertainties. Annales des Sciences Forestieres 6:410-419

RADTKE, A.; AMBRA, S.; ZERBE, S.; *et al.*; 2013. Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forests. Forest Ecology and Management 291, 308-317

REDEI, K.; CSIHA, I.; KESERU, Z.; *et al.*; 2011. The silviculture of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in Hungary: a review. Seefor 2:101-107

SANZ, R.; PULIDO, R.; CAMARERO, J.; 2011. Boreal trees in the Mediterranean: recruitment of downy birch (*Betula alba*) at its southern range limit. Annales des Sciences Forestieres 68:793-802

SHARKEY, T. D., BERNACCHI, C. J., FARQUHAR, G. D. and SINGSAAS, E. L. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. Plant, Cell & Environment, 30: 1035–1040

SINGER M, STELLA J, DUFOUR S, PIÉGAY H, WILSON RJS, JOHNSTONE L.; 2013. Contrasting water uptake and growth responses to drought in co-occurring riparian tree species. Ecohydrology 6:402-412

SPERLICH, D.; 2015. Mediterranean Forests in a Changing Environment – Impacts of Drought and Temperature Stress on Tree Physiology. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 224 pp.

SPERRY J.; NICHOLS, K.L.; SULLIVAN, J.E.M. y EASTLACK, S.E.; 1994. Xylem Embolism in Ring-Porous, Diffuse-Porous and Coniferous Trees of Northern Utah and Interior Alaska. Ecology, 75:1736-1752

STRAKER, K.; QUINN, L.; VOIGT, T.; *et al.*; 2015. Black Locust as a Bioenergy Feedstock: a Review. Bioenergy Research 8:1117-1135

VÍTKOVÁ, M.; TONIKA, J.; MÜLLEROVÁ, J.; 2015. Black locust—Successful invader of a wide range of soil conditions. Science of the Total Environment, 505:315-328