

La historia del crecimiento de los álamos negros desmochados en una región mediterránea continental: un paradigma de la desaparición de los paisajes

J. Julio Camarero*, Ester González de Andrés**, Michele Colangelo** y Chabier de Jaime Loren***

RESUMEN: Los árboles trasmochos son componentes icónicos de los paisajes rurales europeos. La escamonda o desmoche es una técnica de gestión tradicional utilizada para obtener madera y leña. Sin embargo, estas arboledas están sujetas a diferentes factores de estrés en aquellas regiones rurales mediterráneas de ámbito continental donde los trasmochos de álamo negro (*Populus nigra*), también conocidos como chopos cabe-ceros, están ampliamente distribuidos en las riberas, pero que están poco estudiados. En primer lugar, la rápida despoblación rural ha provocado el abandono del desmoche, creando árboles con ramas abundantes, gruesas y densas. En segundo lugar, el calentamiento climático y la alteración de los caudales fluviales reducen la humedad del suelo, lo que podría contribuir a la disminución del crecimiento de estos árboles trasmochos de ribera. Investigamos cómo estos factores de estrés han afectado al crecimiento radial en siete sitios ubicados en cuatro cuencas fluviales del sur de Aragón, noreste de España. Utilizamos la dendrocronología para reconstruir los cambios en el crecimiento radial durante el período 1890-2020 y para evaluar cómo este ha respondido a los cambios en la temperatura, la precipitación y la variabilidad del caudal fluvial. Desde 1900, se produjeron supresiones de crecimiento, probablemente correspondientes a eventos de desmoche en varias décadas (1910, 1960, 1980 y 1990), que mostraron una alta variabilidad entre sitios y cuencas fluviales. Las supresiones alcanzaron su punto máximo durante la década de 1940, probablemente asociadas a un intenso desmoche relacionado con la alta

*Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España (jjcamarero@ipe.csic.es)

**School of Agricultural, Forest, Food and Environmental Sciences (SAFE), University of Basilicata, 85100 Potenza, Italia (ester.gonzalez@ipe.csic.es, michelecolangelo3@gmail.com)

***Centro de Estudios del Jiloca, Av. Bigas Luna s/n, 44200 Calamocha, España (cdejaime@gmail.es)

Este artículo es una traducción al castellano del titulado "Growth history of pollarded black poplars in a continental Mediterranean region: A paradigm of vanishing landscapes" que fue publicado el 01.08.2022 en la revista *Forest Ecology and Management*, 517. Traducción realizada con la versión gratuita del traductor www.DeepL.com/Translator.

demanda de madera y leña después de la Guerra Civil Española. El crecimiento radial del chopo aumentó en respuesta a las altas precipitaciones y el caudal fluvial de marzo a abril, especialmente en sitios ubicados lejos de las riberas. El abandono del desmoche y la disminución de la disponibilidad de humedad del suelo amenazan la persistencia de los chopos negros veteranos. Se debe implementar una gestión activa mediante el desmoche y la protección para preservar estos bosques icónicos de origen antropogénico debido a sus múltiples servicios ecológicos y culturales.

Palabras clave: dendroecología, bosque de llanura de inundación, cambios de uso del suelo, árboles trasmochos, *Populus nigra*, caudal del río, Teruel.

ABSTRACT: Pollarded woodlands are iconic components of European rural landscapes. Pollarding is a traditional management technique used to obtain timber and firewood. However, these woodlands are subjected to different stressors in rapidly depopulating rural regions under continental Mediterranean areas where riparian black poplar (*Populus nigra*) pollards are widespread but still understudied. First, the rapid rural depopulation has led to the abandonment of pollarding creating trees with abundant, thick and heavy branches. Second, climate warming and alteration of river flows reduce soil moisture which could contribute to growth decline of riparian pollards. We investigated how these stress factors have impacted radial growth in seven sites located in four river basins of southern Aragon, north eastern Spain. We used dendrochronology to reconstruct the changes in radial growth during the period 1890–2020 and to assess how growth has responded to changes in temperature, precipitation and river flow variability. Since 1900 growth suppressions, probably corresponding to pollarding events, occurred in several decades (1910s, 1960s, 1980s and 1990s) and showed a high variability among sites and river basins. Suppressions peaked during the 1940s, probably associated to intense pollarding related to high timber and firewood demand after the Spanish Civil War. Poplar radial growth increased in response to high precipitation and river flow from March to April, particularly in sites located away of river banks. Pollarding abandonment and declines in soil moisture availability threaten the persistence of veteran black poplars. Active management through pollarding and protection should be implemented to preserve these iconic, anthropogenic woodlands due to their multiple ecological and cultural services.

Keywords: Dendroecology, floodplain forest, land-use changes, pollarded trees, *Populus nigra*, river flow, Teruel.

La sociedad está exigiendo la conservación y el uso sostenible de los bosques y arboledas, pero todavía carecemos de marcos históricos precisos para diferenciar los estadios naturales de los perturbados (Foster et al., 1996). Muchos bosques del hemisferio norte corresponden a paisajes culturales que han sido modificados históricamente (Peterken, 1996). Por ejemplo, los bosques de la cuenca mediterránea han estado sometidos a una historia secular de uso y gestión (Grove y Rackham, 2003). Estos bosques y zonas boscosas han sido desbrozados, alterados drásticamente y convertidos en tierras de cultivo o pastizales, gestionados para obtener madera o leña o transformados mediante la tala de árboles y el desmoche en tallares y en trasmochos (Bobiec et al., 2018). Sin embargo, todavía carecemos de evaluaciones históricas adecuadas sobre su dinámica de crecimiento en el pasado y de información sobre su estado actual. Los estudios basados en reconstrucciones son fundamentales para prever cómo responderán estas arboledas antropogénicas a la disminución de su gestión tradicional, el calentamiento y la variabilidad del clima (Foster et al., 1996).

Los rodales trasmochos de especies de hoja ancha pueden albergar árboles viejos que son capaces de almacenar carbono en forma de tejidos leñosos o biomasa del suelo durante décadas y representan importantes depósitos de carbono (Luyssaert et al., 2008). La escamonda regular de los árboles desmochados permite que alcancen edades mucho mayores que los árboles sin cortar (Read, 2006). Estos rodales singulares también aportan valores culturales únicos (Rozas, 2004), y representan puntos calientes de biodiversidad, ya que proporcionan hábitats a muchas especies vegetales o animales. Por ejemplo, los robles viejos huecos son hábitats únicos para especies raras de escarabajos saproxílicos, a menudo amenazados (Ranius y Jansson, 2000), y los fresnos desmochados son el hábitat de líquenes y musgos epífitos raros (Moe y Botnen, 2000).

La escamonda de especies de hoja ancha se centraba en la obtención de madera y de forraje (Bargioni y Sulli, 1998). Sin embargo, la intensidad y la frecuencia de la poda tradicional están disminuyendo y esta técnica ha cesado en la mayoría de los lugares de Europa (Read, 2003). Por lo tanto, necesitamos evaluaciones adecuadas de la situación de los rodales de trasmochos descuidados para aumentar nuestro conocimiento ecológico, promover su conservación y desarrollar políticas de gestión para preservarlos, ya que son una parte central del patrimonio cultural europeo. En la actualidad, están muy extendidos los trasmochos veteranos con abundantes ramas pesadas o con ramas puntisecas en el dosel. Por otra parte, además de la finalización de la escamonda tradicional, estas poblaciones de árboles tienen que enfrentarse a los efectos adversos de los extremos climáticos como las sequías, que son impulsores clave de la dinámica del bosque mediterráneo (Gazol et al., 2018).

En los lugares históricamente pastoreados de forma intensa, estacionalmente secos y afectados por continentalidad que están situados en el este de España (Teruel, Aragón), las masas de álamo negro (*Populus nigra* L.) trasmochadas, los chopos cabeceros, representaban una fuente única de madera y forraje para las poblaciones rurales locales (De Jaime y Herrero, 2007). Aquí, el histórico sobrepastoreo por ovejas y las duras condiciones ambientales produjeron paisajes

abiertos dominados por pastizales y matorrales (Fig. 1). Cerca de los pequeños ríos y arroyos, los álamos negros se plantaban, gestionaban y desmochaban en invierno cada 12-15 años, mientras que los pastizales se utilizaban para el ganado, lo que ilustra la gestión sostenible de los sistemas agroforestales en entornos climáticamente duros (De Jaime y Herrero, 2007). Hoy en día, estos álamos desmochados forman parte de paisajes culturales únicos, pero están amenazados por la falta de gestión (el desmoche tradicional cesó en la mayoría de los sitios después de la década de 1960; pero véase la Fig. 1c), y también se enfrentan a factores de estrés adicionales como el estrés por sequía debido al calentamiento climático o la falta de disponibilidad de humedad adecuada en el suelo causada por la regulación de los ríos (por ejemplo, la construcción de presas) para usos agrícolas (De Jaime, 2017). Por lo tanto, se trata de un caso especial de bosque trasmocho porque forma parte de ecosistemas ribereños sometidos a múltiples estresores (Stella y Bendix, 2019).

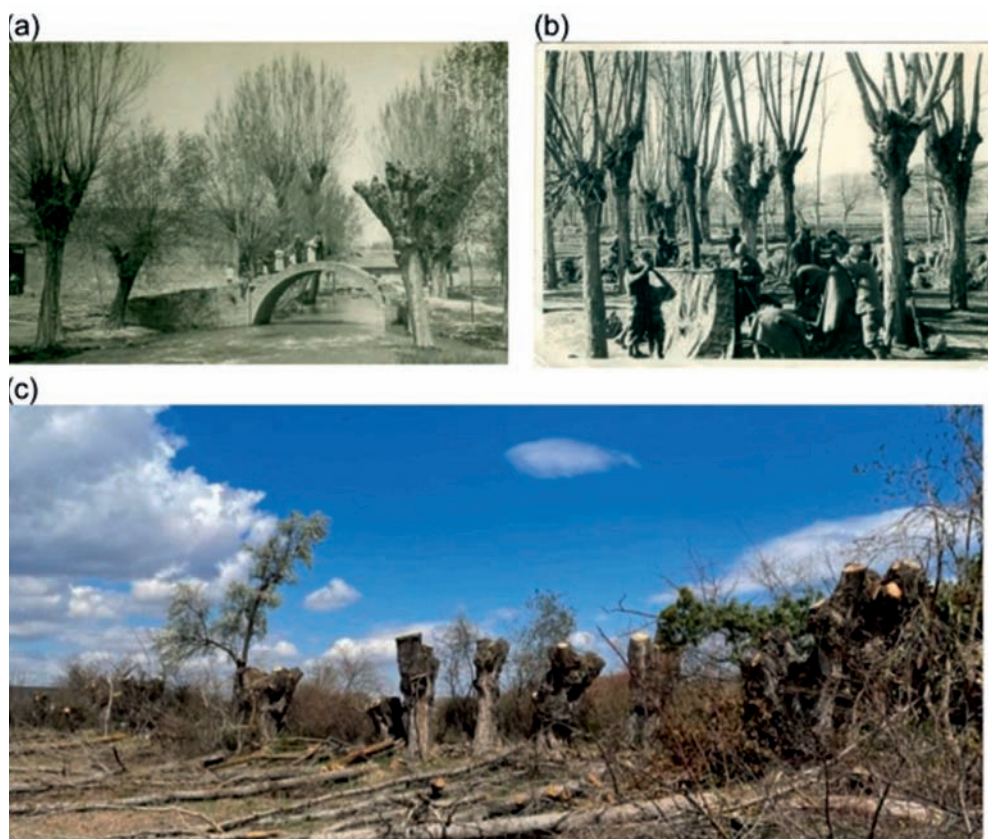


Figura 1. Vistas de chopos cabeceros en fotografías antiguas tomadas cerca de los lugares de estudio de Navarrete (a) y Fonfría (b) y del lugar de estudio de Aguilar de Alfambra (c) (nótese los álamos recién podados cuyas ramas fueron analizadas). Las imágenes (a) y (b) fueron tomadas en los años 20 y finales de los 30 del s. XX (los soldados corresponden a la Guerra Civil Española, que duró de 1936 a 1939), respectivamente

En este estudio seguimos un enfoque dendroecológico para reconstruir los regímenes de perturbación del pasado (Lorimer y Frelich, 1989). En particular, reconstruimos la historia de crecimiento de las arboledas de chopo cabecero en el sur de Aragón, en el este de España. Nuestro objetivo es: (i) caracterizar el tamaño y los patrones de crecimiento de los álamos negros desmochados, (ii) reconstruir la historia del crecimiento en relación con los cambios en la frecuencia e intensidad del desmoche, y (iii) cuantificar las respuestas del crecimiento radial del álamo negro a la variabilidad climática y a los cambios en el caudal de los ríos. Esperamos detectar picos en la supresión del crecimiento durante épocas de intensa escamonda para la extracción de madera o leña, y también planteamos la hipótesis de que los árboles desmochados situados en los lugares más secos (por ejemplo, lejos de las orillas de los ríos) serán los más sensibles a los cambios en las precipitaciones de la estación de crecimiento y el caudal de los ríos.

Materiales y métodos

a) Área de estudio

Seleccionamos siete lugares en cuatro cuencas fluviales situadas en el sur de Aragón (provincias de Zaragoza y Teruel, este de España) donde se encontraron chopos cabeceros grandes y sanos (Tabla 1, Fig. 2).

En esta zona las condiciones climáticas son mediterráneas continentales con veranos secos e inviernos fríos según los datos de las estaciones climáticas locales (ver Fig. S1).

Las temperaturas medias anuales oscilan entre los 10,6-12,6 °C, con valores mínimos en enero (la temperatura media es de 1,6-4,4 °C) y condiciones más cálidas en julio (la temperatura media es de 20,3-21,6 °C). Las precipitaciones anuales oscilan entre 380 y 420 mm, con picos en mayo y otoño y valores bajos en verano (julio, agosto) e invierno (enero, febrero). En la zona de estudio los grados de continentalidad son extremos para la península Ibérica, habiéndose registrado en ella algunas de las temperaturas más frías para España (ca. -30° C) (Aupí 2021).

