



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

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

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-011

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

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Similitud ambiental y riesgo de invasión de especies exóticas en España

SERRA VARELA, M.J.¹, GALICIA HERBADA, D.¹, GÓMEZ-ELVIRA CORROTO, M., BARBERÁN MOLINA, D.¹, LUQUERO RAMOS, L.²

¹ TRAGSATEC, Gerencia de Calidad, Evaluación ambiental y Medio Natural, C/ Julián Camarillo 6B, 28037, Madrid

² TRAGSA, Subdirección de Soporte Técnico e Innovación, C/ Conde de Peñalver 84, 28006, Madrid

Resumen

Las especies exóticas invasoras (EEI) suponen una importante amenaza para la biodiversidad, estando ligadas en muchas ocasiones a importantes pérdidas económicas. Cuando una nueva especie invade un territorio, la erradicación completa supone un reto difícilmente alcanzable, destacando por tanto la prevención como la mejor estrategia para evitar las invasiones. Además, los recursos destinados a la lucha contra las EEI son limitados haciendo necesarias herramientas que guíen el establecimiento de prioridades. Por tanto, en este trabajo, estimamos el riesgo de invasión de EEI en el territorio español a una resolución de 1 km basándonos en los principales factores que determinan su éxito: (i) la similitud ambiental entre las zonas que actúan como fuente de especies y las zonas receptoras, estimada a partir de la distancia ambiental entre el territorio español y el resto del mundo; (ii) la cantidad y frecuencia con que nuevas especies alcanzan la zona receptora, aproximada a partir de datos sobre turismo y comercio internacional; y (iii) el grado de perturbación de los ecosistemas de llegada estimada en función de la densidad de población y de la distancia a núcleos urbanos y vías de comunicación. Posteriormente, se compara el mapa de riesgos obtenido con las invasiones actualmente detectadas en España.

Palabras clave

Conservación, Biodiversidad, Prevención

1. Introducción

Las especies exóticas invasoras (EEI) constituyen una amenaza para la biodiversidad global (Sax y Gaines, 2003; Vilà et al., 2004) y provocan importantes cambios en la dinámica de los ecosistemas receptores (Gaertner et al., 2009; Liao et al., 2008), además de tener importantes consecuencias negativas para la salud y la economía (Pyšek y Richardson, 2010). Es por tanto primordial definir estrategias, tales como la prevención, la detección temprana y erradicación, la contención o técnicas de mitigación, para luchar contra las invasiones y sus consecuencias. La selección de una u otra estrategia depende fuertemente del nivel de la invasión alcanzado, empleándose generalmente una combinación de todas a distintas escalas (ej. Foxcroft et al., 2007). En cualquier caso, la prevención destaca como la estrategia más económica y efectiva por lo que se han desarrollado protocolos dirigidos a interceptar las EEI antes de que alcancen nuevas regiones susceptibles de ser colonizadas (ej. Pheloung et al., 1999). Estos protocolos generalmente están diseñados para organismos y regiones específicas, con un énfasis especial en las EEI asociadas a un impacto económico (Andreu y Vilà, 2010; Pheloung, 1995; Weber y Gut, 2004).

Además y para incrementar su eficacia, la prevención requiere el uso de herramientas de evaluación del riesgo con una componente espacial que permita establecer un orden de prioridad en la inversión de recursos y un mejor diseño de los planes de seguimiento y control, lo cual es particularmente importante en el actual marco socio-político de recursos limitados. A raíz de esta situación, se planteó el proyecto de I+D+i PLEEI (Nuevas herramientas en la planificación de la lucha

contra las especies exóticas invasoras) desarrollado por el grupo TRAGSA con el objetivo de establecer los mecanismos necesarios para prevenir y controlar la entrada y el establecimiento de EEI en España. Partiendo de la premisa de que la prevención es básica para evitar problemas mayores y de difícil solución, en el ámbito de este proyecto se elaboró, como punto de partida, un diagnóstico inicial de la situación, con una evaluación previa del riesgo de invasión de EEI basado en la bibliografía existente, en la situación de las EEI en los países vecinos, y el grado de implementación de la normativa vigente a escala regional y estatal. En esta misma fase, se evaluaron los principales requerimientos ecológicos de varias EEI, con el fin de analizar la correspondencia entre el ambiente ecológico en las regiones de procedencia, y aquellas zonas donde se comportan como especies invasoras. Centrando el foco en este aspecto, cada vez son más los ejemplos en la bibliografía que evalúan el riesgo de invasión a través de enfoques en los que se estiman las preferencias ambientales de una EEI concreta y se comparan con las condiciones características de la zona de interés (Rouget et al., 2002; Whittier et al., 2008). Este método implica (i) capturar la relación entre la distribución de la EEI y el clima (generalmente a través de modelos de distribución de especies – MDE) y (ii) proyectar esta relación en el territorio receptor para detectar áreas potencialmente susceptibles de ser invadidas. Algunos autores extienden esta metodología aplicándola a un gran número de EEI conocidas y combinando posteriormente todos los resultados, para detectar áreas de alto riesgo de invasión – aquellas que son aptas desde el punto de vista ambiental para un gran número de EEI (Foxcroft et al., 2007; Thuiller et al., 2005). Esta información es muy valiosa y útil, y contribuye a conocer el grado potencial de invasión de un territorio (Catford et al., 2012; Chytrý et al., 2005; Hierro et al., 2005). Sin embargo, el número de EEI que podrían instalarse en un determinado territorio no es necesariamente el mejor indicador de su riesgo de invasión, dado que una única especie invasora en particular, puede suponer un riesgo muy alto (ej. Richardson y Cowling, 1992; Ridenour y Callaway, 2001). Por tanto, realizar la evaluación del riesgo de invasión de un territorio, requiere tener en cuenta dos factores primordiales: la capacidad de invasión de las especies y la susceptibilidad del ecosistema receptor a ser invadido (Lonsdale, 1999).

