



Tesis Doctoral

Sara Santamarina

2023

# **Modelos de distribución de especies aplicados a la gestión de especies exóticas invasoras y a la conservación de especies amenazadas**

DEPARTAMENTO DE BIODIVERSIDAD Y GESTIÓN AMBIENTAL  
ÁREA DE BOTÁNICA

Directoras

Carmen Acedo  
Estrella Alfaro-Saiz



universidad  
de león









universidad  
de león

DEPARTMENT OF BIODIVERSITY AND ENVIRONMENTAL  
MANAGEMENT  
AREA OF BOTANY

Doctorate Program: Functional and Applied Ecology

PHD THESIS

**Species Distribution Models applied to exotic  
invasive management and to conservation of  
threatened species**

PhD student Sara Santamarina  
to be eligible for the Doctor Degree by University of León

Supervised by  
Dr. Carmen Acedo & Dr. Estrella Alfaro-Saiz

León, January 2023





universidad  
de león

DEPARTAMENTO DE BIODIVERSIDAD Y GESTIÓN AMBIENTAL  
ÁREA DE BOTÁNICA

Programa de Doctorado: Ecología Funcional y Aplicada

TESIS DOCTORAL

**Modelos de Distribución de Especies aplicados  
a la gestión de especies exóticas invasoras y a  
la conservación de especies amenazadas**

Estudiante de Doctorado **Sara Santamarina**  
que opta al grado de Doctor por la Universidad de León

Dirigida por  
**Dra. Carmen Acedo y Dra. Estrella Alfaro-Saiz**

León, Enero 2023



This doctoral thesis has been possible thanks to a pre doctoral contract to Sara Santamarina by the Regional Government of Castile and León (Junta de Castilla y León) and the European Regional Development Fund (ERDF) in the framework ORDER EDU/51100/2017.

The included research studies were funded by the projects of Consolidated Research Group TaCoBi - Taxonomy and Conservation of Biodiversity focused in Plant Conservation and species monitoring.

The present PhD Thesis meets the requirements to obtain the **International Doctorate Mention**, thanks to a fellowship given by the Regional Government of Castile and León for the realization of a research stay in foreign institutions (CFE - Center for Functional Ecology, Department of Life Sciences, University of Coimbra, Portugal), and having been submitted to peer review, which was carried out by two researchers from foreign institutions, as well as the participation of a foreign member in the Committee of Experts.

A second research stay was carried out in 'Universidad Autónoma de Madrid, Spain' were financed by grants from the University of León.

---

Esta Tesis doctoral ha sido posible gracias a un contrato predoctoral a Sara Santamarina por la Consejería de Educación de la Junta de Castilla y León a través del Fondo Social Europeo (ORDEN EDU/51100/2017).

Los estudios de investigación incluidos fueron financiados por los proyectos del Grupo de Investigación consolidado de la Universidad de León TaCoBi - Taxonomía y Conservación de la Biodiversidad, enfocados en el seguimiento de especies y conservación de plantas. Las dos estancias de investigación realizadas para desarrollar las investigaciones de la tesis (Coimbra, Portugal y Madrid, España) fueron financiadas por las ayudas de la Universidad de León.

Esta Tesis Doctoral cumple los requisitos para obtener la **Mención de Doctorado Internacional**, por la realización de una estancia de investigación en instituciones extranjeras (CFE - Centro de Ecología Funcional, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Coimbra, Portugal), y haber sido sometida a revisión por pares, que realizaron dos investigadores de instituciones extranjeras, así como la participación en el Comité de Expertos de un miembro vinculado a un centro extranjero.



PhD student  
**Sara Santamarina**

Supervisors  
**Dr Carmen Acedo & Dr Estrella Alfaro-Saiz**  
Department of Biodiversity and Environmental Management,  
University of León, Spain

Supervisor of the international stay  
**Dr. Daniel Montesinos**  
CFE- Centre for Functional Ecology, Dpt. Life Sciences,  
University of Coimbra, Portugal  
Australian Tropical Herbarium,  
James Cook University, Smithfield, Queensland, Australia

Stay supervisor  
**Dr Ruben G. Mateo**  
Universidad Autónoma de Madrid, Departamento de Biología (Botánica),  
Facultad de Ciencias,  
Centro de Investigación en Biodiversidad y Cambio Global (CIBC-UAM),  
Madrid, Spain

External reviewers  
**Dr Alba Cuena Lombraña**  
Department of Life and Environmental Sciences,  
University of Cagliari, Cagliari (Italy)  
**Dr Javier Fernández López**  
Dynamique et Conservation de la Biodiversité, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) CNRS - Université de Montpellier

Doctorate program  
Functional and Applied Ecology University of León, Spain  
Online publication <https://buleria.unileon.es>  
2023



# **Experts proposal - Evaluation panel**

## **Dr Pilar Castro Díez**

Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares (Madrid, Spain)  
Dpt. Ciencias de la Vida

## **Dr Victoria Ferrero Vaquero**

Universidad de León, León (León, Spain)  
Dpt. Biodiversidad y Gestión Ambiental

## **Dr Gianluigi Bacchetta**

University of Cagliari, Cagliari (Cerdeña, Italy)  
Dpt. Life and Environmental Sciences

## **Dr Juan Carlos Moreno Saiz**

Universidad Autónoma de Madrid, (Madrid, Spain)  
Dpt. Biología

## **Dr Alejandra Zarzo Arias**

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) (Madrid, Spain)  
Dpt. Biogeografía y Cambio Global y Universidad de Oviedo,  
Dpt. Biología de Organismos y Sistemas

## **Dr David Draper Munt**

National Museum of Natural History and Science of the University of  
Lisbon (MUHNAC/ULisboa) (Lisboa, Portugal)

## **Dr Juan García Duro**

Universidad de Valladolid, (Palencia, Spain)  
Dpt. Ciencias Agroforestales



*A mis padres*



# Agradecimientos



El mayor agradecimiento se lo debo a mis padres, por habernos cuidado siempre tan bien, dando siempre lo mejor de vosotros para que no nos faltase de nada, lo que ha permitido que haya podido realizar esta tesis. Gracias por todo vuestro esfuerzo y cariño, hasta en las épocas difíciles. Por habernos enseñado a respetar, observar y lo apasionante que es comprender el mundo que nos rodea, hasta el punto que pinita acabó empeñada en erradicar exóticas y con la cabeza llena de pajaritos, aunque nunca fue mi segunda neurona. Por enseñarnos el verdadero valor de las cosas y hacer nuestras tradiciones tan sencillas (que Martín nunca permitirá cambiar) como comer un bocata de calamares en una trasplaya, ver una lluvia de estrellas (con un paraguas) o jugar a las olimpiadas con laminarias en la playa (que siempre ganará papá). Por nunca dudar que podría ser una documentalista, esta tesis es para vosotros.

El siguiente agradecimiento es para mis abuelas. Para empezar, por vosotras he podido tener la suerte de tener a mi familia, que es la mayor suerte que tengo en mi vida. Suca, sé que dónde estés, estarás dando un chimpón de alegría, feliz, contando a todos que tu nieta al fin depositó su tesis (aunque no sea de derecho), manteniéndonos conectados. De ti en parte heredé las neuronas de querer aprender (aunque no sean las capitales del mundo) y un sinfín de buenos valores, te mando un beso volando. Abuela, gracias por desde pequeña inculcarme el arte, gracias por dar sentido a la expresión "no tener abuela" y subirme el ánimo, gracias por ser como eres, un ejemplo de mujer que puede con todo, a la que no le da miedo sumergirse en el río y para la que no existe edad para disfrutar de la vida. Gracias por enseñarme que nunca hay que dejar de nadar.

A los García y los Santamarina, en especial a los que ya no están. Por la infinidad de buenos momentos, risas, cariño, apoyo y valores que me habéis enseñado. Por quererme tanto siempre, porque no podría tener una familia más generosa, divertida y especial. Os nombraría a todos pero eso sería otra tesis, y sé que todos estáis deseando celebrar que por fin pude depositar. Gracias de vuestra Sarita.

A Martín (especialmente por cuidar tan bien de Elmito) y al resto del equipo sin-champú. Porque, aunque siempre "me toque el gato", me regaléis warhamers, o cajitas de pulseras, o me asustéis con dinosaurios, no podría no dedicar un espacio a agradecer que sois los mejores hermanos que se pueda tener y lo importantes que sois en mi vida, y en parte no habría podido llegar aquí si no fuera por todas las aventuras (algunas de ellas inconfesables) que hemos vivido juntos.

A mis directoras. Gracias Carmen para empezar de mi yo estudiante. Por ser una profesora tan implicada en que las nuevas generaciones nos enganchemos a la botánica, y por siempre apoyarnos a los que estamos empezando. Gracias de mi yo profesional, por tantas cosas que he aprendido de ti que me han preparado para la vida, por estar dando el callo 24-7, aún en los peores momentos. Gracias por garan-

tizar que siempre llegase a tiempo. Gracias Estrella, por tus sabios "y simples" consejos, que siempre me sacan de bucles de dudas que me impiden avanzar. Gracias por ser una persona tan verdadera y tu empeño en proteger este mundo, gracias por animarme a escribir estos agradecimientos.

Gracias a todos aquellos que habéis hecho esta tesis posible, con vuestras colaboraciones, compartiendo conocimientos, dedicando vuestro tiempo y esfuerzo. Gracias a los que habéis sido mi apoyo moral en este mundo a veces tan complejo. A Sonia, Raul y Sergio, por ser tan humanos y tan buenos compañeros. A los compañeros que comparten los éxitos. Laura, Alberto, Eva, último empujón. A los habitantes de la facultad que habéis acogido a esta gallega tanto tiempo.

Gracias a las TPS. Gracias por estar siempre ahí, dándome los mejores consejos. Gracias por siempre quererme como soy y porque siempre vais a estar. Gracias Andrea por ser como eres y estar ahora en este lugar.

Gracias a León, por estos 10 años que siempre llevaré conmigo y en especial, a mi familia leonesa. A BERFELASA, por lo bien que me habéis cuidado en la carrera (aunque me tenga que auto celebrar el cumple en un safari en Bentadebaños y aún no hubo boda gitana). A los isleños, por tantos recuerdos. A pablo pájaros, por eso, por los pájaros y entrenar a tu padawan, A todos los seres que habitaron en una madriguera en un piso soleado de León y me han acompañado en esta tesis con un sinfín de historias que me han hecho desconectar. Gracias a vosotros por "aguantar" esta tesis y hacer que al final lo que pesen sean los buenos recuerdos. A Vane, porque no podría tener una hermanita leonesa más cuqui y especial, siempre juntas. A helenutria, por tu sonrisa, a Lauri, por las noches de sofá, a super Vic, porque de ti aprendí a llevar nuestra casa, a Sergio, por rebajar la morriña, a Maes y Lu, por el año de risas y mañaneos inesperados, a Jose, por las charlas de ciencia que nos vamos a pegar, a Nadia, espero pronto nos volvamos a encontrar, a Teresa, por enseñarme a bailar tuerck en cuarentena, a Coralinchi aii mi Coralinchi, por mimarme siempre tanto, ya sea con tus palomitas o tus cairiñitos "ariscos". A Sam, por quererme y cuidarme tanto, entendiendo siempre todo el esfuerzo que requería esta tesis y hacerme más fuerte. Ya estamos un poco lejos, pero una parte de este camino es tuya todavía. A Elmo, lolita, a cejis, a michi, y África, por llenar la casa y darme calorcito. A Lendi, por cuidar tan bien de las pequeñas. A Iker, por ser mi compitrueno este año tan difícil y por todas las cosas que nos esperan. A Anto, por ser un apoyo en este mundo. A Adri, porque eres familia, eres León y un lugar a donde siempre volver. A Yensy, por hacer familia y nuestros bailes en el húmedo. A Mario, por alegrarme en esta etapa final a golpe de música. A Alex, por piyarme todas las faltas de la tesis.

A Natalia, porque gracias a ti, esta tesis ve la luz. Por "aguantarme" y todo lo que me has ayudado en estos casi 4 años juntas, en los que has vivido de lleno mi tesis. Porque no habremos formado un grupo de punk-rock-rap-reague-techno, pero hemos terminado esta tesis (LA MÁS GUAI) juntas y das sentido a lo que es una amiga de verdad. GRACIAS.

Gracias a todas las personas que os habéis cruzado en el camino de esta Tesis para aportar cosas buenas, las cuales no voy a mencionar, ya sea por el cansancio, despiste, o falta de tiempo. Gracias a quienes se alegran de que esta etapa se cierre.



# Contenido

Resumen	
1. Introducción	1
1.1 Amenazas para la conservación de la biodiversidad en el Antropoceno	3
1.1.1 Las especies exóticas invasoras	3
1.1.2 El cambio climático y la distribución de las plantas	4
1.2 Los modelos de distribución de especies	4
1.2.1 Introducción a los modelos de distribución	4
1.2.2 La escala de estudio en los modelos de distribución	6
1.2.3 Aplicación de los modelos de distribución de la biodiversidad	6
1.2.3.1 Aplicación de los modelos de distribución en relación a las especies exóticas	6
1.2.3.2 Aplicación de los modelos de distribución a la conservación de especies	7
1.2.4 Recomendaciones en la modelización de la distribución de especies	7
1.2.5 Distintos enfoques de los modelos aplicados a la gestión de especies exóticas	7
1.2.5.1 Los estudios de dinámica de nicho	7
1.2.5.2 Uso de rangos nativos versus rangos invadidos en la calibración de los modelos	8
1.2.5.3 La importancia de los estudios a escala local	8
1.3 Analizando las consecuencias de la interacción entre especies exóticas y nativas	9
1.3.1 El papel de la competición y otras ventajas competitivas	9
1.3.2 El papel del cambio climático en la interacción entre especies	9
1.3.3 Los modelos de riesgo	10
1.4 La gestión de especies: de lo global a lo local	10
1.5 Especies modelo	11
1.5.1 Especie amenazada: <i>Quercus lusitanica</i> Lam. (Fagaceae)	11
1.5.1.1 Factores de amenaza y estado de conservación de <i>Quercus lusitanica</i> Lam.	11
1.5.2 Especie exótica invasora: <i>Paraserianthes lophantha</i> (Fabaceae)	12
1.5.2.1 Carácter invasor de <i>Paraserianthes lophantha</i> en Europa	13
1.6 Justificación del estudio	14
2. Objetivos	17
3. Resultados	23
List of original articles	25
3.1. Capítulo 1. Different approaches to assess the local invasion risk on a threatened species: Opportunities of using high-resolution species distribution models by selecting the optimal model complexity	27

3.2. Capítulo 2. Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings	<b>29</b>
3.3. Capítulo 3. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale	<b>31</b>
3.4. Capítulo 4. Predicting future invasion risk for plant conservation management: Understanding the present is key to predicting the future.	<b>33</b>
3.5. Análisis de Riesgos de <i>Paraserianthes lophantha</i> en Europa	<b>37</b>
4. Discusión	<b>41</b>
4.1 Capítulo 1. Modelos de distribución para evaluar el riesgo de invasión sobre una especie amenazada a nivel local	<b>43</b>
4.2. Capítulo 2: Estudio de las interacciones entre las especies bajo sequía como complemento a los estudios de modelización	<b>44</b>
4.3. Capítulo 3: La importancia de los estudios de nicho para la gestión de la conservación en escalas grandes y pequeñas	<b>45</b>
4.4 Capítulo 4. Modelos de distribución para evaluar el futuro riesgo de invasión sobre una especie amenazada a gran escala	<b>46</b>
4.5 Capítulo 5. Análisis de riesgo de <i>Paraserianthes lophantha</i> en Europa	<b>47</b>
5. Conclusiones	<b>51</b>
6. Referencias	<b>59</b>
6.1. Introducción	<b>61</b>
6.2. Discusión	<b>83</b>





# Resumen



# Abstract

In the Anthropocene, exploring solutions for the conservation of plants, the support of life on earth, in the face of global risks such as biological invasion, must be a priority. The growing demand for new modeling approaches for application in biodiversity management, conservation and risk assessment has increased in recent years. The science of modeling must advance in this direction, providing recommendations that can respond to different cases, based on real experience.

The aim of this Thesis is to resolve important questions about this issue, using complementary approaches that can be extrapolated to other equivalent situations. As model species we studied *Paraserianthes lophantha* (Fabaceae), an invasive alien species, a close relative of the Australian acacias, *Acacia* spp. and *Quercus lusitanica* (Fagaceae), a threatened species of conservation concern. Specifically, we assessed the risk of the invasive potential of *P. lophantha* on *Q. lusitanica* holistically, using species distribution models as tools, complemented with experimental studies of the response of the seedlings of both species to drought, a critical stage in the plants development.

The models were fitted with localized occurrence records from reliable confirmed citations of the species included in reference plant databases. In addition, all the records from Galicia were consulted in their original source, and located in the field for them to be more accurately georeferenced. The environmental variables come from databases related to climate (WORLDCLIM, Climatic Atlas of the Iberian Peninsula and CHELSA), land use (SIOSE), topography, pedology or hydrography. In some cases they were obtained using geographic information systems (ArcGis and Qgis).

We explored (1) different species distribution modeling approaches (SDMs) applicable to small-area management, analyzing the predictive potential of models calibrated at different scales to direct management efforts in very small areas; (2) the potential of exotic species SDMs, calibrated with data from invaded ranges, comparing the predictive potential of SDMs of *P. lophantha* calibrated with native versus invaded range data - comparing in turn the predictions of models calibrated at regional versus local scales; (3) we introduce into the modeling variables related to the possible pathways of introduction and dispersal of exotic species - land cover data; (4) we evaluate the possible competitive interaction under drought conditions of *P. lophantha* versus *Quercus lusitanica*; (5) we study the niche dynamics of *P. lophantha* among various invaded ranges, for the choice of calibration areas for predictive models as well as for a better understanding of the species' tolerance; (6) we evaluated whether the multisite study of niche dynamics between the native range and more than one invasion area can contribute to anticipate the expansion potential of invasive alien species; (7) we evaluate whether the results of a small-scale niche overlap analysis can be used for local conservation purposes; (8) we project the distributions of *P. lophantha* and *Q. lusitanica* in future climate scenarios; (9) we assessed the potential threat of *P. lophantha* on *Q. lusitanica*, obtaining risk maps, combining different SDMs generated for both; (10) we implemented the results in the risk analysis of *P. lophantha* at the European level.

The most accurate species distribution models (SDMs), calibrated with suboptimal data, but with significant fine-grained variables (25m), which explain the distribution in those localities (e.g. land use, orientation...), and the selection of optimal model complexity, using a qualitative evaluation, allowed a more adequate spatial discrimination for *Paraserianthes lophantha* and *Quercus lusitanica* than the SDMs. The selection of the optimal model complexity, using a qualitative assessment, allowed a more adequate spatial discrimination for *P. lophantha* and *Q. lusitanica* than SDMs calibrated with full range data, calibrated with coarse-grained (1km) climatic variables, which reinforces the usefulness of combining local and regional approaches to promote local management actions. Furthermore, SDMs of *P. lophantha*, calibrated in its invaded range, were more useful than SDMs calibrated in its native range, demonstrating that their use to support management should be applied at least for exploratory purposes. This allows incorporating significant variables for the distribution of exotic species at small scales-for example, land uses-or predicting the distribution of exotic species suspected to have undergone niche changes. Likewise, we find that regionally calibrated SDMs, using high-resolution, locally focused variables, are suitable for improving predictions in local areas by including information on a larger number of occurrence data and reducing overfitting to local data. In addition, they provide a sharp discrimination of areas where conservation actions should be focused at a regional scale. All of these approaches overcame the limitations of assessing and managing the local risk of a biological invasion on a disjunct population. Our experimental study did not identify that either species would competitively outcompete the other under

these conditions and stage of development. The effect of water stress was greater on *Q. lusitanica*, which experienced a large reduction in water potential and mortality when subjected to the drought treatment. Exploring the niche dynamics of *P. lophantha* through multi-site comparisons, considering different areas of invasion, improved the understanding of the invasion, avoided underestimating the potential for large-scale expansion of *P. lophantha* in Europe, and proved that using data from both native and invaded ranges is more adequate to predict the expansion potential of the species. Also, we studied the overlap of its niche with that of the small-scale *Q. lusitanica* population in Monte Pindo (A Coruña, Galicia, Spain), demonstrating that *P. lophantha* is a successful colonizer that can seriously threaten this natural area. This analysis also reinforced the results of previous predictive studies indicating that local management to prevent the expansion of *P. lophantha* should be a concern for the conservation of *Q. lusitanica*.

Ensemble prediction models of the distribution of the two species on a large scale (Europe) corroborated that *Paraserianthes lophantha* has a remarkable potential for expansion over European coastal areas with a mild climate. However, the expansion in the climates of the Atlantic façade is expected to be more conflicting than on the coasts of the Mediterranean Sea. Regarding *Quercus lusitanica*, we anticipate that the effects of climate change will be much more important and could seriously compromise the conservation of the species.

The combination of the SDMs calibrated with the different approaches in this thesis (regional and local scale) in risk models, corroborated the hypothesis that *P. lophantha* could pose a threat to the conservation of *Q. lusitanica* by identifying areas with a high risk of invasion, in which contact between both species could occur.

Finally, the risk analysis was performed following the European analysis for *Paraserianthes lophantha*, using the results from the previous chapters. The species distribution modeling work provided new information to answer the questions of the model, providing scientific evidence regarding the species' establishment and expansion capacity and impact the European territory, also incorporating aspects of climate change.

# Resumen

En el Antropoceno, explorar soluciones para la conservación de las plantas, el sustento de la vida en la tierra, frente a riesgos globales como las invasiones biológicas, debe ser una prioridad. La demanda creciente de nuevos enfoques de modelización de aplicación en gestión, conservación y evaluación de riesgos sobre la biodiversidad, se incrementó en los últimos años. La ciencia de la modelización debe avanzar en esta dirección, proporcionando recomendaciones que permitan responder a diferentes casuísticas, basadas en experiencias reales.

El objetivo de esta Tesis es resolver preguntas importantes acerca de esta cuestión, utilizando enfoques de trabajo complementarios, que puedan extrapolarse a otras situaciones equivalentes. Como especies modelo estudiamos *Paraserianthes lophantha* (Fabaceae), una especie exótica invasora, pariente cercana de las acacias australianas, *Acacia spp.* y *Quercus lusitanica* (Fagaceae), especie amenazada y de interés para la conservación. En concreto, evaluamos el riesgo del potencial invasor de *P. lophantha* sobre *Q. lusitanica* de forma holística, utilizando como herramientas los modelos de distribución de especies, complementados con estudios experimentales de respuesta de las plántulas de ambas especies a la sequía, fase crítica del desarrollo.

Los análisis se realizaron con registros de presencia localizados a partir de citas confiables confirmadas de las especies incluidas en bases de datos de referencia de plantas. Además, todos los registros de Galicia, se consultaron en su fuente original y se localizaron en campo para georreferenciar con precisión. Las variables ambientales utilizadas proceden de bases de datos relacionadas con el clima (WORLDCLIM, Atlas Climático de la Península Ibérica y CHELSA), usos del suelo (SIOSE), topografía o edafología. En algunos casos se generaron utilizando sistemas de información geográfica (ArcGis y Qgis).

Exploramos (1) diferentes enfoques de modelización de la distribución de especies (SDMs) aplicables a la gestión de áreas pequeñas, analizando el potencial predictivo de modelos calibrados en diferentes escalas para dirigir las labores de gestión en áreas muy reducidas; (2) el potencial de los SDMs de especies exóticas, calibrados con datos de los rangos invadidos, comparando el potencial predictivo de SDMs de *Paraserianthes lophantha* calibrados con datos del rango nativo *versus* datos del rango invadido -comparando a su vez las predicciones de modelos calibrados a escala regional *versus* escala local; (3) introducimos en la modelización variables relacionadas con las posibles vías de introducción y dispersión de especies exóticas -datos de la cobertura del suelo; (4) evaluamos la posible interacción competitiva en condiciones de sequía de *P. lophantha* frente a *Quercus lusitanica*; (5) estudiamos la dinámica de nicho de *P. lophantha* entre varios rangos invadidos, para la elección de las áreas de calibración de los modelos predictivos así como para una mejor comprensión de las tolerancias de la especie; (6) evaluamos si el estudio multisitio de la dinámica de nicho entre el área de distribución nativa y más de un área de invasión puede contribuir a anticipar el potencial de expansión de las especies exóticas invasoras; (7) evaluamos si los resultados de un análisis de solapamiento de nicho a pequeña escala pueden ser utilizados para fines de conservación local; (8) proyectamos las distribuciones de *P. lophantha* y *Q. lusitanica* en escenarios climáticos futuros; (9) evaluamos la posible amenaza de *P. lophantha* sobre *Q. lusitanica*, obteniendo mapas de riesgo, combinando diferentes SDMs generados para ambas; (10) implementamos los resultados en el análisis de riesgos de *P. lophantha* a nivel europeo.

El cálculo de modelos de distribución (SDMs) más precisos (calibrados con datos subóptimos), pero con variables de grano fino (25m) significativas, que expliquen su distribución en esas localidades (ej usos del suelo, orientación...) y la selección de la complejidad del modelo óptima, utilizando una evaluación cualitativa de los mismos, permitió una discriminación del espacio más adecuada para *Paraserianthes lophantha* y *Quercus lusitanica* que los SDMs calibrados con datos de los rangos de distribución completos, calibrados con variables de grano grueso (1Km) climáticas, lo que refuerza la utilidad de combinar enfoques locales y regionales para promover acciones de gestión local. Además, los SDMs de *P. lophantha*, calibrados en su rango invadido, fueron más útiles que los SDMs calibrados en su rango nativo, lo que demuestra que su uso como apoyo a la gestión debe aplicarse al menos con fines exploratorios. Esto permite incorporar variables significativas para la distribución de especies exóticas a pequeña escala -por ejemplo, los usos del suelo- o predecir la distribución de especies exóticas de las que se sospecha que han experimentado cambios en su nicho. Así mismo, encontramos que los SDMs calibrados a escala regional, utilizando variables de alta resolución, de enfoque local, son adecuados para mejorar las predicciones en áreas locales, al incluir información sobre un mayor número de datos de presencia y reducir el sobreajuste a los

datos locales. Además, proporcionan una discriminación nítida de las zonas en las que deben centrarse las acciones de conservación a escala regional. Todos estos enfoques permitieron superar las limitaciones de evaluar y gestionar el riesgo local de una invasión biológica sobre una población disyunta. Nuestro estudio experimental no identificó, que ninguna de las especies superará competitivamente a la otra en las condiciones y etapa del desarrollo estudiadas. El efecto del estrés hídrico fue mayor en *Q. lusitanica*, que experimentó una gran reducción en sus potenciales hídricos y mortalidad al someterla al tratamiento de sequía. La exploración de la dinámica de nicho de *P. lophantha* mediante comparaciones multisitio, considerando diferentes áreas de invasión, mejoró la comprensión de la invasión, evitó infravalorar el potencial de expansión de *P. lophantha* a gran escala en Europa y probar que, utilizar datos tanto del rango nativo como del invadido es más adecuado para predecir el potencial de expansión de la especie. También, estudiamos el solapamiento de su nicho con el de la población de *Quercus lusitanica* a pequeña escala en Monte Pindo (A Coruña, Galicia, España), demostrando que *P. lophantha* es una colonizadora exitosa que puede amenazar seriamente este espacio natural. Este análisis también reforzó los resultados de los estudios predictivos anteriores que señalan que la gestión local para evitar la expansión de *P. lophantha* debe ser una preocupación para la conservación de *Q. lusitanica*.