En los sitios de estudio, la vegetación está dominada por el álamo negro, los sauces (*Salix atrocinerea* Brot., *Salix purpurea* L.) y el junco (*Juncus acutus* (L.) Torr. ex Retz) cerca de los ríos y arroyos. También son frecuentes los árboles frutales planta-

Sitio (código)	Cuenca fluvial	Datos de caudal	Latitud (N)	Longitud (W)	Elevación (m.s.n.m.)	Distancia de los árboles muestreados a la orilla más próxima del río (m)
Aguilar de Alfambra (AG)	Alfambra	X	40° 35' 22"	0° 48' 01"	1320	1.3 ± 0.6a
Allepuz (AL)	Alfambra	X	40° 30' 28"	0° 45' 12"	1328	30.0 ± 8.7c
Fonfria (FO)	Huerva		41° 00' 42"	1° 05' 43"	1192	1.5 ± 0.8a
Gúdar (GU)	Alfambra	X	40° 26' 38"	0° 43' 57"	1363	2.5 ± 0.8a
Huesa del Común (HU)	Aguasvivas		41° 00' 49"	0° 55' 00"	839	2.0 ± 0.7a
Marineta (MA)	Aguasvivas		41° 00' 71"	0° 57' 37"	868	6.9 ± 0.5b
Navanete (NA)	Pancrudo	X	40° 55' 55"	1° 13' 37"	946	2.7 ± 0.9a

Tabla 1. Lugares de estudio y características estructurales de las arboledas muestreadas. Los valores son medias ± SE. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los sitios según las pruebas U de Mann-Whitney.

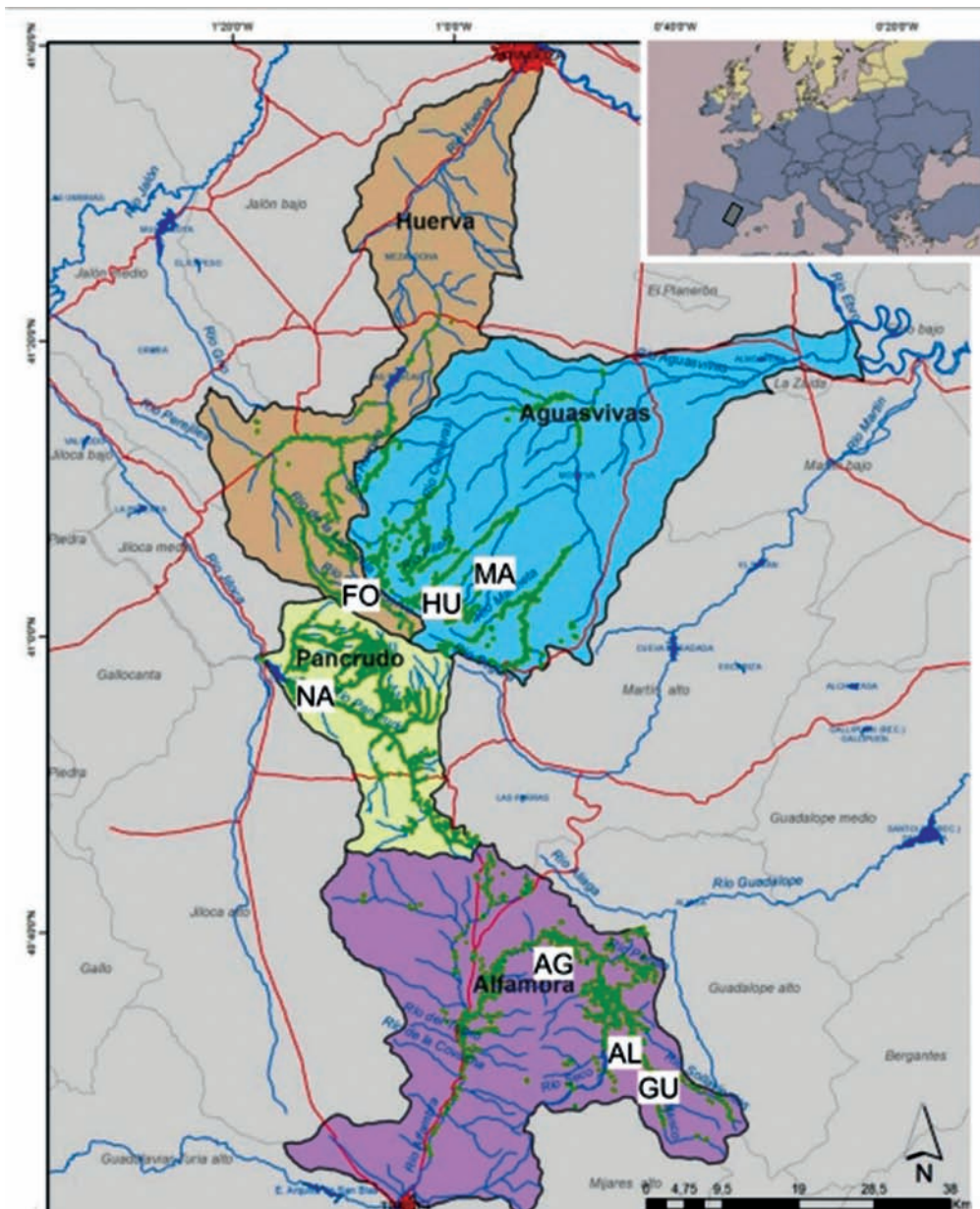
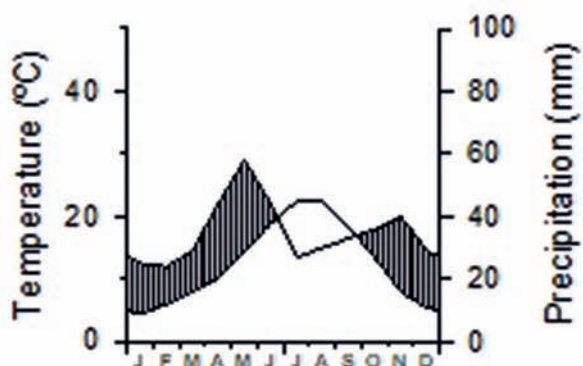
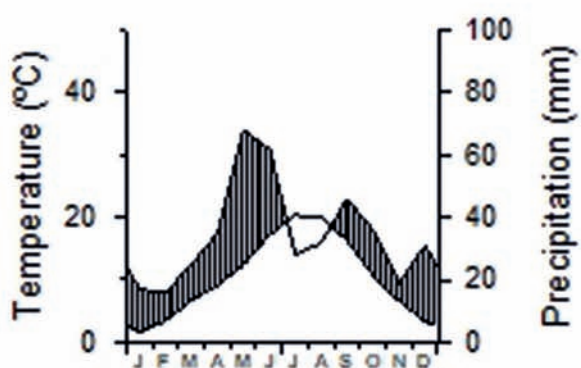


Figura 2. Localización de la zona de estudio y de las cuencas fluviales en el este de España (el mapa pequeño muestra en gris la distribución del chopo o álamo negro en Europa y la localización de la zona estudiada como recuadro). En el mapa grande se indican los siete lugares de estudio y los diferentes colores corresponden a las cuencas fluviales estudiadas (de norte a sur): río Huerva (zona marrón), río Aguasvivas (zona azul), río Pancrudo (zona amarilla) y río Alfamora (zona morada). Las líneas y manchas azules corresponden a los ríos y a los embalses, respectivamente. Las manchas rojas muestran las ciudades de Zaragoza y Teruel, región de Aragón, noreste de España. Los puntos verdes indican la presencia de chopos cabeceros.

(a)



(b)



(c)

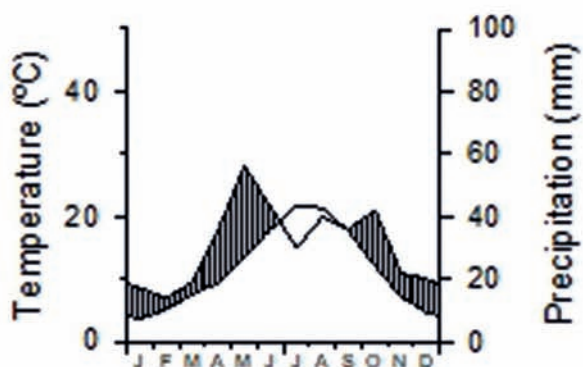


Figura S1. Diagramas climáticos de las estaciones con registros más largos en la zona de estudio: (a) Daroca (41° 06' 54" N, 1° 25' 00" O, 782 m s.n.m.), (b) Calamocha (40° 55' 10" N, 1° 18' 03" O, 884 m s.n.m.) y (c) Teruel (40° 20' 38" N, 1° 06' 33" O, 915 m s.n.m.).

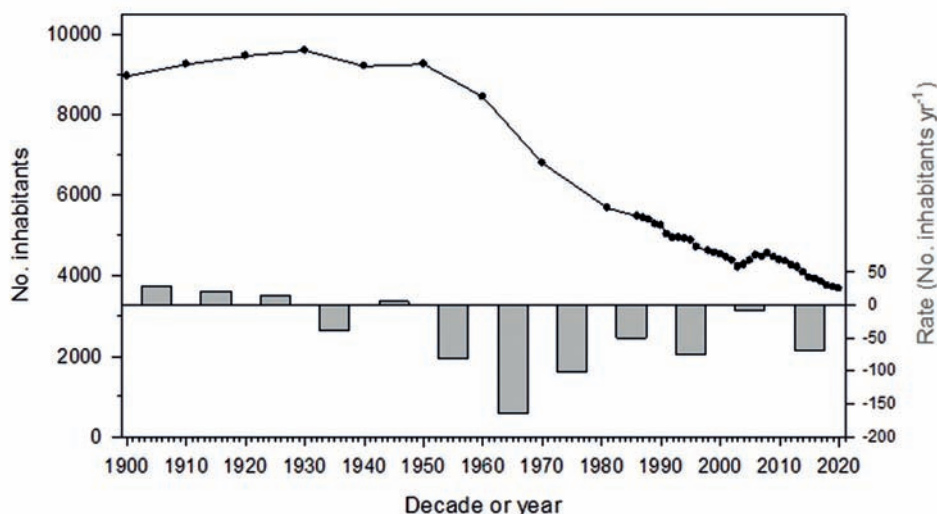


Figura S2. Cambios temporales en la población humana de la zona de estudio desde 1900 hasta 2020 basados en el número total de habitantes (línea con símbolos) y la tasa media anual de cambio calculada para cada década (barras).

dos, como el nogal (*Juglans regia* L.). En los lugares cercanos y más secos el paisaje está dominado por pastizales abiertos y matorrales (*Amelanchier ovalis* Medik., *Genista scorpius* (L.) DC., *Thymus vulgaris* L., *Cistus laurifolius* L., *Ephedra* spp.) con enebros dispersos (*Juniperus communis* L., *Juniperus phoenicea* L.). Se observa con frecuencia que los enebros se reclutan bajo los álamos debido a la dispersión de los frutos y al posado de las aves. En las laderas más húmedas y orientadas al norte o noroeste se encuentran especies de quercíneas (*Quercus ilex* L., *Quercus faginea* Lam.). Los suelos son de origen y características diversas, pudiendo ser básicos y formados sobre margas con afloramientos de yeso (lugar de estudio de Navarrete) o ser ácidos y silíceos (lugar de estudio de Fonfría).

En los sitios estudiados, los árboles no han sido podados en los últimos 20 años, excepto en el sitio de Navarrete (Tabla 1) donde la mitad de los árboles muestreados fueron podados hace 8 años. La falta de gestión de estos bosques está relacionada con la rápida pérdida de población rural debido a la migración masiva hacia las ciudades que alcanzó su punto máximo en la década de 1960 (Fig. S2).

De hecho, el área de estudio se encuentra en un sector de la cordillera Ibérica, que forma parte de la llamada “Serranía Celtibérica”, una de las zonas más escasamente pobladas de Europa con una densidad media de 7 habitantes/km² (Burillo-Cuadrado et al. 2019).

b) Muestreo de árboles

El muestreo se realizó desde el otoño de 2020 hasta la primavera de 2021. En cada sitio seleccionamos álamos negros dominantes y desmochados y medimos su diámetro a 1,3 m, la altura total del árbol y la altura de desmoche (cruz) utilizando

Site	Structural data			Tree-ring data							
	Dbh (cm)	Tree height (m)	Pollarding height (m)	No. trees (No. radii)	Age at 1.3 m (years)	Timespan	Ring width (mm)	First-order autocorrelation	Mean correlation with site series	EPS [†]	Negative growth change (%)
AG	108.6 ± 8.0c	15.6 ± 1.5a	3.3 ± 0.2c	12 (24)	106 ± 12bc	1822–2020	2.79 ± 0.39b	0.63	0.34	0.59	19.6 ± 1.6a
AL	111.6 ± 15.5c	27.4 ± 1.7c	2.8 ± 0.2b	10 (20)	99 ± 10b	1877–2020	3.05 ± 0.45b	0.65	0.49	0.82	25.2 ± 2.4b
FO	72.3 ± 6.9b	19.0 ± 1.0b	2.8 ± 0.1b	23 (46)	90 ± 4a	1888–2020	3.34 ± 0.35b	0.72	0.57	0.84	42.5 ± 4.1d
GU	118.3 ± 9.9c	19.1 ± 1.1b	2.4 ± 0.1a	12 (24)	82 ± 5a	1910–2020	2.93 ± 0.38b	0.69	0.47	0.81	33.4 ± 3.6c
HU	60.3 ± 1.3a	15.6 ± 1.3a	2.1 ± 0.2a	5 (10)	103 ± 15bc	1877–2020	1.64 ± 0.39a	0.62	0.36	0.61	39.8 ± 4.2 cd
MA	81.5 ± 4.9b	14.0 ± 0.3a	3.0 ± 0.1b	16 (32)	91 ± 5a	1886–2020	2.32 ± 0.31a	0.53	0.40	0.76	34.5 ± 3.3c
NA	76.1 ± 4.0b	15.6 ± 1.8a	3.4 ± 0.1c	22 (44)	128 ± 14bc	1794–2020	1.71 ± 0.24a	0.65	0.38	0.79	15.4 ± 1.4a
ALbr	–	–	–	7 (14)	54 ± 1 ^b	1961–2020	3.03 ± 0.59b	0.74	0.59	0.88	–
GÜbr	–	–	–	10 (20)	57 ± 1 ^b	1948–2020	3.56 ± 0.47b	0.78	0.48	0.76	–

Tabla 2. Características estructurales y datos de crecimiento radial de los árboles muestreados. En los sitios AL y GU se muestrearon y midieron también las ramas (ALr, GÜr). Los valores son medias ± SE. EPS es la señal de población expresada. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los sitios según las pruebas U de Mann-Whitney.

