



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**INFLUENCIA DE LA IDONEIDAD CLIMÁTICA Y FACTORES
ANTRÓPICOS EN LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE
ESPECIES INVASORAS**

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
CARLOS JAIR MUÑOZ RODRIGUEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Doctor ENRIQUE MARTINEZ MEYER

Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Doctora PATRICIA KOLEFF OSORIO

Dirección General de Análisis y Prioridades, CONABIO

Doctor JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

Departamento el Hombre y su Ambiente, UAM

MÉXICO, CD. MX. Junio, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

OFICIO CPCB/529/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de noviembre de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MUÑOZ RODRÍGUEZ CARLOS JAIR** con número de cuenta **517491445** con la tesis titulada **"Influencia de la idoneidad climática y factores antrópicos en la distribución potencial de especies invasoras"**, realizada bajo la dirección del **DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER:**

Presidente: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA
Vocal: DRA. MERCEDES DEL PILAR RODRÍGUEZ MORENO
Secretario: DRA. PATRICIA KOLEFF OSORIO
Suplente: DR. IAN MACGREGOR FORS
Suplente: DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 8 de mayo de 2019.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

En primer lugar al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. En segunda instancia al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por financiar mis estudios de maestría a través de la beca de estudios de posgrado (CVU: 779157/Becario: 614974). Asimismo, en estas líneas deseo reconocer el apoyo de mi Tutor Principal, el Doctor Enrique Martínez Meyer y de los miembros de mi Comité Tutorial, la Doctora Patricia Koleff y el Doctor Jordan Golubov.

Agradecimientos a título personal

Huele a chile y tortilla, fue mi primera sensación en México. Para quien se pregunte, mis platos favoritos son el Mole negro oaxaqueño, el Pipián (especialmente el de la mamá de Kari), el Pozole de Antonio o el de la fondita cerca de CU (saliendo por Copilco) y la Cochinita Pibil yucateca. Expreso lo anterior porque deseo agradecer a México, no solamente al México institucional que me permitió tener una beca de estudios de posgrado y me abrió las puertas de la universidad más grande de América Latina. Sino también al México del tianguis, del mercado, del camión y la combi, de la pulquería, de la cantina, del metro, de la fonda, de la michoacana, de las luchas y de la cultura popular. El México de Rivera, de Siqueiros, de O'gorman y de Orozco. El de Kahlo y de Remedios Varó. Del México de la costa, el jarocho, el de la Huasteca, el poblano, el oaxaqueño, el de la plata, el del Mezcal y el Tequila. El México del domingo en el Zócalo, Bellas Artes, Revolución, Chapultepec o Reforma. En pocas palabras, agradezco inmensamente al pueblo de México.

México no lo descubrí solo. Yulieth, mí amada, ha sido mi compañera y cómplice en este viaje, desde el principio al fin. Descubrimos juntos un país, una nueva etapa y un nuevo hogar. Te quiero agradecer por estar conmigo desde el traumático y estresante comienzo de esta aventura en Colombia, la mudanza a México y la despedida de nuestras familias. Te agradezco por darme la mano y caminar conmigo a través del pavor y la angustia de aquel primer día, cuando conocimos la 'enchilada aérea' o el 'guacamole asfixiante'. Te doy las gracias por tu tiempo, tu generosidad y tu sonrisa. Sonrisa que me ha acompañado desde los momentos más tristes y sombríos, hasta la paz que hemos encontrado en el regazo de esta metrópoli y su gente. Construyéndonos, formándonos y levantándonos una y otra vez de las diversas dificultades que hemos encontrado en este camino. Agradezco tus miradas que desnudan mi alma y me hacen sentir libre, tu fortaleza que me percola hasta lo más profundo, tu entrega, tu altruismo, tu pasión descontrolada y tu amor. Eres una mujer brillante y hermosa. Gracias.

Estando en México, mis amados padres, Nina y Pedro, fueron un soporte emocional gigantesco, en algunos momentos, económico. Gracias a mis padres por ser los principales promotores de mis sueños, gracias a ellos por cada día confiar y creer en mí y en mis expectativas; gracias por siempre desear y anhelar siempre lo mejor para mi vida. Les agradezco profundamente. Igualmente agradezco a mis hermanos: Edwin y Oscar. Edwin, por haber vivido en México sabía lo que me esperaba, pero no como yo iba a reaccionar, sus consejos y cuidados han sido bien recibidos y sus visitas una luz de risa, emotividad y 'echadura palante', Gracias. Oscar es un consentidor. Desde que salí del país él ha sido muy generoso, ha compartido el amor de mis brillantes y amorosas sobrinas, María y Eimi, y me ha brindado todo su cariño (a su manera) en cada viaje. Los amo hermanos.

De la misma manera, quiero agradecer todo el amor y cariño que me ha brindado mi segunda familia: la señora Graciela, todos sus buenos deseos y su peculiar forma de compartirlos. A Maxi, quien, a la vez de añorar nuestra presencia en Colombia, también se ha permitido liberarse de nuestra presencia. Agradezco a Mayo, Neila y Tato, me encanta el orgullo que demuestran por mis 'logros', son imprescindibles en mi vida, gracias por los respiros que me permiten dar cuando las visitamos. Tengo una tercera familia: Cesar, Sindi, Mao, don Juan y la señora Luz, siempre recuerdo sus palabras de aliento, compañía y noches interminables de charla. Les extraño.

De igual forma, agradezco a mis tías y tíos, sé que aman México y les encanta la idea de que hubiera pasado mis últimos tres años en estas tierras. Especialmente agradezco a mi tío Serafín, y mis tías Miriam, Pancha y Salvadora. Al igual agradezco a mi prima María, quien siempre ha sido mi secuaz y ha estado pendiente en cada paso que doy.

Mis amigos, México también los intersecta. Son tan variados, y con diversos acentos, espero que al mencionarlos no sientan que son parte de una lista insensible, sino que son parte de la lista de las personas con las que crecí y seguiré creciendo. Espero poder mencionarlos a todos, si se me escapa alguien, que me disculpe, pero las canas no vienen solas.

En Colombia: Cesar, Javier, Angelica, Julian. El colegio fue difícil, no siempre nos trató y educo de la mejor forma, pero aquí estamos, al menos parece que no tenemos problemas psiquiátricos (Cesar tal vez si). Cata, Alejandra, Mile, Gina, Andre, Adriana, Edie y Choma + 1, ustedes son tan importantes, siempre nos reunimos, me gusta que cuando se reúnen nadie puede callarlas, todo lo contrario a mí, les agradezco por su amistad incondicional y nuestros encuentros, las largas charlas sobre la vida, el amor y erotismo. Las amo. Diana, Nedy, Doris, Heidi y Marco, extraño sus risas alborotadas y medio ‘transmi’ mirándonos, las noches de karaoke y baile. Jenny, siempre has sido feliz por este camino que elegí, espero que el camino que estas construyendo en este momento te lleve a lo que deseas. ‘Profe’ Diego gracias por convertirte en mi amigo, un día tenemos que terminar el artículo que comenzamos a escribir hace unos años.

En México y en cualquier lugar del mundo: Cata María y Perú alias Daniel, fue un honor haber compartido con ustedes nuestro inicio en México, tal vez la primera y más complicada fase de extrañar la tierra que nos vio nacer, de sufrir y gozar un país completamente nuevo. Edday, siempre recordare aquella noche que me sentí como en casa en la compañía de tu familia, gracias por ser tan buena persona, gente como vos le falta más al mundo. Javi y Gonzalo, me llevo un recuerdo muy grato de los cursos que compartí con vosotros y la siempre viva angustia de que Alex no nos diera en la ‘torre con sus exámenes sorpresa’. De igual manera agradezco a mis ‘hermanas y hermanos huérfanos’ del LAE quienes han fungido en más de una ocasión como tutores y tuvieron que salir al encuentro de mis debilidades y hacerme ver lo mucho que vale lo que hago. Gloria, Clau, Jorge, Nora, Cons, Angelita, Annie, Edith, Emiliano, Pao, Pam, Pilar, etc. Le doy las gracias especialmente a Zaira y Alejandro por darme mi espacio, la infinidad de risas compartidas y las fiestas memorables, también agradezco a Kari quien me permitió refugiarme en su hogar y su amistad mientras yo buscaba un techo, a Ángela por confiar en mis capacidades y destacar mis habilidades, a Luis alias ‘Bruno’ por los fundamentos en R (porque R con sangre entra). Agradezco a los amigos del CIDE, Sule y Rodrigo, con quienes he tenido una amistad valiosa y he descubierto el valor de ser libre, de la diversidad y de ser quien quieras ser.

Le agradezco a la UNAM. Le agradezco no a esa forma abstracta de universidad, sino aquella que esta materializada en mi laboratorio, en el IBUNAM o en el jardín Botánico, en los talleres de danza, en las guías de turismo que tomé por lo menos media docena de veces y de los cientos de eventos gratuitos a los que asistí. La UNAM de mis profesores. De la manera más atenta, quiero reconocer el esfuerzo de mi Comité Tutorial: Enrique, Jordan y Patricia, así como de las y los Sinodos, las Doctoras Tania Escalante y Pilar Rodriguez, así como los Doctores Carlos Yañez e Ian McGregor, al revisar concienzudamente mi documento sin ninguna remuneración económica u obligación, son todo un ejemplo. A pesar de estar algunos en la distancia, retro-alimentaron este documento a tal grado que permitieron que mi alma siempre exigente se calmara y se diera un respiro. Gracias.

A Yulieth, La amiga, amante y compañera.
A Nina y Pedro, mis dedicados y amorosos padres.
A Edwin y Oscar, mis protectores hermanos.
A Eimi, Paula y Tatiana, mis divertidas sobrinas.

You are capable of more than you know. Choose a goal that seems right for you and strive to be the best, however hard the path. Aim high. Behave honorably. Prepare to be alone at times, and to endure failure. Persist! The world needs all you can give

Edward O. Wilson

Resumen

Las especies invasoras son una amenaza para la biodiversidad, servicios ecosistémicos y economías nacionales y regionales. Un enfoque fundamental para hacer frente a las invasiones biológicas es focalizar las acciones en las especies y regiones con mayor potencial de daño y riesgo ambiental por medio de la identificación de lugares climáticamente idóneos para el establecimiento y proliferación de tales especies. No obstante, la invasión es un fenómeno con múltiples causas, y no guiado exclusivamente por factores biofísicos. Por lo tanto, esta tesis examina la influencia de factores climáticos y antrópicos en la distribución espacial de plantas invasoras terrestres y su habilidad para informar decisiones de manejo en México. Dos clases de modelos de distribución potencial para 25 especies de plantas son considerados: modelos que solo incluyen variables climáticas y otros incluyendo una combinación de factores climáticos y antropogénicos. Los modelos fueron comparados de cuatro formas: rendimiento, área predicha, complejidad y habilidad para identificar el riesgo de establecimiento de especies invasoras en las áreas naturales protegidas de México. El estudio sugiere que las variables climáticas posiblemente configuran los límites básicos de la distribución; mientras los factores socio—económicos promueven la dispersión y establecimiento en áreas geográficas de baja idoneidad climática. Sin embargo, el uso simultáneo de tales variables para crear modelos de nicho y distribución de especies invasoras en México no genera mejores resultados *per se*. La contribución de las variables antrópicas en el manejo y análisis de riesgo en México, como fue evaluado en este trabajo, parece ser limitado.

Palabras clave: especies invasoras, plantas, México, antrópico, climático, modelado de nicho ecológico, *Maxent*, riesgo.

Abstract

Invasive species are a widespread threat to global biodiversity, ecosystem services, as well as to national and regional economies. An essential approach to manage invasive species is to focalize actions in species and regions with the highest harm potential and environmental risk. The risk assessment usually relies on the identification of climatically suitable localities to the establishment and spread. However, the invasion is a multivariate phenomenon not only driven by biophysical factors. This thesis examines the influence of climatic and anthropic factors in the spatial distribution of terrestrial invasive plants and its ability to inform management decisions. Two broad classes of ecological niche models and potential distribution models for 25 species of plants are considered: models that only include climatic variables and those including a combination of climatic and anthropogenic factors. Their performance, predicted area, complexity, and ability to identify the risk of establishment of invasive species in the protected natural areas of Mexico were compared. The study suggests that climatic variables possibly set fundamental boundaries of distribution, while socio-economic factors promote the spread and establishment in geographic realms with restricted climatic suitability. However, the simultaneous use of the two types of variables in the created models does not yield better results per se. The contribution of anthropogenic variables to management and risk analysis in Mexico, as was evaluated in this thesis, appears to be limited.

Keywords: invasive species, plants, Mexico, anthropic, climatic, ecological niche model, *Maxent*, risk.

Contenido

Agradecimientos	III
Agradecimientos a título personal	IV
Resumen	VII
1. Introducción	2
2. Objetivos	9
2.1. Objetivo general	9
2.2. Objetivos específicos	9
3. Antecedentes	10
4. Metodología	13
4.1. Especies	13
4.2. Generación de modelos de distribución potencial	16
4.2.1. Registros de distribución, sesgos geográficos y ambientales	16
4.2.2. Variables predictivas	19
4.2.3. Entrenamiento, evaluación y selección	22
4.3. Comparación de los modelos de distribución	25
4.4. Contraste del uso potencial de los modelos en la identificación de riesgo	28
5. Resultados	29
5.1. Modelos generados	29
5.2. Comparación de los modelos	34
5.2.1. Características clave o métricas	34
5.3. Contraste del uso potencial en la detección de riesgo	38
6. Discusión	41

7. Conclusiones	47
Bibliografía	49
A. Anexo: Resultados de los filtros de depuración	61
B. Anexo: mapas	63
C. Anexo: diferencias en la idoneidad predicha de los registros de distribución observados.	87
D. Anexo: correlación y regresión lineal	95

Lista de Figuras

5-1. Variabilidad del desempeño, significancia y área de las clases de modelo. . . .	30
5-2. Deltas de cambio del desempeño, área predicha y complejidad entre las clases de modelo para 14 especies de plantas invasoras	35
5-3. Media y desviación estándar agrupada de la diferencia entre los valores de idoneidad predicha de las diferentes clases de modelo para todos los registros de distribución.	37
5-4. Diferencias de idoneidad predicha entre los modelos que integran variables antrópicas y climáticas, y análisis de regresión lineal.	39
5-5. Mapas de agregación espacial de las especies analizadas por cada clase de modelo	40

Lista de Cuadros

4-1. Taxonomía y usos de plantas invasoras de alto riesgo presentes en Áreas Naturales Protegidas de México.	15
4-2. Registros de distribución de las 25 especies de plantas invasoras modeladas. .	18
5-1. Características de los modelos seleccionados por especie y clase	31
5-2. Valores del coeficiente de correlación espacial Tjoshteim entre las clases de modelo.	38

1. Introducción

Especies invasoras

La biota de la tierra ha experimentado drásticas reordenaciones en numerosas ocasiones (Hoffmann y Courchamp, 2016). Tal movimiento y redistribución de las especies refleja procesos evolutivos, tectónicos, climáticos, ecológicos y estocásticos, por lo que constituyen una parte integral de los procesos biológicos de la historia del planeta y un factor natural dentro de las dinámicas poblacionales (Sexton *et al.*, 2009; Lomolino *et al.*, 2016). No obstante, en el mundo contemporáneo, el movimiento masivo de especies y su redistribución geográfica tienen como fuente principal las actividades humanas, que intencional o accidentalmente han transportado organismos a regiones fuera del área de distribución original y que exceden las capacidades de dispersión ‘natural’ de las especies en cortos periodos de tiempo. Si bien el papel de los seres humanos en el traslado de organismos se puede rastrear hasta el origen de las primeras civilizaciones y la domesticación y cultivo de diversas plantas y animales (Grayson, 2001), la creciente globalización económica y comercial ha elevado drásticamente el número, frecuencia y alcance de las introducciones (McNeely, 2001; Ricciardi, 2007; Perrings *et al.*, 2010).

Las posibles consecuencias a largo plazo de la creciente y rápida introducción de especies por las actividades humanas son variadas. El quid del asunto recae en la incertidumbre de la integridad y continuidad del ecosistema receptor cuando una nueva especie o conjunto de éstas es introducida, ya que este proceso puede tener resultados **i)** negativos con diferentes grados de magnitud, en el peor de los casos suelen ser masivos, permanentes e irreversibles, transformando severamente las comunidades biológicas receptoras, alterando los servicios ecosistémicos y por lo tanto las actividades humanas asociadas, **ii)** neutrales cuando las especies introducidas se integran y se establecen sin mayor efecto en la comunidad o simplemente el proceso es abortado al no existir condiciones abióticas o bióticas idóneas, **iii)** positivos de forma transitoria al facilitar especies nativas que aprovechen el nuevo recurso (Gurevitch y Padilla, 2004; Clavero y García-Berthou, 2005; Rodríguez, 2006; Dong *et al.*, 2015).

Antes de considerarse taxones perniciosos o invasores, las especies introducidas deben superar varias fases de la ‘invasión’, que actúan como filtros o barreras ecológicas que progresivamente y de forma no lineal ‘seleccionan’ las especies que se convertirán en invasoras (Richardson *et al.*, 2000; van Kleunen *et al.*, 2015). En primera instancia, los individuos de una especie necesitan ser transportados e introducidos a un ambiente que esta fuera de su área de distribución geográfica. En esta región receptora, si las condiciones abióticas y bióticas son favorables, eventualmente formarán colonias de individuos supervivientes y establecerán poblaciones viables y auto-sostenibles. Estas poblaciones fuente permitirán la dispersión de la especie rápida y ampliamente, *probablemente* impactando y transformando severamente las especies nativas, así como las comunidades biológicas receptoras, alterando los servicios ecosistémicos y por lo tanto las actividades humanas asociadas (Richardson *et al.*, 2000; Colautti *et al.*, 2006; Catford *et al.*, 2009).

A pesar de esta diversidad de resultados potenciales de una introducción y los filtros para que una especie sea considerada invasora, regularmente se señala que las consecuencias negativas del traslado de organismos a nuevas regiones por influencia humana son de tal magnitud que se les considera como una de las principales amenazas sobre la biodiversidad en todo el mundo. Por un lado, un número creciente de estudios sugieren que las especies introducidas invasoras aceleran procesos de degradación *pre-existentes* provocados por el cambio generalizado en el uso de suelo y vinculados al cambio climático (Clavero y García-Berthou, 2005; Jeschke y Strayer, 2005; Koleff *et al.*, 2010). Por otro, diferentes investigaciones indican que dichas introducciones generan por sí mismas, variados y profundos cambios en los diferentes niveles de organización biológica (Parker *et al.*, 1999; Sax y Gaines, 2006, 2008). A modo de ejemplo, la invasión por plantas tiene efectos en la composición de especies, el funcionamiento del ecosistema y además, altera varios componentes de los ciclos de nitrógeno y carbono —aumento en la productividad primaria neta y acumulación de reservorios, así como suelos con mayor captación de Nitrógeno (Vilà *et al.*, 2016).

En México, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2016a) ha identificado más de 1500 especies exóticas en el país, de las cuales poco menos de la mitad son plantas (681 especies), de las cuales 164 son consideradas Especies Exóticas Invasoras y 133 están sujetas a reglamentación legal (SEMARNAT, 2016). En las Áreas Naturales Protegidas de México (ANP), se registran mas de 500 especies exóticas, las cuales en su mayoría son plantas (419) y de estas, 56 son consideradas exóticas invasoras (CONABIO, 2016b), situación preocupante si se tiene en cuenta que las ANP son el núcleo de la estrategia de conservación mexicana. Entre las plantas que se han introducido al país y

han invadido bastas zonas del país y diversas ANP, se cuentan el pasto espiguilla *Bromus tectorum* y el pasto buffel *Cenchrus ciliaris*. Pastos anuales que causan impacto a la agricultura y muchos ecosistemas, al dominar el estrato herbáceo, provocando fuegos de alta intensidad y frecuencia. Incendios que, aun en ecosistemas adaptados al fuego, son demasiado severos y conllevan a una severa pérdida de biodiversidad (March-Mifsut y Martínez-Jiménez, 2007; Blackburn *et al.*, 2014; Global Invasive Species Database, 2016b,c). Otro caso es el del carrizo gigante (*Arundo donax*), el cual se dispersa agresivamente por los humedales y Áreas Naturales Protegidas del norte del país y probablemente, está colonizando regiones húmedas en el centro y sur del País, entre los que se encuentran el Área de Protección de Recursos Naturales del Valle de Bravo y el Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNUD México, 2018). El pino australiano (*Casuarina equisetifolia*) que, al crecer en las playas del Caribe mexicano, afecta la anidación de las tortugas marinas (March-Mifsut, 2008) y en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, amenaza la permanencia del ecosistema de Manglar al desplazar especies como el bejuco rastrero (*Erenodea littoralis*), la uva de mar (*Coccoloba uvifera*), el Chit (*Thrinax radiata*) y las cuatro especies de mangle (*Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Avicennia germinans* y *Conocarpus erecta*) (PNUD México, 2018). El arbusto *Tamarix ramosissima* (Tamaricaceae), ampliamente introducido en México para control de erosión, ha desplazado o reemplazado comunidades de plantas nativas y contribuye con la disminución del número poblacional de muchas especies de plantas y animales, incluso en peligro de extinción, al constituirse como el elemento dominante del paisaje en periodos cortos de tiempo (Global Invasive Species Database, 2016a).

La pérdida y desestabilización de las redes de la diversidad biológica conlleva a una alteración en la producción, mantenimiento y calidad de los servicios ecosistémicos, de los cuales depende la sociedad humana (Simberloff y Rejmánek, 2011). Según Pimentel *et al.* (2001) las pérdidas anuales ocasionadas por plantas invasoras y malezas son millonarias, la cifra en 2001 ascendió a 5.100 millones de dolares al año en Australia, 59.500 millones de dolares en Estados Unidos, en el caso Gran Británico 3.400 millones de dolares y en países en desarrollo: Brasil 34.100 millones de dolares, India 74.220 millones de dolares y en la nación Sudafricana 3.300 millones de dolares. Para el 2006, se estimó que Estados Unidos destinaba más de 120 billones de dólares al año con el fin de mitigar los efectos negativos de las especies introducidas, sin contar las pérdidas ambientales y las asociadas con la transmisión de enfermedades (Oerke, 2006; Pimentel *et al.*, 2005). En México, no existen estudios generales que permitan establecer las pérdidas económicas o los recursos usados anualmente en el manejo de especies invasoras (March-Mifsut, 2008). No obstante, desde el año 2014 a la fecha han sido utilizados

más de 30 millones de dolares en el marco del proyecto ‘Aumentar las capacidades nacionales para el manejo de las especies exóticas invasoras (EEI) a través de la implementación de la Estrategia Nacional’ ejecutado por la CONABIO, y financiado en parte por la República de México, el Fondo para el Medio Ambiente Mundial (GEF por sus siglas en inglés) y el Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD) (Born-Schmidt *et al.*, 2019).

Necesidad y modelado de distribución potencial de especies invasoras

Como se evidenció, la magnitud de los efectos negativos de las especies introducidas, el imparable crecimiento y diversificación del comercio mundial, y el movimiento masivo de especies y dentro de estas como elemento destacado las plantas, implican un creciente riesgo para la biodiversidad y estrategias de conservación *in situ*, servicios ecosistémicos y economías nacionales y regionales (Ricciardi *et al.*, 2017). Como resultado de estas tendencias, en México la estrategia nacional para confrontar el riesgo de las especies invasoras consiste en la construcción de un sistema que integra ‘la prevención, la detección, la respuesta rápida, el control y la erradicación de especies invasoras [...] con el fin de mantener la salud de los ecosistemas y, en consecuencia, el bienestar social y económico’ (Koleff *et al.*, 2010). Naturalmente, la implementación de dicha estrategia y la puesta en marcha del manejo integral de invasiones debe hacerse en un contexto de recursos económicos escasos.

Un enfoque fundamental para hacer frente a las invasiones biológicas en el marco de restricción de recursos es priorizar en las especies y regiones con mayor potencial de daño y riesgo ambiental. La determinación de estas últimas se apoyan, entre otros, en la identificación de lugares especialmente idóneos para la invasión, esto es, las localidades en las cuales una especie no nativa puede llegar a establecerse y dispersarse con éxito y cómo estas se distribuyen en el espacio, información que posibilita una respuesta rápida (Peterson, 2003; Peterson *et al.*, 2011; Underwood *et al.*, 2013). En consonancia, en países como Australia, Estados Unidos, México y Reino Unido, se han identificado zonas o áreas de alto riesgo de invasión y monitoreo de especies invasoras haciendo uso de herramientas informáticas que asocian observaciones de la distribución y características ambientales del paisaje (Jeschke y Strayer, 2005; Jiménez-Valverde *et al.*, 2011; Guisan *et al.*, 2013; del Val *et al.*, 2015; Lira-Noriega *et al.*, 2018).

Algunas de estas herramientas se pueden agrupar dentro del modelado de nicho y áreas de distribución potencial. Los modelos de nicho permiten caracterizar a grosso modo las condiciones ambientales adecuadas para una especie, para luego identificar como dichas condiciones están distribuidas en la geografía (Soberón *et al.*, 2017). La delimitación geográfica genera-

da por el modelado, es conocida como la **distribución potencial** del taxón y corresponde a las zonas ambientalmente adecuadas, las cuales suelen representarse a través de mapas (Peterson *et al.*, 2011). Establecer el área de distribución potencial de las especies invasoras permite reconocer zonas con un mayor emparejamiento entre las condiciones ambientales de la distribución geográfica conocida de una especie y el espacio geográfico invadido o susceptible a la colonización en el evento de una introducción o dispersión (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011).

De forma general, el mapeo de las áreas de distribución potencial relaciona registros de la distribución geográfica conocida de una especie e información de las condiciones ambientales. Condiciones ambientales que son representadas por variables denso-independientes de las fluctuaciones poblacionales, y que por tanto no son consumidas o afectadas por la presencia de la planta invasora (variables no interactivas o escenopoéticas) a la vez que permiten tasas de crecimiento poblacional positivas (Peterson *et al.*, 2011).

Los mapas de distribución potencial desarrollados para plantas invasoras han sido tradicionalmente generados con variables biofísicas, especialmente climáticas y topográficas, medidas a una resolución espacial y geográfica gruesa. Estas variables son conocidas por constreñir la distribución global o regional y explicar los patrones de invasión a través de la idoneidad de clima en el nuevo ambiente (Peterson *et al.*, 2011). Si bien la consideración exclusiva de factores biofísicos permite que las representaciones sean parsimoniosas, el mapeo de las áreas de distribución potencial basados únicamente en dichas variables no consideran el hecho de que la invasión en sí misma se entiende como un fenómeno con múltiples causas, y no guiado exclusivamente por factores biofísicos.

En efecto, la invasión está en función de diversos factores, entre ellos: *i*) la presión del propágulo, entendido como la cantidad y calidad de los individuos introducidos, frecuencia e historia de introducción; *ii*) las características ambientales de la región receptora, definido como el grado de correspondencia entre los requerimientos fisiológicos de una especie introducida con la matriz ambiental ofrecida en el nuevo contexto; *iii*) y las características bióticas de la comunidad receptora y de las especies que se introducen (Catford *et al.*, 2009).

