

Análisis de la invasión del hábitat ribereño por tres árboles exóticos en España

Isabel Cabra-Rivas^{1,*}, Pilar Castro-Díez¹, Asunción Saldaña¹

(1) Departamento de Ciencias de la Vida, Facultad de Biología, Ciencias Ambientales y Química, Universidad de Alcalá, Ctra. Madrid-Barcelona, km 33.6, 28805 Alcalá de Henares, Madrid, España.

* Autor de correspondencia: I. Cabra-Rivas [isabel.cabra@uah.es]

> Recibido el 31 de octubre de 2014 - Aceptado el 29 de enero de 2015

Cabra-Rivas, I., Castro-Díez, P., Saldaña, A. 2015. Análisis de la invasión del hábitat ribereño por tres árboles exóticos en España. *Ecosistemas* 24(1): 18-28. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.04

Este estudio diagnostica y valora la invasión de las especies exóticas *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Robinia pseudoacacia* L. y *Ulmus pumila* L. en hábitats ribereños españoles. Se recorrieron las riberas de los ríos Henares, Oria y el tramo medio del río Ebro en busca de rodales de estas tres especies, con la intención de determinar el grado de invasión de cada zona y especie, así como las características de los rodales y de los hábitats que ocupan cada una de ellas. Se anotó el origen (plantado/spontáneo), tamaño, densidad y características del hábitat (bióticas, abióticas e influencia humana) de todos ellos. El grado de invasión fue mayor en la ribera del Henares, donde existe una mayor influencia antrópica y densidad de fuentes de propágulos. Cada especie presentó un mayor grado de invasión en una zona diferente. Los rodales espontáneos de las riberas del Henares y del Ebro son pequeños comparados con los del Oria. Las tres especies coexisten en hábitats con alta disponibilidad de luz, baja competencia y fuerte influencia antrópica, pero también pueden ocupar zonas de mayor cobertura arbórea. Las diferentes condiciones del hábitat en que se plantaron las especies y el hábitat donde se naturalizan podrían explicarse en gran medida por los mecanismos de dispersión utilizados por cada una.

Palabras clave: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle; especies invasoras; hábitat ribereño; *Robinia pseudoacacia* L.; *Ulmus pumila* L.

Cabra-Rivas, I., Castro-Díez, P., Saldaña, A. 2015. Analysis of the riparian habitat invasion by three tree exotic species in Spain. *Ecosistemas* 24(1): 18-28. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.04

This study provides a diagnosis and assessment on the invasion of Spanish riparian habitats by *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Robinia pseudoacacia* L. and *Ulmus pumila* L. The riparian corridors of the Henares and Oria rivers and a stretch of the middle Ebro River were surveyed to locate all the stands of these three species. Origin (planted/spontaneous), size, density and habitat characteristics (biotic, abiotic and human influence) of every stand were considered to determine the degree of invasion of each zone and species. Data on stand and habitat characteristics were also collected. The degree of invasion was greater in the Henares River riparian corridors, where human influence and propagule density were higher. Each species showed a greater degree of invasion in a different study area. Spontaneous stands of the Henares and Ebro riparian vegetation were smaller than those of the Oria River. All three species coexist in habitats with high light availability, low competition and strong human influence; however, they may also occur in areas with a very dense canopy. Differences in habitat characteristics between planted and spontaneous stands could largely be explained by specific dispersal mechanisms operating at each species.

Key words: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle; invasive species; riparian habitat; *Robinia pseudoacacia* L.; *Ulmus pumila* L.

Introducción

La invasión de hábitats (semi-)naturales, como los ribereños, por especies de plantas exóticas ocasiona cambios sobre las propiedades bióticas, como la diversidad o la composición de especies (Nilsson et al. 1997; Jansson et al. 2000; Merrit y Cooper 2000; Merrit y Wohl 2006) y abióticas, como la salinización o las modificaciones en la anchura del canal fluvial (Zavaleta et al. 2001), así como sobre los procesos, como el ciclo de nutrientes (Valett et al. 2005; Castro-Díez et al. 2009; 2014a) y los servicios ecosistémicos, como el almacenamiento de carbono (Bradley et al. 2006; Al-Chokhachy et al. 2013).

Las llanuras aluviales son especialmente vulnerables a la invasión (Stohlgren et al. 1998; Hood y Naiman 2000; Richardson et al. 2007; Chytrý et al. 2008b), por lo que existe una creciente necesidad

y preocupación por controlar y prevenir las invasiones en estas zonas (Aguir y Ferreira 2013). Los planes de control y erradicación son costosos, por lo que anticipar futuras invasiones o zonas por las que podrían extenderse las especies invasoras se convierte en una tarea crucial en materia de conservación (Theoharides y Duker 2007). Una gestión efectiva de las mismas requiere conocer la distribución de las especies invasoras, su ritmo de invasión, e identificar focos de introducción y corredores de propagación (van Wilgen et al. 2012).

La llegada de especies exóticas a los ecosistemas está vinculada en gran medida al ser humano (Olden et al. 2011; Pyšek et al. 2011; Stohlgren et al. 2011), ya que la influencia antrópica juega un papel importante en el asentamiento y dispersión de las mismas. Esto se ha visto reflejado en el análisis de factores como la frecuente proximidad de estas especies a infraestructuras o a núcleos urbanos (Pauchard et al. 2009; Giorgis et al. 2011).

Las especies *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, originaria de China y *Robinia pseudoacacia* L., procedente de Norteamérica, fueron introducidas en España durante el siglo XVIII. *Ulmus pumila* L., nativa del noreste de China, Corea y Siberia, llegó a España en el siglo XVI. Desde entonces, se han expandido por toda la península (Cogolludo-Agustín et al. 2000; Sanz-Elorza et al. 2004). Estas tres especies de árboles exóticos presentan tendencias expansivas en las riberas españolas (Castro-Díez et al. 2014b) y las dos primeras están consideradas entre las invasoras más temidas en estos ecosistemas (Aguir y Ferreira 2013).

Para comprender la magnitud del problema que suponen estas especies en nuestras riberas, resulta fundamental diagnosticar el grado de invasión que han alcanzado en las mismas. El nivel o grado de invasión se identifica con el número, cobertura o proporción de especies invasoras en una zona (Hierro et al. 2005; Richardson y Pyšek 2006; Aikio et al. 2012). De acuerdo con la literatura, el grado de invasión de una especie en un área depende de las propiedades intrínsecas de la especie (invasividad; Baker 1965; Rejmánek y Richardson 1996; Pyšek y Richardson 2007; van Kleunen et al. 2010), de las propiedades bióticas y abióticas del hábitat (invasibilidad; D'Antonio et al. 2001; Vilà et al. 2007; Chytrý et al. 2008a; 2008b) y de la presión de propágulos, es decir, del número total de individuos introducidos en un lugar o esfuerzo de introducción (Williamson 1996; Lockwood et al. 2005; Drake y Lodge 2006; Simberloff 2009). En el caso de las plantas, algunos autores han utilizado la frecuencia o intensidad con que han sido plantados como medida de la presión de propágulos (Bucharova y van Kleunen 2009; Pyšek et al. 2009). Otra propiedad importante que deberíamos conocer para priorizar actuaciones sobre las especies invasoras, es su potencial de naturalización, es decir, su capacidad de establecer poblaciones naturales en torno a los puntos donde han sido plantadas por el hombre (Richardson et al. 2000). El potencial de naturalización, por tanto, se puede cuantificar como el ratio entre (grupos de) individuos espontáneos y plantados. Por último, para emprender planes de actuación sobre estas especies, es necesario conocer las características de los hábitats donde se naturalizan. Desafortunadamente, en España esta información para las especies exóticas invasoras es muy deficiente, ya que sólo en algunas zonas se han realizado inventarios sistemáticos para detectar su presencia (Sanz-Elorza et al. 2004; Fagúndez y Barrada 2007; Campos y Herrera 2009) y, generalmente, a escalas demasiado groseras como para evaluar aspectos relacionados con el tipo de hábitat que ocupan. En el caso de *U. pumila*, ni siquiera existen registros a nivel nacional. Por tanto, a escalas más finas, se desconoce qué características presentan los hábitats a los que estas especies están vinculados, por dónde se están extendiendo, o cuál de las tres especies representa una mayor amenaza para nuestras riberas.