[#]Calculado para el periodo común 1970–2020.

^{*}Calculado para el periodo común 1890–2020.

²Edad de las ramas muestreadas a la altura de la escamonda.

cintas y un telémetro láser (hipsómetro Nikon Forestry Pro 550). También se midió la distancia entre los árboles y a la orilla del río más cercana. Se tomaron dos testigos a 1,3 m de cada árbol utilizando un taladro de incremento Pressler. Además, se muestrearon las ramas principales en los sitios de Allepuz (AL) y Gúdar (GU) a la altura de la cruz (Fig. 1c, Tabla 2).

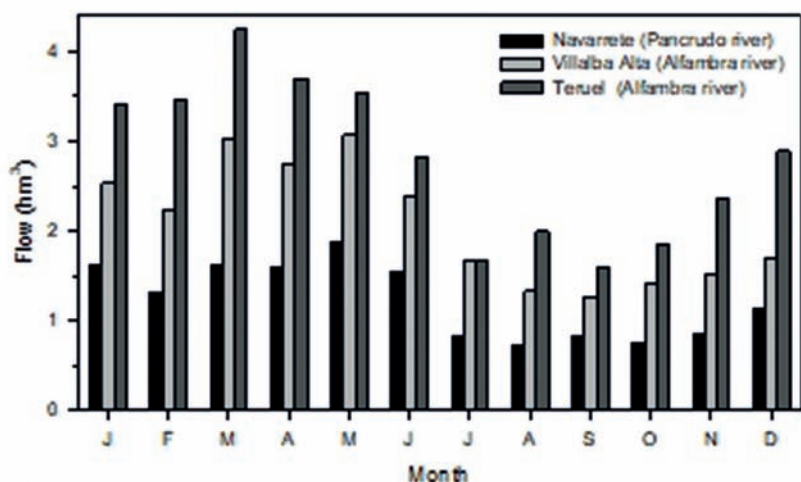
Estas ramas correspondían al periodo de post-desmoche. En todos los sitios, los árboles muestreados se encontraban cerca de las orillas de los ríos (Tabla 1). Sin embargo, los árboles muestreados en el sitio MA no estaban tan cerca de la ribera del río y los del sitio AL estaban ubicados lejos del río y cerca de una acequia de riego anteriormente utilizada. Por el contrario, los árboles del sitio GU estaban situados cerca del río. Por lo tanto, esperábamos encontrar una mayor sensibilidad del crecimiento de las ramas a las precipitaciones y al caudal del río en el sitio AL que en el sitio GU.

c) Datos climáticos y de caudal de los ríos

Los datos mensuales de temperatura media y precipitación se obtuvieron del conjunto de datos climáticos E-OBS con malla de 0,1° (Cortes et al., 2018), dado que los registros climáticos extensos y homogéneos son escasos en el área de estudio, excepto en localidades específicas como las estaciones climáticas de Daroca, Calamocha y Teruel (véase la Fig. S1). Con estos datos climáticos, calculamos el Índice Estandarizado de Precipitación-Evapotranspiración (IPE) (Vicente-Serrano et al., 2010). El IPE cuantifica la duración y la severidad de la sequía en múltiples escalas temporales; valores inferiores a -1,5 suelen indicar sequía severa. Calculamos el IPE para una resolución de 1 a 48 meses.

Se han obtenido tres series de datos de caudal mensual que cubren el periodo 1950–2017 y que corresponden a las siguientes estaciones: Navarrete del Río (cuenca del río Pancrudo, 40° 55' 53"N, 1° 15' 31" W, 904 m), Villalba Alta

(a)



(b)

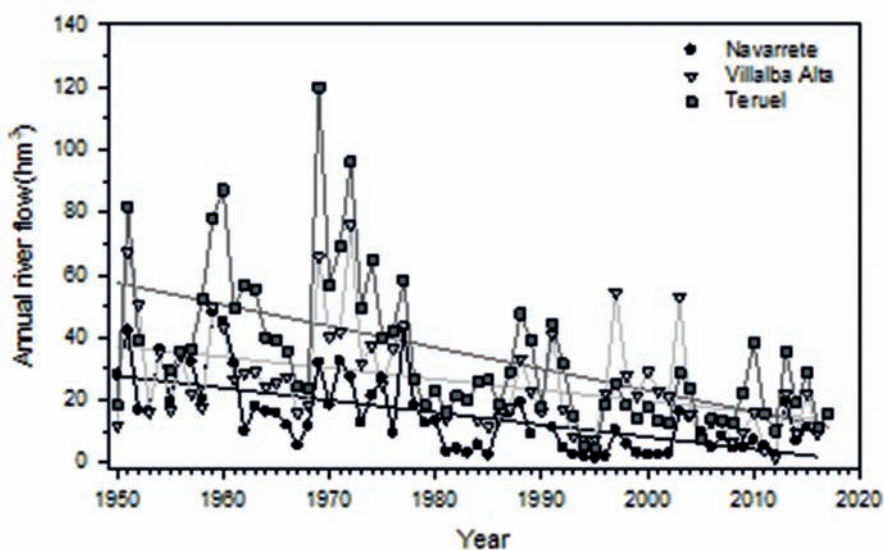


Figura S3. (a) Caudales medios mensuales de los ríos en tres emplazamientos con registros largos y situados en la zona de estudio y (b) datos de caudales anuales. Los datos corresponden al periodo 1950-2017. En el gráfico inferior las regresiones lineales indican descensos significativos ($p < 0,001$) en los caudales anuales de los ríos según las pruebas tau (t) de Kendall.

(cuenca del río Alfambra, 40° 36' 56''N, 0° 58' 28'' W, 1060 m), y Teruel (cuenca del río Alfambra, 40° 21' 30''N, 1° 07' 13'' W, 885 m). Los datos de los caudales fluviales se obtuvieron de la Base de Datos Nacional de Caudales y Descargas ("Centro de Estudios y Experimentación de Obras Públicas", datos disponibles en la página web <https://ceh.cedex.es>). Según estos datos, los caudales fluviales alcanzan su máximo de marzo a mayo y los valores mínimos de julio a septiembre (Fig. S3a).

Esto corresponde a un flujo pluvial mediterráneo continental, que se caracteriza por tener máximos en primavera y otoño-invierno y mínimos en verano. En este régimen, el caudal depende de las precipitaciones y de los sustratos geológicos de la zona de estudio, como las rocas carbonatadas, pueden amortiguar la reducción del caudal en verano (Solans y Poff, 2013). Los caudales anuales varían entre 15 y 40 hm³, pero han disminuido en las estaciones de estudio después de alcanzar su máximo en la década húmeda de 1970 (Fig. S3b).

d) Datos de la anchura de los anillos de los árboles

Las muestras de madera se secaron al aire y se lijaron cuidadosamente siguiendo los procedimientos dendrocronológicos hasta que los límites de los anillos de los árboles fueron visibles (Fritts, 1976). Las muestras se fecharon visualmente de forma cruzada. A continuación, se midió la anchura de los anillos con una resolución de 0,01 mm utilizando un sistema de medición Lintab-TSAP (Rinntech, Heidelberg, Alemania). La calidad de la datación cruzada se comprobó con el programa informático COFECHA, que calcula las correlaciones móviles entre las series individuales de valores de anchura de anillos y la serie media de los sitios (Holmes, 1983).

e) Tratamiento de la anchura de los anillos

Dado que la mayoría de los núcleos no tenían médula o anillos curvos más internos, no utilizamos métodos gráficos para estimar la edad a 1,3 m. Asumimos que los centros cronológicos y geométricos de los tallos coincidían. La longitud del radio faltante se estimó como la diferencia entre el radio geométrico, después de eliminar el grosor de la corteza, y la longitud total del núcleo siguiendo (Norton et al., 1987). A continuación, el número de anillos interiores faltantes se estimó extrapolando la tasa media de crecimiento radial de los 10 anillos más interiores (Rozas 2003, 2004).

Para estimar los periodos de supresión del crecimiento, que podrían atribuirse al desmoche de árboles en el pasado (cf. Rozas, 2004), calculamos los cambios negativos de crecimiento (NGC) siguiendo a Nowacki y Abrams (1997):

$$NGC = [(M1-M2) / M2] \times 100 \quad (1)$$

Donde M1 y M2 son las medianas de anchura de anillo de los 10 años anteriores y posteriores calculadas en series individuales y desplazadas cada año. Consideramos un umbral del 50% en NGC observado en al menos el 50% de los árboles de cada sitio para definir supresiones de crecimiento importantes, mientras que un umbral del 25% en al menos el 50% de los árboles se consideró como supresiones moderadas. Las series de NGC se obtuvieron para el periodo común

1890-2020, es decir, se trazaron para el periodo 1900-2010. De forma análoga, también se calcularon los cambios positivos de crecimiento (PGC) y se estimó el número de supresiones mayores y moderadas siguiendo:

$$\text{PGC} = [(M2-M1) / M1] \times 100^{(2)}$$

Tanto el NGC como el PGC se calcularon sobre las series de anchura de anillo de los núcleos, pero no sobre las series de las ramas, ya que estas secciones transversales corresponden al periodo posterior a la última poda, realizada hace unos 55 años (véase la Tabla 2). Por último, calculamos las correlaciones de Spearman entre las series medias de NGC o PGC de los sitios para evaluar la similitud entre los sitios en cuanto a supresiones o liberaciones de crecimiento, respectivamente.

Para estudiar las respuestas del crecimiento al clima después de eliminar las tendencias relacionadas con el tamaño, la ontogenia o las perturbaciones, se eliminaron las series de anchura de los anillos de los árboles. Seleccionamos un spline cúbico suave con una longitud de 0,67 de la serie y un corte de respuesta de 0,5. A continuación, los valores observados se dividieron entre los valores ajustados para obtener índices de anchura de anillos. Las series de índices de crecimiento se sometieron a un “pre-blanqueo” para eliminar la autocorrelación temporal y luego se promediaron utilizando medias robustas de dos pesos para obtener cronologías residuales preblanqueadas. Para evaluar la coherencia del crecimiento dentro del sitio, se calculó la correlación media de las series individuales con la serie media del sitio. También calculamos la Señal de Población Expresada (EPS) para definir un periodo común y bien replicado y para evaluar el grado de replicación y coherencia de cada serie o cronología de sitio (Wigley et al., 1984). Para caracterizar y comparar las series de los sitios o los datos de la anchura de los anillos, calculamos la anchura de los anillos y la autocorrelación de primer orden que mide la persistencia del crecimiento año a año (Fritts, 1976).

f) Análisis estadísticos.

Para comparar las tendencias individuales de crecimiento lineal (ancho de anillo) entre sitios, considerando el período 1990-2020, utilizamos la prueba de Kruskal-Wallis, seguida de pruebas de Mann-Whitney pareadas. Para evaluar las relaciones entre las series de índices de ancho de anillo de los sitios, calculamos un Análisis de Componentes Principales (ACP) sobre la matriz de covarianza, considerando los índices de núcleos y ramas para el período común y mejor replicado 1970-2020. Mantuvimos el primer componente principal (PC1) y el segundo (PC2) porque, individualmente, explicaron al menos el 15 % de la varianza.

Las relaciones entre las series de índices de anchura de anillo de los sitios y los datos mensuales de clima (temperaturas medias máximas y mínimas, precipitación total), SPEI y caudal se basaron en correlaciones de Pearson. Las correlaciones se calcularon para el período 1950-2020 en el caso de los núcleos de fuste y para el período 1970-2020 en el caso de los datos de ramas. Las correlaciones se obtuvieron desde octubre anterior (año previo al año de formación de los anillos de los árboles) hasta septiembre del año en curso, cuando se produce la temporada de crecimiento tardía. Para evaluar la estabilidad temporal entre los índices de crecimiento y los datos de precipitación o caudal seleccionados, calculamos correlaciones móviles de 20 años entre estas series.

Todos los análisis se realizaron usando el paquete estadístico R (Equipo Central de Desarrollo de R, 2021). Se utilizó el paquete dplR (Bunn, 2010; Bunn et al., 2021) para quitar la tendencia y analizar las series de anchura de anillos de los árboles; el paquete TRADER se utilizó para calcular los NGC y los PGC (Altman et al., 2014); y la prueba de Kruskal-Wallis. El SPEI se calculó utilizando el paquete SPEI de R (Beguería et al., 2014); el PCA y las relaciones (correlaciones) entre el clima y el crecimiento se calcularon utilizando el software PAST versión 4.0 (Hammer et al., 2001).

Resultados

a) Tamaño y edad de los árboles desmochados

El diámetro medio de todos los chopos muestreados fue de 87,5 cm (rango 39,3-196,0 cm), su altura media fue de 16,8 m (rango 6,7-35,0 m) y la altura media de la cruz fue de 2,9 m (rango 1,5-4,8 m; Tabla 2). Los árboles con los troncos más gruesos se encontraron en Aguilar de Alfambra (AG), Allepuz (AL) y Gúdar (GU) y los individuos más altos se encontraron en el sitio AL. La mayor altura media de desmoche (3,3-3,4 m) se encontró en los sitios AG y Navarrete (NA), y la menor (2,2-2,4 m) en los sitios GU y Huesa del Común (HU). El diámetro y la altura de los árboles se relacionaron positivamente (Fig. 3a), mientras que la altura de los árboles y la altura de desmoche se relacionaron negativamente (Fig. 3b).

