

Origen del género *Ailanthus* Desf. y distribución actual de la especie *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle: Análisis fitogeográfico y registros fósiles

Origin of the genus *Ailanthus* Desf. and actual distribution of the species *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle: Phytogeographical analysis and fossil records

MARIO CORRAL RIBERA¹  0000-0001-9349-4051

¹ Departamento de Geografía. Universidad Autónoma de Madrid

Resumen

Ailanthus altissima (Mill.) Swingle (ailanto) es una de las especies vegetales exóticas invasoras más extendidas a escala global. Aunque es originaria de Asia (China y Norte de Vietnam) encuentra en su alta plasticidad de adaptación, su carácter competitivo y su introducción antrópica, la posibilidad de invadir y colonizar espacios naturales o deteriorados a escala global. La presente investigación tiene como objetivo analizar el origen del género *Ailanthus* Desf. Para ello, se elaboran mapas que recogen, para cada periodo geológico, la localización de registros citados de sámaras fosilizadas del género. Una vez se ha estudiado la aproximación al origen del género, se contextualiza la aparición de la especie *A. altissima* y su posterior expansión a escala global derivada de actuaciones antrópicas a lo largo de los siglos XX y XXI. Los resultados obtenidos establecen, entre otros aspectos, el Cretácico como el periodo de aparición del género *Ailanthus* y la meseta central del Tíbet como su región de origen. Se identifica Asia suroriental como la zona natural de la especie *A. altissima*, desde donde se expande e invade, como consecuencia de la introducción por actividades antrópicas, gran parte de las latitudes templadas de sendos hemisferios.

Palabras clave: Invasión biológica; biogeografía; sámaras fosilizadas; *Ailanthus* Desf; fitogeografía

Fechas • Dates

Recibido: 2024.03.01
Aceptado: 2024.09.27
Publicado: 2024.10.30

Autor/a para correspondencia Corresponding Author

Mario Corral Ribera
mario.corral@uam.es

Abstract

Ailanthus altissima (Mill.) Swingle (*ailanthus*) is one of the most widespread invasive alien plant species on a global scale. Although it is native to Asia (China and northern Vietnam), its high adaptive plasticity, competitive nature and anthropogenic introduction have enabled it to invade and colonise natural and deteriorated areas on a global scale. In this context, the present research aims to analyse the origin of the genus *Ailanthus* Desf. To this end, cartographic outputs are elaborated that show, for each geological period, the location of cited records of fossil fruits of the genus. Furthermore, once the approach to the origin of the genus has been studied, the appearance of the species *A. altissima* and its subsequent expansion on a global scale (derived from anthropic actions) throughout the 20th and 21st centuries is contextualised. The results obtained establish, among other aspects, the Cretaceous as the period of appearance of the genus *Ailanthus* and the central Tibetan plateau as its region of origin. Southeast Asia is identified as the natural range of the species *A. altissima*, from where it spread and invaded, as a consequence of introduction by anthropogenic activities, a large part of the temperate latitudes of both hemispheres.

Keywords: Biological invasion; biogeography; fossil fruits; *Ailanthus* Desf.; phytogeography.

1. Introducción

Filogenéticamente el género *Ailanthus* se encuentra en el clado basal de la familia *Simaroubaceae* y se considera un grupo monofilético que se diferencia en el Cretácico Tardío (Clayton *et al.*, 2009). Tras diversas divergencias evolutivas, las investigaciones más recientes establecen de entre 6 a 10 especies distintas dentro de este género, todas ellas distribuidas por las zonas templadas del planeta (Nooteboom, 1960; Kowarik y Säumel, 2007; Van Sam y Nooteboom, 2007; Su *et al.*, 2013; Song y Xu, 2014; Liu *et al.*, 2019).

Ailanthus altissima (Mill.) Swingle (ailanto) es una especie significativamente nociva para los hábitats naturales de las zonas templadas del mundo. En el caso de Europa se incluye dentro de las 20 especies exóticas de prioridad a controlar y reducir, sobre todo en las regiones mediterráneas (Sheppard *et al.*, 2005; Kowarik y Säumel, 2007). En los últimos años, se ha incrementado el número de investigaciones que tienen como objetivo analizar la dinámica expansiva e invasiva de la especie, tanto en entornos naturales como antropizados (Corbett y Manchester, 2004; Kowarik y Säumel, 2007; Su *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2014; Lin *et al.*, 2017; Corral, 2021; Corral, 2022). La mayor parte de estos estudios, tiene como punto de partida el año 2008, cuando el proyecto *Delivering Alien Invasive Species Inventories of Europe* (DAISIE), coordinado por *Natural Environment Research Council* y La Agencia Europea de Medio Ambiente (AEMA) analizan la preocupante pérdida de biodiversidad y el deterioro de hábitats y ecosistemas naturales por causa de las Especies Exóticas Invasoras, entre las que destaca *A. altissima*.

Los datos morfológicos, bioquímicos y de secuencia de ADN incluyen el género *Ailanthus* dentro de la familia *Simaroubaceae* (Simão *et al.*, 1991). Son árboles y arbustos cuyo rasgo más característico es la presencia de ailantona, (sustancia con cierto grado de toxicidad) en corteza, leño y/o semillas. Las hojas son alternas, generalmente pinnado-compuestas, más raramente simples. Flores pequeñas, regulares, unisexuales o hermafroditas y dispuestas en ramilletes con envuelta doble de 3-7 sépalos y 5 pétalos. Muestran diversidad en sus frutos, pudiendo ser secos (en cápsula o alados en sámaras) o carnosos. Las semillas presentan un embrión recto o curvo, que almacena sustancias oleaginosas (González, 2001).

Los registros de sámaras fosilizadas de diferentes especies del género *Ailanthus*, permiten determinar que este género se distribuía en la actual India cuando estaba en el antiguo continente de Gondwana. Posteriormente, es probable que el género migrara al sur y sudeste de Asia. Esta idea, permite explicar la hipótesis asociada con la disyunción intercontinental de la biodiversidad tropical, en especial, entre el resto de la India y el resto de Asia (Bossuyt y Milinkovitch, 2001; Koehler y Glaubrecht, 2007; Li *et al.*, 2013; Klaus *et al.*, 2016).

En este aspecto, la conformación de la meseta del Tíbet desempeña un papel esencial para poder entender las migraciones biológicas del género desde India al resto del continente asiático durante el Paleógeno (Liu *et al.*, 2019).

La abundancia y diversidad de registros de sámaras fosilizadas de diferentes especies del género *Ailanthus* distribuidas por ambos hemisferios, han supuesto un desafío explicativo acerca de su origen, diversificación y dispersión. Así, se han planteado dos hipótesis respecto al área de origen y posterior expansión del mismo. La primera hipótesis, recogida en la investigación de Corbett y Manchester (2004) y las posteriormente formuladas por Su *et al.*, (2013) y Song *et al.*, (2014) determinan que el género *Ailanthus* era originario del oeste de América del Norte o Asia oriental en la época Eocena (56 Ma.) y que, durante el Oligoceno, se extendió y diversificó en Europa y sur de Asia (Liu *et al.*, 2019). La segunda hipótesis fija el origen en el hemisferio sur y posteriormente *Ailanthus* amplía su rango de distribución en el hemisferio norte (Nooteboom, 1960; Corbett y Manchester, 2004; Clayton *et al.*, 2009; Molnar *et al.*, 2010; Ding *et al.*, 2014; Ding *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2019).

Del mismo modo, existe cierta controversia a la hora de explicar la aparición de la especie *A. altissima*, a saber: i) Las semejanzas morfológicas entre las sámaras fosilizadas del ya extinto *Ailanthus confucii* y el actual *A. altissima*. ii) Amplia distribución de *Ailanthus confucii*, durante el Eoceno inferior, en el hemisferio norte. iii) Distribución circumboreal de la especie extinta en periodos templados. iv) Localización en las actuales regiones consideradas como nativas (China y norte de Vietnam) de *A. altissima*. (Mai 1995; Corbett y Manchester 2004).

Así mismo, es interesante aludir a otras especies del género ya extintas, particularmente *Ailanthus confucii* que aparece muy extendido en el Eoceno medio por Kučlín (República Checa); en el Eoceno inferior en América del Norte (Fossil Butte, Wyoming). Además, es el más antiguo, en el Paleoceno, en Lunpola y Nima (Meseta central del Tíbet) (Corbett y Manchester, 2004; Liu *et al.*, 2019). Durante el Terciario la especie se extendió por toda Europa (Hably, 1985). En los periodos templados *Ailanthus confucii* presentaba una distribución circumboreal. Sin embargo, durante el enfriamiento del Pleistoceno, tiende a migrar hacia latitudes más bajas como China (Mai, 1995). Todos estos datos, hacen que el *Ailanthus confucii* pueda ser considerado como ancestro del actual *A. altissima*.