La capacidad de invasión de las especies está principalmente determinada por caracteres específicos del taxón de riesgo, entre los que la capacidad de adaptación – es decir, su habilidad de sobrevivir en ambientes cambiantes – juega un papel fundamental. Otros caracteres, tales como altos ratios de reproducción (van Kleunen et al., 2010), la habilidad de superar a las especies nativas al competir en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (Daehler, 2003) y la facilidad para cambiar de nicho ecológico (Nentwig et al., 2010) han destacado también por su importancia. Sin embargo, establecer unos rasgos relacionados con la capacidad de invasión, comunes a todas las especies es una tarea difícilmente realizable (Williamson, 1999).

Por otro lado, la susceptibilidad de los ecosistemas a ser invadidos depende de factores climáticos, antropogénicos, de resistencia biológica y de disponibilidad de recursos. La similitud climática entre los territorios donantes y receptores juega un papel principal en la determinación del éxito de una invasión a gran escala (Adhikari et al., 2015; Cabra-Rivas et al., 2016), lo cual concuerda con el papel principal que juega el clima en la distribución de las especies a escala mundial (Elith y Leathwick, 2009; Parmesan y Yohe, 2003; Willis y Whittaker, 2002; Woodward, 1987). Así mismo, se ha demostrado que los factores antropogénicos tienen una fuerte relación con el éxito de una invasión (Adhikari et al., 2015; Thuiller et al., 2005) especialmente relevante a pequeña escala (Cabra-Rivas et al., 2016). Esto es debido a que los factores antropogénicos están ligados a incrementos en la presión de propágulo (medida del número de individuos de una especie que llegan

a una región de la que dicha especie no es nativa) y a perturbaciones en el ecosistema que provocan desequilibrios en los ciclos de nutrientes, aumentando su vulnerabilidad ante posibles invasiones.

En este trabajo evaluamos, a una resolución de 1 km², el riesgo de invasión del territorio español por EEI basándonos en factores climáticos y antropogénicos. Con el objetivo de ganar en rango de aplicación, evitamos metodologías centradas en una especie o un conjunto de especies concretas. Por tanto, (i) como factores climáticos utilizamos un conjunto de variables bioclimáticas con el que realizamos una estratificación del territorio y estimamos similitud ambiental entre los estratos detectados en España y el resto del mundo; y (ii) como factores antropogénicos utilizamos la presión de propágulo, estimada a partir de las entradas de productos (importaciones) y personas (turismo e inmigración) en el país receptor (España), y el grado de perturbación del ecosistema (fundamentado en densidad de población o cercanía a núcleos urbanos). Finalmente, el riesgo de invasión del territorio se estima combinando ambos factores de forma similar a la propuesta por Paini et al., (2016).

2. Objetivos

- Cuantificar la similitud climática entre el territorio español y el resto del mundo, la presión de propágulo y el grado de perturbación de los ecosistemas como componentes de primer orden del riesgo de invasión por EEI del territorio español.
- Estimar el riesgo de invasión del territorio español por EEI en base a los resultados del punto anterior.

3. Metodología

- **Componente climático del riesgo de invasión por EEI**

Estratificación bioclimática

A lo largo del tiempo, se han hecho varias estratificaciones ecológicas a nivel global (ej. Olson et al., 2001), generalmente basadas en conocimiento experto. Entre ellas, la realizada por Metzger et al., (2013) destaca por ser la más actual, de mayor resolución, jerarquizada (permitiendo distintos niveles de detalle) y fundamentada en criterios estrictamente estadísticos. A pesar de ello y en el caso particular de España, esta estratificación presenta el problema de no diferenciar de entrada los dos grandes tipos bioclimáticos o ambientes característicos del territorio peninsular, eurosiberiano, templado o atlántico-alpino y mediterráneo (Figura 1). Este hecho es importante, ya que ambos tipos bioclimáticos han sido corroborados por numerosos trabajos (ej. Rivas-Martínez et al., 2004; EEA, 2008; Galicia et al., 2010; Gonzalo-Jiménez, 2010). Particularmente, la clasificación territorial de ambientes terrestres realizada por Galicia et al. (2010), también a resolución de 1 Km y fundamentada en técnicas estadísticas revela que ambos bioclimas (Eurosiberiano y Mediterráneo) quedan ya resueltos en el nivel más alto de la clasificación (Fig. 1). Desgraciadamente, no es posible un cálculo directo de similitud ambiental entre los distintos tipos de ambientes descritos en Galicia et al., (2010) y el resto de los ambientes globales, ya que las variables que fundamentan dicha estratificación no están disponibles a nivel global. Es por tanto necesario, desarrollar una estratificación climática a nivel regional (España) basada en variables disponibles a escala global, que permitan la comparación directa entre los tipos bioclimáticos definidos para España y las condiciones climáticas del resto del mundo.