Los modelos predictivos de distribución de ambas especies a gran escala (Europa) permitieron corroborar que *Paraserianthes lophantha* tiene un notable potencial de expansión sobre las zonas costeras europeas de clima suave. Sin embargo, se espera que la expansión en los climas de la fachada Atlántica sea más conflictiva que en las costas del mar Mediterráneo. Respecto a *Quercus lusitanica*, prevemos que los efectos del cambio climático serán mucho más importantes y podrían comprometer seriamente la conservación de la especie.

La combinación de los SDMs calibrados con los diferentes enfoques en esta tesis (escala regional y local) en modelos de riesgo, corroboraron la hipótesis de que *P. lophantha* podría suponer una amenaza para la conservación de *Q. lusitanica* al identificar las áreas con alto riesgo de invasión, en las que se podría producir el contacto entre ambas especies.

Finalmente se realizó el análisis de riesgo siguiendo el análisis europeo para *P. lophantha*, aprovechando los resultados de los capítulos anteriores. Los trabajos de modelización de la distribución de especies permitieron aportar nueva información para responder a las cuestiones del modelo, aportando evidencias científicas relativas a la capacidad de establecimiento y expansión e impacto de la especie en el territorio europeo, incorporando también aspectos del cambio climático.



Abstract



# Introducción



# 1. Introducción

## 1.1 Amenazas para la conservación de la biodiversidad en el Antropoceno

Los próximos años van a ser decisivos para el futuro del planeta (Shoshitaishvili, 2021). Los modelos insostenibles de crecimiento infinito de las sociedades humanas recientes han impactado sobre los sistemas naturales finitos causando una transformación de la esfera terrestre equiparable a la ocasionada por las fuerzas geofísicas que marcaron las grandes eras geológicas de nuestra tierra (Crutzen, 2002; Szigeti, 2021). Tal es el impacto global de las acciones humanas, que se han transgredido los límites de la seguridad ecológica conduciéndonos a una crisis climática-ambiental sin precedentes (Vitousek, 1994). Esta crisis constituye uno de los principales desafíos a los que se deberá enfrentar la humanidad para asegurar el sustento del medio natural y, en definitiva, su supervivencia. Una parte muy importante de la solución al problema depende de frenar el grave declive acelerado de biodiversidad que se está sucediendo como consecuencia de la acción humana y que ha pasado a conocerse como “La sexta gran extinción masiva” (Barnosky *et al.*, 2011; Dirzo, Ceballos y Ehrlich, 2022). Para conseguirlo, se deben incrementar los recursos destinados a la conservación de la biodiversidad (Johnson *et al.*, 2017) y a combatir sus principales factores de amenaza, entre los que se encuentra el auge de las especies exóticas invasoras (Peter M. Vitousek *et al.*, 1997; Pyšek *et al.*, 2020) y los efectos del cambio climático (Thomas *et al.*, 2004; Mainka & Howard, 2010; Urban, 2015). Explorar soluciones para las plantas debe ser una prioridad, ya que son el sustento de la vida (Antonelli *et al.*, 2020).

### 1.1.1 Las especies exóticas invasoras

En la actualidad, en el ámbito de la biología de la invasión, está bastante aceptado que para establecer el *status* de una especie de planta para un territorio se deban responder tres preguntas fundamentales siguiendo a Pyšek *et al.* (2004):

- 1. Cuál es su estatus de origen.** La dicotomía nativa-exótica se establece con base en que las especies exóticas (en inglés *alien*, adventicio, exótico, extranjero, introducido, no autóctono, no nativo) son aquellas cuya presencia en una región no nativa se debe a la acción humana directa frente a la de procesos naturales, que tanto de forma accidental como intencionada, permitió superar sus barreras biogeográficas (Richardson, Pyšek & Carlton, 2010; Essl *et al.*, 2018).
- 2. Cuál es su posición en el proceso de invasión.** Conocer durante cuánto tiempo la especie exótica ha estado presente (tiempo de residencia) es un dato fundamental, especialmente a la hora de evaluar el riesgo sobre un territorio. Existen diferentes criterios en función de la región del planeta. Así, por ejemplo, en Europa se distingue entre archaeofitas y neofitas, si la introducción se produjo antes o después del año 1492 respectivamente, coincidiendo con el inicio de las grandes exploraciones del continente (Gassó *et al.*, 2010; Pyšek *et al.*, 2012), mientras que en Australia se distingue respecto al año 1802, en el que llegaron las primeras exploraciones europeas (Kloot, 1987).
- 3. Cuál es su estatus de invasión.** Se establece con base en *continuum* en el que las especies exóticas progresan entre fases en las que se encuentran naturalizadas (establecidas) o se comportan como invasoras (Richardson *et al.*, 2000).

Aunque en la era colonial se ha producido la introducción por acción del hombre de numerosas especies fuera de sus áreas de distribución nativas, con la globalización, este proceso se aceleró, escalando la magnitud del problema hasta su situación actual (Meyerson & Mooney, 2007; Hulme, 2009; Banks *et al.*, 2015; Seebens *et al.*, 2015; Van Kleunen *et al.*, 2015; Turbelin, Malamud & Francis, 2017). Actualmente, las especies exóticas invasoras han impactado globalmente no solamente en la biodiversidad (Mcgeoch *et al.*, 2010; Vilà *et al.*, 2011; Bellard, Cassey & Blackburn, 2016; Mollot, Pantel & Romanuk, 2017; Dueñas *et al.*, 2021; Gentili *et al.*, 2021), sino también en el funcionamiento y los servicios ecosistémicos (Charles & Dukes, 2008; Vilà *et al.*, 2010), la salud y bienestar humano, la seguridad alimentaria (Lazzaro *et al.*, 2018) o la economía (Pimentel *et al.*, 2000; Diagne *et al.*, 2021; Cuthbert *et al.*, 2022).

El papel de las especies exóticas invasoras como agentes de extinción merece la máxima atención

(Czech *et al.*, 1997; Wilcove *et al.*, 1998; Gurevitch & Padilla, 2004; Gaertner *et al.*, 2009; Baider & Florens, 2011; Bellard, Cassey & Blackburn, 2016; Pyšek *et al.*, 2017; Catford, Bode & Tilman, 2018; Dueñas *et al.*, 2021). Un claro ejemplo se muestra en los resultados de un análisis de la Lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2017), que estimó que las especies exóticas eran una de las causas implicadas en la extinción del 25% de plantas evaluadas (Blackburn, Bellard & Ricciardi, 2019). Es por ello que, cuando existan indicios de que las especies exóticas pueden interactuar con especies nativas sensibles, se deben incrementar los esfuerzos para evaluar la probabilidad y potenciales consecuencias de la interacción.

### 1.1.2 El cambio climático y la distribución de las plantas

La existencia del cambio climático global antropogénico reciente es inequívoca, perceptible y substancial, tal y como demuestran cientos de evidencias científicas recogidas en los últimos informes del Grupo de trabajo I del Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio (IPCC, 2021). Estos cambios que se avecinan están causando y causarán un impacto en todos los niveles de organización de la biodiversidad biológica (Hughes, 2000; Mccarty, 2001).

Respecto a las plantas, las alteraciones del clima afectan a los regímenes de temperatura, humedad, luz, evapotranspiración, etc., parámetros cuyas variaciones pueden producir alteraciones fisiológicas, y que pueden repercutir en su productividad, crecimiento, fenología, biología reproductiva, adaptación y, en definitiva, su supervivencia (Hughes, 2000). Todos estos efectos repercutirán en las abundancias poblacionales y en sus distribuciones, provocando desplazamientos latitudinales o altitudinales al variar las restricciones climáticas (Engler *et al.*, 2011). En definitiva, las nuevas condiciones climáticas repercutirán en sus distribuciones, por lo que evaluar los cambios potenciales en sus rangos de distribución juega un papel fundamental para evaluar la vulnerabilidad de las especies y el riesgo que supondrán las especies exóticas.

### 1.1.3 Las invasiones biológicas en una era de cambio

Las especies exóticas invasoras no son solamente componentes perjudiciales del cambio global en el Antropoceno (Vitousek *et al.*, 1997; Dukes & Mooney 1999; Mooney & Hobbs, 2000), sino que también podrían interactuar con otros componentes del mismo, como el cambio climático, pudiendo agravar sus efectos (Hellmann *et al.* 2008). Siendo así, la comprensión de las relaciones entre las especies exóticas y el cambio climático constituye a día de hoy una prioridad pero, a su vez, uno de los grandes desafíos para la ciencia (Dukes & Mooney, 1999; Vilà *et al.*, 2007; Hellmann *et al.* 2008; Bradley *et al.*, 2010; Mainka & Howard, 2010; Bellard *et al.*, 2013; Valladares *et al.*, 2015; Hulme, 2017; Robinson *et al.*, 2020).

Por un lado, el cambio climático podría favorecer el éxito de una invasión (Lopez *et al.*, 2022) permitiendo el establecimiento de las especies en nuevas áreas al eliminarse las barreras climáticas que limitarían su distribución. Por otro lado, la mayor disponibilidad de recursos gracias a los cambios ambientales podría hacer que el impacto sobre las especies coexistentes se incrementara a través de un incremento de su potencial competitivo (Hellmann *et al.* 2008). Esto podría favorecer su papel como agentes de extinción (Catford, Bode & Tilman, 2018). Por el contrario, el cambio climático podría actuar negativamente sobre la invasión (Bellard *et al.*, 2018). Por ello, es importante proporcionar información a los gestores de cómo se van a tener que enfrentar a contracciones o expansiones en el rango de la distribución de las especies exóticas y si el cambio climático les va beneficiar, más o menos, respecto a las especies nativas coexistentes (Liu *et al.*, 2017). Esta información será de gran valor para conocer el posible incremento del riesgo asociado o las oportunidades para atenuar esta problemática (Bradley *et al.*, 2010).

## 1.2 Los modelos de distribución de especies

### 1.2.1 Introducción a los modelos de distribución

Comprender la relación de las especies con el medio, sus requerimientos ecológicos y el cómo los factores ambientales bióticos o abióticos influyen en sus distribuciones es un tema central en la investigación ecológica fundamental y aplicada ( ). El empleo de este conocimiento para predecir sus distribuciones se ha vuelto fundamental para la investigación ambiental, la gestión de recursos, la previsión del cambio climático y la planificación de la conservación (Rushton, Ormerod & Kerby, 2004).

Una de las herramientas más utilizadas para integrar esta cuestión son los modelos de distribución de especies. De forma general, podemos definirlos como simplificaciones de una realidad heterogénea que, utilizando solo los componentes esenciales, nos permiten su interpretación o la resolución de problemas complejos (Jørgensen, 2009). Los modelos más empleados en la actualidad para comprender la distribución geográfica de las especies son los destinados a modelar sus áreas de distribución (Guisan & Zimmermann, 2000; Austin, 2002; Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009; Franklin, 2010; Mateo, Felicísimo & Muñoz, 2011; Peterson *et al.*, 2011; Guisan *et al.*, 2013; Guisan, Thuiller & Zimmermann, 2017). En función del proceso de modelización, la interpretación ecológica del resultado final y sus aplicaciones, han recibido diferentes denominaciones (Mateo, 2008), pero en la actualidad se conocen más frecuentemente como “modelos de distribución de especies” (SDMs, *Species distribution models*) (Franklin, 2010; Soberón, Osorio-Olvera & Peterson, 2017).

Su auge actual ha sido posible en gran parte por el desarrollo en paralelo de las nuevas tecnologías de datos en la ciencia de la computación y los Sistemas de Información Geográfica (GIS, *Geographical Information System*, López Lara *et al.*, 2022). Estos, permitieron trabajar con los datos espaciales necesarios para su construcción, la disponibilidad de mapas más apropiados para las escalas de trabajo necesarias y el desarrollo de las herramientas estadísticas incluidas en entornos de programación como R (Rushton, Ormerod & Kerby, 2004).

Los datos espaciales necesarios para construir los modelos son, por un lado, datos georeferenciados (coordenadas), relacionados con la distribución de las especies que registran generalmente su presencia (aunque en pocos casos se ha empleado también datos e ausencia, riqueza o de abundancia), conocidos de forma general como “registros de presencia” u “ocurrencias”. Se encuentran disponibles en diversas bases de datos (ver Franklin *et al.*, 2017 para resumen), como por ejemplo GBIF (GBIF.org; 2018), Flora-On (Carapeto *et al.*, 2018), SIVIM (Font, 2013) o Anthos (Anthos, 2012), que albergan datos procedentes de colecciones de historia natural (herbarios o museos) y/o observaciones en campo, tanto de investigadores, como de usuarios de aplicaciones de ciencia ciudadana como iNaturalist, etc. (iNaturalist.org, 2022).

Dado que los datos de registros de presencia proceden de fuentes muy heterogéneas (utilizando diferentes métodos y esfuerzos) para su empleo en los modelos, deben ser procesados. Esto implica la revisión de su fiabilidad (puesto que en algunas especies pueden ocurrir errores de identificación taxonómica) y de la precisión de la georreferenciación (que debe de coincidir con el de las variables ambientales) y la corrección de posibles sesgos derivados de la falta de diseño de muestreo, el infra muestreo del área de distribución de la especie o la autocorrelación espacial entre las presencias, entre otros. También es posible que datos procedentes de estas fuentes estén ausentes (Lobo, 2000) y deban ser completados con muestreos dirigidos, para conseguir una modelización adecuada.

Otros datos necesarios para la construcción de los modelos son las variables ambientales, que influyen sobre la distribución de especies, conocidas en el ámbito de la modelización como “variables predictoras”. Estas son almacenadas en mapas de formato <**raster**> en los que cada uno de los píxeles que los componen tiene el valor de la variable en ese punto del espacio. La selección de estas variables está fuertemente condicionada a la escala y resolución de trabajo (Austin & Van Niel, 2011), como se detalla más adelante.

En general, las variables ambientales seleccionadas deben influir notablemente sobre la distribución de la especie, para lo que se puede partir del conocimiento previo de su biología (Austin, 2002; Petitpierre *et al.*, 2017) o recurrir a herramientas estadísticas que faciliten su selección automática (ejem. *fuzzySim* Barbosa, 2015). También es importante valorar los *datasets* que se emplean (Peterson & Nakazawa, 2008), así como analizar la correlación entre las variables, para evitar introducir varias veces en el modelo la misma información (Dormann *et al.*, 2013).

Una vez procesados los datos de registros de presencia y las variables predictoras, estas se relacionan mediante procedimientos estadísticos que permiten describir sus relaciones. Lo que se modeliza es, fundamentalmente, una instantánea del nicho ecológico, que se puede definir como el conjunto de tolerancias y límites en el espacio multidimensional que definen dónde una especie habita (Grinnell, 1917; Hutchinson *et al.*, 1957). El modelo es posteriormente proyectado en el espacio geográfico para representar la idoneidad del mismo para la presencia de la especie. Esto se consigue estableciendo una similitud entre cada punto de dicho espacio con los puntos en los que la especie está presente.

### 1.2.2 La escala de estudio en los modelos de distribución

Seleccionar la escala apropiada de análisis para captar los factores clave que controlan los patrones de distribución de las especies es uno de los pasos más importantes para conseguir modelos precisos (Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005; McGill, 2010; Vicente *et al.*, 2014; Guisan, Thuiller & Zimmermann, 2017). La escala espacial se compone del grano y la extensión. El grano o resolución se refiere al tamaño de la unidad mínima de resolución espacial que utilizamos (píxel). La extensión se refiere al tamaño del área de estudio. Diferentes autores han establecido distintas clasificaciones de la escala. Pero, de forma general, se puede diferenciar, basándose en la extensión, entre “grandes escalas” (escalas globales, continentales o regionales, asociadas con granos o resoluciones gruesas), frente a las escalas pequeñas (paisaje o locales, asociadas con resoluciones finas) (Pearson & Dawson, 2003; Franklin, 2010).

Se ha sugerido un esquema jerárquico de los factores que sustentan las distribuciones de las especies de plantas en múltiples escalas espaciales (Petitpierre *et al.*, 2016). En general, examinar las relaciones especies-clima es crucial para predecir sus distribuciones a gran escala (Guisan & Zimmermann, 2000; Thuiller, Araújo & Lavorel, 2004) o evaluar las dinámicas de sus nichos (Soberón & Nakamura, 2009). Esto se debe a que las variables climáticas se relacionan con factores directos que tienen un gran impacto en el mantenimiento de su integridad fisiológica (Austin & Smith, 1989) y se mantienen más constantes, por lo que poseen un gran potencial predictivo (Guisan & Zimmermann, 2000).

En cambio, a escalas más pequeñas (paisaje, local), otros factores relacionados con la microtopografía (pendiente, orientación, distribución del agua superficial, etc.), se vuelven los principales impulsores de la distribución de las plantas (Wiens, 1989; Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005; Mateo *et al.* 2019a; Mateo *et al.* 2019b). Además, en estas escalas es importante el uso de variables de cobertura del suelo para evaluar los patrones de distribución, no sólo por la importancia que tiene para explicar las distribuciones de las especies (Thuiller, Araújo & Lavorel, 2004; Bradley & Fleishman, 2008), sino para afrontar uno de los principales factores de amenaza del cambio global, como son los cambios en los usos del suelo (Sala *et al.*, 2000; Jaureguiberry *et al.*, 2022).

### 1.2.3 Aplicación de los modelos de distribución de la biodiversidad

De forma general, los modelos de distribución apoyan la toma de decisiones en materia de conservación, proporcionando soluciones en diversos contextos (Guisan *et al.*, 2013). Además, permiten introducir los pronósticos de las condiciones futuras, que facilitan la comprensión sobre cuál va a ser el efecto de cambio climático sobre sus distribuciones, lo que permitirá una mejor planificación a largo plazo (Thomas *et al.*, 2004; Thuiller, Lavorel, *et al.*, 2005; Pearson *et al.*, 2006; Felicísimo *et al.*, 2011).

#### 1.2.3.1 Aplicación de los modelos de distribución en relación a las especies exóticas

En relación a las invasiones biológicas, las aplicaciones de los modelos cobran gran valor (Townsend Peterson, 2003; Thuiller, Richardson, *et al.*, 2005; Richardson & Thuiller, 2007; Fernandes *et al.*, 2019; Srivastava, Lafond & Griess, 2019; van Rees *et al.*, 2022), especialmente en los análisis de riesgos (Fernandes *et al.*, 2019) y los sistemas de alerta temprana (Thuiller, Richardson *et al.*, 2005; Bradley *et al.*, 2010). Sus predicciones permiten pasar de una acción reactiva a una gestión proactiva (Townsend Peterson, 2003), es decir, permiten identificar las especies que podrían invadir un territorio antes de producirse su introducción (Townsend Peterson, 2003; Schneider, Makowski & Van Der Werf, 2021), lo que permite prevenir, lo que se considera la medida de gestión más eficaz (Kumschick *et al.*, 2015).

Si la introducción ya se produjo, las predicciones de los modelos permiten identificar las zonas del territorio que son adecuadas para el establecimiento de la especie, lo que a su vez permite anticiparse a su expansión en la nueva región, señalando donde deben focalizarse los esfuerzos de monitoreo y manejo, pudiendo incorporar, también, las previsiones de distribución futuras (Bradley, Wilcove & Oppenheimer, 2010). Estas predicciones son de especial utilidad para detectar si las expansiones se producirán sobre zonas con alta biodiversidad (Thuiller, Richardson, *et al.*, 2005) o sobre zonas favorables para especies sensibles o amenazadas (Kleinbauer *et al.*, 2010). La combinación de los modelos de especies exóticas con los de especies amenazadas permite construir modelos de riesgo, que pueden utilizarse como criterio espacial para identificar las zonas de mayor conflicto (Benito *et al.*, 2009).

### **1.2.3.2 Aplicación de los modelos de distribución a la conservación de especies**

La utilidad de los modelos de distribución en la conservación de especies amenazadas ha quedado demostrada en numerosos estudios (Benito de Pando & Peñas de Giles, 2007; Rodríguez *et al.*, 2007; Mateo, Felicísimo & Muñoz, 2011; Guisan *et al.*, 2013). Por ejemplo, destaca su potencial de optimización de recursos para un seguimiento más rentable, que permite dirigir los muestreos para localizar nuevas poblaciones de especies de las que se dispone de menos información (Fois *et al.*, 2018), como pueden ser las especies raras o amenazadas (Guisan *et al.*, 2006; Alfaro-Saiz *et al.*, 2015) o para ampliar los atlas florísticos cuando se carece de datos exhaustivos (Lobo, 2000; Franklin, 2010). Además, sirven para evaluar los impactos producidos por los acelerados cambios en los usos del territorio o la huella humana (Gallardo, Zieritz & Aldridge, 2015; Wang & Xu, 2016; Wan, Wang & Yu, 2017). Identifican zonas que puedan servir para proteger especies amenazadas (Zhang, Slik & Ma, 2017) o para realizar reintroducciones (Martínez-Meyer *et al.*, 2006; Adhikari, Barik & Upadhyaya, 2012), lo que es de gran ayuda para diseñar planes de conservación *in situ*. Además, pueden apoyar las evaluaciones de la IUCN (2012) permitiendo cálculos como el área potencial de ocupación (Jiménez-Alfaro, Draper & Nogués-Bravo, 2012) o el área que se debería compensar con colonización asistida para compensar la pérdida de rango por el cambio climático (Casazza *et al.*, 2021).

### **1.2.4 Recomendaciones en la modelización de la distribución de especies**

En los últimos años, han crecido las recomendaciones metodológicas sobre cómo elaborar los modelos predictivos, tras lo que se han propuesto unos estándares y directrices de buenas prácticas (Araújo *et al.*, 2019).

Así, numerosos estudios han explorado los criterios para establecer estas recomendaciones metodológicas de forma objetiva centrándose en cuestiones relacionadas con la conceptualización, que abarca tener en cuenta los objetivos de la modelización (Merow *et al.*, 2013; Suárez-Seoane *et al.*, 2018), los taxones objetivo (Araújo & Guisan, 2006; Zurell *et al.*, 2020), la elección de la extensión espacial o delimitación del background (Yerson & Raza, 2010; Barve *et al.*, 2011; Acevedo *et al.*, 2012; Vale, Tarroso & Brito, 2014), los tipos de variables (Thuiller, Araújo & Lavorel, 2004; Yerson & Gonzalez, 2011; Fourcade, Besnard & Secondi, 2018); los datos, que abarca los tamaños de muestra (van Proosdij *et al.*, 2016), la selección o el particionamiento de datos (ZarzoArias *et al.*, 2022), la selección de datos ambientales (Fourcade, Besnard & Secondi, 2018); el ajuste del modelo (Radosavljevic & yerson, 2014; Yerson & Gonzalez, 2011; Warren & Seifert, 2011; Halvorsen *et al.*, 2016; Shcheglovitova & Yerson, 2013), la selección del método de modelización (Elith *et al.*, 2006), puntos de corte (Jiménez-Valverde, 2014); la evaluación del modelo (Lobo, Jiménez-Valverde & Real, 2008; Warren & Seifert, 2011) o el análisis de salidas del modelo, entre otros.

Sin embargo, siguen siendo necesarias nuevas aproximaciones prácticas y efectivas para mejorar estos estándares (Araújo *et al.*, 2019). En concreto, son necesarios nuevos enfoques para mejorar la transferibilidad de los modelos de las especies exóticas en el espacio, entre sus rangos nativos e invadidos, y para predecir su potencial interacción con especies sensibles, acercando la modelización a las necesidades de gestión reales.

### **1.2.5 Distintos enfoques de los modelos aplicados a la gestión de especies exóticas**

#### **1.2.5.1 Los estudios de dinámica de nicho**

Una cuestión muy debatida en el campo de la modelización de las especies invasoras es si el alcance potencial de la invasión en un nuevo rango debe predecirse con SDM calibrados con datos del área de distribución nativa o del área invadida. La exploración de las dinámicas de nicho de las especies exóticas entre los hábitats nativos y los nuevos nichos ocupados como paso previo a la modelización de la distribución, puede desempeñar un papel importante a la hora de abordar esa decisión (Pearson & Dawson 2003; Pearman *et al.* 2008; Wiens *et al.* 2010; Parravicini *et al.* 2015; Sequeira *et al.* .2018a).

Se ha postulado que, si el nicho se conserva en todo el espacio geográfico, los modelos deberían ajustarse en el rango nativo (Thuiller *et al.* 2005). Sin embargo, durante los procesos de invasión los nichos pueden sufrir expansiones, contracciones o desplazamientos en el espacio y el tiempo, experimentando lo que se conoce como “dinámicas de nicho” (Pearman *et al.* 2008; Soberón & Nakamura 2009; Wiens *et al.* 2010). Además, las especies podrían no estar “en equilibrio” con el ambiente (Gallien *et al.*, 2012),

especialmente si se encuentran en estadios de invasión tempranos (Václavík & Meentemeyer, 2012). En estas circunstancias, utilizar datos de ambos rangos podría evitar subestimar los potenciales de invasión (Broennimann & Guisan 2008; Jiménez-Valverde *et al.*, 2011).

Son numerosos los trabajos que han tratado de hacer generalizaciones sobre cómo de comunes son los cambios de nicho en las plantas introducidas, sin embargo, continua un debate generalizado, con diferentes enfoques, como mostramos a continuación. Algunos estudios sintetizan los hallazgos de muchas especies y muestran que los cambios de nicho son comunes (Early & Sax, 2014; Dellinger *et al.*, 2016; Atwater *et al.*, 2018), mientras que otros encontraron que la conservación de nicho es más frecuente (Petitpierre *et al.* 2012; Liu *et al.*, 2020). En todo caso, queda claro que todavía hay necesidades de investigación respecto con especies particulares (Liu *et al.*, 2020) siguiendo las recomendaciones metodológicas más recientes (Liu *et al.* 2022) y utilizando técnicas que permitan caracterizar y comparar las interacciones de especies con el entorno para abordar esa pregunta de manera significativa (Peterson, 2011; Guisan *et al.*, 2014; Bates & Bertelsmeier 2021; Liu *et al.*, 2022).