Con esta aproximación, la presente investigación tiene como objetivo reconstruir el posible origen del género *Ailanthus*, la posterior aparición de la especie *A. altissima* así como su actual dinámica invasiva. Para llegar al objetivo planteado, se han inventariado y geolocalizado registros fósiles del género *Ailanthus* recogidos en citas bibliográficas, así como actuales registros del ailanto. Específicamente, el propósito de este estudio es: i) analizar las hipótesis del origen del género *Ailanthus*, ii) representar cartográficamente la dispersión del género atendiendo a los registros fósiles citados en investigaciones previas, iii) analizar las hipótesis del origen de la especie *A. altissima* (Mill.) Swingle y en último lugar, iv) elaborar cartografía temática y dinámica que permite interpretar la actual expansión del ailanto desde los primeros registros.

2. Metodología

La presente investigación tiene como base metodológica la recopilación por periodos geológicos, posterior georreferenciación y elaboración cartográfica de los registros fósiles del género *Ailanthus* refundidos en estudios previos (Berger, 1955; Iljinskaya, 1957; Chaney y Axelrod, 1959; Szafer, 1961; Givulescu, 1962; Dorofeev, 1963; Tana y Suzuki, 1963; Zhilin, 1967; MacGinitie, 1969; Wolfe, 1972; Negru, 1972; Akhmetiev, 1978; WGCPC, 1978; Paicheler y Blanc, 1981; Grande, 1984; Hably, 1985; Collison, 1988; Zhilin, 1989; Manchester, 1990; Pierce y Rasmussen, 1992; Akhmetiev, 1993; Knobloch y Kvacek, 1993; Mai, 1995; Fields, 1996; Bůžek y Holý, 1996; He y Tao, 1997; Mayer y Manchester, 1997; Smith *et al.*, 1998; Wilf, 2000; Hably, 2001; Manchester, 2001; Liu *et al.*, 2019). Para la búsqueda se utilizaron bases de datos bibliográficas de artículos académicos revisados por pares entre las que se destaca *Sciadencedirect* y *Scopus*. Las investigaciones fueron sometidas a diferentes filtros, utilizando para ello palabras clave y/o términos, destacando: “*Fossil samaras of Ailanthus*”, “*Phytogeography and fossil history*”, “*Fossil evidence of Ailanthus*”, “*Middle Eocene fruit and seed flora*”, “*Simaroubaceae of the Late Oligocene*”, “*the genus ailanthus from the tertiary*”.

Los resultados obtenidos se recogen en tres tablas (Europa, Asia y América del Norte) que identifican la especie del género *Ailanthus* a la que pertenece el registro fósil, el lugar de su localización, por último el periodo geológico. De esta forma, partiendo de las investigaciones previas, entre las que destacan Corbett y Manchester (2004) y Liu *et al.*, (2019), que emplean metodología similar, la presente investigación ilustra de manera temporal la distribución estratigráfica y biogeográfica del género en Europa, Asia y América del Norte.

Por su parte, para analizar y cartografiar la capacidad dispersiva e invasiva de la especie *A. altissima* se ha empleado como base de datos el *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) sobre la cual se ha realizado un filtro por aquellos registros que han sido científicamente contrastados y afirmados.

La base cartográfica empleada ha sido la *National Geographic World Map, Map Service: National Geographic, Esri, Garmin, HERE, UNEP-WCMC, USGS, NASA, ESA, METI, NRCAN, GEBCO, NOAA, increment P Corp*: El mapa incluye una cobertura global hasta una escala de aproximadamente 1: 144k y una cobertura más detallada para América del Norte hasta una escala de aproximadamente 1: 9k.

3. Resultados

En primer lugar, se presentan los resultados referentes a los registros fósiles de especies del género *Ailanthus* inventariados en el análisis bibliográfico. Para una mejor interpretación de los resultados, se muestra la dinámica dispersiva del propio género empleando cartografía para diferentes periodos geológicos.

En segundo lugar, se ponen de manifiesto los resultados obtenidos del análisis bibliográfico acerca del origen y de la distribución más actual de la especie *A. altissima*. Del mismo modo, se acompaña de cartografía dinámica.

3.1. Registros fósiles del género *Ailanthus*

La abundancia y diversidad de registros de sámaras fosilizadas de diferentes especies del género *Ailanthus* distribuidas por ambos hemisferios (Tabla 1), han supuesto un desafío explicativo acerca de su origen, diversificación y posterior dispersión a escala global.

Tabla 1. Recopilación de los registros fósiles de *Ailanthus* atendiendo al periodo geológico en Europa, Asia y América del Norte

| Especie | Lugar (Europa) | Periodo geológico | Referencia |
|------------------------------|------------------------------|--------------------|-------------------------|
| <i>Ailanthus</i> spp. | Messel (Alemania) | Eoceno medio | Collison, 1988 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Kučlín (República Checa) | Eoceno tardío | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Socka (Croacia) | Oligoceno inferior | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus foersteri</i> | Brunstatt (Francia) | Oligoceno inferior | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus gigas</i> | Socka (Croacia) | Oligoceno inferior | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus tardensis</i> | Óbuda-Békásmegyer (Hungría) | Oligoceno inferior | Hably, 2001 |
| <i>Ailanthus oxicarpa</i> | Bois d'Asson (Francia) | Oligoceno medio | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Rott (Alemania) | Oligoceno tardío | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus recognita</i> | Aix (Francia) | Oligoceno | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus prisca</i> | Gypses d'Aix (Francia) | Oligoceno | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus microsperma</i> | Zug (Suiza) | Mioceno inferior | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Randecker Maar (Alemania) | Mioceno inferior | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Cheb Basin (República Checa) | Mioceno inferior | Bůžek y Holý, 1996 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Radoboj (Croacia) | Mioceno medio | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Tokaj, (Hungría) | Mioceno medio | Hably, 1985 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Mydlovary (República Checa) | Mioceno medio | Knobloch y Kvacek, 1993 |
| <i>Ailanthus altissima</i> | Stare Gliwice (Polonia) | Mioceno medio | Szafer, 1961 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Magyaregregy (Hungría) | Mioceno medio | Hably, 2001 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Moldavia y Rumanía | Mioceno tardío | Negru, 1972 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Rostov (Rusia) | Mioceno tardío | Mai, 1995 |
| <i>Ailanthus altissima</i> | Bes-Konak (Turquía) | Mioceno | Paicheler y Blanc, 1981 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Brunn-Vosendorf (Austria) | Plioceno inferior | Berger, 1955 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | Valea Neagra (Rumanía) | Plioceno inferior | Givulescu, 1962 |

| Especie | Lugar (Asia) | Periodo geológico | Referencia |
|---------------------------|----------------------|-------------------|--------------------------|
| <i>Ailanthus confucii</i> | Lunpola (Tíbet) | Paleoceno | Liu <i>et al.</i> , 2019 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Nima (Tíbet) | Paleoceno | Liu <i>et al.</i> , 2019 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Khavorovsaya (Rusia) | Eoceno | Akhmetiev, 1993 |

| Especie | Lugar (Asia) | Periodo geológico | Referencia |
|-------------------------------|---------------------------------|-------------------|---------------------|
| <i>Ailanthus fushunensis</i> | Fushun (China) | Eoceno inferior | WGCP, 1978 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Yilan (China) | Eoceno tardío | He y Tao, 1997 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Turgay River Basin (Kazajistán) | Eoceno tardío | Zhilin, 1989 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Ashutas (Kazajistán) | Oligoceno | Iljinskaya, 1957 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Kin'yaku (Kazajistán) | Oligoceno tardío | Zhilin, 1967 |
| <i>Ailanthus youngii</i> | Linqi (China) | Mioceno | WGCP, 1978 |
| <i>Ailanthus tertiaria</i> | Oeste de Siberia | Mioceno | Dorofeev, 1963 |
| <i>Ailanthus yezoense</i> | Hokkaido (Japón) | Mioceno medio | Tana y Suzuki, 1963 |
| <i>Ailanthus yezoense</i> | Velikaja Kema (Japón) | Mioceno | Akhmetiev, 1978 |
| <i>Ailanthus kyushinensis</i> | Hamgyong-do (Corea) | Mioceno medio | Tana y Suzuki, 1963 |
| <i>Ailanthus youngii</i> | Shanwang (China) | Mioceno medio | Tana y Suzuki, 1963 |
| <i>Ailanthus confucii</i> | Wenshan (China) | Mioceno tardío | Tana y Suzuki, 1963 |
| <i>Ailanthus yezoense</i> | Hokkaido (Japón) | Mioceno tardío | Tana y Suzuki, 1963 |
| <i>Ailanthus altissima</i> | Kyoto (Japón) | Pleistoceno | Tana y Suzuki, 1963 |
| <i>Ailanthus altissima</i> | Honshu (Japón) | Pleistoceno | Tana y Suzuki, 1963 |

| Especie | Lugar (América del Norte) | Periodo geológico | Referencia |
|------------------------------|-----------------------------------|-------------------|----------------------------|
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Fossil Butte (Wyoming) | Eoceno inferior | Grande, 1984 |
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Little Mountain (Wyoming) | Eoceno medio | Wilf, 2000 |
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Bonanza (Utah) | Eoceno medio | Grande, 1984 |
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Wardell Ranch (Colorado) | Eoceno medio | MacGinitie, 1969 |
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Chalk Bluffs (California) | Eoceno medio | Fields, 1996 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | White Cliffs (Oregón) | Eoceno medio | Manchester, 1990 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | Red Gap (Oregón) | Eoceno medio | Manchester, 1990 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | West Branch Creek (Oregón) | Eoceno medio | Manchester, 1990 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | John Day Gulch (Oregón) | Eoceno tardío | Wolfe, 1972 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | Teater Road (Oregón) | Eoceno tardío | Manchester, 1990 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | Gray Butte (Oregón) | Eoceno tardío | Smith <i>et al.</i> , 1998 |
| <i>Ailanthus</i> spp. | Sumner Spring (Oregón) | Eoceno tardío | Smith <i>et al.</i> , 1998 |
| <i>Ailanthus americana</i> | Florissant (Oregón) | Eoceno tardío | Manchester, 2001 |
| <i>Ailanthus americana</i> | Ruby (Montana) | Oligoceno tardío | Mayer y Manchester, 1997 |
| <i>Ailanthus americana</i> | Ruby (Montana) | Oligoceno | Mayer y Manchester, 1997 |
| <i>Ailanthus americana</i> | Beaverhead Basins (Montana U.S.A) | Oligoceno | Mayer y Manchester, 1997 |
| <i>Ailanthus americana</i> | Beaver Creek (Montana U.S.A) | Oligoceno tardío | Pierce y Rasmussen, 1992 |