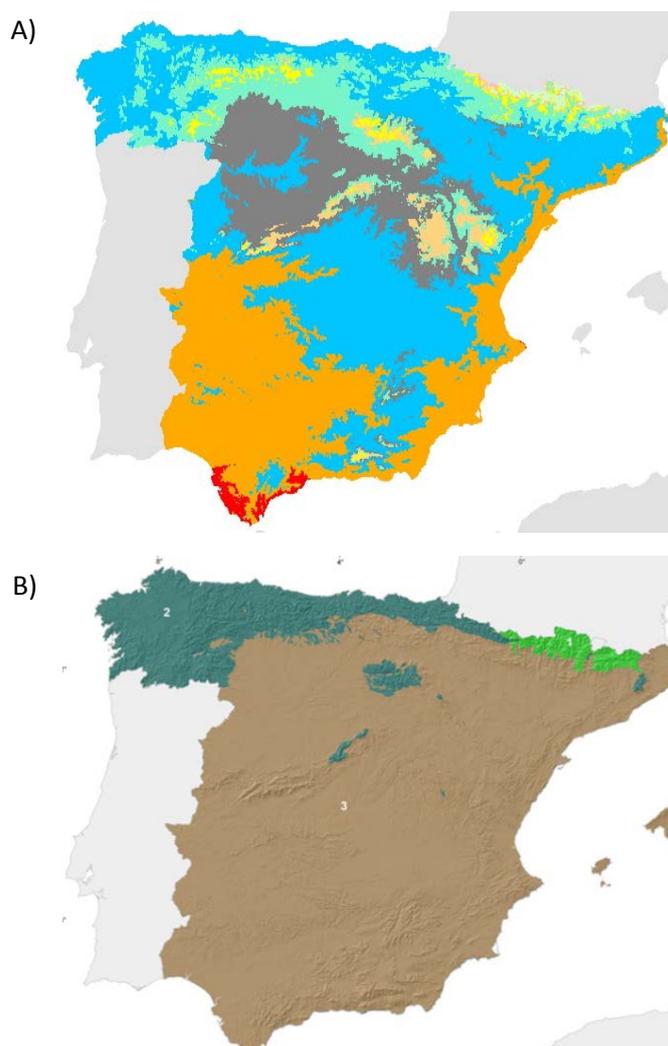


Figura 1. A) Estratificación bioclimática global de Metzger (2013) B) Estratificación bioclimática en la que se aprecian los tipos bioclimáticos descritos por Rivas Martínez (Eurosiberiano y M

Como área de estudio para desarrollar la estratificación climática, seleccionamos el territorio español (incluyendo la Península y las islas) así como Portugal, parte de Francia y el norte de África para evitar el efecto de borde en la formación de los estratos climáticos. Los límites norte y sur del área de estudio, se delimitaron a través de las cuencas hidrográficas (por el Macizo Central en el caso de Francia y por el Atlas en el caso del Norte de África).

Teniendo en cuenta cual es el objetivo de la estratificación, es importante que queden bien caracterizadas la disponibilidad de energía y agua, así como su distribución estacional, pues son factores clave para la vida. De partida, recopilamos datos de 43 variables bioclimáticas candidatas a ser incluidas en la estratificación, disponibles a nivel global y similares a las empleadas en las estratificaciones climáticas basadas en técnicas estadísticas descritas previamente (Galicia et al., 2010; Metzger et al., 2013). El listado de variables candidatas y su método de cálculo están descritos

en el Apéndice S1 de Metzger et al. (2013). Además de estas variables, incluimos la continentalidad (var43) calculada, tal y como se describe en Galicia et al., (2010), a partir del índice de Górczynsky (1920) aunque con la modificación propuesta por Conrad (1946) para evitar los problemas de la anterior en latitudes bajas. Por último, el cociente pluviométrico de Emberger (var40; ver Apéndice S1 en Metzger et al., 2013) se ha calculado a partir de var20 (Precipitación anual), var5 (Temperatura máxima del mes más cálido) y var6 (Temperatura mínima del mes más frío). Cada una de estas variables colabora en representar un factor relevante para la vida en cualquier ecosistema (energía, agua o su distribución; ver Tabla 1).

Tabla 1. Distribución de las variables candidatas en función del factor relevante para la vida al que representan. Las variables definitivas (empleadas para la estratificación climática) están señaladas en negrita. Var 42 (Altitud) no está incluida en la tabla.