El estudio de los cambios de nicho en las plantas introducidas permite una mayor comprensión de sus tolerancias a las condiciones ambientales (Chase & Leibold, 2003; Sax *et al.*, 2013). También, permite dar respuesta a preguntas clave para la ecología y la biología de la conservación, sobre los supuestos de conservación de nicho (Wiens *et al.*, 2010) o abordar adecuadamente los efectos potenciales del cambio global en las distribuciones futuras (Pearson & Dawson 2003; Pearman *et al.* 2008; Bellard *et al.* 2013, Chevalier *et al.*, 2022). (Thuiller, Araújo & Lavorel, 2004; Pearman *et al.*, 2008; Petitpierre *et al.*, 2012). En conjunto, estos resultados son muy valiosos para ofrecer apoyo en el desarrollo de estrategias de gestión (Sax *et al.* 2013; Liu *et al.*, 2020).

El enfoque clásico para estudiar la dinámica de nicho de las especies invasoras consiste en comparar nichos entre el rango nativo y otro rango de invasión único (Pearman *et al.* 2008; Soberón & Nakamura, 2009; Wiens *et al.*, 2010). Sin embargo, los estudios comparativos de sitios múltiples de la dinámica del nicho climático entre el rango nativo y más de una invasión, pueden ofrecer algunas ideas importantes para comprender mejor los procesos de invasión (Broennimann *et al.* 2014). Los estudios que evalúan si los cambios de nicho son consistentes en varios rangos son menos frecuentes, aunque algunos autores ya los han abordado (ver Guo *et al.*, 2013; Bulleri *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2016; Hill *et al.*, 2017; Datta *et al.*, 2019; Christina *et al.*, 2020; Dinis *et al.*, 2020; Carlin *et al.*, 2022).

Los análisis utilizados en este tipo de estudios también son de interés para determinar si las especies exóticas pueden amenazar la conservación de las especies nativas vulnerables coexistentes, al permitir visualizar y estimar el grado de superposición de los nichos de dos especies. A pesar de que varios estudios han explorado esta cuestión utilizando metodologías de análisis de nicho como Ecospat (Di Cola *et al.*, 2017; Broennimann *et al.*, 2021; Castellanos-Mejía *et al.*, 2021; Alves *et al.* 2021; Bercé *et al.*, 2021), ningún estudio previo lo ha investigado a escala fina del paisaje (<1 km resolución).

### **1.2.5.2 Uso de rangos nativos versus rangos invadidos en la calibración de los modelos**

Cuando el nicho de una especie exótica está ampliamente conservado, la distribución potencial en un rango recién invadido puede predecirse ajustando los modelos antes en el rango nativo (Fitzpatrick & Hargrove, 2009; Peterson 2003). Sin embargo, cuando se necesitan modelos aplicados a la gestión en áreas locales pequeñas del rango de invasión surgen limitaciones, como la no disponibilidad de datos completos de presencia (Araújo & Guisan, 2006; Jimenez-Valverde *et al.*, 2011), o los problemas de extrapolación debido a climas no análogos entre los rangos ocupados (Fitzpatrick & Hargrove, 2009).

Otro enfoque que puede proporcionar información importante sobre el nicho que una especie invasora puede ocupar, es considerar solo los rangos invadidos en las predicciones (Bradley *et al.*, 2010), calibrando los modelos utilizando datos de presencia del rango invadido (Jimenez-Valverde *et al.*, 2011). Así, hay varios ejemplos de modelos basados en este enfoque (Barbet-Massin *et al.*, 2018; Loo *et al.*, 2007) que demostraron que, aunque pueden obtener resultados menos precisos, también se pueden lograr predicciones robustas (Vaclavík & Meentemeyer, 2012). Este enfoque permite incorporar además las variables importantes para explicar las distribuciones a nivel local (Descombes., 2016).

### **1.2.5.3 La importancia de los estudios a escala local**

Los patrones de las invasiones biológicas y los procesos ecológicos que generan estos patrones varían a

lo largo de las escalas espaciales (Pauchard & Shea, 2006; Gaertner *et al.*, 2009). Siendo así, la gestión de las invasiones se puede beneficiar de estudios en múltiples escalas espaciales (Collingham *et al.*, 2000; Pyšek & Hulme, 2005; Loo *et al.*, 2009; Guisan *et al.*, 2014; González-Moreno *et al.*, 2014), resultando los estudios a escala local especialmente útiles para enfocar los esfuerzos de monitoreo y manejo (Ficetola, Thuiller & Miaud, 2007). Sin embargo, el empleo de una gran escala es más común, tanto en los trabajos enfocados en la modelización de la distribución de las invasoras (Bradley *et al.*, 2010b; Ficetola *et al.*, 2007; Lamsal *et al.*, 2018; Thapa *et al.*, 2018), como en el análisis de sus dinámicas de nicho (Broennimann *et al.*, 2007; Pearman *et al.*, 2008). En cambio, los estudios enfocados en escalas locales utilizando datos de alta resolución (<1 km), son prácticamente inexistentes (Descombes *et al.*, 2016).

Además, cuando se necesita valorar la potencial interacción de especies exóticas con poblaciones de especies nativas, por ejemplo, poblaciones disyuntas o endemismos reducidos, el uso de escalas asociadas a granos finos, permite captar factores clave que pueden estar condicionando la persistencia de las especies sensibles en esas localidades (Ficetola, Thuiller & Miaud, 2007; Draper, Marqués & Iriondo, 2019; Tomlinson *et al.*, 2020; Navarro Cerrillo *et al.*, 2021).

### 1.3 Analizando las consecuencias de la interacción entre especies exóticas y nativas

#### 1.3.1 El papel de la competición y otras ventajas competitivas

Los modelos predictivos permiten identificar las zonas del espacio donde es probable que se produzca el contacto entre especies, pero son necesarios otros estudios complementarios para evaluar el resultado potencial de la interacción. Las especies exóticas pueden amenazar a las especies nativas mediante su superioridad competitiva (Vilà & Weiner, 2004; Kuebbing & Nuñez, 2016). Esta característica es de especial preocupación cuando el contacto se produce con poblaciones de especies con problemas de conservación (Czech *et al.*, 1997; Wilcove *et al.*, 1998; Baider & Florens, 2011; Catford *et al.*, 2018), ya que podría ser el factor que determine la desaparición de estas poblaciones (Leathwick & Austin, 2001).

Uno de los aspectos que pueden determinar esa superioridad competitiva es la producción de biomasa, para lo que una germinación temprana juega un papel muy importante (Weigelt *et al.*, 2002). Una característica especialmente preocupante que beneficia a las especies exóticas invasoras, como las pertenecientes al grupo de las acacias, es la elevada producción de semillas que impulsa su éxito colonizador. Además, otros rasgos ecofisiológicos de estas especies les permiten incrementar la adquisición de los recursos. Su rápido crecimiento les permite superar en altura a la vegetación nativa rápidamente y tras formar un sombreado denso, ejercer una competencia por la luz. En especies fijadoras de nitrógeno, al cambiar las características del suelo se puede favorecer el éxito colonizador en el espacio (Morris *et al.*, 2011).

En este sentido, estudiar las interacciones en la etapa de plántula es de gran importancia. La competición es uno de los procesos clave que estructuran las comunidades vegetales, ya que podrían producir numerosos efectos en cascada en las dinámicas comunitarias o ecosistémicas (Grime, 2012). Esto puede ser especialmente importante en especies que forman en el suelo bancos de semillas muy grandes como las Acacias, en las que germina una gran cantidad de plántulas (Le Maitre *et al.*, 2011). Si se confirma el dominio competitivo de las plántulas invasoras, se reforzará la necesidad de centrar los esfuerzos de gestión en la erradicación en esta fase crítica del desarrollo.

#### 1.3.2 El papel del cambio climático en la interacción entre especies

Una preocupación importante para la biología de la conservación es si el cambio climático beneficiará más a las especies invasoras o a las nativas (Vilà *et al.*, 2007; Bradley *et al.*, 2010; Valladares *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017; Catford, Bode & Tilman, 2018), especialmente cuando la expansión de una especie invasora se produce hacia zonas con hábitats de especies amenazadas (Kleinbauer *et al.*, 2010). Para resolver esta cuestión, se necesitan investigaciones específicas que identifiquen la especie favorecida en cada escenario (Verlinden *et al.*, 2013).

Los cambios en los patrones climáticos asociados con el cambio global podrían acelerar la velocidad y aumentar la magnitud de los procesos de desplazamiento (Hughes, 2000; Valladares *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017; Catford *et al.*, 2018). En particular, los cambios relativamente rápidos en los procesos de sequía, son

uno de los efectos más notables del cambio climático sobre el funcionamiento de las especies (Aghakouchak *et al.*, 2021).

En ese sentido, los estudios experimentales en los que se tomen datos empíricos sobre las interacciones entre las especies bajo condiciones de estrés por una baja disponibilidad de agua ayudan a abordar los problemas de conservación (Mainka & Howard, 2010; Valladares *et al.*, 2015), entre ellos, la presión competitiva de las especies exóticas invasoras.

Para abordar tales investigaciones, los experimentos de invernadero que involucran mezclas de especies simples por pares en diseños factoriales completos son un punto de partida adecuado (Scheiner & Gurevitch 2001). Este tipo de diseño experimental nos permite estudiar la respuesta de caracteres funcionales que pueden verse afectados por la escasez de agua y por las interacciones entre plantas. Parámetros como la relación raíz/vástago (Leiva & Fernández-Alves 1998; Otieno *et al.* 2005; Kawaletz *et al.* 2014; Abbas *et al.* 2019; Qi *et al.* 2019) o el potencial hídrico (Fotelli *et al.*, 2000; Viole *et al.* 2009) brindan información importante sobre las respuestas de las plantas al estrés por sequía y/o competencia. Además, existen varios índices de intensidad de competencia para cuantificar la magnitud de las interacciones entre plantas (Grace 1995; Goldberg *et al.* 1999; Weigelt & Jolliffe, 2003). El índice de interacción relativo propuesto por Armas *et al.* (2004) es una forma útil de evaluar las interacciones competitivas de manera comparable y revelar los resultados competitivos entre especies nativas e invasoras (Rodríguez-Echeverría *et al.* 2013; Ulrich & Perkins 2014; Abd El-Gawad *et al.* 2017) o bajo estrés (Domenech & Vilà 2008; Filazzolá *et al.*, 2018).

### 1.3.3 Los modelos de riesgo

La combinación de modelos de distribución de especies exóticas y amenazadas en modelos de riesgo se ha propuesto ya hace tiempo (Benito *et al.*, 2009), aunque ha tenido una escasa acogida, a pesar de su gran potencial. Por un lado, los modelos de riesgo podrían ser de gran utilidad para la evaluación de las amenazas sobre las especies a gran escala, como por ejemplo, en las valoraciones del estado de conservación, siguiendo las directrices de la IUCN (2012). Por otro lado, su aplicación en escalas locales podría servir para valorar la posibilidad de interacción entre especies exóticas invasoras y especies nativas con requerimientos ecológicos similares.

## 1.4 La gestión de especies: de lo global a lo local

A finales del siglo XX, surgieron iniciativas políticas relacionadas con los esfuerzos de conservación a nivel internacional que marcan las líneas de actuación de los últimos tiempos para frenar la crisis de biodiversidad. Una de las iniciativas globales de referencia es la *Estrategia mundial para la conservación*, un documento elaborado por la IUCN para orientar a tres grupos principales (funcionarios, conservacionistas y responsables de desarrollo). Siguiendo sus bases, se establecieron diferentes acuerdos a nivel internacional que favorecen los compromisos políticos en favor de un desarrollo sostenible que garantice la conservación de la diversidad biológica. Entre ellos, destacan los que ponen el foco sobre la protección de especies y en planificar y aplicar medidas de adaptación y mitigación frente al cambio climático, así como en combatir a las especies exóticas invasoras, cuya ejecución traducida en instrumentos legalmente vinculantes depende de las naciones.

Siguiendo este enfoque, la Unión Europea adoptó una ambiciosa estrategia que tiene el objetivo de detener la pérdida de la biodiversidad y la degradación de los servicios ecosistémicos. Para ello, se dota de herramientas normativas como son las Directivas de aves y hábitats, que establecen un marco para tratar de alcanzar un estado de conservación favorable de todos los hábitats y especies de importancia europea. Especial importancia en su desarrollo tiene la implantación por los distintos estados miembros la red Natura 2000 y la elaboración y aplicación de planes de gestión con medidas de conservación y restauración para estos lugares Natura 2000. Más recientemente se adoptan compromisos legales específicos en materia de especies exóticas invasoras y de infraestructura verde, que persigue el mantenimiento y mejora de los servicios ecosistémicos y la restauración de ecosistemas degradados .

La aplicación de estas medidas se plasma a través de la delimitación de distintos tipos de espacios protegidos, zonas de protección de especies, corredores ecológicos, entre otras figuras. En estas áreas se promueve la implantación de distintos tipos de planes de gestión, que definen los elementos significativos

a proteger, su estado de conservación, determinan las alternativas de gestión y las limitaciones que deban establecerse y promueven la aplicación de medidas de conservación y restauración. Para conseguir su finalidad, estos planes se deben apoyar en conocimientos científicos, de forma que la toma de decisiones sobre el uso de estos espacios sea cada vez menos intuitiva y más ajustada a su funcionamiento ecológico, minimizando el uso de la intuición del gestor (Alonso *et al.*, 2002).

Con la finalidad de cumplir con el compromiso de hacer frente a las invasiones biológicas se aprueba el reglamento UE 1143/2014, aunque antes ya en España se aprobaron el Real Decreto 630/2013 regulando el Catálogo español de especies exóticas invasoras. Ambas normas establecen que se debe mantener actualizada una lista en la que se incorporarán aquellas especies exóticas más preocupantes en sus ámbitos de aplicación tras someterlas a un análisis de riesgos.

Los análisis de riesgos deben establecer el riesgo que una especie supone sobre un territorio a partir de las mejores pruebas científicas disponibles sobre su probabilidad de entrada, establecimiento, propagación, así como sus impactos en la biodiversidad. En el caso del reglamento europeo, para establecer el riesgo, es de gran importancia estimar su probable distribución entre los estados miembros, que se valora teniendo en cuenta las condiciones presentes y futuras, además de sus posibles conflictos con especies autóctonas. Los modelos de distribución de especies, son una herramienta potente para completar los análisis de riesgo, permitiendo contestar a preguntas relativas a la capacidad de establecimiento y expansión con mayor nivel de confianza (Fernandes *et al.*, 2019).

## 1.5 Especies modelo

### 1.5.1 Especie amenazada: *Quercus lusitanica* Lam. (Fagaceae)

*Quercus lusitanica* Lam., especie conocida como “quejigo portugués” y en Galicia “carballo enano”, es un roble estolonífero de hábito arbustivo y generalmente postrado, de entre 30 - 100 cm de altura, condición singular entre los robles europeos (Llamas *et al.*, 2003) y que, muy raramente, alcanza 3 m de altura (Amaral Franco, 1990). Su área de distribución natural se extiende entre varias zonas de la costa Atlántica de la península Ibérica y el norte de África (Marruecos) (Rivas-Martínez & Sáenz Lain, 1991). En la Península Ibérica, cuenta con poblaciones en Cáceres, el extremo occidental de Andalucía - en la Sierra Morena occidental (Huelva) y Sierras Béticas occidentales (Cádiz y Málaga) - y el centro y sur de Portugal, penetrando por el valle del Tajo hasta el sur de la Beira Baixa (Amaral Franco, 1990; Cabezudo & Latorre, 2001; Cabezudo *et al.*, 2005; Pulido *et al.*, 2007; Carapeto *et al.*, 2017). En estos territorios, aparece bajo el subsuelo de alcornocales o pinares y matorrales silicícolas, sobre suelos arenosos o de grava, alcanzando los 600 m de altitud (Amaral Franco, 1990).

Estas zonas presentan un clima Mediterráneo y por tanto, se caracterizan por un periodo de sequía estival, además de un clima suave, por la influencia del océano. Además, aunque varias características le permitirían hacer frente a las condiciones de sequía como sus estrategias funcionales (Ramírez-Valiente *et al.* 2020) o rasgos ecofisiológicos (Ramírez-Valiente *et al.* 2022), estas podrían ser insuficientes, si estos se vuelven más frecuentes, prolongados o extremos en su área de distribución, tal como se ha señalado para especies del mismo género (Lloret *et al.* 2004; Galiano *et al.* 2012; Bussotti *et al.* 2014; Barbeta & Penuelas, 2016; Gentilesca *et al.* 2017).

En Galicia, existe una única población disyunta, que representa el extremo noroccidental de su distribución, distanciada 158 km de la población más cercana (Llamas *et al.*, 2003). Esta población se encuentra en el macizo del Monte Pindo (Concello de Carnota, A Coruña, NO de España), incluida en la ZEC (Zona de Especial Conservación) Carnota - Monte Pindo (ES 1110008) declarada en el año 2014 (Decreto 37/2014). En esta localidad, *Q. lusitanica* crece en laderas pedregosas empinadas, cálidas y soleadas, orientadas al sur, sobre suelos poco desarrollados (Amigo & Romero-Buján, 2018), en un territorio de macrobioclima Templado (según la clasificación bioclimática de Rivas-Martínez *et al.*, 2014), donde existen condiciones locales de submediterraneidad (Amigo & Romero-Buján, 2018).

#### 1.5.1.1 Factores de amenaza y estado de conservación de *Quercus lusitanica* Lam.

Si bien existe un consenso en que existe un cambio climático y sus impactos se incrementarán en el futuro, estos no serán regionalmente uniformes. Las poblaciones de *Quercus lusitanica* se sitúan en una

de las regiones del planeta que más va a sufrir las consecuencias del cambio climático. La biodiversidad se va a ver especialmente amenazada en la cuenca mediterránea por un calentamiento generalizado y una disminución de la precipitación, aunque con una variabilidad grande entre regiones (Cherif *et al.*, 2022), así como por una continentalización (Aguilera *et al.*, 2015). Además, esta es una de las zonas más susceptibles a la invasión del hemisferio norte (Thuiller, Richardson, *et al.*, 2005), cuyas invasiones pasadas han causado declives en la riqueza de especies nativas (Gaertner *et al.*, 2009). Dentro de la cuenca mediterránea, se espera que las especies propias de las zonas septentrionales sean las más sensibles al cambio y que experimentan una expansión a latitudes nortes junto con un gran número de especies de la región atlántica (Thuiller *et al.*, 2005).

Respecto al estado de conservación, *Quercus lusitanica* fue evaluada para la Lista Roja de la IUCN con la categoría ‘LC, preocupación menor’ (Jerome & Vázquez, 2018). Desde el punto de vista de su protección legal, debido a la localización disyunta y área de ocupación reducida, en la comunidad autónoma de Galicia, está incluida en el Catálogo gallego de especies amenazadas con la categoría “Vulnerable” (Decreto 167/2011). En esta singular población gallega, se han detectado amenazas como aislamiento poblacional, hibridación con otras especies de *Quercus*, modificaciones del hábitat, incendios forestales, o presencia de especies exóticas e invasoras (Llamas *et al.*, 2003).

#### 1.5.2 Especie exótica invasora: *Paraserianthes lophantha* (Fabaceae)

*Paraserianthes lophantha* pertenece a la familia Fabaceae (Leguminosae). Conocida como acacia cres-tada o acacia del cabo, está muy emparentada con las acacias (*Acacia* s.s.) australianas, invasoras en todo el mundo (Brown *et al.*, 2008). Es una especie arbórea de hasta 10 m, o arbustiva. Originaria del suroeste de Australia, donde se distribuye de forma dispersa en zonas próximas a la costa, zonas costeras y en pequeñas islas (Cowan, 1988).

En su área de distribución natural, crece en bosques abiertos de eucaliptos, arbustos de *Allocasuarina* y *Melaleuca*, matorrales y pastizales costeros. Estos se sitúan a menudo sobre suelos graníticos, pero también sobre arena limosa, franco arenosa o turbo-arcillosa, grava fina e incluso dunas de arena (Cowan, 1998), en altitudes comprendidas entre el nivel del mar y los 300 m. Los ejemplares más grandes se encuentran a lo largo de las orillas de ríos y arroyos o alrededor de áreas pantanosas (Turnbull, 1986).

*P. lophantha* fue introducida y está naturalizada o se comporta como invasora en múltiples territorios por todo el mundo: este y costa sureste de Australia, Nueva Zelanda, India, Indonesia, Sudáfrica, islas Canarias (España), Madeira (Portugal), continente europeo, Estados Unidos de América, algunos países sudamericanos de Colombia y Venezuela a Chile (Randall, 2017; GBIF.org)

En las regiones donde fue introducida, es frecuente en ambientes perturbados por la acción del hombre (Fagúndez-Díaz & Barrada-Beiras, 2007; Martín Osório *et al.*, 2008) como herbazales hemicriptofíticos subnitrófilos de los márgenes y terrenos próximos a carreteras (Herrero-Borgoñón, 2007; Villari Rosalba & Zaccione Stefano, 1999; Camaño Portela *et al.*, 2008; Rico, 2011), comunidades arvenses y ruderales (Domingues De Almeida and Freitas, 2016), en taludes (Nebot & Mateo, 1993; Fagúndez-Díaz & Barrada-Beiras, 2007; Camaño Portela *et al.*, 2008; Rico, 2011), setos (Esler, 1987), bordes de caminos (Camaño Portela *et al.*, 2008; Bellver *et al.*, 2019; Lacosse, 2021), cultivos abandonados y bordes de cultivos (Martín Osório *et al.*, 2008; Pino Pérez *et al.*, 2011; García-Duro *et al.*, 2019), o tierras baldías (Camaño Portela *et al.*, 2008), Pino Pérez *et al.*, 2011).

Sin embargo, crece en formaciones naturales como el fynbos en Sudáfrica (Pieterse, 1997), bosques abiertos (Doran & Turnbull, 1997; Martín Osório *et al.*, 2008), bosques montanos húmedos (Martín Osório *et al.*, 2008), bosques aclarados (Dana, Sobrino & Sanz-Elorza, 2004), entre arbolado (Doran & Turnbull, 1997), márgenes de bosques (McKenzie, Moll & Campbell, 1976), tojales o hileras de arbolado, matorrales, ericales, laurisilvas, laurisilvas riparias, brezales y fayal-brezales arbustivos (Martín Osório *et al.*, 2008), riberas de ríos (Villari Rosalba & Zaccione Stefano, 1999; Rico, 2011; Sanz, Ignacio & Figuerola, 2020), arenales costeros (Pino Pérez *et al.*, 2009) o humedales (Puddu *et al.*, 2016).

Su introducción en Europa se produjo en el año 1801, tras ser recogida en el Cabo Leewing (suroeste de Australia) durante una expedición dedicada al estudio de las costas del continente, para terminar cultivada (un ejemplar) en París en el jardín de J.M Cell, junto con otras especies exóticas recolectadas en viajes exploratorios (Ventre, Cels & Redouté, 2013). En esas mismas fechas, se produjeron un gran número de introducciones en Europa, con fines hortícolas y ornamentales. Es posible, que entonces, la es-

pecie fuera exportada a otros países del norte de Europa para su intercambio entre los jardines botánicos, como era frecuente en la época (Heywood, 2007), así como para su comercio como planta ornamental. Eso explicaría su presencia progresiva en diferentes puntos de Europa vinculada inicialmente a entornos urbanos, como en la región Francesa de Provenza-Alpes-Costa Azu (1889, gbif.org; 2022), Córcega (1909; Goo341449), Suiza (1913; LD1942018), España: Cataluña (1916; LD1941890), Dinamarca (1922; BOG 12175), Suiza (1934; LD 1923908), Gran Bretaña (1953; USF HERB 286253), Sicilia (1995; BIO-UNIPI WIKISIC 383960) o Estonia: Jardín Botánico de Tallinn (2013, human observation gbif.org).

Si se toma como referencia 1801, año de su introducción en Francia, se trataría de una introducción bastante antigua, en cualquier caso una neófita (Pyšek *et al.*, 2012). Sin embargo, si tenemos en cuenta el intervalo de tiempo entre la fecha de introducción y cuando se introdujo en gran número de países de Europa (década de los 90 en el s. XX), transcurrió un lapso de tiempo bastante grande tras su introducción (casi 200 años), podría considerarse una invasión reciente. Además, aunque los primeros registros de la especie en la naturaleza como subespontánea datan de 1911 (Córcega, Jeanmonod *et al.*, 2011), no es hasta finales del siglo XX cuando empezó a naturalizarse ampliamente en diversos países de Europa. Se estima que son necesarios 150 años de residencia en un país para alcanzar el máximo rango de expansión (Gassó *et al.*, 2010), de acuerdo con el tiempo de residencia, se esperaría que aún no haya alcanzado su máxima distribución y por tanto, se debe prestar atención al estudio del riesgo de su potencial de expansión.

Respecto a las regiones de la costa Mediterránea, en Córcega, uno de los lugares con mayor tiempo de residencia, los primeros registros se remontan a 1909 (acrónimo del herbario correspondiente, seguido del código de barras asignado: Goo341449) - 1911 (Jeanmonod *et al.*, 2011) y en la actualidad es una especie invasora (Puddu *et al.*, 2016), aunque no sabemos qué criterio se ha utilizado para esta valoración. En cambio, en otras áreas, con un menor tiempo de residencia, como Cerdeña, donde se confundió inicialmente con *Parasenegalvia visco* (Lorentz ex Griseb.) Seigler & Ebinger (De Fine *et al.*, 2021), así como en Sicilia, (Villari Rosalba & Zacccone Stefano, 1999; De Fine *et al.*, 2021), aún no ha sido reportado su carácter invasor y solo se considera naturalizada. En Menorca se ha encontrado en el medio natural desde hace por lo menos 40 años, pero solo de forma ocasional (Fraga-Arguibau *et al.*, 2020). En Francia continental el sistema de información de referencia '*Inventaire national du patrimoine naturel*' (INPN, 2003-2023) trata esta especie como 'establecida' o 'posiblemente establecida'. En España continental, fue introducida con uso ornamental en Málaga (1985, MGC-Cormof: 16879-1), Alicante (Nebot & Mateo, 1993; Elorza, Ortiz & Deltoro, 2011), Sevilla (Yrés Camacho, 2004), Murcia (Ábalos, 2010), Castellón (Herrero-Borgoñón, 2007), Cataluña (Bellver *et al.*, 2019; Verloove *et al.*, 2019) y Valencia, donde está relativamente extendida, pero en pocas localidades (Sanz, Ignacio & Figuerola, 2020).