Los individuos más antiguos muestreados se encontraron en los sitios NA (227 años) y AG (198 años). El sitio NA puede ser considerado como un rodal antiguo con nueve de los veintidós árboles muestreados (41%) con edades que superan los 200 años. La edad de las ramas muestreadas en los sitios AL y GU fue poco variable (54-57 años; ver Tabla 2 y Fig. 4).

b) Patrones de crecimiento

Las mayores tasas de crecimiento medio se encontraron en los sitios AL y FO (3.05-3.34 mm), mientras que las tasas más bajas correspondieron a los sitios HU y NA (1.64-1.71 mm). Las series de los sitios MA y HU mostraron los valores más bajos de autocorrelación de primer orden, mientras que las series de las ramas mostraron los valores más altos, seguidas por las series de los árboles FO y GU (Tabla 2). Las medias más altas de NGC se encontraron en los sitios FO y HU, mientras que los valores más bajos se encontraron en los sitios NA y AG.

Según las pruebas de Kruskal-Wallis, hubo diferencias significativas entre los sitios con respecto a las tendencias de crecimiento individual para el período 1990-2020 ($H = 46,76$, $p < 0,001$). Todos los sitios presentaron tendencias de crecimiento negativas en la media, con los valores más bajos (media $\pm$ SE) para los sitios FO ($-0,006 \pm 0,001$ mm año⁻¹), AG ($-0,005 \pm 0,001$ mm año⁻¹), GU y HU (ambos $-0,004 \pm 0,001$ mm año⁻¹). Por el contrario, los sitios NA ($0,002 \pm 0,001$ mm año⁻¹), AL y MA (ambos $0,001 \pm 0,001$ mm año⁻¹) presentaron tendencias positivas. Como era de esperar, las series de las ramas también presentaron tendencias negativas (ambos sitios, $-0,005 \pm 0,001$ mm año⁻¹).

En general, el periodo 1890-2020 fue bien replicado considerando todos los emplazamientos (Fig. 4), aunque los valores de EPS estuvieron generalmente por debajo del

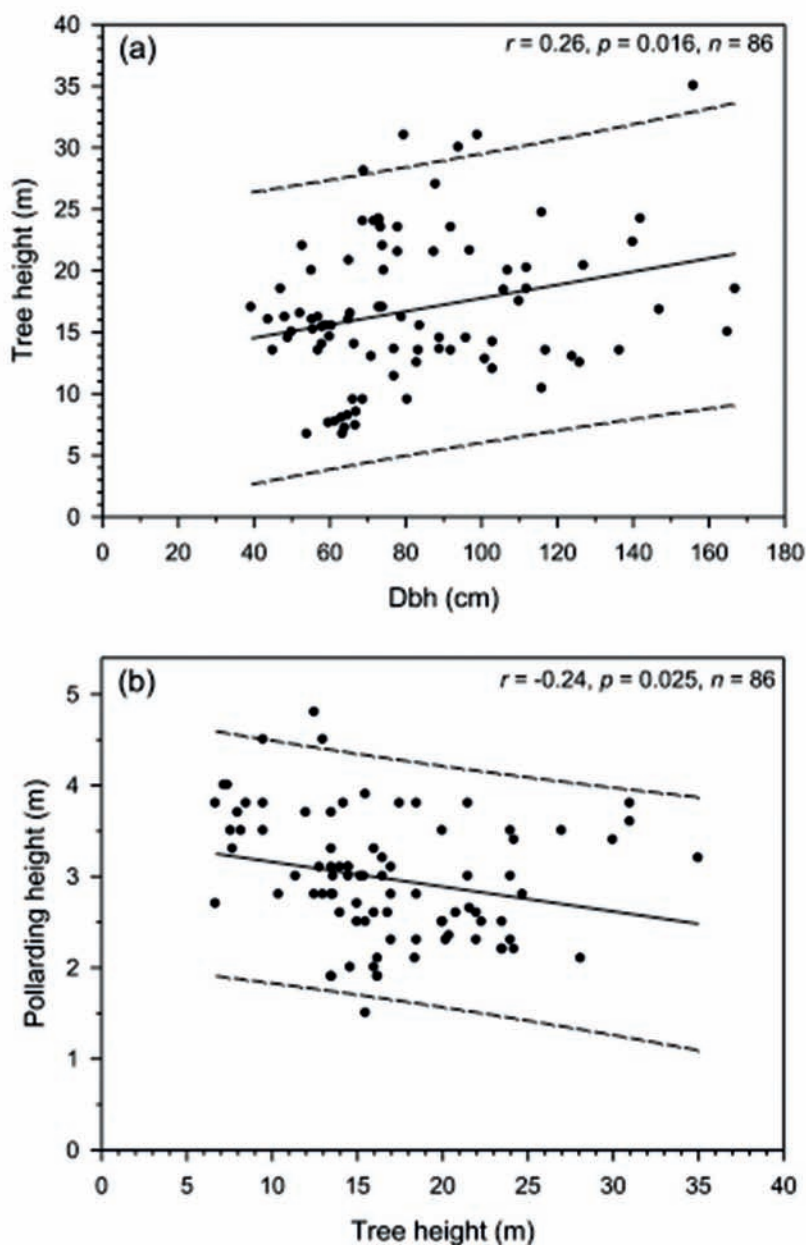


Figura 3. Principales características estructurales de los chopos cabeceros de la muestra: (a) relación positiva entre el diámetro a la altura del pecho (Dbh) y la altura del árbol, y (b) relación negativa entre la altura del árbol y la altura de la cruz. Las estadísticas correspondientes a las regresiones lineales (líneas continuas) se muestran en la esquina superior derecha de cada gráfico. Las líneas discontinuas muestran los intervalos de predicción del 95%.

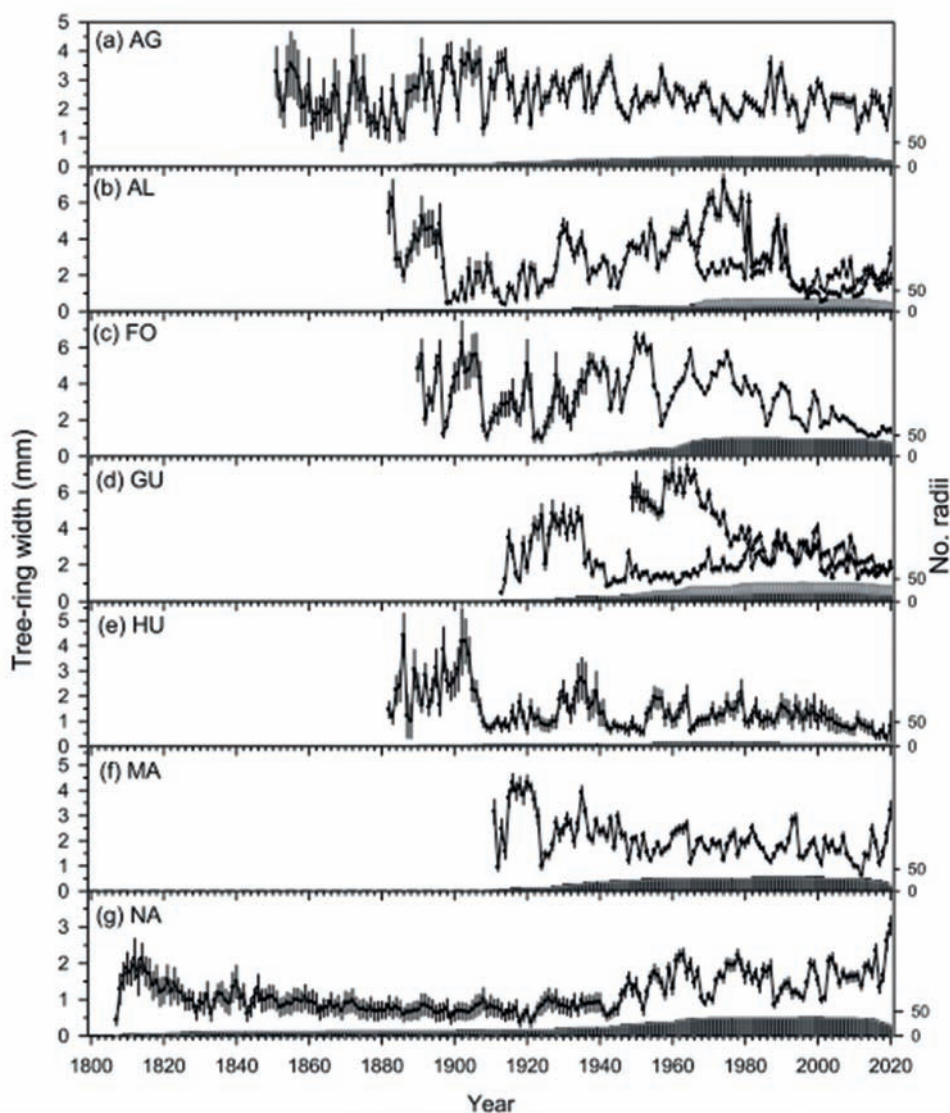


Figura 4. Datos de crecimiento de los chopos cabeceros basados en la serie media de la anchura de los anillos de los árboles calculada para cada sitio. Los datos de crecimiento se obtuvieron para núcleos de troncos (barras negras) y secciones transversales de ramas (barras grises) en los sitios AL y GU. Los valores son medias $\pm$ SE. Las barras muestran el número anual de radios medidos (ejes y derecho) con rellenos negros y grises correspondientes a los radios del tallo y de las ramas, respectivamente.

umbral de 0,85 considerado a menudo en los estudios de anillos de árboles (Tabla 2). Los valores más altos de EPS se encontraron en los sitios de FO (0,84), AL (0,82) y GU (0,81) correspondientes a los periodos 1973-2020 y 1954-2020, respectivamente. Estos sitios también mostraron las correlaciones medias más altas de las series individuales con las series de los sitios, seguidas por GU. La única serie o cronología media con EPS por encima del umbral mencionado correspondió a las ramas del sitio AL con un EPS de 0,88 para el periodo 1966-2020, confirmando una alta coherencia de esa serie. Las ramas mostraron altas correlaciones medias de las series individuales con las series del sitio.

c) Cambios en el crecimiento como indicadores de la escamonda

Los NGC alcanzaron su máximo en la década de 1910 en los sitios AG y NA, y desde finales de la década de 1930 hasta principios de la de 1940 en los sitios AL, FO, GU, HU y MA (Fig. 5).

En los sitios AL y NA, se observaron otros picos de NGCs a mediados y finales de los años 60 y desde finales de los años 80 hasta principios de los 90 del siglo pasado. En los sitios FO y HU, los NGC también aumentaron en la década de 2000. Hubo un elevado número de supresiones moderadas y mayores a principios de los años '20, principios de los '50, mediados de los '70 y finales de los '90. En cuanto a los PGC, alcanzaron su máximo desde finales de los años '70 hasta principios de los '80 en los sitios AG, AL, MA y NA (Fig. S4).

También se detectaron picos de PGCs en la década de 1920 (sitios AL, GU, HU y NA), en la década de 1940 (sitios AL, FO y NA), en la década de 1950 (sitios AG, HU, MA y NA) y desde la década de 1960 hasta la de 1970 en los sitios GU, HU. Hubo un elevado número de liberaciones moderadas y mayores a mediados de los años '20, principios de los '50, mediados de los '70 y finales de los '90.

Las series de NGC de los sitios FO, GU, HU y MA estaban positivamente relacionadas, mostrando todos ellos los picos de NGC a finales de los años '30 y principios de los '40 (Tabla 3).

Site	Structural data			Tree-ring data							
	Dbh (cm)	Tree height (m)	Pollarding height (m)	No. trees (No. radii)	Age at 1.3 m (years)	Timespan	Ring width (mm)	First-order autocorrelation	Mean correlation with site series	EPS ^a	Negative growth change (%) ^b
AG	108.6 ± 8.0c	15.6 ± 1.5a	3.3 ± 0.2c	12 (24)	106 ± 12bc	1822–2020	2.79 ± 0.39b	0.63	0.34	0.59	19.6 ± 1.6a
AL	111.6 ± 15.5c	27.4 ± 1.7c	2.8 ± 0.2b	10 (20)	99 ± 10b	1877–2020	3.05 ± 0.45b	0.65	0.49	0.82	25.2 ± 2.4b
FO	72.3 ± 6.9b	19.0 ± 1.0b	2.8 ± 0.1b	23 (46)	90 ± 4a	1888–2020	3.34 ± 0.35b	0.72	0.57	0.84	42.5 ± 4.1d
GU	118.3 ± 9.9c	19.1 ± 1.1b	2.4 ± 0.1a	12 (24)	82 ± 5a	1910–2020	2.93 ± 0.38b	0.69	0.47	0.81	33.4 ± 3.6c
HU	60.3 ± 1.3a	15.6 ± 1.3a	2.1 ± 0.2a	5 (10)	103 ± 15bc	1877–2020	1.64 ± 0.39a	0.62	0.36	0.61	39.8 ± 4.2 cd
MA	81.5 ± 4.9b	14.0 ± 0.3a	3.0 ± 0.1b	16 (32)	91 ± 5a	1886–2020	2.32 ± 0.31a	0.53	0.40	0.76	34.5 ± 3.3c
NA	76.1 ± 4.0b	15.6 ± 1.8a	3.4 ± 0.1c	22 (44)	128 ± 14bc	1794–2020	1.71 ± 0.24a	0.65	0.38	0.79	15.4 ± 1.4a
ALbr	–	–	–	7 (14)	54 ± 1 ^b	1961–2020	3.03 ± 0.59b	0.74	0.59	0.88	–
GUbr	–	–	–	10 (20)	57 ± 1 ^b	1948–2020	3.56 ± 0.49b	0.78	0.48	0.76	–

Tabla 3. Correlaciones de Spearman calculadas entre las series de cambios de crecimiento negativos (valores mostrados por encima de la diagonal) y positivos (valores mostrados por debajo de la diagonal) del sitio considerando el periodo común 1890-2020. Los valores significativos ($p < 0,05$) se muestran en negrita. Véanse los códigos de los sitios en la Tabla 1.