	CANTIDAD	DISTRIBUCIÓN
ENERGÍA	var1 , var19, var33, var34, var41	var2, var3, var4, var5, var6 , var7, var8, var9, var10, var11, var12, var13, var14, var15, var16, var17, var18, var43
AGUA	var20, var35, var36 , var40	var21, var22, var23, var24, var25, var26 , var27 , var28, var29, var30, var31, var32, var37, var38, var39

A continuación procedimos a seleccionar un conjunto de variables definitivas para la estratificación climática siguiendo los siguientes criterios: (i) representar de forma correcta y equilibrada todos los factores considerados clave (agua, energía y su distribución); (ii) evitar los problemas de multicolinealidad derivados de introducir en análisis de clúster variables que presentan una alta correlación. Ciertas variables no correlacionadas fueron igualmente eliminadas del análisis por ser homogéneas a lo largo del área de estudio (ej. var18) o por carecer de sentido sus proyecciones geográficas (ej. var8, var9, var38, var39). Finalmente, seleccionamos como conjunto de variables representativas y poco correlacionadas para hacer la estratificación: var1: temperatura media anual; var6: mínima temperatura del mes más frío; var26: precipitación trimestre más cálido; var27: precipitación trimestre más frío; var36: índice de aridez; y var43: continentalidad.

El algoritmo empleado para hacer la estratificación fue k-means (MacQueen, 1967), un método de agrupación no supervisado. Se trata de un proceso iterativo que comienza por fijar un número de centroides (k) que se distribuyen de manera aleatoria entre las observaciones que se pretende clasificar asociando cada observación a su centroide más cercano (distancia euclídea). Una vez hecho esto, y dentro de cada grupo definido, se recalculan los centroides –a partir de los valores medios de todos los componentes del grupo- y se repite el proceso hasta lograr la convergencia. En este caso, el análisis se realizó a partir del comando “unsuperClass” del paquete “RStoolbox” en el marco del software estadístico R (R Development Core Team, 2016). Teniendo en cuenta el objetivo de la estratificación, se consideró aceptable un máximo de 15 grupos, por lo que se realizaron diferentes pruebas variando k entre 2-15. Para evitar la posible aleatoriedad de los resultados, debida a las

posiciones iniciales de los centroides, se repitió el proceso 20 veces tomando como resultado final la solución más convergente a lo largo de todas las repeticiones. Para seleccionar el k definitivo, se tuvo en cuenta el valor del índice de silueta (Rousseeuw, 1987) así como su adecuación a los objetivos de la estratificación. Finalmente, se realizó un análisis jerárquico sobre los estratos definidos para analizar su grado de similitud. Para ello se empleó la técnica del vecino más lejano o vínculo completo mediante el comando “hclust” del paquete “cluster” en R.

- **Componente antropogénico del riesgo de invasión por EEI**

- Estimación de la presión de propágulo

La presión de propágulo ha sido comúnmente estimada a partir de variables que reflejan el comercio y el tráfico de personas entre el país donante y el receptor (ej. Paini et al., 2016; Thuiller et al., 2005). En este caso, dado que el objetivo es evaluar el riesgo de invasión por EEI en España, hemos empleado datos de importaciones, inmigración y turismo entre los diferentes países que tienen relación con España. Con respecto a la escala temporal, analizamos el periodo comprendido entre 2010-2015 considerándolo representativo de las últimas tendencias en los campos analizados, así como factibles desde el punto de vista de disponibilidad de información. Además, caracterizamos tanto el volumen de entrada (de productos y personas) como el número de operaciones, ya que ambas variables son relevantes para determinar la presión de propágulo.

Para caracterizar las importaciones, hemos utilizado las estadísticas y bases de datos de comercio exterior disponibles a nivel nacional (DATACOMEX - <http://datacomex.comercio.es/> y <http://aduanas.cameras.org/>). Los datos están desglosados por año, producto y país de procedencia siendo también posible conocer la comunidad autónoma en concreto con la que se realiza el intercambio. Como primer paso, agrupamos los productos en dos categorías. (i) Relevante: en la que están incluidos todos los productos que suponen *per se* un riesgo de cara a la transmisión de EEI (ej. Animales y plantas vivas) y (ii) Irrelevantes: aquellos productos sintéticos o con un grado de procesamiento elevado que no representan un riesgo intrínseco. Las importaciones de ambas categorías se caracterizaron mediante datos de volumen de comercio (disponible en toneladas o euros) y frecuencia (aproximada a través del número de operaciones). La categoría irrelevante se mantuvo en el análisis dado que el mero transporte de productos implica un riesgo de invasión - ej. Invasión del mosquito tigre debida al transporte de sus huevos en llantas usadas (Knudsen, 1995). Para la estimación de volumen de comercio, seleccionamos la tonelada frente al euro como unidad de medida ya que mientras que ésta unidad es comparable entre todos los años y países implicados en el análisis, los precios presentan variaciones interanuales así como diferencias entre países, dificultando la comparación directa. Además, para hemos empleado un factor de corrección basado en el peso específico de los diferentes productos de cara a evitar que productos con mayor densidad (ej metales pesados) tengan un menor peso en el análisis.