Respecto a la franja Atlántica costera del sur de Europa (España y Portugal), en España continental, fue introducida con uso ornamental en torno a la década de 1980 (Sánchez de Lorenzo Cáceres, López Lillo & Trigo Pérez, 2010), apareciendo progresivamente en puntos dispersos de Galicia (Laínz, 1971) y aumentando sustancialmente su distribución desde la década de 1990 hasta la actualidad (Castro, Freire & Prunell, 1989; García Martínez *et al.*, 1991; Silva-Pyo *et al.*, 2000; Lence *et al.*, 2005; Pino Pérez, Camañio & Pino Pérez, 2007; Romero Buján, 2007; Fagúndez, 2007, 2019; Fagúndez-Díaz & Barrada-Beiras, 2007; Herrero-Borgoñón, 2007; Camañio Portela *et al.*, 2008; Pino Pérez *et al.*, 2009; R. Pino Pérez *et al.*, 2011; R. Pino Pérez *et al.*, 2011; Amigo & Romero Buján, 2018; García-Duro *et al.*, 2019). En Portugal continental, el primer registro se remonta al año 2000 (Domingues De Almeida & Freitas, 2006) y actualmente, ocupa un extenso territorio (*invasoras.pt*, 2017). Además, la especie también se naturalizó en Asturias (Fernández Prieto *et al.*, 2011; Rico, 2011) y fue introducida en Santander (1988, MA-01-00658406).

Respecto a la Macaronesia, está presente en Azores, Madeira y las Islas Canarias (Martín Osorio *et al.*, 2008).

### 1.5.2.1 Carácter invasor de *Paraserianthes lophantha* en Europa

Randall (2017), que puntúa el riesgo de las especies exóticas teniendo en cuenta el potencial de una planta para entrar en nuevos entornos, las vías de dispersión y los impactos notificados en todo el mundo, clasifica a la especie como exótica cuyo riesgo es menos preocupante en relación a sus parientes, como por ejemplo, *Acacia* spp. Sin embargo, la especie es una gran amenaza para la vegetación natural en países como Nueva Zelanda (*Weedbusters.org.nz*) o Sudáfrica (McKenzie *et al.*, 1976; Pieterse, 1997).

En Europa, ningún estudio de investigación previo evaluó los impactos ecológicos negativos de *P. lophantha* de manera explícita para su territorio. En algunos países europeos solamente está naturalizada o

es subespontánea y se necesita más investigación para identificar las causas por las que no se ha expandido.

Sin embargo, en las localidades insulares de Madeira y Canarias *P. lophantha* mostró un comportamiento invasivo probado (Dana, Sobrino & Sanz-Elorza, 2004) amenazando a las especies autóctonas (algunas de ellas endémicas) al alterar la estructura, abundancia y sucesión de hábitats, algunos de ellos de Interés europeo de la Directiva 92/43/CEE (Martín Osorio *et al.*, 2008) como en el Parque de Garajonay (Gesplan, 2013), y competir con especies autóctonas y facilitar la invasión de otras especies invasoras (Martín Osorio *et al.*, 2008).

En la España peninsular diferentes publicaciones la consideran como una especie exótica invasora o potencialmente invasora (Sanz Elorza *et al.*, 2003, 2004, 2005; Fagúndez-Díaz & Barrada-Beiras, 2007; Elorza *et al.*, 2011; Fernández Prieto *et al.*, 2011; Gesplan, 2013) o “localmente expansiva” (Dana, Sobrino & Sanz-Elorza, 2004).

En Galicia, *Paraserianthes lophantha* contacta con la pequeña población disyunta y aislada de *Quercus lusitanica* enclavada en el Monte Pindo y podría amenazarla (Amigo & Romero Bujan 2018). El primer registro en la localidad es de 1989 (Castro *et al.* 1989) y desde entonces los incendios y la actividad humana han jugado un papel importante en su expansión (García-Duro *et al.* 2019). En la zona de contacto con *Q. lusitanica*, se ha apuntado un posible comportamiento invasivo de la exótica al limitar el desarrollo de vegetación nativa por el sombreado producido por los rodales densos y alterar la estructura y sucesiones del hábitat debido a la fijación de nitrógeno y deposición de hojarasca rica en nitrógeno, (Fagúndez, 2019).

En Portugal, el análisis de riesgos realizado por Morais, Marchante & Marchante (2017) concluyó que el riesgo de comportamiento invasivo de esta especie en el territorio portugués alcanza un valor 15, siendo el valor 13, el mínimo para las especies suponen un riesgo.

En cuanto a su marco legal, actualmente se incluye en la lista del Decreto-Lei nº 92/2019, de 10 de julio, por el que se establece el marco legal relativo a las especies invasoras en Portugal. En España, pese a las referencias bibliográficas citadas anteriormente, actualmente no está incluida en el Catálogo Español de especies exóticas invasoras (RD 630/2013; BOE 2013).

## 1.6 Justificación del estudio

En los últimos años se ha producido un gran desarrollo en el campo de la modelización de la distribución de especies (Guisan *et al.*, 2017). Aunque los modelos de distribución aplicados a la gestión de especies exóticas son cada vez más utilizados, la consolidación del campo es menor dada la extrema complejidad de los procesos de invasión (Barbet-Massim *et al.*, 2018). En concreto, el estudio de la conservación del nicho es de vital importancia para lograr predicciones fiables, y se podría beneficiar de estudios que involucren diferentes rangos de invasión (Broennimann *et al.*, 2014). Por otro lado, la gestión a escala local de los procesos de invasión es esencial para frenar la problemática a escala global, que requiere discriminaciones muy precisas del espacio para una mejor distribución de los recursos. Pese a su gran potencial, estos estudios apenas se han explorado (Descombes *et al.*, 2016). El uso de modelos predictivos basados en datos nativos dificulta extremadamente esta cuestión, por lo que es necesario avanzar en la exploración del potencial predictivo de los rangos invadidos.

Para ayudar a priorizar las acciones de gestión, la ciencia de las invasiones ha tendido a centrarse en realizar integraciones teóricas o generalizaciones a partir de conocimientos derivados de invasiones pasadas bien conocidas (Pyšek *et al.* 2008; Hulme *et al.* 2013; Matzek *et al.* 2015). Sin embargo, la investigación de nuevas “especies modelo” puede ofrecer nuevos conocimientos para hacer recomendaciones sólidas y significativas (Kueffer *et al.* 2013; Gundale *et al.* 2014). Nuevos avances interesantes pueden surgir a partir de sistemas modelo novedosos, como especies exóticas poco estudiadas (Kueffer *et al.* 2013), especies estrechamente relacionadas con invasores probados (Kumschick *et al.* 2015) o poblaciones introducidas recientemente, sobre las cuales aumenta la posibilidad de controlar con éxito el proceso de invasión. (Wilson *et al.* 2011; Cuthbert *et al.* 2022).

Hay buenas razones para seleccionar *Paraserianthes lophantha* como especie modelo para desarrollar este enfoque. *P. lophantha* es el parente más cercano y poco estudiado de las acacias australianas (*Acacia* s.s.) (Brown *et al.* 2008), de los invasores más estudiados y problemáticos a escala global (Le Maitre *et al.*

*al.*, 2011). Además, dado que es una especie introducida recientemente en muchos puntos de Europa, su gestión puede ser más eficaz y los resultados de su estudio podrían desempeñar un papel importante en el éxito de comprender y controlar futuras invasiones.

Comprender de qué forma el cambio climático va a afectar a las especies exóticas es un objetivo fundamental para los próximos años, pero dada su gran complejidad e incertidumbre (Vilà *et al.*, 2007), debe abordarse mediante estudios especie-específicos (Fernández de Castro *et al.* 2018).

El estudio del impacto de las invasiones biológicas sobre especies icónicas puede servir para incrementar la concienciación (Funk *et al.*, 2020), además de abordar una de las principales problemáticas de conservación (Thomas *et al.*, 2004; Mainka & Howard, 2010; Urban, 2015).



# Objetivos



## 2. Objectives

The main objective of this research is to explore the benefits of different methodologies and approaches to species distribution modeling, with an application to conservation, specifically for use in the development of risk analysis of the invasive potential of *Paraserianthes lophantha*, and the evaluation of its potential impact on the species of special conservation concern *Quercus lusitanica*, in order to make recommendations that can be extrapolated to other management experiences.

Specifically, the following specific objectives are proposed:

- **To explore different species distribution modeling approaches (SDMs) applicable to small area management.** The predictive potential of models calibrated at different scales to address management efforts in very small areas will be analyzed. We will compare (1) SDMs calibrated with incomplete range data and high-resolution variables suitable for capturing the constraints of their local-scale distributions versus (2) SDMs calibrated with complete native range data and lower-resolution, climate-related variables (**Chapter 1**).
- **To explore the potential of alien species predictive models (SDMs) calibrated with invaded range data.** We will analyze the predictive potential of *Paraserianthes lophantha* SDMs calibrated with (1) native range data versus (2) invaded range data, while comparing predictions from models calibrated at (2a) regional versus (2b) local scales (**Chapter 1**).
- **To introduce variables related to possible pathways of introduction and dispersal of alien species into the modeling.** Land cover data will be incorporated as a predictive variable in SDMs, of great discriminative power between climatically favorable areas, to predict the distribution of *P. lophantha* in invaded ranges (**Chapter 1**).
- **To evaluate the possible competitive interaction under drought conditions of *Paraserianthes lophantha* against *Quercus lusitanica* (Chapter 2).**
- **To study the niche dynamics of *P. lophantha*.** Changes in the climatic niche occupied by the species between various invaded ranges will be studied, which will help in the choice of calibration areas for predictive models as well as for a better understanding of the tolerances of the species (**Chapter 3**).
- **To evaluate whether the multisite study of niche dynamics between the native range and more than one area of invasion can contribute to anticipate the expansion potential of invasive alien species (Chapter 3).**
- To evaluate whether the results of a small-scale niche overlap analysis can be used for local conservation purposes (**Chapter 3**).
- **To project the distribution of *Paraserianthes lophantha* and *Quercus lusitanica* in future climate scenarios** that will increase the knowledge of the ecological requirements of the populations and their response to climate change and justify the interest of long-term models (**Chapter 4, in press**).
- **To evaluate the possible threat of *Paraserianthes lophantha* on *Quercus lusitanica*, obtaining risk maps,** combining different SDMs generated for both, which would serve as a basis for deciding which areas are of priority when establishing management measures against the threat of *P. lophantha* (**Chapter 1; Chapter 4, in press**).
- **To implement the results in the risk analysis of *Paraserianthes lophantha* in Europe (Chapter 5).**

# Objetivos

El **objetivo principal** de esta investigación es explorar las bondades de diferentes metodologías y enfoques de modelización de la distribución de especies, con una aplicación a la conservación, concretamente para su uso en la elaboración del análisis de riesgos del potencial invasor de *Paraserianthes lophantha*, y la evaluación de su posible impacto sobre la especie de especial interés para la conservación *Quercus lusitanica* para, en base a ello, hacer recomendaciones que puedan extrapolarse a otras experiencias de gestión.

Concretamente, se proponen los siguientes **objetivos específicos**:

- **Explorar diferentes enfoques de modelización de la distribución de especies (SDMs) aplicables a la gestión de áreas pequeñas.** Se analizará el potencial predictivo de modelos calibrados en diferentes escalas para dirigir las labores de gestión en áreas muy reducidas. Se comparará (1) SDMs calibrados con datos del rango de distribución incompletos y variables de alta resolución, adecuadas para captar los condicionantes de sus distribuciones a escala local, *versus* (2) SDMs calibrados con datos de los rangos de distribución nativos completos y variables de menor resolución, relacionadas con el clima (capítulo 1).
- **Explorar el potencial de los modelos predictivos de especies exóticas (SDMs), calibrados con datos de los rangos invadidos.** Se analizará el potencial predictivo de SDMs de *Paraserianthes lophantha* calibrados con (1) datos del rango nativo *versus* (2) datos del rango invadido, comparando a su vez las predicciones de modelos calibrados a (2a) escala regional *versus* (2b) escala local (capítulo 1).
- **Introducir en la modelización variables relacionadas con las posibles vías de introducción y dispersión de especies exóticas.** Se incorporarán datos de la cobertura del suelo como variable predictiva en SDMs, de gran poder discriminativo entre áreas favorables climáticamente, para predecir la distribución de *P. lophantha* en los rangos invadidos (capítulo 1).
- **Evaluar la posible interacción competitiva en condiciones de sequía de *Paraserianthes lophantha* frente a *Quercus lusitanica*** (capítulo 2)
- **Estudiar la dinámica de nicho de *P. lophantha*.** Se estudiarán los cambios en el nicho climático ocupado por la especie entre varios rangos invadidos, lo que servirá de ayuda para la elección de las áreas de calibración de los modelos predictivos así como para una mejor comprensión de las tolerancias de la especie (capítulo 3).
- **Evaluar si el estudio multisitio de la dinámica de nicho entre el área de distribución nativa y más de un área de invasión puede contribuir a anticipar el potencial de expansión de las especies exóticas invasoras** (capítulo 3).
- **Evaluar si los resultados de un análisis de solapamiento de nicho a pequeña escala pueden ser utilizados para fines de conservación local** (capítulo 3).
- **Proyectar la distribución de *Paraserianthes lophantha* y *Quercus lusitanica* en escenarios climáticos futuros** lo que incrementará el conocimiento de los requerimientos ecológicos de las poblaciones y su respuesta frente al cambio climático y justificará el interés de los modelos a largo plazo (capítulo 4, *in press*).
- **Evaluar la posible amenaza de *Paraserianthes lophantha* sobre *Quercus lusitanica*, obteniendo mapas de riesgo,** combinando diferentes SDMs generados para ambas, lo que serviría de base para decidir qué zonas resultan prioritarias a la hora de establecer medidas de gestión frente a la amenaza de *P. lophantha* (capítulo 1; capítulo 4, *in press*).
- **Implementar los resultados en el análisis de riesgos de *Paraserianthes lophantha* en Europa** (capítulo 5).





# Resultados



## 1.1 List of original articles

**Capítulo 1.** Santamarina S, Alfaro-Saiz E, Llamas F, Acedo C. 2019. Different approaches to assess the local invasion risk on a threatened species: Opportunities of using high-resolution species distribution models by selecting the optimal model complexity. *Glob Ecol Conserv* 20: 1-16. DOI <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00767>

**Capítulo 2.** Santamarina S, Montesinos D, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2022. Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biol.* 24: 1297-1305. <https://doi.org/10.1111/PLB.13416>

**Capítulo 3.** Santamarina S, G. Mateo Rubén, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2023. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale *Front Ecol Evol* DOI: 10.3389/fevo.2022.1049142.

**Capítulo 4.** Santamarina S, Alfaro-Saiz E, G. Mateo Rubén, Acedo C. in press. Predicting future invasion risk for plant conservation management: Understanding the present is key to predicting the future. Submitted to: *Biol. Invasions*.



## **Different approaches to assess the local invasion risk on a threatened species: Opportunities of using high-resolution species distribution models by selecting the optimal model complexity**

Santamarina S, Alfaro-Saiz E, Llamas F, Acedo C (2019) Different approaches to assess the local invasion risk on a threatened species: Opportunities of using high-resolution species distribution models by selecting the optimal model complexity. *Glob Ecol Conserv* 20: 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00767>

Página siguiente, imágenes: Sergio Rodríguez Fernández

## Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings

Santamarina, S., Montesinos, D., Alfaro-Saiz, E. y Acedo, C. (2022), Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biol J*, 24: 1297-1305. <https://doi.org/10.1111/plb.13416>



Lám. 1.- *Quercus lusitanica*

LEB 125464

Lám. 2.- *Paraserianthes lophantha*

LEB 125465



## **On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale**

Santamarina S, G. Mateo Rubén, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2023. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale *Front Ecol Evol* DOI: 10.3389/fevo.2022.1049142.



## Predicting future invasion risk for plant conservation management: understanding the present is key to predicting the future

Sara Santamarina<sup>1</sup> <https://orcid.org/0000-0001-9894-6301>, Estrella Alfonso-Saiz<sup>1,2</sup> [orcid.org/0000-0001-9452-1357](https://orcid.org/0000-0001-9452-1357), Rubén G. Mateo<sup>3,4</sup> Carmen Acedo<sup>1</sup> <http://orcid.org/0000-0001-6692-6509>

<sup>1</sup>Research Team Taxonomy and Biodiversity Conservation TaCoBi. Department of Biodiversity and Environmental Management, University of León, León, Spain

<sup>2</sup>LEB Jaime Andrés Rodríguez. CRAI Experimental, University of León, León, Spain

<sup>3</sup>Departamento de Biología (Botánica), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, Spain

<sup>4</sup>Centro de Investigación en Biodiversidad y Cambio Global (CIBC-UAM), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, Spain

**Keywords:** Biological invasions, threatened species, BIOMOD, ensemble forecasting.

**Submitted to:** Biological invasions



## Abstract

Human-induced stressors, such as climate change and biological invasions, are causing a decline in biological diversity and the disappearance of species worldwide. Species Distribution Models (SDMs) are effective tools for predicting the potential range of plant species based on their ecological requirements and have been recommended for conservation planning. However, they have not yet gained sufficient relevance in predicting biological invasions and the consequences of climate change. SDMs can be used to establish invasive risk assessments and to estimate the potential range of species, which is important for reporting their conservation status. Combining SDMs of native and invasive species to create Risk Models is also a promising approach. In this study, we use ensemble forecasting species distribution models to predict the potential geographical distributions and overlap of the alien species *Paraserianthes lophantha* and the native species *Quercus lusitanica* in Europe, with a focus on understanding their current potential distributions, the impact of climate change on these species and their interactions. The invasive *P. lophantha* has a great expansion potential under present and future climate conditions. Therefore, the species constitutes a significant potential conservation threat to Europe. However, it is expected that expansion in suitable climates will be more conflictive on the Atlantic coasts than on the Mediterranean coasts of southern Europe. *Q. lusitanica* will be at risk in the future, due to a projected reduction in its range size because of climate changing conditions, and induced climate risk could be synergically increased by *P. lophantha*. Our results can be used to assess the invasive risk of *P. lophantha*, to evaluate the conservation status of *Q. lusitanica* in Europe, and to develop management measures for both species.



Capítulo

# 5

## Análisis de Riesgos de *Paraserianthes lophanta* en Europa



# Resumen

El análisis de riesgos europeo, se basa en un cuestionario sobre diferentes aspectos de las características de las especies, el riesgo y formas de introducción en la Unión, los efectos adversos sociales y económicos, y los relativos al impacto sobre la biodiversidad de las especies, los posibles beneficios de los usos y los costes de la mitigación para sopesar con los efectos adversos, así estimar la evaluación de los costes potenciales por daños medioambientales, económicos y sociales. La labor para completar este formulario debe de ser una tarea interdisciplinar, ya que se da respuesta a aspectos económicos y sociales, además de los ambientales. Siendo así, se presenta en esta tesis es una primera aproximación, que sólo puede servir de base para una propuesta normativa tras ser completada con la participación de otros grupos de trabajo y expertos en distintas disciplinas.

El formulario cubierto se estructura en aportar las pruebas sobre la fase de entrada en la lista de especies más preocupantes para la Unión, analizando las distintas vías de entrada, la fase de establecimiento, la de expansión y la de creación de impactos.



# Discusión



## 4. Discusión

### 4.1 Capítulo 1. Modelos de distribución para evaluar el riesgo de invasión sobre una especie amenazada a nivel local

En este estudio exploramos el uso de modelos de distribución a distintas escalas -gran escala *versus* escala local- y fuentes de calibración -datos del rango completo de distribución nativo *versus* rango local para la especie exótica *Paraserianthes lophantha* y la especie nativa *Quercus lusitanica* y también, *versus* regional para *P. lophantha*- con la finalidad de predecir el riesgo de que la especie exótica ocupe en su expansión el área potencial de la población disyunta de la especie nativa en el Monte Pindo (A Coruña, España). Esta metodología será de utilidad en la gestión del espacio natural, al permitir priorizar las áreas donde se deben enfocar las labores de gestión. Para ello, se requieren predicciones muy fiables y precisas que incluyan los factores explicativos de las distribuciones con mayor peso. Así, exploramos diferentes enfoques de calibración y configuración del algoritmo Maxent (Phillips *et al.*, 2006) implementado en el software Maxent 3.4.1 (Phillips *et al.*, 2017), uno de los más utilizados.

Para reducir los problemas del sobreajuste de los modelos a los datos incompletos utilizados en la calibración, exploramos las diferentes configuraciones de Maxent relacionadas con la complejidad del modelo (*regmult* en Maxent). Identificamos, que un valor superior al valor por defecto, producía mejores resultados, salvo en una excepción, lo que refuerza la recomendación de explorar diferentes configuraciones para identificar la complejidad óptima (Radosavljevic & Anderson, 2014; Anderson y Gonzalez, 2011; Warren & Seifert, 2011; Halvorsen *et al.*, 2016; Shcheglovitova & Yerson, 2013). Además, la valoración cualitativa, complementaria a la evaluación estadística, es importante para elegir la mejor configuración. Los tres enfoques que seguimos, sus limitaciones y mejoras son:

1. El primer enfoque consiste en modelizar la distribución de las dos especies a gran escala, utilizando los datos del resto de sus rangos de distribución nativos completos, lo que constituye la recomendación más extendida (Fitzpatrick & Hargrove, 2009; Peterson 2003). Este enfoque mostró las mayores limitaciones, en particular:

El modelo seleccionado de *P. lophantha* captó una excesiva importancia en las predicciones de variables relacionadas con la precipitación (concretamente, la precipitación media anual, Bio12), reduciendo excesivamente el peso de otras variables importantes para explicar la distribución a gran escala, como el índice de continentalidad o el índice de termicidad. La disponibilidad de precipitación en su área de distribución nativa, podría ser un factor limitante, ya que se sabe que la especie está restringida a zonas húmedas o subhúmedas (Doran & Turnbull, 1997). Sin embargo, en el área invadida regional de estudio, la precipitación es abundante y más uniforme a lo largo del año y, por tanto, su poder predictivo sería menor. En este territorio, otros factores como la intensidad del frío, variable a la que la especie es sensible (Doran & Turnbull, 1997), tendrían una mayor importancia para explicar su distribución. En segundo lugar, este enfoque asume que el nicho de *P. lophantha* está conservado, pero las especies exóticas naturalizadas en ocasiones experimentan cambios en su nicho (contracciones-expansiones o cambios) lo que debilitaría las conclusiones del modelo (Pearman *et al.* 2008; Soberón & Nakamura 2009; Wiens *et al.* 2010). La tercera limitación es que las predicciones se vieron afectadas por la existencia de climas no análogos entre los territorios de calibración (rango nativo) y de proyección (rango invadido) por problemas de extrapolación (Fitzpatrick & Hargrove, 2009; Elith *et al.*, 2010). La última limitación se relaciona con la naturaleza y la resolución de las variables. El trabajo a una escala tan amplia impide incluir variables explicativas a muy alta resolución, importantes para explicar las distribuciones de las especies a nivel local. Como ejemplo, no es posible incluir los usos del suelo como variable explicativa para *P. lophantha*, ya que no existe una base de datos consistente para Europa y Australia a una escala adecuada. Además, el uso de variables a baja resolución no permite captar los condicionantes que operan a muy pequeña escala permitiendo la persistencia de la población en esta localidad de *Q. lusitanica*.

2. El segundo enfoque consistió en modelizar la distribución utilizando solamente datos del área local, lo que superó varias limitaciones del enfoque anterior y permitió obtener predicciones útiles incluyendo variables de gran importancia a escala del paisaje para explicar la distribución de las especies, como la pendiente o la orientación, ... (Wiens, 1989; Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005a; Mateo *et al.*, 2019a; Mateo *et al.*, 2019b), que contribuyeron de forma impor-

tante en los modelos. De especial importancia fue incluir los usos del suelo (SIOSE) en los análisis, lo que permitió captar los ambientes en los que *P. lophantha* se naturalizó más frecuentemente, como las carreteras (Villari Rosalba & Zaccione Stefano, 1999; Camaño Portela *et al.*, 2008; Rico, 2011) y que influencian los patrones actuales de la invasión. La principal limitación de este enfoque fue que, dado que utilizamos los datos de una parte muy reducida de la distribución de *P. lophantha* y *Q. lusitanica*, dejamos fuera un espectro importante de las condiciones del nicho en el que ambas especies pueden vivir (Petitpierre *et al.*, 2016). Por ejemplo, en el caso de *Q. lusitanica* en Monte Pindo, la pendiente explica en gran medida su distribución. A pesar de esta limitación, las zonas potenciales que identificó el modelo, podrían ser de gran utilidad para iniciar labores de conservación, como por ejemplo, reforzamientos poblacionales, adaptadas a condicionantes locales. En el caso de *P. lophantha*, el modelo también estaría afectado por el sobreajuste y la falta de información completa sobre las condiciones en las que puede vivir, como por ejemplo, los usos del suelo.

3. Con el **tercer enfoque**, ampliamos la escala de estudio de la distribución de *P. lophantha* a una escala mayor (regional, Galicia), sin llegar a analizar el área de distribución al completo, pero manteniendo el uso de variables importantes (usos del suelo) para predecir la distribución a nivel local.

Este modelo mejoró la capacidad predictiva del modelo local, ya que incluyó un rango mayor de las condiciones en las que la especie puede vivir. Además, al calibrar con los datos del rango invadido, el modelo identifica mejor las zonas favorables para la presencia de la especie en Galicia, que se corresponden con zonas cálidas próximas a la costa con inviernos suaves en territorios de termotipo termotemplado (Guitián *et al.* 2007), solventando los problemas del modelo calibrado con datos del rango nativo. Aunque son necesarios más estudios para validar esta metodología.

La combinación de los SDMs calibrados con los diferentes enfoques corroboraron la hipótesis de que *P. lophantha* podría suponer una amenaza para la conservación de *Q. lusitanica* al identificar las áreas con alto riesgo de invasión, en las que se podría producir el contacto entre ambas especies, lo que refuerza la utilidad de estos análisis (Benito *et al.*, 2007). El cálculo de modelos más precisos, con variables de grano fino (25m) y la selección de la complejidad óptima, permitió una discriminación del espacio más adecuada que los modelos calculados a partir de los modelos calibrados con variables de grano grueso (1Km), lo que refuerza la utilidad de combinar enfoques locales y regionales para promover acciones de gestión local.

#### 4.2. Capítulo 2: Estudio de las interacciones entre las especies bajo sequía como complemento a los estudios de modelización

Realizamos un estudio experimental en condiciones de invernadero, con el objetivo de examinar las interacciones competitivas entre las especies objeto de estudio en fase plántula. La finalidad fue tratar de comprender las posibles consecuencias en caso de contacto y cómo estas podrían variar con un aumento del estrés hídrico debido al cambio climático.

