

Una visión a escala de paisaje de las invasiones biológicas

P. González-Moreno^{1,*}, J.D. Delgado², M. Vilà¹

(1) Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), C/ Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja, 41092 Sevilla.

(2) Área de Ecología, Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad Pablo de Olavide, Ctra de Utrera, km 1, E-41013 Sevilla

* Autor de correspondencia: P. González-Moreno [pgonzalez@ebd.csic.es]

> Recibido el 17 de septiembre de 2014 - Aceptado el 23 de diciembre de 2014

González-Moreno, P., Delgado, J.D., Vilà, M. 2015. Una visión a escala de paisaje de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 24(1): 84-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.13

Las invasiones biológicas y la alteración antrópica del paisaje son dos de las principales causas de la pérdida de biodiversidad. Además, estos dos factores pueden tener efectos sinérgicos, ya que las características del paisaje pueden condicionar en gran medida el grado de invasión de los ecosistemas y por tanto su impacto. En este artículo revisamos la importancia de la alteración antrópica del paisaje en los patrones de invasión por plantas exóticas. En comparación con el clima y el tipo de hábitat, las características del paisaje ejercen su mayor influencia a escalas intermedias o de paisaje (<200 Km) y principalmente a través de la extensión de área urbanizada. A su vez, el efecto del grado de antropización del paisaje sobre la invasión puede ser variable ya que depende en gran parte del contexto ecológico. Destacamos también la importancia de la dinámica temporal del paisaje y su efecto retardado en los patrones de invasión, el denominado "crédito de invasión", ya que puede ocasionar una infravaloración del impacto futuro de las invasiones. Finalmente, sugerimos estrategias de manejo de las invasiones biológicas a una escala de paisaje, de forma que se controlen las invasiones tanto en zonas naturales como en las áreas fuente de propágulos.

Palabras clave: crédito de invasión; especies exóticas; fragmentación; grado de invasión; paisaje antropizado

González-Moreno, P., Delgado, J.D., Vilà, M. 2015. An overview of biological invasions at the landscape scale *Ecosistemas* 24(1): 84-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.13

Biological invasions and human landscape alteration are greatly increasing biodiversity loss. Furthermore, these factors might interact, as landscape characteristics affect the level of invasion of ecosystems and consequently its impact. We review the importance of human landscape alteration on invasion patterns of non-native plant species. In comparison with climate and habitat type, landscape characteristics exerts its major influence at intermediate or landscape scales (<200 km) and mainly mediated by the amount of urban area. The effect of landscape characteristics on invasions can be highly variable as it greatly depends on the ecological context. We also highlight the importance of landscape dynamics and its delayed effect on invasion patterns (i.e. invasion credit) as it might produce an underestimation of the future impact of invasions. Finally, we suggest management strategies for invasive species at the landscape scale, which incorporates the control of invasions both in natural areas and at the propagule source area.

Key words: degree of invasion; exotic species; fragmentation; human landscape; invasion credit

Introducción

Las invasiones biológicas, junto con la alteración del paisaje, figuran entre los grandes agentes de cambio biótico y de pérdida de la biodiversidad (Sala et al. 2000). Las invasiones generan enormes impactos ecológicos tanto a escala local como regional, tales como la amenaza directa sobre las especies nativas o la homogeneización de la composición de las comunidades (Levine et al. 2003; Pino et al. 2009; Vilà et al. 2010). Además, las invasiones pueden mermar la cantidad y la calidad de los recursos naturales de los que nos abastecemos (Pimentel et al. 2005). Una medida del impacto de las invasiones biológicas se obtiene cuantificando el grado de invasión de los ecosistemas. Éste se define como la extensión o intensidad de las invasiones por especies exóticas observada en un determinado lugar (Lonsdale 1999; Chytrý et al. 2008a) y se cuantifica principalmente a través de la riqueza y/o la abundancia de especies exóticas (Catford et al. 2012). Estos índices se suelen expresar en proporción al total de especies, de forma que se controlan los efectos del tamaño de la parcela (Chytrý et al. 2008a).

Estudiar los patrones espaciales y temporales del grado de invasión y los factores que los controlan es fundamental para determinar el alcance real de las invasiones biológicas y posteriormente diseñar estrategias apropiadas de gestión.

El grado de invasión de un determinado ecosistema está relacionado con numerosos factores ecológicos, tales como el clima, el tipo de hábitat o las características del paisaje. Estos factores pueden interactuar y actuar a distintas escalas y fases en el proceso de invasión (Catford et al. 2009; Milbau et al. 2009). Esta complejidad dificulta nuestra habilidad para comprender los mecanismos que controlan las invasiones biológicas y por tanto pronosticar su expansión e impactos futuros. El efecto del clima sobre los patrones de invasión es quizá el aspecto ambiental más estudiado (Thuiller et al. 2005). En climas templados las zonas más invadidas por plantas exóticas corresponden a áreas de mayor temperatura media anual y baja altitud, al ser estas áreas ambientalmente más favorables (Pino et al. 2005). Por otro lado, el grado de invasión también puede variar entre distintos tipos de hábitat (Vilà et al. 2007; Chytrý et al. 2008b; Campos et al. 2013), de forma

que hábitats con buenas condiciones de humedad y nutrientes, tales como los bosques de ribera, parecen sufrir un mayor grado de invasión por plantas exóticas que hábitats de matorral o de vegetación esclerófila (Alpert 2000; Vilà et al. 2007; Affre et al. 2010). En general, los hábitats más resistentes a la invasión tienden a presentar baja disponibilidad de nutrientes, bajos niveles de perturbación, alta competencia interespecífica, y a estar en zonas con condiciones ambientales extremas (Alpert 2000; Chytrý et al. 2008b). Por último, las características del paisaje y en especial su grado de alteración antrópica, parecen ser clave para explicar los patrones de invasión (Vilà y Ibáñez 2011; González-Moreno et al. 2013b). Entendiendo el paisaje como un mosaico de parches de hábitats con distinto grado de alteración humana (Forman 1995; Mendoza 2008), se ha comprobado por ejemplo, cómo el grado de invasión local por plantas exóticas depende en gran medida de la cantidad de área urbanizada y de la diversidad de cubiertas de suelo (Pino et al. 2005; Ibáñez et al. 2009b; Gavier-Pizarro et al. 2010). Asimismo, se ha propuesto que una mayor fragmentación del paisaje podría facilitar la dispersión de especies exóticas perjudicando a las especies nativas (Minor et al. 2009). Sin embargo, aún existen determinados aspectos tales como el efecto de la dinámica temporal del paisaje o la distribución espacial de los parches en el paisaje que no se han estudiado en profundidad (Vilà y Ibáñez 2011).