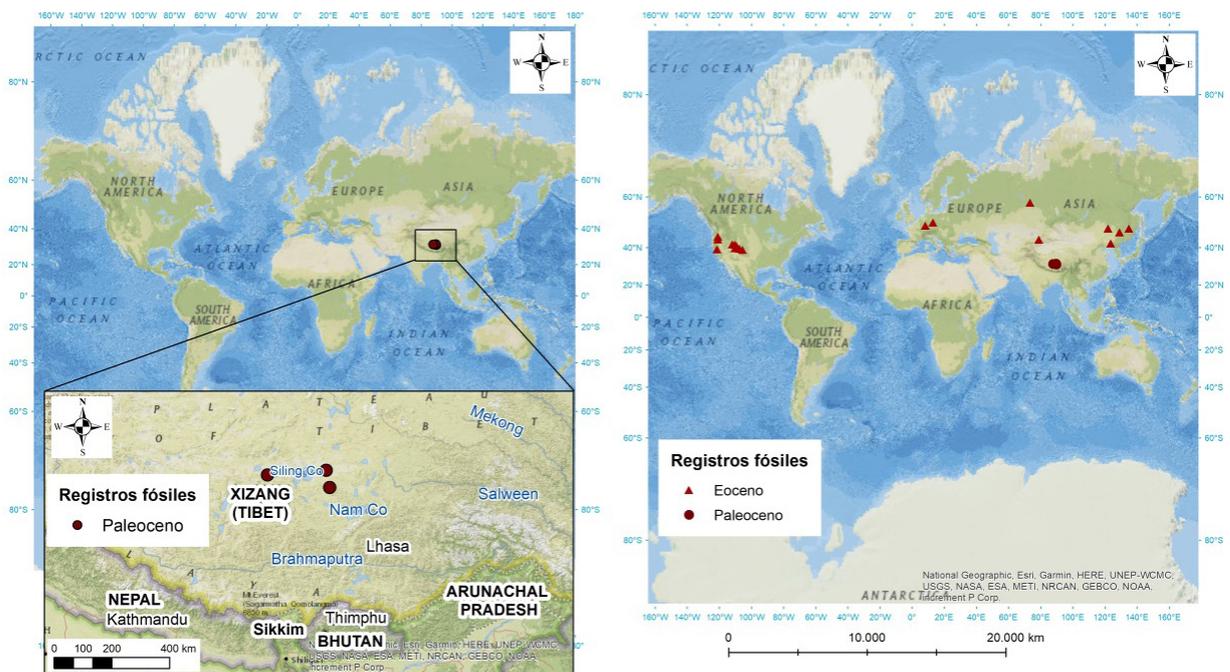
| Especie | Lugar (América del Norte) | Periodo geológico | Referencia |
|------------------------------|---------------------------|-------------------|------------------------|
| <i>Ailanthus</i> spp. | Iron mountains (Oregón) | Mioceno inferior | Manchester, 2001 |
| <i>Ailanthus americana</i> | Tipton (Oregón) | Mioceno | Chaney y Axelrod, 1959 |
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Trout Creek (Oregón) | Mioceno | Fields, 1996 |
| <i>Ailanthus indiana</i> | Stinking Water (Oregón) | Mioceno medio | Chaney y Axelrod, 1959 |
| <i>Ailanthus lesquereuxi</i> | Succor Creek (Idaho) | Mioceno medio | Fields, 1996 |

El color de las filas y columnas se refiere con el periodo geológico correspondiente, así se representa y recoge en la posterior cartografía.

Fuente: Elaboración propia a partir las diferentes fuentes bibliográficas consultadas.

A la vista de la tabla anterior cabe destacar que durante el Eoceno inferior la especie extinta *Ailanthus confucii* tenía una potente distribución circumboreal en periodos templados del hemisferio norte. Además, los primeros registros fósiles de la especie *A. altissima* no aparecen hasta el Pleistoceno en regiones de Asia, lo que pudiera considerarse como las actuales regiones nativas de la especie (Corbett y Manchester, 2004; Liu *et al.*, 2019).

Figura 1. Mapa de los registros fósiles de *Ailanthus* en el Paleoceno (izquierda) y entre el Paleoceno y Eoceno (derecha).



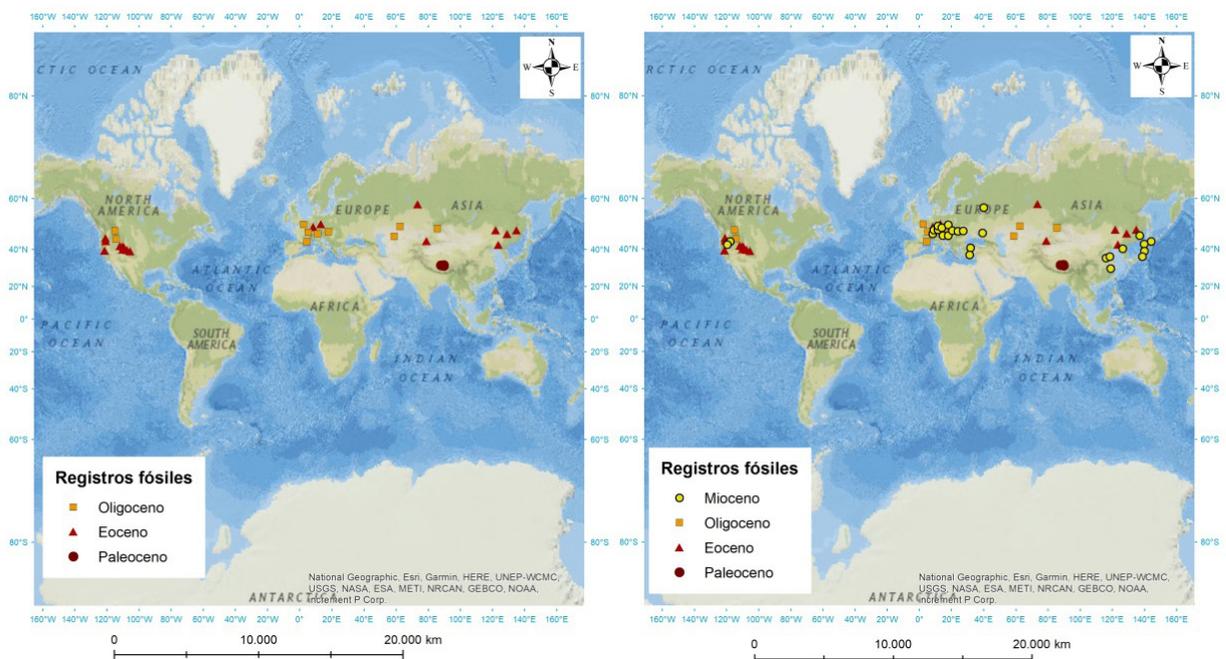
Elaboración propia a partir de los datos de registros fósiles de la Tabla . 1

Por su parte, es de interés mencionar a otras especies del género ya extintas, particularmente *Ailanthus confucii* que data del Paleoceno y es considerada la más antigua del género. Los primeros registros fósiles de la especie se localizan en la meseta central del Tíbet (regiones de Lunpola y Nima) como recogen las investigaciones de Corbett y Manchester (2004) y Liu *et al.*, (2019). Atendiendo a su distribución, *Ailanthus confucii* estaría muy extendido por el hemisferio norte a lo largo del Eoceno medio e inferior, encontrándose registros fósiles en Kučlín (República Checa) y Fossil Butte (Wyoming) (Corbett y Manchester, 2004; Liu *et al.*, 2019). Por último, durante el

Terciario, se extendería por toda Europa (Hably, 1985). Para mayor representatividad de la información recogida en la Tabla 1, a continuación se muestra una batería de mapas (figura 1, figura 2, figura 3 y figura 4) con los registros fósiles de las diferentes especies del género *Ailanthus* para los diferentes periodos geológicos analizados.