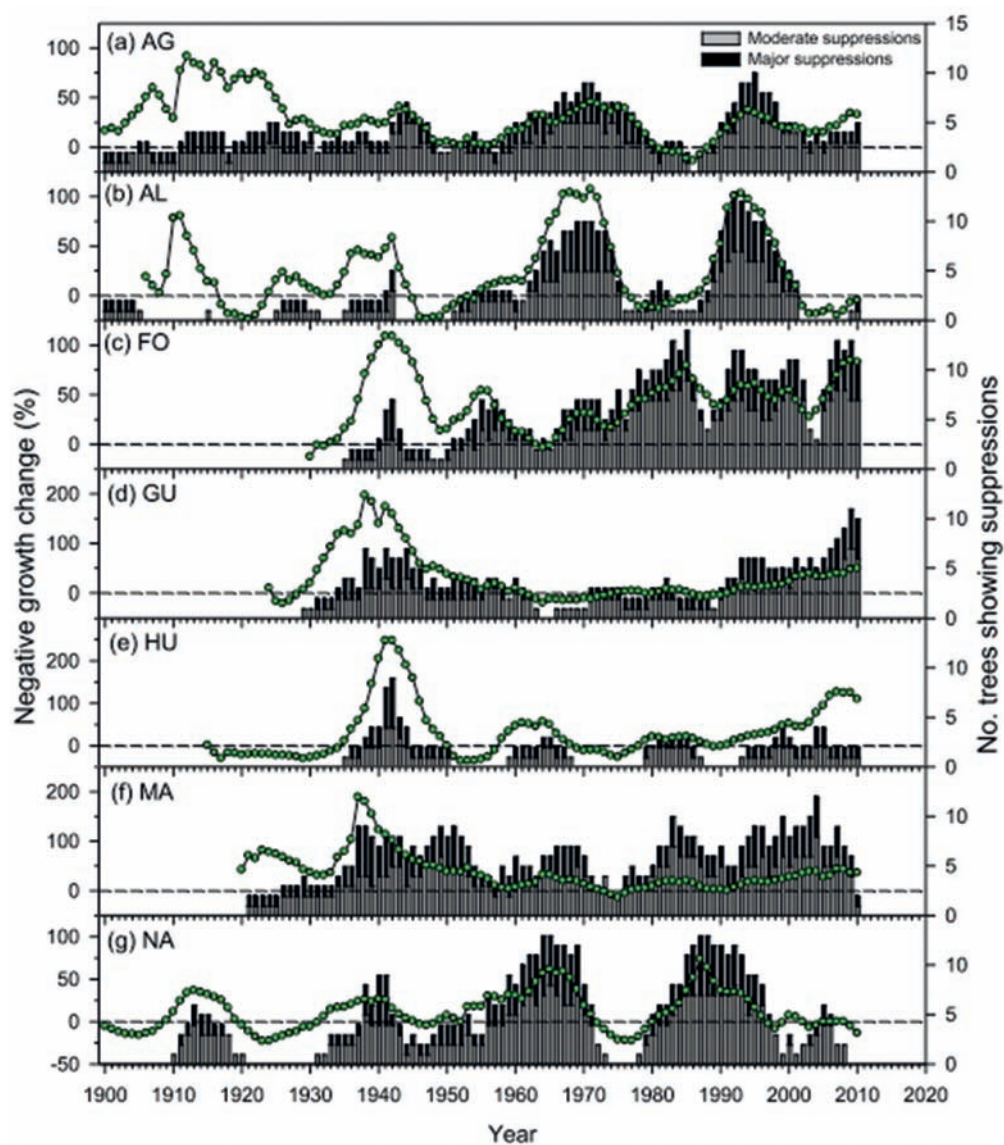


Figura 5. Serie de cambios de crecimiento negativos que muestra los posibles eventos de desmoche correspondientes a reducciones de crecimiento severas (valores altos de cambio de crecimiento negativo) y el número de árboles que muestran supresiones de crecimiento moderadas (barras grises) y mayores (barras negras) (ejes y de la derecha).

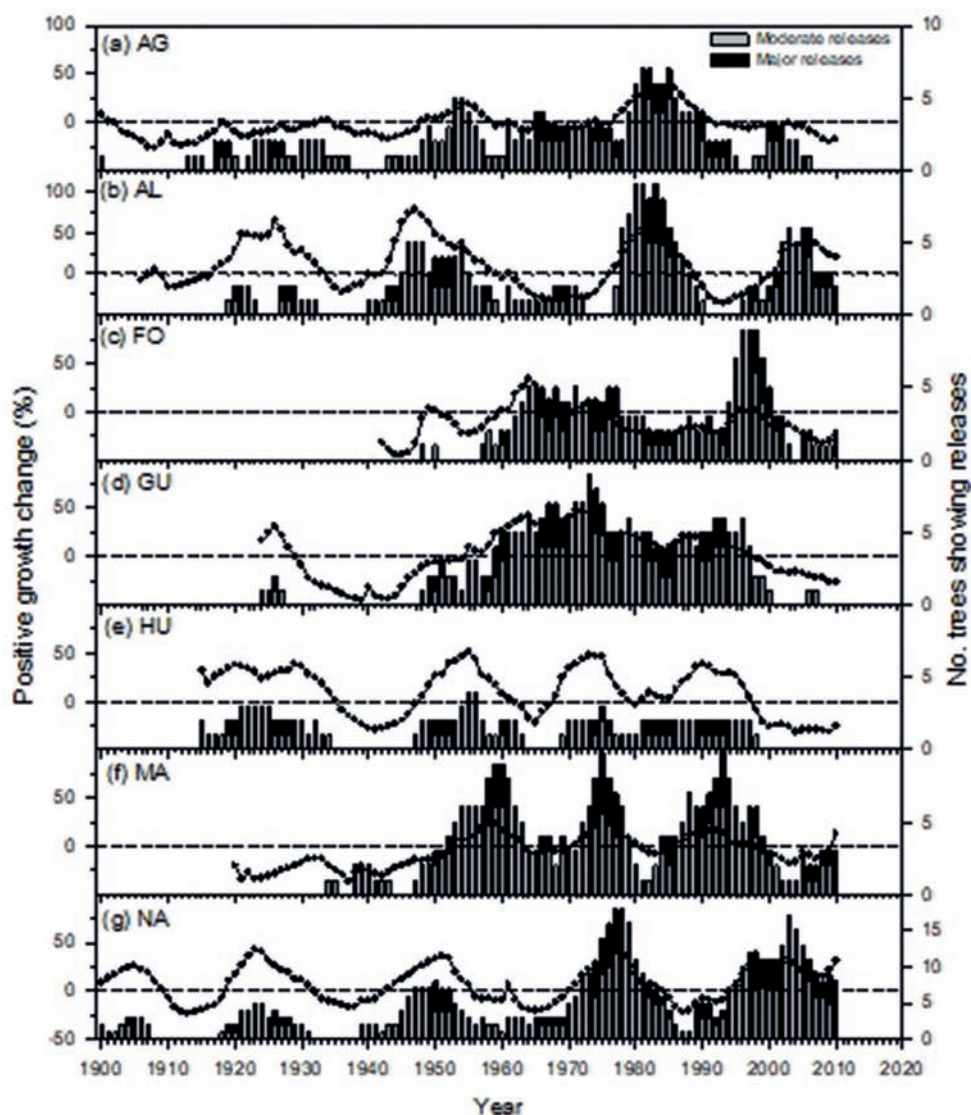


Figura S4. Serie de cambios de crecimiento positivos que muestran las liberaciones potenciales correspondientes a los aumentos bruscos de crecimiento y el número de árboles que muestran liberaciones moderadas (barras grises) y mayores (barras negras) (ejes y de la derecha).

Los yacimientos FO, HU y MA estaban situados cerca (Fig. 2). Las series de PGCs de los sitios AG, FO, GU, HU, AL y MA estaban positivamente relacionadas (Tabla 3).

d) Respuestas del crecimiento a la variabilidad del clima y del caudal del río

Obtuvimos series de índices de anchura de anillo para núcleos de troncos y secciones transversales de ramas que cubrían los periodos 1950-2020 y 1970-2020, respectivamente (Fig. S5).

El PCA mostró que las series de los sitios cercanos de MA, HU, FO, NA y AG (ver Fig. 2) estaban alineadas a lo largo del PC1, que representaba el 36,1% de la varianza total, mientras que las series de núcleos y ramas de los sitios del sur de AL y GU estaban alineadas a lo largo del PC2, que representaba el 19,8% de la varianza (Fig. S6).

Algunos años fueron destacados por el PCA mostrando puntuaciones PC1 muy bajas y correspondientes a tasas de crecimiento bajas como 1986, 1995-1996, 2005 y 2012 (Fig. 6), mientras que las tasas altas se encontraron en 2020 y 1979 (Fig. S5).

En los sitios AL y GU, las tasas de crecimiento fueron altas en 1988-1989 y muy bajas en 1982, 2001 y 1990. En estos dos sitios, las correlaciones entre las series de índices de anchura de anillos de troncos y ramas fueron altamente significativas ($p < 0,001$) en los sitios AL ($r = 0,78$) y GU ($r = 0,83$) considerando el periodo común 1970-2020.

Considerando las series de índices de crecimiento de los sitios cercanos MA, HU, FO, NA y AG encontramos que las tasas de crecimiento de los chopos cabeceros no fueron muy sensibles a la variabilidad climática (Fig. S7).

Además, las respuestas cambiaron entre sitios. Encontramos correlaciones positivas entre los índices de ancho de anillo de MA y las temperaturas máximas de invierno y las precipitaciones de marzo-abril. En AG hubo una correlación positiva entre los índices y las temperaturas mínimas de octubre anteriores, pero una correlación negativa con las temperaturas mínimas de septiembre en NA. En FO, los índices respondieron negativamente a las altas temperaturas mínimas de enero y a las elevadas precipitaciones previas de noviembre.

Encontramos más y más fuertes correlaciones entre los índices de anchura de anillo de las ramas y el caudal del río en comparación con la precipitación en el sitio AL (Fig. S8).

El crecimiento radial de las ramas se vio potenciado por las altas precipitaciones y el caudal del río de marzo a abril (Figs. 6 y 7).

El alto flujo de mayo a junio también mejoró el crecimiento. En el sitio AL, el crecimiento radial del tallo también fue mejorado por las altas precipitaciones de marzo ($r = 0.24$) y abril ($r = 0.28$) y el elevado flujo del río en abril ($r = 0.25$) y junio ($r = 0.29$), mientras que no se encontró una correlación significativa entre los índices de crecimiento de los núcleos y los datos de temperatura, precipitación o flujo en el sitio GU. Sin embargo, los índices de crecimiento de las ramas y el caudal de septiembre estaban positivamente relacionados en este lugar (Figs. 7 y S9).

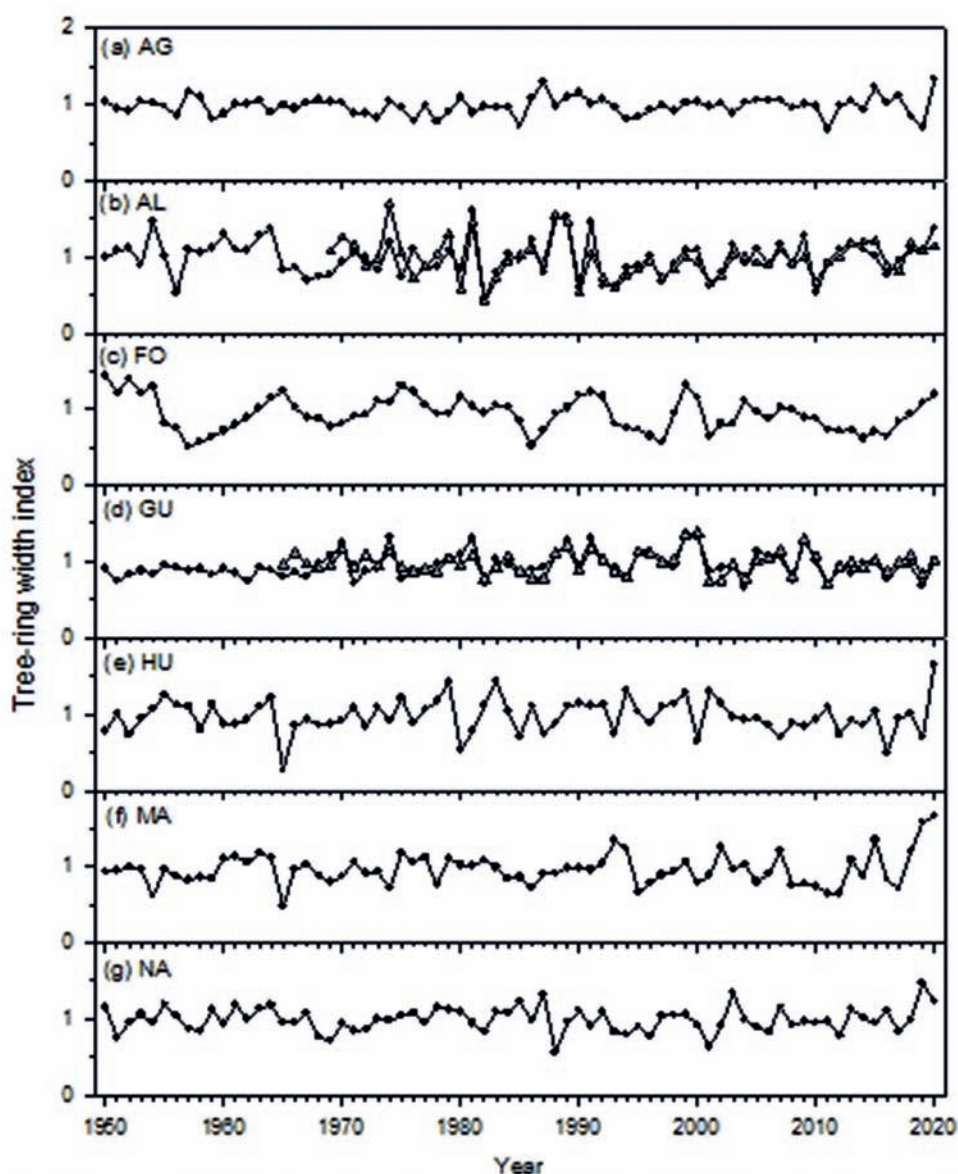


Figura S5. Series medias de los índices de anchura de los anillos de los árboles calculados en los siete lugares de estudio para el período común 1950-2020. Las líneas con símbolos grises corresponden a las series medidas en las ramas muestreadas en los sitios AL y GU.