Teniendo en cuenta la importancia de la alteración antrópica del paisaje en el grado de invasión (Ibáñez et al. 2009b; Vilà y Ibáñez 2011; González-Moreno et al. 2013b), la presente revisión se centrará en entender cómo las características del paisaje modulan el grado de invasión de una comunidad en comparación con los factores climáticos y de tipo de hábitat (Chytrý et al. 2008a; Milbau et al. 2009). Aunque la importancia del paisaje en las invasiones puede ser evidente para numerosos taxones, consideraremos sólo las invasiones por plantas, por ser el grupo de especies más estudiado y que ha dado lugar a los marcos conceptuales propuestos. En primer lugar, explicaremos los mecanismos por los cuales la alteración antrópica del paisaje puede influir en el grado de invasión local. A su vez, enlazaremos estos mecanismos con las características del paisaje con mayor grado de asociación con los patrones de invasión, haciendo especial hincapié en su dinámica temporal. Posteriormente, nos centraremos en concretar la importancia de las características del paisaje en comparación con el clima y el tipo de hábitat a distintas escalas espaciales. Analizaremos también la posible interacción de las características del paisaje con el contexto geográfico y el tipo de hábitat para explicar el grado de invasión. Finalmente, plantearemos la utilidad de estos conocimientos en la gestión de las invasiones biológicas para minimizar su impacto.

¿Qué mecanismos explican la influencia de la alteración del paisaje en las invasiones?

La alteración antrópica del paisaje influye en la probabilidad de llegada de especies exóticas, en su establecimiento en un determinado hábitat y en su posterior expansión dentro de este hábitat y otros circundantes (Fig. 1; With 2002; Vilà y Ibáñez 2011). En general, encontramos tres mecanismos principales mediante los cuales la alteración antrópica del paisaje actúa en el proceso de invasión:

1) Durante la introducción, un mayor nivel de alteración antrópica del paisaje **potencia la cantidad, la frecuencia de entrada y la diversidad de propágulos** de especies exóticas que pueden llegar (Kumar et al. 2006). Por ejemplo, los paisajes con un alto grado de urbanización pueden albergar numerosas plantas exóticas usadas en jardinería que tendrían una alta probabilidad de dispersarse e invadir zonas naturales cercanas (Gavier-Pizarro et al. 2010). Debido a esta asociación entre paisaje y presión de propágulos de plantas exóticas, es en esta fase de introducción donde la alteración del paisaje tendrá su máxima influencia en comparación con otros factores tales como el clima o el tipo de hábitat (Fig. 2).

2) La alteración antrópica del paisaje supone un mayor grado de **perturbación** a nivel de hábitat que facilita el establecimiento de plantas exóticas (Fig. 1). Por ejemplo, la abundancia o cercanía de zonas urbanas puede aumentar la frecuencia de tránsito humano de áreas naturales y por tanto ocasionar cierto grado de perturbación a escala local. Esta perturbación puede facilitar el establecimiento de especies exóticas al abrir "ventanas" de oportunidad asociadas a la existencia de más recursos (p.e. nutrientes y espacio) (Hobbs y Huenneke 1992; Davis et al. 2000). En otras palabras, un determinado episodio de perturbación puede romper la resistencia biótica de las comunidades y liberar recursos que aprovecharían las especies exóticas para establecerse (Hobbs y Huenneke 1992). La alteración del paisaje conlleva además la fragmentación de los hábitats y el incremento de hábitats de borde. Los bordes de las áreas naturales presentan unas condiciones microclimáticas y de perturbación que en general propician un mayor grado de invasión que en el interior de los fragmentos (Brothers y Spingarn 1992; Vilà y Ibáñez 2011). Por ejemplo, los bordes de los fragmentos forestales del Vallés (Barcelona) tuvieron de media 3 veces más riqueza relativa de especies exóticas que el interior (Borde=0.22; Interior=0.1; Test: $W=2354$, $P<0.0001$; González-Moreno et al. 2013a). Es importante destacar que en términos absolutos también se observa una mayor riqueza de especies nativas en el borde que en el interior, si bien la diferencia generalmente es mayor para las especies exóticas (Harper et al. 2005). Por tanto, podemos sugerir que paisajes sumamente fragmentados albergarán un mayor proporción de plantas exóticas.

3) La antropización del paisaje puede ocasionar un aumento de la **conectividad** entre hábitats perturbados, lo que potencia la dispersión y consecuente expansión de las especies exóticas (Borgmann y Rodewald 2005; Bartuszevige et al. 2006). La dispersión de plantas exóticas se ve favorecida en ambientes ruderales que de forma discontinua forman un corredor dentro de la matriz de hábitat natural (With 2002). Un caso claro de esta asociación se da en la invasión de *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. (Caprifoliaceae) en fragmentos forestales, ya que se relaciona principalmente con la dispersión secundaria desde hábitats de borde donde la especie es especialmente abundante (Bartuszevige et al. 2006). A su vez, la asociación entre las características del paisaje y la dispersión de especies exóticas puede estar relacionada con el síndrome de dispersión de cada especie (Buckley et al. 2006; Minor et al. 2009). Por ejemplo, Minor et al. (2009) observaron cómo en paisajes fragmentados existe una limitación menor en la dispersión para las especies exóticas invasoras que para las nativas. Esta dispersión puede ser debida a una proporción mayor de especies zoócoras (generalmente con una menor limitación en la dispersión) en el grupo de especies invasoras. Considerando que uno de los rasgos que caracterizan a las plantas leñosas invasoras es su zoocoria (Rejmanek y Richardson 1996; Pyšek et al. 2009), la asociación entre fragmentación y expansión de plantas invasoras leñosas podría ser bastante común independientemente del ecosistema invadido.

¿Cuáles son las características del paisaje más asociadas a los patrones de invasiones?

El paisaje se puede caracterizar de acuerdo a numerosas variables (Forman 1995; McGarigal et al. 2012), cuya relación con las invasiones responde a uno o varios de los mecanismos anteriormente expuestos (Fig. 1). Estas características del paisaje se pueden resumir en variables de composición, configuración y geometría de los parches (Vilà y Ibáñez 2011; González-Moreno et al. 2013b). Las características del paisaje con mayor relevancia en los patrones de invasión están relacionadas con la **composición del paisaje**, es decir, la abundancia y diversidad de los distintos tipos de cubiertas de suelo (Sullivan et al. 2005; Gassó et al. 2009; Gavier-Pizarro et al. 2010; González-Moreno et al. 2013b). De este grupo, la abundancia de áreas altamente antropizadas tales como las zonas urbanas o las redes de comunicación, son las más asociadas a la riqueza (Marini et al. 2009; González-Moreno