En este estudio, pretendemos (1) determinar el grado de invasión por estas tres especies que sufren los ecosistemas ribereños de tres ríos de España, (2) comparar el potencial de naturalización entre especies allí donde coexisten las tres juntas, (3) analizar las características de los rodales de cada especie (ej. tamaño, densidad, origen espontáneo/plantado) y (4) comparar las características de los hábitats invadidos entre especies en la ribera donde coexisten todas ellas y, dentro de cada especie, diferenciar entre rodales plantados y espontáneos.

Material y métodos

Zonas de estudio y variables analizadas

Entre noviembre y julio de 2011 se realizó una búsqueda exhaustiva de las tres especies de estudio en los hábitats ribereños a lo largo de tres ríos españoles: (1) río Henares (muestreados los 160 km de longitud total del río), en las provincias de Madrid y Guadalajara, con una temperatura media anual de 13.6 °C y una precipitación media anual de 370 mm (datos climáticos de la estación de Guadalajara); (2) tramo medio del río Ebro (muestreados 30 km de los 950 km de longitud total del río), en los alrededores de la ciudad de Zaragoza, con una temperatura media anual de 14.4 °C y una precipitación media anual de 305 mm (datos climáticos de la esta-

ción de Zaragoza) y (3) río Oria (muestreados los 78.5 km de longitud total del río), en Guipúzcoa, con una temperatura media anual de 14.5 °C y una precipitación media anual de 1631 mm (datos climáticos de la estación de Andoain) (Fig. 1). Se identificaron todos los rodales existentes de cada una de estas tres especies (se consideró como rodal el individuo o conjunto de individuos de la especie separados más de 30 metros de otro individuo o conjunto de individuos de esa misma especie), en una franja de hasta 600 m de anchura, paralela a cada lado del río (aunque no siempre el bosque de ribera alcanzaba esta anchura). Se anotaron las coordenadas del centro de cada rodal, se midió su longitud y anchura máximas (en ocasiones las dimensiones se estimaron por clases), se identificó su origen (plantado o espontáneo, tomando como plantados todos aquellos que formaban parte de alineaciones urbanas o periurbanas o con evidencias de disposiciones regulares o alcorques) y se asignaron visualmente a una categoría de densidad (densidad alta, media, baja, muy baja o individuos aislados; ver Tabla 1). Para caracterizar el hábitat se incluyeron i) como variable biótica, la vegetación natural dominante existente, que puede afectar directamente a la invasión mediante relaciones de facilitación o competencia, ii) como variable abiótica, la distancia euclídea al río y iii) como variables relacionadas con la influencia antrópica y que podrían ser también indicadores de la presión de propágulos, el uso del suelo (basado en las categorías del nivel 1 de CORINE Land Cover 2006; EEA 2006), la distancia euclídea a núcleos urbanos (uno de los principales reservorios de propágulos de especies exóticas; Parendes y Jones 2000; Arévalo et al. 2005) y a vías de comunicación (demostrados corredores para la dispersión de muchas invasoras; Pauchard y Alaback 2004; Lavoie et al. 2007) (ver Tablas 1 y 2). Las variables de distancia se calcularon a partir de capas vectoriales descargadas del Instituto Geológico y Minero de España (IGME), del Sistema de Información Territorial de Aragón (SITAR) y de la Infraestructura de Datos Espaciales de Euskadi (GeoEuskadi).

Para cada especie se estimó su grado de invasión como el número de rodales espontáneos encontrados por kilómetro de río. El grado de invasión de cada área de estudio se expresó como la suma del grado de invasión de las especies invasoras objeto de estudio que aparecían en la zona. El número de rodales plantados por kilómetro de río se consideró proporcional a la presión de propágulos (Bucharova y van Kleunen 2009; Pyšek et al. 2009). Los rodales espontáneos se consideraron naturalizados (Richardson et al. 2000). En cada zona de estudio, se calculó el potencial de naturalización de cada especie como el ratio entre número de rodales espontáneos y plantados.

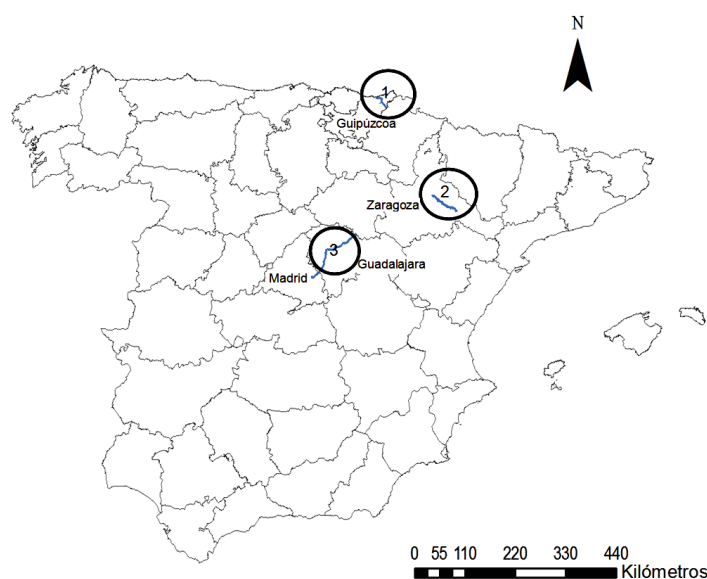


Figura 1. Zonas de estudio en las riberas del (1) río Oria (78.5 km), (2) un tramo del río Ebro (30 km) y (3) el río Henares (160 km) en España.

Figure 1. Study areas surveyed along (1) the Oria River (78.5 km), (2) a 30 km stretch of the Ebro River and (3) the Henares River (160 km) riparian corridors in Spain.

Tabla 1. Variables utilizadas para caracterizar los rodales de las especies de estudio.**Table 1.** Variables used to characterize the stands of the species under analysis.

VARIABLES	Categorías	Abreviatura	Descripción
Origen	Plantados	PL	En alineaciones, con disposición regular o alcorque
	Espontáneos	ES	Sin alguna de las características anteriores
Tamaño	Pequeños	P	Longitud máxima *Anchura máxima < 225 m ²
	Medianos	M	225 < Longitud máxima *Anchura máxima < 3000 m ²
	Grandes	G	Longitud máxima *Anchura máxima > 3000 m ²
Densidad	Individuos aislados	0	Individuos aislados
	Alta	1	Distancia media entre individuos < 2 m
	Media	2	Distancia media entre individuos 2-5 m
	Baja	3	Distancia media entre individuos 5-10 m
	Muy baja	4	Distancia media entre individuos 10-30 m

Tabla 2. Variables utilizadas para caracterizar el hábitat de las especies de estudio.**Table 2.** Variables used to characterize the habitat of the species under analysis.

VARIABLES	Categorías	Abreviatura	Descripción
Vegetación natural dominante	Suelo desnudo	ND	Sin vegetación
	Herbáceas	HERB	Dominancia de herbáceas
	Ecotono	ECO	Zona de ecotono
	Matorral abierto	MA	Cobertura de matorral <50 %
	Matorral denso	MD	Cobertura de matorral >50 %
	Bosque abierto	BA	Cobertura arbórea <50 %
	Bosque cerrado	BC	Cobertura arbórea >50 %
Uso del suelo	Artificial	ARTIF	Zonas urbanas, industriales, de transportes y zonas verdes artificiales
	Agrícola	AGRIC	Zonas agrícolas
	Forestal	FORES	Bosques
	Arbustivo	ARBUS	Zonas con vegetación arbustiva y/o herbácea
Distancia al río		DIST_RIO	Distancia mínima del centro del rodal al río
Distancia a núcleos urbanos		DIST_NUCL	Distancia mínima del centro del rodal al núcleo urbano más próximo
Distancia a carreteras		DIST_CARRE	Distancia mínima del centro del rodal a la carretera más próxima
Distancia a caminos		DIST_CAMIN	Distancia mínima del centro del rodal al camino más próximo
Distancia a vías férreas		DIST_TREN	Distancia mínima del centro del rodal a la vía férrea más próxima

Análisis de datos

Dado que en algunos casos la longitud y anchura de los rodales se obtuvieron como datos categóricos, la variable "TAMAÑO" del rodal se discretizó en las categorías "P" (pequeños), "M" (medianos) y "G" (grandes) (ver [Tabla 1](#)). La caracterización de los rodales de las distintas especies se realizó mediante un análisis de correspondencias múltiples. Se utilizaron únicamente los datos de la ribera del río Henares, ya que era el tramo prospectado más amplio y donde estaban presentes las tres especies.