En nuestro estudio no identificamos que ninguna de las dos especies fuera a superar competitivamente a la otra en esas condiciones y etapa del desarrollo. Aunque, esta conclusión en principio apuntaría a que *P. lophantha* no es una competidora tan ventajosa frente a *Q. lusitanica* como esperaríamos, ya que las especies invasoras frecuentemente resultan mejores competidores que las especies arbóreas o arbustivas nativas (Witkowski 1991; Peperkorn *et al.* 2005; Morris *et al.* 2011; Kawaletz *et al.* 2013, 2014; Rodríguez-Echeverría *et al.* 2013). No obstante, es posible que la biomasa acumulada en las bellotas de *Q. lusitanica* le haya conferido una ventaja competitiva inicial en nuestro experimento en fase de plántula (Goldberg & Lya 1991; Seiwa 2000). Además, los resultados apuntan a que en competencia, *P. lophantha* incrementa su asignación de biomasa a la parte aérea, una respuesta a menudo relacionada con la capacidad competitiva en especies invasoras similares (Morris *et al.* 2011) y que podría tener gran importancia para el éxito de una invasión (Witkowski 1991; Grotkopp & Rejmanek 2007; Pysek & Richardson, 2008). Esta característica, junto con su rápida emergencia, que superó ampliamente la de *Q. lusitanica*, sugiere que *P. lophantha* es una buena colonizadora, que podría ocupar rápidamente el espacio y competir con ventaja por la luz (Gonzalez-Muñoz *et al.* 2011).

Por otro lado, *P. lophantha* podría ejercer una presión competitiva sobre *Q. lusitanica* en el campo mayor a que la que observamos en nuestro estudio. *P. lophantha* alcanza la madurez reproductiva después de solo dos años e inicia una intensa reproducción. De esa manera, crea grandes y persistentes bancos de semillas

(Herschel 1912; McKenzie *et al.* 1976; McDowell & Mol 1981; Milton & Pasillo 1981; Bell *et al.* 1995; Rico 2011; Harris *et al.* 2017) que podrían impulsar una colonización invasiva (Leishman *et al.* 2000; Pysek & Richardson, 2008), especialmente si se dan las condiciones adecuadas para germinar tras un incendio (García-Duro *et al.*, 2019). Si además se encuentra en condiciones óptimas, puede crear un dosel denso que limite la cantidad de luz disponible para los individuos nativos y cambiar las condiciones del suelo, mediante la caída de hojarasca altamente nutritiva y la asociación de bacterias con las raíces, alterando así el área invadida (Morris *et al.* 2011; Fagúndez 2019; Pugnaire *et al.* 2019). Por lo tanto, bajo condiciones naturales, la presión de propágulos de *P. lophantha* podría inclinar el balance en su favor.

El estrés hídrico tuvo un efecto mucho mayor que la competencia entre las dos especies. La reducción en el rendimiento y en la biomasa a consecuencia del estrés hídrico redujo las interacciones competitivas, lo que apoya la hipótesis de que bajo un gran estrés hídrico, la competición es menos importante (Bertness & Callaway 1994).

El efecto del estrés hídrico fue mayor en *Q. lusitanica*, que experimentó una mayor reducción en sus potenciales hídricos que *P. lophantha* y una gran mortalidad al someterla al tratamiento de sequía. En cambio, *P. lophantha* podría tener una mayor resiliencia en estas condiciones, gracias a su habilidad para modular su asignación de biomasa invirtiendo más en las raíces, lo que le podría conferir una ventaja competitiva (Grotkopp & Rejmanek 2007) en relación al cambio climático.

#### 4.3. Capítulo 3: La importancia de los estudios de nicho para la gestión de la conservación en escalas grandes y pequeñas

El objetivo del capítulo 3 es explorar la dinámica de nicho de *Paraserianthes lophantha* para mejorar la comprensión de los procesos de naturalización y/o invasión, optimizar la selección de los rangos de calibración de modelos predictivos y proporcionar una mejor perspectiva para la gestión de las invasiones biológicas a corto y largo plazo, a gran escala. Para ello, realizamos comparaciones multisitio, considerando diferentes áreas de invasión. También, estudiamos el solapamiento de su nicho con el de la población de *Quercus lusitanica* a pequeña escala en Monte Pindo (A Coruña, España), discutiendo la importancia de este tipo de análisis para fines de conservación local. Todos estos análisis los hicimos utilizando un enfoque de ordenación bien establecido (Petitpierre *et al.*, 2012; Broennimann *et al.*, 2012), que analizó y comparó diferentes aspectos metodológicos. Concretamente, buscamos resolver dos preguntas de investigación:

##### **1. ¿Puede el estudio ‘multisitio’ de la dinámica de nicho a gran escala contribuir a anticipar el potencial de expansión de las especies exóticas invasoras?**

La postura más ampliamente aceptada a la hora de predecir la distribución de las especies exóticas invasoras es que el nicho climático se debe transferir entre los rangos nativos e invadidos (Thuiller *et al.* 2005), uno de los enfoques que seguimos en el capítulo 1. Sin embargo, este puede no ser un enfoque adecuado por varios motivos, los cuales se evidenciaron en nuestra investigación.

Así, en nuestro estudio, demostramos que *P. lophantha* habría experimentado cambios importantes en su nicho a lo largo del espacio en Australia, lo que significa que las poblaciones en el rango invadido serían capaces de mantener poblaciones en condiciones alejadas del ambiente en el que evolucionaron (Pearman *et al.* 2008; Soberón & Nakamura 2009; Wiens *et al.* 2010). Esto habría sido posible tras superar en el pasado, gracias a la acción del ser humano, las barreras naturales climáticas que podrían limitar su distribución en el suroeste de Australia y llegar a los territorios con bioclimas templados en el este de Australia, donde la especie se habría expandido y ampliado notablemente su nicho. Estos resultados, por tanto, están en línea con la teoría de que la conservación del nicho de las especies exóticas sería más una excepción que una regla y que podría violar las asunciones necesarias para la modelización (Liu *et al.*, 2022).

El análisis de la dinámica de nicho entre el rango nativo australiano y el europeo mostró menos evidencias de divergencia de nicho, lo que sugiere que el nicho está ampliamente conservado en Europa -a pesar de que no se pudo aceptar la hipótesis de conservación de nicho. Este resultado está en línea con los postulados que defienden que las especies exóticas frecuentemente conservan sus nichos climáticos en los territorios invadidos (Petitpierre *et al.* 2012; Liu *et al.* 2020a). Sin embargo, parte de las condiciones hacia las que *P. lophantha* expandió su nicho en Europa son análogas a las disponibles en su rango nativo

australiano aún no ocupado, lo que puede ser un indicio de que experimentó un cambio de nicho, aunque la expansión detectada fue bastante baja.

La consideración del rango invadido de Australia en los análisis, no solamente nos permitió comprender el potencial invasor de *P. lophantha* en Australia, si no que nos ayudó también a conocer el potencial de expansión de la especie en Europa. Así, gracias a incluir en los análisis los datos de los rangos invadidos australianos, pudimos probar que existen amplias condiciones de nicho aún sin ocupar por la especie en Europa. Estos cambios afectarían a la transferibilidad del modelo, apuntando a que el modelo calibrado con datos del rango nativo infravalora la capacidad de expansión de la especie en los territorios invadidos.

En conjunto, los resultados de este estudio “multisitio” nos permitieron evitar infravalorar el potencial de expansión de *P. lophantha* a gran escala y corroboraron nuestra hipótesis inicial, probando que, utilizar datos tanto del rango nativo como del invadido es más adecuado para predecir su potencial expansión. Además, este estudio también pondría de manifiesto que la elección del área de calibración del modelo australiano nativo de *P. lophantha* utilizado en el primer capítulo (restringiendo el área de calibración) podría no haber sido el más adecuado para las predicciones, aunque fueran bastante aceptables para explicar gran parte de su distribución.

## **2. ¿Puede el estudio de superposición de nicho a microescala entre una especie exótica y una especie nativa ser particularmente interesante para fines de conservación?**

Nuestro estudio de nicho a microescala demuestra que *P. lophantha* tiene un gran potencial para seguir ampliando su rango geográfico en Monte Pindo (A Coruña, España) si no se toman las medidas de control necesarias. La amplitud de nicho demuestra una flexibilidad ecológica que le permitiría ocupar una variedad considerable de ambientes en Pindo, a pesar de tratarse de una introducción relativamente reciente. Esto demuestra que *P. lophantha* es una colonizadora exitosa que puede amenazar seriamente este espacio natural. Además, el solapamiento de nicho con *Q. lusitanica* refuerza los resultados de los estudios predictivos anteriores que señalan que la gestión local para evitar la expansión de *P. lophantha* debe ser una preocupación para la conservación de *Q. lusitanica* (Santamarina *et al.*, 2019), demostrando la utilidad de estos análisis para fines de conservación (H2).

## 4.4 Capítulo 4. Modelos de distribución para evaluar el futuro riesgo de invasión sobre una especie amenazada a gran escala

En este capítulo elaboramos modelos predictivos de la distribución de las dos especies a gran escala (Europa) y los utilizamos para predecir la extensión geográfica de los territorios favorables en futuros escenarios climáticos, proyectando los modelos de conjunto (Araujo & New., 2007), mediante la plataforma de ensamble de modelos biomod2 (Thuiller 2003; Thuiller *et al.* 2009, 2021). Finalmente, para comprender su potencial interacción, combinamos estos modelos de distribución en modelos de riesgo, siguiendo la metodología de Santamarina *et al.*, 2019).

### **1. Predicción de la evolución de la distribución de *Paraserianthes lophantha***

En primer lugar, calibramos los modelos de *P. lophantha* utilizando los datos de rangos nativos (sur-oeste de Australia) e invadidos (este de Australia y Europa), seleccionados como los más adecuados en el estudio de dinámica de nicho (Santamarina *et al.*, 202).

Los resultados permitieron corroborar que la especie tiene un notable potencial de expansión en Europa. Nuestras predicciones sugieren que las zonas más favorables para la presencia de *P. lophantha* son las zonas costeras de clima suave, con baja continentalidad o escasas variaciones anuales en las temperaturas, así como libres de heladas. Sin embargo, observamos diferencias entre la ocupación de la fachada Atlántica del sur de Europa y las de la cuenca Mediterránea, lo que revela varias cuestiones importantes para entender su potencial invasor y de dispersión en el territorio. Así, en las costas Mediterráneas el rango de presencia efectivo actualmente no es muy extenso, a pesar de la amplia disponibilidad de zonas climáticamente favorables. Esto sugiere que la especie no conseguiría comportarse como invasora exitosamente (Richardson, 2000). Por un lado, las condiciones climáticas adecuadas para la especie en las costas del mar Mediterráneo se dan tan solo de forma discontinua en una estrecha franja costera, lo que limitaría bastante su establecimiento y dispersión. Por otro lado, en la zona mediterránea, las condicio-

nes climáticas adversas (especialmente derivadas de la intensidad de las sequías limitaría bastante a *P. lophantha*). En el estudio experimental (Santamarina *et al.*, 2022) observamos que la especie es sensible frente a este factor. Para persistir en estas áreas, los condicionantes locales, como la existencia de ambientes húmedos, que ocupan frecuentemente otras especies exóticas invasoras en ese territorio, tendrían una gran importancia.

Existen otros factores que también pueden estar limitando la expansión de la especie en la costa Mediterránea. Uno de ellos es la superioridad competitiva de las comunidades vegetales mediterráneas naturales (Groves and Di Castri 1991; Gaertner *et al.* 2009), restringiendo su distribución aún más a los ambientes alterados en los que frecuentemente se encuentra (Villari Rosalba and Zacccone Stefano 1999; Elorza *et al.* 2011; Bellver *et al.* 2019; Lacosse 2021). Además, la menor densidad de núcleos de población humana, respecto a la que se da en la franja Atlántica, limita los posibles focos de dispersión de la especie por su uso ornamental. En todo caso, investigaciones futuras utilizando predicciones a escala local, siguiendo las recomendaciones de Santamarina *et al.*, (2019), podrían aportar información muy importante para entender mejor la escasa progresión de la especie en este territorio.

Las predicciones en la fachada Atlántica mostraron una mayor capacidad de acogida para la especie y una mayor facilidad para su dispersión, al no estar limitada por discontinuidades climáticas. En esta zona, la propagación gracias a la acción del fuego (García-Duro *et al.*, 2019) o las carreteras, un ambiente ampliamente ocupado (Santamarina *et al.*, 2019), junto a la gran disponibilidad de ambientes perturbados (favorables para el establecimiento de la especie), habrían facilitado una distribución más amplia.

Las predicciones futuras señalaron diferencias entre los territorios que también tendrían aplicaciones para la gestión. El potencial invasor de la especie se vería limitado en la zona mediterránea en el futuro, a consecuencia principalmente de la mayor aridificación del territorio. En cambio, su potencial distribución geográfica no se vería tan limitada en la costa atlántica, aunque se esperan contracciones en el rango en zonas del interior, a consecuencia del incremento de la continentalidad (Aguilera *et al.* 2015) y hacia el sur, a consecuencia de la mayor intensidad de los efectos del cambio climático de la península ibérica. Sin embargo, se espera una expansión amplia en las condiciones favorables hacia latitudes al norte de su distribución actual, lo que podría hacer que la especie se vuelve conflictiva en países como Francia en donde en la actualidad no lo es. Por lo tanto, se proporcionan evidencias de que las consecuencias del cambio climático pueden actuar favoreciendo (Thuiller *et al.* 2005, Gaertner *et al.*, 2009) o dificultando las invasiones biológicas (Bellard *et al.* 2013; Fernández de Castro *et al* 2018).

La implicación práctica de estos resultados es que las medidas de gestión de *P. lophantha* deben priorizarse en la fachada atlántica, mientras que en la mediterránea su gestión requiere menos atención.

## 2. Predicción de la evolución de la distribución de *Quercus lusitanica*

Respecto a *Quercus lusitanica*, prevemos que los efectos del cambio climático serán mucho más importantes y podrían comprometer seriamente la conservación de la especie. Este resultado se incluye entre los efectos previstos del cambio climático como factor de amenaza sobre las especies de Europa (Thuiller *et al.* 2005). La aridificación del sur de la Península Ibérica contraerá una gran parte de su distribución potencial actual, haciendo que sea más sensible ante eventos estocásticos, como los eventos climáticos extremos que se prevé que sucederán en esta zona. Por otra parte, a las limitaciones futuras en el nicho se une el potencial riesgo de que las zonas adecuadas para la especie sean invadidas por *P. lophantha*, lo que fue detectado en todos los escenarios contemplados.

Todo esto demuestra que son múltiples los factores que habrá que contemplar para garantizar la conservación de la especie. Enfoques similares a los utilizados en el capítulo 1 en Monte Pindo (A Coruña, España), generando modelos de riesgo a menor escala, podrían tener una gran importancia para precisar el riesgo que la especie invasora *P. lophantha* podría tener sobre *Q. lusitanica* en cada localidad en la que ambas especies se encuentren en contacto.

## 4.5 Capítulo 5 Análisis de riesgo de *Paraserianthes lophantha* en Europa

La aportación de los resultados de la tesis, tanto de los trabajos documentales como de los experimentales y de las modelizaciones, han permitido mejorar las evidencias científicas de diversos apartados del análisis de riesgo europeo (AR) realizado para la especie exótica *Paraserianthes lophantha* (señalados en

color verde en el AR), así como plantear una metodología extrapolable para elaborar AR de especies similares. La revisión bibliográfica realizada permitió unificar información relativa a las vías de entrada, probabilidad de establecimiento, expansión e impacto, de gran valor por tratarse de una especie poco estudiada.

Con base en los trabajos de modelización de la distribución de especies (Santamarina *et al.*, 2019; Santamarina *et al.*, *in press*) y de la dinámica de nicho (Santamarina *et al.*, 2023), se aportaron evidencias científicas de cuestiones relativas a la capacidad de establecimiento y expansión e impacto de la especie en el territorio europeo, incorporando también aspectos del cambio climático.

Entre las cuestiones que se pudieron responder con un mayor nivel de confianza, están: la probabilidad de que la especie se establezca en Europa; las zonas de Europa en las que se puede establecer con base en las condiciones climáticas u otras condiciones abióticas favorables o la extensión de los hábitats que ocupa, su adaptabilidad; la importancia y extensión de su propagación; definir las proporciones del área adecuada para su establecimiento actualmente ocupadas o invadidas los últimos años. Todo ello también contribuye a la estimación del impacto que tendrá sobre la biodiversidad en Europa, y las zonas en las que este será más importante. Además, los modelos de riesgo y el análisis del solapamiento de nicho a pequeña escala nos permitieron hacer referencia expresa a los impactos sobre *Quercus lusitanica*, una especie icónica, lo que puede servir para concienciar sobre la problemática de la invasión por *P. lophantha*.

Con todo ello, nuestro trabajo refuerza el valor que tienen los modelos de distribución de especies como herramienta para completar o actualizar los análisis de riesgos de especies exóticas (Fernandes *et al.*, 2019). Además, se evidencia la importancia de realizar análisis de dinámica de nicho, como apoyo al desarrollo de estrategias de gestión, mejorando la comprensión de los procesos de invasión (Sax *et al.* 2013; Liu *et al.* 2020).

Nuestro trabajo también contribuye en estimar cuál es la probabilidad de establecimiento con base en su capacidad competitiva y sus características biológicas. Los resultados del experimento de competencia nos permiten inferir que *P. lophantha* podría ser una mejor colonizadora que competidora, en etapas del desarrollo tempranas (Santamarina *et al.*, 2022).

El resultado del [análisis de riesgo](#) (riesgo moderado con nivel de confianza medio), señala que *P. lophantha* no sería una especie tan preocupante como sus parientes del género *Acacia*.

Sin embargo, dado que los niveles de confianza aún son medios, este resultado no debe ser impedimento de que se promueva su inclusión en las listas normativas, para prevenir su entrada a nuevos territorios: lo que constituye la medida de gestión más eficaz. La elevada producción de semillas de *P. lophantha* (McKenzie *et al.* 1976; McDowell & Moll 1981; Milton & Hall 1981; Bell *et al.* 1995; Rico 2011; Harris *et al.* 2017) de gran viabilidad (Herschel 1912) y la gran versatilidad de ambientes que es capaz de ocupar, es de los aspectos más problemáticos de la biología de la especie y que podría favorecer la dispersión de la especie a los extensos de territorios identificados por los modelos como adecuados (Santamarina *et al.*, 2019; (Santamarina *et al.*, *in press*), pudiendo afectar a hábitats sensibles. Esta podría potenciarse por la acción del hombre, a través de las vías de comunicación (Santamarina *et al.*, 2019), los incendios forestales (García-Duro *et al.*, 2019), movimientos de suelo contaminado, los residuos de jardinería, etc., dificultando la erradicación de la especie.





# Conclusiones



## 5. Conclusions

1. Exploring the distribution of invasive alien species and threatened species through different scales, resolutions, and distribution ranges provides a better perspective for planning plant conservation management.

2. The invasive alien species distribution models (SDMs) calibrated with data from the invaded range can be more useful than SDMs calibrated with data from the native range to discriminate the areas that may be affected. Their use as support for the management should be applied in each case study, at least for exploratory purposes. More specifically, these models are useful:

a. To incorporate main variables to explain the distribution of exotic species at a small scale, for example, those related to land use.

b. To predict the distribution of exotic species that are suspected to have undergone changes in their niche; for example, if their invasive distribution ranges are found in territories with a bioclimate different from that of the native range.

3. Species distribution models (SDMs) present limitations to assess and to manage the local risk of biological invasion on threatened species, especially when working with a disjunct population, although these shortcomings can be overcome:

a. By means of high resolution SDMs, calibrated only with data from the local area (suboptimal, not including the full native range of the species), but using the main variables that explain their distribution in these localities (e.g. land use, orientation, ...), if their optimal complexity is identified.

b. By introducing a qualitative evaluation of the models, based on in-depth knowledge of the species, their behavior, and on the visual inspection of the prediction maps .

4. Species distribution models ( SDMs) calibrated at a regional scale using high-resolution and local variables are useful:

a. To improve the predictions in local areas by using information from a larger number of presence data and by reducing the overfitting to local data. This approach can be taken as long as extensive, high-precision data of the species are available to calibrate the model at a large scale

b. To provide a fine discrimination of the areas on which conservation actions should be focused at a regional scale. This is important for monitoring the perimeter of the potential sources of dispersal of the invasive species.

5. At early stages the competition between *Paraserianthes lophantha* and *Quercus lusitanica* has little impact. However, in case of contact areas, it is necessary to focus management efforts on local populations of *Quercus lusitanica*, so that, given their sensitivity to drought, the competition with this invasive species does not further negatively affect their response to future climate scenarios.

6. In the early stages of development, *Paraserianthes lophantha* is able to modulate its biomass allocation, to increase the acquisition of the most limiting resources for its growth, such as light or water.

7. The study of the climatic niche dynamics of exotic species is a powerful tool for assessing the risk of invasion at a large scale, allowing to compare:

a. Similarities and differences between the niche dynamics of the native range and different invasion ranges, in order to improve the understanding of the invasion and to help select the ranges where SDMs should be calibrated. This approach is very useful in cases where invasive alien species have been introduced into territories with climates that are similar, but different, climates from its native range.

b. Comparing the niches of the native and an invaded range with another invaded range prevents underestimating the expansion capacity of an exotic species.

8. Fine-scale studies are useful for conservation. They can be used to demonstrate in a graphically

and simply way the invasive potential of IAS in local areas and the degree of overlap between co-occurring invasive and native species.

9. Predictions about the future distribution of *Quercus lusitanica* show that its conservation is threatened by the effects of climate change.

10. The distribution range of *Paraserianthes lophantha* in Europe:

a. Will increase in the short term, mainly in areas with a mild climate, frost-free and without extreme drought periods, close to the coast, especially if human introduction and dispersal routes are maintained.

b. In the long term, global climate change will foster the invasion processes on the Atlantic coast of southern Europe but hinder them on the Mediterranean coast.

11. The combination of SDMs of exotic and native species in risk models allows for conservation action planning , specifically to assess the risk of the invasion of *Paraserianthes lophantha* on *Quercus lusitanica*, discriminating the areas in which both species can interact. This information contributes to implementing management measures both at a local scale in Monte Pindo (A Coruña, Spain), and at a large regional scale in Europe.

12. Although the risk analysis indicates that *Paraserianthes lophantha* would not be as dangerous as its relative *Acacia spp.*, given that confidence levels are still medium, the result should not be an obstacle to promoting the inclusion of this IAS in regulatory lists in order to prevent its entry and expansion into new territories, which is the most effective management measure.

## 5. Conclusiones

1. Explorar la distribución de especies exóticas invasoras y especies amenazadas con las que interactúan a través de diferentes escalas, resoluciones y rangos de distribución, ofrece una mejor perspectiva para planificar una gestión encaminada a la conservación vegetal.

2. Los modelos de distribución de especies (SDMs) exóticas invasoras calibrados con datos del rango invadido pueden resultar más útiles que los SDMs calibrados con datos de los rangos nativos para discriminar las zonas susceptibles de invasión. Su uso como apoyo a la gestión debe aplicarse en cada caso de estudio, al menos, con fines exploratorios. En concreto, los modelos son de utilidad para:

a. Incorporar variables importantes para explicar la distribución de las especies exóticas a pequeña escala, por ejemplo, las relacionadas con los usos del suelo.

b. Predecir la distribución de especies exóticas de las que se sospecha que han experimentado cambios en su nicho; por ejemplo, aquellas cuyos rangos de distribución invadidos se encuentran en territorios con bioclima diferente al del rango nativo.

3. Los modelos de distribución de especies (SDMs) tienen grandes limitaciones para evaluar y gestionar el riesgo local de invasión biológica sobre especies amenazadas, especialmente si se trata de una población disyunta, aunque dichos errores se pueden solventar:

a. Mediante SDMs de alta resolución, calibrados solo con datos subóptimos, del área local, sin incluir el rango completo nativo de las especies, pero con variables significativas, que expliquen su distribución en esas localidades (p.ej. usos del suelo, orientación...), si se identifica su complejidad óptima.

b. Introduciendo una evaluación cualitativa de la calidad de los modelos, basada en el conocimiento profundo de las especies, de su comportamiento y en la interpretación visual de los mapas de predicciones.

4. Los SDMs calibrados a escala regional, utilizando variables de alta resolución, de enfoque local, son idóneos para:

a. Mejorar predicciones en áreas locales, al incluir información sobre un mayor número de datos de presencia y reducir el sobreajuste a los datos locales. Este enfoque puede adoptarse siempre que se disponga de numerosos datos de alta precisión de la especie para calibrar el modelo a gran escala.

b. Proporcionar una discriminación nítida de las zonas en las que deben centrarse las acciones de conservación a escala regional, lo cual es de especial importancia para vigilar el perímetro de los focos potenciales de dispersión de las especies invasoras.

5. La competencia de *Paraserianthes lophantha* tiene un escaso impacto sobre *Quercus lusitanica* en los primeros estadios del desarrollo. Sin embargo, en caso de contacto, es necesario focalizar los esfuerzos de gestión en las poblaciones locales de *Quercus lusitanica*, para que, dada su sensibilidad a la sequía, la competencia con esta especie invasora no condicione aún más negativamente su respuesta a los futuros escenarios climáticos.

6. En fases iniciales del desarrollo *Paraserianthes lophantha* es capaz de modular su asignación de biomasa para incrementar la adquisición de los recursos que más limitan su crecimiento, como la luz o el agua.

7. Los estudios de dinámica de nicho climático de especies exóticas son una herramienta potente para evaluar el riesgo de invasión a gran escala, permitiendo:

a. Comparar similitudes y diferencias entre la dinámica de nicho del rango nativo y diferentes rangos de invasión, para mejorar la comprensión de la invasión y ayudar a seleccionar los rangos donde los SDMs deben calibrarse. Este enfoque es de gran utilidad en los casos en los que especies exóticas invasoras hayan sido introducidas en territorios con climas similares, pero diferentes del nativo.

b. Comparar los nichos del rango nativo y un rango invadido con otro rango invadido evita infravalorar la capacidad de expansión de una especie exótica.

8. Los estudios a pequeña escala son útiles para la conservación. Pueden utilizarse para demostrar de forma gráfica y sencilla el potencial invasor de las especies exóticas invasoras en áreas locales su grado de solapamiento con especies autóctonas con las que coexisten.

9. Las predicciones de la distribución futura de *Quercus lusitanica* demuestran que su conservación está amenazada por los efectos del cambio climático.

10. El rango de distribución de *Paraserianthes lophantha* en Europa

a. Se incrementará a corto plazo, especialmente en zonas de clima suave, libres de heladas y sin períodos de sequía extrema, próximas a la costa, sobre todo si se mantienen las vías humanas de introducción y dispersión.

a. A largo plazo, el cambio climático global favorecerá los procesos de invasión en la costa atlántica del sur de Europa y los dificultará en la costa mediterránea.

11. La combinación de SDMs de especies exóticas y nativas en modelos de riesgo permite planificar las acciones de conservación. En concreto, valorando el riesgo de la invasión de *Paraserianthes lophantha* sobre *Quercus lusitanica*, discrimina las zonas en las que ambas especies pueden interaccionar. Esta información contribuye tanto para implantar medidas de gestión a escala local Monte Pindo (A Coruña, España) como a gran escala (Europa).