Algunos estudios muestran que todos estos factores operan con diferentes intensidades dentro de las etapas de la invasión y a diversas escalas. Al comparar la importancia relativa del contexto ambiental, biótico y de presión del propágulo en el éxito o fracaso de establecimiento y dispersión, dichas investigaciones encuentran que la idoneidad ambiental de la región invadida y la presión del propágulo tienen un rol significativo (Duncan *et al.*, 2001; Forsyth *et al.*, 2004; Bomford *et al.*, 2009, 2010; Capinha *et al.*, 2013; Mahoney *et al.*, 2015).

Inclusive, para algunos autores la variación en la idoneidad ambiental parametriza el efecto que pueda tener la presión del propagulo (Duncan, 2016). Es decir, en localidades con una idoneidad ambiental alta, el número de individuos requeridos para fundar una población autosostenible será menor, comparado con localidades con una idoneidad baja en donde se requerirá un constante aporte de nuevos individuos para que el establecimiento tenga alguna probabilidad de éxito. Así, se subraya aún mas la idea de que el componente climático es el factor que guía la presencia de especies invasoras a una escala geográfica amplia.

No obstante, un conjunto creciente de investigaciones apoyan la existencia de una relación positiva entre la intensidad del desarrollo económico y el número de plantas introducidas en un grupo de áreas, regiones o países (McKinney, 2002; Pyšek *et al.*, 2002, 2010; Spear *et al.*, 2013). Esto es debido a que las actividades humanas están relacionadas con los principales vectores y rutas de introducción y la existencia de microclimas potencialmente más idóneos que las áreas menos perturbadas, jugando así un papel importante como parte de la presión del propagulo y de la matriz ambiental ofrecida.

En otras palabras, las variables biofísicas por si solas podrían no ser suficientes para explicar la dispersión y distribución de plantas invasoras (Beans *et al.*, 2012), ya que las modificaciones humanas a los ecosistemas a través de irrigación y protección de cultivos, así como el desarrollo urbano y rural pueden incrementar la probabilidad de establecimiento de una especie (Venette *et al.*, 2010). En efecto, si la persistencia de una especie invasora es dependiente de las condiciones creadas por los humanos, las variables antrópicas serían importantes predictoras de su presencia (Gallardo *et al.*, 2015), y por tanto, podrían informar y mejorar los modelos de especies invasoras (Ver capítulo 3, Antecedentes).

Con todo y pese a su relevancia, son escasos los estudios publicados que investigan la influencia de factores ambientales y antropogénicos en la distribución de plantas invasoras dentro del marco del mapeo de áreas de distribución potencial (Beans *et al.*, 2012; Gallardo *et al.*, 2015; Wan *et al.*, 2017). Esta escasez de investigaciones sobre la relación entre la distribución de las plantas invasoras, factores ambientales y antrópicos a diferentes escalas geográficas es más notoria en México, en donde no solo representa un vacío en la literatura científica, sino que puede tener importantes consecuencias en términos del control de plantas invasoras, ya que una ‘falta de análisis espacialmente explícito de las relaciones entre el desarrollo socio económico y las especies invasoras hacen difícil [...] informar políticas con objetivos geográficos para prevenir y manejar invasiones’ (Gallardo *et al.*, 2015). En este orden de ideas, los esfuerzos para prevenir el establecimiento y mitigar la dispersión de plantas invasoras en el país, no deberían ser situados solamente en áreas de alta idoneidad

climática, sino en áreas determinadas teniendo en cuenta la idoneidad dada por la interacción clima—humano.

Por tanto, este trabajo está guiado por las siguientes preguntas: ¿Cuál es la influencia de los factores ambientales y antrópicos en la distribución potencial de plantas invasoras en México? ¿Cuál es su contribución relativa? ¿Acaso agregar una medida de influencia humana a los modelos basados en clima incrementan la habilidad de predicción de éstos y su capacidad de identificar áreas de riesgo? ¿Qué se gana y qué se pierde usando variables antropogénicas en el modelado de la distribución potencial de plantas invasoras?

En consecuencia, esta tesis tiene como objetivo general examinar la influencia de las variables climáticas y factores antropogénicos en la distribución potencial de plantas invasoras. Como sistema de estudio, se plantea usar el conjunto de plantas invasoras presentes en las Áreas Naturales Protegidas de México. Esta elección está basada en que las plantas son un elemento preponderante dentro del conjunto de especies exóticas y exóticas invasoras en México y en las ANP. Además, las plantas invasoras tienen el potencial de causar fuertes daños a la economía mexicana, a la estructura ecosistémica del país y minar los esfuerzos en conservación dentro de las áreas prioritarias. En cuanto a las ANP, la vulnerabilidad de las áreas protegidas a la invasión refleja en mayor medida la magnitud de la presión del propagulo y las condiciones climáticas (Hulme *et al.*, 2014), siendo pues, un sistema de estudio adecuado a los objetivos propuestos. Por último, las ANP son los bloques centrales de la estrategia general de conservación de la diversidad biológica y ecosistémica de México (SEDEGOB, 2013), por lo que entender el grado en que los factores climáticos y antrópicos explican la distribución de estas especies permitiría eventualmente optimizar las actuales estrategias de prevención y mitigación de riesgo, apoyando los esfuerzos de protección y mantenimiento de las ANP.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Evaluar la influencia de las variables climáticas y factores antropogénicos en la distribución potencial de plantas invasoras terrestres presentes en Áreas Naturales Protegidas de México y su potencial uso para informar decisiones de manejo.

2.2. Objetivos específicos

1. Generar modelos de distribución potencial de especies invasoras que integren variables climáticas y antrópicas simultáneamente.
2. Comparar los modelos de distribución potencial generados con variables climáticas contra aquellos que integran factores antrópicos y variables climáticas.
3. Contrastar el uso potencial de los diferentes modelos en la identificación del riesgo de establecimiento de especies invasoras en las Áreas Naturales Protegidas de México.

3. Antecedentes

Este apartado hace alusión a los trabajos que estudian el rol relativo de la idoneidad climática y la influencia antropogénica en la conformación de la distribución de plantas invasoras a través de modelos de distribución potencial y su utilidad en el manejo de invasiones. A pesar de que los trabajos son escasos, dentro de los aportes se cuenta la investigación de Beans *et al.* (2012) en Estados Unidos para la madre selva (*Lonicera japonica*), Gallardo *et al.* (2015) analizaron 72 especies de plantas y animales invasores en sistemas terrestres y acuáticos, y Wan *et al.* (2017) estudiaron un conjunto de 29 plantas invasoras terrestres en China.

La metodología de estas investigaciones sigue un esquema general:

1. *Recopilan registros* georreferenciados de la distribución de la especie o especies de interés.
2. *Reúnen y seleccionan* variables que teórica o empíricamente sean relevantes en la distribución potencial de la especie invasora en un área geográfica. Variables que se pueden clasificar en **i)** climáticas, **ii)** antrópicas: como el índice de huella humana, cobertura de suelo, densidad poblacional humana, etcétera., y **iii)** otras, entre las que se cuenta información geológica, edafológica, y fenológica (Wan *et al.*, 2017).
3. *Modelado matemático*, en donde los registros de distribución observada y las variables ambientales son introducidas en un algoritmo, que tiene por objetivo identificar las condiciones dadas por las variables que están asociadas con la presencia de la especie; los tres artículos identificados usan Maxent (Beans *et al.*, 2012; Gallardo *et al.*, 2015; Wan *et al.*, 2017).
4. *Evaluación*, en el cual se establece la mejor combinación de factores climático—antrópicos (Gallardo *et al.*, 2015). Además, los autores determinan el desempeño y significación de las predicciones por medio del área bajo la curva característica operativa del receptor (ROC), el uso de regresiones logísticas (Beans *et al.*, 2012), el porcentaje de

presencias reales clasificadas correctamente o tasa de omisión (Gallardo *et al.*, 2015), y con base en pruebas binomiales (Wan *et al.*, 2017).

Como se hizo referencia, la estrategia de estos trabajos recae en el contraste de modelos de distribución potencial generados con diversas clases de variables. Como ejemplo, Wan *et al.* (2017) generan tres clases de modelos construidos con: variables climáticas, climáticas—edafológicas y climáticas—edafológicas—antrópicas en China. La comparación de los modelos la realizan de forma diversa y cada tipo de análisis ofrece información relevante sobre el rol y utilidad de las variables antrópicas en la distribución de especies invasoras. La influencia relativa de las variables la establecieron por una o más de las pruebas integradas en Maxent: análisis de Jackknife, porcentaje de contribución e importancia en la contribución (Gallardo *et al.*, 2015).

Ahora bien, con el fin de establecer el efecto de los factores antrópicos espacialmente Beans *et al.* (2012) calculan la diferencia entre los valores de idoneidad predichos entre las diferentes clases de modelos generados. Gallardo *et al.* (2015), exploran la respuesta de la idoneidad predicha a cada variable explicativa, a través de un modelo univariado aditivo generalizado (GAM). Mientras que, Wan *et al.* (2017) contrastan la amplitud de la distribución potencial predicha por cada clase de modelo y examinan las diferencias a través de una prueba estadística T, al mismo tiempo, miden la similitud de las predicciones de idoneidad realizadas en cada una de las clases de modelos calibrados.

Las investigaciones encuentran que los modelos que integran variables antrópicas se desempeñan significativamente mejor que los modelos que usan solamente variables climáticas (Beans *et al.*, 2012). En este sentido, las variables socio—económicas tienen una alta contribución en el entrenamiento del modelo, siendo que en la mayoría de las investigaciones solamente son superadas por factores relacionados con la temperatura (Beans *et al.*, 2012; Gallardo *et al.*, 2015).

De forma particular, cuando las variables antrópicas son diseccionados en presiones humanas individuales (p.ej., densidad poblacional), el uso de la variable compuesta o agregada, es decir, el índice de huella humana tiene una mayor contribución al modelado que las variables individuales (Gallardo *et al.*, 2015). Ahora bien, el impacto de los factores antrópicos varía a través del rango de los valores de idoneidad, teniendo un importante efecto sobre sectores de baja idoneidad climática, al aumentar la idoneidad predicha en estos lugares (Beans *et al.*, 2012). A su vez, cuando se presentan severas limitaciones climáticas, la idoneidad de la localidad disminuye si el grado de modificación humana es bajo, ya que las condiciones creadas por el humano probablemente subsanan los límites ambientales (Gallardo *et al.*, 2015).

En síntesis, las investigaciones comparan modelos de distribución potencial generados con diversas clases de variables y determinan que las variables antrópicas o socio-económicas son imprescindibles para el entendimiento de la distribución potencial de especies invasoras. Sin embargo, a pesar de la aparente estrecha relación entre las especies invasoras y las actividades humanas, son escasos los trabajos que se proponen explícitamente este objetivo y ninguno tiene como área de enfoque la República Mexicana.

4. Metodología

Con el fin de examinar la influencia de las variables climáticas y factores antropogénicos en la distribución de plantas invasoras, se generaron y compararon modelos de distribución potencial, desarrollados por una parte, con variables eminentemente climáticas y por otra, con variables climático—antrópicas. Los métodos usados se presentan en cuatro apartados. El primero, expone la elección de las especies de plantas invasoras presentes en las Áreas Naturales Protegidas de México. El segundo, presenta los procedimientos para la generación de los modelos de distribución potencial de las especies elegidas, los cuales corresponden a grandes rasgos con los propuestos por Peterson *et al.* (2011), entre los que se cuentan: **i)** recopilación y limpieza de datos de distribución geográfica de las especies y división de éstos en conjuntos de entrenamiento y evaluación, **ii)** selección, compilación, estandarización y disminución de la colinealidad espacial de las variables predictoras, **iii)** modelado matemático y evaluación, en este caso se usó Maxent y en virtud del principio de evaluación cruzada, los modelos fueron creados con los datos de distribución mundial (excepto México) y luego transferidos a la República Mexicana. De igual manera, este apartado describe la construcción de las dos formas generales de modelo: modelos creados con variables climáticas (*clim*) y modelos que combinan factores climáticos con antrópicos (*ant*). Estos últimos variaron en dos sentidos, modelos que suman la variable antrópica a los mejores modelos climáticos (*clim + ant*) y la elección de un mejor modelo conjunto climático—antrópico (*clim × ant*). En el tercero y cuarto apartado, se muestra la comparación de las tres clases de modelos en función del cambio en medidas clave de rendimiento, área predicha, complejidad e identificación de ‘riesgo potencial’, cuantificado en términos de acumulación de especies por Área Natural Protegida.

4.1. Especies

Para la selección de especies, fue consultado el Sistema Nacional de información sobre Biodiversidad (SNIB) versión 2016-09 (CONABIO, 2016b), el cual “compila, organiza, genera y distribuye información sobre la diversidad biológica de México” (Koleff, 2012). La mayoría

de esta información es obtenida de los datos taxonómicos y biogeográficos de los “ejemplares recolectados y observados en México, albergados en colecciones científicas nacionales y del extranjero” (Koleff, 2012).

El SNIB se filtró por especies de plantas introducidas. Los datos geográficos de las especies seleccionadas fue cruzada con la información espacial de las ANP de la República Mexicana (Bezaury-Creel *et al.*, 2009), haciendo uso del paquete *sp* (Pebesma y Bivand, 2005) dentro del software R (Development Core Team, 2011). La cantidad de especies de plantas introducidas con al menos un registro en una ANP comprende 419 taxones. Esta lista fue confrontada con los inventarios oficiales de especies de plantas invasoras de la CONABIO (CONABIO, 2016a) y de la SEMARNAT (SEMARNAT, 2016). Inventarios que incluyen especies que tienen impactos comprobados en los ecosistemas Mexicanos y por tanto, son proscritas o controladas oficialmente. Aquellas especies introducidas en las ANP y que se encontraran en los inventarios mencionados, fueron preseleccionadas. En este sentido, la lista se redujo a 56 especies de plantas invasoras. De este conjunto, se escogieron las especies con una categoría de riesgo muy alto para el país según el Método de Evaluación Rápida de Invasividad MERI (Golubov *et al.*, 2014). La selección final agrupo 25 especies. Los scripts de R para ejecutar el proceso y los siguientes procesos se pueden encontrar en GitHub (https://github.com/cmunoZR/invasoras_mx)

Las especies elegidas están distribuidas actualmente en al menos 38 de las 181 ANP. En su mayoría se trata de especies herbáceas y arbustivas de las familias Poaceae, Asteraceae y Apocynaceae. Además, se encuentran dos árboles, *Albizia lebeck* y *Casuarina equisetifolia*, de las familias Leguminosae y Casuarinaceae (ver cuadro 4-1). Las especies elegidas están ligadas al uso humano de diversas maneras, bien sea como alimento para animales de crianza (11), elementos ornamentales de viviendas (9), contención de suelos (6), producción de sustancias usadas en la medicina tradicional (5) o producción de madera (2). El grupo considerado como maleza (i.e., plantas, no necesariamente exóticas, que crecen donde no son deseadas y tienen efectos detectables en la agricultura, economía o ambiente McNeely (2001)), aunque sin beneficio aparente, es la que más representación tiene dentro de las especies seleccionadas.

Cuadro 4-1.

Taxonomía y usos de plantas invasoras de alto riesgo presentes en Áreas Naturales Protegidas de México.

Espece	Familia	Uso
<i>Albizia lebeck</i>	Fabaceae	Agroforestal y ornamental
<i>Anthemis cotula</i>	Asteraceae	Maleza
<i>Atriplex semibaccata</i>	Amaranthaceae	Forraje, maleza
<i>Bromus rubens</i>	Poaceae	Forraje
<i>Bromus tectorum</i>	Poaceae	Suelos, forraje y maleza
<i>Bryophyllum delagoense</i>	Crassulaceae	Maleza, medicinal y tóxica
<i>Cajanus cajan</i>	Fabaceae	Forraje y medicinal
<i>Casuarina equisetifolia</i>	Casuarinaceae	Agroforestal y suelos
<i>Catharanthus roseus</i>	Apocynaceae	Ornamental, medicinal y toxica
<i>Cenchrus ciliaris</i>	Poaceae	Forraje y suelos
<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	Maleza
<i>Cortaderia selloana</i>	Poaceae	Ornamental y suelos
<i>Cotula australis</i>	Asteraceae	Maleza
<i>Cryptostegia grandiflora</i>	Apocynaceae	Medicinal y ornamental
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Poaceae	Forraje y maleza
<i>Eragrostis curvula</i>	Poaceae	Ornamental y suelos
<i>Foeniculum vulgare</i>	Apiaceae	Medicinal y maleza
<i>Melinis minutiflora</i>	Poaceae	Forraje
<i>Melinis repens</i>	Poaceae	Forraje, ornamental y suelos
<i>Poa pratensis</i>	Poaceae	Forraje, maleza y ornamental
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	Poaceae	Forraje, maleza y tóxica
<i>Salsola kali</i>	Chenopodiaceae	Maleza
<i>Senecio inaequidens</i>	Asteraceae	Maleza
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Poaceae	Forrajera, maleza y ornamental
<i>Zantedeschia aethiopica</i>	Araceae	Maleza, ornamental y tóxica

4.2. Generación de modelos de distribución potencial

4.2.1. Registros de distribución, sesgos geográficos y ambientales

Los datos globales de la distribución espacial de las 25 especies fueron obtenidos de cinco repositorios de biodiversidad: Global Biodiversity Information Facility (GBIF), Biodiversity Information Serving Our Nation (BISON), Berkeley Ecoengine (Ecoengine), Atlas of Living Australia e Integrated Digitized Biocollections (IdigBIO). Los datos fueron compilados haciendo uso de los paquetes *rgbif* (Chamberlain *et al.*, 2016a) y *spocc* (Chamberlain *et al.*, 2016b) en la plataforma R. En el cuadro 4-2 se muestra la cantidad de datos recopilados por especie.

Estos repositorios adolecen de errores de referenciación geográfica y taxonómica, así como, de sesgos espaciales y temporales (Dávalos y Reddy, 2003; Chapman, 2005; Yesson *et al.*, 2007; Newbold, 2010; Varela *et al.*, 2013; Boria *et al.*, 2014). Este conjunto de problemas disminuyen la calidad de los registros de distribución y minan la credibilidad de los modelos de distribución potencial, ya que en el núcleo de éstos se encuentra la presunción de que los “registros sirven como una muestra representativa de las condiciones ambientales requeridas por la especie” (Anderson, 2015). Soberón y Peterson (2004) y Simões y Peterson (2018) mencionan que estos errores tienen una fuerte repercusión en el modelado si georreferencian localidades con ambientes que son diferentes del resto de los registros, deformando el espacio ambiental ocupado por la especie. Por lo tanto, difícilmente los datos crudos representan un muestreo adecuado de las condiciones ambientales requeridas por una especie y su uso acrítico no es recomendado (Aiello-Lammens *et al.*, 2015).

Por ende, se buscaron y eliminaron registros con coordenadas imprecisas, imposibles (longitud mayor o menor a 180° y latitud mayor o menor a 60°), improbables (longitud y latitud exactamente cero) y ubicados en el ambiente incorrecto (océano) al usar los paquetes *scrubr* (<https://github.com/ropensci/scrubr>) y *biogeo* modificado (Robertson *et al.*, 2016). Se localizaron registros localizados en el centro de cada país al calcular los centroides geográficos y de masa de cada polígono estatal de la base de datos de Hijmans *et al.* (2012), haciendo uso del paquete *rgeos* (Bivand *et al.*, 2014), y sobreponiendo los registros de cada especie. Adicionalmente, se implementó un análisis de datos atípicos en el entorno de valores de la temperatura media anual, precipitación media anual e índice de huella humana, usando la función *quikclean* modificada del paquete *biogeo* (Chapman, 2005; Robertson *et al.*, 2016; Robertson, 2016).

Asimismo, con el fin de disminuir el agrupamiento y la sobre representación espacial en el

conjunto de datos, se removieron registros duplicados con la función `clean_dup` del paquete *ntbox* (Osorio *et al.*, 2017), usando el tamaño de celda de las variables ambientales como referencia. Este procedimiento dejó solo un registro por pixel de 5 minutos de arco (aproximadamente 9.2×9.2 km², ver sección 4.2.2). Por último, se disminuyó el sesgo ambiental en el grupo de datos de entrenamiento (ver sección siguiente) con la función `envsamp` (Varela *et al.*, 2013), la cual se puede encontrar en <https://github.com/SaraVarela/envSample>. Los datos filtrados por especie fueron usados para entrenar o generar los modelos de cada especie y su cantidad es reportada en el cuadro 4-2 (véase el anexo A). La base de datos completa, con la relación de coordenadas y origen de cada registro, puede ser consultada en https://github.com/cmunoZR/invasoras_mx.

Grupos de registros de entrenamiento, prueba del modelo e información del entorno

Los registros de distribución se suelen dividir en dos grupos: entrenamiento y evaluación. El primer grupo, es usado en el proceso de construcción y parametrización del modelo; por el contrario, el segundo, es reservado y solo se utiliza en la evaluación. Los conjuntos se pueden definir de múltiples formas; sin embargo, deberían ser espacialmente ‘independientes’ ya que la auto correlación natural de los datos geográficos puede llevar a medidas de desempeño espurias (Bahn y McGill, 2013).

Por ende, la base de datos ‘limpia’ de errores obvios y de valores atípicos de cada especie, fue dividida en dos grupos que maximizaban la independencia geográfica: registros localizados en México, designados como grupo de **prueba**, y registros fuera de México, definidos como grupo de **entrenamiento**. A continuación, los datos de entrenamiento se subdividieron en dos grupos (**Entrenamiento A** y **Entrenamiento B**) con una relativa independencia espacial a partir de una cuadrícula de remuestreo dentro de cada área accesible por especie (ver sección 4.2.2), haciendo uso de la función `get.checkerboard` del paquete *ENMeval* (Muscarella *et al.*, 2014). El número de registros en cada grupo por especie es mostrado en el cuadro 4-2.

Ahora bien, el algoritmo elegido para la modelación (Maxent) necesita información del entorno, con los cuales comparar los valores ambientales de los registros de presencia; por ello, dentro de cada área accesible por especie se extrajeron 10.000 puntos de forma aleatoria y fueron sometidos al mismo procedimiento de remuestreo descrito en el párrafo anterior.

Cuadro 4-2.

Registros de distribución de las 25 especies de plantas invasoras modeladas. En la columna ‘Total’ se muestra la cantidad de registros de distribución encontrados para cada especie en los repositorios de biodiversidad. En la columna ‘Limpios y únicos’ se indican la cantidad de registros remanentes luego de la limpieza geográfica y ambiental de los datos compilados. Los registros limpios por especie fueron usados para el entrenamiento o generación de los modelos, los cuales fueron divididos en dos grupos: entrenamiento A y entrenamiento B a partir de una cuadrícula de remuestreo que maximizó la independencia geográfica de los datos, la cantidad de registros en cada grupo es reportada en las columnas con su respectivo nombre. Por último, la columna ‘Prueba’ agrupa la información usada para la evaluación de los modelos, los cuales corresponden a los registros de la República Mexicana.

Especie	Total	Limpios y únicos	Registros		
			Entrenamiento A	Entrenamiento B	Prueba
<i>Albizia lebbek</i>	1860	527	210	206	101
<i>Anthemis cotula</i>	4236	1421	652	648	11
<i>Atriplex semibaccata</i>	3760	1074	459	471	53
<i>Bromus rubens</i>	6914	2172	862	912	50
<i>Bromus tectorum</i>	6852	2873	1172	1134	18
<i>Bryophyllum delagoense</i>	912	280	135	126	12
<i>Cajanus cajan</i>	2212	757	332	308	96
<i>Casuarina equisetifolia</i>	2240	523	195	237	76
<i>Catharanthus roseus</i>	2889	872	352	353	120
<i>Cenchrus ciliaris</i>	4768	2052	770	736	308
<i>Cirsium vulgare</i>	6333	2794	1155	1165	7
<i>Cortaderia selloana</i>	2373	514	243	243	11
<i>Cotula australis</i>	3461	975	428	411	19
<i>Cryptostegia grandiflora</i>	1784	433	148	144	125
<i>Digitaria sanguinalis</i>	5666	2125	859	857	163
<i>Eragrostis curvula</i>	6466	1875	764	760	57
<i>Foeniculum vulgare</i>	4361	1335	551	553	67
<i>Melinis minutiflora</i>	2527	733	288	323	102
<i>Melinis repens</i>	7216	2744	949	918	649
<i>Poa pratensis</i>	14746	5565	1831	1844	47
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	1459	547	262	254	21
<i>Salsola kali</i>	3880	1306	507	500	76
<i>Senecio inaequidens</i>	950	364	156	183	12
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	2576	666	282	270	66
<i>Zantedeschia aethiopica</i>	1616	456	183	231	27
<i>Promedio</i>	4082.28	1399.32	549.8	551.48	91.76

4.2.2. Variables predictivas

La segunda fuente de datos para construir los modelos de distribución potencial son las variables predictivas o ambientales en formato raster, las cuales son usadas para caracterizar el ambiente asociado a los registros de distribución. Esta descripción se puede llevar a cabo porque las imágenes raster están organizadas en forma de estructuras matriciales georeferenciadas, las cuales contienen información que puede ser extraída con herramientas de Sistemas de Información Geográfica (Peterson *et al.*, 2011). Tal como sucede con los registros de distribución, no es recomendable descargar las imágenes y usarlas, sino que es necesario definir varios elementos con anterioridad: escala, naturaleza de la información, número de variables y método de manejo de la correlación múltiple.

Escala

Se compone de dos elementos: extensión y resolución Townsend Peterson, comunicación personal, 7 de julio de 2017. El primero se refiere al espacio geográfico del área de estudio y el rango temporal del mismo. En esta investigación, se tiene en cuenta únicamente la acepción espacial, por lo que se propone incluir las áreas “del mundo que han sido accesibles a la especie por dispersión en periodos relevantes de tiempo” (Barve *et al.*, 2011). El segundo se refiere al tamaño y número de celdas o píxeles del raster, el cual está determinado por el tamaño de la matriz (número de columnas y filas), y su elección depende de la pregunta y la extensión del estudio, así como, la capacidad de procesamiento informático disponible.

En términos prácticos, el área accesible es difícil de establecer. No obstante, se ha notado que la expansión del rango de las plantas invasoras ocurre a través de dos formas principales. Por una parte, el avance constante de una población a través de un área geográfica y por otra, la dispersión de poblaciones satélite de un centro original de introducción, seguido de la saturación de los vacíos entre estas (Baker, 1986). Entonces, el área accesible podría representarse, en ausencia de barreras geográficas, como el área de influencia alrededor de los registros de presencia (avance constante), áreas que a la vez podrían solaparse (relleno) o no entre ellas. A falta de un estimador de la dispersión de cada especie, en este ejercicio se evaluaron seis diferentes áreas accesibles con distancias elegidas arbitrariamente de cada registro del conjunto de **entrenamiento** (50km, 100km, 200km, 400km, 500km y 600km). Estas áreas fueron construidas con la función `gbuffer` del paquete *rgeos* (Bivand *et al.*, 2014).

En cuanto a la resolución, los factores humanos de cambio de uso de suelo, disturbio, densidad de población, entre otras, se expresa a resoluciones finas y suelen estudiarse localmente (Pearson y Dawson, 2003; Gallardo *et al.*, 2015). A pesar de ello, en el modelado de distri-

bución potencial existe un compromiso entre espacio—tiempo de computación y tamaño de celda, siendo que entre más pequeña (fina) se requieren más recursos. Para este ejercicio, la resolución que tuvo el mejor desempeño computacional y eficiencia temporal, sin perder notablemente información, fue de 5 *arcmin* (aproximadamente 9.2 km)

Naturaleza de la información

Las variables climáticas fueron compiladas de la base de datos *WorldClim* versión 2 a una resolución de 5 *arcmin*, la cual abarca un rango temporal de 1970 al 2000 (Fick y Hijmans, 2017). *WorldClim* 2 agrupa un conjunto de superficies climáticas que se desarrollaron interpolando datos crudos de estaciones meteorológicas a una escala global con información derivada de sensores remotos, altitud y distancia a la costa. De esta manera, este conjunto de datos, al ser comparado con WorldClim 1 mejora la estimación para áreas con baja densidad de estaciones y con inusuales y fuertes gradientes climáticos, como es el caso del territorio mexicano (Fick y Hijmans, 2017).