Para comparar las características del hábitat se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y análisis de similitudes (ANOSIM) para los datos de la ribera del río Henares, por ser la zona donde coocurrían todas las especies y existía un número suficiente de rodales plantados y espontáneos para cada una de ellas. Para ello se creó una matriz de distancias (de Gower) basada en las variables bióticas, abióticas y de influencia antrópica (ver [Tabla 2](#)). El NMDS permitió visualizar la existencia de diferencias o similitudes en las características de hábitat y comprender cuáles eran las variables cuantitativas más influyentes en la segregación de los grupos. El ANOSIM permitió cuantificar el grado de solapamiento espacial entre grupos. El valor del estadístico R de ANOSIM varía entre -1 y 1 en función de la diferencia (distancia) entre grupos (R= -1 indica diferencias mayores dentro de cada grupo que entre grupos; R=0 indica que no existen diferencias entre grupos; R=1 indica diferencias máximas entre grupos y mínimas dentro de cada grupo y, por tanto, grupos claramente diferenciados). Se considera que existe buena separación a partir de valores de $R > 0.75$ ([Clarke 1993](#)).

Todos los análisis se realizaron con el software R 3.0.3 ([R Core Team 2013](#)).

Resultados

Se detectaron un total de 174 rodales de *A. altissima*, 210 de *R. pseudoacacia* y 221 de *U. pumila* entre las tres áreas de estudio. *R. pseudoacacia* fue la especie más expandida (la única presente en las tres áreas de estudio), seguida de *A. altissima* (presente en las riberas de los ríos Henares y del Ebro). *U. pumila* se localizó casi exclusivamente en la ribera del río Henares (sólo se encontraron dos rodales en el tramo de ribera prospectado del río Ebro y ninguno en el río Oria) ([Tabla 3](#)).

Cada especie mostró un mayor grado de invasión en una zona: la ribera del río Oria estaba exclusivamente invadida por *R. pseudoacacia*; la del Ebro, dominada por *A. altissima* y en la del Henares, la representación de las especies fue más equitativa. Por zonas, esta última fue la que presentó un mayor grado de invasión, con un total de 1.1 rodales espontáneos por kilómetro de río muestreado, entre las tres especies. *U. pumila* fue la especie con mayor grado de invasión en esta zona, seguida de *A. altissima* y *R. pseudoacacia*. El grado de invasión de estas dos últimas se mantuvo en la ribera de río Ebro y se triplicó para *R. pseudoacacia* en la ribera del río Oria ([Tabla 3](#)).

En la ribera del río Henares, la especie con mayor potencial de naturalización fue *A. altissima* (0.8), seguida de *U. pumila* (0.7) y *R. pseudoacacia* (0.3). En la ribera del río Ebro también se observó este patrón ([Tabla 1](#)). En la ribera del Henares, *A. altissima* es la especie que forma rodales más densos, seguida de *R. pseudoacacia* y *U. pumila* ([Tabla 3](#), [Fig. 2](#)). Estas densidades características de cada especie fueron consistentes en las demás zonas de estudio ([Tabla 3](#)). En la ribera del río Henares la mayoría de los rodales encontrados de las tres especies fueron plantados y de pequeño y mediano tamaño; mientras que en la del Ebro, predominaron los rodales espontáneos y los pequeños ([Tabla 3](#)). Cabe destacar que, en la ribera del río Oria, la totalidad de rodales de *R. pseudoacacia* encontrados fueron espontáneos y la mayoría de ellos (63 %) eran de gran tamaño ([Tabla 3](#)). En la ribera del río Henares los rodales espontáneos eran de pequeño tamaño en todas las especies y, además, en el caso de *R. pseudoacacia*, también presentaron altas densidades de individuos ([Fig. 3 a,b,c](#)).

El ANOSIM realizado con la información de las tres especies del Río Henares reveló que las características del hábitat ocupado no diferían entre especies ($R=0.01$) y el NMDS reafirmó este solapamiento ([Fig. 4](#)). En esta zona, las tres especies son frecuentes en entornos ribereños (menos de 200 m del río), con dominancia de herbáceas o bosque abierto, uso del suelo artificial y localizados a menos de 1 km de núcleos urbanos, a menos de 500 m de caminos y carreteras y en torno a 1.5 km de las vías férreas ([Tabla 4](#), [Tabla S1](#)).

En la ribera del Río Henares el NMDS y el ANOSIM mostraron claras diferencias de hábitat entre los rodales plantados y espontáneos para todas las especies: *A. altissima* ($R=0.64$; $p<0.001$), *R. pseudoacacia* ($R=0.74$; $p<0.001$) y *U. pumila* ($R=0.64$; $p<0.001$) ([Fig. 5 a,b,c](#)). En el caso de *A. altissima*, los rodales espontáneos se encuentran más próximos a las carreteras y más alejados de núcleos urbanos, vías férreas y caminos. *R. pseudoacacia* también se encuentra plantada a lo largo de todo el río, pero con mayor intensidad en el tramo alto. Los rodales espontáneos de esta especie también se encuentran más alejados de vías férreas y caminos, pero más próximos a núcleos urbanos. Por último, *U. pumila* fue plantado principalmente en los tramos medio y bajo del río Henares. Sus rodales espontáneos se encuentran más alejados de núcleos urbanos y vías férreas y más próximos a los caminos que los plantados ([Fig. 5 a,b,c](#)). Además, los rodales plantados de las tres especies en esta zona, se localizan en su mayoría en áreas con uso del suelo artificial y predominio de vegetación herbácea, mientras que los espontáneos van expandiéndose hacia lugares con mayor cobertura arbórea, lo cual es más patente en el caso de la especie *R. pseudoacacia* ([Tabla 4](#), [Tabla S1](#)).

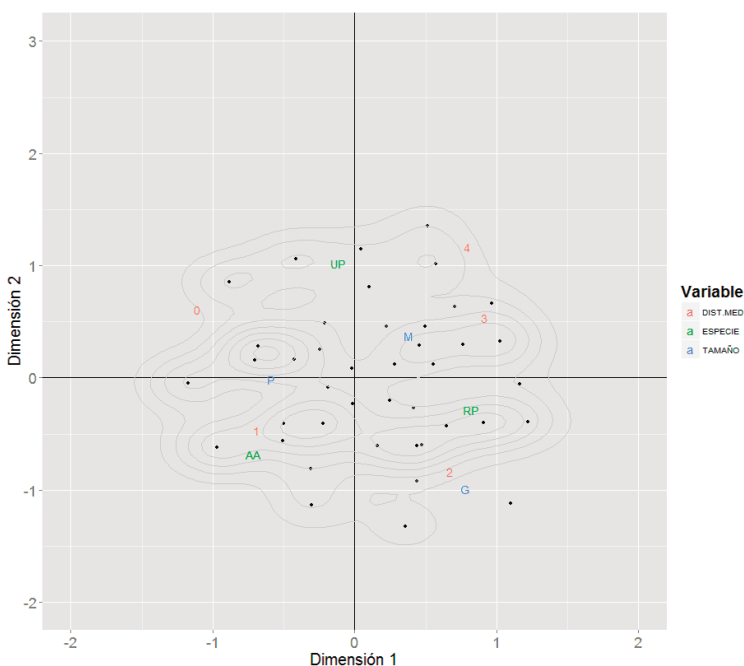


Figura 2. Análisis de correspondencias múltiples para visualizar relaciones entre cada especie (AA=*A. altissima*; RP=*R. pseudoacacia*; UP=*U. pumila*) y el tamaño (G: grande; M: mediano; P: pequeño) y densidad (0: individuos aislados; 1: distancia media entre individuos < 2m; 2: distancia media entre individuos 2-5m; 3: distancia media entre individuos 5-10m; 4: distancia media entre individuos 10-30m) de los rodales encontrados en la ribera del río Henares.

Figure 2. Multiple correspondence analysis to detect relationships among the species (AA=*A. altissima*; RP=*R. pseudoacacia*; UP=*U. pumila*) and the size (G: big; M: medium; P: small) and density (0: isolated individuals; 1: mean distance among individuals < 2m; 2: mean distance among individuals 2-5m; 3: mean distance among individuals 5-10m; 4: mean distance among individuals 10-30m) of the stands in the Henares river riparian corridor.