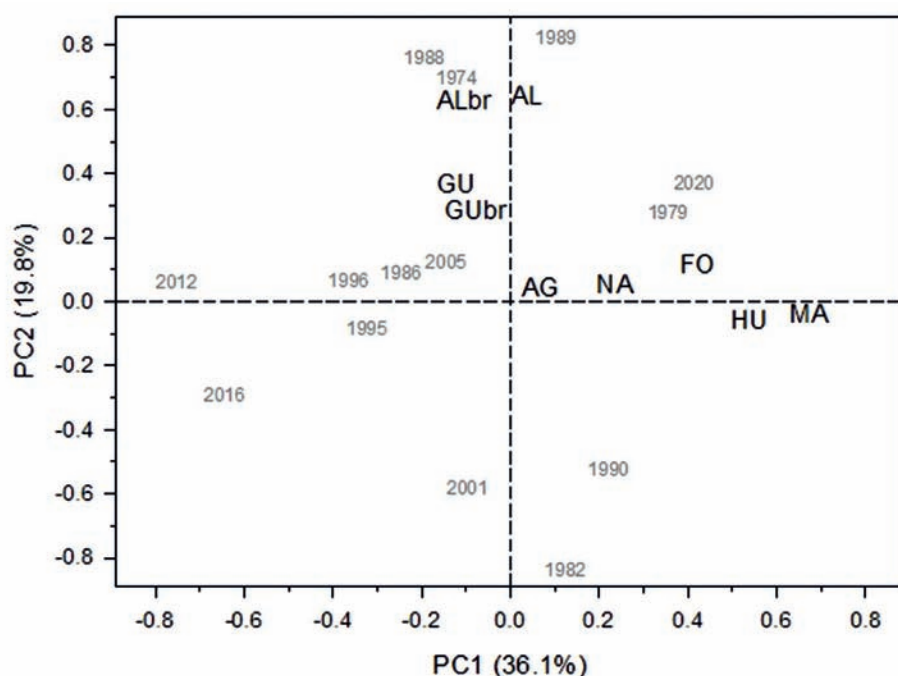


Figura S6. “Biplot” que muestra las posiciones relativas de los sitios (símbolos negros) y de los años (símbolos grises) en los componentes principales primero (PC1) y segundo (PC2) de un Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP se calculó sobre la matriz de covarianza de las cronologías residuales de la anchura de los anillos de los árboles para el periodo común 1970-2020. La varianza de cada componente se muestra entre paréntesis. Sólo se han representado los años con puntuaciones extremas de PC1 y PC2. Véanse los códigos de los sitios en las Tablas 1 y 2.

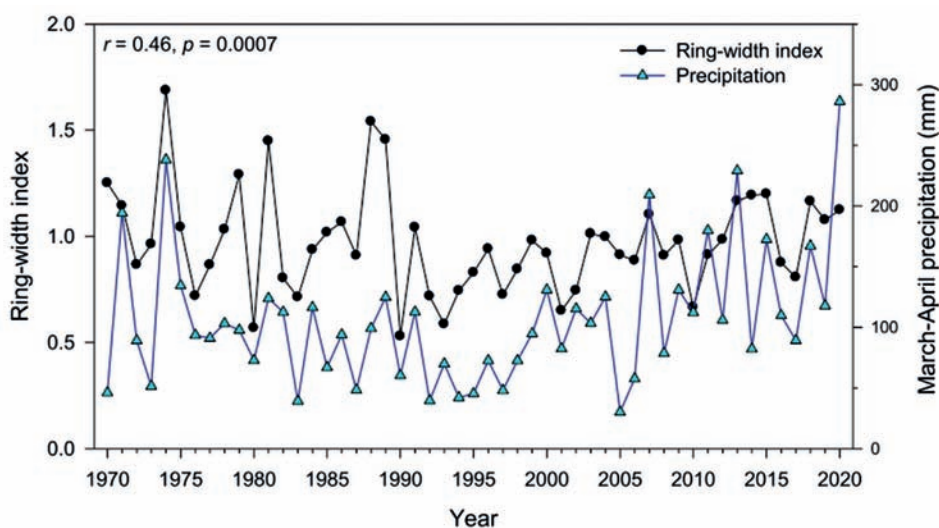


Figura 6. Las tasas de crecimiento de las ramas de los chopos cabeceros aumentaron a medida que lo hacían las precipitaciones de marzo a abril, como demuestra la correlación positiva encontrada entre ambas variables en el sitio AL.

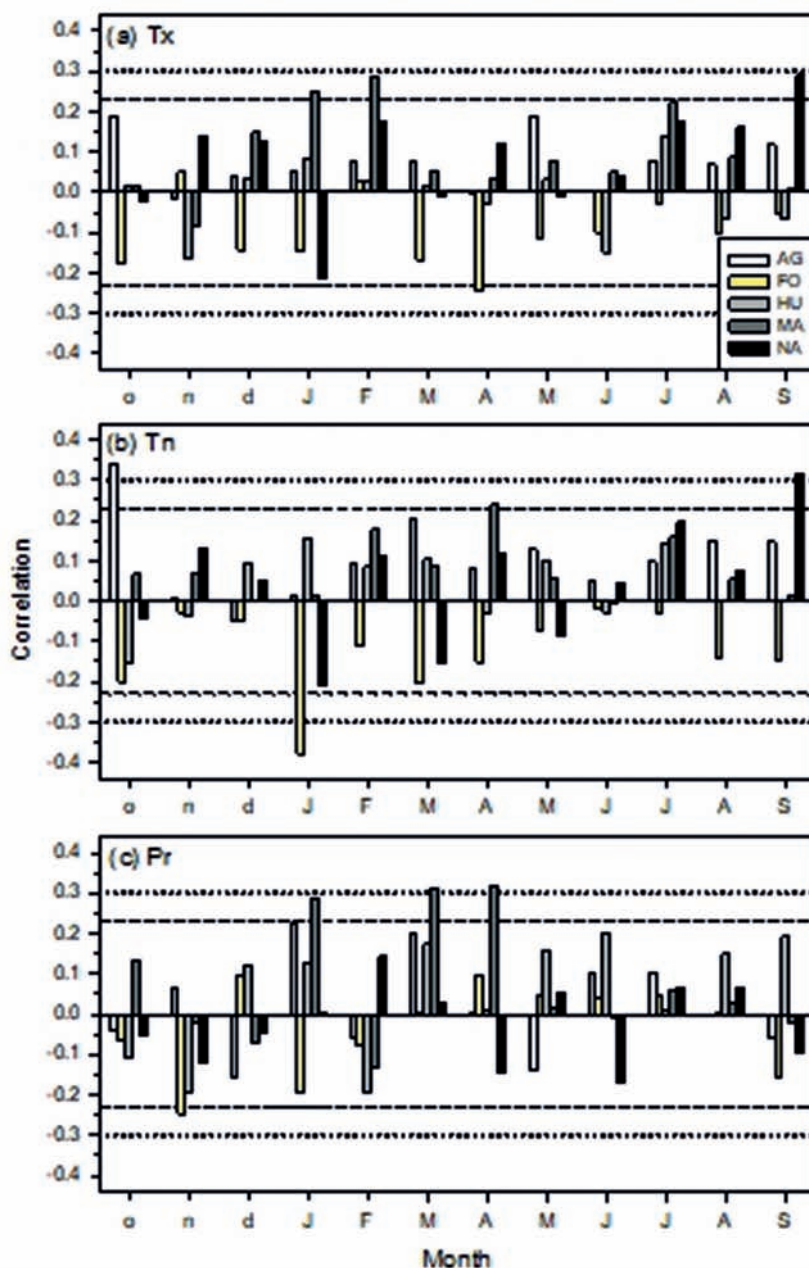


Figura S7. Correlaciones entre el clima y el crecimiento en sitios de chopo cabecero según coeficientes de Pearson (barras) calculados entre las temperaturas medias máximas (a, Tx) y mínimas (b, Tn), las precipitaciones (c, Pr) y las series de índices de anchura de anillos. Las correlaciones se calcularon para el periodo común 1950-2020 y desde octubre anterior hasta septiembre actual. Los meses abreviados con letras minúsculas y mayúsculas corresponden a los años anteriores y actuales, respectivamente. Las líneas horizontales discontinuas y de puntos muestran los niveles de significación de 0,05 y 0,01, respectivamente.

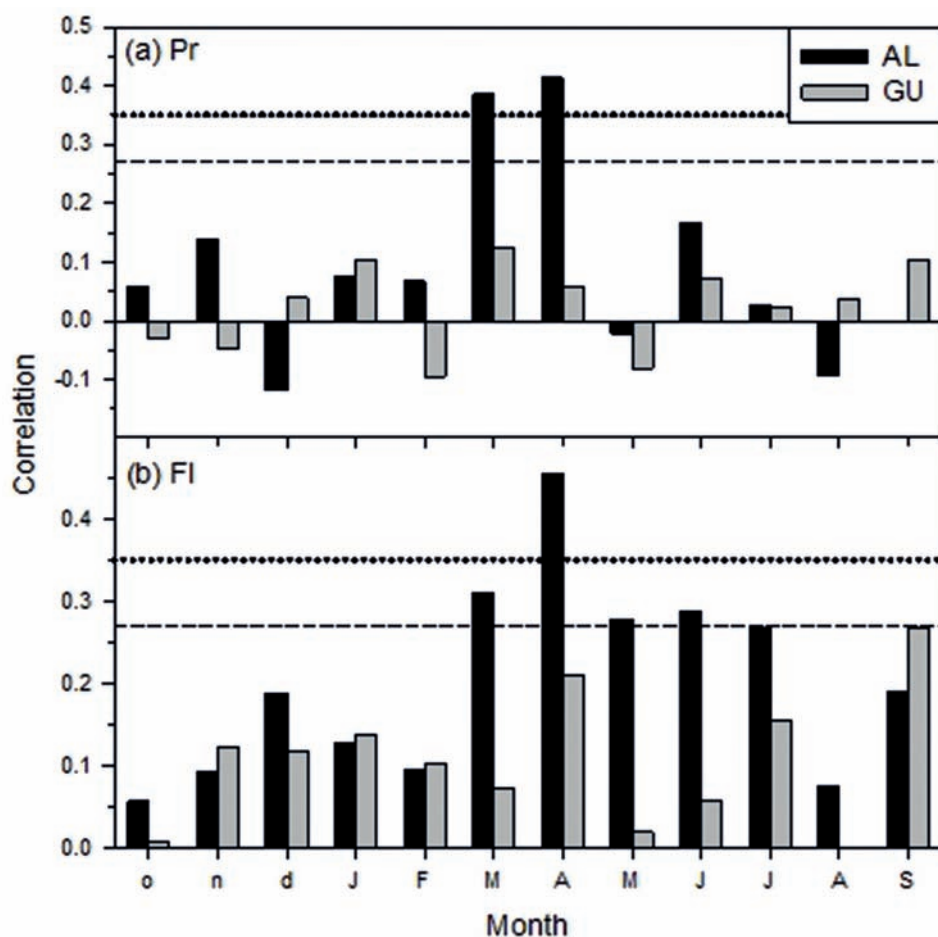


Figura S8. Correlaciones de Pearson entre la precipitación y el caudal, calculadas en los sitios de chopo cabecero donde se tomaron muestras de las ramas (sitios AL y GU). Las barras son correlaciones de Pearson obtenidas relacionando los datos de precipitación (a, Pr) o de caudal del río (b, Fl) y las series de índices de anchura de anillos medidos en las ramas. Las correlaciones se calcularon para el periodo común 1970-2020 y desde octubre anterior hasta septiembre actual. Los meses abreviados con letras minúsculas y mayúsculas corresponden a los años anteriores y actuales, respectivamente. Las líneas horizontales discontinuas y punteadas muestran los niveles de significación de 0,05 y 0,01, respectivamente. Los datos de caudal corresponden a la estación de Teruel situada en el río Alfambra.