A la vista de los mapas anteriores, los primeros registros fósiles de sámaras fosilizadas datan del Paleoceno y se localizan en la meseta central del Tíbet (Liu *et al.*, 2019). A una escala más detallada, estos fósiles del periodo Paleoceno se encontraron en las proximidades del lago Siling Co, segundo lago salado de mayor extensión en el norte de la meseta tibetana en la región de Xizang. Progresivamente, entre el Paleoceno y el Eoceno las citas bibliográficas muestran un avance del género *Ailanthus* en el hemisferio norte, apareciendo registros en Europa, Asia y América del Norte (Corbett y Manchester, 2004). Si bien, la mayor expansión de *Ailanthus* por las zonas templadas del hemisferio norte datan entre los periodos Oligoceno y Mioceno (Figura 2).

Figura 2. Mapa de los registros fósiles de *Ailanthus* entre el Paleoceno al Oligoceno (izquierda) y entre el Paleoceno y Mioceno (derecha).

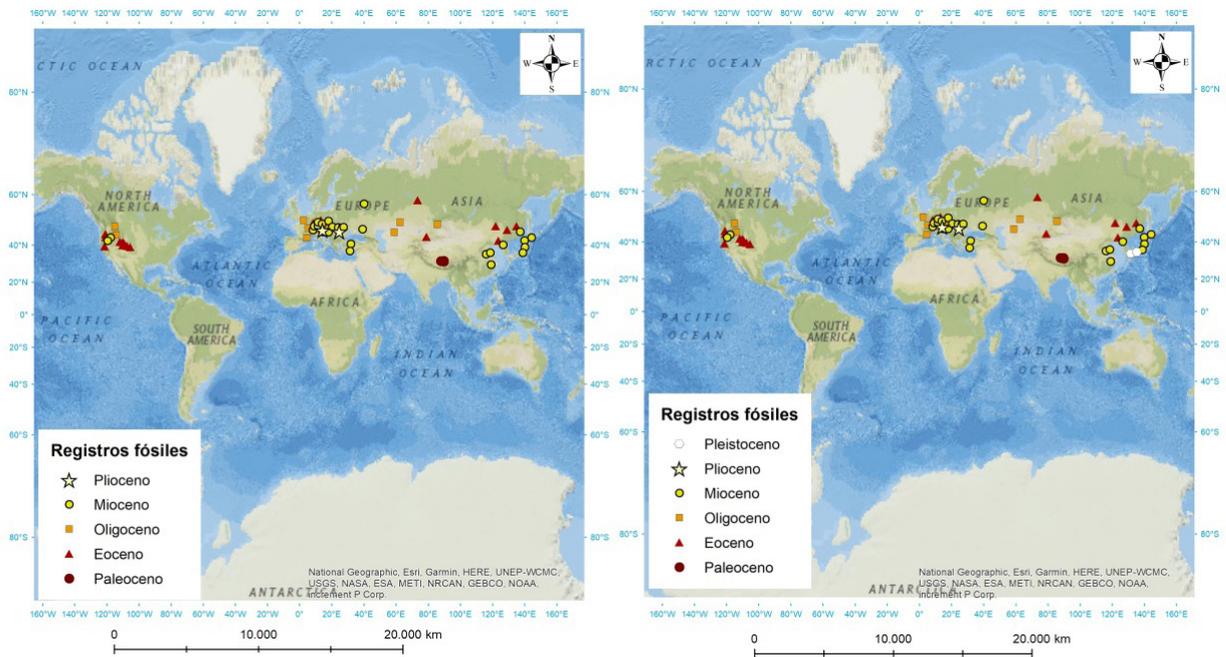


Elaboración propia a partir de los datos de registros fósiles de la Tabla.1

Para el periodo Oligoceno se identifican un total de 14 registros fósiles de *Ailanthus*, destacando Europa con 8 registros (ver tabla 1). Por su parte, a la vista de la figura 2 derecha, el Mioceno es el periodo de mayor expansión del género. Las citas bibliográficas estudiadas determinan un total de 24 registros fósiles para este periodo, de los cuales 11 se localizan en Europa, 8 en Asia y 5 en América del Norte.

Por último, entre el Plioceno y Pleistoceno, se han identificado un total de 4 registros, 2 para cada Periodo Geológico (ver figura 3 y tabla 1),

A la vista de los resultados obtenidos, las investigaciones de Liu *et al.*, 2019 establecen la meseta central del Tíbet como la región de origen del género *Ailanthus*. A partir de esta región, desde el Paleoceno, el género se ha ido extendiendo por las regiones templadas del Hemisferio Norte.

Figura 3. Mapa de los registros fósiles de *Ailanthus* entre el Paleoceno al Plioceno (izquierda) y entre el Paleoceno y Pleistoceno (derecha).

Elaboración propia a partir de los datos de registros fósiles de la Tabla .1

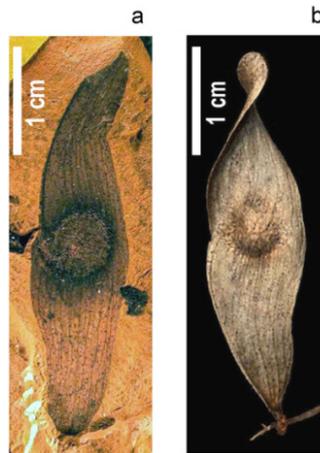
Destacar que en Asia, los registros fósiles del género *Ailanthus* se extienden desde el Eoceno hasta la actualidad (Corbett y Manchester, 2004). En el caso particular de China se han identificado sámaras fosilizadas en Fushun (provincia de Jilin, al noreste de China) pertenecientes al Eoceno inferior. También en Yilan (provincia de Heilongjiang) del Eoceno tardío (Corbett y Manchester, 2004). En cuanto a las especies, la investigación de Corbett y Manchester (2004), determinan que *A. confucii* se distribuyó (en Asia) ampliamente en el Oligoceno y el Mioceno.

Por su parte, el Mioceno se corresponde con el Periodo de máxima distribución, pues las diferentes investigaciones consultadas recopilan un total de 24 registros. Por último, los periodos de mínima expansión se asocian con Plioceno y Pleistoceno, pues solo se citan 4 registros fósiles en estos periodos.

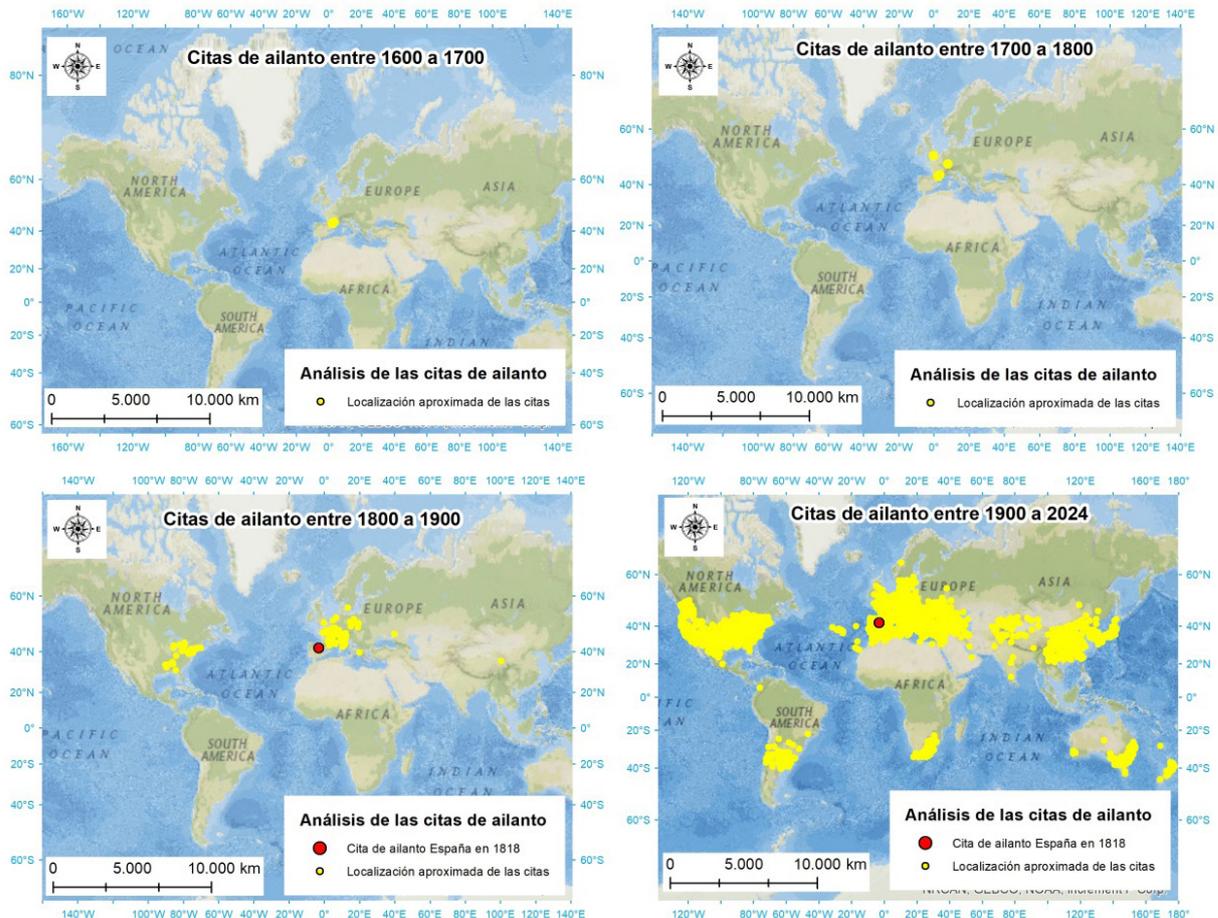
3.2. Origen y actual distribución de “*Ailanthus altissima*”

En relación con el análisis bibliográfico del origen de la especie *A. altissima*, los resultados obtenidos postulan que esta especie podría derivar del extinto *Ailanthus confucii*. Para fundamentar esta idea, las investigaciones analizadas tienen como matiz común las similitudes en tamaño y posición de la vena ventral del ala entre *A. altissima* y *A. confucii* (figura 4) (Mai, 1995; Corbett y Manchester, 2004).