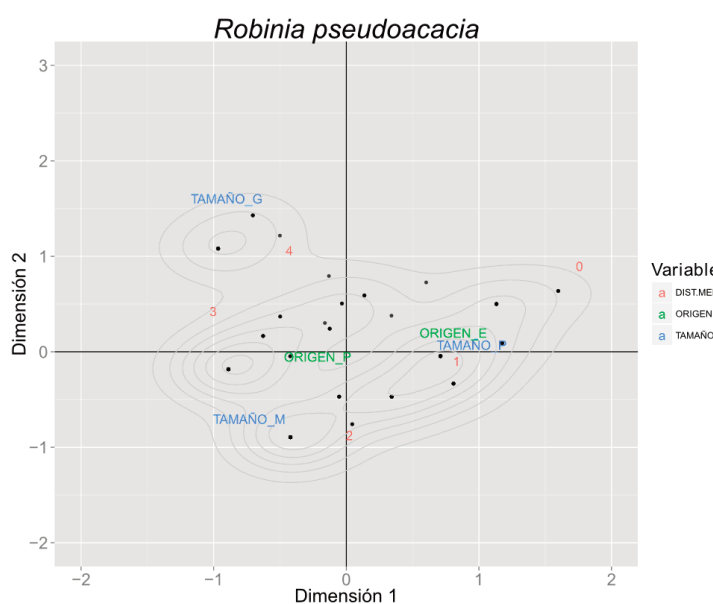
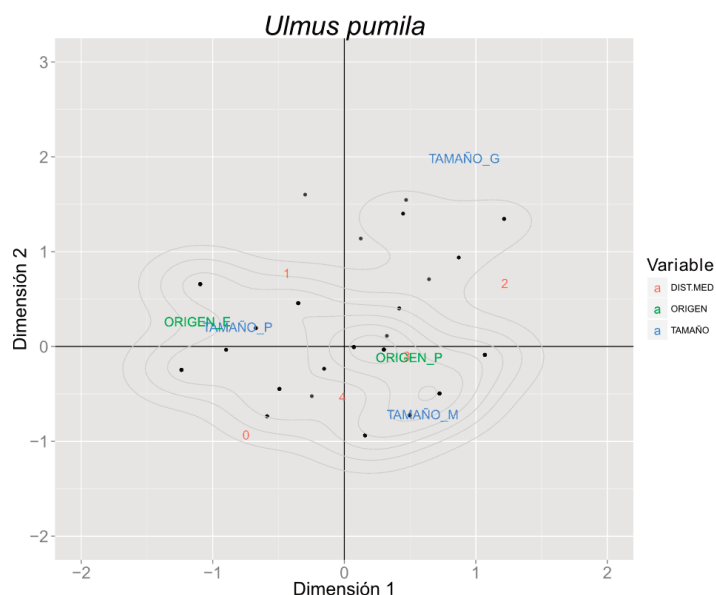
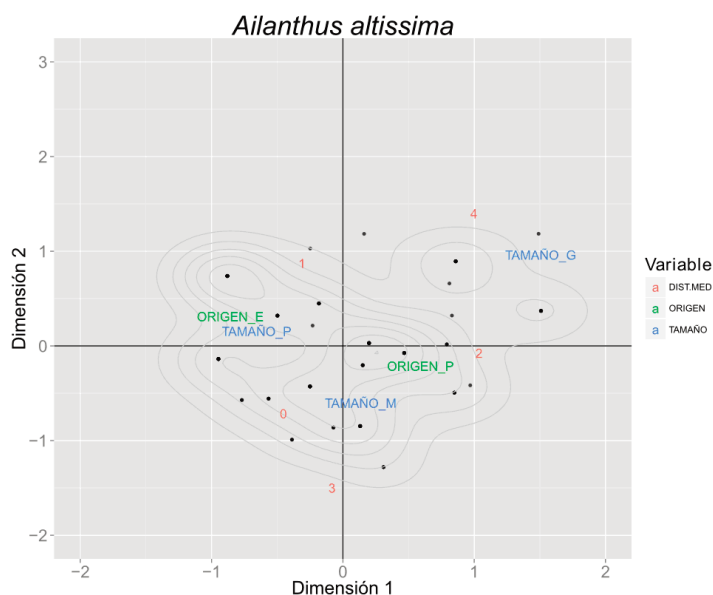


Figura 3. Análisis de correspondencias múltiples para los rodales encontrados de las especies (a) *Ailanthus altissima*, (b) *Robinia pseudoacacia* y (c) *Ulmus pumila* en la ribera del Henares, utilizando las variables origen (ORIGEN_P: plantado; ORIGEN_E: espontáneo), tamaño (TAMAÑO_G: grande, TAMAÑO_M: medio, TAMAÑO_P: pequeño) y densidad del rodal (DIST.MED 0: individuos aislados, DIST.MED 1: < 2m, DIST.MED 2: 2-5m, DIST.MED 3: 5-10m, DIST.MED 4: 10-30m).

Figure 3. Multiple correspondence analysis of the stands of (a) *Ailanthus altissima*, (b) *Robinia pseudoacacia* and (c) *Ulmus pumila* in the Henares river bank using the variables origin (ORIGEN_P: planted; ORIGEN_E: spontaneous), size (TAMAÑO_G: big; TAMAÑO_M: medium; TAMAÑO_P: small) and density of the stand (DIST.MED 0: isolated individuals; DIST.MED 1: < 2m; DIST.MED 2: 2-5m; DIST.MED 3: 5-10m; DIST.MED 4: 10-30m).

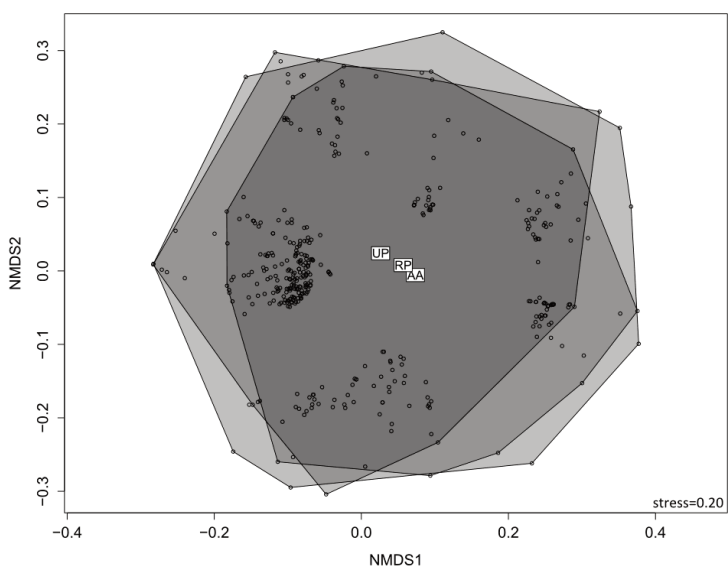


Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que representa cuán semejantes/diferentes son las características del hábitat ocupado por las especies *Ailanthus altissima* (AA), *Robinia pseudoacacia* (RP) y *Ulmus pumila* (UP) en la ribera del río Henares. El nombre de cada especie aparece en el centro de su polígono correspondiente.

Figure 4. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) representing how similar/dissimilar are the characteristics of the habitat occupied by the species *Ailanthus altissima* (AA), *Robinia pseudoacacia* (RP) and *Ulmus pumila* (UP) in the Henares river bank. The names of the species are located at the centroid of their corresponding polygon.