WorldClim 2 ofrece imágenes raster de diversas variables climáticas. En este estudio, se usaron el conjunto de datos conocido como ‘variables bio-climáticas’, las cuales representan tendencias anuales, estacionalidad y extremos para la supervivencia de la especie y razonablemente pueden informar sobre las constricciones fisiológicas que limitan la distribución espacial de un taxón. De las 19 variables bio-climáticas, se escogieron 15, 9 variables relacionadas con la temperatura: temperatura media anual, rango de temperaturas diurnas, isothermalidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura máxima del mes más cálido, temperatura mínima del mes más frío, rango anual del mes más frío, temperatura media del trimestre más cálido y temperatura media del mes más frío. Así como: 5 variables de precipitación: precipitación anual, precipitación del mes más lluvioso, precipitación del mes más seco, estacionalidad en la precipitación, precipitación del trimestre más lluvioso y precipitación del trimestre más seco. No se usaron variables que combinaban temperatura y precipitación en una sola imagen raster, con el fin de mantener la identidad de los elementos del clima y evitar discontinuidades espaciales entre píxeles presentes en estas capas (Elith *et al.*, 2013; Escobar *et al.*, 2014)

Sumado a los factores climáticos, se utilizó el índice de huella humana global para 1993 (Venter *et al.*, 2016), la cual tiene originalmente una resolución de 0.5 *arcmin* (aproximadamente 1 km²), por lo que fue necesario re-escalar a 0.5 *arcmin* haciendo uso de la función *resample* del paquete *raster* (Hijmans *et al.*, 2017c). Este índice representa la presión humana acumulada sobre el ambiente a partir de la agregación de múltiples productos espaciales

y la medición con sensores remotos de ocho factores de disturbio antrópico: extensión de entornos construidos, densidad de la población, infraestructura eléctrica, tierras de cultivo y pastoreo, carreteras, vías férreas y ríos navegables. Cada una de estas perturbaciones es calificada en una escala de 0 a 10, según el nivel de perturbación de cada factor sobre los ecosistemas y luego sumadas, siendo que su rango inicia en 0 (áreas con baja perturbación y áreas silvestres) y no supera 80 (zonas completamente transformadas). El índice de Venter *et al.* (2016) fue validado al comparar las calificaciones humanas de perturbación y las producidas por el índice para 3114 muestras de 1 km², siendo que existe una fuerte conformidad entre las dos fuentes de datos, por lo tanto, una caracterización espacial robusta de presión antrópica.

Manejo de la colinealidad

La colinealidad se puede definir como la no independencia de dos o más variables explicativas dentro de un contexto de modelado estadístico que tiene por objetivo estimar las relaciones entre éstas y una variable de respuesta (Dormann *et al.*, 2013). Los datos bio-climáticos tienen obvias relaciones de dependencia, al ser manifestaciones diferentes del mismo proceso, el clima. Cuando se presenta este tipo de relaciones en el conjunto de datos ambientales y estos se usan sin ninguna consideración para modelar la distribución potencial de una especie, se puede incrementar la probabilidad de incurrir en errores tipo I (rechazar erróneamente la hipótesis nula de no efecto), predisponer la selección de variables fuertemente correlacionadas y aumentar la complejidad de los modelos de forma vana (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014).

Es por ello que se ha sugerido, sino eliminar, por lo menos disminuir la correlación dentro del conjunto a usar como variables explicativas o ambientales (Dormann *et al.*, 2013). En esta tesis, se disminuyó la colinealidad de las variables bio-climáticas usando un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Peterson *et al.*, 2011; Janžekovič y Novak, 2012; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014). Análisis que tuvo como objetivo re-definir el conjunto de variables ambientales, en términos de nuevas variables ('componentes') no correlacionadas y ortogonales (Abdi y Williams, 2010).

El ACP fue realizado sobre los datos de temperatura y precipitación de forma separada y en función de cada una de las áreas accesibles para cada especie y la República Mexicana. Lo anterior, con el fin de mantener la identidad de los elementos del clima usados y para tener en cuenta, que la relación entre las variables cambia a medida que la extensión geográfica varía. Para el análisis se extrajo la información ambiental de 10.000 localidades escogidas al azar dentro de cada superficie, usando el paquete *dismo* (Hijmans *et al.*, 2017a). Enseguida, esta

base de datos alimento la función `princomp` del paquete `stats`. El cálculo del ACP se realizó con la matriz de correlación para evitar que las variables con una mayor varianza dominaran el espacio multidimensional y no se distorsionara por las diferentes unidades de medida de las variables (Borcard *et al.*, 2011). Se consideró el criterio de Kaiser-Guttman para retener los componentes principales significativos, es decir, aquellos que tuvieran un eigenvalue superior a uno (Peres-Neto *et al.*, 2005a). La cantidad de componentes principales retenidos para la precipitación en todos los casos fue de 2 (100%), en tanto, la temperatura fue resumida en 2 (58.8%) o 3 (41.2%) componentes principales. Componentes que explicaban la gran mayoría (> 95%) de la varianza de los datos climáticos.

4.2.3. Entrenamiento, evaluación y selección

Maxent

Maxent es un software de modelado de distribución basado en los principios de máxima entropía (Phillips *et al.*, 2006). El uso de Maxent se ha consolidado en los últimos años, probando ser una herramienta útil en el modelado de la distribución potencial de especies invasoras (West *et al.*, 2016) y de alto desempeño (Elith *et al.* 2006, pero véase Qiao *et al.* 2015). Maxent estima la distribución potencial de una especie al maximizar la entropía de la misma (estrechamente cercana a la uniformidad geográfica), a la vez que da cuenta de las restricciones impuestas por la información disponible, es decir, las condiciones ambientales en las localidades registradas, y de las condiciones ambientales prevalecientes en el área accesible (Phillips *et al.*, 2006, 2017). En esta tesis se entiende que Maxent genera un índice continuo de valores que expresa la idoneidad ambiental para una especie en un espacio geográfico determinado (dentro del área de calibración o en zonas de proyección) (Pearson, 2008; Fitzpatrick *et al.*, 2013).

Entrenamiento

La estrategia para evidenciar los efectos de las variables antrópicas en el modelado de la distribución potencial de especies invasoras, dependió de la creación de dos formas generales de modelos por especie con Maxent (versión 3.3.3k, disponible en <https://github.com/mrmaxent/Maxent/tree/master/ArchivedReleases/3.3.3k>, climáticos y climático—antrópicas). El primero, fue entrenado con datos eminentemente climáticos (*clim*), mientras que el segundo integró capas antrópicas. Este factor cruzado permite que existan interacciones entre las variables climáticas y los factores antrópicas, de tal manera que se pueden identificar variaciones en la idoneidad dado el empleo o no de un conjunto de variables

predictivas.

Ahora bien, los modelos climático—antropicos tuvieron dos variantes, una integró capas antrópicas al mejor modelo climático ($clim + ant$), y otra integró las capas climáticas y antrópicas en un mejor modelo conjunto ($clim \times ant$). Aunque las diferencias puedan parecer sutiles, la forma en que se integra el índice de huella humana tiene repercusiones importantes en la concepción de la influencia humana para las especies invasoras. Cuando solo se agrega a un modelo climático construido el factor antrópico, implícitamente se asume que el uso de este ‘refina’ la predicción geográfica de la especie, la cual estaría ligada principalmente a factores biofísicos. Mientras que hacer uso del conjunto de los dos tipos de variables supone que la influencia humana hace parte del marco de variables que definen las tasas de crecimiento poblacional de las especies invasoras y por tanto, se encuentra al mismo nivel de los factores climáticos.

Maxent fue configurado utilizando el paquete ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014), evaluando diferentes combinaciones de regularización desde 1 a 5 en intervalos de uno, y seis clases de feature — L , lineal, LQ , lineal y cuadrático, H , hinge, LQH , lineal, cuadrático y hinge y $LQHPT$, lineal, cuadrático, hinge, producto y umbral. Todos los modelos fueron entrenados o generados con los registros de presencia de los grupos de **Entrenamiento** y en las áreas accesibles fuera de México por especie. Enseguida, estos modelos fueron proyectados o transferidos al área geográfica de México.

Dada esta transferencia espacial de los modelos, se midió la incertidumbre de los modelos a través de un análisis de paridad orientado a la movilidad (MOP) con la función *mop* del paquete **ntbox** (Osorio *et al.*, 2017). MOP refina la tradicional superficie de similaridad multivariada (MESS) implementada en Maxent (Elith *et al.*, 2010a). MOP permite identificar y visualizar la similaridad entre los ambientes usados para entrenar el modelo y aquellos en los cuales se proyecta, al producir una superficie raster que reporta la cercanía de una área dada a una distribución de referencia, en donde los valores iguales a cero representan extrapolación estricta, i.e., aquellas zonas donde no hay condiciones ambientales parecidas entre las dos áreas, y por tanto, su interpretación debe ser cautelosa o completamente evitada (Owens *et al.*, 2013).

Evaluación y selección

Los modelos fueron evaluados de dos maneras: desempeño y significación. La primera se entiende como la clasificación de registros de distribución observada y la segunda mide si las predicciones del modelo de las observaciones empíricas difieren de las expectativas de un

modelo aleatorio (Peterson *et al.*, 2011)). Estos dos aspectos fueron evaluados a partir de pruebas estadísticas dependientes e independientes de umbral. La evaluación dependiente de umbral consiste en transformar los mapas continuos binarios (presencia–ausencia) utilizando un umbral de corte que puede ser identificado a partir del parámetro \mathbf{E} , i.e., el porcentaje de presencias sobre las cuales existe algún nivel de incertidumbre, producto de errores taxonómicos, geográficos, entre otros (Peterson *et al.*, 2008). En este caso, se estableció que una décima parte de los registros de presencia puede contener errores, debido a que los datos fueron obtenidos de múltiples fuentes y no fue posible corroborar la identificación de los ejemplares. Los modelos se transformaron usando como umbral de corte el valor de idoneidad asociado al décimo percentil del conjunto de datos de calibración (Radosavljevic y Anderson, 2013), categorizando como presencia los valores mayores o iguales al valor umbral, y ausencia predicha, los menores. Con este mapa, se determinó la tasa de presencias que fueron incorrectamente predichas, también conocido como tasa de omisión observada (OR_{10}) (Fielding y Bell, 1997; Peterson *et al.*, 2011). Asimismo, cada modelo binario fue sujeto a una prueba binomial acumulada o de significación binomial (P_{binom}), evaluando si el número observado de éxitos era mayor que lo esperado por un clasificador binario aleatorio (función p_{binom} del paquete *stats*, Development Core Team 2011).

Además de la tasa de omisión, el desempeño del modelo fue evaluado con la prueba de la curva característica operativa del receptor (**ROC**) **parcial** (Peterson *et al.*, 2008). Esta prueba es una modificación de la curva ROC (Fielding y Bell, 1997), que compara las porciones de la curva ROC del modelo entrenado con uno aleatorio. La comparación se establece entre las porciones de la curva ROC que son relevantes para la especie de análisis, es decir, considerando el error de omisión o \mathbf{E} , y la prevalencia de la especie. La ROC parcial se determina calculando la razón entre el área bajo la curva (AUC) para valores observados (AUC_{pObs}) y el área bajo la línea de discriminación aleatoria ($AUC_{pAle} = 0,5$); si esta razón se aparta de 1, el modelo obtenido de la especie tiene un rendimiento mejor que el aleatorio. El cálculo de la razón se iteró 500 veces al permutar el 50% de datos de validación independientes, se calculó la media y se contó la cantidad de ocasiones que la razón estuvo igual o por debajo de 1, siendo ésta considerada como una medida de la significación del modelo (P_{conteo}). El procedimiento se implementó con la función `PartialRoc` del paquete *ENMGadgets* (Barve y Barve, 2017).

Dada la gran cantidad de modelos construidos por especie, las anteriores pruebas fueron usadas en un proceso jerárquico de selección de modelos, de la siguiente manera: con los dos subconjuntos de **Entrenamiento** se calculó la ROC_p y la P_{conteo} de los modelos

calibrados en las áreas de influencia fuera de México; aquellos modelos que tuvieron una razón $ROC_p > 1$ y $P\text{ conteo} \leq 0,05$ se les determinó el valor de OR_{10} , si este era menor que 0,10 y su prueba binomial $\leq 0,05$, se proyectaron al espacio geográfico de México. Los modelos proyectados fueron evaluados de igual manera, pero usando los registros de distribución en México o **Prueba**. Por último, a los modelos proyectados se les calculó el área predicha al ser transformados a binario. Este valor fue usado para seleccionar aquel modelo que habiendo superado las pruebas, predijera como idónea la menor área posible. De esta manera, fue elegido un único ‘mejor’ modelo para las clases $clim$ y $clim \times ant$ por especie. Mientras que para $clim + ant$, simplemente se eligió el modelo con los mismos ajustes de $clim$, pero integrando las capas antrópicas.

En los procesos subsiguientes fueron usados solamente los modelos que superaron exitosamente todas las pruebas.

4.3. Comparación de los modelos de distribución

Para la comparación de los modelos de distribución potencial, se determinaron tres características clave (CC): desempeño por medio del $ROC_{parcial}$ y OR_{10} , porcentaje de área predicha, en términos del área usada para proyectar, y complejidad. La complejidad fue establecida con el criterio de información de Akaike corregido $AICc$ (Burnham y Anderson, 2003; Warren y Seifert, 2010), el cual fue implementado con ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014). Enseguida, el valor calculado de cada característica fue sustraído entre clases de modelo y hallado el delta de cambio en el valor, de la forma:

$$CC_{clim \times ant(a)} - CC_{clim(a)} = \Delta CC_1 \quad (4-1)$$

$$CC_{clim + ant(a)} - CC_{clim(a)} = \Delta CC_2 \quad (4-2)$$

En donde CC es el valor de una característica clave para cada clase de modelo por especie a ($clim \times ant$, $clim + ant$ y $clim$). Por ejemplo, la tasa de omisión del mejor modelo conjunto climático—antrópico ($clim \times ant$) de la especie a , fue restada con la tasa de omisión del modelo climático ($clim$) de la misma especie. La significación estadística de estas discrepancias o deltas, fue hallada con una prueba de hipótesis de suma de rangos Wilcoxon no paramétrica de una cola (Sheskin y Sheskin, 2000; Bagdonavicius *et al.*, 2011), siendo las hipótesis:

$$H_0 : \Delta CC \geq 0, \quad \text{para todo } CC \in [Areapredicha, OR_{10}, AICc]$$

$$H_a : \Delta CC < 0$$

O bien

$$H_0 : \Delta CC \leq 0, \quad \text{para todo } CC \in [ROC_p]$$

$$H_a : \Delta CC < 0$$

Además, se contrastaron las características clave de las dos clases de modelos que integraban variables antrópicas, al calcular intervalos de confianza para la mediana del 95 % y una prueba Mann Whitney no paramétrica (Sheskin y Sheskin, 2000; Bagdonavicius *et al.*, 2011), siendo:

$$H_0 : Mdn\Delta CC_1 = Mdn\Delta CC_2$$

$$H_a : Mdn\Delta CC_1 \neq Mdn\Delta CC_2$$

En segundo lugar, se comparó la distribución de los valores de idoneidad predicha de los registros de distribución. Con este fin, se extrajo la información de las tres clases de modelo por cada ‘punto de presencia’ con la función `extract` del paquete *raster* (Hijmans *et al.*, 2017c). Enseguida se calculó el estimador Pearson de curtosis (k) y simetría (s) con las funciones `kurtosis` y `skewness` del paquete **moments** (Komsta y Novomestky, 2015). Además, se hallaron las diferencias de los valores de idoneidad entre las clases de modelo (Beans *et al.*, 2012), de la siguiente manera:

$$idonp_{clim \times ant(a)} - idonp_{clim(a)} = \Delta idonp_{(a)1} \quad (4-3)$$

$$idonp_{clim + ant(a)} - idonp_{clim(a)} = \Delta idonp_{(a)2} \quad (4-4)$$

En donde *idon* representa el valor de idoneidad predicha para un pixel *p* según cada clase de modelo (*clim*, *clim* × *ant* y *clim* + *ant*) para una especie *a*. Para establecer el cambio de la idoneidad por especie se calculó la media y error estándar de los cambios de idoneidad

por pixel ($\Delta idonp$) en intervalos de 0.05. Con ello, fue posible identificar el cambio en el conjunto completo de especies, al calcular la media y error estándar agrupado de todas las especies por cada intervalo i del $\Delta idonp$ (Zar, 2009). Siendo que la media agrupada para cada intervalo i se cálculo como:

$$\bar{x}_{agrupada(i)} = \frac{\sum n_{i(a)} \bar{x}_{i(a)}}{\sum n_{i(a)}} \quad (4-5)$$

Donde n_i es la cantidad de pixeles agrupados o tamaño de muestra del intervalo i y \bar{x}_i es la media del intervalo i para la especie a . Siendo la desviación estándar agrupada:

$$S_{agrupada(i)} = \sqrt{\frac{\sum (n_i - 1) S_{i(a)}^2}{\sum n_i(a) - k}} \quad (4-6)$$

Donde $S_{i(a)}^2$ es la varianza del intervalo i de la especie a , mientras que k es el número de especies usadas.

En tercer lugar, se compararon de forma espacial los cambios en la idoneidad predicha de las diferentes clases de modelo. La comparación se llevo a cabo pixel a pixel en las superficies de proyección o México, de dos formas diferentes: **i**) restando el valor de idoneidad para cada pixel p que compone cada capa raster de los modelos $clim \times ant$ y $clim + ant$ con la retícula de pixeles del modelo $clim$ por especie, con el fin de identificar el efecto general en la distribución espacial de la idoneidad, fueron sumadas las capas de diferencia; **ii**) midiendo la cantidad de superposición existente entre las clases de superficies por medio de coeficiente de correlación espacial no paramétrico de Tjostheim (Hubert y Golledge, 1982) implementado en la función `cor.spatial` del paquete *SpatialPack* (Osorio *et al.*, 2018). Este coeficiente permite caracterizar el grado al cual existe una correspondencia o asociación entre dos variables definidas en las mismas localidades, al comparar p_i pares de observaciones. De forma conveniente, la comparación se realiza teniendo en cuenta el grado al cual un valor de una de las variables ocupa posiciones cercanas en la otra y viceversa, por ende, permite contar con fenómenos de auto correlación espacial (Hubert y Golledge, 1982).

Por ultimo, fue establecida la relación de las diferencias entre los modelos con los valores del índice de huella humana, al ajustar una regresión lineal por especie y en el conjunto de estas. Para asegurar la independencia de las muestras y evitar problemas de autocorrelación, se determinó el rango límite de correlación, es decir, el límite de distancia mas allá del cual los datos no están correlacionados espacialmente. Este fue calculado usando el paquete **automap** (Hiemstra, 2013). Posteriormente, se descartaron observaciones a una distancia

menor del rango con el paquete **ntbox**. La información de las localidades con una distancia mayor a la del rango fue usada para alimentar la regresión lineal. La normalidad de los residuos fue establecida con un diagrama cuantil—cuantil y una prueba Shapiro-Wilk de dos colas.

4.4. Contraste del uso potencial de los modelos en la identificación de riesgo

Con el propósito de identificar zonas de riesgo en las ANP, se transformaron los mapas continuos de idoneidad a mapas binarios o logísticos, utilizando como umbral de corte el valor de idoneidad del décimo percentil de los datos de calibración (como se mencionó anteriormente). Enseguida, los mapas binarios por cada clase de modelo fueron sumados o sobrepuestos; como resultado, se obtuvieron tres mapas de agregación o acumulación de especies, referidos aquí como ‘riesgo potencial’. A estos mapas de acumulación de especies se les restaron las áreas de extrapolación estricta identificadas por medio del análisis MOP por especie. Los mapas se calcularon haciendo uso del paquete raster (Hijmans *et al.*, 2017c). El impacto de invasión, no necesariamente se da por mayor número de especies. Pero en principio, habría más plantas establecidas, cuya presencia podría dispararse o facilitar el acceso de nuevos invasores, acelerando los cambios en los ecosistemas nativos (Simberloff y Von Holle, 1999).

Los valores de riesgo potencial de especies invasoras en las ANP se extrajeron al sobreponer los mapas, con los datos espaciales de las áreas protegidas. El número medio de especies predichas por pixel y ANP fueron comparados con una prueba no paramétrica Kruskal Wallis, la cual contrasta las medianas de las muestras y permite identificar, si por lo menos alguna de éstas es estadísticamente diferente. Cuando se evidenciaron diferencias entre la cantidad de especies invasoras predichas (medianas) de las diferentes clases de modelo, se realizó una prueba Dunnett-like (no paramétrica) de forma pareada (Zar, 2009).

5. Resultados

5.1. Modelos generados

En esta tesis se generaron 10.225 modelos de distribución potencial para 25 plantas invasoras en México, con el fin de examinar la influencia de factores climáticos y antropogénicos en la distribución de especies invasoras y contrastar el uso simultáneo de tales factores la identificación del riesgo de establecimiento. Se generaron 5.100 modelos con variables climáticas *clim* y los restantes con una combinación de variables climáticas y de disturbio antrópico. De estos últimos, 25 suman la variable antrópica a los modelos climáticos (*clim + ant*) y 5.100 integran el factor antrópico dentro de un modelo conjunto (*clim × ant*). En otras palabras, se construyeron 445 modelos por especie: 222 *clim*, uno *clim + ant* y 222 *clim × ant*.

El rendimiento y significancia de los modelos varió a través de la combinación de ajustes del modelado: features, regularización y área accesible, especies y clase de modelo (ver figura 5-1). Es tanto así, que el rango de valores calculado para varias medidas, comprende una gran parte del espectro posible. Por ejemplo, el valor mínimo de ROC_p calculada con registros para todas las especies es de 0.95 y el máximo de 1.82, de un espectro potencial de 0 a 2; mientras que su prueba de significación por conteo toma valores de 0 a 1, abarcando todo el intervalo posible. La misma premisa es válida para la Tasa de Omisión con datos de Prueba y para el área predicha en México.

El anterior panorama indica que se generaron una gran cantidad de modelos que no satisfacen las condiciones dadas para ser aceptados y usados en este ejercicio. Incluso, para algunas especies como *Senecio inaequalis* y *Digitaria sanguinalis*, no se generó ningún modelo que cumpliera con una tasa de omisión igual o menor a 0.10 y un valor de probabilidad binomial menor o igual a 0.05. Mientras que para otras, solo una o dos de las clases de modelos fueron aceptados y usados. De esta forma, 21 modelos de la clase *clim* fueron aceptados, 14 de la clase *clim + ant*, y 20 de *clim × ant*. Las tres clases de modelos, fueron seleccionadas simultáneamente para 14 especies. En el cuadro 5-1 se resumen los ajustes y características clave de los modelos seleccionados por especie.

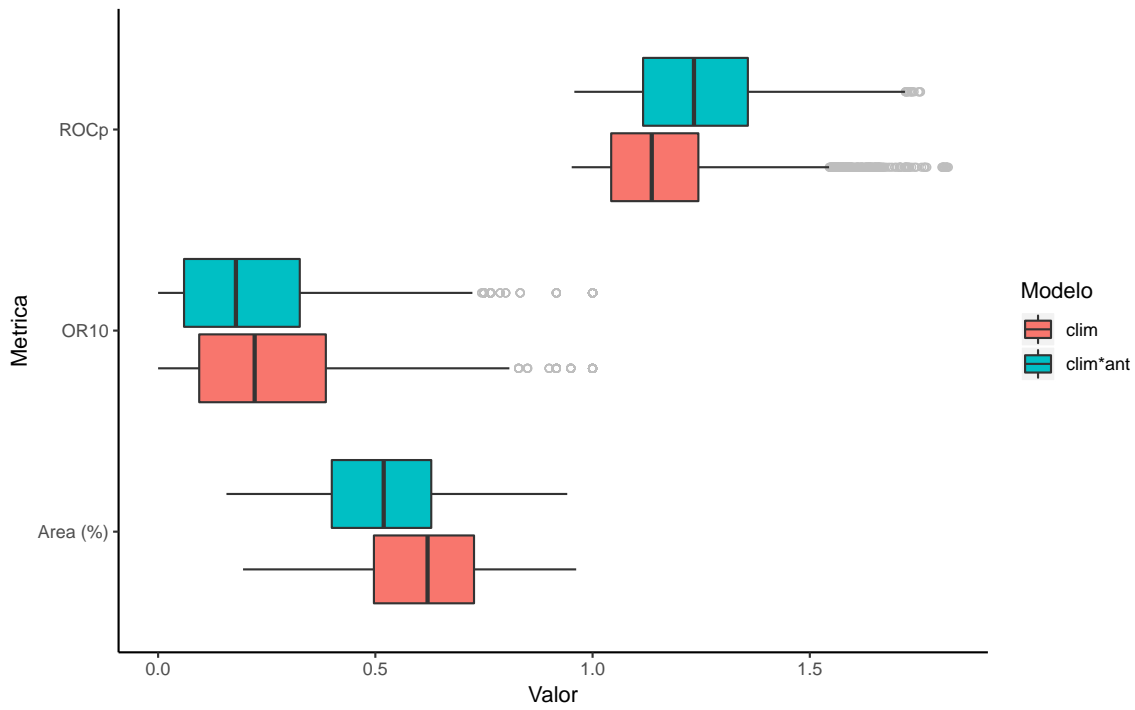


Figura 5-1. Variabilidad del desempeño, significancia y área de las clases de modelo *clim* y *clim* × *ant*.

Cuadro 5-1.

Características de los modelos seleccionados por especie y clase. En gris (rojo en la versión digital) se identifican las clases en donde ningún modelo generado cumplió exitosamente los criterios de selección. De la misma manera se señala el área de influencia o *M* usada para generar los modelos. El Ajuste hace referencia a la combinación de ‘features’ y regularización usada en el software Maxent. Los símbolos *L*, *Q*, *P*, *H* y *T* hacen referencia a ajustes lineales, cuadráticos, producto, hinge y umbral; mientras que los números indican el nivel de regularización del modelo, siendo uno el que mas restringe y cinco el más flexible. Además, se detallan los valores obtenidos en la evaluación con registros de **Prueba**: Roc Parcial (ROCp) y tasa de omisión (OR10). El Area establece la prevalencia de la especie en las regiones de proyección o el área predicha por el modelo en México. La importancia en la permutación (IP) muestra dentro del paréntesis la importancia acumulada de las variables climáticas en el modelo y fuera de este, la del índice de huella humana. AICc denota la complejidad del modelo y se presenta en miles.