Los datos relativos a la inmigración se obtuvieron del Instituto Nacional de Estadística (INE; <http://www.ine.es/dynt3/inebase/index.htm?type=pcaxis&path=/t20/p277/prov/e01/&file=pcaxis>). Por otro lado, los movimientos turísticos se caracterizaron a partir de la información procedente de las encuestas de movimientos turísticos en fronteras (FRONTUR; <http://estadisticas.tourspain.es/es-es/estadisticas/frontur/paginas/default.aspx>). Ambos datos se midieron en número de personas/año.

- **Grado de perturbación de los ecosistemas**

Para evaluar el grado de perturbación de los ecosistemas, utilizamos el mapa de huella humana de la base de datos del Centro de Aplicaciones y Datos Socioeconómicos - SEDAC (Sanderson et al., 2002). El mapa de huella humana (1 Km de resolución) combina información global de presión de población (asentamientos humanos y densidad de población), infraestructura (ej. áreas construidas) y acceso del transporte (ej. carreteras, vías de tren y ríos). Sus valores varían entre 0 (estado salvaje) y 100 (altamente perturbado). Empleamos también cuatro índices calculados para el territorio español (lo cual permite emplear fuentes de información más precisas que las empleadas en el mapa de huella humana desarrollado a escala global): distancia a la carretera, vía de tren, camino o núcleo de población más cercano así como distancia mínima al río principal más cercano.

4. Resultados

Este trabajo se encuentra aún en su fase inicial, por lo que, a pesar de haberse recopilado todos los datos necesarios para su desarrollo tal y como se ha detallado en el apartado de Métodos, únicamente se incluyen resultados relativos a la estratificación climática española.

- **Componente climático del riesgo de invasión por EEI**

En el análisis clúster no supervisado, el índice de silueta mostró un valor muy similar a lo largo de todos los K analizados (entre 2 y 15) oscilando alrededor de 0.30 salvo algunas excepciones. La elección del número de grupos definitivo (K=12) fue tomada por tanto principalmente en función de criterio experto y de la concordancia de los grupos delimitados con estratificaciones climáticas previas.

Los estratos bioclimáticos detectados junto con su respectiva clasificación jerárquica (dendrograma) se pueden observar en la Figura 1. Se distinguen los siguientes estratos bioclimáticos (Fig. 1): Atlántico acentuado (ATL100), Atlántico típico a atenuado (ATL210), Atlántico de montaña (ATL211), Mediterráneo de montaña (MED221), Mediterráneo continental seco (MED211), Mediterráneo continental árido (MED212), Mediterráneo subcontinental (MED111), Mediterráneo templado (MED222), Mediterráneo marítimo seco (MED112), Mediterráneo marítimo húmedo (MED122), Mediterráneo marítimo hiperhúmedo (MED121) y Alpino (ALP000). El dendrograma (Fig. 1) nos permite conocer el grado de similaridad entre los diferentes estratos bioclimáticos definidos. En éste se aprecia, en primer lugar, la separación de los tipos bioclimáticos Alpino y Atlántico del resto de estratos Mediterráneos. Estos estratos destacan por su alta precipitación estival - en comparación con el resto-, por presentar una humedad más alta (revelada por el elevado índice de aridez) y por presentar unos valores de continentalidad y radiación solar relativamente inferiores al resto (Fig. 2). Por otro lado, quedan agrupados los estratos bioclimáticos Mediterráneos: en una rama los Mediterráneos marítimos y en otra los Mediterráneos de carácter más continental, diferenciándose ambos la variación térmica entre estaciones, más suave entre los estratos marítimos y más marcada entre los estratos continentales. Los diferentes tipos de Mediterráneos marítimos (y continentales) se diferencian por su régimen de precipitación (Fig. 2).