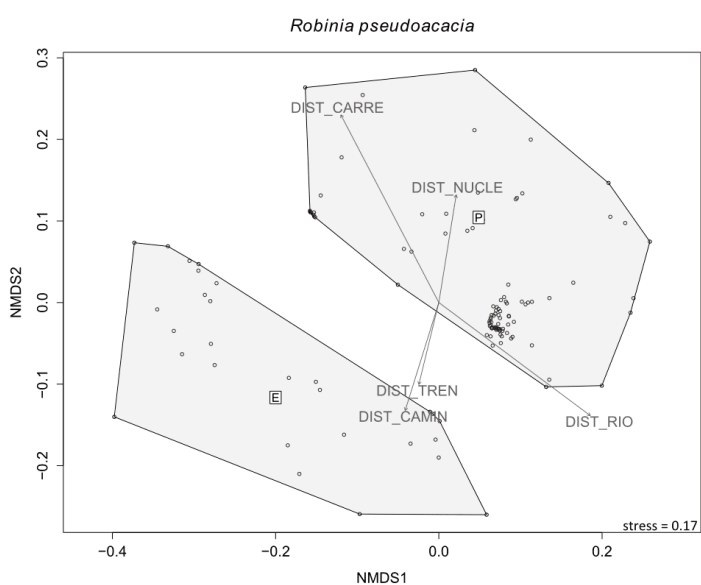
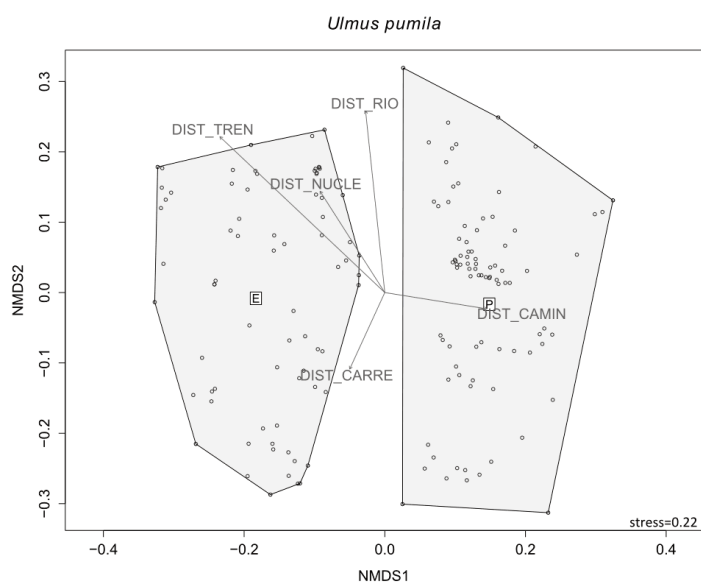
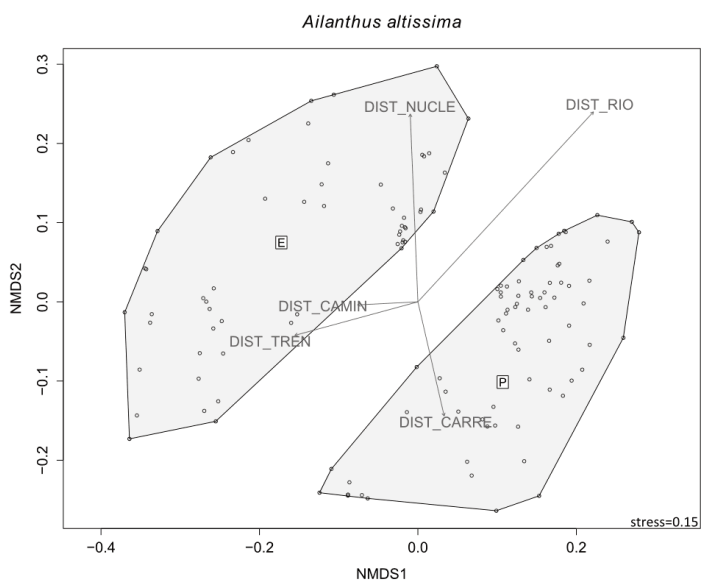


Figura 5. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que representa cuán semejantes/diferentes son las características del hábitat ocupado por los rodales plantados (P) y espontáneos (E) de las especies (a) *Ailanthus altissima*, (b) *Robinia pseudoacacia* y (c) *Ulmus pumila* en la ribera del Henares. El origen (P/E) de los rodales aparece en el centro de su polígono correspondiente. Las flechas indican la dirección en la que cada variable cambia más bruscamente en el espacio de ordenación. Su longitud es proporcional a su correlación con la configuración de la ordenación.

Figure 5. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) representing how similar/dissimilar are the characteristics of the habitat occupied by planted (P) and spontaneous (E) stands of the species (a) *Ailanthus altissima*, (b) *Robinia pseudoacacia* and (c) *Ulmus pumila* in the Henares river bank. Origin (P/E) of the stands is located at the centroid of its corresponding polygon. Arrows indicate the direction in the ordination space towards which the environmental vectors change sharply. Their lengths are proportional to their correlations with the ordination configuration.

Tabla 3. Características de los rodales de *A. altissima*, *R. pseudoacacia* y *U. pumila* hallados en las tres áreas de estudio. La presión de propágulos se expresa como el número de rodales plantados por kilómetro de río muestreado. El grado de invasión se expresa como número de rodales de origen espontáneo por kilómetro de río muestreado. El potencial de naturalización de cada especie se muestra como el ratio entre rodales espontáneos y plantados de la misma especie. Las variables "Tamaño" y "Distancia media entre individuos" se expresan porcentualmente.

Table 3. Characteristics of *A. altissima*, *R. pseudoacacia* and *U. pumila* stands at the three study areas. Propagule pressure is shown as the number of planted stands per kilometre of surveyed river. The degree of invasion is shown as the number of spontaneous stands per kilometre of surveyed river. The naturalization potential of every species is shown as the ratio between spontaneous and planted stands of the same species. Variables "Size" and "Mean distance among individuals" are expressed in percentage.

Zonas	Sp	Nº total de rodales	Presión de propágulos	Grado de invasión	Potencial de naturalización	Tamaño			Distancia media entre individuos (m)				
						P	M	G	0	<2	2-5	5-10	10-30
Ribera del Henares	AA	151	0.5	0.4	0.8	46.2	38.6	15.2	0.0	51.9	31.5	13.0	3.7
	RP	148	0.6	0.2	0.3	47.6	44.4	7.9	0.0	24.6	37.7	26.2	11.5
	UP	219	0.7	0.5	0.7	55.8	34.0	10.3	9.2	19.7	23.7	28.3	19.1
TOTAL		518	1.8	1.1									
Ribera del Ebro (tramo medio)	AA	23	~0	0.4	10.5	73.9	26.1	0.0	26.1	47.8	17.4	0.0	8.7
	RP	16	0.1	0.2	1.5	75.0	25.0	0.0	25.0	31.3	31.3	0.0	12.5
	UP	2	0	0	1	50.0	50.0	0.0	50.0	0.0	50.0	0.0	0.0
TOTAL		41	0.1	0.6									
Ribera del Oria	AA	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	RP	46	0	0.6	*	0.0	37.0	63.0	0.0	23.9	54.3	19.6	2.2
	UP	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL		46	0	0.6									

Sp= Especie, AA= *A. altissima*, RP=*R. pseudoacacia*, UP=*U. pumila*, P=pequeño (<225 m²), M=mediano (225-3000 m²), G=grande (>3000 m²)

El potencial de naturalización no pudo determinarse en esta zona debido a que no se encontró ningún rodal plantado de *R. pseudoacacia* en la zona prospectada.

Tabla 4. Porcentaje de los rodales plantados y espontáneos de las especies *A. altissima*, *R. pseudoacacia* y *U. pumila* encontrados en cada zona de estudio en relación a la vegetación natural dominante y el uso del suelo que ocupan.

Table 4. Percentage of planted and spontaneous stands of the species *A. altissima*, *R. pseudoacacia* and *U. pumila* at three study areas in relation to the dominant natural vegetation and the land use where they were located.