Especie	Clase	M (km)	Ajuste	ROCp ^a	OR10 ^b	Area (%)	IP (%)	AICc (10 ³)
<i>A. lebeck</i>	<i>clim</i>	400	H5	1.32	0.08	50.7	0 (100)	10.48
	<i>clim + ant</i>	400	H5	1.37	0.06	51.7	39.4 (60.6)	10.10
	<i>clim × ant</i>	600	LQH4	1.38	0.09	42.2	33.2 (66.8)	10.15
<i>A. cotula</i>	<i>clim</i>	600	LQH4	1.30	0.09	55.5	0 (100)	33.75
	<i>clim + ant</i>	600	LQH4	1.27	0.27	51.3	53.1 (46.9)	32.89
	<i>clim × ant</i>	400	H5	1.33	0.09	55.9	58.0 (42)	32.07
<i>A. semibaccata</i>	<i>clim</i>	200	LQHP3	1.36	0.08	47.8	0 (100)	21.30
	<i>clim + ant</i>	200	LQHP3	1.44	0.08	41.8	45.9 (54.1)	20.51
	<i>clim × ant</i>	300	LQHPT3	1.46	0.08	36.9	40.4 (59.58)	20.41
<i>B. rubens</i>	<i>clim</i>	50	LQ1	1.49	0	61.4	0 (100)	37.54
	<i>clim + ant</i>	50	LQ1	1.47	0	60.3	19.8 (80.2)	37.41
	<i>clim × ant</i>	500	L1	1.43	0	60.2	27.3 (72.7)	41.48
<i>B. tectorum</i>	<i>clim</i>	500	L1	1.50	0	80.0	0 (100)	61.46
	<i>clim + ant</i>	500	L1	1.39	0	64.4	54.3 (45.7)	60.49
	<i>clim × ant</i>	400	L5	1.42	0	63.8	54.6 (45.4)	59.52
<i>B. delagoense</i>	<i>clim</i>	500	H1	1.46	0.08	30.7	0 (100)	5.81
	<i>clim + ant</i>	500	H1	1.57	0.17	27.4	19.3 (80.7)	5.72
	<i>clim × ant</i>	200	LQHPT3	1.46	0.08	26.9	28.6 (71.4)	5.17
<i>C. cajan</i>	<i>clim</i>	50	H2	1.22	0	88.1	0 (100)	13.37

Continúa en la siguiente página

Cuadro 5-1 – *Continua de la pagina anterior*

Especie	Clase	M (km)	Ajuste	ROCp ^a	OR10 ^b	Area (%)	IP (%)	AICc (10 ³)
<i>C. equisetifolia</i>	<i>clim</i> + <i>ant</i>	50	H2	1.56	0	56.7	85.4 (14.6)	13.07
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	300	H3	1.32	0.10	47.9	72.8 (27.2)	15.10
	<i>clim</i>	500	H5	1.20	0.07	65.3	0 (100)	10.87
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	500	H5	1.31	0.16	46.3	45.7 (54.3)	10.46
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	600	L3	1.47	0.01	53.7	66.4 (33.6)	10.52
<i>C. roseus</i>	<i>clim</i>	600	LQH2	1.22	0.09	60.3	0 (100)	18.54
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	600	LQH2	1.36	0.05	48.9	53.1 (46.9)	17.16
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	600	LQH2	1.36	0.05	48.9	53.1 (46.9)	17.16
<i>C. ciliaris</i>	<i>clim</i>				NA			
	<i>clim</i> + <i>ant</i>				NA			
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	200	LQ1	1.15	0.10	67.2	35.0 (65)	36.73
<i>C. vulgare</i>	<i>clim</i>	200	LQHPT5	1.28	0	62.2	0 (100)	57.91
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	200	LQHPT5	1.37	0.14	56.5	25.6 (74.4)	57.38
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	100	LQ5	1.37	0	63.6	38.9 (61.1)	55.65
<i>C. selloana</i>	<i>clim</i>	600	LQ1	1.46	0.09	40.8	0 (100)	11.37
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	600	LQ1	1.42	0.18	33.7	22.6 (77.4)	10.82
	<i>clim</i> × <i>ant</i>				NA			
<i>C. australis</i>	<i>clim</i>	200	L1	1.25	0	76.6	0 (100)	19.11
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	200	L1	1.24	0.11	65.3	43.3 (56.7)	18.43
	<i>clim</i> × <i>ant</i>				NA			
<i>C. grandiflora</i>	<i>clim</i>	400	L3	1.13	0.10	74.8	0 (100)	6.97
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	400	L3	1.24	0.06	73.2	65.6 (34.4)	6.86
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	50	LQHPT1	1.22	0.09	58.0	26.7 (73.3)	5.38
<i>E. curvula</i>	<i>clim</i>	100	LQHPT4	1.27	0.07	57.6	0 (100)	34.06
	<i>clim</i> + <i>ant</i>	100	LQHPT4	1.43	0.02	61.6	27.8 (72.2)	33.71
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	300	LQHP1	1.39	0.09	45.3	15.9 (84.1)	35.52
<i>F. vulgare</i>	<i>clim</i>				NA			
	<i>clim</i> + <i>ant</i>				NA			
	<i>clim</i> × <i>ant</i>	600	L3	1.49	0.04	47.3	69.1 (30.9)	27.71

Continua en la siguiente pagina

Cuadro 5-1 – *Continua de la pagina anterior*

Especie	Clase	M (km)	Ajuste	ROCp ^a	OR10 ^b	Area (%)	IP (%)	AICc (10 ³)
<i>M. minutiflora</i>	<i>clim</i>	500	LQHP4	1.40	0.08	46.2	0 (100)	14.54
	<i>clim + ant</i>	500	LQHP4	1.49	0.04	42.8	30.3 (69.7)	14.10
	<i>clim × ant</i>	500	LQHPT1	1.44	0.08	40.9	30.3 (69.7)	14.15
<i>M. repens</i>	<i>clim</i>	50	H5	1.07	0.09	81.3	0 (100)	42.40
	<i>clim + ant</i>	50	H5	1.13	0.03	88.8	87.1 (12.9)	42.01
	<i>clim × ant</i>	50	LQH1	1.08	0.09	79.0	65.2 (34.8)	42.04
	<i>clim</i>	500	LQHPT2	1.39	0.09	45.9	0 (100)	99.13
<i>P. pratensis</i>	<i>clim + ant</i>	500	LQHPT2	1.51	0	51.6	24.9 (75.1)	113.12
	<i>clim × ant</i>	500	LQHPT2	1.51	0	51.6	24.9 (75.1)	113.12
<i>R. cochinchinensis</i>	<i>clim</i>	100	LQH5	1.53	0.05	57.4	0 (100)	11.33
	<i>clim + ant</i>	100	LQH5	1.71	0	58.4	42.6 (57.6)	11.13
	<i>clim × ant</i>	600	LQHP3	1.35	0.1	57.4	35.0 (65.0)	12.55
<i>S. kali</i>	<i>clim</i>	500	H4	1.19	0.09	62.1	0 (100)	25.58
	<i>clim + ant</i>	500	H4	1.35	0.01	56.3	48.3 (51.7)	25.07
	<i>clim × ant</i>	200	LQHPT1	1.42	0.03	55.3	47.3 (52.7)	23.96
<i>S. secundatum</i>	<i>clim</i>	50	LQHPT2	1.16	0.09	69.4	0 (100)	11.08
	<i>clim + ant</i>	50	LQHPT2	1.19	0.23	44.2	56.4 (43.6)	10.70
	<i>clim × ant</i>				NA			
<i>Z. aethiopica</i>	<i>clim</i>	600	LQHPT2	1.68	0.04	22.4	0 (100)	9.15
	<i>clim + ant</i>	600	LQHPT2	1.75	0.04	18.9	12.2 (87.8)	8.89
	<i>clim × ant</i>	500	LQHPT1	1.70	0.07	18.2	13.9 (86.1)	8.82

^a Valor calculado con registros de **Prueba**. *p* conteo < 0.01

^b Valor calculado con registros de **Prueba**. *p* binomial < 0.001

5.2. Comparación de los modelos

5.2.1. Características clave o métricas

Fueron comparadas algunas características clave de los modelos de distribución potencial: (a) desempeño independiente y (b) dependiente de umbral, (c) área predicha y (d) complejidad.

En cuanto al desempeño independiente de umbral, los deltas de ROC_p están mayoritariamente por encima de 0, con resultados negativos en dos especies para ambas clases de modelos *B. rubens* y *B. tectorum*, mientras que *S. kali* solo registra un delta negativo en la clase $clim \times ant$ (ver figura 5-2a). El cambio es sutil pero al parecer, el uso simultáneo de variables climáticas y antrópicas mejora significativamente el desempeño de los modelos, bien sea eligiendo un modelo conjunto ($W = 82, p < 0.05$) o simplemente, sumando una capa antrópica ($W = 96, p < 0.01$). De hecho las medianas de cada conjunto de deltas son similares ($Mdn \Delta_{(clim \times ant) - clim} = 0.081$ y $Mdn \Delta_{(clim + ant) - clim} = 0.10$) y sus intervalos de confianza se encuentran superpuestos ($IC\Delta_{(clim \times ant) - clim} = (0.013, 0.11)$; $IC\Delta_{(clim + ant) - clim} = (0.061, 0.16)$), por lo que no se encontraron diferencias significativas ($U = 73, p = 0.26$).

Al ser comparado el desempeño dependiente de umbral con la tasa de omisión del 10% entre los modelos $clim \times ant$ y $clim$, aproximadamente la mitad de éstos tienden a disminuir la tasa de omisión y la otra mitad, a aumentar hasta en un décimo (ver figura 5-2b). Siendo pues que su cambio no es significativo a través de todas las especies ($W = 30, p = 0.62$) e incluso, el uso de este tipo de modelo puede ser contraproducente en un ejercicio orientado a la predicción. Mientras que entre los modelos $clim + ant$ y $clim$ la mayoría mejora significativamente su tasa de omisión ($W = 0, p = 0.001$). En este caso, se encuentran diferencias significativas entre las medianas ($U = 153.5, p < 0.01$), siendo que la mediana del delta entre $clim \times ant - clim$ se ubica en 0 y para $clim + ant - clim$ en -0.039 . Aunque los valores son muy similares, los intervalos de confianza no se solapan ($IC\Delta_{(clim \times ant) - clim} = (-0.008, 0.037)$; $IC\Delta_{(clim + ant) - clim} = (-0.054, 0)$).

Por su parte, el área geográfica predicha como idónea por cada modelo, disminuye al usar las capas antrópicas (figura 5-2c). En algunas especies, su disminución es dramática, hasta aproximadamente 40% en el caso de *C. cajan*. Este cambio es sistemático y significativo al comparar los modelos $clim + ant$ y $clim$ ($W = 7, p < 0.01$). A pesar de que el delta entre $clim \times ant - clim$ no fue significativo ($W = 29, p = 0.074$), es valioso hacer notar que incluso, de esta forma, para la mayoría de estas especies, la estrategia reduce ostensiblemente el espacio predicho como idóneo. La mediana del $\Delta_{(clim \times ant) - clim}$ es igual a -7.67

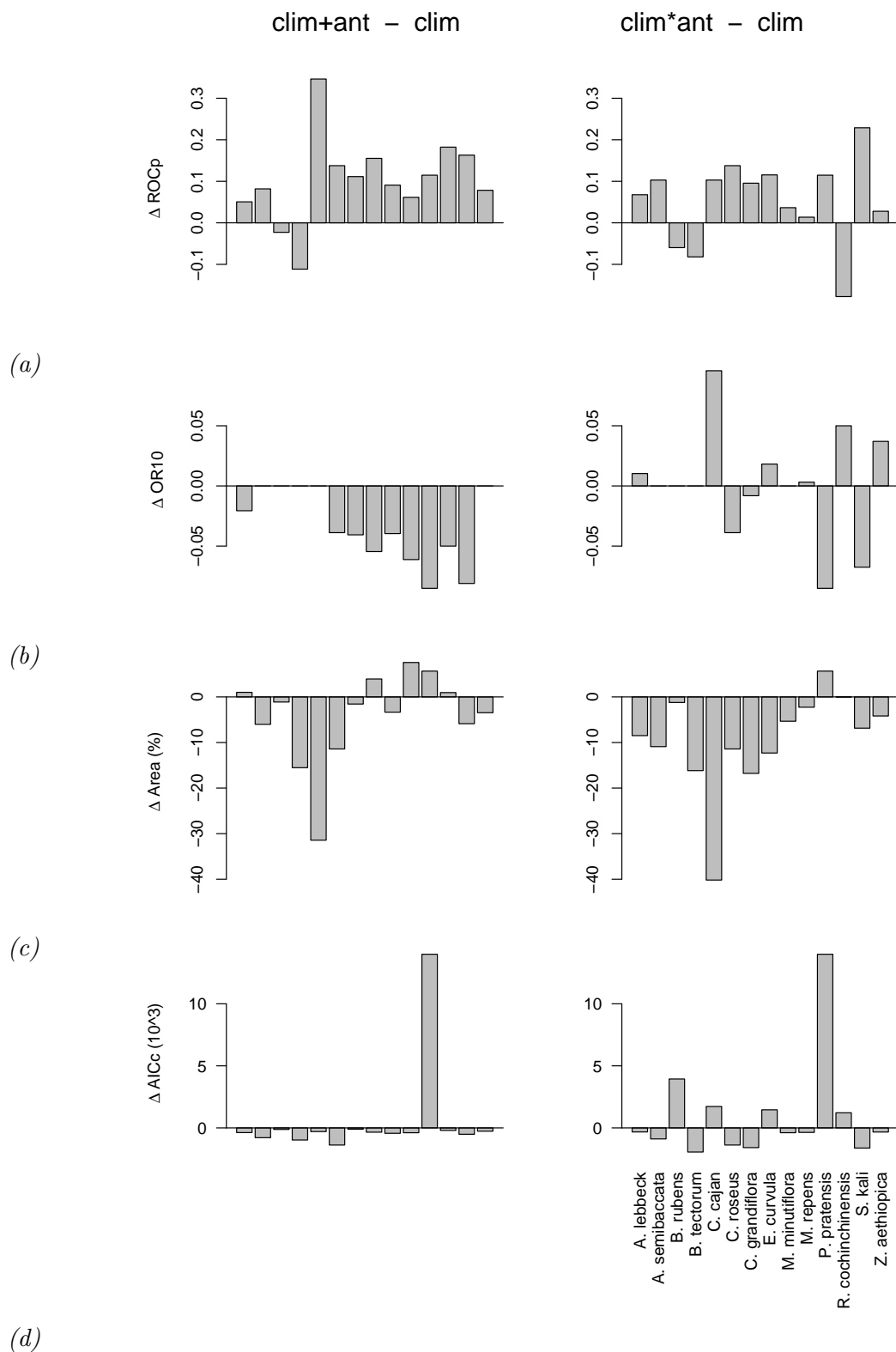


Figura 5-2. Deltas de cambio del desempeño, área predicha y complejidad entre las clases de modelo para 14 especies de plantas invasoras. El delta del área se presenta en términos de porcentaje predicho. Con el fin de facilitar la comparación entre especies, los modelos están ordenadas alfabéticamente en cada gráfico. Los datos brutos pueden encontrarse en el cuadro **5-1**

y para $\Delta_{(clim+ant)-clim}$ es -2.45. Los intervalos de confianza están solapados de forma parcial ($IC\Delta_{(clim \times ant)-clim}$: -12.3 y -1.21; e $IC\Delta_{(clim+ant)-clim}$: -6.01 y 3.93), por lo que no se encontraron diferencias significativas ($U=62$, $p= 0.10$).

Respecto al comportamiento de la complejidad (ver figura 5-2d), el delta entre los modelos $clim \times ant$ y $clim$ no es diferente o menor que cero ($W = 52$, $p = 0.5$), mientras que la diferencia entre $clim + ant$ y $clim$ si es significativa y direccional ($W = 14$, $p = 0.008$). A pesar de lo anterior, no se encontraron diferencias significativas entre las medianas ($U = 97$, $p = 0.98$). La mediana del cambio entre $clim \times ant$ y $clim$ se localiza en -347.4 y para $clim + ant$ y $clim$ en -362.7, valores muy similares y aún mas, teniendo en cuenta que los intervalos de confianza están completamente superpuestos ($IC\Delta_{(clim \times ant)-clim} = (-1379, 1728)$; $IC\Delta_{(clim+ant)-clim} = (-511 \text{ y } -123)$).

Comparación de la idoneidad

El impacto de los factores antrópicos varió a través del rango de valores de idoneidad. Para la mayoría de las especies, la distribución fue alterada de forma sustancial. Esto se puede evidenciar en el cambio negativo de la curtosis (ver anexo C), indicando que la distribución se torna más homogénea y uniforme. Este patrón se intensifica en *A. semibaccata*, *C. cajan* y *M. minutiflora*. De hecho, la variación de los deltas de idoneidad, medida con el coeficiente de variación, tiene una asociación negativa moderada con el cambio de la curtosis ($k \sim r_s \Delta idonp_1 = -0,70$, $p = 0.0034$; $k \sim r_s \Delta idonp_2 = -0,72$, $p = 0.0024$). En cuanto a la simetría, las distribuciones de los valores de idoneidad en los modelos climáticos están sesgados negativamente, concentrándose la mayor cantidad de datos en intervalos de idoneidad media a alta (0.5–0.75). Mientras que los modelos que integran variables de disturbio humano, tienden a tener un sesgo positivo, aglomerándose los datos en intervalos de idoneidad baja y media, aunque en algunos casos repunta en los sectores de idoneidad mas alta (0.75–1), como en el caso de *A. lebbeck* o *B. rubens* (ver anexo C).

Cuando se agrupan las diferencias entre los modelos climáticos y los modelos que integran capas antrópicas de todas las especies, se revelan cambios generales en la distribución de los valores de idoneidad. Como se puede observar en la figura 5-3 los datos que se redistribuyen, provienen de registros de distribución con valores de idoneidad por debajo de 0.25 y por encima de 0.75. En este sentido, una gran cantidad de datos de baja idoneidad aumentan su valor, mientras que la idoneidad de los datos de alta idoneidad disminuye. De lo anterior se puede deducir que cuando se usan capas antrópicas, las distribuciones de idoneidad tienden a la uniformidad. Uniformidad que se incrementa en la clase de modelo $clim \times ant$.

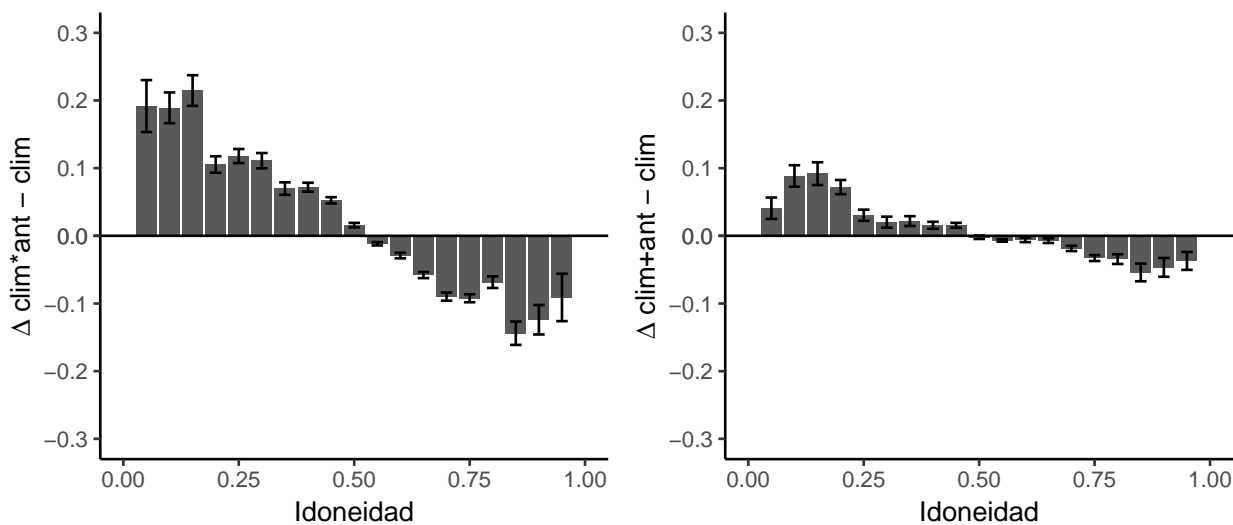


Figura 5-3. Media y desviación estándar agrupada de la diferencia entre los valores de idoneidad predicha de las diferentes clases de modelo para todos los registros de distribución.

Ahora bien, al comparar espacialmente los cambios en la idoneidad a nivel de especie, las diferencias son notables. Los coeficientes de correlación espacial de Tjoshteim informan de una similitud baja a moderada, e incluso con dirección opuesta como en el caso de *A. lebeck*, *E. curvula* y *M. repens*. El caso de *C. grandiflora* es la excepción, en donde los modelos *clim* × *ant* y *clim* + *ant* tienen una correlación de 1 (ver cuadro 5-2). Cuando se exploran visualmente las diferencias (ver anexo B de cada especie, fila ‘Diferencias’), se observa una redistribución de los valores de idoneidad que es específica para cada especie y en algunos casos, al tipo de modelo. Sin embargo, es interesante hacer notar que a pesar de la reconfiguración de la idoneidad, la predicción binaria es muy similar, pero tiende a fragmentarse. En algunas especies, los modelos que usan variables antrópicas predicen áreas de presencia por fuera de las zonas que predice el clima (ver anexo B, fila ‘M. binario’). Según el análisis de regresión lineal de cambios en la idoneidad en función del índice de huella humana, éstos tienen una relación lineal exigua con la variable e incluso la bondad de ajuste es muy precaria, excepto para *A. semibaccata*, *C. cajan*, *C. roseus* y *C. grandiflora* y los modelos *clim* + *ant* de las especies *B. rubens*, *B. tectorum* y *P. pratensis* (ver anexo D).

Cuando las diferencias son agregadas, los cambios en la idoneidad están acentuadas en las áreas con mayor disturbio antrópico. En los mapas se denotan algunas de las las ciudades más grandes del país, así como complejos industriales y agro-industriales que se ubican en el Golfo y sus zonas de influencia (ver figura 5-4). El análisis de regresión lineal de los valores agregados en función del índice de huella humana refuerza esta idea, ya que las pendientes

Cuadro 5-2.

Valores del coeficiente de correlación espacial Tjoshteim entre las clases de modelo.

Especie	Correlación Tjoshteim		
	<i>clim</i> – <i>clim</i> × <i>ant</i>	<i>clim</i> – <i>clim</i> + <i>ant</i>	<i>clim</i> × <i>ant</i> – <i>clim</i> + <i>ant</i>
<i>A. lebbeck</i>	0.18	-0.18	0.03
<i>A. semibaccata</i>	0.48	0.33	0.47
<i>B. rubens</i>	0.43	0.49	0.59
<i>B. tectorum</i>	0.31	0.70	0.39
<i>C. cajan</i>	0.52	0.54	0.74
<i>C. roseus</i>	0.25	0.28	0.65
<i>C. grandiflora</i>	0.59	0.59	1
<i>E. curvula</i>	0.01	-0.27	0.34
<i>M. minutiflora</i>	0.60	0.48	0.52
<i>M. repens</i>	-0.17	0.07	0.03
<i>P. pratensis</i>	0.01	-0.05	0.09
<i>R. cochinchinensis</i>	0.32	0.58	0.37
<i>S. kali</i>	0.18	0.16	0.41
<i>Z. aethiopica</i>	0.15	0.61	0.13

tienen un valor bajo ($clim \times ant = 0.24$ $p < 0.001$; $clim + ant = 0.22$, $p < 0.001$), pero con una bondad de ajuste alta ($r_{aju}^2 = 0.87$ y $r_{aju}^2 = 0.90$).

5.3. Contraste del uso potencial en la detección de riesgo

El patrón de la acumulación de las especies invasoras analizadas muestra que el centro y nororiente del país son las zonas más vulnerables al establecimiento de especies invasoras en las tres clases de modelo (ver figura 5-5). La vulnerabilidad se difumina y fragmenta al ser usadas variables antropogenicas, como en la Sierra Madre Occidental y la península de Baja California. Esta tendencia se mantiene al analizar el número de especies invasoras predichas en Áreas Naturales Protegidas (ver figura 5-5d). En concordancia, los valores del rango, mediana y cuartiles disminuyen en los modelos que usan variables antrópicas, y a pesar de una importante superposición, sus distribuciones y medianas son significativamente diferentes ($H' = 1724$, $p < 0.001$). Las diferencias entre las clases de modelos se propagan cuando se hacen comparaciones pareadas ($clim$ vs $clim \times ant$, $D' = 41.24$ $p < 0.001$; $clim$ vs $clim + ant$, $D' = 24.76$ $p < 0.001$; $clim \times ant$ vs $clim + ant$, $D' = 16.47$ $p < 0.001$).

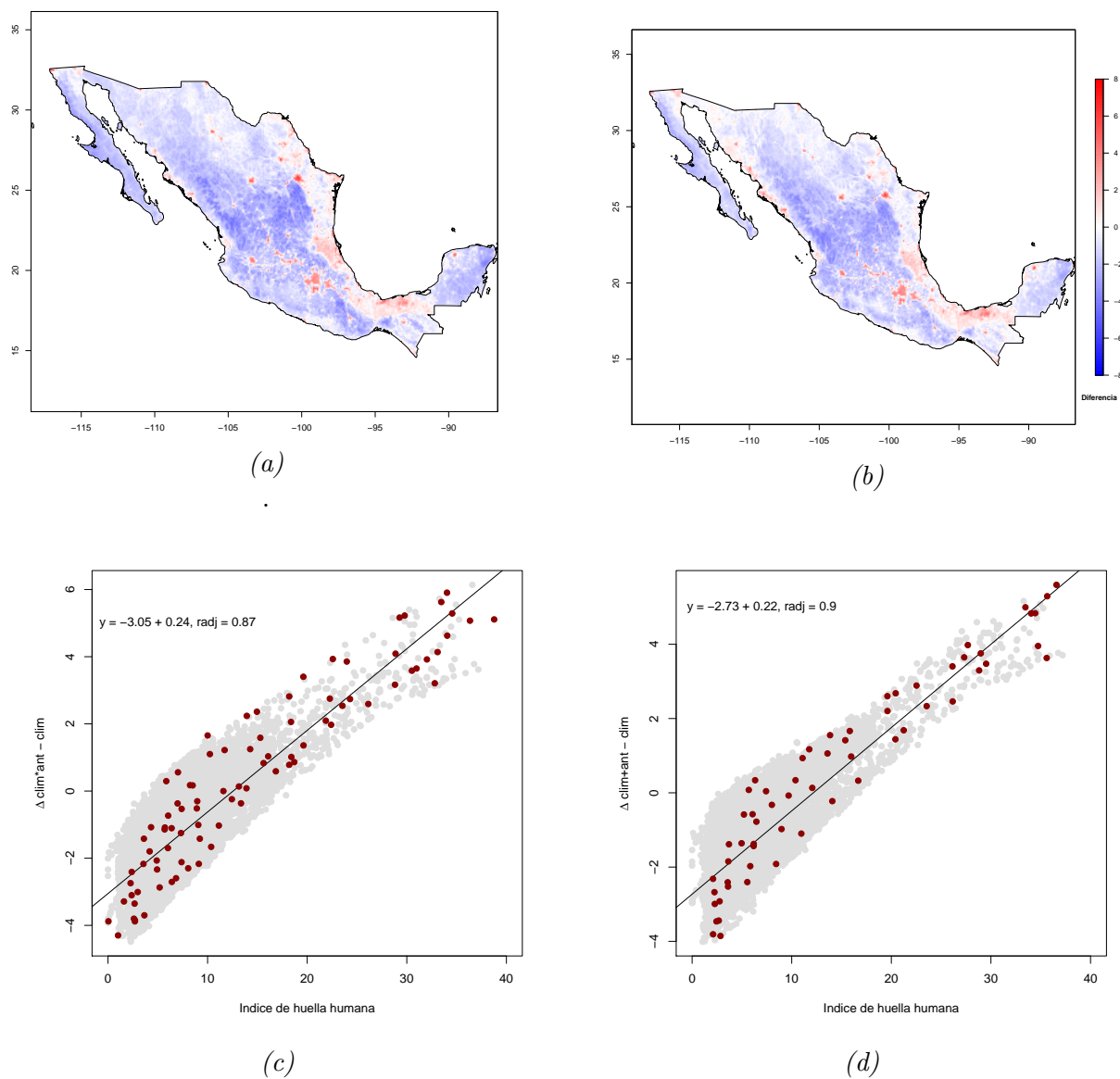


Figura 5-4. Diferencias de idoneidad predicha entre los modelos que integran variables antrópicas y climáticas, y análisis de regresión lineal. La fila superior muestra los cambios agregados de idoneidad (a) entre *clim* y *clim* \times *ant* y (b) la agregación de la sustracción de *clim* con *clim* + *ant*. Así como el diagrama de dispersión y recta de regresión lineal del cambio agregado en función del índice de huella humana para cada modelo (c y d). En gris claro se representan los datos espacialmente correlacionados y en rojo los no correlacionados, usados para la regresión lineal.