12. Aunque el análisis de riesgo indica que *Paraserianthes lophantha* no sería una especie tan preocupante como sus parientes, *Acacia* spp., dado que los niveles de confianza aún son medios, el resultado no debe impedir que se promueva la inclusión de esta EEI en las listas normativas, para prevenir su entrada y expansión a nuevos territorios, que es la medida de gestión más eficaz.





# Referencias



## 6. REFERENCES

### 6.1 Introducción

- Abbas, A. M., Rubio-Casal, A. E., De Cires, A., Grewell, B. J. & Castillo, J. M. (2019). Differential tolerance of native and invasive tree seedlings from arid African deserts to drought and shade. *South African Journal of Botany*, 123, 228-240. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.03.018>
- Abd El-Gawad, A. M., Zotti, M., Sarker, T. C., Mazzoleni, S. & Bonanomi, G. (2017). Does a plant detect its neighbor if it is kin or stranger? Evidence from a common garden experiment. *Community Ecology*, 18(3), 305-310. <https://doi.org/10.1556/168.2017.18.3.9>
- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A. y Lobo, J. M. & Real, R. (2012). Delimiting the geographical background in species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 39(8), pp. 1383-1390. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02713.x>
- Adhikari, D., Barik, S. K. & Upadhyaya, K. (2012). Habitat distribution modelling for reintroduction of *Ilex khasiana* Purk., a critically endangered tree species of northeastern India. *Ecological Engineering*, 40, pp. 37-43. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.12.004>
- Aedo, C. (2014). Anthos. Sistema de Información sobre las plantas de España. <http://www.anthos.es/>
- AghaKouchak, A., Mirchi, A., Madani, K., Di Baldassarre, G., Nazemi, A., Alborzi, A., Anjileli, H., Azarderakhsh, M., Chiang, F., Hassanzadeh, E., Huning, L. S., Mallakpour, I., Martinez, A., Mazdiyasni, O., Moftakhar, H., Norouzi, H., Sadegh, M., Sadeqi, D., Van Loon, A. F. & Wanders, N. (2021). Anthropogenic Drought: Definition, Challenges, y Opportunities. *Reviews of Geophysics*, 59(2), e2019RG000683. <https://doi.org/10.1029/2019RG000683>
- Aguilera, F., Orlandi, F., Oteros, J., Bonofiglio, T. & Fornaciari, M. (2015). Bioclimatic characterisation of the mediterranean region: Future climate projections for Spain, Italy and Tunisia. *Italian Journal of Agrometeorology*, 20(1), 45-58.
- Alfaro-Saiz, E., García González, M. E., del Río, S., Penas, A., Rodríguez, A. & Alonso-Redondo, R. (2015). Incorporating bioclimatic and biogeographic data in the construction of species distribution models in order to prioritize searches for new populations of threatened flora. *Plant Biosystems*, 149(5), pp. 827-837. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2014.976289>
- Alonso-Campos, Germán; López de Pablo, Carlos; Martín de Agar Valverde, María del Pilar (2002). Evaluación de los planes de gestión de espacios naturales protegidos. *Ecosistemas*. Vol. 11, n. 3 . ISSN 1697-2473
- Alves, D. F. R., Barros-Alves, S. de P., Dolabella, S. S., Almeida, A. C. de & Martinez, P. A. (2021). Invasive shrimp *Cinetorhynchus erythrostictus* (Decapoda: Caridea) misidentified in the marine aquarium trade: Niche overlap with a native congeneric species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 258, 107411. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107411>
- Amaral Franco J. (1990). *Quercus L.* In S. Castroviejo, M. Laínz, G. López González, P. Montserrat, F. Muñoz Garmendia, J. Piva & L. Villar (Eds.), *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares* (Vol. 2, pp. 15-36). Real Jardín botánico. C.S.I.C.
- Amigo, J. & Romero Buján, M. I. (2018). The dwarf oak plant community, *Quercus lusitanica* Lam. Fagaceae, Magnoliopsida), in Monte Pindo (A Coruña, Northwest Iberian peninsula). *NACC*, 25, 9-20.
- Anderson, R. P. & Gonzalez, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in

models of species distributions: An implementation with Maxent. Ecological Modelling, 222, 2796–2811. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011>

Antonelli, A., Fry, C., Smith, R.J., Simmonds, M.S.J., Kersey, P.J., Pritchard, H.W., Abbo, M.S., Acedo, C., Adams, J., Ainsworth, A.M., Allkin, B., Annecke, W., Bachman, S.P., Bacon, K., Bárrrios, S., Barstow, C., Battison, A., Bell, E., Bensusan, K., Bidartondo, M.I., Blackhall-Miles, R.J., Borrell, J.S., Brearley, F.Q., Breman, E., Brewer, R.F.A., Brodie, J., Cámaras-Leret, R., Campostrini Forzza, R., Cannon, P., Carine, M., Carretero, J., Cavagnar, T.R., Cazar, M.-E., Chapman, T., Cheek, M., Clubbe, C., Cockel, C., Collemare, J., Cooper, A., Copeland, A.I., Corcoran, M., Couch, C., Cowell, C., Crous, P., da Silva, M., Dalle, G., Das, D., David, J.C., Davies, L., Davies, N., De Canha, M.N., de Lirio, E.J., Demissew, S., Diazgranados, M., Dickie, J., Dines, T., Douglas, B., Dröge, G., Dulloo, M.E., Fang, R., Farlow, A., Farrar, K., Fay, M.F., Felix, J., Forest, F., Forrest, L.L., Fulcher, T., Gafforov, Y., Gardiner, L.M., Gâteblé, G., Gaya, E., Geslin, B., Gonçalves, S.C., Gore, C.J.N., Govaerts, R., Gowda, B., Grace, O.M., Grall, A., Haelewaters, D., Halley, J.M., Hamilton, M.A., Hazra, A., Heller, T., Hollingsworth, P.M., Holstein, N., Howes, M.-J.R., Hughes, M., Hunter, D., Hutchinson, N., Hyde, K., Iganci, J., Jones, M., Kelly, L.J., Kirk, P., Koch, H., Krisai-Greilhuber, I., Lall, N., Langat, M.K., Leaman, D.J., Leão, T.C., Lee, M.A., Leitch, I.J., Leon, C., Lettice, E., Lewis, G.P., Li, L., Lindon, H., Liu, J.S., Liu, U., Llewellyn, T., Looney, B., Lovett, J.C., Łuczaj, Ł., Lulekal, E., Maggassouba, S., Malécot, V., Martin, C., Masera, O.R., Mattana, E., Maxted, N., MBA, C., McGinn, K.J., Metheringham, C., Miles, S., Miller, J., Milliken, W., Moat, J., Moore, P.G.P., Morim, M.P., Mueller, G.M., Mumjinjanov, H., Negrão, R., Nic Lughadha, E., Nicolson, N., Niskanen, T., Nono Womdim, R., Noorani, A., Obreza, M., O'Donnell, K., O'Hanlon, R., Onana, J.-M., Ondo, I., Padulosi, S., Paton, A., Pearce, T., Pérez Escobar, O.A., Pieroni, A., Pironon, S., Prescott, T.A.K., Qi, Y.D., Qin, H., Quave, C.L., Rajaovelona, L., Razanajatovo, H., Reich, P.B., Rianawati, E., Rich, T.C.G., Richards, S.L., Rivers, M.C., Ross, A., Rumsey, F., Ryan, M., Ryan, P., Sagala, S., Sanchez, M.D., Sharrock, S., Shrestha, K.K., Sim, J., Sirakaya, A., Sjöman, H., Smidt, E.C., Smith, D., Smith, P., Smith, S.R., Sofo, A., Spence, N., Stanworth, A., Stara, K., Stevenson, P.C., Stroh, P., Suz, L.M., Tambam, B.B., Tatsis, E.C., Taylor, I., Thiers, B., Thormann, I., Trivedi, C., Twilley, D., Twyford, A.D., Ulian, T., Utteridge, T., Vaglica, V., Vásquez-Londoño, C., Victor, J., Viruel, J., Walker, B.E., Walker, K., Walsh, A., Way, M., Wilbraham, J., Wilkin, P., Wilkinson, T., Williams, C., Winterton, D., Wong, K.M., Woodfield-Pascoe, N., Woodman, J., Wyatt, L., Wynberg, R., Zhang, B.G. (2020). *State of the World's Plants and Fungi* (2020). Royal Botanic Gardens, Kew. DOI: <https://doi.org/10.34885/172>

Araújo, M. B. & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33(10), pp. 1677–1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>

Araújo, M. B., Anderson, R. P., Barbosa, A. M., Beale, C. M., Dormann, C. F., Early, R., Garcia, R. A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R. B., Zimmermann, N. E. & Rahbek, C. (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, 5(1), 4858–4874. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858>

Atwater, D. Z., Ervine, C. & Barney, J. N. (2018). Climatic niche shifts are common in introduced plants. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 34–43. <https://doi.org/10.1038/S41559-017-0396-Z>

Austin, M. P. & Smith, T. M. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83(1-2), 35–47. <https://doi.org/10.1007/BF00031679>

Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), pp. 101–118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)

Austin, Mike P. & Van Niel, K. P. (2011). Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, 38(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x>

Baider, C. & Florens, F. B. V. (2011). Control of invasive alien weeds averts imminent plant extinction. *Bio-*

*logical Invasions*, 13(12), pp. 2641-2646. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9980-3>

Banks, N. C., Paini, D. R., Bayliss, K. L. & Hodda, M. (2015). The role of global trade and transport network topology in the human-mediated dispersal of alien species. *Ecology Letters*, 18(2), pp. 188-199. <https://doi.org/10.1111/ele.12397>

Barbeta, A. & Peñuelas, J. (2016). Sequence of plant responses to droughts of different timescales: lessons from holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Plant Ecology & Diversity*, 9(4), 321-338. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1212288>

Barbet-Massin, M., Rome, Q., Villemant, C. & Courchamp, F. (2018). Can species distribution models really predict the expansion of invasive species? *PLOS ONE*, 13(3), e0193085. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193085>

Barbosa, A. M. (2015). fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), 853--858. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/2041-210X.12372>

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomaia, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B. & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), pp. 51-57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>

Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J. & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), pp. 1810-1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>

Bellard, C., Cassey, P. & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, 12(4), 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>

Bellard, Celine, Jeschke, J. M., Leroy, B. & Mace, G. M. (2018). Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5688-5700. <https://doi.org/10.1002/ece3.4098>

Bellard, Celine, Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M. & Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, 19(12), 3740-3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>

Bellver, C. G., Nualart, N., Ibáñez, N., Burguera, C., Álvarez, H. & López i Pujol, J. (2019). Noves dades per a la flora al·lòctona de Catalunya i del País Valencià. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 83, pp. 23-40. <https://doi.org/10.2436/20.1502.01.2>

Benito, B. & Peñas, J. (2007). Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *Revista internacional de ciencia y tecnología de la información geográfica*, 7, pp. 100-119.

Benito, B. M., Martínez-Ortega, M. M., Muñoz, L. M., Lorite, J. & Peñas, J. (2009). Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: A case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses'. *Biodiversity and Conservation*, 18(9), pp. 2509-2520. doi: [10.1007/s10531-009-9604-8](https://doi.org/10.1007/s10531-009-9604-8).

Bercé, W., Bello, C., Mendes, C. P., Vancine, M. H., Galetti, M. & Ballari, S. A. (2021). Invasive wild boar's distribution overlap with threatened native ungulate in Patagonia. In *Journal of Mammalogy* (Vol. 102, Issue 5, pp. 1298-1308). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab099>

Blackburn, T. M., Bellard, C. & Ricciardi, A. (2019). Alien versus native species as drivers of recent ex-

tinctions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(4), 203-207. <https://doi.org/10.1002/FEE.2020>

Blackburn, T. M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mručága, A., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Ricciardi, A., Richardson, D. M., Sendek, A., Vilà, M., Wilson, J. R. U., Winter, M., Genovesi, P. & Bacher, S. (2014). A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLOS Biology*, 12(5), e1001850. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850>

Bradley, B. A., Blumenthal, D. M., Wilcove, D. S. & Ziska, L. H. (2010). Predicting plant invasions in an era of global change. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 25, Issue 5, pp. 310-318). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.003>

Bradley, B. A., Wilcove, D. S. & Oppenheimer, M. (2010). Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. *Biological Invasions*, 12(6), 1855-1872. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9597-y>

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. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>

Broennimann, Olivier & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4(5), 585-589. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0254>

Broennimann, Olivier, Mráz, P., Petitpierre, B., Guisan, A. & Müller-Schärer, H. (2014). Contrasting spatio-temporal climatic niche dynamics during the eastern and western invasions of spotted knapweed in North America. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1126-1136. <https://doi.org/10.1111/jbi.12274>

Brown, G. K., Murphy, D. J., Miller, J. T. & Ladiges, P. Y. (2008). Acacia s.s. and its Relationship Among Tropical Legumes, Tribe Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae). *Systematic Botany*, 33(4), 739-775. <https://doi.org/https://doi.org/10.1600/036364408786500136>

Bulleri, F., Bruno, J. F., Silliman, B. R. & Stachowicz, J. J. (2016). Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Functional Ecology*, 30(1), 70-78. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12528>

Busby, J.. (1991). Bioclim, a Bioclimatic Analysis and Prediction System. In , Eds., *Nature Conservation Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis* (C.. Margules & M. P. Austin (Eds.); pp. 64-68). SCIRO. [https://www.scirp.org/\(S\(i43dyn45teexjx455qlt3d2q\)\)/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1194990](https://www.scirp.org/(S(i43dyn45teexjx455qlt3d2q))/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1194990)

Bussotti, F., Ferrini, F., Pollastrini, M. & Fini, A. (2014). The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 80-98. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.013>

Cabezudo, B., Talavera, S., Blanca, G., Salazar, C., Cueto, M. J., Valdés, B., Hernandez Berméjo, J. E., Herrera, C., Rodríguez Hidalgo, C. & Navas, D. (2005). Lista Roja de la flora vascular de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, 126. <https://doi.org/10.1039/C5RA15676A>

Cabezudo, Baltasar & Latorre, A. V. P. (2001). Notas sobre la vegetación de Andalucía III. *Acta Botanica Malacitana*, 26, 225-227. [https://riuma.uma.es/xmlui/bitstream/handle/10630/3950/26\\_Cabezudo1.pdf](https://riuma.uma.es/xmlui/bitstream/handle/10630/3950/26_Cabezudo1.pdf)

Camaño Portela, J. L., Silva-Pando, F. J., Pino Pérez, J. J. & Pino Pérez, R. (2008). Asientos corológicos LOU, 2005, *Bol BIGA*, 4, pp. 5-21.

Carapeto, A., Porto, M., Vila-Viçosa, C., Araújo, P., Pereira, A., Clamote, F., Almeida, J., & Rosa-Pinto, J. (2017). *Quercus lusitanica* Lam. - mapa de distribuição. Flora-On. Flora de Portugal Interactiva, Sociedade Portuguesa de Botânica. <http://www.flora-on.pt/#wQuercus+lusitanica>.

Carapeto, A., Porto, M., Vila-Viçosa, C., Araújo, P., Pereira, A., Clamote, F., Almeida, J., & Rosa Pinto, J. (2018). *Quercus lusitanica* Lam. - mapa de distribuição. Flora de Portugal Interactiva, Sociedade Portuguesa de Botânica.

Carlin, T., Bufford, J. L., Hulme, P. E., & Godsoe, W. K. (2022). Global assessment of three Rumex species reveals inconsistent climatic niche shifts across introduced ranges. Research Square. <https://doi.org/https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1358439/v1>

Casazza, G., Abeli, T., Bacchetta, G., Dagnino, D., Fenu, G., Gargano, D., Minuto, L., Montagnani, C., Orsenigo, S., Peruzzi, L., Varaldo, L., & Rossi, G. (2021). Combining conservation status and species distribution models for planning assisted colonisation under climate change. *Journal of Ecology*, 109(6), 2284–2295. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13606>

Castellanos-Mejía, M. C., Herrera, J., Noguera-Urbano, E. A., Parra, E., & Jiménez-Segura, L. F. (2021). Potential distribution in Colombia of the introduced fish *pangasianodon hypophthalmus* (Siluriformes: Pangasiidae) and implications for endangered native fish. *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 573–587. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i2.44223>

Castro, M., Freire, L., & Prunell, A. (1989). Guía das árbores de Galicia: : autóctonas e ornamentais. Edicións Xerais de Galicia, D.L.

Catford, J. A., Bode, M., & Tilman, D. (2018). Introduced species that overcome life history tradeoffs can cause native extinctions. *Nature Communications*, 9(1), 2131. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04491-3>

Charles, H., & Dukes, J. S. (2008). Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. *Biological Invasions*, 193, pp. 217–237. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_13)

Chase, J., & Leibold, M. A. (2003). Ecological Niches Linking Classical and Contemporary Approaches. In Innovation and Entrepreneurship. University of Chicago Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.7208/9780226101811>

Cherif, S., Doblas-miranda, E., Lionello, P., Borrego, C., Giorgi, F., Iglesias, A., Jebari, S., Mahmoudi, E., Pringuault, O., Cherif, S., Doblas-miranda, E., Lionello, P., Borrego, C., & Giorgi, F. (2022). Climate and Environmental Change in the Mediterranean Basin – Current Situation and Risks for the Future First Mediterranean Assessment Report ( MAR1 ) Chapter 2 Drivers of Change. <https://www.medecc.org/medecc-reports/climate-and-environmental-change-in-the-mediterranean-basin-current-situation-and-risks-for-the-future-1st-mediterranean-assessment-report/>

Chevalier, M., Broennimann, O., Cornuault, J., & Guisan, A. (2021). Data integration methods to account for spatial niche truncation effects in regional projections of species distribution. *Ecological Applications*, 31(7), e02427. <https://doi.org/10.1002/eap.2427>

Chevalier, M., Zarzo-Arias, A., Guélat, J., Mateo, R. G., & Guisan, A. (2022). Accounting for niche truncation to improve spatial and temporal predictions of species distributions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, p. 760. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.944116>

Christina, M., Limbada, F., & Atlan, A. (2020). Climatic niche shift of an invasive shrub (*Ulex europaeus*): a global scale comparison in native and introduced regions. *Journal of Plant Ecology*, 13(1), 42–50. <https://doi.org/10.1093/JPE/RTZ041>

Collingham, Y. C., Wadsworth, R. A., Huntley, B., & Hulme, P. E. (2000). Predicting the spatial distribution

of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent. *Journal of Applied Ecology*, 37(SUPPL. 1), pp. 13–27. <https://doi.org/doi: 10.3389/fevo.2022.944116>

Cowan, R. (1988). Paraserianthes. In P. M. McCarthy (Ed.), Flora of Australia Volume 12, Mimosaceae (excl. Acacia), Caesalpiniaceae (pp. 33–36). ABRS/CSIRO Australia publishing.

Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415, p. 23. <https://doi.org/10.1038/415023a>

Cuthbert, R. N., Diagne, C., Hudgins, E. J., Turbelin, A., Ahmed, D. A., Albert, C., Bodey, T. W., Briski, E., Essl, F., Haubrock, P. J., Gozlan, R. E., Kirichenko, N., Kourantidou, M., Kramer, A. M. & Courchamp, F. (2022). Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide. *Science of the Total Environment*, 819, 153404. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153404>

Czech, B., Krausman, P. R., Dobson, A., Rodriguez, J. P., Roberts, W. M. & Wilcove, D. S. (1997). Distribution and causation of species endangerment in the United States. *Science*, 277(5329), pp. 1116–1117. <https://doi.org/10.1126/science.277.5329.1116>

Dana, E. D., Sobrino, E. & Sanz-Elorza, M. (2004). Plantas invasoras en España: un nuevo problema en las estrategias de conservación. In Á. Bañares Baudet, G. Blanca, J. Güemes Heras, J. C. Moreno Saiz & S. Ortiz BAÑARES BAUDET, (Eds.) *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España* (pp. 1010–1029). Madrid.

Datta, A., Schweiger, O. & Kühn, I. (2019). Niche expansion of the invasive plant species Ageratina adenophora despite evolutionary constraints. *Journal of Biogeography*, 46(7), 1306–1315. <https://doi.org/10.1111/JBI.13579>

De Fine, G., Fanfarillo, E., Federici, A., Ferraris, P., Fiacchini, D., Fiaschi, T., Fois, M., Gubellini, L., Guidotti, E., Hofmann, N., Kindermann, E., Laface, V. L. A., Lallai, A., Lanfredini, P., Lazzaro, L., Lazzeri, V., Lonati, M., Loretí, M., Lozano, V., ... D'Amico, F. S. (2021). Notulae to the Italian alien vascular flora: 12. *Italian Botanist*, 12, 105–121. <https://doi.org/10.3897/ITALIANBOTANIST.12.78010>

Dellinger, A. S., Essl, F., Hojsgaard, D., Kirchheimer, B., Klatt, S., Dawson, W., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Weber, E., Winter, M., Hörandl, E. & Dullinger, S. (2016). Niche dynamics of alien species do not differ among sexual and apomictic flowering plants. *New Phytologist*, 209(3), 1313–1323. <https://doi.org/10.1111/nph.13694>

Descombes, P., Petitpierre, B., Morard, E., Berthoud, M., Guisan, A. & Vittoz, P. (2016). Monitoring and distribution modelling of invasive species along riverine habitats at very high resolution. *Biological Invasions*, 18(12), 3665–3679. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1257-4>

Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F. T., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Pottier, J., Pio, D., Dubuis, A., Pellissier, L., Mateo, R. G., Hordijk, W., Salamin, N. & Guisan, A. (2017). ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40(6), 774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>

Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A. C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J. M., Bradshaw, C. J. A. & Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855), pp. 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>

Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A. C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J. M., Bradshaw, C. J. A. & Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855), 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>

Diez, J. M., Buckley, H. L., Case, B. S., Harsch, M. A., Sciligo, A. R., Wangen, S. R. & Duncan, R. P. (2009). Interacting effects of management and environmental variability at multiple scales on invasive species distributions. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), pp. 1210–1218. <https://doi.org/10.1111/>

Dinis, M., Vicente, J. R., César de Sá, N., López-Núñez, F. A., Marchante, E. & Marchante, H. (2020). Can Niche Dynamics and Distribution Modeling Predict the Success of Invasive Species Management Using Biocontrol? Insights From *Acacia longifolia* in Portugal. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 358. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.576667>

Dirzo, R., Ceballos, G. & Ehrlich, P. R. (2022). Circling the drain: the extinction crisis and the future of humanity. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 377, 20210378. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0378>

Domènech, R. & Vilà, M. (2008). Response of the invader *Cortaderia selloana* and two coexisting natives to competition and water stress. *Biological Invasions*, 10(6), 903-912. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9243-0>

Domingues de Almeida, J. & Freitas, H. (2006). Exotic naturalized flora of continental Portugal - A reassessment. *Botanica Complutensis*, 30, 117-130.

Doran, J. C. & Turnbull, J. W. (1997). *Australian trees and shrubs: species for land rehabilitation and farm planting*. ACIAR.

Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D. & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 027-046. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>

Draper, D., Marques, I. & Iriondo, J. M. (2019). Species distribution models with field validation, a key approach for successful selection of receptor sites in conservation translocations. *Global Ecology and Conservation*, 19, e00653. <https://doi.org/10.1016/J.GECCO.2019.E00653>

Dueñas, M. A., Hemming, D. J., Roberts, A. & Diaz-Soltero, H. (2021). The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: A systematic review. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01476. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01476>

Dukes, J. S. & Mooney, H. A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? In Trends in Ecology and Evolution (Vol. 14, Issue 4, pp. 135-139). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01554-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01554-7)

E, O. A. & Willson, A. J.. (Eds.). (2001). Flora of Australia Volume 11A, Mimosaceae, Acacia part 1: Vol. 11 A. Publishing, ABRS/CSIRO.

Early, R. & Sax, D. F. (2014). Climatic niche shifts between species' native and naturalized ranges raise concern for ecological forecasts during invasions and climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 23(12), 1356-1365. <https://doi.org/10.1111/geb.12208>

Elith, J. & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, pp. 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>

Elorza, M. S., Ortiz, D. G. & Deltoro, V. (2011). La flora alóctona de la Comunidad Valenciana (España). *Botanica Complutensis*, 35, 97-130. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5209/rev\\_BOBCM.2011.v35.10](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5209/rev_BOBCM.2011.v35.10)

Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araújo, M. B., Pearman, P. B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C. H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J. C., Gó-

- mez-García, D., Grytnes, J. A., Heegaard, E., Høistad, F., Nogués-Bravo, D., Normand, S., Puscas, M., Sebastià, M.T., Stanisci, A., Theurillat, J. P., Trivedi, M. R., Vittoz, P. & Guisan, A. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17(7), pp. 2330–2341. [https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02393.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x)
- Esler, A. E. (1987). The naturalisation of plants in urban Auckly, New Zealand. Catalogue of naturalised species. *New Zealand Journal of Botany*, 25(4), pp. 539–558. <https://doi.org/10.1080/0028825x.1987.10410085>
- Essl, F., Bacher, S., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Katsanevakis, S., Kowarik, I., Kühn, I., Pyšek, P., Rabitsch, W., Schindler, S., Van Kleunen, M., Vilà, M., Wilson, J. R. U. & Richardson, D. M. (2018). Which Taxa Are Alien? Criteria, Applications, and Uncertainties. *BioScience*, 68(7), pp. 496–509. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy057>
- Fagúndez, J. (2007). Nuevos datos de flora vascular exótica en Galicia (noroeste de la Península Ibérica). *Lazaroa*, 28, 111–114. <https://doi.org/10.4103/0975-1475.195124>
- Fagúndez-Díaz, J. & Barrada-Beiras, M. (2007). *Plantas invasoras de Galicia. Bioloxía, distribución e métodos de control*. S Xunta de Galicia.
- Felicísimo, Á. M., Muñoz, J., Villalba, C. J., Mateo, R. G., Ramón, J., Ruggeroni, P., Gómez, R., Alfonso, C., Teira, G. & Camino, E. R. (2011). Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española.
- Fernandes, R. F., Honrado, J. P., Guisan, A., Roxo, A., Alves, P., Martins, J. & Vicente, J. R. (2019). Species distribution models support the need of international cooperation towards successful management of plant invasions. *Journal for Nature Conservation*, 49, 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.04.001>
- Ficetola, G. F., Thuiller, W. & Miaud, C. (2007). Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - The American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13(4), pp. 476–485. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00377.x>
- Filazzola, A., Liczner, A. R., Westphal, M. & Lortie, C. J. (2018). The effect of consumer pressure and abiotic stress on positive plant interactions are mediated by extreme climatic events. *New Phytologist*, 217(1), 140–150. <https://doi.org/10.1111/nph.14778>
- Fitzpatrick, M. C., Hargrove, W. W., Fitzpatrick, M. C. & Hargrove, W. W. (2009). The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodivers Conserv*, 18, 2255–2261. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9584-8>
- Fois, M., Cuena-Lombraña, A., Fenu, G. & Bacchetta, G. (2018). Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: Review, methodological issues and future directions. *Ecological Modelling*, 385, pp. 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.07.018>
- Font, X. (2013). SIVIM, Sistema de información de la Vegetación Ibérica y Macaronésica. <http://www.sivim.info/sivi/>
- Fotelli, M. N., Radoglou, K. M. & Constantinidou, H.. (2000). Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology*, 20(16), 1065–1075. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.16.1065>
- Fourcade, Y., Besnard, A. G. & Se condi, J. (2018). Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecology and Biogeography*, 27(2), 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>

Fraga-Arguimbau, P., Mascaró-Sintes, C., Pallicer-Allès, X., Carreras-Martí, D. & Seaone-Barber, M. (2020). Notes i contribucions al coneixement de la flora de Menorca (XV). Contribució a la flora al·lòctona. *Bulletí de La Societat d'Història Natural de Les Balears*, 63, 175-189. <https://raco.cat/index.php/BulletiSHNBalears/article/view/385137>

Franklin, J. (2010). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press.