Zonas	Sp	ORIGEN	VEGETACIÓN NATURAL DOMINANTE							USO DEL SUELO			
			NADA	HERB	ECO	MA	MD	BA	BC	ARTIF	AGRIC	FOREST	ARBUST
Ribera del río Henares	AA	PL	2.8	72.2	0	2.8	0	13.9	8.3	75.0	11.1	13.9	0
		ES	0	45.6	7.0	3.5	10.5	12.3	21.1	49.1	7.0	40.4	3.5
	RP	PL	1.0	72.0	4.0	0	6.0	13.0	4.0	80.6	7.1	11.2	1.0
		ES	0	31.0	6.9	0	0	41.4	20.7	41.4	3.4	51.7	3.4
	UP	PL	0	72.1	3.8	2.9	3.8	13.5	3.8	63.2	14.7	22.1	0
		ES	0	49.4	2.5	18.9	1.3	22.8	15.2	42.7	26.7	30.7	0
Ribera del río Ebro	AA	P	0	100	0	0	0	0	0	0	0	50.0	50
		ES	0	30.0	0	10.0	0	60.0	0	4.8	28.6	57.1	9.5
	RP	PL	0	50.0	0	0	0	50.0	0	16.7	33.3	50.0	0
		ES	0	12.5	12.5	0	0	75.0	0	0	11.1	88.9	0
	UP	PL	0	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0
		ES	0	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0
Ribera del río Oria	RP	ES	0	0	0	0	2.2	4.4	88.9	21.7	0	78.3	0

Sp=Especie; AA=*Ailanthus altissima*; RP=*Robinia pseudoacacia*; UP=*Ulmus pumila*; P=Plantado; ES=Espontáneo; NADA=sin vegetación, HERB=herbáceas; ECO=ecotono; MA=matorral abierto; MD=matorral denso; BA=bosque abierto; BC=bosque cerrado; ARTIF=superficies artificiales; AGRIC=zonas agrícolas; FOREST=zonas forestales; ARBUST=zonas con vegetación arbustiva y/o herbácea.

Material suplementario/ Supplementary material

Tabla S1. Distancia media (expresada como media \pm error estándar) y rango de distancias a núcleos urbanos, a distintas vías de comunicación y al río de los rodales plantados y espontáneos de *A. altissima*, *R. pseudoacacia* y *U. pumila* de las tres áreas de estudio.

Table S1. Mean distance (mean \pm SD) and distance range from planted and spontaneous stands of *A. altissima*, *R. pseudoacacia* and *U. pumila* to urban cores, to transport networks and to the river in the three study areas.

Zonas	Sp	ORIGEN	DIST_NUCL (m)		DIST_CAMIN (m)		DIST_CARRE (m)		DIST_TREN (m)		DIST_RIO (m)	
			M \pm ES	Rango	M \pm ES	Rango	M \pm ES	Rango	M \pm ES	Rango	M \pm ES	Rango
Ribera del río Henares	AA	PL	797 \pm 77	0-2249	110 \pm 12	0-491	333 \pm 36	5-1393	944 \pm 121	8-5530	154 \pm 13	0-425
		ES	941 \pm 84	0-2539	172 \pm 37	5-1934	245 \pm 40	5-1233	1371 \pm 197	14-5060	99 \pm 11	0-406
	RP	PL	758 \pm 67	0-2470	163 \pm 30	1-2236	213 \pm 34	1-1877	922 \pm 98	12-5436	143 \pm 14	1-638
		ES	872 \pm 111	0-2196	197 \pm 77	2-2185	395 \pm 90	8-1652	1132 \pm 240	19-4797	140 \pm 32	3-914
	UP	PL	853 \pm 55	0-2427	269 \pm 43	6-2125	181 \pm 23	0-1517	1452 \pm 122	24-5530	138 \pm 13	0-616
		ES	1001 \pm 66	0-2196	118 \pm 14	1-549	270 \pm 36	3-1456	2757 \pm 197	32-5281	143 \pm 12	2-479
Ribera del río Ebro	AA	PL	536 \pm 154	382-689	80 \pm 70	10-149	507 \pm 97	410-604	12703 \pm 240	12463-12942	299 \pm 210	89-509
		ES	1152 \pm 146	308-2476	121 \pm 32	0-520	679 \pm 124	129-1898	6765 \pm 889	218-13134	404 \pm 63	42-853
	RP	PL	1810 \pm 438	807-3008	240 \pm 80	36-483	1355 \pm 373	360-2279	2992 \pm 327	1380-3403	374 \pm 121	81-803
		ES	2355 \pm 218	1554-3261	242 \pm 48	20-376	1435 \pm 201	82-1970	7552 \pm 2665	2783-27788	114 \pm 28	15-231
	UP	PL	2544	-	359	-	2279	-	3365	-	803	-
		ES	748	-	15	-	1136	-	4246	-	219	-
Ribera del río Oria	RP	ES	1335 \pm 217	0-5173	154 \pm 15	15-379	88 \pm 15	3-567	2551 \pm 491	66-11836	130 \pm 18	1-419

Sp=Especie; AA=*Ailanthus altissima*; RP=*Robinia pseudoacacia*; UP=*Ulmus pumila*; PL=Plantado; ES=Espontáneo; DIST_NUCL= Distancia media mínima a núcleos urbanos; DIST_CAMIN= Distancia media mínima a caminos; DIST_CARRE= Distancia media mínima a carreteras; DIST_TREN= Distancia media mínima a vías férreas; DIST_RIO= Distancia media mínima al río.

Discusión

Este estudio revela que las riberas españolas estudiadas están amenazadas por la invasión de *A. altissima*, *R. pseudoacacia* y *U. pumila*. El éxito de una invasión depende de aspectos históricos (tiempo de residencia, presión de propágulos), la idoneidad del nuevo hábitat y las características intrínsecas de la propia especie (Rejmánek et al. 2005; Vilà et al. 2007). La zona con mayor grado de invasión de nuestro estudio es la ribera del río Henares. Allí, el uso del suelo por el hombre puede alterar la calidad del hábitat e incrementar su invasibilidad; además la elevada densidad de núcleos urbanos y de rodales plantados en esta ribera puede reducir la distancia a fuentes potenciales de propágulos (Vilà e Ibáñez 2011; Roura-Pascual et al. 2011). En esta zona, *U. pumila* es la especie con mayor grado de invasión. Esto podría deberse a una mayor intensidad de introducción y a una historia de casi dos siglos más de residencia en la Península Ibérica que *A. altissima* o *R. pseudoacacia* (Cogolludo-Agustín et al. 2000; Sanz-Elorza et al. 2004).

Para que una especie invasora pueda establecerse y prosperar, el clima del nuevo hábitat necesariamente tiene que ser adecuado (Whittaker et al. 2001; Morin et al. 2007). Así, *R. pseudoacacia*, procedente de zonas húmedas-superhúmedas (Huntley 1990), encuentra en la ribera del Oria el área más favorable entre las prospectadas. Por el contrario, *A. altissima* y *U. pumila* son especies bien adaptadas al estrés hídrico (Trifilo et al. 2004; Albright et al. 2010; Wesche et al. 2011). Además, ésta última soporta bien las heladas y ocupa zonas con una precipitación anual inferior a 1000 mm en su área nativa (Moore 2003; Wesche et al. 2011). Esto explica que, dentro de España, estas especies tengan mayor éxito en la región mediterránea que en la atlántica. Por último, las características intrínsecas de cada especie también contribuyen a explicar el diferente grado de invasión de cada una de ellas. En las riberas donde coexisten *R. pseudoacacia* y *A. altissima*, el grado de invasión de *A. altissima* es mayor, a pesar del mayor número de rodales plantados de la primera. Dado que su introducción en España fue coetánea, esta diferencia podría atribuirse no sólo al clima, sino también a una mayor velocidad de expansión de *A. altissima*, como observaron Radtke et al. (2013) en bosques mediterráneos de Italia, donde coexistían ambas especies. Además las características intrínsecas de *A. altissima* ayudan a explicar su mayor potencial de naturalización con respecto a las otras dos especies. Así por ejemplo, *A. altissima*, muestra un gran éxito tanto en la reproducción sexual (alta producción de semillas con alta viabilidad; Kota et al. 2007 y gran éxito de germinación; Kowarik y Säumel 2007), como en la asexual (Burch y Zedaker 2003; Kowarik y Säumel 2007). De hecho, esta es la especie que mayores densidades alcanza en sus rodales. *U. pumila* por su parte, se reproduce fundamentalmente por semilla, pero éstas pierden rápidamente su viabilidad (Pérez et al. 2014) y poseen un alto porcentaje de semillas vanas, característico del género *Ulmus* (observación personal; Cogolludo-Agustín et al. 2000). En *R. pseudoacacia* predomina la reproducción asexual. Sus semillas, no tan abundantes, pueden tardar décadas en germinar (Toole y Brown 1946; Lambers et al. 2005; Cierjacks et al. 2013; Radtke et al. 2013) y tienen más consumidores conocidos en Europa que las de *A. altissima* o *U. pumila* (Richens 1983; Kowarik y Säumel 2007; Cierjacks et al. 2013).