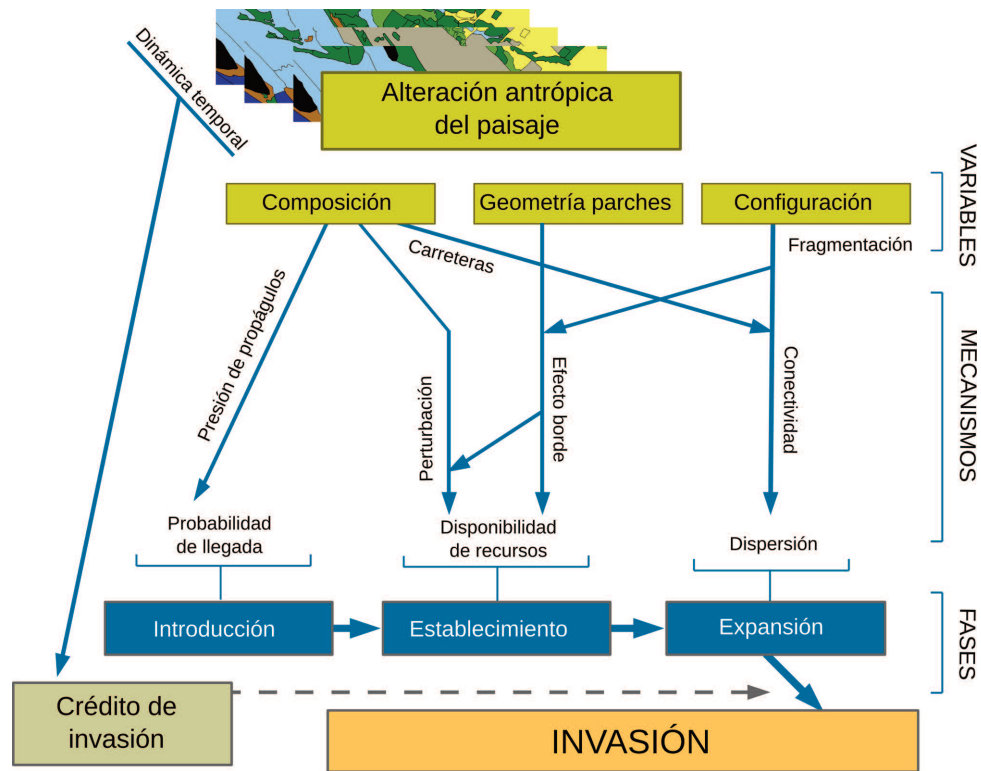


Figura 1. Marco conceptual que resume el efecto de la alteración antrópica del paisaje en las invasiones por plantas exóticas. La alteración antrópica del paisaje se puede cuantificar a través de tres grupos de variables (i.e. composición, geometría de parches y configuración) cuya relación con el proceso de invasión se puede explicar a través de tres mecanismos principales (i.e. incremento de la presión de propágulos, del grado de perturbación y de la conectividad). A su vez es importante considerar la dinámica temporal del paisaje y su efecto retardado en el grado de invasión (i.e. crédito de invasión). (Basado en Vilà y Ibáñez 2011 y With 2002).

Figure 1. Conceptual framework describing the effect of human landscape alteration on plant invasions. Human landscape alteration can be quantified through three different groups of variables (i.e. composition, patch geometry and configuration). Their relation with the process of invasion could be explained by three main mechanisms (i.e. increasing propagule pressure, degree of disturbance and connectivity). Simultaneously, it is important to consider the temporal dynamics of the landscape and its delayed effect on the degree of invasion (i.e. invasion credit). (Based on Vilà y Ibáñez 2011 and With 2002).

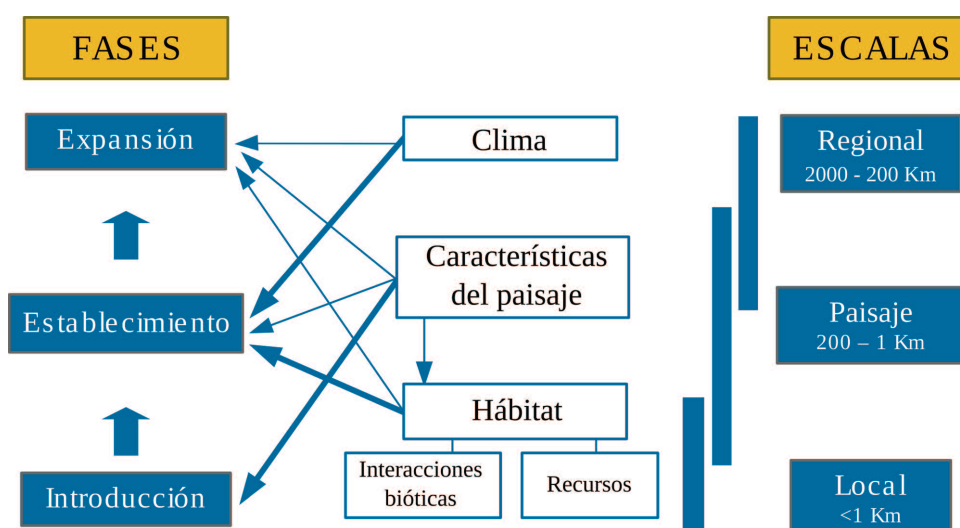


Figura 2. Marco teórico de los determinantes ecológicos (i.e. clima, características del paisaje y tipo de hábitat) de los patrones de invasión que actúan a distintas escalas espaciales y fases del proceso de invasión de plantas exóticas. Por ejemplo, el clima actuará principalmente sobre las fases de establecimiento y expansión a escalas regionales o superiores. (Basado en Catford et al. 2009 y Milbau et al. 2009).

Figure 2. Conceptual framework of the ecological drivers (i.e. climate, landscape characteristics and habitat type) of invasion patterns acting at different spatial scales and phases in the invasion process. For example, climate will control mainly the establishment and expansion phases at regional scales or above. (Based on Catford et al. 2009 and Milbau et al. 2009).

et al. 2013b) y a la abundancia de plantas exóticas (Borgmann y Rodewald 2005; Catford et al. 2011), atribuyéndose su importancia tanto a un aumento de la presión de propágulos como a un mayor grado de perturbación (Pino et al. 2005; Gassó et al. 2009). La cantidad de área urbana de baja densidad (p.e. urbanizaciones residenciales) ha demostrado ser un factor clave para explicar el incremento la riqueza de plantas exóticas desde zonas ajardinadas (Arévalo et al. 2005; Gavier-Pizarro et al. 2010; González-Moreno et al. 2013b). De forma similar, una alta diversidad de tipos de cubierta de suelo se ha asociado positivamente con la riqueza de especies exóticas a escala local (Pino et al. 2005; Marini et al. 2009; González-Moreno et al. 2013b) pero también, aunque en menor medida, con la riqueza de especies nativas (Kumar et al. 2006). Paisajes muy diversos en cubiertas de suelo presentan un gradiente de condiciones ambientales que puede permitir el establecimiento y expansión de una gran variedad de especies. Por tanto, estos mismos paisajes albergarán una elevada diversidad de especies exóticas con el potencial de establecerse en zonas naturales (Pino et al. 2005; Marini et al. 2009).