Los primeros registros fósiles del *A. confucii* se localizan en Lunpola y Nima (meseta del Tibet) y datan del Paleoceno (Liu *et al.*, 2019). A lo largo del Eoceno inferior, Oligoceno y Mioceno esta especie se extendía por gran parte del hemisferio norte, así la bibliografía consultada censa un total de 18 registros fósiles para estos periodos (tabla 1 y figuras 1 y 2) (Iljinskaya, 1957; Zhilin, 1967; Negru, 1972; Hably, 1985; Knobloch y Kvacek, 1993; Akhmetiev, 1993; Mai, 1995; Buzek y Holý, 1996; Hably, 2001).

Figura 4. Semejanzas entre las sámaras de *Ailanthus confucii* y *A. altissima*a) Sámara fosilizada de *Ailanthus confucii* recogida en América del Norte. b) Sámara de *A. altissima*. Imagen adaptada de la investigación de Corbett y Manchester (2004).

Por su parte, los primeros hallazgos fósiles de *A. altissima* datan del Mioceno (ver tabla 1), y se localizan en Stare Gliwice (Polonia) (Szafer, 1961). En Asia, las sámaras fosilizadas de la especie fechan del Pleistoceno y se localizan en Kyoto y Honshu (Japón) (Tana y Suzuki 1963).

Figura 5. Dinámica invasiva de la especie *A. altissima* a partir de fuentes bibliográficas

Elaboración propia.

En relación con la distribución actual de *A. altissima* se consideran el Este de China y Norte de Vietnam como las regiones geográficas nativas de la especie, donde crece como componente principal de las formaciones forestales de árboles caducifolios. A partir de estos núcleos de origen, la especie ha ido colonizando progresivamente diversos espacios (naturales y antropizados) del resto de continentes (Kowarik y Säumel 2007). Así, desde su introducción y posterior expansión por el resto del mundo, la especie se distribuye entre los 35° y 60° de latitud en el Hemisferio Norte y entre los 30° a 60° de latitud en el Sur (ver figura 5) (Kowarik y Säumel, 2007; Gassó *et al.*, 2012, Corral, 2021). Los puntos amarillos representan las diferentes citas bibliográficas de *A. altissima* a escala global y el punto rojo la primera cita de la especie en España (datada de 1818).

A la vista de la figura anterior, en Europa se establece el siglo XVII como punto de partida de la reaparición de *Ailanthus altissima* (Kowarik y Säumel, 2007). Entre 1600 a 1800 el ailanto no se encuentra muy extendido a escala global, siendo a partir del siglo XIX cuando experimenta una expansión sin precedentes como especie exótica invasora (Corral, 2021). En este periodo, invade extensas regiones de latitudes medias del Hemisferio Norte y comienza a colonizar superficies de las zonas templadas de América del Sur, África y Oceanía.

4. Discusión

4.1. Origen del género *Ailanthus*

Atendiendo a los objetivos de esta investigación, en primer lugar, los trabajos previos analizados y la distribución por periodos geológicos de los registros fósiles del género *Ailanthus* permiten plantear dos hipótesis. Una primera, que sostiene que el género aparece en el hemisferio norte donde se generaliza progresivamente. Posteriormente, desde las regiones septentrionales migra al hemisferio sur. En contraposición, la segunda hipótesis defiende que el género pudo haberse originado en el hemisferio sur y tras la deriva continental amplió su rango de distribución en el hemisferio norte.

En relación con la primera hipótesis, el hecho de encontrar un elevado número de registros fósiles de *Ailanthus* datados del Eoceno medio bien distribuidos por América del Norte (Smith *et al.*, 1998; Wilf, 2000; Manchester, 2001), Europa (Berger, 1955; Collinson, 1988; Mai, 1995) y Asia (Tanai y Suzuki, 1963; Zhilin, 1967; He y Tao, 1997) sirve de base para considerar que este género pudo haber evolucionado en el hemisferio septentrional, generalizarse allí y, en épocas posteriores, migrar o expandirse por el sur (Corbett y Manchester, 2004). Para evidenciar más esta hipótesis, los registros fósiles más antiguos se encuentran en dicho hemisferio. El primero, en la Formación Green River (parte norte del estado de Utah, el oeste de Colorado y el suroeste de Wyoming) (Grande, 2013) y el segundo, en Fushun, noreste de China (WGCPC, 1978). Ambos datan del Eoceno inferior, y sirven para determinar que durante este periodo *Ailanthus* tenía un rango de distribución mucho más amplio que en la actualidad (Corbett y Manchester, 2004).

A raíz de esta primera hipótesis el género *Ailanthus* se dispersaría entre el oeste de América del Norte y el Este de Asia a través del estrecho de Bering. Por su parte, la propagación entre América del Norte y Europa sería a través del Atlántico Norte. Por último, la posible dispersión entre Asia y Europa a principios del Terciario, se vería impedido por el mar epicontinental de Turgai (Corbett y Manchester, 2004). No obstante, las similitudes en las sámaras de las especies *A. gigas*, *A. tardensis* y las actuales especies tropicales *A. integrifolia* y *A. triphysa* que se distribuyen en

Europa, Asia y Oceanía, establecen la existencia de un intercambio florístico entre los tres continentes durante el Terciario medio, por consiguiente, podría haber existido dispersión del género *Ailanthus* a principios del Terciario (Wang *et al.*, 2002). Si bien, con la posterior aparición del Himalaya es probable que este intercambio se limitara, afectando a la evolución de *Ailanthus* y la posterior divergencia del género en las actuales especies (Wang *et al.*, 2002).

Frente a esta primera hipótesis, los hallazgos en las formaciones ígneas o *Traps del Deccan* de la provincia del Deccan (Centro-Oeste de la India) de madera fosilizada con compuestos como el *Ailanthoxylon* (Wheeler *et al.*, 2017) así como los registros fósiles de sámaras de *A. confucii* en la meseta del Tíbet (Liu *et al.*, 2019) han permitido establecer que el género pudo haberse originado en el hemisferio sur y posteriormente amplió su rango de distribución en el hemisferio norte.

En la línea de esta segunda hipótesis, las muestras de madera fosilizada con *Ailanthoxylon* fueron recogidas en sedimentos del Cretácico más reciente y Paleoceno inferior, siendo así los registros fósiles más antiguos de la familia Simaroubaceae (Wheeler *et al.*, 2017). Ello concuerda con la relación filogenética revelada por el estudio molecular de Clayton *et al.*, (2009) que determina que el género *Ailanthus* es un grupo monofilético diferenciado durante el Cretácico Tardío. Además, con la presencia del compuesto *Ailanthoxylon* se establece que el género *Ailanthus* probablemente se originó en la India (Liu *et al.*, 2019).

Para la segunda hipótesis, los criterios de propagación establecen que tras la colisión de las placas tectónicas de la India y Eurasia (Paleoceno – Eoceno) el género *Ailanthus* se dispersó desde su región de origen (India) a la meseta central del Tíbet (Liu *et al.*, 2019). A pesar de la consolidación de las cadenas montañosas de Gangdese (que precedieron al Himalaya a lo largo del margen sur de lo que ahora es El Tíbet) la capacidad reproductiva de *Ailanthus* (hidrocoría, anemocoría y por rebrote de cepa o raíz) permitió su expansión por Eurasia (Nooteboom, 1960; Corbett y Manchester, 2004; Clayton *et al.*, 2009; Molnar *et al.*, 2010; Ding *et al.*, 2014; Ding *et al.*, 2017). Las condiciones ambientales del inicio del Eoceno (temperaturas elevadas y ausencia de capas de hielo en el hemisferio norte) permiten la conformación de un ecosistema tropical caracterizado por el dominio forestal (Zachos *et al.*, 2001; Greenwood *et al.*, 2010; Archibald *et al.*, 2014). En este periodo, *Ailanthus* se dispersa desde la meseta central tibetana hasta el noreste de Asia. Posteriormente, coloniza América del Norte a través del estrecho de Bering (Liu *et al.*, 2019). Al tiempo, e igual que sucede con otras especies vegetales (como el género extinto *Lagokarpos*) *Ailanthus* se dispersó durante el Eoceno medio por Kazajistán, Asia central y en último lugar por Europa (Liu *et al.*, 2019). Esta primera fase dispersiva (entre el Paleoceno al Eoceno) de *Ailanthus* se representa en la figura 1.