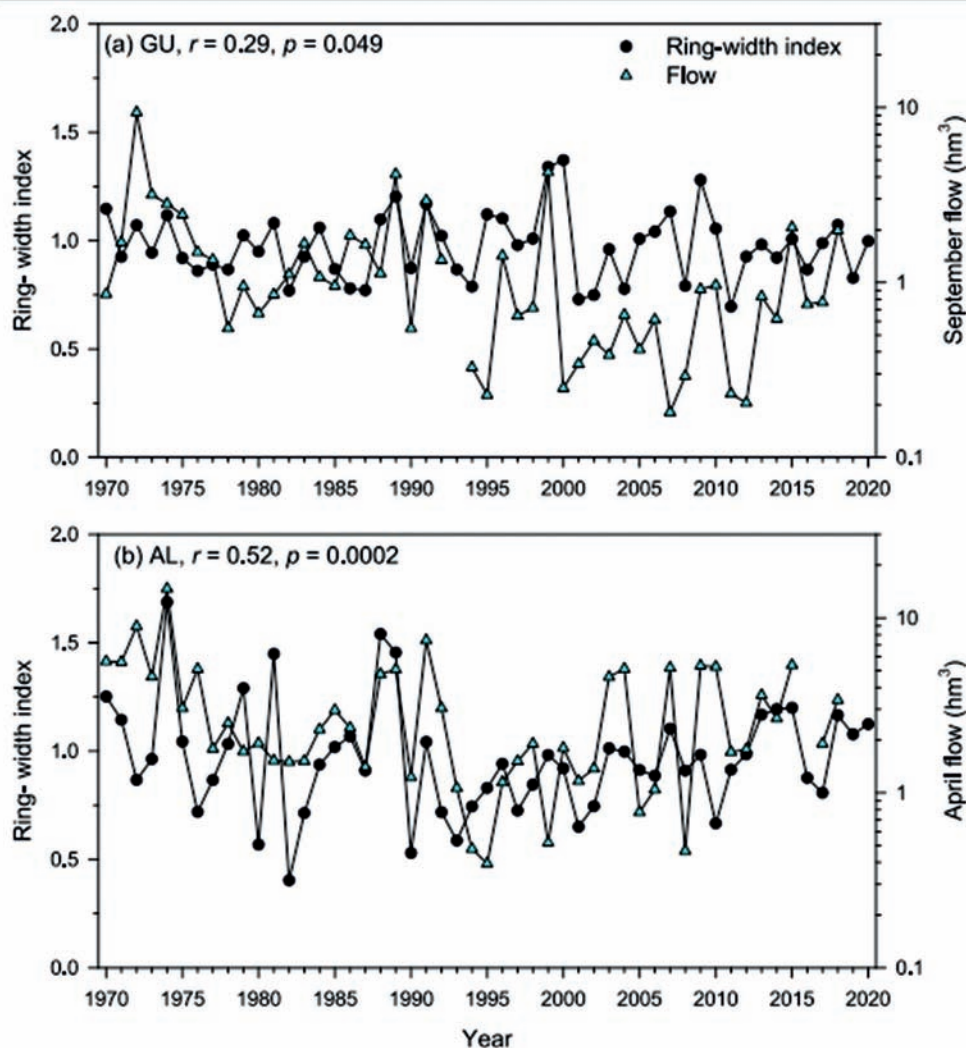


Figura 7. Las tasas de crecimiento radial de las ramas de chopo cabecero y el caudal del río se asociaron positivamente, como muestran las correlaciones positivas encontradas entre ambas variables en los sitios GU (a) y AL (b). Nótese las escalas logarítmicas de los datos de caudal mensual correspondientes a la estación de Teruel en el río Alfambra.

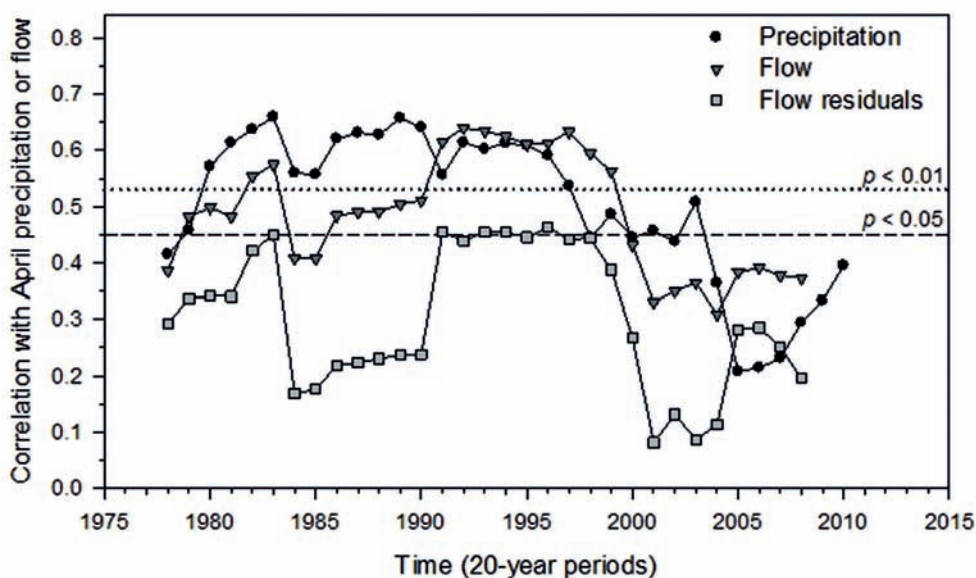


Figura S9. Correlaciones móviles calculadas relacionando las tasas de crecimiento medidas en las ramas de los chopos cabeceros (sitio AL) y las precipitaciones de abril (símbolos negros) o el caudal del río (triángulos grises oscuros) utilizando periodos largos de 20 años. Los cuadrados grises muestran las correlaciones calculadas con los residuos de caudal que se obtuvieron tras eliminar la influencia de la precipitación de abril en el caudal. Las líneas horizontales discontinuas y punteadas muestran los niveles de significación de 0,05 y 0,01, respectivamente.

Solo se encontraron correlaciones significativas ($p < 0,05$) entre los índices de ancho de anillo y los valores de SPEI en los sitios FO y AL. En el sitio FO, la correlación más alta ($r = 0,41$) se encontró para el SPEI de mayo de 45 meses, mientras que en el sitio AL la correlación más alta ($r = 0,31$) se encontró para el SPEI de abril de 2 meses. Curiosamente, esta correlación fue similar para los núcleos y las ramas del sitio AL ($r = 0,48$) al considerar el mismo período común para ambos (1961-2020).

Las asociaciones entre los índices de crecimiento de las ramas y la precipitación o el flujo de abril en el sitio receptivo AL fueron fuertes pero no estables a través del tiempo (Fig. S9). Alcanzaron su máximo desde mediados hasta finales de los años '80 en el caso de la precipitación y en los años '90 en el caso del caudal del río. Sin embargo, las correlaciones disminuyeron, especialmente en el caso del caudal, en la década de 2000. Tras eliminar la influencia de la precipitación en el caudal, seguimos encontrando el mismo debilitamiento en las correlaciones crecimiento-caudal, confirmando que esto se debió a la reducción del caudal y no a la disminución de la precipitación (Fig. S3b).

Discusión

Encontramos un pico en la reducción del crecimiento (cambio de crecimiento negativo) durante la década de 1940 en cinco de los siete sitios. Estas disminuciones de crecimiento tan marcadas y duraderas podrían atribuirse al desmoche (cf. Rozas 2004). También detectamos que los chopos cabeceros se encontraban

en lugares propensos a la sequía como MA, donde los árboles se encontraban lejos de las riberas de los ríos, y AL, donde los árboles se encontraban cerca de una acequia de riego anteriormente utilizada. En esos lugares el crecimiento fue sensible a los cambios en las precipitaciones de marzo a abril y al caudal del río. Las diferentes tendencias de crecimiento observadas entre los sitios después de 1990, cuando el clima se tornó particularmente más cálido en el área de estudio, sugieren dinámicas futuras diferentes. Por ejemplo, podría esperarse que los sitios con tendencias de crecimiento más negativas y muy sensibles a la sequía (p. ej., el sitio FO) se vuelvan más vulnerables o pierdan vitalidad en comparación con los sitios con tendencias de crecimiento positivas (p. ej., el sitio NA).

a) Historia del crecimiento de los chopos cabeceros

En la región de estudio se produjo un auge demográfico en la década de 1940. El aumento del precio del carbón tras la Primera Guerra Mundial, las secuelas económicas de la Guerra Civil Española (1936-1939) y la política autárquica de la dictadura posterior propiciaron un aumento del uso y la demanda de leña durante la década de 1940 (Infante-Amate e Iriarte-Goni, 2017). Según estos autores, la tasa de consumo de leña en la zona de estudio (unos 5 kg hab⁻¹ día⁻¹) fue una de las más altas de España desde la década de 1930 hasta 1955, y posteriormente disminuyó rápidamente con la generalización del uso de combustibles fósiles, la electrificación rural y la migración masiva de la población a las ciudades. La demanda local de madera también aumentó tras la Guerra Civil Española para la reconstrucción o restauración de casas rurales, graneros y corrales dañados o destruidos, utilizando vigas de chopo, ya que uno de los frentes de la Guerra Civil se estableció en la zona de estudio, lo que afectó gravemente las infraestructuras de los pueblos durante un año (De Jaime y Herrero, 2007). Estos cambios históricos podrían explicar el pico en la intensidad del desmoche en las áreas de chopo estudiadas, impulsado por la mayor demanda local de madera y leña. También se observaron reducciones en el crecimiento durante las décadas de 1960, 1980 y 1990, pero el cambio negativo en el crecimiento nunca alcanzó la intensidad observada en la década de 1940. Esta importante migración rural a las ciudades del siglo XX afectó a la mayoría de los países europeos, pero la tasa de despoblación fue excepcionalmente alta en algunas regiones españolas (Collantes y Pinilla, 2021). Algunas de estas áreas albergan el mayor número de chopos cabeceros (por ejemplo, la provincia de Teruel), lo que explica su vulnerabilidad actual, ya que el desmoche estaba estrechamente vinculado a las poblaciones rurales y a la extracción de madera (De Jaime y Herrero, 2007).

b) Respuestas del crecimiento al clima y al caudal de los ríos

Los álamos son especies freatófitas. En el caso del álamo o chopo negro, su crecimiento depende principalmente del agua del subsuelo y disminuye cuando desciende el nivel freático (Sánchez-Pérez et al., 2008; Singer et al. 2013, 2014). La escasez de agua conduce a la abscisión de ramas, a la muerte de la copa, a la disminución del crecimiento e incluso a la mortalidad en las especies de álamo de ribera (Scott et al., 1999; Rood et al., 2000, 2007). Estas características apoyan nuestros análisis de correlación que muestran una estrecha conexión entre el crecimiento radial de los chopos cabeceros y las

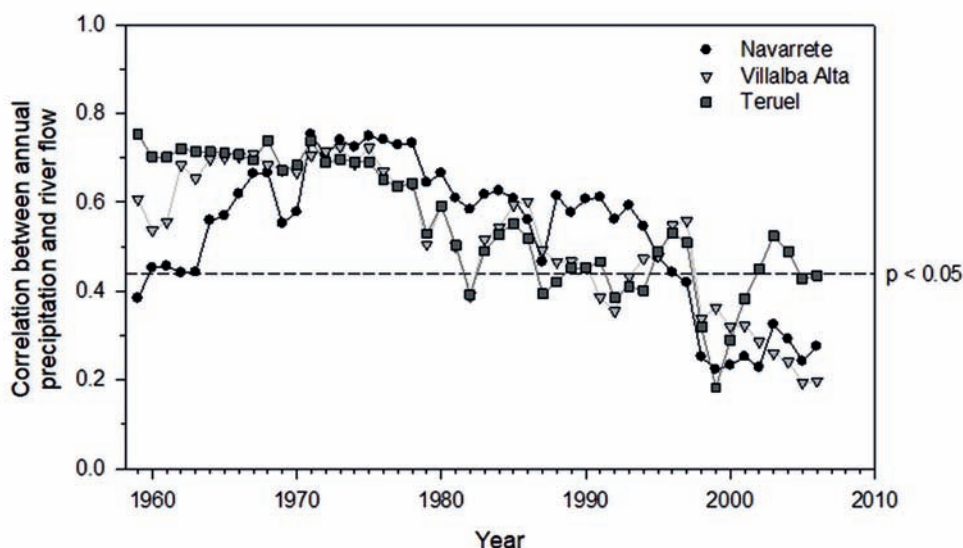


Figura S10. Correlaciones móviles calculadas relacionando la precipitación anual y el caudal del río en las tres estaciones con los datos de caudal. La línea horizontal discontinua muestra el nivel de significación de 0,05. Las correlaciones se calcularon utilizando períodos de 20 años.

precipitaciones de marzo-abril y el caudal del río. Estas respuestas se encontraron en sitios sometidos a niveles freáticos fluctuantes, ya sea lejos de las riberas de los ríos (por ejemplo el sitio MA) o cerca de acequias de riego utilizadas anteriormente (por ejemplo el sitio AL). En la zona de estudio, las condiciones secas de primavera a verano se corresponden con temperaturas más cálidas y precipitaciones inferiores a las normales (Gazol et al., 2018), que reducen la cantidad de escorrentía que contribuye a la descarga del río (Solans y Poff, 2013). Dado que el crecimiento de las ramas no se vio tan afectado por el desmoche como el crecimiento del fuste, las ramas mostraron respuestas más fuertes a la variabilidad de la precipitación y el caudal que los fustes. La respuesta de las ramas al clima y al caudal cambió con el tiempo debido a que el crecimiento de las ramas se desvinculó del caudal del río a partir de la década del 2000. Este debilitamiento probablemente no se debió a la competencia entre ramas, sino a una reducción severa y persistente del caudal (Fig. S3b), a menudo asociada a la gestión insostenible de los ríos debido a la demanda de agua para la agricultura (De Jaime y Herrero, 2007).

Detectamos que la precipitación anual y el caudal del río se desacoplaron desde finales de la década de 1990 hasta principios de la década de 2000 (Fig. S10) y este desacoplamiento fue causado principalmente por la caída del caudal del río (Fig. S3b).