La densidad de redes de comunicación es otro componente de la composición del paisaje que también está asociado a un incremento en el grado de invasión (Ibáñez et al. 2009a; b; Gavier-Pizarro et al. 2010). Por una parte, las carreteras fragmentan el paisaje, originando hábitats de borde con unas condiciones ambientales muy diferentes a las del ecosistema adyacente. Por ejemplo, en la isla de Tenerife el grado de perturbación, la luz, la humedad, la temperatura del suelo y la cobertura arbórea cambian bruscamente en los primeros 10 m desde el asfalto, siendo a su vez estos primeros metros los que reciben y cobijan la mayor proporción de especies exóticas (Delgado et al. 2007; Arévalo et al. 2010). Por tanto, la propia acumulación de área de borde perturbada a lo largo de miles de kilómetros de carretera contribuirá a la acumulación de especies invasoras. Por otra parte, en los bordes de carreteras el tráfico motorizado promueve la dispersión de propágulos, tanto por el transporte de semillas en barro adherido a los vehículos como por el efecto del flujo de aire causado por estos (Clifford 1959; Von Der Lippe y Kowarik 2007). Éste es el caso de *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae), especie nativa de Europa pero invasora en gran parte del globo (Fig. 3), cuya expansión en los bordes de las vías de comunicación se ve facilitada por el tránsito de vehículos en el área de introducción (Hodkinson y Thompson 1997).

Otro tipo de variables menos estudiadas son las que caracterizan la **configuración del paisaje** (i.e. la distribución espacial de los parches en el paisaje) y la **geometría de los parches** de hábitat natural (i.e. tamaño y complejidad de forma) (Deutschewitz et al. 2003; Kumar et al. 2006). La configuración del paisaje nos informa sobre aspectos relacionados con la fragmentación del paisaje (Bartuszevige et al. 2006; Kumar et al. 2006) mientras que la geometría de los parches se asocia con procesos de efecto de borde y de permeabilidad de los parches a nivel local (Fig. 1; Cully et al. 2003; González-Moreno et al. 2011). En general, los paisajes con una mayor densidad de borde parecen estar asociados con una mayor riqueza (Kumar et al. 2006; González-Moreno et al. 2013b) y abundancia de especies exóticas (Bartuszevige et al. 2006). Este patrón se debe principalmente al mayor grado de perturbación en el borde que facilita el establecimiento de plantas exóticas y al incremento de la conectividad entre hábitats ruderales que incide en su expansión (Brothers y Spingarn 1992; Minor et al. 2009). Entre estas dos fases del proceso de invasión, la expansión es quizá la que podría tener una mayor asociación con la configuración del paisaje. Por ejemplo, Bartuszevige et al. (2006) encontraron una asociación significativa entre densidad de borde en el paisaje y la abundancia de *Lonicera maackii* pero no con la presencia de la especie, lo que sugiere un efecto positivo de la fragmentación tan sólo en la expansión de la especie.

En relación a la geometría de los parches, una mayor complejidad en la forma de los parches facilitaría en principio, una mayor tasa de establecimiento de especies exóticas al incrementar el



Figura 3. Invasión de la retama (*Cytisus scoparius* L.) en una pista forestal del Parque Nacional de Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). Autora de la fotografía: Ana Montero-Castaño.

Figure 3. Invasion by common broom (*Cytisus scoparius* L.) in a dirt road of Nahuel Huapi National Park (Patagonia, Argentina). Picture's author: Ana Montero-Castaño.

ratio de hábitat de borde respecto al del interior. No obstante, los pocos estudios realizados hasta la fecha no han encontrado un mayor grado de invasión en parches con alto grado de complejidad de forma (Bartuszevige et al. 2006; Vilà y Ibáñez 2011). De forma similar, tampoco parece clara la relación entre la complejidad media de la forma de los parches en el paisaje y el grado de invasión, al encontrarse tanto asociaciones negativas (González-Moreno et al. 2013b) como positivas (Kumar et al. 2006). Esta variabilidad podría deberse a la interacción con otros factores de paisaje, ya que por ejemplo, una mayor regularidad en la geometría de los parches podría estar asociada a los bordes rectilíneos que generalmente encontramos en los paisajes antropizados (González-Moreno et al. 2013b).

¿Cuál es el efecto de la dinámica temporal del paisaje en las invasiones?

La alteración del paisaje es un proceso dinámico relacionado con la necesidad del ser humano de explotar los recursos naturales (Foley et al. 2005). A su vez, estas necesidades pueden variar en el tiempo. Debido a este aspecto dinámico del paisaje, el estudio del efecto combinado de la alteración del paisaje y las invasiones requiere además de un análisis temporal (Fig. 1). De hecho, el efecto que las transformaciones del paisaje pueden tener sobre el grado de invasión suele ser evidente con un cierto retraso (Jackson y Sax 2010; Essl et al. 2011; Vilà y Ibáñez 2011), lo cual está relacionado con la existencia generalizada de un desfase temporal entre la introducción y la naturalización de las especies exóticas (Kowarik et al. 1995). De esta forma, una alteración reciente del

paisaje por parte del hombre puede que no muestre un efecto inmediato en el grado de invasión actual, sino que se manifieste en los estadios sucesionales futuros. Este efecto retardado en la acumulación de especies exóticas en las comunidades tras una determinada perturbación se denomina **crédito de invasión** o más generalmente, crédito de inmigración (Vilà y Ibáñez 2011) en contraposición a la bien estudiada deuda de extinción para especies en peligro de extinción local (Jackson y Sax 2010). Teóricamente, el crédito de invasión se podría cuantificar como la diferencia entre el máximo grado de invasión potencial tras un cambio de uso de suelo y el grado de invasión actual. Este último grado de invasión será por definición siempre menor que el potencial, hasta que se llegue a una situación de equilibrio con el nivel de alteración del paisaje. Sin embargo, en la mayoría de los casos es complicado obtener la magnitud real del crédito de invasión debido a la escasez de series temporales de información sobre patrones de invasión y características del paisaje. Por ello, la mayoría de los estudios sólo pueden llegar a indicar la existencia del crédito de invasión y no su magnitud, estudiando la asociación entre el grado de invasión actual y las características del paisaje en distintos periodos de tiempo. De esta manera, el crédito de invasión sería evidente si la asociación anterior fuera mayor considerando las características del paisaje pasado que las del presente (Essl et al. 2011). Por ejemplo, en Europa existe una mayor asociación entre el grado de invasión de cada país y las condiciones económicas de 1900 que con las condiciones económicas actuales, reflejando por tanto un crédito de invasión en países con un crecimiento económico reciente elevado (Essl et al. 2011).

La existencia del crédito de invasión parece depender en gran parte de la transformación dominante del paisaje y de las características extrínsecas (p.e. modo de introducción y tiempo de residencia) e intrínsecas (p.e. síndrome de dispersión) de las especies exóticas. En la costa andaluza occidental, donde en las últimas décadas se ha producido un importante proceso de urbanización de zonas agrícolas, observamos un crédito de invasión asociado a la abundancia de áreas agrícolas en 1956 y por tanto dominado principalmente por especies asociadas a la agricultura de mediados del siglo pasado (González-Moreno et al. 2015). Un fenómeno similar ocurre en la costa catalana, donde la abundancia de plantas exóticas se explica mejor por la importancia relativa del área agrícola de 1956 que la de 2005 (Basnou et al. 2015). Estos patrones sugieren que paisajes recientemente alterados presentan un grado de invasión relativamente inferior a lo que le correspondería por su composición. Por tanto, en estos paisajes es esperable un incremento del grado de invasión en el futuro, si bien la identidad exacta de las especies exóticas dependerá de la transformación dominante del paisaje y de la introducción de especies exóticas asociada. A pesar de la escasa aplicación del crédito de invasión en los estudios realizados hasta la fecha, este marco conceptual puede ayudar a estudiar la dinámica de introducción de especies exóticas en un contexto de paisaje cambiante facilitando a su vez la identificación del potencial de invasión futuro. Una adecuada aproximación metodológica incluiría un análisis a nivel de especie considerando la dinámica del paisaje del área de estudio y las características tanto extrínsecas como intrínsecas de la especie exótica. Este tipo de estudios ofrecería información relevante para la prevención y detección temprana de especies invasoras al identificar tanto el nivel actual de invasión como su nivel potencial futuro.