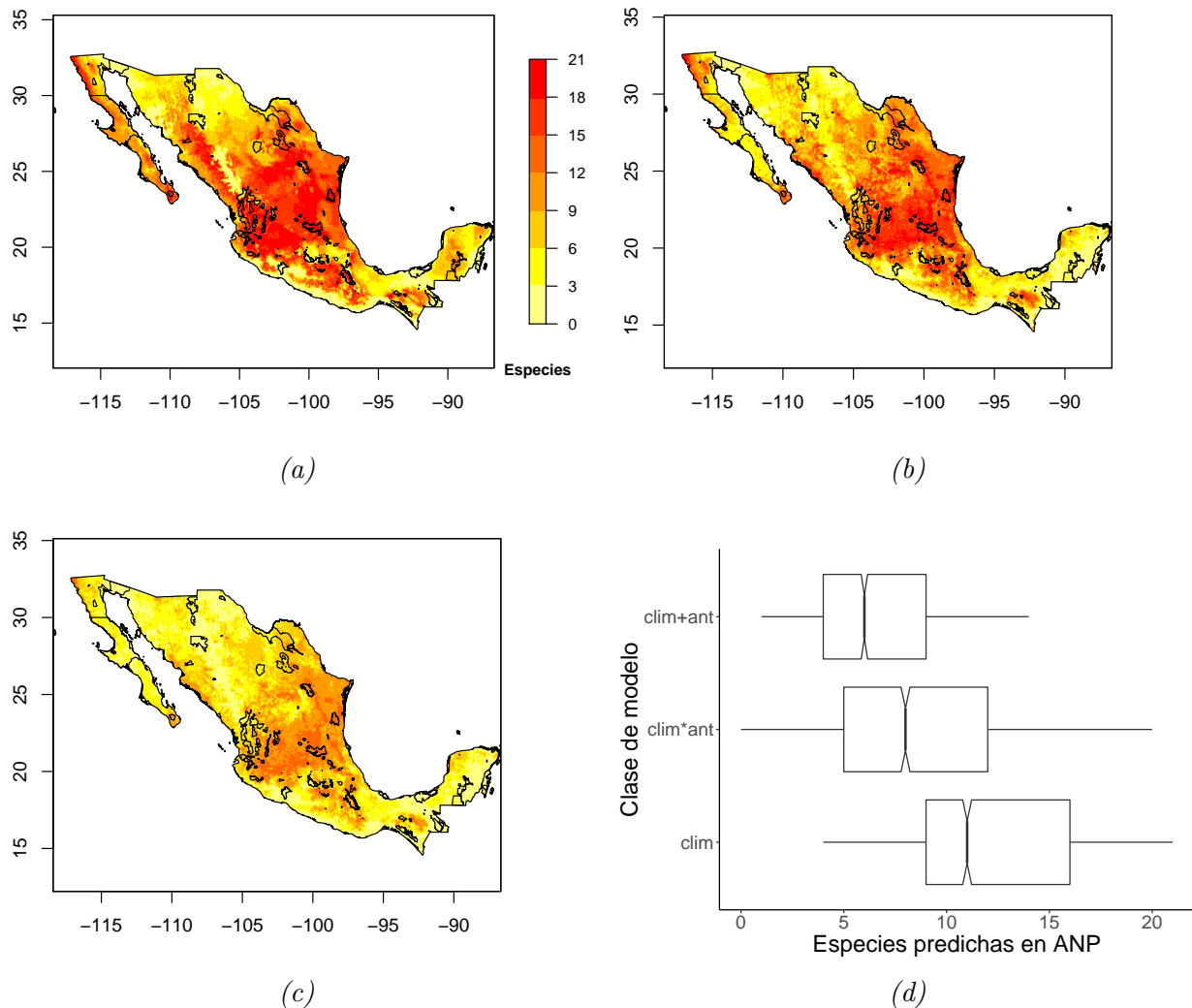


Figura 5-5. Mapas de agregación espacial de las especies analizadas por cada clase de modelo. En la figura (a) se presenta el mapa de agregación de la clase *clim*, la acumulación de especies invasoras es alta, especialmente en el centro y noreste del país; mientras que las figuras (b) y (c) muestran la agregación de las clases *clim* × *ant* y *clim* + *ant* respectivamente, en estos se aprecia como la cantidad de especies invasoras predichas disminuye, fragmenta y contrae, particularmente en la clase *clim* + *ant*. En la figura (d) se presenta un diagrama de caja y bigotes del número de plantas invasoras en las Áreas Naturales Protegidas de México por cada clase de modelo, en el cual se observa una disminución constante en los modelos que usan variables antrópicas, esto se debe, por una parte, a que las Áreas Naturales Protegidas tienen una menor influencia antrópica, y por otra, el efecto de disminución, fragmentación y contracción de estas variables sobre la distribución potencial de las especies analizadas.

6. Discusión

Esta tesis tuvo como propósito examinar la influencia de las variables climáticas y factores antropogénicos en la distribución potencial de plantas invasoras terrestres presentes en Áreas Naturales Protegidas de México y su potencial uso para informar decisiones de manejo. Para ello, se diseñó una estrategia que comparó modelos de distribución potencial generados con variables climáticas y modelos que integran variables climáticas y antrópicas simultáneamente.

Un examen de las 25 especies usadas en la tesis revela un fuerte sesgo hacia arbustos no leñosos y plantas herbáceas, usadas para forraje, ornamentación, estabilización de suelos y medicinas (véase el cuadro 4-1). Lo anterior concuerda con el hecho de que las plantas invasoras más extendidas en el mundo, han sido introducidas intencionalmente y son usadas para propósitos específicos (McNeely, 2001). Dentro de las 25 especies se incluyen también organismos que se han denominado como maleza, que aunque no tienen un uso aparente, sí aprovechan las condiciones artificiales generadas por el comercio y cultivo intensivo de otras plantas para establecerse y dispersarse, bien sea hacia campos cultivados, pastizales y bosques perturbados o relictos naturales, en lo que se ha denominado como complejos ‘cultivo—maleza—planta invasora’ (Radosевич *et al.*, 2007).

En la mayoría de los modelos climático-antrópicos los factores analizados tienen en promedio una contribución similar. Siendo que las variables relacionadas con las condiciones climáticas fueron ligeramente más importantes en 22 de los 34 modelos climático—antrópicos aceptados, mientras que los factores socio-económicos en 11 modelos (véase el cuadro 5-2). La influencia de la idoneidad climática en la constitución de la distribución geográfica exótica de las especies invasoras es ampliamente reconocida, ya que por una parte, impone los límites básicos para que un área pueda ser colonizada por una especie, y por otra, configura indirectamente la fisonomía de la vegetación y composición florística (Lomolino *et al.*, 2016), es decir, el marco biótico general en donde se da la invasión. Mientras que la importancia de los factores socio—económicos puede ser explicada por dos elementos relacionados: **i**) las diversas actividades humanas conllevan al aumento de la presión del propágulo, es decir, au-

mentan la probabilidad de introducción y el número de individuos introducidos (Zhu *et al.*, 2017; Wan *et al.*, 2017); **ii**) modificaciones al hábitat, las cuales, por una parte permiten la formación de zonas de alta perturbación que reducen la resistencia y la resiliencia de los ecosistemas naturales a las invasiones, y por otra, la conformación de micro-climas que pueden subsanar condiciones ambientales que se alejan del óptimo climático (Davis *et al.*, 2014).

En los modelos de distribución potencial generados, se encontró una gran variación en la significancia, desempeño y área predicha. Esta variabilidad es mucho más alta que en otras investigaciones (Gallardo y Aldridge, 2013; Gallardo *et al.*, 2015; Wan *et al.*, 2017). Estos resultados evidencian que modular la configuración de Maxent en términos del área de calibración, regularización y ajuste, tiene un fuerte impacto en los modelos. Las modulaciones fuerzan al algoritmo a examinar diversas combinaciones, que restringen o amplían las transformaciones permitidas a las variables originales y el número de parámetros utilizados en el modelado (Muscarella *et al.*, 2014). Estas combinaciones, a su vez, influyen en los patrones geográficos predichos y la complejidad de las superficies generadas. Superficies que pueden estar en algún punto del continuo óptimo—sub-óptimo, produciéndose una acertada o desacertada captura de la distribución exótica de la especie. En este sentido, modular Maxent (regularización y ajuste), permite seleccionar y aceptar aquellas configuraciones óptimas a partir de un conjunto o gama amplia de modelos competidores (Warren *et al.*, 2014).

Empero, el éxito global de la estrategia fue parcial, ya que no fue posible seleccionar ningún modelo para dos especies: *D. sanguinalis* y *S. inaequalis*. De modo similar, para otras especies solamente se aceptaron una o dos clases de modelos. Estos fallos, probablemente corresponden a problemas en la transferencia espacial de los modelos. Estudios previos de transferencia espacial y temporal de modelos de distribución potencial han tenido, de la misma manera, resultados mezclados y la precisión de las predicciones ha variado a través de diferentes taxones (Pöyry *et al.*, 2008; Dobrowski *et al.*, 2011).

La pobre transferencia que se observa puede ser el resultado de múltiples y sinérgicos factores (Yates *et al.*, 2018), entre los que se encuentran los rasgos ecológicos de las plantas y factores metodológicos. Entre los rasgos ecológicos se encuentran la forma de vida, la capacidad de dispersión, adaptación al fuego y fisonomía (Hanspach *et al.*, 2010; Dobrowski *et al.*, 2011). Como factores metodológicos se pueden listar la elección de los datos de fondo o ‘background’, el número y relevancia ecológica de las variables predictivas, la complejidad de los modelos y la agregación geográfica de los registros de distribución en relación al gradiente ambiental (Verbrugge *et al.*, 2013). En vista de que esta tesis llevó a cabo diversos procedimientos para reducir la injerencia de estos problemas metodológicos en los modelos,

es posible que los métodos disponibles son deficientes y urge un desarrollo más amplio. De igual manera, la transferencia puede fallar porque se proyecta la respuesta de las especies a condiciones climáticas que no están presentes en el área de entrenamiento del modelo (Yates *et al.*, 2018). Condiciones que son disimiles por una defectuosa selección en las áreas de entrenamiento o porque simplemente no existen tales características en el área que se proyecta, lo que no constituye de forma inherente un problema, sino por el contrario, información útil de los límites ambientales de la especie. Otros estudios, remarcan la posibilidad de que el nicho fundamental de una población introducida cambie (Guisan *et al.*, 2014), y la necesidad de reconocer fenómenos contingentes y estocásticos (Yates *et al.*, 2018).

Los problemas en la transferencia de *S.inaquadens* pueden deberse a que los registros de distribución observada en México se ubican en zonas de bajo pareo climático o climático-antrópico con respecto a la distribución de entrenamiento, por lo que al usar un umbral, el modelo proyectado no captura la distribución observada en México. De hecho, Vibrans *et al.* (2009) mencionan que las poblaciones de esta especie ‘todavía están restringidas y susceptibles a erradicación’, estando en concordancia con la ocupación de zonas con bajo pareo o idoneidad. Entretanto, los problemas en la transferencia de *D. sanguinalis* se pueden atribuir a las dificultades taxonómicas para separar esta planta de varios parientes similares (Vibrans y Rojas, 2010), aumentando la probabilidad de que los registros localizados en repositorios electrónicos sean una mezcla de diversas especies, cada una con particulares relaciones especie—hábitat, imposibilitando una transferencia exitosa.

Ahora bien, en los casos en los cuales una o dos clases de modelos fueron seleccionados (véase el cuadro 5-2), se evidencia que usar el índice de huella humana para entrenar modelos de distribución potencial de plantas invasoras no genera mejores resultados *per se*, contradiciendo parcialmente los hallazgos de los ejercicios previos, los cuales sugieren que la inclusión de estos factores en el modelado mejora la precisión y desempeño de los modelos (Gallardo y Aldridge, 2013; Wan *et al.*, 2017). Es difícil atribuir un rasgo ecológico o biológico a la pobre captura de la distribución exótica, como lo mencionan Guisan *et al.* (2017) ‘cuando los modelos no trabajan bien, es difícil alcanzar conclusiones solidas’. Sin embargo, desde un punto de vista técnico los modelos son rechazados porque el valor de la tasa de omisión aumenta y supera el valor crítico de 0.10, esto puede ocurrir porque los modelos se sobre-ajustan a los datos de calibración. Cuando los modelos que se rechazan pertenecen a las clases climáticas—antrópicas, es válido pensar que el uso del índice de huella humana aumenta la parametrización y complejidad del modelo, de forma que la transferencia se hace inviable y no puede generalizar la distribución exótica observada.

Otra clase de datos evidencian que el uso del índice de huella humana en sí mismo, no genera mejores modelos de distribución potencial de plantas invasoras. Esto se puede observar en el comportamiento ambivalente del desempeño al ser comparadas las tres clases de modelos. Por una parte la inclusión de factores socio-económicos mejoraron significativamente el desempeño independiente de umbral, bien sea, sumando el índice de huella humana a un modelo climático aceptado o seleccionando un mejor modelo conjunto. Por otra, cuando se tiene en cuenta el desempeño dependiente de umbral, solo la clase **clim+ant** es significativamente mejor. De nuevo, el contraste es notorio con trabajos previos. Esto puede ser debido a que calibran y evalúan los modelos con datos de distribución con una auto-correlación espacial alta al subdividir los registros de forma aleatoria y por tanto, los valores de desempeño son altas para el **AUC** y muy bajas para la tasa de omisión. Desde otro punto de vista, las investigaciones previas eligen como área de estudio países desarrollados, entre estos Estados Unidos, Gran Bretaña, Japón y Canadá, naciones caracterizadas por su alta industrialización y desarrollo económico (Wöfl, 2005). Mientras que el desarrollo económico e industrialización en México esta rezagado a comparación de estos países. Entonces es probable que el índice de huella humana juegue un rol predominante en estas regiones desarrolladas y por ende, los modelos generados con esta variable, son sistemáticamente mejores que aquellos entrenados únicamente con factores climáticos. Por lo tanto, la pronunciada diferencia en la transferabilidad y evaluación de los modelos en este estudio y los precedentes, probablemente se deba a peculiaridades de las regiones de estudio.

Al incluir el índice de perturbación humana, el área de distribución potencial en México de las especies analizadas se reduce ostensiblemente. Al parecer, los modelos climático-antrópicos refinan la distribución potencial de las especies a uno más limitado en comparación con los modelos que usan exclusivamente variables climáticas (ver figura 5-2). Posiblemente las variables climáticas configuran los límites básicos de la distribución de las plantas invasoras estudiadas, mientras que la huella humana promueve la dispersión y establecimiento en áreas geográficas de bajo pareo climático. Es decir, el marco general es establecido por las variables climáticas, como pre-requisito para la presencia potencial de la especie, que es acotada por el uso de otros factores como la influencia humana (Guisan y Thuiller, 2005).

Cuando se comparan los valores de idoneidad predicha por clase de modelo (véase la figura 5-3), la idoneidad de los modelos climático-antrópicos tiende a la uniformidad frente a los que solo utilizan variables climáticas. En término medio, las variables antrópicas aumentan el valor predicho por los modelos en áreas con bajo pareo climático, y simultáneamente, reducen la predicción de la idoneidad cuando la predicción es muy alta (ver figura 5-3).

Desde un punto de vista espacial, en general los cambios de idoneidad están relacionados con el aumento del valor de huella humana (ver figura 5-4). Este resultado es razonable porque las actividades humanas son responsables de la introducción intencional o accidental de las especies invasoras, y la ‘facilitación’ del establecimiento y dispersión (Vitousek *et al.*, 1997; McNeely, 2001). Otros estudios han encontrado que las condiciones creadas por el disturbio humano pueden actuar como hábitats substitutos, es decir, proveen recursos y condiciones ambientales que aunque muy diferentes del hábitat nativo —e incluso fuera de las condiciones climáticas favorables— permiten a las especies invasoras persistir en regiones que de otra forma no sería posible ocupar (Radosovich *et al.*, 2007; Roura-Pascual *et al.*, 2011; Beans *et al.*, 2012; Davis *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2017). En términos de manejo, los resultados indican que la contribución de la huella humana es limitada en la determinación de la vulnerabilidad de invasión en México, mientras que los modelos climáticos describen un extensa área de idoneidad. Estas áreas puede que no sean ocupadas debido a limitaciones históricas, de dispersión o bióticas; no obstante, en el caso de las especies invasoras, los modelos climáticos pueden ofrecer el estimado mas amplio de distribución potencial y advertir acerca del peor escenario posible (Beans *et al.*, 2012; Gallardo y Aldridge, 2013).

El patrón descrito aduce la existencia de fuertes relaciones entre el índice antrópico y los cambios en la distribución de la idoneidad de las especies invasoras. Sin embargo, la suma de efectos enmascara lo que sucede a nivel de especie y poblaciones. Los resultados evidencian que cada especie tiene relaciones diferentes con el disturbio antrópico y la re-configuración de los valores de idoneidad no reflejan simplemente los lugares de mayor disturbio antrópico. Estudios previos encontraron que las especies invasoras pueden asociarse con los humanos de diversas formas y experimentar presiones heterogéneas en su rango de distribución (Beans *et al.*, 2012; Davis *et al.*, 2014). En consecuencia el uso del índice de perturbación humana en la modelación de especies invasoras no informa únicamente la relación ‘evidente’ invasión—intensidad del uso, sino un mosaico geográfico de respuestas de las plantas a la variable.

Los mapas de riesgo potencial de especies invasoras en México sugieren que hay lugar para la expansión de las especies aquí estudiadas, a excepción de dos, con áreas de alta idoneidad para mas de 20 especies, lo cual es un reto tremendo en términos de prevención y manejo. Geográficamente el centro y noreste del país tienen la mayor acumulación de plantas invasoras en los tres escenarios planteados por lo que se pueden considerar como ‘hotspot’ de invasión. Los riesgos decrecen hacia el sur del país, especialmente en la península de Yucatan, las costas de Guerrero, Oaxaca y Chiapas. La inclusión del índice de huella humana en el modelo se reflejó en una disminución de los valores de riesgo acumulado. Como se

argumentó, los modelos que usan esta variable disminuyen el área predicha como idónea para las especies invasoras dado el nivel intermedio de desarrollo del país, por lo tanto la cantidad de especies disminuye. Esta pauta se mantiene cuando se evalúa la vulnerabilidad de las Áreas Naturales Protegidas, en las cuales el riesgo potencial disminuye. Los resultados indican que la contribución de la huella humana es limitada en la determinación de la vulnerabilidad de invasión en México, mientras que los modelos climáticos describen un extensa área de idoneidad. Estas áreas puede que no sean ocupadas debido a limitaciones históricas, de dispersión o bióticas; no obstante, en el caso de las especies invasoras, los modelos climáticos pueden ofrecer el estimado mas amplio de distribución potencial y advertir acerca del peor escenario posible (Beans *et al.*, 2012; Gallardo y Aldridge, 2013).

7. Conclusiones

1. Las variables climáticas y socio—económicas tienen contribuciones similares en la distribución de la mayoría de las plantas estudiadas. No obstante, los factores climáticos posiblemente configuran los límites básicos de la distribución, mientras que los factores socio—económicos promueven la dispersión y establecimiento en áreas geográficas de baja idoneidad climática. En tal sentido, en los modelos que integran factores antrópicos, se observa por una parte, un aumento en el valor de idoneidad predicho en áreas de bajo pareo climático, y simultáneamente, una disminución del valor de idoneidad climática cuando es muy alto; y por otra, una reducción ostensible del área de distribución potencial en México de las especies analizadas. En tal sentido, los objetivos de las dos clases de modelo deberían ser diferentes. Los modelos climático-antrópicos podrían ser usados especialmente para la prevención, detección temprana y manejo en la etapa de introducción y el lapso inicial de establecimiento, dado que los espacios perturbados sirven como localidades de ingreso de especies invasoras por las diversas actividades humanas y además, ‘subsidian’ a las especies en condiciones ambientales adversas. Mientras que los modelos climáticos al establecer los límites de la distribución de la especie, pueden usarse en el establecimiento tardío y dispersión amplia de la especie.
2. Usar variables climáticas y socio—económicas para crear modelos de distribución potencial de plantas invasoras en México, no genera mejores resultados *per se*. El uso de tales variables, en muchas ocasiones, implica un aumento en la parametrización y complejidad de los modelos, lo que conlleva a deficientes medidas de rendimiento y significación, y por tanto, al rechazo de los modelos.
3. Existe una relativa contradicción cuando se establecen relaciones espaciales entre intensidad de uso humano y cambio en la idoneidad predicha por los modelos de distribución potencial: a nivel específico, cada especie tiene relaciones diferentes con el disturbio antrópico y la re-configuración de los valores de idoneidad no refleja simplemente los

lugares de mayor disturbio antrópico, observándose un mosaico geográfico de respuestas de las plantas a la variable; a nivel multi—específico, los cambios de idoneidad están relacionados con el aumento del valor de la huella humana. Tales contrastes y contradicciones pueden ser explicados a la luz del nivel de desarrollo económico Mexicano, el cual está rezagado en comparación con otras regiones de estudio, y probablemente, el impacto de los factores socio—económicos en la distribución de las especies invasoras es mucho menor.

4. En términos de análisis de riesgo potencial, el centro y noroeste del país tienen la mayor acumulación de plantas invasoras en todas las clases de modelado. Sin embargo, cuando es usado el índice de huella humana el número de especies invasoras disminuye. Siendo que, en México, probablemente la contribución de la huella humana, como se midió en este estudio, es limitada en la determinación de la vulnerabilidad.
5. La evaluación del riesgo debería realizarse teniendo en cuenta que los modelos de distribución potencial no son en todos los casos efectivos para predecir especies exóticas invasoras y por lo tanto las decisiones no deben basarse únicamente en un modelo y una sola forma de evaluación.

Bibliografía

- ABDI, H. Y WILLIAMS, L.J. Principal component analysis. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* **2**(4):433–459 (2010)
- AIELLO-LAMMENS, M.E., BORJA, R.A., RADOSAVLJEVIC, A., VILELA, B., Y ANDERSON, R.P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* **38**(5):541–545 (2015)
- ALLEN, T., FINKBEINER, S.L., Y JOHNSON, D.H. Comparison of Detection Rates of Breeding Marsh Birds in Passive and Playback Surveys at Lacreek National Wildlife Refuge, South Dakota. *Waterbirds* **27**(3):277–281 (2004)
- ANDERSON, R.P. El modelado de nichos y distribuciones: No es simplemente “clic, clic, clic.”. *Biogeografía* **8**:4–27 (2015)
- AVELAR, M.S., RODRÍGUEZ, P., FERNÁNDEZ, C., MARTÍNEZ, J.M., MARÍN, A., MORENO, E., VILLALÓN, R., VARGAS, F., Y MOHAR, M. La informática de la biodiversidad: una herramienta para la toma de decisiones. En *Capital Natural de México: Capacidades humanas e institucionales*, tomo IV, págs. 144–196. CONABIO, Ciudad de México (2008)
- BAGDONAVICIUS, V., JULIUS, K., Y NIKULIN(AUTH.), M.S. *Non-parametric Tests for Complete Data*. ISTE Ltd and John Wiley & Sons, (2011)
- BAHN, V. Y MCGILL, B.J. Testing the predictive performance of distribution models. *Oikos* **122**(3):321–331 (2013)
- BAKER, H.G. Patterns of plant invasion in North America. En *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*, págs. 44–57. Springer (1986)
- BARVE, N. Y BARVE, V. ENMGadgets (2017)
- BARVE, N., BARVE, V., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., LIRA-NORIEGA, A., MAHER, S.P., PETERSON, A.T., SOBERÓN, J., Y VILLALOBOS, F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* **222**(11):1810–1819 (2011)
- BEANS, C.M., KILKENNY, F.F., Y GALLOWAY, L.F. Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. *Biological Invasions* **14**(10):2067–2078 (2012)
- BEZAURY-CREEL, J., GUTIÉRREZ-CARBONELL, D., Y REMOLINA, J.F. Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México. *Capital natural de México* **2**:385–431 (2009)
- BIVAND, R., RUNDEL, C., PEBESMA, E., STUETZ, R., Y HUFTHAMMER, K.O. rgeos. Interface Geometry Engine–Open Source (GEOS). R package version 0.3–23; 2017 (2014)
- BLACH-OVERGAARD, A., SVENNING, J.C., DRANSFIELD, J., GREVE, M., Y BALSLEV, H. Determinants of

- palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography* **33**(2):380–391 (2010)
- BLACKBURN, T.M., LOCKWOOD, J.L., Y CASSEY, P. *Avian invasions: the ecology and evolution of exotic birds*, tomo 1. Oxford University Press (2009)
- BLACKBURN, T.M., ESSL, F., EVANS, T., HULME, P.E., JESCHKE, J.M., KÜHN, I., KUMSCHICK, S., MARKOVÁ, Z., MRUGAŁA, A., NENTWIG, W., PERGL, J., PYŠEK, P., RABITSCH, W., RICCIARDI, A., RICHARDSON, D.M., SENDEK, A., VILÀ, M., WILSON, J.R.U., WINTER, M., GENOVESI, P., Y BACHER, S. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLOS Biology* **12**(5):e1001850 (2014)
- BOMFORD, M., KRAUS, F., BARRY, S.C., Y LAWRENCE, E. Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: a role for climate matching. *Biological Invasions* **11**(3):713 (2009)
- BOMFORD, M., BARRY, S.C., Y LAWRENCE, E. Predicting establishment success for introduced freshwater fishes: a role for climate matching. *Biological Invasions* **12**(8):2559–2571 (2010)
- BORCARD, D., GILLET, F., Y LEGENDRE, P. *Numerical Ecology with R*. Use R! Springer-Verlag, New York (2011)
- BORIA, R.A., OLSON, L.E., GOODMAN, S.M., Y ANDERSON, R.P. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* **275**:73–77 (2014)
- BORN-SCHMIDT, G., MEJIA, R., PARPAL, J., Y REYES, V. Informe Anual: Aumentar las capacidades nacionales para el manejo de las especies exóticas invasoras (EEI) a través de la implementación de la Estrategia nacional de las EE. Anual, PNUD México, CONABIO, Ciudad de México (2019)
- BURNHAM, K.P. Y ANDERSON, D.R. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media (2003)
- CAPINHA, C., BROTONS, L., Y ANASTÁCIO, P. Geographical variability in propagule pressure and climatic suitability explain the European distribution of two highly invasive crayfish. *Journal of Biogeography* **40**(3):548–558 (2013)
- CATFORD, J.A., JANSSON, R., Y NILSSON, C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions* **15**(1):22–40 (2009)
- CEBALLOS, G., EHRLICH, P.R., BARNOSKY, A.D., GARCÍA, A., PRINGLE, R.M., Y PALMER, T. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances* **1**(5):1–6 (2015)
- CHAMBERLAIN, S., BOETTIGER, C., RAM, K., BARVE, V., Y MCGLINN, D. rgbif: Interface to the global ‘biodiversity’ information facility API. R package version 0.9. 5 (2016a)
- CHAMBERLAIN, S., RAM, K., Y HART, T. spocc: Interface to species occurrence data sources. *R package version 0.5. 0*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=spocc> (2016b)
- CHAPMAN, A.D. *Uses of primary species-occurrence data. Report for the Global Biodiversity Information Facility, Copenhagen*. GBIF, Copenhagen (2005)
- CLAVERO, M. Y GARCÍA-BERTHOUE, E. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in ecology & evolution* **20**(3):110 (2005)
- COLAUTTI, R.I., GRIGOROVICH, I.A., Y MACISAAC, H.J. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* **8**(5):1023–1037 (2006)