Franklin, J., Serra-Diaz, J. M., Syphard, A. D. & Regan, H. M. (2017). Big data for forecasting the impacts of global change on plant communities. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), pp. 6-17. <https://doi.org/10.1111/GEB.12501>

Funk, J. L., Parker, I. M., Matzek, V., Flory, S. L., Aschehoug, E. T., D'Antonio, C. M., Dawson, W., Thomson, D. M. & Valliere, J. (2020). Keys to enhancing the value of invasion ecology research for management. *Biological Invasions*, 22(8), 2431-2445. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02267-9>

Gaertner, M., Den Breeyen, A., Cang Hui & Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 33(3), 319-338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>

Gaertner, M., Richardson, D. M. & Privett, S. D. J. (n.d.). Effects of Alien Plants on Ecosystem Structure and Functioning and Implications for Restoration: Insights from Three Degraded Sites in South African Fynbos. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9675-7>

Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Sabaté, S. & Lloret, F. (2012). Determinants of drought effects on crown condition and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. *Tree Physiology*, 32(4), 478-489. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpo25>

Gallardo, B., Zieritz, A. & Aldridge, D. C. (2015). The Importance of the Human Footprint in Shaping the Global Distribution of Terrestrial, Freshwater y Marine Invaders. *PLOS ONE*, 10(5), e0125801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125801>

Garcia Martinez, X. R., Valdés Bermejo, E., Silva-Pando, F. J., Rodriguez Gracia, V. & Gomez Vigide, F. (1991). Aportaciones a la Flora de Galicia, IV. Nova Acta Cientifica Compostelana (Bioloxía), 2(January), 41-56.

García-Duro, J., Cruz, O., Casal, M. & Reyes, O. (2019). Fire as driver of the expansion of Paraserianthes lophantha (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. *Biological Invasions*, 21, 1427-1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-01910-w>

Gassó, N., Pyšek, P., Vilà, M. & Williamson, M. (2010). Spreading to a limit: the time required for a neophyte to reach its maximum range. *Diversity and Distributions*, 16(2), 310-311. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00647.x>

Gentilesca, T., Camarero, J. J., Colangelo, M., Nolè, A. & Ripullone, F. (2017). Drought-induced oak decline in the western mediterranean region: An overview on current evidences, mechanisms and management options to improve forest resilience. *IForest - Biogeosciences and Forestry*, 10(5), 796-806. <https://doi.org/10.3832/ifor2317-010>

Gentili, R., Schaffner, U., Martinoli, A. & Citterio, S. (2021). Invasive alien species and biodiversity: impacts and management. *Biodiversity* 22, pp. 1-2, 1-3. <https://doi.org/10.1080/14888386.2021.1929484>

Gesplan. (2013). Plan de erradicación de especies invasoras del P.N Garajonai (p. 93). Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. [http://www.mapama.gob.es/es/ceneam/grupos-de-trabajo-y-seminarios/red-parques-nacionales/Plan\\_de\\_erradicación\\_de\\_especies\\_invasoras\\_Gara](http://www.mapama.gob.es/es/ceneam/grupos-de-trabajo-y-seminarios/red-parques-nacionales/Plan_de_erradicación_de_especies_invasoras_Gara)

- Goldberg, D. E., Rajaniemi, T., Gurevitch, J. & Stewart-Oaten, A. (1999). Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. In *Ecology* (Vol. 80, Issue 4, pp. 1118–1131). John Wiley & Sons, Ltd. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1118:EATQII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1118:EATQII]2.0.CO;2)
- 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), pp. 720–731. <https://doi.org/10.1111/DDI.12206>
- Grace, J. B. (1995). On the measurement of plant competition intensity. *Ecology*, 76(1), 305–308. <https://doi.org/10.2307/1940651>
- Grime, J. P. (2006). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), pp. 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), pp. 993–1009. <https://doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, pp. 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N. G., Lehmann, A. & Zimmermann, N. E. (2006). Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology*, 20(2), pp. 501–511. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00354.x>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C. & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 29(5), pp. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Randin, C. & Daehler, C. (2012). Response to comment on “Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders.” *Science*, 338(6104), p. 193. <https://doi.org/10.1126/science.1226051>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Randin, C. & Daehler, C. (2012). Response to comment on “Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders.” *Science*, 338(6104). <https://doi.org/10.1126/science.1226051>
- Guisan, A., Thuiller, W. & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat suitability y distribution models: with applications in R*. Cambridge University Press.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T. G., Rhodes, J. R., Maggini, R., Setterfield, S. A., Elith, J., Schwartz, M. W., Wintle, B. A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M. R., Possingham, H. P. & Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12), pp. 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Gundale, M. J., Pauchard, A., Langdon, B., Peltzer, D. A., Maxwell, B. D. & Nuñez, M. A. (2014). Can model species be used to advance the field of invasion ecology? *Biological Invasions*, 16(3), 591–607. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0610-0>
- Guo, W. Y., Lambertini, C., Li, X. Z., Meyerson, L. A. & Brix, H. (2013). Invasion of old world phragmites australis in the new world: Precipitation and temperature patterns combined with human in-

fluences redesign the invasive niche. *Global Change Biology*, 19(11), 3406–3422. <https://doi.org/10.1111/gcb.12295>

Gurevitch, J. & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9), pp. 470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.005>

Gurevitch, J. & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 470–474. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2004.07.005>

Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G. & Dukes, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, 22(3), 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>

Herrero-Borgoñón, J. J. (2007). Dos Mimosoideas (Leguminosae) Nuevas Para La Flora Castellonense. *Flora Montibérica*, 37, pp. 26–28.

Heywood, V. H. (2007). Botanic gardens as introduction centres for plants of economic importance-a reappraisal. 3rd Global Botanic Gardens Congress, 1–6. file:///F:/o1 ?????/o1 ??????/??????/Botanic gardens as introduction centres for plants of economic importance-a reappraisal.pdf

Hill, M. P., Gallardo, B. & Terblanche, J. S. (2017). A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 26(6), 679–689. <https://doi.org/10.1111/geb.12578>

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent?. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2), pp. 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)

Hulme, P. E. (2009). Trade, transport y trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), pp. 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>

Hulme, P. E. (2012). Weed risk assessment: a way forward or a waste of time? *Journal of Applied Ecology*, 49(1), pp. 10–19. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02069.x>

Hulme, P. E. (2017). Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(3), pp. 1297–1313. <https://doi.org/10.1111/BRV.12282>

Hulme, P. E., Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., Schaffner, U. & Vilà, M. (2013). Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(4), 212–218. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2012.10.010>

Hulme, P. E., Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., Schaffner, U. & Vilà, M. (2013). Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(4), 212–218. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2012.10.010>

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

IPCC. (2021). Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change

IUCN. (2012). IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. iv + 32pp.

Jeanmonod, D., Schlüssel, A. & Gamisans, J. (2011). Status and trends in the alien flora of Corsica. *EPPO Bulletin*, 41(1), 85–99. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2338.2011.02440.X>

- Jerome, D. & Vazquez, F. (2018). *Quercus lusitanica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T79914375A103229340. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T79914375A103229340.en>.
- Jiménez-Alfaro, B., Draper, D. & Nogués-Bravo, D. (2012). Modeling the potential area of occupancy at fine resolution may reduce uncertainty in species range estimates. *Biological Conservation*, 147(1), pp. 190–196. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.030>
- Jiménez-Valverde, A. (2014). Threshold-dependence as a desirable attribute for discrimination assessment: Implications for the evaluation of species distribution models. *Biodiversity and Conservation*, 23(2), 369–385. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0606-1>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L. & Wilmshurst, J. M. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356(6335), pp. 270–275. American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.aam9317>
- Jørgensen, S. E. (2009). *Ecological Modelling: An Introduction*. WIT press.
- Kawaletz, H., Mölder, I., Annighöfer, P., Terwei, A., Zerbe, S. & Ammer, C. (2014). Back to the roots: How do seedlings of native tree species react to the competition by exotic species? *Annals of Forest Science*, 71, 337–347. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0347-z>
- Kleinbauer, I., Dullinger, S., Peterseil, J. & Essl, F. (2010). Climate change might drive the invasive tree *Robinia pseudacacia* into nature reserves and endangered habitats. *Biological Conservation*, 143(2), 382–390. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.024>
- Kloot, P. M. (1987). THE NATURALISED FLORA OF SOUTH AUSTRALIA 4. ITS MANNER OF INTRODUCTION. *J. Adelaide Bot. Gard.*, 10(2), 223–140. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=AU8705491>
- Kuebbing, S. E. & Nuñez, M. A. (2016). Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nature Plants*, Nature Publishing Group, (10), 16134. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.134>
- Kueffer, C., Pyšek, P. & Richardson, D. M. (2013). Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats, and recommendations. *New Phytologist*, 200(3), 615–633. <https://doi.org/10.1111/nph.12415>
- Kumschick, S., Gaertner, M., Vila, M., Essl, F., Jeschke, J. M., Pysek, P., Ricciardi, A., Bacher, S., Blackburn, T. M., Dick, J. T. A., Evans, T., Hulme, P. E., Kühn, I., Mrugala, A., Pergl, J., Rabitsch, W., Richardson, D. M., Sendek, A. & Winter, M. (2015). Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats, and recommendations. In BioScience (Vol. 65, Issue 1, pp. 55–63). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu193>
- Lacosse, P. (2021). Compléments à la flore vasculaire du cap Lardier. (La Croix-Valmer, Provence, France)', 317-*Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 35, pp. 317–328.
- Lamsal, P., Kumar, L., Aryal, A. & Atreya, K. (2018). Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change. *Ambio*, 47(6), 697–710. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1017-z>
- Lazzaro, L., Essl, F., Lugliè, A., Padedda, B. M., Pyšek, P. & Brundu, G. (2018). Invasive alien plant impacts

on human health and well-being. *Invasive Species and Human Health*, CABI Invasives Series, CABI International, pp. 16–33. <https://doi.org/10.1079/9781786390981.0016>

Le Maitre, D. C., Gaertner, M., Marchante, E., Ens, E. J., Holmes, P. M., Pauchard, A., O'Farrell, P. J., Rogers, A. M., Blanchard, R., Blignaut, J. & Richardson, D. M. (2011). Impacts of invasive Australian acacias: Implications for management and restoration. *Diversity and Distributions*, 17(5), 1015–1029. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00816.x>

Leiva, M. J. & Fernández-Alés, R. (1998). Variability in seedling water status during drought within a *Quercus ilex* subsp. *ballota* population, and its relation to seedling morphology. *Forest Ecology and Management*, 111(2–3), 147–156. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00320-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00320-X)

Lence, C., Llamas, F., Acedo, C. & Alonso, R. (2005). Estudio botánico en la laguna de Louro (Muros, A Coruña) como herramienta de Gestión y conservación. Segundo Congreso de la Biología de Conservación de Plantas. [https://botanico.gijon.es/multimedia\\_objects/download?object\\_id=77468&object\\_type=document](https://botanico.gijon.es/multimedia_objects/download?object_id=77468&object_type=document)

Liu, C., Wolter, C., Courchamp, F., Roura-Pascual, N. & Jeschke, J. M. (2022). Biological invasions reveal how niche change affects the transferability of species distribution models. *Ecology*, 103(8), e3719. <https://doi.org/10.1002/ecy.3719>

Liu, C., Wolter, C., Xian, W. & Jeschke, J. M. (2020). Species distribution models have limited spatial transferability for invasive species. *Ecology Letters*, 23(11), 1682–1692. <https://doi.org/10.1111/ele.13577>

Liu, Y., Oduor, A. M. O., Zhang, Z., Manea, A., Tooth, I. M., Leishman, M. R., Xu, X. & van Kleunen, M. (2017). Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? *Global Change Biology*, 23, 3363–3370. <https://doi.org/10.1111/gcb.13579>

Llamas, F., Lence, C. & Acedo, C. (2003). Una nueva nothoespecie de *Quercus* L. (Fagaceae) en el NO de España. *Lagascalia*, 23, 85–90. [http://institucional.us.es/revistas/lagascalia/23/06\\_acedo.pdf](http://institucional.us.es/revistas/lagascalia/23/06_acedo.pdf)

Lloret, F., Siscart, D. & Dalmases, C. (2004). Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 10, 2092–2099. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00870.x>

Lobo, J. M. (2000). ¿Es Posible Predecir La Distribución Geográfica De Las Especies Basándonos En Variables Ambientales?. *m3m: Monografías Tercer Milenio*, 1, pp. 55–68. Available at: [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx) (Accessed: 27 December 2020).

Lobo, J. M., Jiménez-valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>

Loo, S. E., Mac Nally, R. & Lake, P. S. (2007). Forecasting New Zealand mudsnail invasion range: Model comparisons using native and invaded ranges. *Ecological Applications*, 17(1), 181–189. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2007\)017\[0181:FNZMIR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2007)017[0181:FNZMIR]2.0.CO;2)

Loo, S. E., Mac Nally, R., O'Dowd, D. J., Thomson, J. R. & Lake, P. S. (2009). Multiple scale analysis of factors influencing the distribution of an invasive aquatic grass. *Biological Invasions*, 11(8), 1903–1912. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9368-1>

López Lara, E., Posada Simeón, C. y Moreno Navarro, J. G. (2022) ‘Los Sistemas de Información Geográfica’, in *I Congreso de Ciencia Regional de Andalucía: Yalucía en el umbral del siglo XXI*.

Mainka, S. A. & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: Double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), pp. 102–111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>

- Mainka, S. A. & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: Double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), 102-111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- Mainka, S. A. & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: Double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), 102-111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- Mainka, S. A. & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: Double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), 102-111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- Martín Osório, V., Wildpret de la Torre, W., Jardim, R. & Silva, L. (2008). *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I.C. Nielsen. In L. Silva & J. L. Ojeda Land, Elizabeth Rodríguez Luengo (Eds.), *Flora e Fauna Terrestre Invasora na Macaronésia. TOP 100 nos Açores, Madeira e Canárias*, 546, pp. 285-287. ARENA.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Servín, J. I. & Kiff, L. F. (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40(4), 411-418. <https://doi.org/10.1017/S0030605306001360>
- Mateo, R. G. (2008). *Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico*.
- Mateo, R. G., Aroca-Fernández, M. J., Gastón, A., Gómez-Rubio, V., Saura, S. & García-Viñas, J. I. (2019). Looking for an optimal hierarchical approach for ecologically meaningful niche modelling. *Ecological Modelling*, 409, 108735. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2019.108735>
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M. & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), pp. 217-240. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>
- Mateo, R. G., Gastón, A., Aroca-Fernández, M. J., Broennimann, O., Guisan, A., Saura, S. & García-Viñas, J. I. (2019). Hierarchical species distribution models in support of vegetation conservation at the landscape scale. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 386-396. <https://doi.org/10.1111/JVS.12726>
- Matzek, V., Pujalet, M. & Cresci, S. (2015). What Managers Want From Invasive Species Research Versus What They Get. *Conservation Letters*, 8(1), pp. 33-40. <https://doi.org/10.1111/conl.12119>
- McCarty, J. P. (2001). Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology*, 15(2), pp. 320-331. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015002320.x>
- McGeoch, M. A., Butchart, S. H. M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E. J., Symes, A., Chanson, J. & Hoffmann, M. (2010). Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, 16(1), 95-108. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x>
- McGill, B. J. (2010). Matters of scale. *Science*, 328(5978), pp. 575-576. <https://doi.org/10.1126/science.1188528>
- McKenzie, B., Moll, E. J. & Campbell, B. M. (1976). A Suggested Management Plan for the Indigenous Vegetation of Orange Kloof, Table Mountain, based on a Phytosociological Survey. *South African Forestry Journal*, 99(1), pp. 1-6. <https://doi.org/10.1080/00382167.1976.9630102>
- Meyerson, L. A. & Mooney, H. A. (2007). Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4), pp. 199-208. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[199:IA-SIAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[199:IA-SIAE]2.0.CO;2)
- Mollot, G., Pantel, J. H. & Romanuk, T. N. (2017). The Effects of Invasive Species on the Decline in Species Richness: A Global Meta-Analysis. *Advances in Ecological Research*, 56, pp. 61-83. <https://doi.org/10.1016/j.aecres.2017.05.001>

[org/10.1016/bs.aecr.2016.10.002](https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.002)

Morris, T. L., Barger, N. N. & Cramer, M. D. (2015). Competitive resistance of a native shrubly to invasion by the alien invasive tree species, *Acacia cyclops*. *Biological Invasions*, 17(12), pp. 3563-3577. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0978-o>

Navarro Cerrillo, R. M., Duque-Lazo, J., Ríos-Gil, N., Guerrero-Álvarez, J. J., López-Quintanilla, J. & Palacios-Rodríguez, G. (2021). Can habitat prediction models contribute to the restoration and conservation of the threatened tree *Abies pinsapo* Boiss. in Southern Spain? *New Forests*, 52(1), 89-112. <https://doi.org/10.1007/S11056-020-09784-4/FIGURES/6>

Navarro, F. B., Jiménez, M. N., Ripoll, M. Á., Fernández-OndoñO, E., Gallego, E. & De Simón, E. (2006). Direct sowing of holm oak acorns: Effects of acorn size and soil treatment. *Annals of Forest Science*, 63(8), 961-967. <https://doi.org/10.1051/forest:2006079>

Nebot, J. R. y Mateo, G. (1993). Fragmenta chorologica occidentalia. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 51(1), pp. 135-136.

New Zealand Plant Conservation Network (no date) *Paraserianthes lophantha* • New. Available at: <https://www.nzpcn.org.nz/flora/species/paraserianthes-lophantha/> (Accessed: 25 March 2022).

Occhipinti-Ambrogi, A. & Galil, B. S. (2004). A uniform terminology on bioinvasions: a chimera or an operative tool?. *Marine Pollution Bulletin*, 49(9-10), pp. 688-694. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2004.08.011>

Otieno, D. O., Schmidt, M. W. T., Adiku, S. & Tenhunen, J. (2005). Physiological and morphological responses to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. *Tree Physiology*, 25(3), 361-371. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/25.3.361>

Pauchard, A. & Shea, K. (2006). Integrating the Study of Non-native Plant Invasions across Spatial Scales. *Biological Invasions*, 8(3), pp. 399-413. <https://doi.org/10.1007/S10530-005-6419-8>

Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), 149-158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>

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 y Biogeography*, 12(5), pp. 361-371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>

Pearson, R. G., Thuiller, W., Araújo, M. B., Martínez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T. P. & Lees, D. C. (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33(10), pp. 1704-1711. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2006.01460.X>

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

Peterson, A Townsend. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419-433. <https://doi.org/10.1086/378926>

Peterson, A. T. & Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 135-144. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2007.00347.X>

Peterson, A. T. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling', *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), pp. 419-433. <https://doi.org/10.1086/378926>

Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, Richard G. Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. & Araújo, M. B. (2011). Ecological Niches and Geographic Distributions. *Monographs in Population Biology*, 49. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400840670>

Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Daehler, C. & Guisan, A. (2017). Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: lessons from cross-continental plant invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 26(3), 275-287. <https://doi.org/10.1111/geb.12530>

Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A. & Kueffer, C. (2016). Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecological Applications*, 26(2), pp. 530-544. <https://doi.org/10.1890/14-1871>

Pieterse, P.J. (1997) *Biological studies on woody leguminous invaders with special reference to Acacia mearnsii, A. melanoxylon y Paraserianthes lophantha, School of Botany*. Stellenbosch : Stellenbosch University. Available at: <https://scholar.sun.ac.za> (Accessed: 11 December 2020).

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1), pp. 53-65. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0053:EAECON\]2.3.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0053:EAECON]2.3.CO;2)

Pino Pérez, J. J., Camaño, J. L. & Pino Pérez, R. (2007). Asientos corológicos LOU, 2004. Boletín BIGA, 2, 35-109. <http://www.biga.org>.

Pino Pérez, R., Camaño Portela, J. L., Pino Pérez, J. J. & Silva-Pando, F. J. (2009). Asientos corológicos LOU, 2009. Boletín BIGA, 6, 109-124.

Pino Pérez, R., Camaño Portela, J. L., Pino Pérez, J. J. & Silva-Pando, F. J. (2009). Asientos corológicos LOU, 2009. *Boletín BIGA*, 6, pp. 109-124.

Pino Pérez, R., Silva-Pando, F. J., Galán de Mera, A., García Martínez, X. R., Pino Pérez, J. J., Rozados Lorenzo, M. J. G., lez Pazos, S., Gómez Vigide, F., Camaño Portela, J. L., Rial Pousa, S., Álvarez Graña, D. & Blanco Dios, J. B. (2011). Aportaciones a la flora de Galicia, X. *Botanica Complutensis*, 35, pp. 65-87. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5209/rev\\_BOBCM.2011.v35.7](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5209/rev_BOBCM.2011.v35.7)

Puddu, S., Podda, L., Mayoral, O., Delage, A., Hugot, L., Petit, Y. & Bacchetta, G. (2016). Comparative Analysis of the Alien Vascular Flora of Sardinia and Corsica. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, pp. 44(2), 337-346. <https://doi.org/10.15835/nbha44210491>

Pulido, F., Sanz, R., Abel, D., Ezquerro, J., Gil, A., González, G., Hernández, A., Moreno, G., Pérez, J. & Vázquez, F. (2007). "Quejigares", en Los bosques de Extremadura. Evolución, ecología y conservación. In *Animal Genetics*. Consejería de Industria, Energía y Medio Ambiente. Junta de Extremadura.

Pyšek, P. & Hulme, P. E. (2005). Spatio-temporal dynamics of plant invasions: Linking pattern to process. *Ecoscience*, 12(3), pp. 302-315. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-302.1>

Pyšek, P. & Hulme, P. E. (2005). Spatio-temporal dynamics of plant invasions: Linking pattern to process. In *Ecoscience* (Vol. 12, Issue 3, pp. 302-315). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-302.1>

Pyšek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtová, Z. & Weber, E. (2008). Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(5), 237-244. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2008.02.002>

Pyšek, P., Blackburn, T. M., García-Berthou, E., Perglová, I. & Rabitsch, W. (2017). Displacement and Local Extinction of Native and Endemic Species. In Vilà, M., Hulme, P. (eds), *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, vol 12. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_10)

Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtěk, J., Chytrý, M., Jarošík, V., Kaplan, Z., Krahulec, F., Moravcová, L., Pergl, J., Štajerová, K. & Tichý, L. (2012). Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): Checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, 84(2), 155-255.

Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtěk, J., Chytrý, M., Jarošík, V., Kaplan, Z., Krahulec, F., Moravcová, L., Pergl, J., Štajerová, K. & Tichý, L. (2012). Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): Checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, 84(2), 155-255.

Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., van Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, D. M. & Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), pp. 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/BRV.12627>

Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M. & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53(1), 131-143. <https://doi.org/10.2307/4135498>

Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M. & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53(1), 131-143. <https://doi.org/10.2307/4135498>

Qi, Y., Wei, W., Chen, C. & Chen, L. (2019). Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis. *Global Ecology and Conservation*, 18, e00606. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00606>

Radosavljevic, A. & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629-643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>

Ramírez-Valiente Alberto, J., Juan Jose, R.-A., Joaquin, O., Alberto Ramírez-Valiente, J., Solé-Medina, A., José Robledo-Arnuncio, J. & Ortego, J. (2022). Genomic data and common garden experiments reveal climate-driven selection on ecophysiological traits in two Mediterranean oaks. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/MEC.16816>

Randall, R. P. (Ed.). (2017). *A Global Compendium of Weeds*. 3rd Edition (3rd ed.). Perth: National Library of Australia.

Rejmanek, M., Richardson, D., Higgins, S. I., Pitcairn, M. J. & Grotkopp, E. (2005). Ecology of invasive plants: State of the art. In *Invasive Alien Species: A New Synthesis* (pp. 104-162). [https://www.researchgate.net/publication/313724722\\_Ecology\\_of\\_invasive\\_plants\\_State\\_of\\_the\\_art](https://www.researchgate.net/publication/313724722_Ecology_of_invasive_plants_State_of_the_art)

Richardson, D. M. & Thuiller, W. (2007). Home away from home - objective mapping of high-risk source areas for plant introductions. *Diversity and Distributions*, 13(3), pp. 299-312. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00337.x>

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F. & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>

Richardson, D. M., Pyšek, P. & Carlton, J. T. (2010). *A Compendium of Essential Concepts y Terminology*

in Invasion Ecology', *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*, Wiley-Blackwell, pp. 409-420. <https://doi.org/10.1002/9781444329988.CH30>

Rico, E. (2011). Primeros indicios de asilvestramiento de *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I.C. Nielsen en Asturias. In Fernández Prieto, J. A. et al. (Eds.) *Chorological, systematics and nomenclatural notes for the Vascular Plants Catalogue of the Principality of Asturias*. (pp. 75-76.) Bol. Cien. Nat. R.I.D.E.A.

Rivas-Martínez, S., Fernández González, F., Loidi, J., Lousã, M. & Ángel, P. (Eds.). (2001). Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobotánica*, 14, 5-341.

Rivas-Martínez, S. & Sáenz Laín, C. (1991). Enumeración de los Quercus de la Península Ibérica. In Rivasgodaya (pp. 101-110). Departamento de Biología Vegetal II (Botánica), Facultad de Farmacia, Universidad Complutense.

Rivas-Martínez, Salvador, Izco, J., Díaz-González, T. E., Penas, Á., Costa, J. C., Amigo, J., Herrero, L., Giménez de Azcárate, J. & del Río, S. (2014). The Galician-Potuguese biogeographic sector. An initial advance. *International Journal of Geobotanical Research*, 4, 65-81. <https://doi.org/10.5616/ijgr.140002>

Rodríguez, J. P., Brotons, L., Bustamante, J. & Seoane, J. (2007). The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 13(3), 243-251. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00356.x>

Rodríguez-Echeverría, S., Afonso, C., Correia, M., Lorenzo, P. & Roiloa, S. R. (2013). The effect of soil legacy on competition and invasion by *Acacia dealbata* Link. *Plant Ecology*, 214(9), 1139-1146. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0238-2>

Romero Buján, M. I. (2007). Flora exótica de Galicia ( noroeste ibérico ). *Botanica Complutensis*, 31, 113-125.