¿A qué escala espacial es relevante la alteración antrópica del paisaje?

Los patrones de invasión por plantas exóticas pueden ser debidos a un proceso jerárquico en el que numerosos factores actúan a distintas escalas espaciales (Fig. 2, Catford et al. 2009; Milbau et al. 2009). Teniendo en cuenta el clima, el tipo de hábitat y las características del paisaje, este último parece ser el factor más importante a escalas intermedias o de paisaje (<200 km) (Milbau et al. 2009; González-Moreno et al. 2013a; b). En un estudio sobre los patrones de invasión en la costa catalana y menorquina, González-

Moreno et al. (2013b) encontraron que las variables relacionadas con la influencia humana a escala regional y de paisaje fueron los factores con una mayor asociación con la riqueza de especies exóticas. Estas variables explicaron en conjunto aproximadamente el 60 % de la variabilidad de los patrones de invasión. En un área sensiblemente menor, la comarca del Vallés en Cataluña, los autores encontraron un patrón similar (González-Moreno et al. 2013a). Las variables asociadas a la alteración del paisaje explicaron alrededor de un 20 % de la variabilidad del grado de invasión en bosques fragmentados, en contraposición con el valor menor de un 10 % explicado por variables de carácter local, tales como el tipo de hábitat, el tipo de borde del fragmento o la orientación. Estos resultados concuerdan con numerosos trabajos en los que la extensión o la cercanía a cubiertas de suelo urbanas o agrícolas se identificaron como factores clave para explicar el grado de invasión (Pino et al. 2005; Bartuszevige et al. 2006; Gassó et al. 2009; Gavier-Pizarro et al. 2010).

Sin embargo, no siempre las características del paisaje son las variables principales que controlan el grado de invasión, ya que el clima puede llegar a tener una importancia similar o incluso mayor (González-Moreno et al. 2014). Por ejemplo, Ibáñez et al. (2009b) identificaron un peso mayor del clima que de factores relativos al paisaje y a ciertas características locales (p.e. tipo de hábitat o cubierta vegetal) a la hora de explicar la riqueza de plantas exóticas en Nueva Inglaterra (E.E.U.U.). De forma similar, Pino et al. (2005) identificaron una mayor relevancia del clima a lo largo de un amplio gradiente ambiental en Cataluña, desde los Pirineos hasta la costa. En general, las variables climáticas cobran igual o mayor importancia que las relacionadas con la alteración del paisaje cuando se estudian territorios de gran extensión, desde escalas regionales a continentales (Pearson y Dawson 2003; Ibáñez et al. 2009b; Milbau et al. 2009). Estos resultados apuntan a una mayor influencia del clima en los patrones de invasión en gradientes climáticos amplios y en condiciones climáticas extremas. En relación al primer aspecto, un amplio gradiente climático también se puede encontrar en ecosistemas insulares en sentido estricto o bien en hábitats-isla, incluyendo zonas de alta montaña, donde la variación de temperatura, luz solar y humedad en distancias relativamente pequeñas determina tanto la riqueza de especies exóticas como de nativas (Arévalo et al. 2005). La isla de Tenerife (3718 m s.n.m) ofrece un claro ejemplo de gradiente climático extremo, donde además se aprecia que la altitud recapitula la latitud, ya que, entre la costa y la alta montaña del PN del Teide (<30 km) existe una diferencia de temperatura de 20° C, equivalente a la que hay entre Noruega y Creta (Fernández-Palacios y de los Santos 1996). Debido a este patrón altitudinal, islas oceánicas de gran altitud, como Gran Canaria y Tenerife, presentan patrones unimodales de distribución de plantas exóticas a lo largo de bordes de carreteras que discurren de costa a cumbre (Arévalo et al. 2005). En estas islas se han registrado en general menos especies exóticas en los extremos del gradiente altitudinal (i.e. alta montaña y matorral costero) y mayor riqueza en las formaciones de elevaciones intermedias (i.e. laurisilva, bosque termófilo, pinar). Sin embargo, no podemos generalizar que ecosistemas situados a gran altitud en otras islas oceánicas estén libres de la presencia de especies invasoras (Pau-chard et al. 2009). Respecto al segundo aspecto, el grado de invasión puede modularse principalmente por el clima en hábitats con condiciones extremas por limitación de recursos. Por ejemplo, en los ecosistemas dunares costeros, una mayor precipitación relativa podría contrarrestar el efecto negativo de la limitación hídrica y permitir el establecimiento de plantas exóticas (Carboni et al. 2010). Estos patrones se deben a que las especies exóticas suelen tener un mayor éxito invasor en condiciones ambientales moderadas y con escasa limitación de recursos (Polce et al. 2011).

¿Depende el efecto del paisaje del contexto ecológico?

En el proceso de invasión, las características del paisaje podrían interactuar con el tipo de hábitat y el contexto geográfico,

complicando la percepción del grado de invasión local (Catford et al. 2009; Jiménez-Valverde et al. 2011; Gassó et al. 2012). De esta manera, la alteración del paisaje puede interactuar con el tipo de hábitat, ya que este último define en parte las características abióticas locales (p.e. disponibilidad de recursos en el suelo). En determinados hábitats, como los forestales, una mayor abundancia de área agrícola en los alrededores ejerce un efecto amortiguador sobre la invasión de plantas exóticas (Pino et al. 2005; Ibáñez et al. 2009b; Gavier-Pizarro et al. 2010; González-Moreno et al. 2013b). Esto podría estar relacionado con las condiciones de baja luminosidad del sotobosque, que impediría la invasión de especies provenientes de los cultivos, y por tanto mayoritariamente adaptadas a condiciones de alta luminosidad (Cadenasso y Pickett 2001; Vilà et al. 2004). Por el contrario, considerando un área más amplia que incluya un mayor rango de hábitats (p.e. incluyendo bosques abiertos y hábitats ruderales), el efecto principal de la abundancia de área agrícola en el grado de invasión sería positivo (Bradley y Mustard 2006; González-Moreno et al. 2014). Esta variabilidad refleja la idiosincrasia de los patrones de invasión y la necesidad de considerar la interacción de variables que actúan a nivel local, principalmente el tipo de hábitat, con otras que afectan a nivel regional (Gassó et al. 2012).