Además de la información mencionada anteriormente, la aparición de sámaras fosilizadas datadas del Oligoceno de *A. confucii* en Europa y *A. tardensis* en China, indican que el género una vez ha llegado de India desde Gondwana, entre el Cretácico superior al Paleoceno inferior, se dispersa ampliamente por el hemisferio norte en los periodos favorables del Oligoceno. Para este Periodo *A. confucii* compartía hábitat en el hemisferio norte con otras especies del mismo género, tal como demuestra la aparición en estratos de este periodo de sámaras fosilizadas de *A. tardensis* y *A. gigas* en Hungría y Croacia, respectivamente (Corbett y Manchester 2004). Además, la desecación del Estrecho de Turgai trae como consecuencia una afinidad florística entre Europa y Asia, territorios en donde las migraciones de especies fueron constantes, como en el caso de diferentes especies del género *Ailanthus*, que pudieron dispersarse del sur de Asia a Europa y viceversa (Song *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2019).

Posteriormente, las condiciones climáticas del Mioceno permitieron la expansión del género por la mayor parte del hemisferio norte. Así, aparece un elevado número de sámaras fosilizadas distribuidas por amplias zonas de este hemisferio (Corbett y Manchester, 2004; Su *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2019). Se puede considerar esta época geológica como la de mayor expansión de *Ailanthus*. Esta segunda fase dispersiva (entre el Paleoceno y Mioceno) de *Ailanthus* se representa en la figura 2.

Por último, el cambio climático de inicios del Plioceno y que concluye con el último periodo glaciario, Würm, en el Pleistoceno, se tradujo en un retroceso sin precedentes en la expansión del género *Ailanthus* en el hemisferio norte (Zachos *et al.*, 2001; Mosbrugger *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2019) ya que tan solo se han encontrado registros fósiles en Brunn-Vosendorf (Austria) y Valea Neagra (Rumanía) (ver figura 3). Este hecho marca el retroceso del género en el continente europeo. En el Pleistoceno los registros fósiles son todavía menos significativos, tan solo aparecen en el sudeste asiático (Japón, China) pudiendo considerar esta región como zona refugio de *Ailanthus*. Este retroceso dio lugar a la casi total extinción del género en América del Norte y a una reducción muy significativa en Europa. De este modo, para el Plioceno y el Pleistoceno, se puede considerar el sudeste asiático (China y Japón) como región refugio donde quedaría acantonado el género *Ailanthus*.

Una vez se ha discutido el origen del género *Ailanthus* se presenta el análisis del origen de la especie *A. altissima*, su área de distribución natural y la posterior expansión como especie exótica invasora.

4.2. Distribución actual de *A. altissima* y su expansión como especie exótica invasora

Actualmente *A. altissima* tiene su rango de distribución natural en las regiones geográficas del Este de China y Norte de Vietnam, donde la especie crece como componente principal de las formaciones forestales de árboles caducifolios (Kowarik y Säumel 2007). A partir de estos núcleos de origen, ha ido colonizando progresivamente diversos espacios (naturales y antropizados) del resto de continentes (Kowarik y Säumel 2007). No obstante, este núcleo principal del área de origen se asocia con las actividades humanas de cultivo de la especie (Hu, 1979), por lo que puede ser generada a partir de una expansión inducida por acciones antrópicas tal y como ha sucedido en el resto de áreas colonizadas.

En efecto, diferentes acciones antrópicas han marcado la expansión del ailanto como especie invasora a escala global, hasta el punto de postular que en las propias regiones de origen, la especie ha podido haber sido introducida. Así, volviendo a las investigaciones previas analizadas (ver tabla 1), cobra cada vez mayor peso, no exento de polémica, la hipótesis de que *A. altissima* provenga del ya extinto *Ailanthus confucii* (Liu *et al.*, 2019). De este modo, se puede considerar que el actual área nativa de *A. altissima* (China y norte de Vietnam) se correlaciona con el área de distribución de *Ailanthus confucii* (Liu *et al.*, 2019).

En este sentido, el clima templado del Eoceno favoreció que las formaciones vegetales termófilas dominasen en el hemisferio norte. Además, bajo estas condiciones climáticas, el *Ailanthus* pudo colonizar territorios y expandirse rápidamente (Wolfe, 1975; WGCPC, 1978; Su *et al.*, 2013). Durante el Mioceno medio, el área de distribución de *Ailanthus* quedaría restringida en ambientes subtropicales donde aparecería compartiendo territorio con otros géneros como *Acer*, *Alnus*, *Carpinus*, *Cornus*, *Fagus* y *Zelkova* (WGCPC, 1978; Mai, 1995; Denk *et al.*, 2011).

Por último, aunque desde el Eoceno hasta el Mioceno hay evidencias de la presencia de *A. confucii* en las actuales regiones naturales de *A. altissima*, destacando la región de Fushun, noreste de China, en la región de Yilan, noreste de China y por último en Shanwang, este de China (WGCPC, 1978; He y Tao, 1997; Sun *et al.*, 1999; Corbett y Manchester, 2004) son escasos los registros fósiles de *A. altissima* en dichas regiones en periodos posteriores al Mioceno (Su *et al.*, 2013). Así, solo se han identificado dos registros de la especie *A. altissima* en el Pleistoceno que se localizan en Kyoto y Honshu (Japón) (Tana y Suzuki 1963).

Con lo anterior, desde el Mioceno se establece Asia suroriental (China y norte de Vietnam particular) como el origen de la especie *A. altissima*. En este sentido, los postulados que tienen como base de su investigación que la llegada a Europa de *A. altissima* es por acción antrópica, no van desencaminados. Sin embargo, existen registros fósiles de *Ailanthus altissima* que datan del Mioceno; estos se localizan en Stare Gliwice (Polonia) y Bes-Konak (Turquía), por tanto, hay evidencia de una distribución natural de la especie en Europa para este periodo (Nooteboom, 1960; Corbett y Manchester, 2004; Clayton *et al.*, 2009; Song *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2019). Si bien, no hay registros fósiles de *A. altissima* en Europa en periodos posteriores, por consiguiente, la especie pudo desaparecer del continente Europeo a partir del Mioceno, quedando restringida su área de distribución en China y Norte de Vietnam, desde donde se extenderá por diferentes acciones antrópicas como especie exótica invasora.

Desde su introducción y posterior expansión por el resto del mundo, *Ailanthus altissima* se localiza entre los 35° y 60° de latitud en el Hemisferio Norte y entre los 30° a 60° de latitud en el Sur. Desde el punto de vista climático, la mayor parte de estas franjas latitudinales se caracterizan, por una estación cálida de larga duración (que coincide con el periodo de crecimiento de *Ailanthus altissima*), un periodo de heladas regulares en invierno y precipitación anual que supera los 500 mm (ver figura 5) (Kowarik y Säumel, 2007; Gassó *et al.*, 2012, Corral, 2021).

En Europa, se establece el siglo XVII como punto de partida de la aparición de *A. altissima*. En 1751 el botánico francés y misionario jesuita Pierre d'Incarville, con el fin de obtener fibras y resinas vegetales tradicionalmente empleadas como barniz en China, envió a la sociedad real británica de Londres semillas de un árbol (*A. altissima*), desconocido hasta entonces en el territorio londinense (Swingle, 1916). Otros postulados, (Hu, 1979 o Kowarik y Säumel, 2007) coinciden con Swingle (1916) en que el botánico Pierre d'Incarville fue el encargado de enviar las semillas, pero observaron que éstas habían llegado previamente a Francia en torno al 1740. Por último, existe otra teoría, según la cual, su introducción se produjo en 1775 en Europa y utilizó en 1786 en Francia, para formar líneas de árboles en las avenidas y sustituir los tilos de los parques urbanos (Müller, 2004).

Aludiendo a la figura 5 la máxima expansión de *A. altissima* se da partir del siglo XIX, coincidente con la globalización de los mercados e incremento del comercio internacional. Así, se puede establecer que desde 1800 hasta la actualidad, la alta plasticidad de adaptación le permite crecer tanto en lugares antropizados como naturales, y desde suelos pedregosos y estériles hasta fondos de valle (Kowarik y Säumel, 2007). No obstante, la mayoría de los espacios ocupados por su rango secundario, están sujetos a cierto grado de perturbación, antrópica o natural que conlleva la pérdida de cubierta arbórea (incendios, aclareos, enfermedades fitosanitarias, entre otras) (Kowarik y Säumel, 2007, Corral, 2021). En líneas generales, la mayor parte de estas franjas latitudinales se caracterizan, desde el punto de vista climático por una estación cálida de larga duración (que

coincide con el periodo de crecimiento de *A. altissima*), un periodo de heladas regulares en invierno y precipitación anual que supera los 500mm (Kowarik y Säumel, 2007).