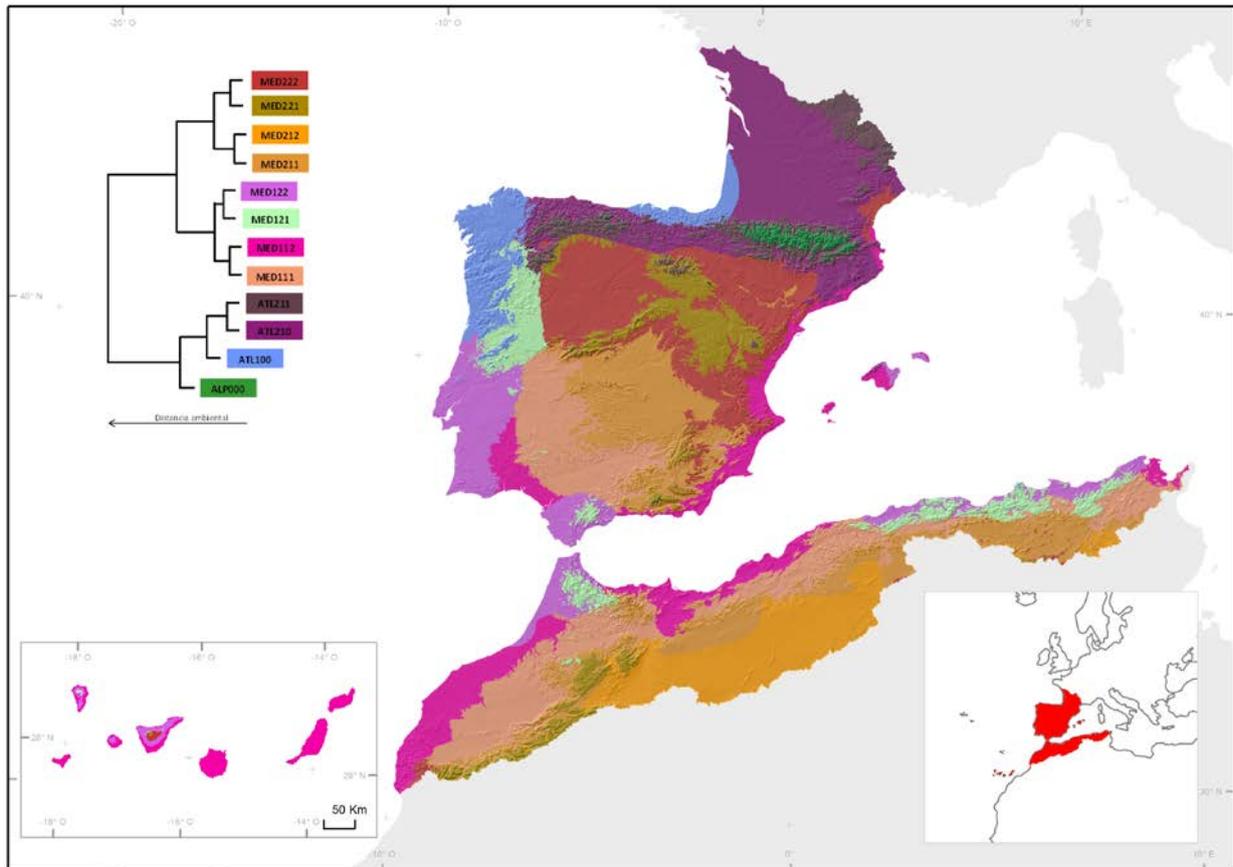


Fig 1: Estratificación bioclimática y clasificación jerárquica de los tipos bioclimáticos obtenidos (dendrograma calculado con el método de Ward). Tipos bioclimáticos más cercanos en el dendrograma presentan mayor grado de similitud.

Es importante destacar el importante papel que juega la base de datos climática seleccionada (WORLDCLIM) a la hora de desarrollar la estratificación climática dado que el reducido número de estaciones meteorológicas con las que queda caracterizado el territorio español (consultar Hijmans et al., 2005) puede llevar a un sesgo importante en los resultados (ej. Bedia et al., 2013). Sin embargo, el carácter global que se pretende dar a este trabajo impide el empleo de bases de datos más precisas.