El tamaño de los rodales espontáneos proporciona una idea de la fase de invasión en que se encuentran los árboles exóticos. Así, el menor tamaño que estos muestran en las riberas del Ebro y del Henares en comparación con los del Oria sugiere un estado de la invasión más incipiente en las primeras que en la última.

En la ribera del Henares, las tres especies estudiadas comparan un mismo tipo de hábitat caracterizado por baja competencia, alta disponibilidad de luz y fuerte influencia humana (uso del suelo artificial, a menos de 1 km de núcleos urbanos, a menos de 500 m de caminos y carreteras y en torno a 1.5 km de vías férreas). Este es el tipo de hábitat más idóneo para la proliferación de muchas especies invasoras pioneras, poco tolerantes a la sombra (Kota et al. 2007). Sin embargo, también es cierto que las tres especies pue-

den ocupar hábitats con mayor cobertura arbórea, como ocurre en la ribera del Ebro. Esta aparente plasticidad en el hábitat lumínico puede ser en parte explicada en *A. altissima* y *R. pseudoacacia* por los diferentes requerimientos para la reproducción sexual y vegetativa. Mientras que el éxito de la colonización por semilla es altamente dependiente de la luz, los individuos procedentes de reproducción vegetativa pueden establecerse en sombra porque siguen conectados a la planta madre que les proporciona carbohidratos (Kowarik 1995; 1996; Knapp y Canham 2000; Kota et al. 2007). De esta manera, estas especies se establecerían inicialmente a partir de semillas que germinan en claros y desde ahí podrían avanzar hacia el bosque por reproducción vegetativa. Por ello, una medida para frenar la expansión de estas invasoras sería evitar la apertura de claros en el dosel vegetal y favorecer el desarrollo de especies nativas (*Populus* spp, *Fraxinus* spp).

Los hábitats ocupados por los rodales plantados y espontáneos en la ribera del río Henares presentaron distintas características. Esto resulta interesante porque permite localizar las zonas donde se están naturalizando estas especies y ayuda a comprender sus posibles vías de propagación. Así por ejemplo, *R. pseudoacacia*, cuyas semillas son dispersadas por aves (Hille Ris Lambers y Clark 2003; Hille Ris Lambers et al. 2005), está naturalizándose principalmente en el tramo bajo, donde abundan los núcleos urbanos próximos al río y la franja de vegetación de ribera es más ancha. Esto sugiere 1) que en el tramo bajo la especie está encontrando más facilidades para dispersarse, tal vez gracias a la abundancia de avifauna en espacios verdes urbanos y periurbanos y/o 2) que experimenta una dispersión secundaria por el propio río, que transporta las semillas aguas abajo (Säumel y Kowarik 2013). *U. pumila* también se naturaliza fundamentalmente en el tramo bajo, pero en zonas más rurales. Allí es más fácil que encuentre las condiciones adecuadas (disponibilidad de suelo y humedad) para la germinación de sus semillas, dispersadas doblemente, por el viento y por el propio río. Los rodales espontáneos de *A. altissima*, aparecen casi siempre próximos a carreteras. Para esta especie, como para otras anemófilas, las carreteras constituyen corredores de dispersión (Gelbard y Belnap 2003; von der Lippe y Kowarik 2007), por lo que la erradicación de los pies femeninos próximos a estas vías podría ayudar a limitar su propagación. El uso de distintas vías de propagación por parte de cada especie, podría resultar en una segregación a largo plazo del tipo de hábitat que ocupan.

En conclusión, las tres riberas exploradas difieren en la abundancia de las tres especies estudiadas. El alto grado de invasión de la ribera del Henares puede deberse a una alta densidad de fuentes de propágulos. Allí *A. altissima* es la especie con mayor potencial de naturalización, aunque los rodales espontáneos son aún pequeños. En esta zona, las tres especies ocupan hábitats similares, con alta disponibilidad de luz e influencia antrópica, lo que denota una estrategia oportunista. Sin embargo, los diferentes mecanismos de dispersión dirigen la expansión de cada una de ellas hacia hábitats diferentes de donde fueron plantados. El conocimiento de las características de estos hábitats y sus posibles vías de propagación, resulta de gran utilidad para priorizar actuaciones e implementar medidas de gestión.

Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por el proyecto del Ministerio español de Ciencia e Innovación CGL2010-16388/BOS, por el proyecto de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha POII10-0179-470 y por la red REMEDINAL 2009/AMB-1783 de la Comunidad de Madrid. Isabel Cabra Rivas agradece a la Universidad de Alcalá por la concesión de una beca FPI y al Ministerio de Educación, Cultura y Deporte de España por la concesión de una beca FPU. Agradecemos la colaboración en este estudio de Guillermo Valle Torres, Mónica Otero de Jesús así como de todos los agentes forestales de Guipúzcoa, Zaragoza y El Parque Regional del Sureste que ayudaron en la toma de datos.