Rouget, M. (2002) *Modelling the Current y Potential Distribution of Woody Plants, with Special Emphasis on the Importance of Spatial Scale y Environmental Factors*, Faculty of Science. University of Cape Town. Available at: <https://open.uct.ac.za/handle/11427/9771> (Accessed: 14 October 2022).

Rushton, S. P., Ormerod, S. J. & Kerby, G. (2004). New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41(2), pp. 193-200. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00903.x>

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. In *Science* (Vol. 287, Issue 5459, pp. 1770-1774). American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>

Sánchez de Lorenzo Cáceres, J. M., López Lillo, A. & Trigo Pérez, M. del M. (2010). Flora ornamental Española: las plantas cultivadas en la España peninsular e insular. In J. M. Sánchez de Lorenzo Cáceres (Ed.), *Flora ornamental Española: las plantas cultivadas en la España peninsular e insular* (5th ed.). Asociación Española de Parques y Jardines Públicos.

Santamarina S, Alfaro-Saiz E, G. Mateo Rubén, Acedo C. *in press*. Predicting future invasion risk for plant conservation management: Understanding the present is key to predicting the future. **Submitted to: Biol. Invasions.**

Santamarina S, Alfaro-Saiz E, Llamas F, Acedo C. 2019. Different approaches to assess the local invasion risk on a threatened species: Opportunities of using high-resolution species distribution

models by selecting the optimal model complexity. *Glob Ecol Conserv* 20: 1-16. DOI <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00767>

Santamarina S, G. Mateo Rubén, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2023. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale *Front Ecol Evol* DOI: 10.3389/fevo.2022.1049142.

Santamarina S, Montesinos D, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2022. Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biol.* 24: 1297-1305. <https://doi.org/10.1111/PLB.13416>

Sanz, G. M., Ignacio, J. & Figuerola, P. (2020). Flora valentina, XIX. *Flora Montiberica*, 76, pp. 147-151.

Sanz, G. M., Ignacio, J. & Figuerola, P. (2020). FLORA VALENTINA, XIX. Flora Montiberica.

Sax, D. F., Early, R. & Bellemare, J. (2013). Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(9), 517-523. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.010>

Scheiner, S. & Gurevitch, J. (Eds.). (2001). Design and Analysis of Ecological Experiments (Vol. 37, Issue 1). Oxford University Press.

Schneider, K., Makowski, D. & Van Der Werf, W. (2021). Predicting hotspots for invasive species introduction in Europe. *Environmental Research Letters*, 16(11), 114026. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac2f19>

Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Weber, E., Winter, M. & Blasius, B. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, 21(11), pp. 4128-4140. <https://doi.org/10.1111/gcb.13021>

Shoshitaishvili, B. (2021). From Anthropocene to Noosphere: The Great Acceleration. *Earth's Future*. John Wiley y Sons, 9(2), e2020EF001917. <https://doi.org/10.1029/2020EF001917>

Silva, D. P., Vilela, B., Buzatto, B. A., Moczek, A. P. & Hortal, J. (2016). Contextualized niche shifts upon independent invasions by the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Biological Invasions*, 18(11), 3137-3148. <https://doi.org/10.1007/S10530-016-1204-4/FIGURES/3>

Silva-Pando, F. J., Gómez Vigide, F., García Martínez, X.. & Blanco-Dios, J.. (2000). Aportacíons á flora de Galicia, VI. *Nova Acta Científica Compostelana (Bioloxía)*, 10, 21-33.

Soberón, J. & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, y assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, National 106(supplement 2), pp. 19644-19650. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0901637106>

Soberón, J. & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, pp. 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

Soberón, J., Osorio-Olvera, L. & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), pp. 437-441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>

Soulé, M. E. (1985). What Is Conservation Biology? *BioScience*, 35(11), pp. 727-34. <https://doi.org/10.2307/1310054>

Srivastava, V., Lafond, V. & Griess, V. C. (2019). Species distribution models (SDM): Applications, bene-

fits y challenges in invasive species management. *CABI Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition y Natural Resources*, 14(20), pp. 1-3. <https://doi.org/10.1079/PAVSN-NR201914020>

Szigeti, A. (2021) *Anthropocene Narratives y the Ecopolitics of the Climate Crisis*. Available at: <https://iask.hu/en/attila-szigeti-2021-anthropocene-narratives-y-the-ecopolitics-of-the-climate-crisis/> (Accessed: 27 September 2022).

Tellería, J. L. (2012) *Introducción a la conservación de las especies*. Tundra.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Ferreira De Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L. & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), pp. 145-148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>

Thuiller, W., Araújo, M. B. & Lavorel, S. (2004). Do we need ly-cover data to model species distributions in Europe?. *Journal of Biogeography*, 31(3), pp. 353-361. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x>

Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M. B. & Lavorel, S. (2004). Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, 27(2), pp. 165-172. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03673.x>

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), pp. 8245-8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>

Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyssek, 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), pp. 2234-2250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>

Tomlinson, S., Lewandrowski, W., Elliott, C. P., Miller, B. P. & Turner, S. R. (2020). High-resolution distribution modeling of a threatened short-range endemic plant informed by edaphic factors. *Ecology and Evolution*, 10(2), 763-777. <https://doi.org/10.1002/ECE3.5933>

Turbelin, A. J., Malamud, B. D. & Francis, R. A. (2017). Mapping the global state of invasive alien species: patterns of invasion and policy responses. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), pp. 78-92. <https://doi.org/10.1111/geb.12517>

Turnbull, J. W. (Ed.). (1986). Multipurpose Australian trees and shrubs: lesser-known species for fuelwood and agroforestry. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra (Australia) eng.

UCN (International Union for Conservation of Nature). 2017. The IUCN Red List of Threatened Species (v2017-3). Gland, Switzerland: IUCN. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Viewed 15 Oct 2018

Ulrich, E. & Perkins, L. (2014). Bromus inermis and Elymus canadensis but not Poa pratensis demonstrate strong competitive effects and all benefit from priority. *Plant Ecology*, 215(11), 1269-1275. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0385-o>

Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571-573. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAA4984/SUPPL\\_FILE/URBAN-SM.PD](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAA4984/SUPPL_FILE/URBAN-SM.PD)

Vale, C. G., Tarroso, P. & Brito, J. C. (2014). Predicting species distribution at range margins: Testing the

effects of study area extent, resolution and threshold selection in the Sahara-Sahel transition zone. *Diversity y Distributions*, 20(1), pp. 20–33. <https://doi.org/10.1111/ddi.12115>

Valladares, F., Bastias, C.C., Godoy, O., Granda, E. & Escudero, A. (2015). Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science*, 6, 866. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00866>

Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H., Weigelt, P., Kartesz, J., Nishino, M., Antonova, L. A., Barcelona, J. F., Cabezas, F. J., Cárdenas, D., Cárdenas-Toro, J., Castaño, N., Chacón, E., Chatelain, C., Ebel, A. L., Figueiredo, E., Fuentes, N., Groom, Q. J., Henderson, L., Kupriyanov, A., Masciadri, S., Meerman, J., Morozova, O., Moser, D., Nickrent, D. L., Patzelt, A., Pelsner, P. B., Baptiste, M. P., Poopath, M., Schulze, M., Seebens, H., Shu, W., Thomas, J., Velayos M., Wieringa, J. J. & Pyšek, P. (2015). Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 525(7567), pp. 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature14910>

van Rees, C. B., Hand, B. K., Carter, S. C., Bargeron, C., Cline, T. J., Daniel, W., Ferrante, J. A., Gaddis, K., Hunter, M. E., Jarnevich, C. S., McGeoch, M. A., Morisette, J. T., Neilson, M. E., Roy, H. E., Rozance, M. A., Sepulveda, A., Wallace, R. D., Whited, D., Wilcox, T., Kimball, J. S. & Luikart, G. (2022). A framework to integrate innovations in invasion science for proactive management. *Biological Reviews*, 97(4), pp. 1712–1735. <https://doi.org/10.1111/brv.12859>

Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R. & Fernández-González, F. (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37(11), 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0587.2013.00441.X>

Ventenat, É. P., Cels, J.-M. & Redouté, H. J. (2013). Description des plantes nouvelles et peu connues : cultivées dans le jardin de J.M. Cels : avec figures. In *Description des plantes nouvelles et peu connues : cultivées dans le jardin de J.M. Cels : avec figures*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.66285>

Verlinden, M., van Kerkhove, A. & Nijs, I. (2013). Effects of experimental climate warming and associated soil drought on the competition between three highly invasive West European alien plant species and native counterparts. *Plant Ecology*, 214, 243–254. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0163-9>

Vicente, J. R., Gonçalves, J., Honrado, J. P., Randin, C. F., Pottier, J., Broennimann, O., Lomba, A. & Guisan, A. (2014). A framework for assessing the scale of influence of environmental factors on ecological patterns. *Ecological Complexity*, 20, pp. 151–156. <https://doi.org/10.1016/J.ECOCOM.2014.10.005>

Vilà, M. & Weiner, J. (2004). Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pairwisepair-wise experiments. *Oikos*, 105(2), pp. 229–238. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12682.x>

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. <https://doi.org/10.1890/080083>

Vilà, M., Corbin, J. D., Dukes, J. S., Pino, J. & Smith, S. D. (2007). Linking Plant Invasions to Global Environmental Change. In J. G. Canadell, D. E. Pataki & L. F. Pitelka (Eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World. Global ChangeChange* (pp. 93–102). Springer. [https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1\\_8](https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_8)

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y. & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7), pp. 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>

Villari Rosalba & Zacccone Stefano. (1999). Paraserianthes lophantha (Willd.) J. Nielsen (Mimosaceae) a

new alien species naturalised to Sicily. *Flora Mediterranea*, 9, 287-290. <http://www.herbmedit.org/flora/9-287.pdf>

Villari, R., & Zacccone S., (1999). *Paraserianthes lophantha* (Willd.) J. Nielsen (Mimosaceae) a new alien species naturalised to Sicily. *Flora Mediterranea*, 9, pp. 287-290.

Violle, C., Garnier, E., Lecoer, J., Roumet, C., Podeur, C., Blanchard, A. & Navas, M. L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160(4), 747-755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>

Vitousek, P. M. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), pp. 1861-1876. <https://doi.org/10.2307/1941591>

Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M. & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1), pp. 1-16.

Vitousek, P. M., Mooney, H. a, Lubchenco, J. & Melillo, J. M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), pp. 494-499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>

Wan, J. Z., Wang, C. J. & Yu, F. H. (2017). Modeling impacts of human footprint and soil variability on the potential distribution of invasive plant species in different biomes. *Acta Oecologica*, 85, pp. 141-149. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.008>

Wang, Y. & Xu, Z. (2016). Where are the alien species? Predictions of global plant species invasions under current environmental conditions and the human footprint. *Polish Journal of Environmental Studies*, 25(4), pp. 1729-1738. <https://doi.org/10.15244/pjoes/62094>

Warren, D. L. & Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria in Maxent: the niche importance of model Ecological modeling and the performance of model selection criteria complexity. *Ecological Applications*, 21(2), 335-342.

Weigelt, A. & Jolliffe, P. (2003). Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, 91, 707-720. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x>

Weigelt, A., Steinlein, T. & Beyschlag, W. (2002). Does plant competition intensity rather depend on biomass or on species identity? *Basic and Applied Ecology*, 3(1), 85-94. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00080>

Wiens, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), pp. 385-397 <https://doi.org/10.2307/2389612>

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310-1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. & Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled-dimperiled species in the United States: Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, overexploitation, and disease. *BioScience*, 48(8), 607-615. <https://doi.org/10.2307/1313420>

Wilson, J. R. U., Gairifo, C., Gibson, M. R., Arianoutsou, M., Bakar, B. B., Baret, S., Celesti-Grapow, L., Ditemaso, J. M., Dufour-Dror, J. M., Kueffer, C., Kull, C. A., Hoffmann, J. H., Impson, F. A. C., Loope, L. L., Marchante, E., Marchante, H., Moore, J. L., Murphy, D. J., Tassin, J., ... Richardson, D. M. (2011). Risk

assessment, eradication, and biological control: Global efforts to limit Australian acacia invasions. *Diversity and Distributions*, 17(5), 1030–1046. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00815.x>

Yerson, R. P. & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: Preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7), pp.1378–1393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x>

Zhang, M. G., Slik, J. W. W. F. & Ma, K. P. (2017). Priority areas for the conservation of perennial plants in China. *Biological Conservation*, 210(B), pp. 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.007>

Zheng, Y., Feng, Y., Valiente-Banuet, A., Li, Y., Liao, Z., Zhang, J. & Chen, Y. (2015). Are invasive plants more competitive than native conspecifics? Patterns vary with competitors. *Scientific Reports*, 5, 15622. <https://doi.org/10.1038/srep15622>

Zurell, D., Franklin, J., König, C., Bouchet, P. J., Dormann, C. F., Elith, J., Fandos, G., Feng, X., Guillera-Arroita, G., Guisan, A., Lahoz-Monfort, J. J., Leitão, P. J., Park, D. S., Peterson, A. T., Rapacciuolo, G., Schmatz, D. R., Schröder, B., Serra-Díaz, J. M., Thuiller, W., Yates, K. L., Zimmermann, N. E., Me row, C. (2020). A standard protocol for reporting species distribution models. *Ecography*, 43(9), 1261–1277. <https://doi.org/10.1111/ecog.04960>

## 6.2 Discusión

Aguilera, F., Orlandi, F., Oteros, J., Bonfiglio, T. & Fornaciari, M. (2015). Bioclimatic characterisation of the mediterranean region: Future climate projections for Spain, Italy and Tunisia. *Italian Journal of Agrometeorology*, 20(1), 45–58.

Amigo, J. & Romero Buján, M. I. (2018). The dwarf oak plant community, *Quercus lusitanica* Lam. Fagaceae, Magnoliopsida), in Monte Pindo (A Coruña, Northwest Iberian peninsula). *NACC*, 25, 9–20.

Anderson, R. P. & Gonzalez, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222, 2796–2811. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011>

Bell, D. T., Rokich, D. P., McChesney, C. J. & Plummer, J. A. (1995). Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. *Journal of Vegetation Science*, 6(6), 797–806. <https://doi.org/10.2307/3236393>

Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M. & Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, 19(12), 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>

Bellver, C. G., Nualart, N., Ibáñez, N., Burguera, C., Álvarez, H. & Pujol, J. L. i. (2019). Noves dades per a la flora al·lòctona de Catalunya i del País Valencià. *Butlletí de La Institució Catalana d'Història Natural*, 83, 23–40. <https://doi.org/10.2436/20.1502.01.2>

Benito de Pando, B. & Peñas de Giles, J. (2007). Aplicación de moldelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de La Información Geográfica*, 7, 100–119. <https://doi.org/10.1578-5157>

Bertness, M. D. & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5), 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M. J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H. & Guisan, A. (2012). Measuring

ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

Camaño Portela, J. L., Silva-pando, F., Pino Pérez, J. J. & Pino Pérez, R. (2008). Asientos corológicos LOU, 2005. *Boletín BIGA*, 4, 5-21.

Doran, J. C. & Turnbull, J. W. (1997). *Australian trees and shrubs: species for land rehabilitation and farm planting* (John C Doran & J. W. Turnbull (Eds.)). ACIAR books online. <https://doi.org/10.1016/j.brachy.2014.08.045>

Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330-342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.X>

Elorza, M. S., Ortiz, D. G. & Deltoro, V. (2011). La flora alóctona de la Comunidad Valenciana (España). *Botanica Complutensis*, 35, 97-130. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5209/rev\\_BOQM.2011.v35.10](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5209/rev_BOQM.2011.v35.10)

Fagúndez, J. (2019). Plantas exóticas invasoras en Galicia. Doce años de avances en el conocimiento. In P. Ramil-Rego & C. Vales (Eds.), *Especies Exóticas Invasoras: situación e propostas de mitigación* (BADER: Mon, pp. 62-63). Monografías do Ibader, Serie Biodiversidade. [https://www.researchgate.net/publication/338544774\\_Ramil-Rego\\_P\\_Vales\\_C\\_Eds\\_2019\\_Especies\\_Exoticas\\_Invasoras\\_situacion\\_e\\_propostas\\_de\\_mitigacion\\_Monografias\\_do\\_Ibader\\_Serie\\_Biodiversidade](https://www.researchgate.net/publication/338544774_Ramil-Rego_P_Vales_C_Eds_2019_Especies_Exoticas_Invasoras_situacion_e_propostas_de_mitigacion_Monografias_do_Ibader_Serie_Biodiversidade)

Fernandes, R. F., Honrado, J. P., Guisan, A., Roxo, A., Alves, P., Martins, J. & Vicente, J. R. (2019). Species distribution models support the need of international cooperation towards successful management of plant invasions. *Journal for Nature Conservation*, 49, 85-94. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.04.001>

Fernández de Castro, A. G., Navajas, A. & Fagúndez, J. (2018). Changes in the potential distribution of invasive plant species in continental Spain in response to climate change. *Plant Ecology and Diversity*, 11(3), 349-361. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1507053>

Fitzpatrick, M. C., Hargrove, W. W., Fitzpatrick, M. C. & Hargrove, W. W. (2009). The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodivers Conserv*, 18, 2255-2261. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9584-8>

Gaertner, M., Den Breeyen, A., Cang Hui & Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 33(3), 319-338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>

Gaertner, M., Richardson, D. M. & Privett, S. D. J. (n.d.). *Effects of Alien Plants on Ecosystem Structure and Functioning and Implications for Restoration: Insights from Three Degraded Sites in South African Fynbos*. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9675-7>

García-Duro, J., Cruz, O., Casal, M. & Reyes, O. (2019). Fire as driver of the expansion of Paraserianthes lophantha (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. *Biological Invasions*, 21, 1427-1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-01910-w>

Goldberg, D. E. & Landa, K. (1991). Competitive Effect and Response: Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition. *The Journal of Ecology*, 79(4), 1013-1030. <https://doi.org/10.2307/2261095>

González-Muñoz, N., Castro-Díez, P. & Fierro-Brunnenmeister, N. (2011). Establishment success of co-existing native and exotic trees under an experimental gradient of irradiance and soil moisture. *Environmental Management*, 48(4), 764-773. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9731-3>

- Grotkopp, E. & Rejmánek, M. (2007). High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: Phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany*, *94*(4), 526–532. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.4.526>
- Groves, R. H. & Di Castri, F. (1991). Biogeography of mediterranean invasions. *Biogeography of Mediterranean Invasions*. <https://doi.org/10.2307/215260>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Randin, C. & Daehler, C. (2012). Response to comment on “Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders.” *Science*, *338*(6104). <https://doi.org/10.1126/science.1226051>
- Guitián, M. A. R., Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. A. (2007). Clasificaciones climáticas aplicadas a Galicia: revisión desde una perspectiva biogeográfica. *Recursos Rurais*, *1*(3), 31–53.
- Halvorsen, R., Mazzoni, S., Dirksen, J. W., Næsset, E., Gobakken, T. & Ohlson, M. (2016). How important are choice of model selection method and spatial autocorrelation of presence data for distribution modelling by MaxEnt? *Ecological Modelling*, *328*, 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.021>
- Harris, C. J., Manea, A., Moles, A. T., Murray, B. R. & Leishman, M. R. (2017). Differences in life-cycle stage components between native and introduced ranges of five woody Fabaceae species. *Austral Ecology*, *42*, 404–413. <https://doi.org/10.1111/aec.12456>
- Herschel, W. (1912). Longevity of seeds. *Bull Misc Inform Kew*, *2*, 110.
- Hespanhol, H., Cezón, K., Muñoz, J., Mateo, R. G. & Gonçalves, J. (2022). How vulnerable are bryophytes to climate change? Developing new species and community vulnerability indices. *Ecological Indicators*, *136*, 108643. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108643>
- Kawaletz, H., Mölder, I., Annighöfer, P., Terwei, A., Zerbe, S. & Ammer, C. (2014). Back to the roots: How do seedlings of native tree species react to the competition by exotic species? *Annals of Forest Science*, *71*, 337–347. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0347-z>
- Kawaletz, H., Molder, I., Zerbe, S., Annighofer, P., Terwei, A. & Ammer, C. (2013). Exotic tree seedlings are much more competitive than natives but show underyielding when growing together. *Journal of Plant Ecology*, *6*(4), 305–315. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts044>
- Lacosse, P. (2021). Compléments à la flore vasculaire du cap Lardier, (La Croix-Valmer, Provence, France). *317-Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, *35*, 317–328.
- Leishman, M. R., Wright, I. .., Moles, A. .. & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed.). CABI Publishing. <http://bio.mq.edu.au/~iwright/pdfs/looseed.pdf>
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W. & Jeschke, J. M. (2020). Species distribution models have limited spatial transferability for invasive species. *Ecology Letters*, *23*(11), 1682–1692. <https://doi.org/10.1111/ele.13577>
- Mateo, R. G., Gastón, A., Aroca-Fernández, M. J., Broennimann, O., Guisan, A., Saura, S. & García-Viñas, J. I. (2019). Hierarchical species distribution models in support of vegetation conservation at the landscape scale. *Journal of Vegetation Science*, *30*(2), 386–396. <https://doi.org/10.1111/JVS.12726>
- McDowell, C. R. & Moll, E. J. (1981). Studies of seed germination and seedling competition in *Virgilia oroboides* (Berg.) Salter, *Albizia lophantha* (Willd.) Benth. and *Acacia longifolia* (Andr.) Willd. *Journal of South African Botany*, *47*(4), 653–685.

McKenzie, B., Moll, E. J. & Campbell, B. M. (1976). A Suggested Management Plan for the Indigenous Vegetation of Orange Kloof, Table Mountain, based on a Phytosociological Survey. *South African Forestry Journal*, 99, 1-6. <https://doi.org/10.1080/00382167.1976.9630102>

Milton, S. J. & Hall, A. V. (1981). Reproductive biology of australian acacias in the south-western cape province, South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 44(3), 465-487. <https://doi.org/10.1080/00359198109520589>

Morris, T. L., Esler, K. J., Barger, N. N., Jacobs, S. M. & Cramer, M. D. (2011). Ecophysiological traits associated with the competitive ability of invasive Australian acacias. *Diversity and Distributions*, 17, 898-910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00802.x>

Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), 149-158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>

Peperkorn, R., Werner, C. & Beyschlag, W. (2005). Phenotypic plasticity of an invasive acacia versus two native Mediterranean species. *Functional Plant Biology*, 32(10), 933-944. <https://doi.org/10.1071/FPO4197>

Peterson, A. T. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419-433. <https://doi.org/10.1086/378926>

Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A. & Kueffer, C. (2016). Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecological Applications*, 26(2), 530-544. <https://doi.org/10.1890/14-1871>

Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2005.03.026>

Phillips, S. J., Dudík, M. & Schapire, R. E. (2017). *Maxent software for modeling species niches and distributions* (3.4.0). url: [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/). Accessed on .

Pugnaire, F. I., Morillo, J. A., Peñuelas, J., Reich, P. B., Bardgett, R. D., Gaxiola, A., Wardle, D. A. & Putten, W. H. van der. (2019). Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances*, 5(11), eaaz1834. <https://doi.org/10.1126/SCIAADV.AAZ1834>

Pyšek, P. & Richardson, D. M. (2008). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? *Biological Invasions. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, 193, 97-125. [https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)

Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M. & Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53(1), 131-143. <https://doi.org/10.2307/4135498>

Radosavljevic, A. & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629-643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F. & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>

Rico, E. (2011). Primeros indicios de asilvestramiento de Paraserianthes lophantha (Willd.) I.C. Nielsen en Asturias. I. In J. A. Fernández Prieto, V. V.M, Á. Bueno Sánchez & E. Cires Rodríguez (Eds.), *Choro-*

*logical, systematics and nomenclatural notes for the Vascular Plants Catalogue of the Principality of Asturias* (Vol. 52, pp. 75–76). Bol. Cien. Nat. R.I.D.E.A.

Rodríguez-Echeverría, S., Afonso, C., Correia, M., Lorenzo, P. & Roiloa, S. R. (2013). The effect of soil legacy on competition and invasion by *Acacia dealbata* Link. *Plant Ecology*, 214(9), 1139–1146. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0238-2>

Santamarina S, Alfaro-Saiz E, G. Mateo Rubén, Acedo C. *in press*. Predicting future invasion risk for plant conservation management: Understanding the present is key to predicting the future. **Submitted to: Biol. Invasions.**

Santamarina S, Alfaro-Saiz E, Llamas F, Acedo C. 2019. Different approaches to assess the local invasion risk on a threatened species: Opportunities of using high-resolution species distribution models by selecting the optimal model complexity. *Glob Ecol Conserv* 20: 1–16. DOI <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00767>

Santamarina S, G. Mateo Rubén, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2023. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale *Front Ecol Evol* DOI: 10.3389/fevo.2022.1049142.

Santamarina S, Montesinos D, Alfaro-Saiz E, Acedo C. 2022. Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biol.* 24: 1297–1305. <https://doi.org/10.1111/PLB.13416>

Santamarina, S., Montesinos, D., Alfaro-Saiz, E. & Acedo, C. (2022). Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/PLB.13416>

Sax, D. F., Early, R. & Bellemare, J. (2013). Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(9), 517–523. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.010>

Seiwa, K. (2000). Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: Importance of developmental constraints. *Oecologia*, 123(2), 208–215. <https://doi.org/10.1007/s004420051007>

Shcheglovitova, M. & Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>

Soberón, J. & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0901637106>

Thuiller, W. (2003). BIOMOD - Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9(10), 1353–1362. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00666.x>

Thuiller, W., Georges, D., Gueguen, M., Engler, R. & Breiner, F. (2021). *biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling*. <https://cran.r-project.org/package=biomod2>

Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

*America*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>

Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyssek, 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>

Villari Rosalba & Zacccone Stefano. (1999). Paraserianthes lophantha (Willd.) J. Nielsen (Mimosaceae) a new alien species naturalised to Sicily. *Flora Mediterranea*, 9, 287–290. <http://www.herbmedit.org/flora/9-287.pdf>

Warren, D. L. & Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent : the importance of model complexity and the performance of model selection criteria in Maxent : the niche importance of model Ecological modeling and the performance of model selection criteria complexity. *Ecological Applications*, 21(2), 335–342.

Wiens, J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385. <https://doi.org/10.2307/2389612>

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

Witkowski, E. T. F. (1991). Growth and Competition Between Seedlings of Protea repens (L.) L. and the Alien Invasive, Acacia saligna (Labill.) Wendl. in Relation to Nutrient Availability. *Functional Ecology*, 5(1), 101. <https://doi.org/10.2307/2389560>