Para el caso de España, la primera cita bibliográfica de *A. altissima* se recoge en el capítulo adicional al Tomo II de la obra de Gabriel Alonso de Herrera en 1818 (Enríquez, 2020; Corral, 2021). En este texto se define el rango de distribución de la especie en España como conaturalizada, tanto que parece ser nativa. Dicho lo cual, aunque la cita data de 1818, el ailanto se habría introducido e invadido gran superficie de territorios en España previamente. Así, la presente investigación postula que diferentes especies del género *Ailanthus*, entre las que se encuentra *A. altissima*, ya se habrían introducido en España antes del siglo XIX. No obstante, no se identifica la región inicial de invasión

5. Conclusiones

El análisis de fuentes documentales que identifican registros fósiles del género *Ailanthus* Desf. para diferentes periodos geológicos y en diversas localizaciones a escala global, ha permitido reconstruir su posible origen. En este sentido, en la presente investigación se han debatido las dos hipótesis de aparición y posterior dispersión de *Ailanthus*, así como la evolución de diferentes especies del género hasta la aparición de *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle y su actual distribución a escala global.

En relación con el origen del género *Ailanthus*, los resultados obtenidos de la recopilación bibliográfica determinan el Cretácico como el Período de aparición del género. Por su parte, los primeros registros de sámaras fosilizadas datan del Paleoceno y se localizan en la meseta central del Tíbet, pudiendo ser considerada la India como la región de origen de *Ailanthus*.

Una vez se ha identificado el origen, se estudia su dispersión. En este sentido, tras la colisión de las placas India - Euroasiática el género colonizó parte de Asia suroriental, China en particular, siendo ésta considerada como la primera región de colonización de *Ailanthus*. Desde China migraría a Europa y América del Norte a lo largo del Eoceno. La máxima expansión del género se corresponde con el Mioceno ya que para este Periodo las citas bibliográficas estudiadas identifican un total de 24 registros fósiles (11 en Europa, 8 en Asia y 5 en América del Norte). A partir del Mioceno, las investigaciones estudiadas recogen un menor número de registros fósiles, destacando el Plioceno y el Pleistoceno, periodos con 2 registros fósiles. Esta disminución de evidencias fósiles a partir del Mioceno se correlaciona con la tendencia hacia una situación climática fría, lo que implicaría la migración de *Ailanthus* hacia lugares más cálidos. A finales del Mioceno y durante el Pleistoceno, las diversas zonas refugio sirvieron tanto para la perdurabilidad del género como para la diversificación y aparición de las actuales especies que componen el género *Ailanthus*. Además, se puede destacar que la meseta tibetana jugó un papel importante para la dispersión de *Ailanthus* desde el subcontinente indio de Gondwana hasta el hemisferio norte.

Otro elemento sobresaliente de la investigación se basa en el análisis bibliográfico que permite determinar si el ya extinto *Ailanthus confucii* pudiera ser considerado como ancestro del actual *A. altissima*. A raíz de los resultados de las investigaciones previas en esta materia, se han identificado dos factores que permiten corroborar dicha evolución. Por un lado, las semejanzas morfológicas entre las sámaras fosilizadas del *A. confucii* y los frutos del *A. altissima* y, por otro lado la amplia distribución de *Ailanthus confucii*, durante el Eoceno inferior en regiones donde actualmente se encuentra el ailanto, destacando la distribución circumboreal de la especie extinta

en periodos templados. Añadido, durante el Pleistoceno, *A. confucii* migra hacia latitudes más bajas como China y Norte de Vietnam, casualmente las regiones consideradas actualmente como nativas de *A. altissima*. Teniendo en consideración estas semejanzas entre *Ailanthus confucii* y el actual *A. altissima* puede afirmarse la hipótesis propuesta. No obstante, sería interesante realizar estudios genéticos para determinar fidedignamente si *A. confucii* es un ancestro de *A. altissima*.

Además, en la presente investigación, se ha elaborado una cartografía dinámica que permite interpretar la actual expansión del ailanto desde los primeros registros. Así, se establece el siglo XVII como el periodo inicial de invasión de *A. altissima*, al menos en el continente Europeo. Si bien, no es a partir del 1800 cuando la especie comienza a invadir y expandir grandes superficies del hemisferio norte. Para el caso de España, se ha encontrado una fuente bibliográfica (datada de 1818) que especifica que la especie está significativamente naturalizada, por lo que se habría instalado previamente en el territorio nacional.

Por último, a raíz del mapa que refleja la dinámica invasiva de la especie *A. altissima* a partir de fuentes bibliográficas, señalar que aunque la introducción del ailanto por diferentes acciones antrópicas marca en muchos casos el inicio del proceso de invasión de la especie, hay que sumar su capacidad y plasticidad de aclimatación a otros ambientes así como su carácter invasivo. Estos aspectos han dado lugar a que *A. altissima* sea considerada como una de las especies exóticas invasoras más preocupantes del ámbito europeo, y especialmente de la región mediterránea desde el inicio del siglo XXI.

Bibliografía

- Akhmetiev, M. A. (1993). Some stratigraphically important plants of the Miocene of the Far East. *Proc Acad Sci USSR Geol Ser Moscow*, 6, 67-72.
- Archibald, S. B., Morse, G. E., Greenwood, D. R., & Mathewes, R. W. (2014). Fossil palm beetles refine upland winter temperatures in the Early Eocene Climatic Optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), 8095-8100. DOI: 10.1073/pnas.1323269111
- Berger, W. (1955). Nachtrag zur altpliozänen Flora der Congerienschichten von Brunn-Vösendorf bei Wien. *Palaeontographica Abteilung B*, 74-80.
- Bossuyt, F., & Milinkovitch, M. C. (2001). Amphibians as indicators of early tertiary "out-of-India" dispersal of vertebrates. *Science*, 292(5514), 93-95. doi: 10.1126/science.1058875.
- Bůžek, Č & Holý, F. (1996). Early Miocene flora of the Cypris Shale (western Bohemia). *Acta Musei nationalis Pragae, Series B-historia naturalis*, 52, 1-72.
- Chaney, R.W. & Axelrod, D.I. (1959). *Miocene floras of the Columbia Plateau*. Carnegie Inst Washington Publ 617, Washington, D.C. 237 pp
- Clayton, J. W., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2009). Recent long-distance dispersal overshadows ancient biogeographical patterns in a pantropical angiosperm family (Simaroubaceae, Sapindales). *Systematic Biology*, 58(4), 395-410. doi.org/10.1093/sysbio/syp041.
- Collinson, M. E. (1988). The special significance of the Middle Eocene fruit and seed flora from Messel, West Germany. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107, 187-197. doi: 10.3140/bull.geosci.1155.
- Corbett, S. L., & Manchester, S. R. (2004). Phytogeography and fossil history of *Ailanthus* (Simaroubaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 165(4), 671-690. doi: 10.1086/386378.
- Corral Ribera, M. (2021). "Especies Exóticas Invasoras. Caso de *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle en el Centro de la Península Ibérica". Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Corral Ribera, M. (2022). Factor bioconcentración en *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Análisis preliminar. *Cuadernos Geográficos*, 61(1), 189-205. doi.org/10.30827/cuadgeo.v61i1.20952.
- De Herrera, G.A. (1818). Tomo II. *Agricultura general* (pp. 435). Biblioteca Virtual del Patrimonio Bibliográfico. <https://bvpb.mcu.es/es/consulta/registro.cmd?id=448331>