Referencias

- Aguiar, F.C.F., Ferreira, M.T. 2013. Plant invasions in the rivers of the Iberian Peninsula, south-western Europe: a review. *Plant Biosystems* 147:1107-1119.
- Aikio, S., Duncan, R.P., Hulme, P.E. 2012. The vulnerability of habitats to plant invasion: disentangling the roles of propagule pressure, time and sampling effort. *Global Ecology and Biogeography* 21:778-786.
- Albright, T.P., Chen, H., Chen, L., Guo, Q. 2010. The ecological niche and reciprocal prediction of the disjunct distribution of an invasive species: the example of *Ailanthus altissima*. *Biological Invasions* 12: 2413-2427.
- Al-Chokhachy, R., Ray, A.M., Roper, B.B., Archer, E. 2013. Exotic plant colonization and occupancy within riparian areas of the interior Columbia River and upper Missouri River basins, USA. *Wetlands* 33:409-420.
- Arévalo, J.R., Domingo, 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* 7:185-202.
- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. En: Baker, H.G., Stebbins, G.L. (eds) *The genetics of colonizing species*. pp 147-172. Academic Press, New York.
- Bradley, B.A., Houghton, R.A., Mustard, J.F., Hamburg, S.P. 2006. Invasive grass reduces aboveground carbon stocks in shrublands of the Western US. *Global Change Biology* 12:1815-1822.
- Bucharova, A., van Kleunen, M. 2009. Introduction history and species characteristics partly explain naturalization success of North American woody species in Europe. *Journal of Ecology* 97:230-238.
- Burch, P., Zedaker, S. 2003. Removing the invasive tree *Ailanthus altissima* and restoring natural cover. *Journal of Arboriculture* 29 :18-24.
- Campos, J.A., Herrera, M. 2009. Diagnóstico de la Flora alóctona invasoras de la CAPV. Dirección de Biodiversidad y Participación Ambiental. Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Gobierno Vasco, Bilbao, España.
- Castro-Díez, P., González-Muñoz, N., Alonso, A., Gallardo, A., Poorter, L. 2009. Effects of exotic invasive trees on nitrogen cycling: a case study in Central Spain. *Biological Invasions* 11:1973-1986.
- Castro-Díez, P., Godoy, O., Alonso, A., Gallardo, A., Saldaña, A. 2014a. What explains variation in the impacts of exotic plant invasions on the nitrogen cycle? A meta-analysis. *Ecology letters* 17:1-12.
- Castro-Díez, P., González-Muñoz, N., Alonso, A. 2014b. *Los árboles exóticos de las riberas españolas. ¿Una amenaza para estos ecosistemas?* Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares, Madrid, España.
- 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 :1541-1553.
- Chytrý, M., Maskell, L.C., Pino, J., Pyšek, P., Vilà, M., Font, X., et al. 2008b. Habitat invasions by alien plants: A quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *Journal of Applied Ecology* 45:448-458.
- Cierjacks, A., Kowarik, I., Joshi, J., Hempel, S., Ristow, M., von der Lippe, M., Weber, E. 2013. Biological flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia*. *Journal of Ecology* 101:1623:1640.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Cogolludo-Agustín, M.A., Agúndez, D., Gil, L. 2000. Identification of native and hybrid elms in Spain using isozyme gene markers. *Heredity* 85:157-166.
- D' Antonio, C., Levine, J., Thomsen, M. 2001. Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *Journal of Mediterranean Ecology* 2:233-246.
- Drake, J.M., Lodge, D.M. 2006. Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 365-375.
- European Environment Agency (EEA). 2006. CORINE Land Cover 2006 Seamless Vector Data. Disponible en <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/clc-2006-vector-data-version>
- Fagúndez, J., Barrada, M. 2007. Plantas invasoras de Galicia. Biología, distribución e métodos de control. Consellería de Medio Ambiente e Desenvolvemento Sostenible. Xunta de Galicia, Galicia, España.
- Gelbard, J.L., Belnap, J. 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in semiarid landscape. *Conservation Biology* 17:420-432.
- Giorgis, M.A., Tecco, P.A., Cingolani, A.M., Renison, D., Marcora, P., Paiaro, V. 2011. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions* 13:1423-1434.
- Hierro, J.L., Maron, J.L., Callaway, R.M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93:5-15.
- Hille Ris Lambers, J., Clark, J.S. 2003. Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent mortality on seed and seedling distributions in temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 783-795.
- Hille Ris Lambers, J., Clark, J.S., Lavine, M. 2005. Implications of seed banking for recruitment of southern Appalachian woody species. *Ecology*, 86:85-95.
- Hood, W.G., Naiman, R.J. 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology* 148:105-114.
- Huntley, J.C. 1990. *Robinia pseudoacacia* L. Black locust. En: Burns, R., Honkala, M., Barbara, H. (eds.), *Silvics of North America. Hardwoods. Agriculture Handbook 654*, vol. 2, pp. 755-761. USDA Forest Service, Washington DC, EE.UU.
- Jansson, R., Nilsson, C., Dynesius, M., Andersson, E. 2000. Effects of river regulation on river-margin vegetation: a comparison of eight boreal rivers. *Ecological Applications* 10:203-224.
- Knapp, L.B., Canham, C.D. 2000. Invasion of an old-growth forest in New York by *Ailanthus altissima*: sapling growth and recruitment in canopy gaps. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127: 307-315.
- Kota, N.L., Landenberger, R.E., McGraw, J.B. 2007. Germination and early growth of *Ailanthus* and tulip poplar in three levels of forest disturbance. *Biological Invasions* 9:197-211.
- Kowarik, I. 1995. Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. *Journal of Vegetation Science* 6:853-856.
- Kowarik, I. 1996. Funktionen klonalen Wachstums von Bäumen bei der Brachflächen-Sukzession unter besonderer Beachtung von *Robinia pseudoacacia*. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26:173-181.
- Kowarik, I., Säumel, I. 2007. Biological Flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:207-237.
- Lambers, J.H.R., Clark, J.S., Lavine, M. 2005. Implications of seed banking for recruitment of Southern Appalachian woody species. *Ecology* 86: 85-95.
- Lavoie, C., Jodoin, Y., de Merlis, A.G. 2007. How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Quebec? A historical analysis using herbarium records. *Journal of Biogeography* 34:1751-1761.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:223-228.
- Merritt, D.M., Cooper, J. 2000. Riparian vegetation and channel change in response to river regulation: a comparative study of regulated and unregulated streams in the Green River Basin, USA. *Regulated Rivers: Research and Management* 16:543-564.
- Merritt, D.M., Wohl, E.E. 2006. Plant dispersal along rivers fragmented by dams. *River Research and Applications* 22:1-26.
- Moore, L.M. 2003. Siberian elm (*Ulmus pumila* L.). En: Natural Resources Conservation Service Plant Guide, Washington, EE.UU. Disponible en http://plants.usda.gov/plantguide/pdf/cs_ulpu.pdf
- Morin, X., Augspurger, C., Chuine, I. 2007. Process-based modelling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* 88:2280-2291.
- Nilsson, C., Jansson, R., Zinko, U. 1997. Long-term response of river-margin vegetation to water-level regulation. *Science* 276:798-800.
- Olden, J.D., Lockwood, J.L., Parr, C.L. 2011. Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. En: Ladle, R.J., Whittaker, R.J. (eds.), *Conservation Biogeography*, pp. 224-244, Wiley-Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Parendes, L.A., Jones, J.A. 2000. Role of light availability and dispersal in alien plant invasion along roads and streams in the H.J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* 14:64-75.
- Pauchard, A., Alaback, P.B. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology* 18:238-248.

- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J. et al. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:479-486.
- Pérez, I., Pérez, J., Carrasco, J., Ciria, P. 2014. Siberian elm responses to different culture conditions under short rotation forestry in Mediterranean areas. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 38:652-662.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J. 2011. Alien plants introduced by different pathways differ in invasion success: unintentional introductions as a threat to natural areas. *Plos One* 6(9): e24890.
- Pyšek, P., Křivánek, M., Jarošík, V. 2009. Planting intensity, residence time and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology* 90:2734-2744.
- Pyšek, P., Richardson, D.M. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? *Biological Invasions* 193:97-125
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.R-project.org/>.
- Radtke, A., Ambraß, S., Zerbe, S., Tonon, G., Fontana, V., Ammer, C. 2013. Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 291:308-317.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655-1661.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., Pyšek, P. 2005. Plant invasions and invisibility of plant communities. En: van der Maarel E (ed.), *Vegetation ecology*, pp. 332-355. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Richardson, D.M., Holmes, P.M., Esler, K.J., Galatowitsch, S.M., Stromberg, J.C., Kirkman, S.P., Pyšek, P., Hobbs, R.J. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13:126-139.
- Richardson, D.M., Pyšek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30:409-431.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:97-107.
- Richens, R.H. 1983: *Elm*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Roura-Pascual, N., Hui, C., Ikeda, T., Leday, G., Richardson, D.M., Carpintero, S., et al. 2011. Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *PNAS* 108:220-225.
- Sanz-Elorza, M., Dana, E.D., Sobrino, E. 2004. Atlas de las plantas alóctonas invasoras de España. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid, España.
- Säumel, I., Kowarik, I. 2013. Propagule morphology and river characteristics shape secondary water dispersal in tree species. *Plant Ecology* 214: 1257-1272.
- Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 81-102.
- Stohlgren, T.J., Bull, K.A., Otsuky, Y., Villa, C.A., Lee, M. 1998. Riparian zones as havens for exotic plant species in the central grasslands. *Plant Ecology* 138:113-125.
- Stohlgren, T.J., Pyšek, P., Kartesz, J., Nishino, M., Pauchard, A., Winter, M., Pino, J., Richardson, D.M., Wilson, J.R.U., Murray, B.R. et al. 2011. Widespread plant species: natives versus aliens in our changing world. *Biological Invasions* 13:1931-1944.
- Theoharides, K.A., Dukes, J.S. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176: 256-273.
- Toole, E.H., Brown, E. 1946. Final results of the Duvel buried seed experiment. *Journal of Agricultural Research* 72:201-210.
- Trifilo, P., Raimondo, F., Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Salleo, S. 2004. Drought resistance of *Ailanthus altissima*: root hydraulics and water relations. *Tree Physiology* 24:107-114.
- Vallet, H.M., Baker, M.A., Morrice, J.A., Crawford, C.S., Molles, M.C., Dahm, C.N., et al. 2005. Biogeochemical and metabolic response to the flood pulse in a semiarid floodplain. *Ecology* 86:220-234.
- van Kleunen, M., Weber, E., Fischer, M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology letters* 13:235-245.
- van Wilgen, B.W., Forsyth, G.G., Le Maitre, D.C., Wannenburgh, A., Kotzé, J.D.F., van den Berg, E., Henderson, L. 2012. An assessment of the effectiveness of a large, national-scale invasive alien plant control strategy in South Africa. *Biological Conservation* 148: 28-38.
- Vilà, M., Ibáñez, I. 2011. Plant invasions in the landscape. *Landscape Ecology*, 26:461-472.
- Vilà, M., Pino, J., Font, X. 2007. Regional assessment of plant invasions across different habitat types. *Journal of Vegetation Science* 18:35-42.
- von der Lippe, M., Kowarik, I. 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology* 21:986-996.
- Wesche, K., Walther, D., von Wehrden, H., Hensen, I. 2011. Trees in the desert: Reproduction and genetic structure of fragmented *Ulmus pumila* forests in Mongolian drylands. *Flora* 206:91-99.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman and Hall. Nueva York. EE.UU.
- Zavaleta, E., Hobbs, R.J., Mooney, H.A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16:454-459