Dado que la precipitación anual no mostró una tendencia significativa desde 1950 hasta 2020 y la precipitación de abril mostró una tendencia positiva (Kendall = 0,18, $p = 0,02$), la tendencia negativa del caudal del río puede explicarse por el calentamiento del clima. De hecho, la temperatura anual ha aumentado significativamente en la zona de estudio ($\tau = 0,44$, $p < 0,001$). En particular,

encontramos que las temperaturas máximas de abril han aumentado ($\tau = 0,29$, $p < 0,001$). Esto podría conducir a una mayor demanda evaporativa y explicar la asociación negativa observada con el crecimiento en algunos sitios como FO. De hecho, el álamo negro se caracteriza por una alta tasa de flujo de savia y demanda evaporativa de agua en el dosel (Lambs y Muller, 2002; Sánchez-Pérez et al., 2008). Por lo tanto, la previsión de condiciones más cálidas y secas y la reducción del flujo de agua freática poco profunda debido a la extracción de agua, el embalsado de ríos o el abandono de acequias podría contribuir al declive de muchos álamos riparios (cf. Amlin y Rood, 2003; Lambs et al. 2006). En los lugares propensos a la sequía, los chopos cabeceros podrían haberse adaptado al suministro variable de agua freática mediante el crecimiento de raíces más superficiales y el uso de varias fuentes de agua, pero esto debería investigarse en lugares con individuos antiguos (por ejemplo, el sitio NA) utilizando isótopos de H, C y O del agua y la madera.

c) Implicaciones para la gestión y la conservación del chopo cabecero

Encontramos chopos cabeceros grandes y viejos, particularmente en los sitios de AL, NA, HU y AG, con varios árboles que alcanzan edades superiores a los 200 años. Esta estimación de edad se acerca a las edades máximas (250-350 años) estimadas para álamos negros viejos no trasmochos (Turok et al., 1997). La existencia de árboles grandes y viejos con una vitalidad relativamente buena sugiere que se deberían escamondar para preservar estos árboles sanos, que rara vez presentan duramen podrido. Reconocemos que esta observación puede estar sesgada, ya que nuestro muestreo se centró en árboles aparentemente sanos. Estos árboles enormes y, a menudo, antiguos, son álamos excepcionales que podrían catalogarse y protegerse como árboles monumentales. Representan valiosos remanentes de arboledas trasmochadas, constituyen depósitos únicos de carbono a largo plazo (Luyssaert et al., 2008), son puntos críticos de biodiversidad, proporcionan bienes y servicios culturales y ecoturísticos y también son reservorios de genotipos nativos menos influenciados por la selección artificial que las poblaciones de álamos más jóvenes importadas (Cottrell et al., 2002). Además, las poblaciones en estudio se ubican cerca del límite sur del área de distribución de la especie y podrían proporcionar genotipos adaptados a la sequía.

Los árboles y bosques veteranos trasmochados son componentes icónicos de los paisajes europeos, creados por el hombre, y requieren medidas adecuadas de conservación y gestión activa para revertir o frenar su declive (Read, 1996, 2000). Las técnicas tradicionales de desmoche de álamos negros, con ciclos de 20 a 40 años, deberían enseñarse a agricultores, silvicultores, propietarios de tierras y gestores, adaptándolas a los avances tecnológicos actuales e incorporándolas a los sistemas modernos de gestión del territorio. También debería implementarse la plantación de genotipos locales o el fomento de la regeneración natural. Estas técnicas de gestión son más costosas que la ausencia de intervención, pero deben desarrollarse y mantenerse una vez iniciadas. La designación de zonas adecuadas con trasmochos como reservas naturales donde se mantenga la escamonda, como es el caso del sitio AG, también debería involucrar a los actores locales.

Esto ayudaría a interpretar mejor los árboles trasmochos como componentes de los paisajes culturales y a resaltar los valores culturales e históricos de sistemas agroforestales tradicionales similares.

Según Read (2003), debemos superar el prejuicio de que la conservación de la naturaleza depende de áreas silvestres raras e intactas, y reconocer que los paisajes culturales, como las arboledas de trasmochos, ofrecen valores de conservación únicos y requieren intervención humana. Los chopos cabeceros forman parte del patrimonio europeo y su conservación debe ser considerada explícitamente por las políticas agrícolas que otorgan subsidios a los agricultores locales y revierten o detienen la despoblación rural. A escala regional y nacional, las agencias de gestión de cuencas hidrográficas (las confederaciones hidrográficas) y las agencias ambientales regionales deben colaborar y participar activamente en la catalogación y preservación de estos sistemas ribereños.

En general, el verdor de la vegetación riparia está más ligado a las aguas subterráneas a lo largo de arroyos con regímenes de caudal natural que en arroyos alterados por el impacto humano (Rohde et al., 2021; Senfeldt et al., 2021). Nuevamente, los organismos de gestión de cuencas hidrográficas deben monitorear y mantener los caudales ecológicos de los ríos, dada la alta dependencia del álamo negro del uso de agua freática para su desarrollo y crecimiento y, a su vez, la elevada demanda de agua por parte de los agricultores en las regiones mediterráneas propensas a la sequía y en un contexto de calentamiento climático.

Conclusiones

Los picos históricos de reducción del crecimiento de los álamos negros desmochados observados durante la década de 1940 se correspondieron con un aumento de la demanda de leña por parte de las poblaciones locales. El crecimiento radial de los álamos se vio limitado por las escasas precipitaciones y por la reducción en el caudal de los ríos entre marzo y abril, especialmente en los lugares donde la disponibilidad de agua freática era más fluctuante. Para entender si el crecimiento de los álamos se ve cada vez más limitado por la disminución del caudal de los ríos, otros estudios podrían investigar las firmas isotópicas de H, C y O del agua y la madera. Esto permitiría relacionar los cambios en la disponibilidad de agua con el crecimiento radial del tallo.

Las arboledas de chopos cabeceros representan paisajes icónicos poco estudiados, hechos por el hombre, con altos valores ecológicos y culturales. Se enfrentan a una tendencia al declive si se dejan de aplicar las técnicas de desmoche y se reducen los caudales de los ríos debido al calentamiento del clima y al aumento de la demanda de agua para la agricultura y la ganadería. Si no se llevan a cabo la escamonda, muchos árboles viejos, a menudo de al menos 200 años de edad, podrían colapsar, lo que provocaría el declive o la extinción de algunas poblaciones de álamos y la repercusión en cascada sobre otros organismos que se alimentan de estos árboles veteranos o que habitan en ellos. La gestión activa de estos paisajes rurales antropogénicos es obligatoria y urgente porque ilustran cómo el ser humano ha moldeado los ecosistemas agroforestales europeos durante milenios.

Agradecimientos

Este estudio fue apoyado por el proyecto FORMAL (RTI2018-096884-B-C31) del Ministerio de Ciencia e Innovación de España. Agradecemos el conjunto de datos E-OBS del proyecto UERRA de la UE-FP6 (<http://www.uerra.eu>) y el Servicio de Cambio Climático de Copernicus, así como a los proveedores de datos del proyecto ECA&D (<https://www.ecad.eu>).

References

- AMLIN, N.M., ROOD, S.B., 2003. "Drought stress and recovery of riparian cottonwoods due to water table alteration along Willow Creek, Alberta", *Trees Struct. Funct.*, 17, 351–358.
- AUPÍ, V., 2021. *El triángulo de Hielo*. Doubleue Eds. Teruel, Spain.
- BARGIONI, E., SULLI, A.Z., 1998. "The production of fodder trees in Valdagno, Vicenza, Italy". In: Kirby, K.J., Watkins, C. (eds.). *The Ecological History of European Forests*. CAB International, New York, pp. 43–52.
- BOBIEC, A., REIF, A., ÖLLERER, K., 2018. "Seeing the oakscape beyond the forest: a landscape approach to the oak regeneration in Europe". *Landsc. Ecol.* 33, 513–528.
- BUNN, A., 2010. "Statistical and visual crossdating in R using the dplR library". *Dendrochronologia* 28, 251–258.
- BUNN, A., KORPELA, M., BIONDI, F., CAMPELO, F., MÉRIAN, P., QEADAN, F., ZANG, C., 2021. dplR: *Dendrochronology Program Library in R*. R package version 1.7.2. <https://CRAN.R-project.org/package=dplR>
- BURILLO-CUADRADO, M.P., RUBIO TERRADO, P., BURILLO MOZOTA, F., 2019. "Strategies facing the depopulation of the Serrania Celtibérica within the framework of the European cohesion policy 2021–2027". *Economía Agraria y Recursos Naturales* 19, 83–97.
- COTTRELL, J.E., MUNRO, R.C., TABBENER, H.E., GILLIES, A.C.M., FORREST, G.I., DEANS, J.D., LOWE, A.J., 2002. "Distribution of chloroplast DNA variation in British oaks (*Quercus robur* and *Q. petraea*): the influence of postglacial colonisation and human management". *For. Ecol. Manage.* 156, 181–195.
- DE JAIME LOREN, F.C., 2006. *El chopo cabecero en el sur de Aragón. La identidad de un paisaje*. Centro de Estudios del Jiloca, Calamocha, Spain.
- DE JAIME LOREN, F.C., 2017. *Distribución geográfica, estimación de la población y caracterización de las masas de chopo cabecero en las cuencas del Aguasvivas, Alfambra, Huerva y Pancrudo*. PhD Thesis, University of Zaragoza, Spain.
- FOSTER, D.R., ORWIG, D.A., MCLACHLAN, J.S., 1996. "Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests". *Trends Ecol. Evol.* 11, 419–424.
- FRITTS, H.C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, UK.
- GAZOL, A., CAMARERO, J.J., VICENTE-SERRANO, S.M., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., GUTIÉRREZ, E., DE LUIS, M. et al., 2018. "Forest resilience to drought varies across biomes". *Glob. Chang. Biol.* 24, 2143–2158.
- GROVE, A.T., RACKHAM, O., 2003. *The Nature of Mediterranean Europe: An Ecological History*. Yale University Press, New Haven, UK.
- HOLMES, R., 1983. "Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement". *Tree Ring Bull.* 43, 69–78.

- INFANTE-AMATE, J., IRIARTE-GOÑI, I., 2017. "Las bioenergías en España. Una serie de producción, consumo y stocks entre 1860 y 2010. (No. 1702)". *Documentos de Trabajo de la Sociedad Española de Historia Agraria. Sociedad Española de Historia Agraria*. (Available at <https://ideas.repec.org/p/seh/wpaper/1702.html>, accessed 22 March 2022).
- LAMBS, L., MULLER, É., 2002. "Sap flow and water transfer in the Garonne River riparian woodland, France: first results on poplar and willow". *Ann. For. Sci.* 59, 301–315.
- LAMBS, L., LOUBIAT, M., GIREL, J., TISSIER, J., PELTIER, J.-P., MARIGO, G., 2006. "Survival and acclimatation of *Populus nigra* to drier conditions after damming of an alpine river, southeast France". *Ann. For. Sci.* 63, 377–385.
- LORIMER, C.G., FRELICH, L.E., 1989. "A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests". *Can. J. For. Res.* 19, 651–663.
- LUYSSAERT, S., SCHULZE, E.D., BÖRNER, A., KNOHL, A., HESSENMÖLLER, D., LAW, B.E., CIAIS, P., GRACE, J., 2008. "Old-growth forests as global carbon sinks". *Nature* 455, 213–215.
- MOE, B., BOTNEN, A., 2000. "Epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* in four different habitats at Grinde, Leikanger, western Norway". *Plant Ecol.* 151, 143–159.
- NORTON, D.A., PALMER, J.G., OGDEN, J., 1987. "Dendroecological studies in New Zealand. 1. An evaluation of age estimates based on increment cores". *New Zeal. J. Bot.* 25, 373–383.
- NOWACKI, G.J., ABRAMS, M.D., 1997. "Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks". *Ecol. Monogr.* 67, 225–249.
- PETERKEN, G., 1996. *Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- RANIUS, T., JANSSON, N., 2000. "The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks". *Biol. Conserv.* 95, 85–94.
- READ, H.J., 1996. *Pollard and Veteran Tree Management, Part II*. Corporation of London, Burnham Beeches.
- READ, H., 2000. *Veteran Trees: A Guide to Good Management*. English Nature. The Countryside Agency and English Heritage, Peterborough.
- READ, H.J., 2003. *A study of practical pollarding techniques in northern Europe. Report*. (Available at <https://www.ancienttreeforum.co.uk/wp-content/uploads/2017/05/A-study-of-practical-pollarding-techniques-in-northern.pdf>, accessed 18 March 2022).
- READ, H.J., 2008. "Pollards and pollarding in Europe". *British Wildlife* 250–259.
- ROHDE, M.M., STELLA, J.C., ROBERTS, D.A., SINGER, M.B., 2021. "Groundwater dependence of riparian woodlands and the disrupting effect of anthropogenically altered streamflow". *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 118, e2026453118.
- ROOD, S.B., PATIÑO, S., COOMBS, K., TYREE, M.T., 2000. "Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods". *Trees Struct. Funct.* 14, 248–257.
- ROOD, S.B., GOATER, L.A., MAHONEY, J.M., PEARCE, C.M., SMITH, D.G., 2007. "Floods, fire, and ice: disturbance ecology of riparian cottonwoods". *Can. J. Bot.* 85, 1019–1032.
- ROZAS, V., 2003. "Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods". *Plant Ecol.* 167, 193–212.

- ROZAS, V., 2004. "A dendroecological reconstruction of age structure and past management in an old-growth pollarded parkland in northern Spain". *For. Ecol. Manage.* 195, 205–219.
- SÁNCHEZ-PÉREZ, J.M., LUCOT, E., BARIAC, T., TRÉMOLIÈRES, M., 2008. "Water uptake by trees in a riparian hardwood forest (Rhine floodplain, France)". *Hydrol. Proc.* 22, 366–375.
- SCOTT, M.L., SHAFROTH, P.B., AUBLE, G.T., 1999. "Responses of riparian cottonwoods to alluvial water table declines". *Env. Manage.* 23, 347–358.
- SINGER, M.B., STELLA, J.C., DUFOUR, S., PIÉGAY, H., WILSON, R.J.S., JOHNSTONE, L., 2013. "Contrasting water-uptake and growth responses to drought in co-occurring riparian tree species". *Ecohydrology* 6, 402–412.
- SINGER M. B., SARGEANT, C.I., PIÉGAY, H., RIQUIER, J., WILSON, R.J.S., EVANS, C.M., 2014. "Floodplain ecohydrology: Climatic, anthropogenic, and local physical controls on partitioning of water sources to riparian trees". *Water Res. Res.* 50, 4490–4513.
- SOLANS, M.A., POFF, N.L., 2013. "Classification of natural flow regimes in the Ebro basin (Spain) by using a wide range of hydrologic parameters". *River Res. Appl.* 29, 1147–1163.
- STELLA, J. C., BENDIX, J., 2019. "Multiple stressors in riparian ecosystems". In: *Multiple Stressors in River Ecosystems*, Sabater, S., Eloise, A., Ludwig R., (eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 81–110.
- WIGLEY, T.M.L., BRIFFA, K.R., JONES, P.D., 1984. "On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology". *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23, 201–213.
- ZANG, C., BIONDI, F., 2015. "Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships". *Ecography* 38, 431–436.