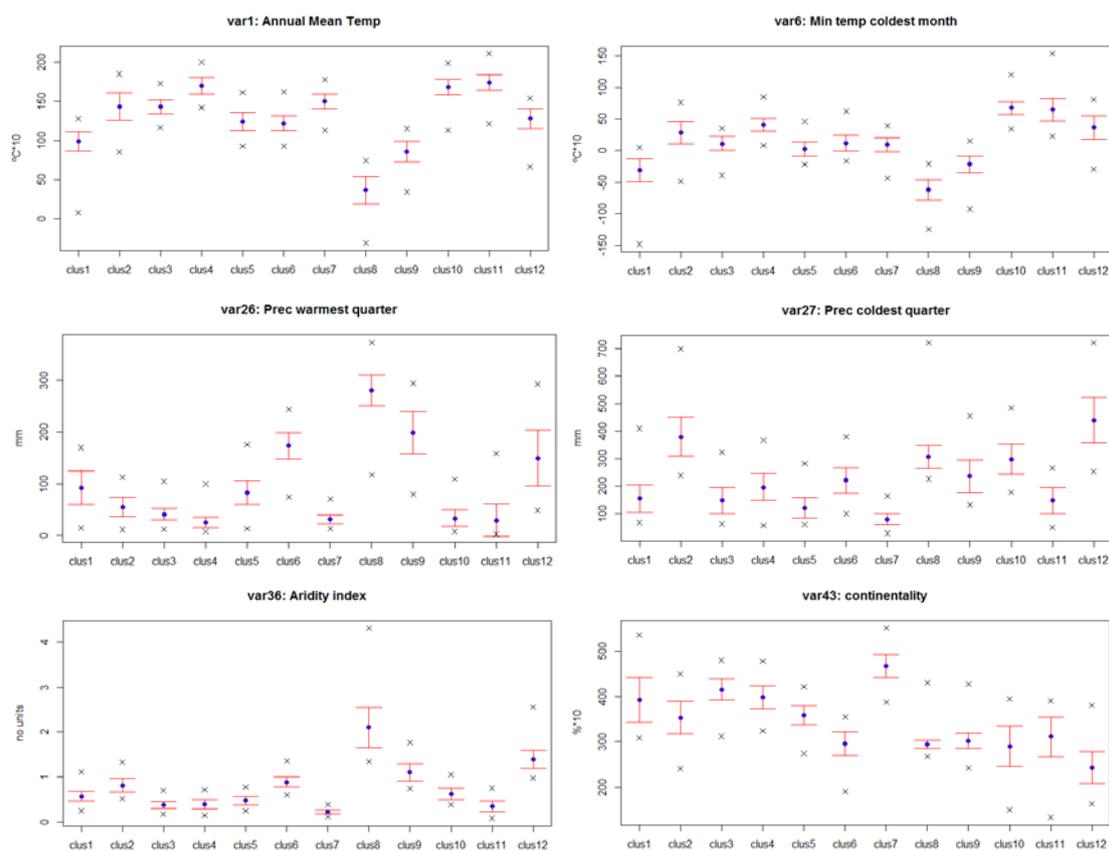


Fig. 2: Caracterización de los tipos bioclimáticos según las variables empleadas en la estratificación climática (media, desviación típica y rango)

5. Conclusiones

La prevención es la mejor técnica para evitar y controlar las invasiones siendo necesario el desarrollo de herramientas que guíen el establecimiento de prioridades. La creación de mapas de riesgo de invasión fundamentados en los principales factores que determinan su éxito (similitud ambiental, presión de propágulo y perturbación del ecosistema receptor) puede ser de gran utilidad en este sentido y es actualmente realizable gracias a la gran magnitud de información disponible y a las nuevas herramientas informáticas de las que disponemos.

6. Agradecimientos

Agradecemos a Laura Capdevila Argüelles (Grupo Especialista en Invasiones Biológicas – GEIB) su aportación en el documento diagnóstico de especies exóticas invasoras. También a Javier Pórtoles (Fundación para la Investigación del Clima – FIC) así como a Marc Metzger (Universidad de Edimburgo), por sus aportaciones durante el establecimiento de la metodología más adecuada para la estratificación climática. Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto Databio “Data-Driven Bioeconomy” que está financiado por el Programa de investigación e innovación de la Unión Europea Horizonte 2020 bajo el acuerdo de concesión nº 732064.

7. Bibliografía

ADHIKARI, D., TIWARY, R., BARIK, S.K., 2015. Modelling hotspots for invasive alien plants in India. *PLoS One* 10, 7–18. doi:10.1371/journal.pone.0134665

ANDREU, J., VILÀ, M., 2010. Risk analysis of potential invasive plants in Spain. *J. Nat. Conserv.* 18, 34–44.

BEDIA, J., HERRERA, S., GUTIÉRREZ, J.M., MANUEL, J., 2013. Dangers of using global bioclimatic datasets for ecological niche modeling. Limitations for future climate projections. *Glob. Planet. Change* 1–12.

CABRA-RIVAS, I., SALDAÑA, A., CASTRO-DÍEZ, P., GALLIEN, L., 2016. A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biol. Invasions* 18, 411–426. doi:10.1007/s10530-015-1015-z

CATFORD, J.A., VESK, P.A., RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., 2012. Quantifying levels of biological invasion: Towards the objective classification of invaded and invadable ecosystems. *Glob. Chang. Biol.* 18, 44–62. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02549.x

CHYTRÝ, M., PYŠEK, P., TICHÝ, L., KNOLLOVÁ, I., DANIHELKA, J., 2005. Invasions by alien plants in the Czech Republic: A quantitative assessment across habitats. *Preslia* 77, 339–354.

CONRAD, V., 1946. Usual formulas of continentality and their limits of validity. *Trans. Am. Geophys. Union* 663.

DAEHLER, C.C., 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 183–211.

EEA, 2008. Biogeographical regions, Europe, 2008. European Environmental Agency, Copenhagen, Denmark. <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/biogeographical-regions-europe-2008>

ELITH, J., LEATHWICK, J.R., 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 1–19. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

FOXCROFT, L.C., ROUGET, M., RICHARDSON, D.M., 2007. Risk assessment of riparian plant invasions into protected areas. *Conserv. Biol.* 21, 412–421. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00673.x

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. *Prog. Phys. Geogr.* 33, 319–338. doi:10.1177/0309133309341607

GALICIA, D., HERVÁS, J., MARTÍNEZ, R., SEOANE, J., HIDALGO, R., 2010. Ambientes terrestres de España, una propuesta de clasificación territorial dirigida a facilitar el análisis y la gestión

de la biodiversidad. *Ecosistemas* 19, 52–65.

GONZALO-JIMÉNEZ, J., 2010. Diagnósis Fitoclimática de la España Peninsular.

GORCZYNSKY, W., 1920. Sur le calcul du degré de continentalisme et son application dans la climatologie. *Geogr. Ann.* 2, 324–331.

HIERRO, J.L., MARON, J.L., CALLAWAY, R.M., 2005. A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.* 93, 5-15.

HIJMANS, R.J., CAMERON, S.E., PARRA, J.L., JONES, P.G., JARVIS, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276

KNUDSEN, A.B., 1995. Global distribution and continuing spread of *Aedes albopictus*. *Parassitologia* 37, 91:97.