- COMITE ASESOR NACIONAL SOBRE ESPECIES INVASORAS. *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México: prevención, control y erradicación*. CONABIO (2010)
- CONABIO. Especies exóticas invasoras: Plantas (2016a)
- CONABIO. Sistema de información sobre especies invasoras en México (2016b)
- CONABIO. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB). Registros de especímenes. (2016c)
- CONGRESO DE DIPUTADOS DEL H. CONGRESO DE LA UNIÓN LA UNIÓN, SECRETARÍA GENERAL, S.D.S.P. Ley general del equilibrio ecológico y la protección al ambiente. *Diario Oficial de la Federación* (2018)
- COURNÈDE, B. Y DENK, O. Finance and economic growth in OECD and G20 countries. *SSRN Electronic Journal* págs. 1–65 (2015)
- CRUZ-CÁRDENAS, G., LÓPEZ-MATA, L., VILLASEÑOR, J.L., Y ORTIZ, E. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**(1):189–199 (2014)
- DAVIS, A.Y., MALAS, N., Y MINOR, E.S. Substitutable habitats? The biophysical and anthropogenic drivers of an exotic bird's distribution. *Biological Invasions* **16**(2):415–427 (2014)
- DAVIS, A., LINDA, J., JOHN, L., BRYAN, S., Y SIMON, W. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* **391**:783–786 (1998)
- DEL VAL, E., BALVANERA, P., CASTELLARINI, F., ESPINOSA-GARCÍA, F.J., MURGUÍA, M., PACHECO, C., DEL VAL, E., BALVANERA, P., CASTELLARINI, F., ESPINOSA-GARCÍA, F.J., MURGUÍA, M., Y PACHECO, C. Identificando áreas con riesgo elevado de invasión: un modelo general y una aplicación para México. *Revista mexicana de biodiversidad* **86**(1):208–216 (2015)
- DEVELOPMENT CORE TEAM, R. R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R. Found. Stat. Comput.* **1** (2011)
- DEVIN, S. Y BEISEL, J.N. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. *Biological Invasions* **9**(1):13–24 (2007)
- DIRZO, R., YOUNG, H.S., GALETTI, M., CEBALLOS, G., ISAAC, N.J., Y COLLEN, B. Defaunation in the Anthropocene. *science* **345**(6195):401–406 (2014)
- DOBROWSKI, S.Z., THORNE, J.H., GREENBERG, J.A., SAFFORD, H.D., MYNSBERGE, A.R., CRIMMINS, S.M., Y SWANSON, A.K. Modeling plant ranges over 75 years of climate change in California, USA: temporal transferability and species traits. *Ecological Monographs* **81**(2):241–257 (2011)
- DONG, L.J., YU, H.W., Y HE, W.M. What determines positive, neutral, and negative impacts of *Solidago canadensis* invasion on native plant species richness? *Scientific reports* **5**:16804 (2015)
- DORMANN, C.F., ELITH, J., BACHER, S., BUCHMANN, C., CARL, G., CARRÉ, G., MARQUÉZ, J.R.G., GRUBER, B., LAFOURCADE, B., Y LEITÃO, P.J. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* **36**(1):27–46 (2013)
- DUNCAN, R.P. How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biological invasions* **18**(4):985–996 (2016)
- DUNCAN, R.P., BOMFORD, M., FORSYTH, D.M., Y CONIBEAR, L. High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *Journal of Animal Ecology* **70**(4):621–632 (2001)
- DÁVALOS, L. Y REDDY, S. Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography* **30**(11):1719–1727 (2003)

- ELITH, J., SIMPSON, J., HIRSCH, M., Y BURGMAN, M.A. Taxonomic uncertainty and decision making for biosecurity: spatial models for myrtle/guava rust. *Australasian Plant Pathology* **42**(1):43–51 (2013)
- ELITH, J., GRAHAM, C.H., ANDERSON, R.P., DUDÍK, M., FERRIER, S., GUISAN, A., HIJMANS, R.J., HUETTMANN, F., LEATHWICK, J.R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L.G., LOISELLE, B.A., MANION, G., MORITZ, C., NAKAMURA, M., NAKAZAWA, Y., OVERTON, J.M.M., PETERSON, A.T., PHILLIPS, S.J., RICHARDSON, K., SCACHETTI-PEREIRA, R., SCHAPIRE, R.E., SOBERÓN, J., WILLIAMS, S., WISZ, M.S., Y ZIMMERMANN, N.E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**(2):129–151 (2006)
- ELITH, J., KEARNEY, M., Y PHILLIPS, S. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* **1**(4):330–342 (2010a)
- ELITH, J., PHILLIPS, S.J., HASTIE, T., DUDÍK, M., CHEE, Y.E., Y YATES, C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* **17**(1):43–57 (2010b)
- ESCOBAR, L.E., LIRA-NORIEGA, A., MEDINA-VOGEL, G., Y PETERSON, A.T. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial health* **9**(1):221–229 (2014)
- FICK, S.E. Y HIJMANS, R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **37**(12):4302–4315 (2017)
- FIELDING, A. Y BELL, J. A Review of Methods for the Assessment of Prediction Errors in Conservation Presence/Absence Models. *Environmental Conservation* **24**:38–49 (1997)
- FITZPATRICK, M.C., GOTELLI, N.J., Y ELLISON, A.M. MaxEnt versus MaxLike: empirical comparisons with ant species distributions. *Ecosphere* **4**(5):1–15 (2013)
- FORSYTH, D.M., DUNCAN, R.P., BOMFORD, M., Y MOORE, G. Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conservation Biology* **18**(2):557–569 (2004)
- GALLARDO, B. Y ALDRIDGE, D.C. The 'dirty dozen': socio-economic factors amplify the invasion potential of 12 high-risk aquatic invasive species in Great Britain and Ireland. *Journal of Applied Ecology* **50**(3):757–766 (2013)
- GALLARDO, B., ZIERITZ, A., Y ALDRIDGE, D.C. The importance of the human footprint in shaping the global distribution of terrestrial, freshwater and marine invaders. *PLoS One* **10**(5):e0125801 (2015)
- GARCÍA-CALLEJAS, D. Y ARAÚJO, M.B. The effects of model and data complexity on predictions from species distributions models. *Ecological Modelling* **326**:4–12 (2016)
- GBIF.ORG. GBIF Home Page (2016)
- GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE. Species profile: *Bromus tectorum* (2016a)
- GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE. Species profile: *Cenchrus ciliaris* (2016b)
- GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE. Species profile: *Tamarix ramosissima* (2016c)
- GOLUBOV, J., MANDUJANO, M., SANDINO, E., MENDOZA, R.M., KOLEFF, P., GONZÁLEZ, A., BARRIOS, Y., Y BORN-SCHMIDT, G. Análisis multicriterio para ponderar el riesgo de las especies invasoras. En *Especies acuáticas invasoras en México*, págs. 123–133. CONABIO, México (2014)
- GRAYSON, D.K. The archaeological record of human impacts on animal populations. *Journal of World Prehistory* **15**(1):1–68 (2001)

- GRINNELL, J. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* **51**(602):115–128 (1917)
- GUISAN, A. Y THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**(9):993–1009 (2005)
- GUISAN, A., TINGLEY, R., BAUMGARTNER, J.B., NAUJOKAITIS-LEWIS, I., SUTCLIFFE, P.R., TULLOCH, A.I., REGAN, T.J., BROTONS, L., McDONALD-MADDEN, E., Y MANTYKA-PRINGLE, C. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters* **16**(12):1424–1435 (2013)
- GUISAN, A., PETITPIERRE, B., BROENNIMANN, O., DAEHLER, C., Y KUEFFER, C. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **29**(5):260–269 (2014)
- GUISAN, A., THUILLER, W., Y ZIMMERMANN, N.E. *Habitat suitability and distribution models: with applications in R*. Cambridge University Press (2017)
- GUREVITCH, J. Y PADILLA, D.K. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in ecology & evolution* **19**(9):470–474 (2004)
- HALVORSEN, R. A strict maximum likelihood explanation of MaxEnt, and some implications for distribution modelling. *Sommerfeltia* **36**(1):1–132 (2013)
- HANSPACH, J., KÜHN, I., POMPE, S., Y KLOTZ, S. Predictive performance of plant species distribution models depends on species traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**(3):219–225 (2010)
- HIEMSTRA, P. automap: Automatic interpolation package (2013)
- HIJMANS, R., KAPOOR, J., WIECZOREK, J., GARCIA, N., MAUNAHAN, A., RALA, A., Y ALEX, M. GADM database of Global Administrative Areas, version 2.0 (2012)
- HIJMANS, R.J., PHILLIPS, S., Y ELITH, J.L.A.J. dismo: Species Distribution Modeling (2017a)
- HIJMANS, R.J., PHILLIPS, S., LEATHWICK, J., ELITH, J., Y HIJMANS, M.R.J. Package ‘dismo’. *Circles* **9**(1) (2017b)
- HIJMANS, R.J., VAN ETTEN, J., CHENG, J., MATTIUZZI, M., SUMNER, M., GREENBERG, J.A., LAMIGUEIRO, O.P., BEVAN, A., RACINE, E.B., Y SHORTRIDGE, A. Package ‘raster’ (2017c)
- HOFFMANN, B.D. Y COURCHAMP, F. Biological invasions and natural colonisations: are they that different? *NeoBiota* **29**:1–14 (2016)
- HUBERT, L.J. Y GOLLEDGE, R.G. Measuring Association between Spatially Defined Variables: Tjøstheim’s Index and Some Extensions. *Geographical Analysis* **14**(3):273–278 (1982)
- HULME, P.E., PYŠEK, P., PERGL, J., JAROŠÍK, V., SCHAFFNER, U., Y VILÀ, M. Greater focus needed on alien plant impacts in protected areas. *Conservation Letters* **7**(5):459–466 (2014)
- HUTCHINSON, G.E. Population studies-animal ecology and demography-concluding remarks. En *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, tomo 22, págs. 415–427. COLD SPRING HARBOR LAB PRESS (1957)
- HUTCHINSON, G.E. *An introduction to population ecology*. New Haven : Yale University Press (1978)
- INEGI, ITA RUBIO, L., ESCAMILLA-HERRERA, I., GARCÍA-DE LEÓN, C., Y SOTO-NÚÑEZ, M.C. Límite Nacional 1:4000000 (2001)
- JANŽEKOVIČ, F. Y NOVAK, T. PCA – A Powerful Method for Analyze Ecological Niches. *Principal Component Analysis - Multidisciplinary Applications* (2012)

- JARNEVICH, C.S., STOHLGREN, T.J., KUMAR, S., MORISETTE, J.T., Y HOLCOMBE, T.R. Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological Informatics* **29**:6–15 (2015)
- JESCHKE, J.M. Y STRAYER, D.L. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**(20):7198–7202 (2005)
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A., PETERSON, A.T., SOBERÓN, J., OVERTON, J.M., ARAGÓN, P., Y LOBO, J.M. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions* **13**(12):2785–2797 (2011)
- KOLEFF, P. Sistema Nacional de información sobre biodiversidad. *Biodiversitas* **100**(1):4–5 (2012)
- KOLEFF, P., GONZÁLEZ, A.I., Y BORN-SCHMIDT, G. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. *México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México CONABIO* pág. 94 (2010)
- KOMSTA, L. Y NOVOMESTKY, F. moments: Moments, cumulants, skewness, kurtosis and related tests (2015)
- LEIGH, E.G., O'DEA, A., Y VERMEIJ, G.J. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews* **89**(1):148–172 (2014)
- LIRA-NORIEGA, A., SOBERÓN, J., Y EQUIHUA, J. Potential invasion of exotic ambrosia beetles *Xyleborus glabratus* and *Euwallacea* sp. in Mexico: A major threat for native and cultivated forest ecosystems. *Scientific Reports* **8**(1):10179 (2018)
- LOCKWOOD, J.L., CASSEY, P., Y BLACKBURN, T. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **20**(5):223–228 (2005)
- LOMOLINO, M., RIDDLE, B., Y WHITTAKER. *Biogeography*. Sianuer Press, California (2016)
- LOWE, S., BROWNE, M., BOUDJELAS, S., Y DE POORTER, M. *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database*, tomo 12. Invasive Species Specialist Group Auckland (2000)
- MAHONEY, P.J., BEARD, K.H., DURSO, A.M., TALLIAN, A.G., LONG, A.L., KINDERMANN, R.J., NOLAN, N.E., KINKA, D., Y MOHN, H.E. Introduction effort, climate matching and species traits as predictors of global establishment success in non-native reptiles. *Diversity and Distributions* **21**(1):64–74 (2015)
- MARCH-MIFSUT, I. Impactos Económicos y Ecológicos de las Especies Exóticas Invasoras (2008)
- MARCH-MIFSUT, I. Y MARTÍNEZ-JIMÉNEZ, M. *Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad: prioridades en México*. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (2007)
- MCKINNEY, M.L. Influence of settlement time, human population, park shape and age, visitation and roads on the number of alien plant species in protected areas in the USA. *Diversity and Distributions* **8**(6):311–318 (2002)
- MCNEELY, J.A. *The great reshuffling : human dimensions of invasive alien species*. IUCN (2001)
- MENDOZA, R. Y KOLEFF, P. Introducción de especies acuáticas en México y el Mundo. En *Especies acuáticas invasoras en México*. CONABIO, México (2014)
- MOYLE, P.B. Y LIGHT, T. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* **78**(1):149–161 (1996)
- MUSCARELLA, R., GALANTE, P.J., SOLEY-GUARDIA, M., BORJA, R.A., KASS, J.M., URIARTE, M., Y ANDERSON, R.P. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estima-

- ting optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* **5**(11):1198–1205 (2014)
- NEWBOLD, T. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models, Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* **34**(1):3–22 (2010)
- ORERKE, E.C. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* **144**(1):31–43 (2006)
- OSORIO, F., VALLEJOS, R., CUEVAS, F., Y MANCILLA, D. SpatialPack: Tools for Assessment the Association Between Two Spatial Processes (2018)
- OSORIO, O., BARVE, V., BARVE, N., Y SOBERON, J. ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. (2017)
- OWENS, H.L., CAMPBELL, L.P., DORNAK, L.L., SAUPE, E.E., BARVE, N., SOBERÓN, J., INGENLOFF, K., LIRA-NORIEGA, A., HENSZ, C.M., MYERS, C.E., Y PETERSON, A.T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* **263**:10–18 (2013)
- PARKER, I.M., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., GOODELL, K., WONHAM, M., KAREIVA, P.M., WILLIAMSON, M.H., HOLLE, B.V., MOYLE, P.B., BYERS, J.E., Y GOLDWASSER, L. Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders. *Biological Invasions* **1**(1):3–19 (1999)
- PEARSON, R.G. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Informe técnico, American Museum of Natural History (2008)
- PEARSON, R.G. Y DAWSON, T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**(5):361–371 (2003)
- PEBESMA, E. Y BIVAND, R. Classes and Methods for Spatial Data in R. *R News* **5** (2005)
- PERES-NETO, P.R., JACKSON, D.A., Y SOMERS, K.M. How many principal components? stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Computational Statistics & Data Analysis* **49**(4):974–997 (2005a)
- PERES-NETO, P.R., JACKSON, D.A., Y SOMERS, K.M. How many principal components? stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Computational Statistics & Data Analysis* **49**(4):974–997 (2005b)
- PERKINS, L.B., LEGER, E.A., Y NOWAK, R.S. Invasion triangle: an organizational framework for species invasion. *Ecology and Evolution* **1**(4):610–625 (2011)
- PERRINGS, C., MOONEY, H.A., Y WILLIAMSON, M.H. *Bioinvasions and globalization: ecology, economics, management, and policy*. Oxford University Press, Oxford; New York (2010). OCLC: 529378822
- PETERSON, A.T. Y NAKAZAWA, Y. Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography* **17**(1):135–144 (2007)
- PETERSON, A.T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* **78**(4):419–433 (2003)
- PETERSON, A.T., PAPER, M., Y SOBERÓN, J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* **213**(1):63–72 (2008)

- PETERSON, A., SOBERÓN, J., G. PEARSON, R., ANDERSON, R., MARTÍNEZ-MEYER, E., NAKAMURA, M., Y ARAÚJO, M. *Ecological Niches and Geographic Distributions*, tomo 49. Princeton (2011)
- PHILLIPS, S.J., ANDERSON, R.P., Y SCHAPIRE, R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**(3):231–259 (2006)
- PHILLIPS, S.J., ANDERSON, R.P., DUDÍK, M., SCHAPIRE, R.E., Y BLAIR, M.E. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* **40**(7):887–893 (2017)
- PIMENTEL, D., MCNAIR, S., JANECKA, J., WIGHTMAN, J., SIMMONDS, C., O'CONNELL, C., WONG, E., RUSSEL, L., ZERN, J., AQUINO, T., Y TSOMONDO, T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **84**(1):1–20 (2001)
- PIMENTEL, D., ZUNIGA, R., Y MORRISON, D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* **52**(3):273–288 (2005)
- PINO, J., FONT, X., CARBÓ, J., JOVÉ, M., Y PALLARÈS, L. Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). *Biological Conservation* **122**(2):339–350 (2005)
- PLANT LIST, T. Flowering Plants (2010)
- PNUD MÉXICO. *Plan de trabajo. Servicio de consultoría para establecer los Planes de Manejo de Especies Exóticas Invasoras en las áreas naturales protegidas: Los Tuxtlas, Sian Ka'an, Cañón del Sumidero y Valle de Bravo. Proyecto GEF 00089333 "Aumentar las capacidades Nacionales para el Manejo de las Especies Exóticas Invasoras (EEI) a través de la Implementación de la Estrategia Nacional de EEI"*. Flores-martínez, j. j., r. rodríguez-medina, v. n. zepeda-martínez, c. j. muñoz-rodríguez & v. sánchez-cordero edición. Ciencia y Comunidad por la Conservación, A.C, México: Ciudad de México (2018)
- PYŠEK, P., KUČERA, T., Y JAROŠÍK, V. Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. *Global Ecology and Biogeography* **11**(4):279–289 (2002)
- PYŠEK, P., JAROŠÍK, V., HULME, P.E., KÜHN, I., WILD, J., ARIANOUTSOU, M., BACHER, S., CHIRON, F., DIDŽIULIS, V., ESSL, F., GENOVESI, P., GHERARDI, F., HEJDA, M., KARK, S., LAMBON, P.W., DESPREZ-LOUSTAU, M.L., NENTWIG, W., PERGL, J., POBOLJŠAJ, K., RABITSCH, W., ROQUES, A., ROY, D.B., SHIRLEY, S., SOLARZ, W., VILÀ, M., Y WINTER, M. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**(27):12157–12162 (2010)
- PÖYRY, J., LUOTO, M., HEIKKINEN, R.K., Y SAARINEN, K. Species traits are associated with the quality of bioclimatic models. *Global Ecology and Biogeography* **17**(3):403–414 (2008)
- QIAO, H., SOBERÓN, J., Y PETERSON, A.T. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution* **6**(10):1126–1136 (2015)
- RADOSAVLJEVIC, A. Y ANDERSON, R.P. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* **41**(4):629–643 (2013)
- RADOSEVICH, S.R., HOLT, J.S., Y GHERSA, C.M. *Ecology of weeds and invasive plants: relationship to agriculture and natural resource management*. John Wiley & Sons, New Jersey (2007)
- RANDALL, R. *A Global Compendium of Weeds*. R.G. & F.J. Richardson Publishers, Victoria, Australia (2017)

- RICCIARDI, A. Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology* **21**(2):329–336 (2007)
- RICCIARDI, A., BLACKBURN, T.M., CARLTON, J.T., DICK, J.T.A., HULME, P.E., IACARELLA, J.C., JESCHKE, J.M., LIEBHOLD, A.M., LOCKWOOD, J.L., MACISAAC, H.J., PYŠEK, P., RICHARDSON, D.M., RUIZ, G.M., SIMBERLOFF, D., SUTHERLAND, W.J., WARDLE, D.A., Y ALDRIDGE, D.C. Invasion Science: A Horizon Scan of Emerging Challenges and Opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* **32**(6):464–474 (2017)
- RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D., Y WEST, C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**(2):93–107 (2000)
- ROBERTSON, M. biogeo: Point Data Quality Assessment and Coordinate Conversion (2016)
- ROBERTSON, M.P., VISSER, V., Y HUI, C. Biogeo: an R package for assessing and improving data quality of occurrence record datasets. *Ecography* **39**(4):394–401 (2016)
- RODRIGUEZ, L.F. Can Invasive Species Facilitate Native Species? Evidence of How, When, and Why These Impacts Occur. *Biological Invasions* **8**(4):927–939 (2006)
- ROURA-PASCUAL, N., HUI, C., IKEDA, T., LEDAY, G., RICHARDSON, D.M., CARPINTERO, S., ESPADALER, X., GÓMEZ, C., GUÉNARD, B., HARTLEY, S., KRUSHELNYCKY, P., LESTER, P.J., MCGEOCH, M.A., MENKE, S.B., PEDERSEN, J.S., PITT, J.P.W., REYES, J., SANDERS, N.J., SUAREZ, A.V., TOUYAMA, Y., WARD, D., WARD, P.S., Y WORNER, S.P. Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**(1):220–225 (2011)
- RUIZ, G.M., FOFONOFF, P., HINES, A.H., Y GROSHOLZ, E.D. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography* **44**(3part2):950–972 (1999)
- RÖDDER, D. Y LÖTTERS, S. Explanative power of variables used in species distribution modelling: an issue of general model transferability or niche shift in the invasive Greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*). *Naturwissenschaften* **97**(9):781–796 (2010)
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., MCCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N., Y WELLER, S.G. The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**(1):305–332 (2001)
- SANDERSON, E.W., JAITEH, M., LEVY, M.A., REDFORD, K.H., WANNEBO, A.V., Y WOOLMER, G. The Human Footprint and the Last of the WildThe human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not. *BioScience* **52**(10):891–904 (2002)
- SAX, D. Y GAINES, S. The biogeography of naturalized species and the species-relationship. En *Conceptual Ecology and Invasion*, cadotte m edición, págs. 449–480. Springer, Países Bajos (2006)
- SAX, D. Y GAINES, S. Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**(Supplement 1):11490–11497 (2008)
- SEDEGOB. *Plan nacional de desarrollo 2013-2018: programa nacional de Áreas Naturales Protegidas 2014-2018*. SEMARNAT, SEDEGOB, CONANP, México (2013)

- SEMARNAT. Acuerdo 07/12/16. Acuerdo por el que se determina la Lista de las Especies Exóticas Invasoras para México. *Diario Oficial de la Federación* (2016)
- SEXTON, J.P., MCINTYRE, P.J., ANGERT, A.L., Y RICE, K.J. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**(1):415–436 (2009)
- SHESKIN, D.J. Y SHESKIN, D. *Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures*. 2ª edición. Chapman & Hall/CRC (2000)
- SIMBERLOFF, D. Y REJMÁNEK, M. *Encyclopedia of biological invasions*. University of California Press, Berkeley (2011). OCLC: 588998910
- SIMBERLOFF, D. Y VON HOLLE, B. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biological Invasions* **1**(1):21–32 (1999)
- SIMÕES, M.V.P. Y PETERSON, A.T. Utility and limitations of climate-matching approaches in detecting different types of spatial errors in biodiversity data. *Insect Conservation and Diversity* **0**(0) (2018)
- SOBERON, J. Y PETERSON, A.T. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics* **2**(0) (2005)
- SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* **10**(12):1115–1123 (2007)
- SOBERÓN, J. Y NAKAMURA, M. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106** Suppl **2**:19644–19650 (2009)
- SOBERÓN, J. Y PETERSON, A.T. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**(1444):689–698 (2004)
- SOBERÓN, J., OSORIO-OLVERA, L., Y PETERSON, T. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **88**(2):437–441 (2017)
- SOGGE, M.K., SFERRA, S.J., Y PAXTON, E.H. Tamarix as Habitat for Birds: Implications for Riparian Restoration in the Southwestern United States. *Restoration Ecology* **16**(1):146–154 (2008)
- SPEAR, D., FOXCROFT, L.C., BEZUIDENHOUT, H., Y MCGEOCH, M.A. Human population density explains alien species richness in protected areas. *Biological Conservation* **159**:137–147 (2013)
- TAYLOR, B.W. Y IRWIN, R.E. Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**(51):17725–17730 (2004)
- UNDERWOOD, E.C., HOLLANDER, A.D., Y QUINN, J.F. Geospatial tools for identifying and managing invasive plants. En *Invasive Plant Ecology*, pág. 283. CRC Press, Boca Raton (2013)
- VAN KLEUNEN, M., DAWSON, W., Y MAUREL, N. Characteristics of successful alien plants. *Molecular Ecology* **24**(9):1954–1968 (2015)
- VARELA, S., ANDERSON, R.P., GARCÍA-VALDÉS, R., Y FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography* **37**(11):1084–1091 (2013)
- VELASCO, J.A. Y GONZALES-SALAZAR, C. Akaike information criteria and predictive geographical accuracy are not related in ecological niche modeling. *bioRxiv* pág. 315101 (2018)
- VENETTE, R.C., KRITICOS, D.J., MAGAREY, R.D., KOCH, F.H., BAKER, R.H.A., WORNER, S.P., RABOTEAUX, N.N.G., MCKENNEY, D.W., DOBESBERGER, E.J., YEMSHANOV, D., BARRO, P.J.D.,