A su vez, es posible que el efecto de determinadas características del paisaje sobre las invasiones varíe según el contexto geográfico, reflejando de tal manera un patrón no estacionario (sensu Hawkins 2012). El tipo de actividades humanas que impactan en el paisaje (p.e. tipo de agricultura o urbanismo) puede variar entre regiones biogeográficas y por tanto incidir en el tipo y cantidad de especies exóticas que pueden establecerse en un ecosistema determinado. Sin embargo, los estudios realizados hasta la fecha no han encontrado diferencias importantes entre regiones biogeográficas. En la España peninsular, González-Moreno et al. (2014) observaron un efecto similar de la composición del paisaje entre tres regiones sumamente diferentes como son la Mediterránea, la Atlántica y la Alpina. Estos resultados sugieren que al menos para la península ibérica, los patrones generales de invasión por plantas exóticas pueden ser extrapolados entre regiones biogeográficas.

Otro aspecto relacionado con la variabilidad interregional es la posibilidad de que el efecto de la alteración antrópica del paisaje sobre la distribución de una especie (es decir, su nicho en un gradiente de perturbación) sea similar o no entre el área nativa y el área de introducción. En principio, cabría esperar que las especies exóticas ocuparan un nicho ambiental similar entre ambas regiones (Broennimann et al. 2007; Peterson 2011). Sin embargo, esta conservación del nicho no siempre es evidente. Varios estudios han identificado tanto procesos de **expansión** como de **ocupación parcial del nicho** (Broennimann et al. 2007; Fitzpatrick et al. 2007; Lauzeral et al. 2011). En el caso de la alteración del paisaje, el patrón más frecuente que podemos encontrar para especies exóticas sería la ocupación parcial del nicho de perturbación ya que esperamos que la especie aún no esté en equilibrio con su medio (Dietz y Edwards 2006; Jiménez-Valverde et al. 2011). Por ejemplo, *Oxalis pes-caprae* L. (Oxalidaceae), geófito nativo de Sudáfrica, experimenta en su área de introducción en la cuenca Mediterránea una ocupación parcial del nicho de perturbación. Es decir, se encuentra en los paisajes más perturbados, tales como zonas urbanas y agrícolas (González-Moreno et al. 2015). En cambio, en el área de distribución nativa, la especie ocupa zonas menos perturbadas. Este cambio de nicho concuerda con el desfase temporal que presentan las especies exóticas al establecerse primero en áreas perturbadas para saltar luego a zonas mejor conservadas a medida que el proceso de invasión avanza (Dietz y Edwards 2006). El nicho de perturbación debido a la alteración del paisaje no ha sido considerado en numerosos trabajos, pero resulta fundamental para resaltar la dinámica temporal del proceso de invasión y la posibilidad de que especies como *Oxalis* invadan ecosistemas naturales en el futuro.

¿Cómo podemos manejar las invasiones a una escala de paisaje?

Frente a la problemática de las especies invasoras, los gestores toman distintas medidas en función de la fase en la que se encuentre la especie exótica, su abundancia y el impacto que ocasione: prevención, detección precoz, control, erradicación y restauración (Dana y Rodríguez-Luengo 2008). De todas las medidas posibles, la **prevención** es la más recomendada ya que permite eliminar la amenaza de la especie invasora antes de su entrada. Para una prevención adecuada, es necesario un análisis del riesgo de las especies potencialmente invasoras basado en su biología, carácter invasor en otras regiones, nicho ambiental y posibilidad de introducción. Es en este análisis de riesgo donde el tipo de paisaje puede tener un papel relevante, ya que puede filtrar el tipo de plantas exóticas con mayor probabilidad de introducción y de establecimiento (González-Moreno et al. 2013a). Por ejemplo, en un paisaje mediterráneo principalmente agrícola esperaríamos encontrar una mayor proporción de plantas exóticas anuales y cuya vía de introducción hayan sido las prácticas agrícolas (González-Moreno et al. 2013a). En cambio, en un paisaje próximo a las vías de comunicación y zonas urbanas encontraríamos una mayor proporción de especies usadas en jardinería (González-Moreno et al. 2013a). Este conocimiento puede ayudar a los gestores a identificar *a priori* qué especies tienen más probabilidad de establecerse en un territorio y a desarrollar planes de prevención adecuados.

A su vez, una gestión correcta requiere reconocer la dinámica temporal de las invasiones y de su asociación con la alteración del paisaje (Kowarik et al. 1995; Vilà y Ibáñez 2011). Un determinado evento de alteración del paisaje puede "abrir" un crédito de invasión que no se hará efectivo inmediatamente, sino en décadas posteriores. Identificar un posible crédito de invasión y el tipo de especies que lo conforman podría ayudar a prevenir el posible impacto futuro de la invasión (Essl et al. 2011). Del mismo modo, un tiempo de residencia largo puede infravalorar su carácter exótico e incluso hacerlas pasar por plantas nativas, como es el caso de muchos arqueófitos (Crooks 2005; Clavero 2014). Una estrategia apropiada debería centrarse en un seguimiento de las especies exóticas, tanto de introducción reciente como de largo tiempo de residencia, que permita la **detección precoz** de cambios importantes en su carácter invasor e impacto.

En las tareas de **control** y **erradicación** es fundamental conocer *a priori* los patrones de invasión para priorizar las áreas de interés y controlar las zonas fuente de especies exóticas. De los numerosos aspectos que pueden influir en los patrones de invasión, la alteración antrópica del paisaje es quizá uno de los que presentan mayor importancia relativa (Chytrý et al. 2008a; González-Moreno et al. 2013b) y el que cobra mayor relevancia en la gestión de plantas invasoras. Al contrario que para el clima, los gestores pueden actuar en el paisaje estableciendo medidas correctoras específicas para cada tipo de paisaje y uso de suelo. Por ejemplo, el efecto de las características del paisaje sobre el grado de invasión local parece ser máximo en un radio de entre 250 y 500 m alrededor del área de estudio (Baldwin et al. 2004; Kumar et al. 2006; González-Moreno et al. 2013b). Por tanto, una estrategia eficiente pasaría por el control y seguimiento de las especies exóticas en esa relativamente pequeña franja del paisaje. Del mismo modo, la intensa asociación entre grado de invasión y abundancia de zona urbana de baja densidad, sugiere que el esfuerzo debe ir dirigido a la interfaz urbano-forestal intentando mejorar las prácticas de jardinería. Así, se sugiere seleccionar aquellas especies de menor potencial invasor dadas las características de los ecosistemas receptores susceptibles, e incrementar el empleo de plantas nativas de los ecosistemas del entorno (Gavier-Pizarro et al. 2010). Finalmente, el control de especies invasoras debería reforzarse con una **restauración** de los ecosistemas degradados y su seguimiento para potenciar la resiliencia del ecosistema y los posibles efectos adversos del manejo (Zavaleta et al. 2001).