LIAO, C., PENG, R., LUO, Y., ZHOU, X., WU, X., FANG, C., CHEN, J., LI, B., 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytol.* 177, 706–714.

LONDSDALE, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522–1536. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2

MACQUEEN, J.B., 1967. Some Methods for classification and Analysis of Multivariate Observations, in: Proceedings of 5-Th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. Berkeley, University of California Press, p. 1:281-297.

METZGER, M.J., BUNCE, R.G.H., JONGMAN, R.H.G., SAYRE, R., TRABUCCO, A., ZOMER, R., 2013. A high-resolution bioclimate map of the world: A unifying framework for global biodiversity research and monitoring. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 630–638. doi:10.1111/geb.12022

NENTWIG, W., KÜHNEL, E., BACHER, S., 2010. A generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe: Contributed paper. *Conserv. Biol.* 24, 302–311. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01289.x

OLSON, D.M., DINERSTEIN, E., WIKRAMANAYAKE, E.D., BURGESS, N.D., POWELL, G.V.N., UNDERWOOD, E.C., D'AMICO, J.A., ITOUA, I., STRAND, H.E., MORRISON, J.C., LOUCKS, C.J., ALLNUTT, T.F., RICKETTS, T.H., KURA, Y., LAMOREUX, J.F., WETTENGEL, W.W., HEDAO, P., KASSEM, K.R., 2001. Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth. *Bioscience* 51, 933–938. doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0933:teotwa]2.0.co;2

PAINI, D.R., SHEPPARD, A.W., COOK, D.C., BARRO, P.J. DE, WORNER, S.P., THOMAS, M.B., 2016. Global threat to agriculture from invasive species. *Pnas* 113, 7575–7579. doi:10.1073/pnas.1602205113

PARMESAN, C., YOHE, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37.

PHELOUNG, P.C., 1995. Determining the weed potential of new plant introductions to Australia. Agriculture Protection Board Report. Perth, Western Australia.

PHELOUNG, P.C., WILLIAMS, P.A., HALLOY, S.R., 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *J. Environ. Manage.* 57, 239–251. doi:10.1006/jema.1999.0297

PYŠEK, P., RICHARDSON, D.M., 2010. Invasive species, environmental change, and health. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 35, 25–55. doi:10.1146/annurev-environ-033009-095548

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing,.

RICHARDSON, D.M., COWLING, R.M., 1992. Why is mountain fynbos invisable and which species invade?, in: Fire in South African Mountain Fynbos. Springer Berlin Heidelberg, pp. 161–181.

RIDENOUR, W.M., CALLAWAY, R.M., 2001. The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia* 126, 444–450. doi:10.1007/s004420000533

RIVAS-MARTÍNEZ, S., PENAS, A., DÍAZ, T. E., 2004. Mapa Bioclimático de Europa, Bioclimas: Servicio Cartográfico de la Universidad de León, España.

ROUGET, M., RICHARDSON, D.M., NEL, J.L., VAN WILGEN, B.W., WILGEN, B.W. VAN, 2002. Commercially-important trees as invasive aliens – towards spatially explicit risk assessment at a national scale. *Biol. Invasions* 4, 397–412 ST–Commercially–important trees as inva. doi:10.1023/A:1023611713339

ROUSSEEUW, P.J., 1987. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *J. Comput. Appl. Math.* 20, 53–65. doi:http://dx.doi.org/10.1016/0377-0427(87)90125-7

SANDERSON, E., JAITEH, M., LEVY, M., KH, R., AV, W., WOOLMER, G., 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52, 891–904.

SAX, D.F., GAINES, S.D., 2003. Species diversity: From global decreases to local increases. *Trends Ecol. Evol.* 18, 561–566. doi:10.1016/S0169-5347(03)00224-6

THUILLER, W., RICHARDSON, D.M., PYŠEK, 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. *Glob. Chang. Biol.* 11, 2234–2250. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.01018.x
VAN KLEUNEN, M., WEBER, E., FISCHER, M., 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol. Lett.* 13, 235–245. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x

VILÀ, M., WILLIAMSON, M., LONSDALE, M., 2004. Competition experiments on alien weeds with crops lessons for measuring plant invasion impact. *Biol. Invasions* 6, 59–69.

WEBER, E., GUT, D., 2004. Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe. *J. Nat. Conserv.* 12, 171–179.

WHITTIER, T.R., RINGOLD, P.L., HERLIHY, A.T., PIERSON, S.M., 2008. A calcium-based invasion risk assessment for zebra and quagga mussels (*Dreissena* spp). *Front. Ecol. Environ.* 6, 180–184. doi:10.1890/070073

WILLIAMSON, M., 1999. Invasions. *Ecography* (Cop.). 22, 5–12. doi:10.1111/j.1600-0587.1999.tb00449.x

WILLIS, K.J., WHITTAKER, R.J., 2002. Species diversity - scale matters. *Science* (80-). 295, 1245–1248.

WOODWARD, F.I., 1987. *Climate and Plant Distribution*, booksgooglecom. Cambridge University Press