- Denk, T., Grimsson, F., Zetter, R., & Simonarson, L. A. (2011). Late Cainozoic floras of Iceland: 15 million years of vegetation and climate history in the northern North Atlantic. *Springer, Dordrecht*, 35, 647-668. Doi: 10.1007/978-94-007-0372-8_12.
- Ding, L., Spicer, R. A., Yang, J., Xu, Q., Cai, F., Li, S., ... & Shukla, A. (2017). Quantifying the rise of the Himalaya orogen and implications for the South Asian monsoon. *Geology*, 45(3), 215-218. doi.org/10.1130/G38583.1.
- Ding, L., Xu, Q., Yue, Y., Wang, H., Cai, F., & Li, S. (2014). The Andean-type Gangdese Mountains: Paleoelevation record from the Paleocene–Eocene Linzhou Basin. *Earth and Planetary Science Letters*, 392, 250-264. doi. 10.1016/j.epsl.2014.01.045.
- Dorofeev, P.I. (1963). The Tertiary floras of western Siberia. Komarov Botanical Institute, *Academy of Sciences of the USSR, Moscow*. 346 pp
- Enríquez, A. (2020). La expansión de *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle en la Comunidad de Madrid. *Flora Montiberica*, (76), 4-14.
- Fields, P. F. (1996). *The Succor Creek flora of the middle Miocene Sucker Creek Formation, southwestern Idaho and eastern Oregon: systematics and paleoecology*. Michigan State University.
- Gassó N., Thuiller W., Pino J. & Vilà M. (2012). Potential distribution range of invasive plant species in Spain. *Neobiota* 12. 25-40. DOI: 10.3897/neobiota.12.2341
- GBIF (2024). GBIF occurrence download. Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/>.
- Givulescu, R. (1962). Die fossile Flora von Valea Neagra. *Palaeontographica Abteilung*, 110:128–187.
- González, L. (2001). Árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares. Ediciones Mundi-Prensa.
- Grande, L. (1984). *Paleontology of the Green River Formation, with a review of the fish fauna*. Laramie, Wyoming: Geological Survey of Wyoming. (63), 1-333).
- Grande, L. (2013). *The lost world of fossil lake: snapshots from deep time*. University of Chicago Press.
- Greenwood, D. R., Basinger, J. F., & Smith, R. Y. (2010). How wet was the Arctic Eocene rain forest? Estimates of precipitation from Paleogene Arctic macrofloras. *Geology*, 38(1), 15-18. DOI: 10.1130/G30218.1
- Hably, (1985). atalogue of the Hungarian enozoic leaf-flora. *Studia Botanica Hungarica*, 18, 5-58.
- He, C., & Tao, J. (1997). A study on the Eocene flora in Yilan County, Heilongjiang. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 35(3), 249-256.
- Hu, Y., Wang, D., Wei, L. & Song, B. (2014). Heavy metal contamination of urban topsoils in a typical region of Loess Plateau, China. *Journal of soils and sediments*, 14(5), 928-935. doi: 10.1007/s11368-013-0820-1.
- Iljinskaja, IA. (1957). New data on the Oligocene flora of Ashutas Mountain in Kazakhstan. *Bot Zh*, 42:395–413.
- Klaus, S., Morley, R. J., Plath, M., Zhang, Y. P., & Li, J. T. (2016). Biotic interchange between the Indian subcontinent and mainland Asia through time. *Nature Communications*, 7, 12,132. DOI: 10.1038/ncomms12132.
- Knobloch, E & Kcacek, Z. (1993). Miozäne Floren der südböhmischen Becken. Sb. *Geological Ved. Rada.P.Paleontol.* 33, 39-77.
- Koehler, F., & Glaubrecht, M. (2007). Out of Asia and into India: on the molecular phylogeny and biogeography of the endemic freshwater gastropod *Paracrostoma* Cossmann, 1900 (Caenogastropoda: Pachychilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(4), 627-651. doi:10.1111/j.1095-8312.2007.00866.x.
- Kowarik, I. & Säumel, I. (2007). Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Perspect. Plant Ecology Evolution System*. doi:10.1016/j.ppees.2007.03.002.
- Li, J. T., Li, Y., Klaus, S., Rao, D. Q., Hillis, D. M., & Zhang, Y. P. (2013). Diversification of rhacophorid frogs provides evidence for accelerated faunal exchange between India and Eurasia during the Oligocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(9), 3441-3446. doi: 10.1073/pnas.1300881110.
- Lin, L., Yan, J., Ma, K., Zhou, W., Chen, G., Tang, R. & Zhang, Y. (2017). Characterization of particulate matter deposited on urban tree foliage: A landscape analysis approach. *Atmospheric Environment*, 171, 59-69. 10.1016/j.atmosenv.2017.09.012.
- Liu, Jia; Su, Tao; Spicer, Robert; Tang, He; Deng, Wei-Yu-Dong; Wu, Fei-Xiang; Srivastava, Gaurav; Spicer, Teresa; Van Do, Truong; Deng, Tao and Zhou, Zhe-Kun (2019). Biotic interchange through lowlands of Tibetan Plateau suture zones during Paleogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 524, 33–40. doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.02.022.
- MacGinitie, H. D. (1941). *A middle Eocene flora from the central Sierra Nevada*. Carnegie Inst Washington Publ 534.

- Mai, D. H. (1995). Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas: Gustav Fischer. *Jena, Stuttgart, New York*, 691. doi.org/10.1002/fedr.19951060333.
- Manchester, S.R. (1990). *Eocene to Oligocene floristic changes recorded in the Clarno and John Day Formations*, Oregon, USA. Pages 183–187 in E Knobloch, Z Kvacsek, eds. Symposium proceedings, paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey, Prague
- Manchester, S.R., (2001). Update on the megafossil flora of Florissant, Colorado, USA. In: Evanoff, E., Gregory-Wodzicki, K.M., Johnson, K.R. (Eds.), Fossil Flora and Stratigraphy of the Florissant Formation, Colorado. Proceedings: *Denver Museum of Nature & Science*. 4, (1), 137–161.
- Meyer, HW & Manchester, S.R. (1997). The Oligocene Bridge Creek flora of the John Day Formation, Oregon. *Univ Calif Publ Geol Sci* 141: 1–195
- Molnar, P., Boos, W. R., & Battisti, D. S. (2010). Orographic controls on climate and paleoclimate of Asia: thermal and mechanical roles for the Tibetan Plateau. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 38, 77-102. doi.org/10.1146/annurev-earth-040809-152456.
- Mosbrugger, V., Utescher, T., & Dilcher, D. L. (2005). Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences, 102(42), 14,964-14,969. doi.org/10.1073/pnas.0505267102
- Müller, S. (2004). Plantes invasives en France: état des connaissances et propositions d'actions. *Collection patrimoines naturels*.
- National Geographic World Map, Map Service: National Geographic, Esri, Garmin, HERE, UNEP-WCMC, USGS, NASA, ESA, METI, NRCAN, GEBCO, NOAA, increment P Corp (2024). <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=3d1a30626bbc46c582f148b9252676ce>.
- Negru, A.G. (1972) *The Early Sarmatian flora of the northeast of Moldavia*. Shiintsa, Kishinev. 169 pp.
- Nooteboom, H. P. (1960). *Simaroubaceae. Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta*, 6(1), 193-226.
- Paicheler, J. C., & Blanc, C. P. (1981). La flore du bassin lacustre miocène de Bés-Konak (Anatolie septentrionale, Turquie). *Géologie méditerranéenne*, 8(1), 19-60.
- Sheppard, A. W., Shaw, R. H. & Sforza, R. (2005). Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed research*, 46(2), 93-117. doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00497.x.
- Simão, S. M., Barreiros, E. L., Da Silva, M. F. D. G., & Gottlieb, O. R. (1991). Chemogeographical evolution of quassinoids in Simaroubaceae. *Phytochemistry*, 30(3), 853-865. dx.doi.org/10.1016/j.bjp.2014.07.021.
- Smith, G. A., Manchester, S. R., Ashwill, M., McIntosh, W. C., & Conrey, R. M. (1998). Late Eocene–early Oligocene tectonism, volcanism, and floristic change near Gray Butte, central Oregon. *Geological Society of America Bulletin*, 110(6), 759-778. doi: 10.1130/0016-7606(1998)110<0759:LLEOTV>2.3.CO;2.
- Song, Z., & Xu, D. (2014). The identity of *Ailanthus guangxiensis* (Simaroubaceae) and lectotypification of *A. integrifolia* Lamarck. *Phytotaxa*, 173(2), 177-180. doi. 10.11646/phytotaxa.173.2.10.
- Su, T., Jacques, F. M., Ma, H. J., & Zhou, Z. K. (2013). Fossil fruits of *Ailanthus confucii* from the upper Miocene of Wenshan, Yunnan Province, southwestern China. *Palaeoworld*, 22(3-4), 153-158. doi.org/10.1016/j.palwor.2013.07.002.
- Swingle, W. T. (1916). The early European history and the botanical name of the tree of heaven, *Ailanthus altissima*. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 6(14), 490-498. <http://www.jstor.org/stable/42954660>
- Szafer, W. (1961). Miocene Flora of Stare Gliwice in upper Silesia. *Inst Geol Warszawa* 33:97–205.
- Tanai, T., & Suzuki, N. (1963). On the genus *Ailanthus* from the tertiary of Japan. In Transactions and proceedings of the *Paleontological Society of Japan*, 1963(52), 135-144.
- Van Sam, H., & Nooteboom, H. P. (2007). *Ailanthus vietnamensis* (Simaroubaceae): a new species from Vietnam. *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 52(3), 555-558. doi. 10.3767/000651907X608918.
- Wang, C., Li, X., Hu, X., & Jansa, L. F. (2002). Latest marine horizon north of Qomolangma (Mt Everest): Implications for closure of Tethys seaway and collision tectonics. *Terra Nova*, 14(2), 114-120. DOI: 10.1046/j.1365-3121.2002.00399.x
- WG CPC (Writing Group of Cenozoic Plants of China), 1978. Cenozoic Plants from China, *Fossil Plants of China*, vol. 3. Science Press, Beijing, 232 pp.
- Wheeler, E. A., Srivastava, R., Manchester, S. R., & Baas, P. (2017). Surprisingly modern latest Cretaceous–earliest Paleocene woods of India. *IAWA Journal*, 38(4), 456-542. 2. doi.org/10.1163/22941932-20170174.

- Wilf, P. (2000). Late Paleocene–early Eocene climate changes in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis. *Geological Society of America Bulletin*, 112(2), 292-307. doi.org/10.1130/0016-7606(2000)112<292:LPECCI>2.0.CO;2.
- Wolfe, J. A. (1972). Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 264-279. doi.org/10.2307/2395198
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292(5517), 686-693. DOI: 10.1126/science.1059412.
- Zhilin, S.G., (1967). Ulmaceae and Simaroubaceae of the Late Oligocene flora of Kinyak (Northwestern Karakalpak A.S.S.R.). *Botanicheskii Zhurnal* 52, 481–488.

Conflicto de intereses

El autor de este trabajo declara que no existe ningún tipo de conflicto de intereses.