- HUTCHINSON, W.D., FOWLER, G., KALARIS, T.M., Y PEDLAR, J. Pest risk maps for invasive alien species: a roadmap for improvement. *Bioscience* 60(5):349-362. (2010)
- VENTER, O., SANDERSON, E.W., MAGRACH, A., ALLAN, J.R., BEHER, J., JONES, K.R., POSSINGHAM, H.P., LAURANCE, W.F., WOOD, P., FEKETE, B.M., LEVY, M.A., Y WATSON, J.E.M. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific Data* 3:160067 (2011)
- VENTER, O., SANDERSON, E.W., MAGRACH, A., ALLAN, J.R., BEHER, J., JONES, K.R., POSSINGHAM, H.P., LAURANCE, W.F., WOOD, P., FEKETE, B.M., LEVY, M.A., Y WATSON, J.E.M. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications* 7:12558 (2016)
- VERBRUGGEN, H., TYBERGHEIN, L., BELTON, G.S., MINEUR, F., JUETERBOCK, A., HOARAU, G., GURGEL, C.F.D., Y DE CLERCK, O. Improving Transferability of Introduced Species' Distribution Models: New Tools to Forecast the Spread of a Highly Invasive Seaweed. *PLoS ONE* 8(6) (2013)
- VIBRANS, H. Y ROJAS, S. *Digitaria ciliaris* - ficha informativa (2010)
- VIBRANS, H., MONDRAGÓN P, J., Y TENORIO L, P. *Senecio inaequidens* (2009)
- VILLASEÑOR, J.L. Y ESPINOSA-GARCIA, F.J. The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions* 10(2):113-123 (2004)
- VILÀ, M., ESPINAR, J.L., HEJDA, M., HULME, P.E., JAROŠÍK, V., MARON, J.L., PERGL, J., SCHAFFNER, U., SUN, Y., Y PYŠEK, P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14(7):702-708 (2016)
- VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L., REJMANEK, M., Y WESTBROOKS, R.G. Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1):116 (1997)
- WAN, J.Z., WANG, C.J., Y YU, F.H. Modeling impacts of human footprint and soil variability on the potential distribution of invasive plant species in different biomes. *Acta Oecologica* 85:141-149 (2017)
- WARREN, D.L. Y SEIFERT, S.N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21(2):335-342 (2010)
- WARREN, D.L., WRIGHT, A.N., SEIFERT, S.N., Y SHAFFER, H.B. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions* 20(3):334-343 (2014)
- WEST, A.M., KUMAR, S., BROWN, C.S., STOHLGREN, T.J., Y BROMBERG, J. Field validation of an invasive species Maxent model. *Ecological Informatics* 36:126-134 (2016)
- WÖLFL, A. *The service economy in OECD countries*. OECD Paris (2005)
- YANG, W., MA, K., Y KREFT, H. Geographical sampling bias in a large distributional database and its effects on species richness-environment models. *Journal of Biogeography* 40(8):1415-1426 (2013)
- YATES, K.L., BOUCHET, P.J., CALEY, M.J., Mengersen, K., RANDIN, C.F., PARNELL, S., FIELDING, A.H., BAMFORD, A.J., BAN, S., BARBOSA, A.M., DORMANN, C.F., ELITH, J., EMBLING, C.B., ERVIN, G.N., FISHER, R., GOULD, S., GRAF, R.F., GREGR, E.J., HALPIN, P.N., HEIKKINEN, R.K., HEINÄNEN, S., JONES, A.R., KRISHNAKUMAR, P.K., LAURIA, V., LOZANO-MONTES, H., MANNOCCI, L., MELLIN, C., MESGARAN, M.B., MORENO-AMAT, E., MORMEDE, S., NOVACZEK, E., OPPEL, S., ORTUÑO CRESPO, G., PETERSON, A.T., RAPACCIUOLO, G., ROBERTS, J.J., ROSS, R.E., SCALES, K.L., SCHOEMAN, D., SNELGROVE, P., SUNDBLAD, G., THUILLER, W., TORRES, L.G., VERBRUGGEN,

- H., WANG, L., WENGER, S., WHITTINGHAM, M.J., ZHARIKOV, Y., ZURELL, D., Y SEQUEIRA, A.M.M. Outstanding Challenges in the Transferability of Ecological Models. *Trends in Ecology & Evolution* (2018)
- YESSON, C., BREWER, P.W., SUTTON, T., CAITHNESS, N., PAHWA, J.S., BURGESS, M., GRAY, W.A., WHITE, R.J., JONES, A.C., BISBY, F.A., Y CULHAM, A. How Global Is the Global Biodiversity Information Facility? *PLOS ONE* **2**(11):e1124 (2007)
- ZAMBRANO, L., MARTÍNEZ-MEYER, E., MENEZES, N., Y PETERSON, A. Invasive potential of common carp (**Cyprinus carpio**) and Nile tilapia (**Oreochromis niloticus**) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63** (2006)
- ZAR, J.H. *Biostatistical Analysis*. 5^a edición. Pearson, Upper Saddle River, N.J (2009)
- ZHU, G., LI, H., Y ZHAO, L. Incorporating anthropogenic variables into ecological niche modeling to predict areas of invasion of *Popillia japonica*. *Journal of Pest Science* **90**(1):151–160 (2017)

A. Anexo: Resultados de los filtros de depuración

En términos generales, los filtros que menos removieron registros fueron: coordenadas geográficas improbables (0 registros), centroides políticos (en promedio 5.04 registros por especie) y valores atípicos marcados por los análisis de Reverse Jackknife y 1.5 veces el rango intercuartílico (en promedio 19.64 registros por especie); con una eficacia moderada, se encuentran los filtros que buscaban descartar registros con coordenadas imprecisas (en promedio 48.24) y dentro de los océanos (en promedio 348.2). La mayor cantidad de datos eliminados se observaron al remover localidades de presencia duplicada, en promedio a cada especie se le retiraron el 38.35% de los datos remanentes, siendo las especies con más datos suprimidos *Cirsium vulgare* (48.85%) y *Cenchrus ciliaris* (46.89%).

Cuadro A-1.

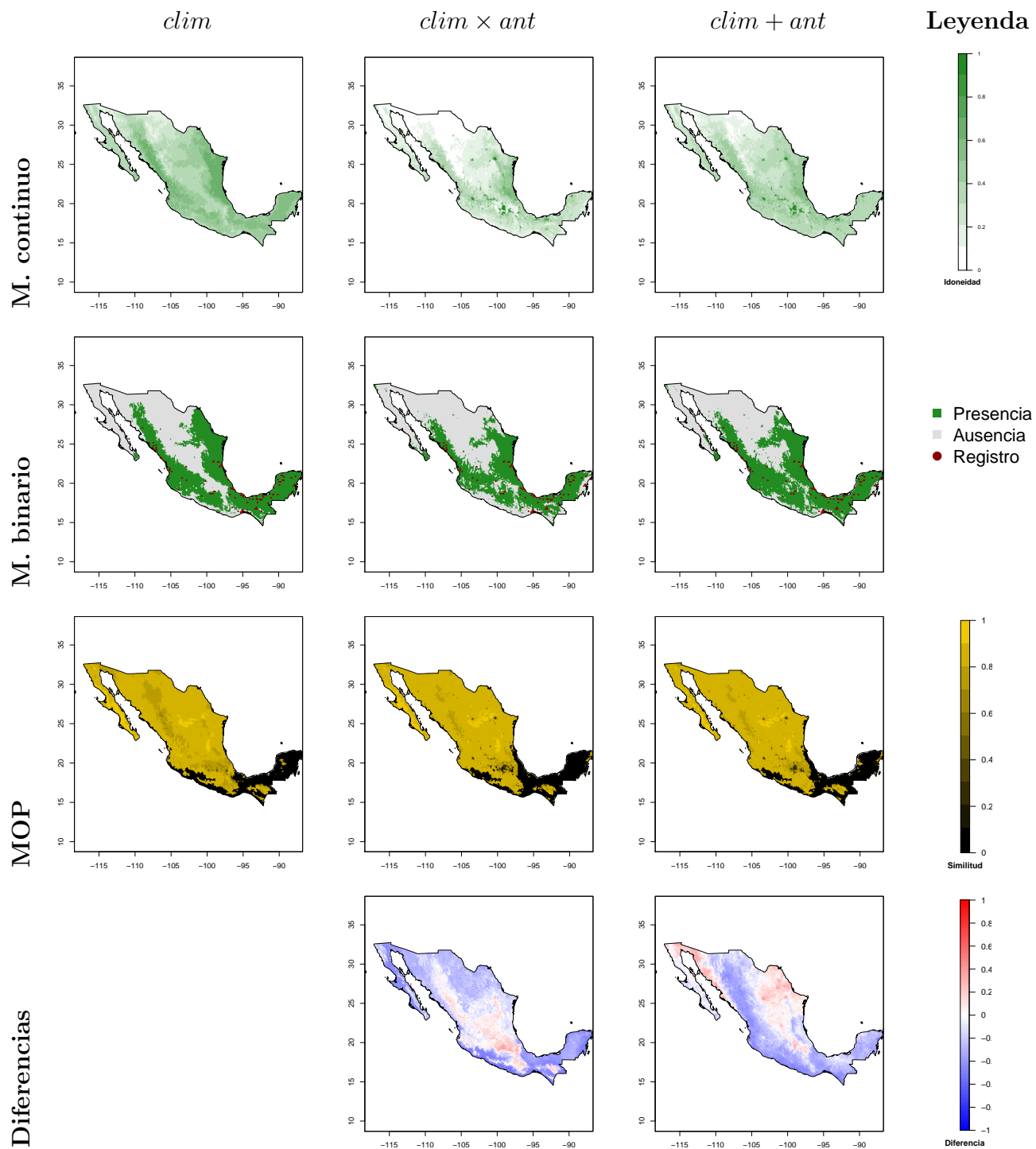
Resultados de la aplicación de los filtros de depuración a los registros compilados de cada especie

Especie	Registros	Improbables	Ceros	Imprecisos	Oceano	Centroide	Atipicos	Unicos
<i>Albizia lebeck</i>	1860	1860	1760	1732	1613	1610	1609	527
<i>Anthemis cotula</i>	4236	4236	4176	4133	3813	3803	3803	1421
<i>Atriplex semibaccata</i>	3760	3760	3747	3708	3280	3280	3253	1074
<i>Bromus rubens</i>	6914	6914	6909	6861	6601	6601	6473	2172
<i>Bromus tectorum</i>	6852	6852	6812	6770	6499	6499	6461	2873
<i>Bryophyllum delagoense</i>	912	912	896	892	801	801	801	280
<i>Casuarina equisetifolia</i>	2240	2240	2146	2093	1333	1333	1333	523
<i>Catharanthus roseus</i>	2889	2889	2707	2647	2175	2158	2157	872
<i>Cenchrus ciliaris</i>	4768	4768	4688	4635	4408	4400	4383	2052
<i>Cirsium vulgare</i>	6333	6333	6226	6162	5726	5720	5720	2794
<i>Cortaderia selloana</i>	2373	2373	2290	2252	1989	1989	1988	514
<i>Cotula australis</i>	3461	3461	3439	3403	2990	2989	2983	975
<i>Cryptostegia grandiflora</i>	1784	1784	1747	1708	1505	1505	1487	433
<i>Digitaria sanguinalis</i>	5666	5666	5554	5453	5211	5203	5161	2125
<i>Eragrostis curvula</i>	6466	6466	6393	6340	6186	6159	6019	1875
<i>Foeniculum vulgare</i>	4361	4361	4117	4074	3803	3803	3775	1335
<i>Melinis minutiflora</i>	2527	2527	2238	2218	2116	2116	2108	733
<i>Melinis repens</i>	7216	7216	6727	6673	6370	6349	6335	2744
<i>Poa pratensis</i>	14746	14746	14663	14446	13238	13233	13228	5565
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	1459	1459	1385	1371	1235	1231	1228	547
<i>Salsola kali</i>	3880	3880	3850	3811	2833	2833	2833	1306
<i>Senecio inaequidens</i>	950	950	940	932	811	805	805	364
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	2576	2576	2417	2378	1792	1790	1790	666
<i>Zantedeschia aethiopica</i>	1616	1616	1575	1558	1320	1320	1307	456

B. Anexo: mapas

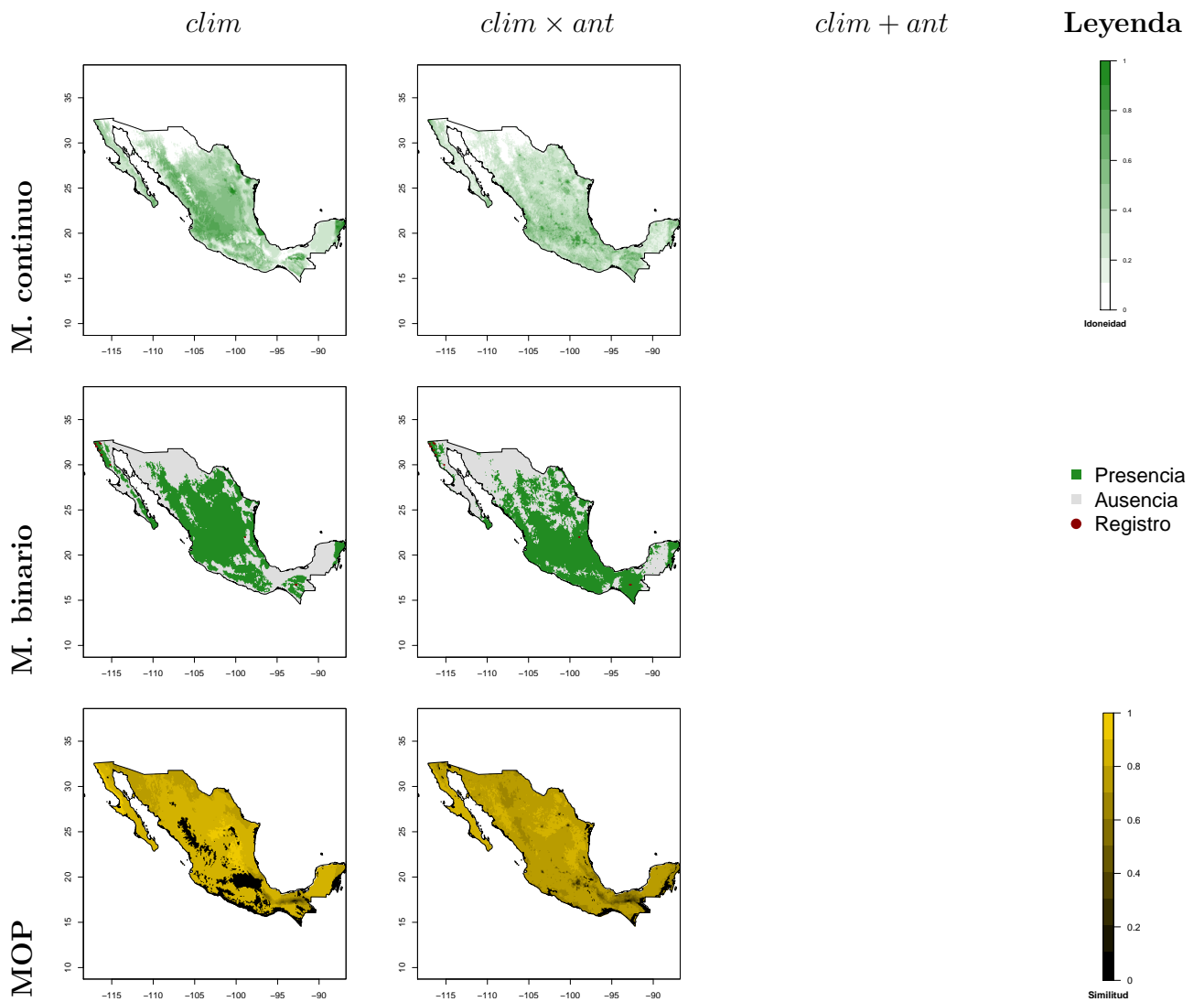
Cuadro B-1.

Albizia lebeck



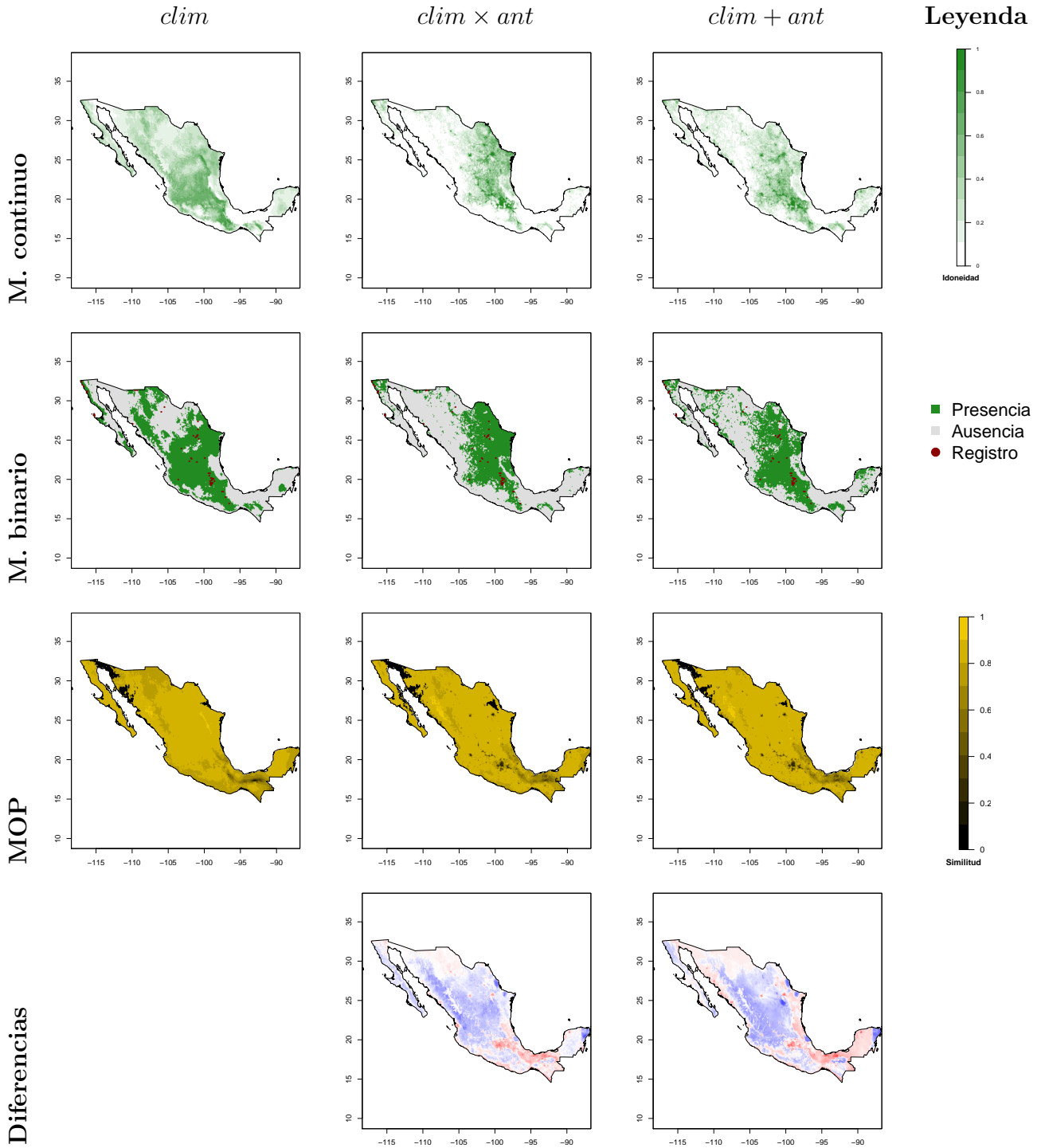
Cuadro B-2.

Anthemis cotula



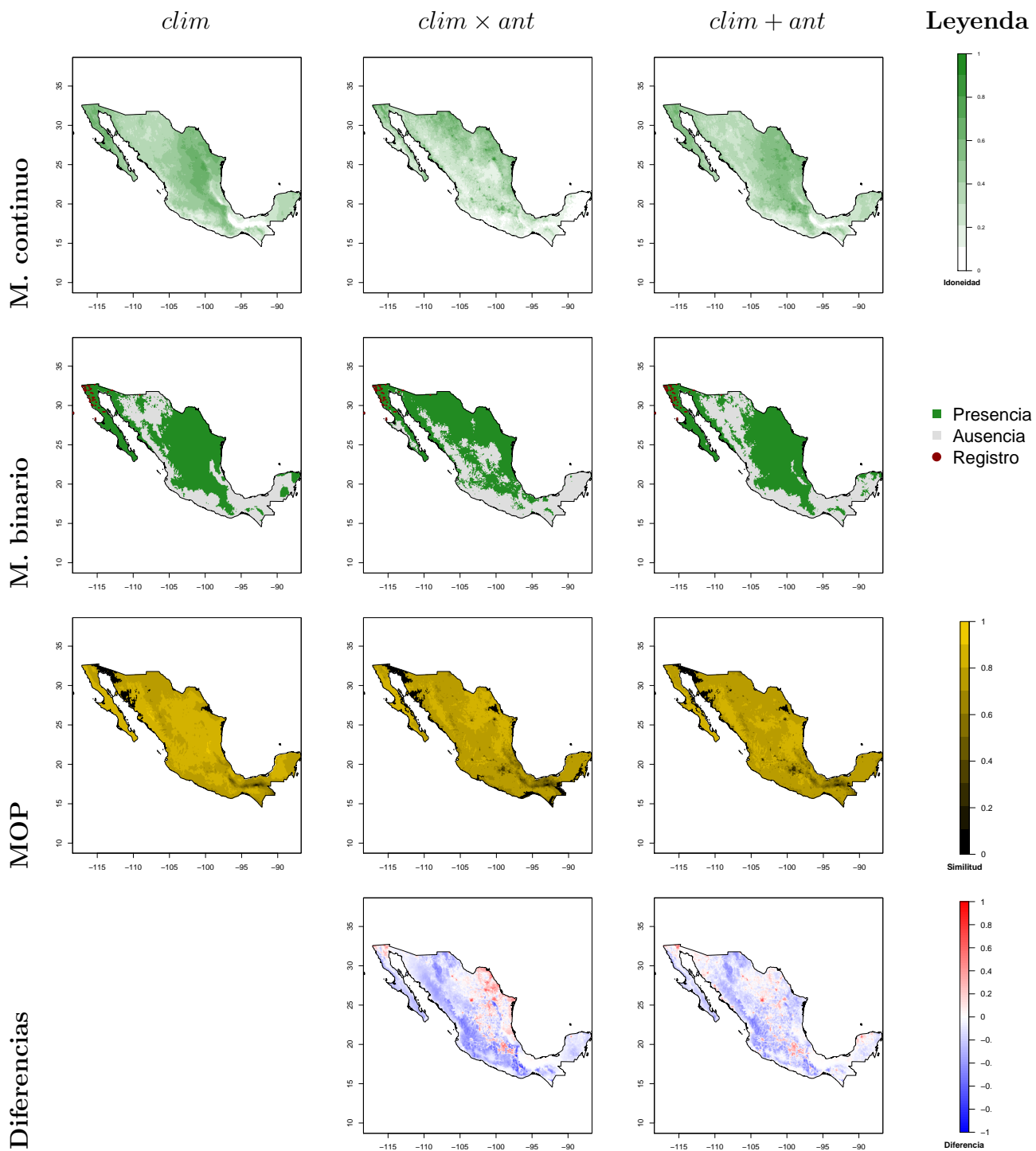
Cuadro B-3.

Atriplex semibaccata



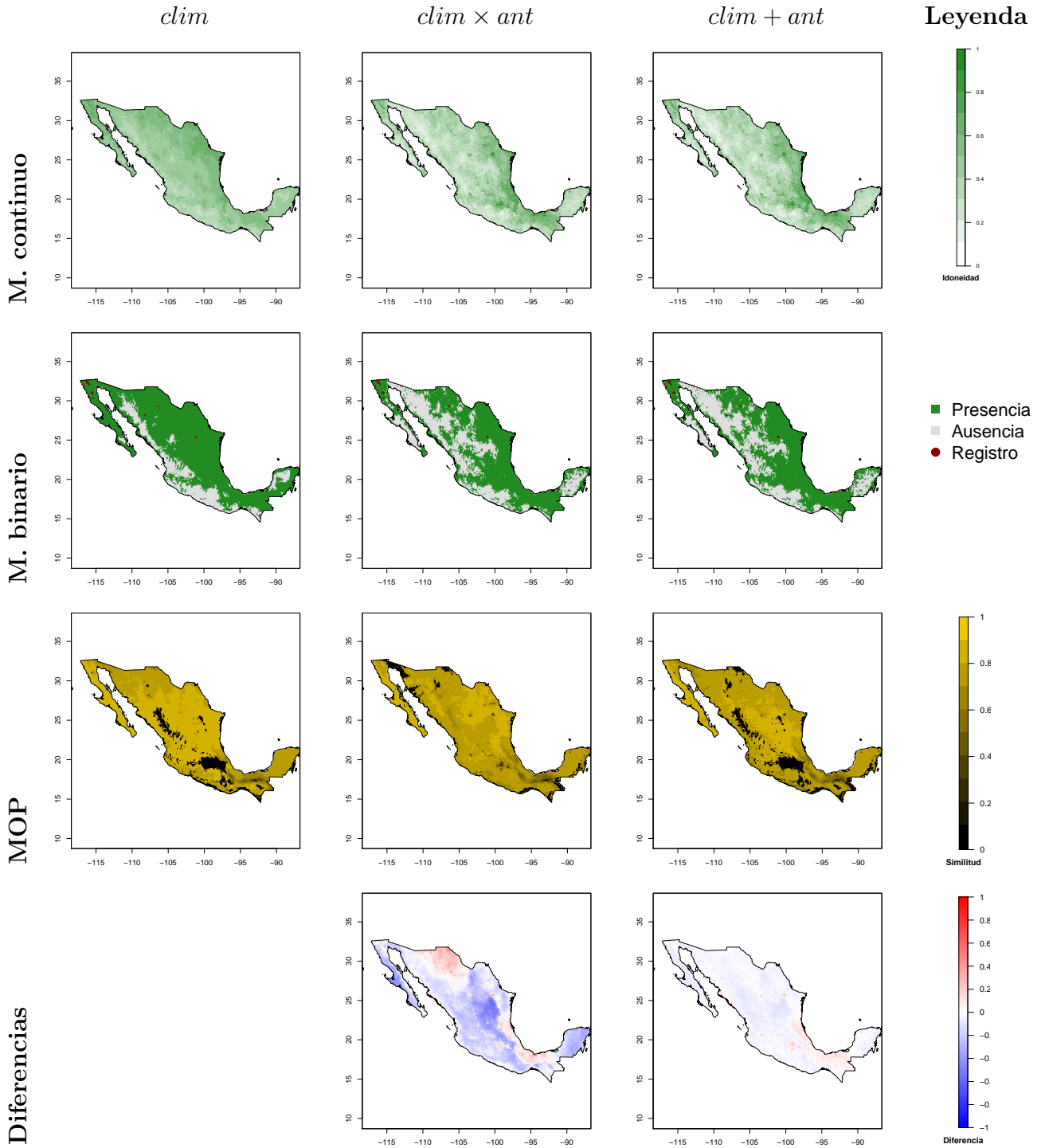
Cuadro B-4.