Conclusiones

La alteración antrópica del paisaje tiene un papel fundamental a la hora de explicar los patrones del grado de invasión por plantas exóticas. Esta asociación está mediada principalmente por un incremento de la presión de propágulos, del grado de perturbación y de la conectividad de hábitat favorable a la invasión. Sin embargo, la importancia relativa de las características del paisaje varía según el contexto ecológico y la escala espacial de estudio. Es a escalas intermedias o de paisaje (<200 Km), cuando las características del paisaje parecen ser fundamentales en comparación con el clima y el tipo de hábitat. De los diferentes componentes del paisaje, la composición es el grupo de variables con mayor relevancia para explicar el grado de invasión. En contraposición, la configuración del paisaje y la geometría de los parches, parecen tener un papel minoritario y variable en los pocos trabajos desarrollados hasta la fecha. Además, la composición actúa principalmente sobre las fases de introducción y establecimiento de especies exóticas, mientras que la configuración lo hace sobre el establecimiento y la expansión. Sería por tanto interesante profundizar en la importancia relativa de ambos componentes del paisaje a lo largo de las fases del proceso de invasión, ya que podría ofrecer una explicación a la dispersión secundaria de determinadas especies exóticas una vez que son introducidas en las áreas naturales. A su vez, es fundamental incorporar la dinámica temporal del paisaje en este tipo de estudios. En este sentido, el crédito de invasión ofrece un marco conceptual para ayudar a estudiar la dinámica de introducción de especies exóticas en un contexto de paisaje cambiante, facilitando a su vez la identificación del potencial de invasión futuro.

Agradecimientos

Gran parte de las ideas y resultados expresados en este trabajo han sido posibles gracias al Programa Severo Ochoa para Centros de Excelencia en R+D+I (SEV-2012-0262), los proyectos del Ministerio de Ciencia e Innovación Consolider-Ingenio MONTES (CSD2008-00040) y RIXFUTUR (CGL2009-7515), y de la Junta de Andalucía RNM-4031. Así mismo agradecemos a Joan Pino, Inés Ibáñez, Jeff Diez, Miguel Clavero, Curro Bonet y Eloy Revilla su aportación en los trabajos de los que se nutre esta revisión. Finalmente, agradecemos a Pilar Castro su excelente contribución como editora del presente trabajo.

Referencias

- Affre, L., Suehs, C.M., Charpentier, S., Vilà, M., Brundu, G., Lambdon, P., Traveset, A., Hulme, P.E. 2010. Consistency in the habitat degree of invasion for three invasive plant species across Mediterranean islands. *Biological Invasions* 12(8):2537-2548.
- Alpert, P. 2000. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3(1):52-66.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D., Otto, R., Naranjo, A., Salas, M., Fernández-Palacios, J.M. 2005. Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7(3):185-202.
- Arévalo, J.R., Otto, R., Escudero, C., Fernández-Lugo, S., Arteaga, M., Delgado, J.D., Fernández-Palacios, J.M. 2010. Do anthropogenic corridors homogenize plant communities at a local scale? A case studied in Tenerife (Canary Islands). *Plant Ecology* 209(1):23-35.
- Baldwin, D.J.B., Weaver, K., Schneckenger, F., Perera, A.H. 2004. Sensitivity of landscape pattern indices to input data characteristics on real landscapes: implications for their use in natural disturbance emulation. *Landscape ecology* 19(3):255-271.
- Bartuszevige, A.M., Gorcho, D.L., Raab, L. 2006. The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography* 29(2):213-222.
- Basnou, C., Iguzquiza, J., Pino, J. 2015. Examining the role of landscape structure and dynamics in alien plant invasion from urban Mediterranean coastal habitats. *Landscape and Urban Planning*, 136:156-164
- Borgmann, K.L., Rodewald, A.D. 2005. Forest Restoration in Urbanizing Landscapes: Interactions Between Land Uses and Exotic Shrubs. *Restoration Ecology* 13(2):334-340.
- Bradley, B.A., Mustard, J.F. 2006. Characterizing the landscape dynamics of an invasive plant and risk of invasion using remote sensing. *Ecological Applications* 16(3):1132-1147.
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T., Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10(8):701-709.
- Brothers, T.S., Spingarn, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6(1):91-100.
- Buckley, Y.M., Anderson, S., Catterall, C.P., Corlett, R.T., Engel, T., Gosper, C.R., Nathan, R., Richardson, D.M., Setter, M., Spiegel, O., Vivian-Smith, G., Voigt, F.A., Weir, J.E.S., Westcott, D.A. 2006. Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology* 43(5):848-857.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15(1):91-97.
- Campos, J.A., Biurrun, I., García-Mijangos, I., Loidi, J., Herrera, M. 2013. Assessing the level of plant invasion: A multi-scale approach based on vegetation plots. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 147(4):1148-1162.
- Carboni, M., Thuiller, W., Izzi, F., Acosta, A. 2010. Disentangling the relative effects of environmental versus human factors on the abundance of native and alien plant species in Mediterranean sandy shores. *Diversity and Distributions* 16(4):537-546.
- Catford, J.A., Jansson, R., Nilsson, C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15(1):22-40.
- Catford, J.A., Vesik, P.A., Richardson, D.M., Pyšek, P. 2012. Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Global Change Biology* 18(1):44-62.
- Catford, J.A., Vesik, P.A., White, M.D., Wintle, B.A. 2011. Hotspots of plant invasion predicted by propagule pressure and ecosystem characteristics. *Diversity and Distributions* 17(6):1099-1110.
- Chytrý, M., Jarošík, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L., Danihelka, J. 2008a. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology* 89(6):1541-1553.
- Chytrý, M., Maskell, L.C., Pino, J., Pyšek, P., Vilà, M., Font, X., Smart, S.M. 2008b. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *Journal of Applied Ecology* 45(2):448-458.
- Clavero, M. 2014. Shifting baselines and the conservation of non-native species. *Conservation Biology* 28(5):1434-1436.
- Clifford, H.T. 1959. Seed Dispersal by Motor Vehicles. *Journal of Ecology* 47(2):311-315.
- Crooks, J.A. 2005. Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12(3):316-329.
- Cully, A.C., Cully, J.F., Hiebert, R.D. 2003. Invasion of exotic plant species in tallgrass prairie fragments. *Conservation Biology* 17(4):990-998.
- Dana, E., Rodríguez-Luengo, J.L. 2008. Gestión del control de las especies exóticas invasoras. En: M. Vilà, F. Valladares, A. Traveset, L. Santamaría, P. Castro (eds.), *Invasiones Biológicas*, CSIC-Divulgación, Madrid, España.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88(3):528-534.
- Delgado, J.D., Arroyo, N.L., Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M. 2007. Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and Urban Planning* 81(4):328-340.
- Deuschewitz, K., Lausch, A., Kuhn, I., Klotz, S. 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography* 12(4):299-311.

- Dietz, H., Edwards, P.J. 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology* 87(6):1359-1367.
- Essl, F., Dullinger, S., Rabitsch, W., Hulme, P.E., Hülber, K., Jarošík, V., Kleinbauer, I., Krausmann, F., Kühn, I., Nentwig, W., Vilà, M., Genovesi, P., Gherardi, F., Desprez-Loustau, M.-L., Roques, A., Pyšek, P. 2011. Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(1):203-207.
- Fernández-Palacios, J.M., de los Santos, A. 1996. *Ecología de las Islas Canarias. Muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Sociedad La Cosmológica, Santa Cruz de La Palma, 390 pp
- Fitzpatrick, M.C., Weltzin, J.F., Sanders, N.J., Dunn, R.R. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 16(1):24-33.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309(5734):570-574.
- Forman, T.T. 1995. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gassó, N., Sol, D., Pino, J., Dana, E.D., Lloret, F., Sanz-Elorza, M., Sobrino, E., Vilà, M. 2009. Exploring species attributes and site characteristics to assess plant invasions in Spain. *Diversity and Distributions* 15(1):50-58.
- Gassó, N., Pino, J., Font, X., Vilà, M. 2012. Regional context affects native and alien plant species richness across habitat types. *Applied Vegetation Science* 15(1):4-13.
- Gavier-Pizarro, G.I., Radeloff, V.C., Stewart, S.I., Huebner, C.D., Keuler, N.S. 2010. Housing is positively associated with invasive exotic plant species richness in New England, USA. *Ecological Applications* 20(7):1913-1925.
- González-Moreno, P. 2015. La influencia de la alteración del paisaje en las invasiones por plantas exóticas. Tesis Doctoral. Universidad Pablo de Olavide, España.
- González-Moreno, P., Quero, J.L., Poorter, L., Bonet, F.J., Zamora, R. 2011. Is spatial structure the key to promote plant diversity in Mediterranean forest plantations? *Basic and Applied Ecology* 12(3):251-259.
- González-Moreno, P., Gassó, N., Pino, J., Vilà, M. 2013a. Landscape context modulates plant invasions in Mediterranean forest edges. *Biological Invasions* 15(3):547-557.
- González-Moreno, P., Pino, J., Carreras, D., Basnou, C., Fernández-Rebollar, I., Vilà, M. 2013b. Quantifying the landscape influence on plant invasions in Mediterranean coastal habitats. *Landscape Ecology* 28(5):891-903.
- González-Moreno, P., Diez, J.M., Ibáñez, I., Font, X., Vilà, M. 2014. Plant invasions are context-dependent: multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Diversity and Distributions* 20(6):720-731.
- González-Moreno, P., Diez, J.M., Richardson, D.M., Vilà, M. 2015. Beyond climate: disturbance niche shifts in invasive species. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/geb.12271
- Harper, K.A., McDonalad, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K., Sanders, S.C., Euskirchen, E., Roberts, D., Jaiteh, M., Esseen, P. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19(3):768-782.
- Hawkins, B.A. 2012. Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. *Journal of Biogeography* 39(1):1-9.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6(3):324-337.
- Hodkinson, D.J., Thompson, K. 1997. Plant Dispersal: The Role of Man. *Journal of Applied Ecology* 34(6):1484-1496.
- Ibáñez, I., Silander, J.A., Wilson, A.M., LaFleur, N., Tanaka, N., Tsuyama, I. 2009a. Multivariate forecasts of potential distributions of invasive plant species. *Ecological Applications* 19(2):359-375.
- Ibáñez, I., Silander Jr, J.A., Allen, J.M., Treanor, S.A., Wilson, A. 2009b. Identifying hotspots for plant invasions and forecasting focal points of further spread. *Journal of Applied Ecology* 46(6):1219-1228.
- Jackson, S.T., Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 25(3):153-160.
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A.T., Soberón, J., Overton, J.M., Aragón, P., Lobo, J.M. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions* 13(12):2785-2797.
- Kowarik, I., Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *Plant invasions: general aspects and special problems. Workshop held at Kostelec nad Černými lesy, Czech Republic, 16-19 September 1993*, pp. 15-38. SPB Academic Publishing.
- Kumar, S., Stohlgren, T.J., Chong, G.W. 2006. Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness. *Ecology* 87(12):3186-3199.
- Lauzeral, C., Leprieux, F., Beauchard, O., Duron, Q., Oberdorff, T., Brosse, S. 2011. Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography* 20(3):407-414.
- Levine, J.M., Vilà, M., Antonio, C.M.D., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270(1517):775-781.
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80(5):1522-1536.
- Marini, L., Gaston, K.J., Prosser, F., Hulme, P.E. 2009. Contrasting response of native and alien plant species richness to environmental energy and human impact along alpine elevation gradients. *Global Ecology and Biogeography* 18(6):652-661.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Ene, E. 2012. *FRAGSTATS v4: Spatial pattern analysis program for categorical and continuous Maps. Computer software program*, University of Massachusetts. Amherst, Estados Unidos.
- Mendoza, I. 2008. *Regeneración de la biodiversidad de especies leñosas en un marco de degradación de hábitats mediterráneos de montaña: combinación de interacciones ecológicas y manejo humano*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, España.
- Milbau, A., Stout, J.C., Graae, B.J., Nijs, I. 2009. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions* 11(4):941-950.
- Minor, E.S., Tessel, S.M., Engelhardt, K.A.M., Lookingbill, T.R. 2009. The role of landscape connectivity in assembling exotic plant communities: a network analysis. *Ecology* 90(7):1802-1809.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L.A., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C.I., Naylor, B.J., Parks, C.G., Rew, L.J., Seipel, T. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7(9):479-486.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12(5):361-371.
- Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38(5):817-827.
- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52(3):273-288.
- Pino, J., Font, X., Carbo, J., Jové, M., Pallares, L. 2005. Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). *Biological Conservation* 122(2):339-350.
- Pino, J., Font, X., De Cáceres, M., Molowny-Horas, R. 2009. Floristic homogenization by native ruderal and alien plants in north-east Spain: the effect of environmental differences on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography* 18(5):563-574.
- Polce, C., Kunin, W.E., Biesmeijer, J.C., Dauber, J., Phillips, O.L. 2011. Alien and native plants show contrasting responses to climate and land use in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 20(3):367-379.
- Pyšek, P., Křivánek, M., Jarošík, V. 2009. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology* 90(10):2734-2744.
- Rejmanek, M., Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77(6):1655-1661.
- Sala, O.E., Stuart Chapin, F., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Lee-mans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287(5459):1770-1774.

- Sullivan, J.J., Timmins, S.M., Williams, P.A. 2005. Movement of exotic plants into coastal native forests from gardens in northern New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 29(1):1–10.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Pysek, P., Midgley, G.F., Hughes, G.O., Rouget, M. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11(12):2234-2250.
- Vilà, M., Ibáñez, I. 2011. Plant invasions in the landscape. *Landscape ecology* 26(4):461–472.
- Vilà, M., Williamson, M., Lonsdale, M. 2004. Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? *Biological Invasions* 6(1):59-69.
- Vilà, M., Pino, J., Font, X. 2007. Regional assessment of plant invasions across different habitat types. *Journal of Vegetation Science* 18(1):35-42.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., Hulme, P.E. 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8(3):135-144.
- Von Der Lippe, M., Kowarik, I. 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology* 21(4):986-996.
- With, K.A. 2002. The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16(5):1192-1203.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J., Mooney, H.A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16(8):454-459.