Bromus rubens



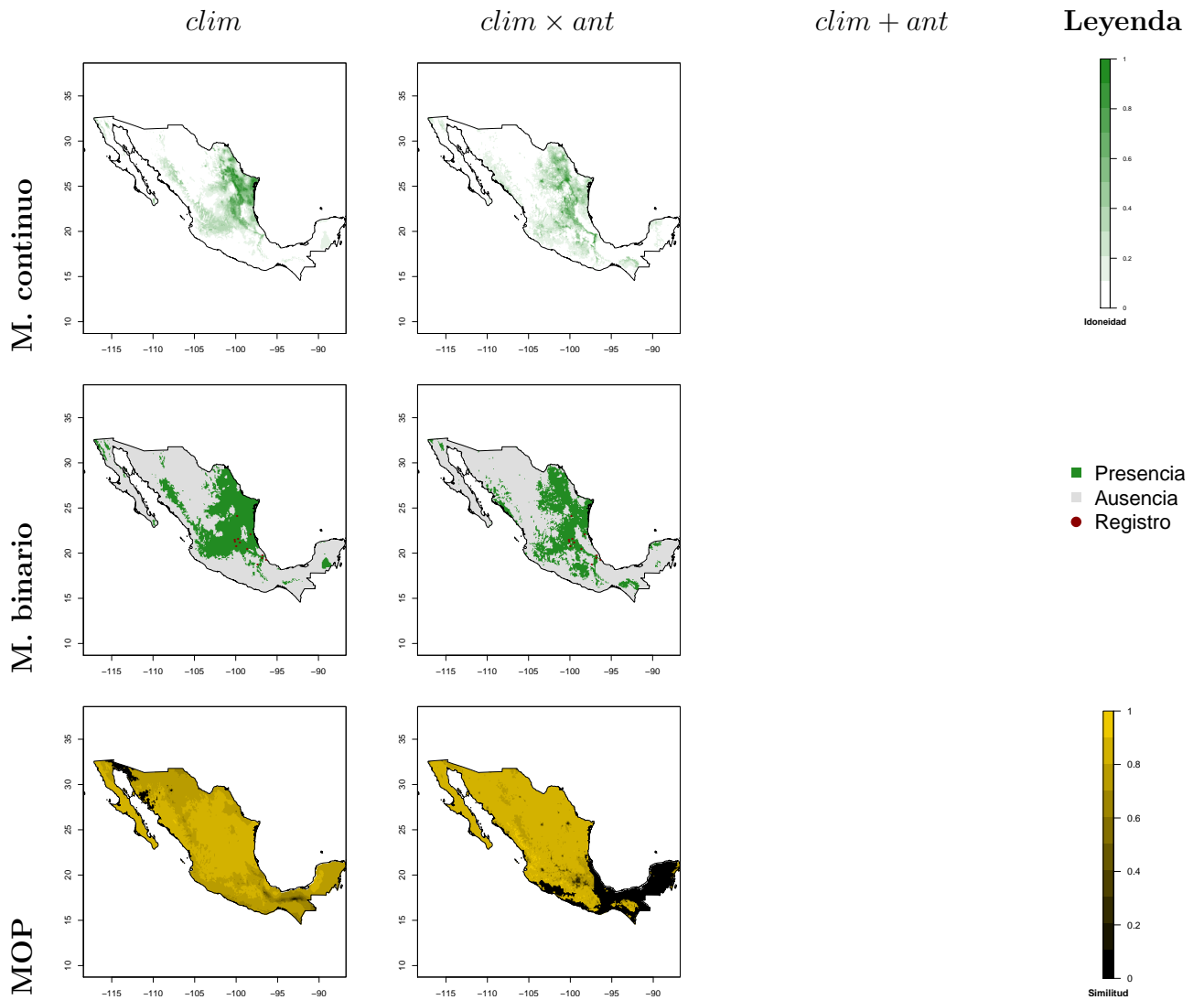
Cuadro B-5.

Bromus tectorum



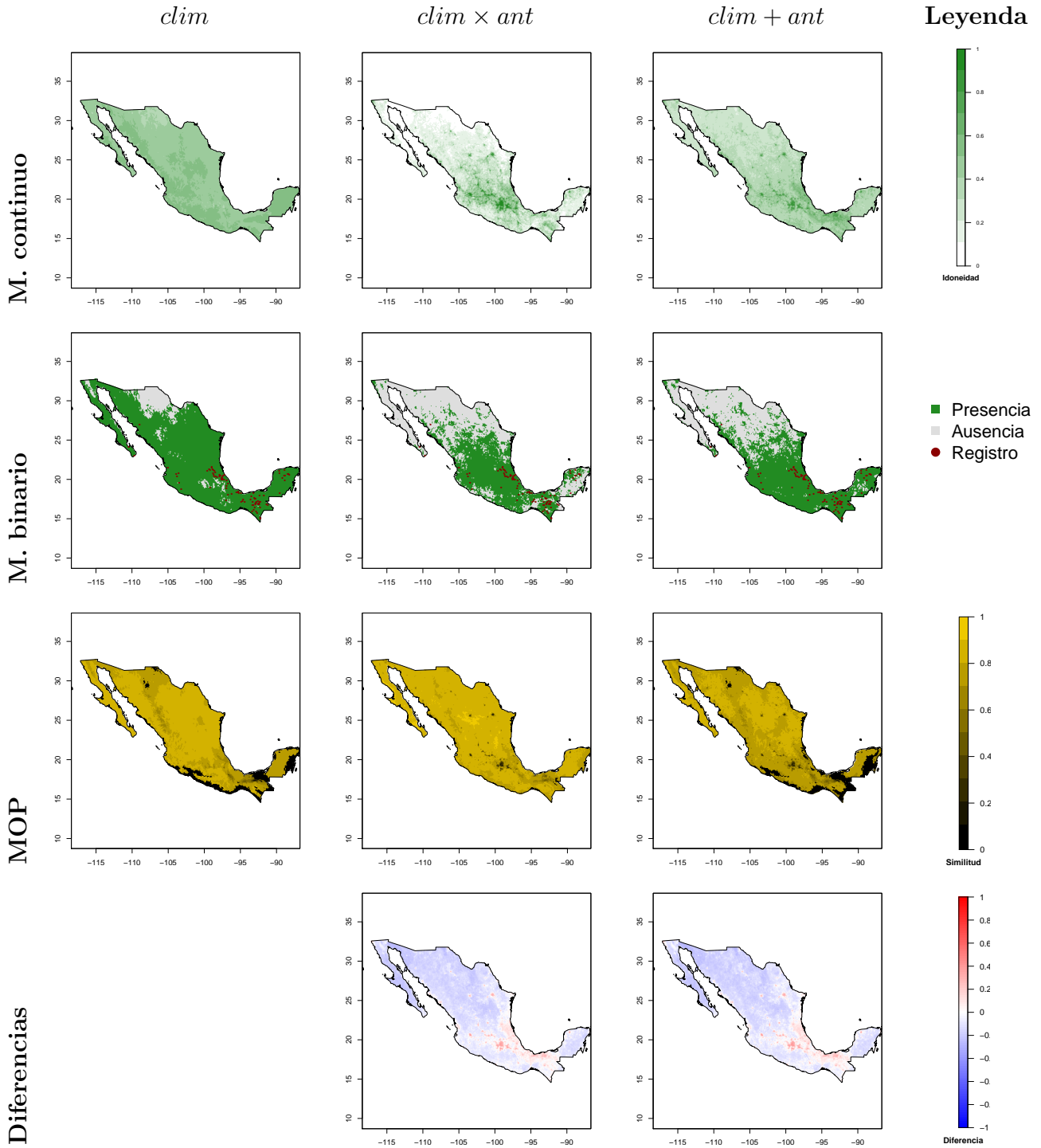
Cuadro B-6.

Bryophyllum delagoense



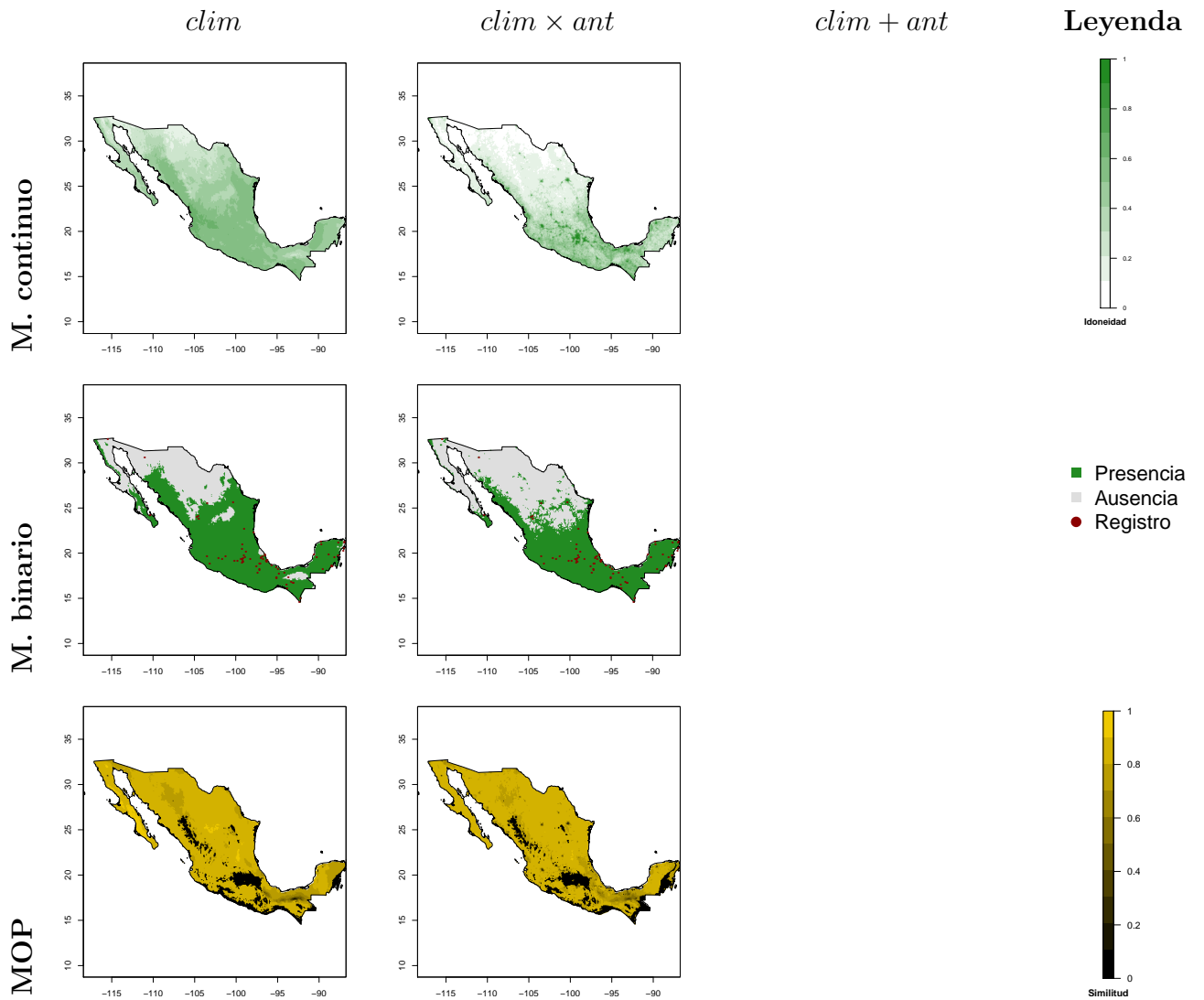
Cuadro B-7.

Cajanus cajan



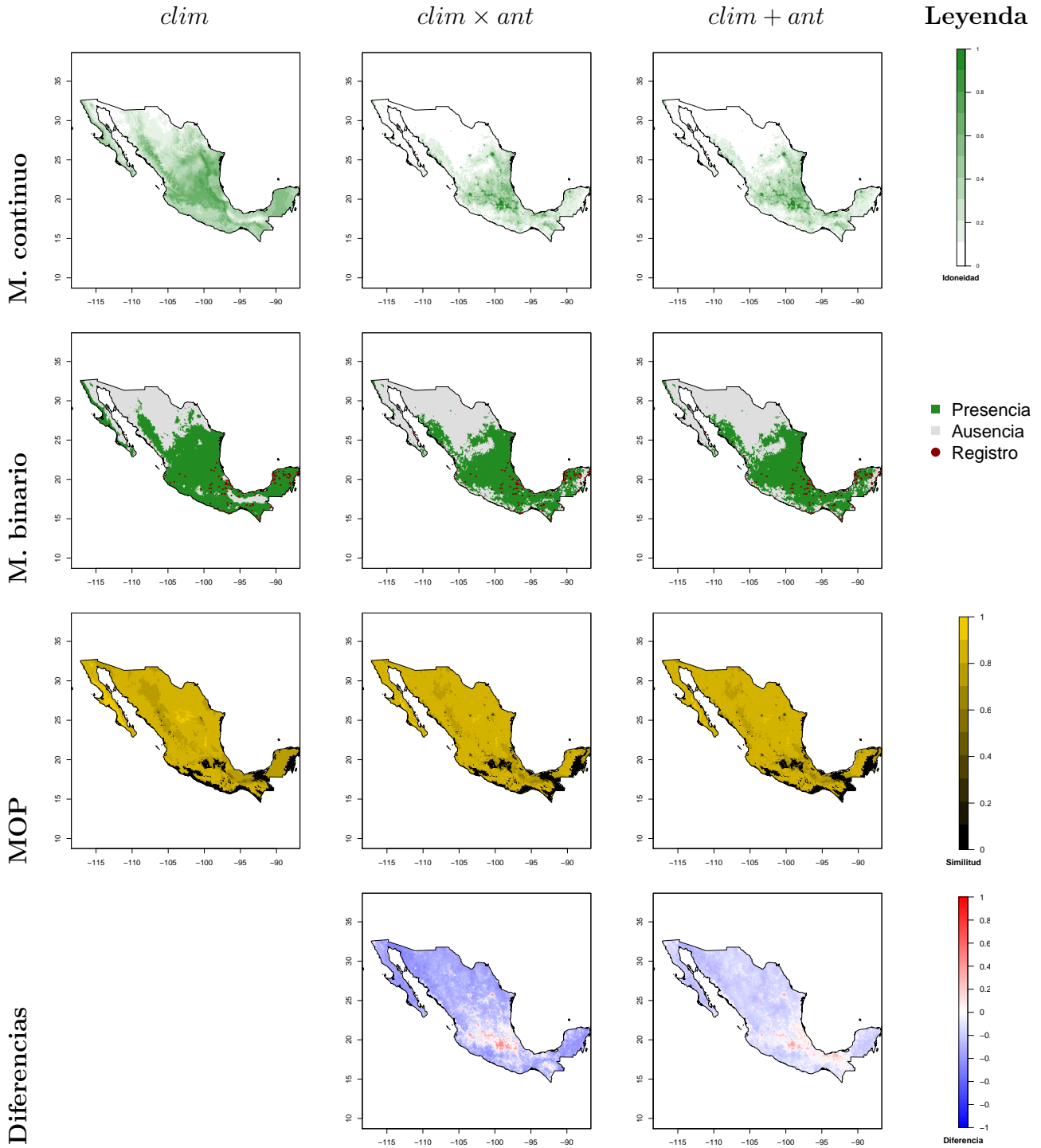
Cuadro B-8.

Casuarina equisetifolia



Cuadro B-9.

Catharanthus roseus

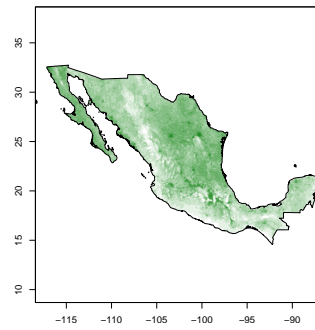


Cuadro B-10.

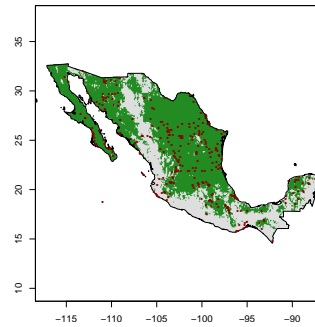
Cenchrus ciliaris

*clim**clim × ant**clim + ant* Leyenda

M. continuo

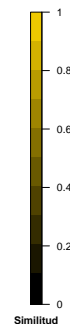
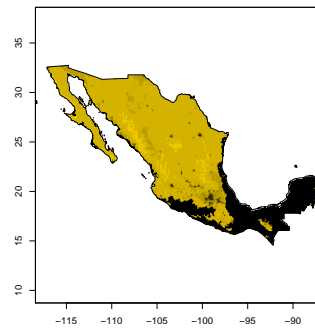


M. binario



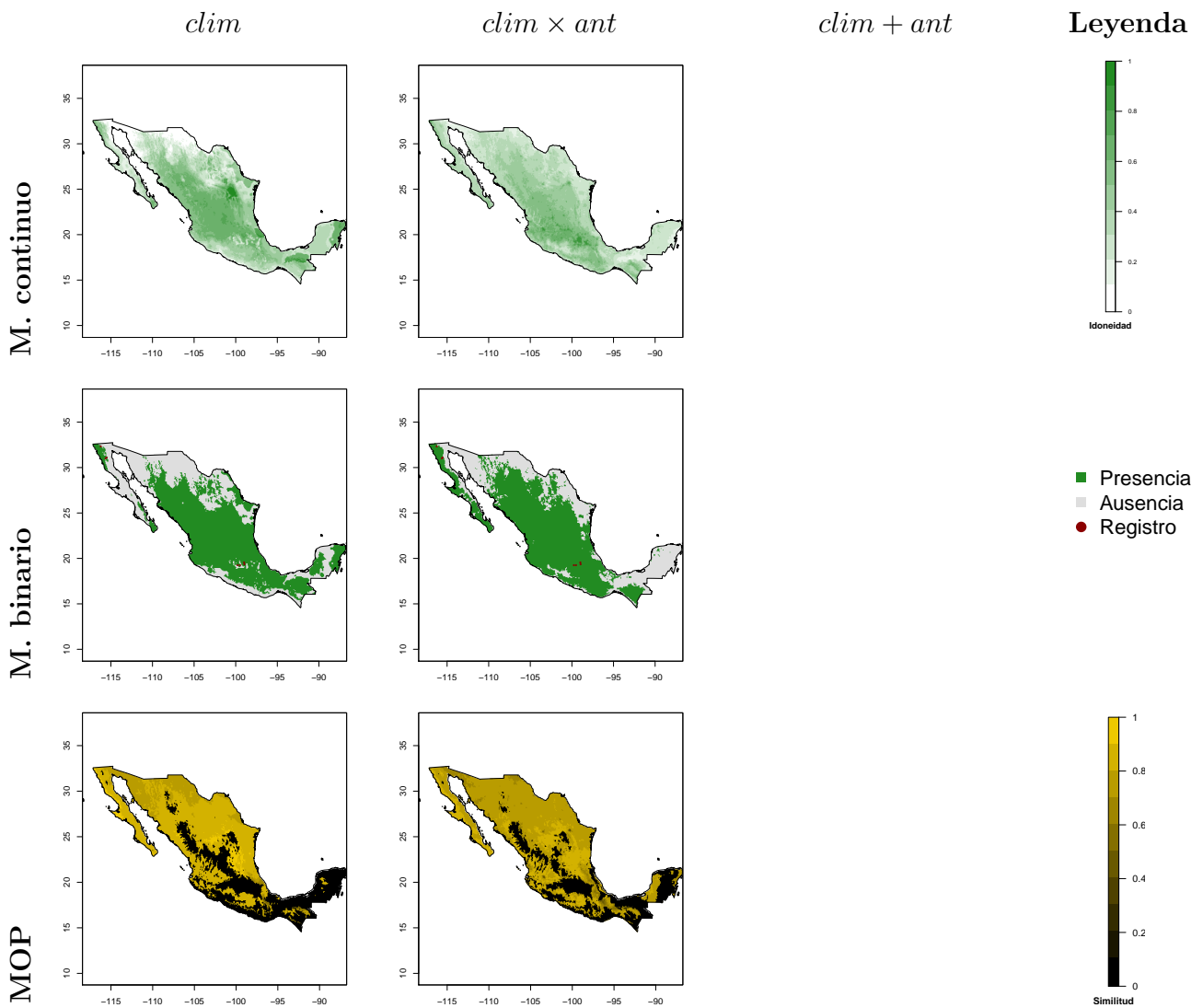
■ Presencia
 ■ Ausencia
 ● Registro

MOP



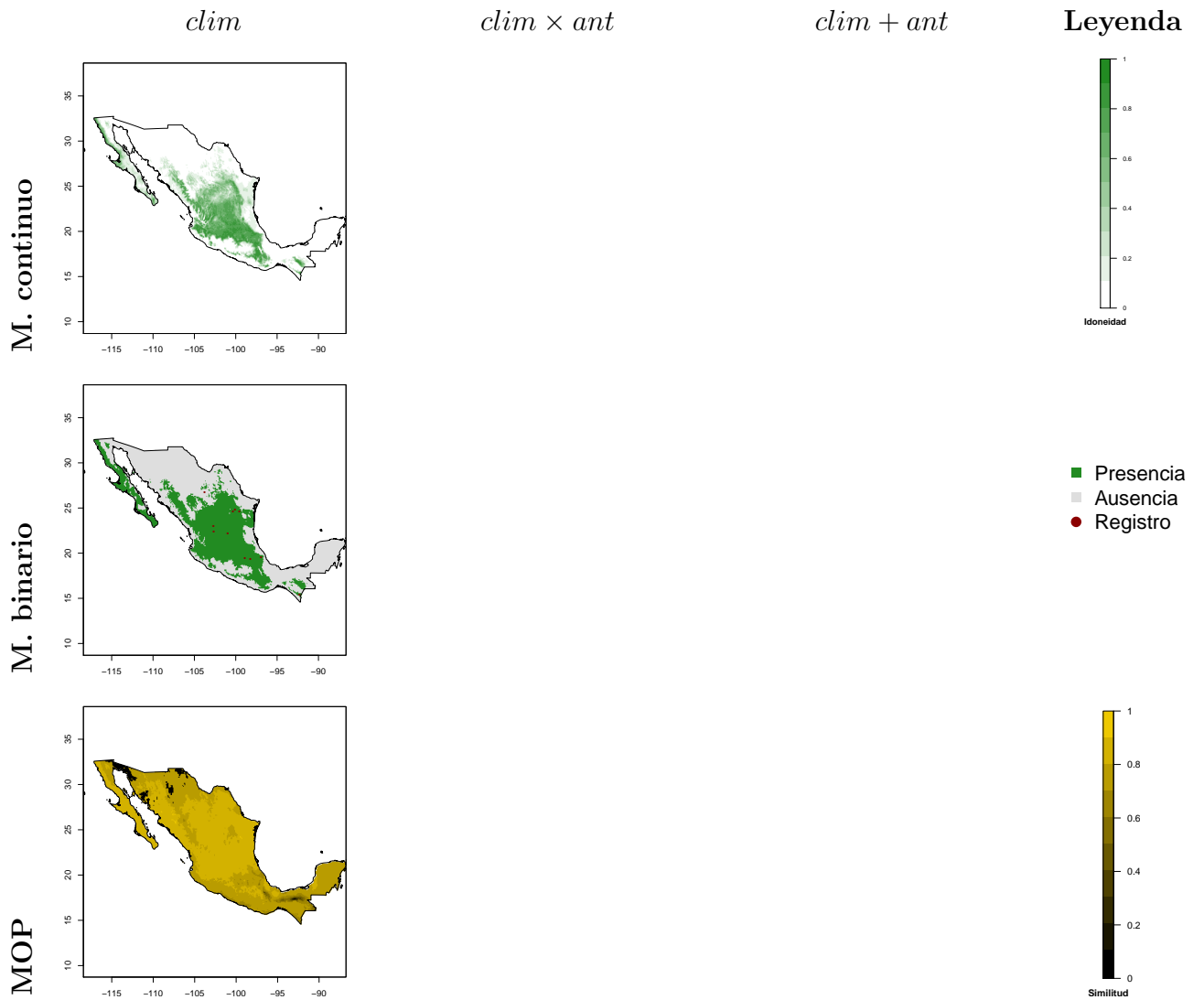
Cuadro B-11.

Cirsium vulgare



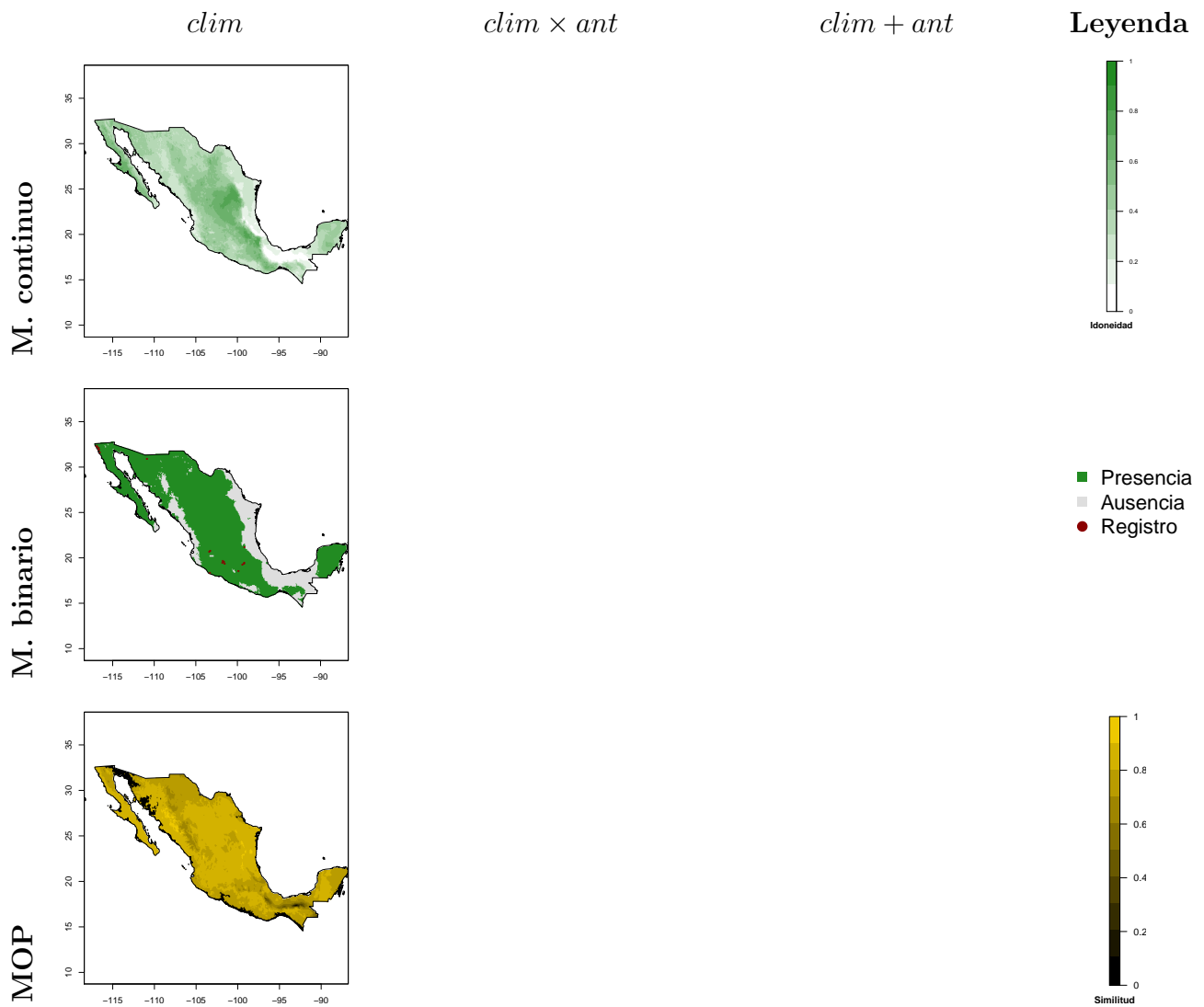
Cuadro B-12.

Cortaderia selloana



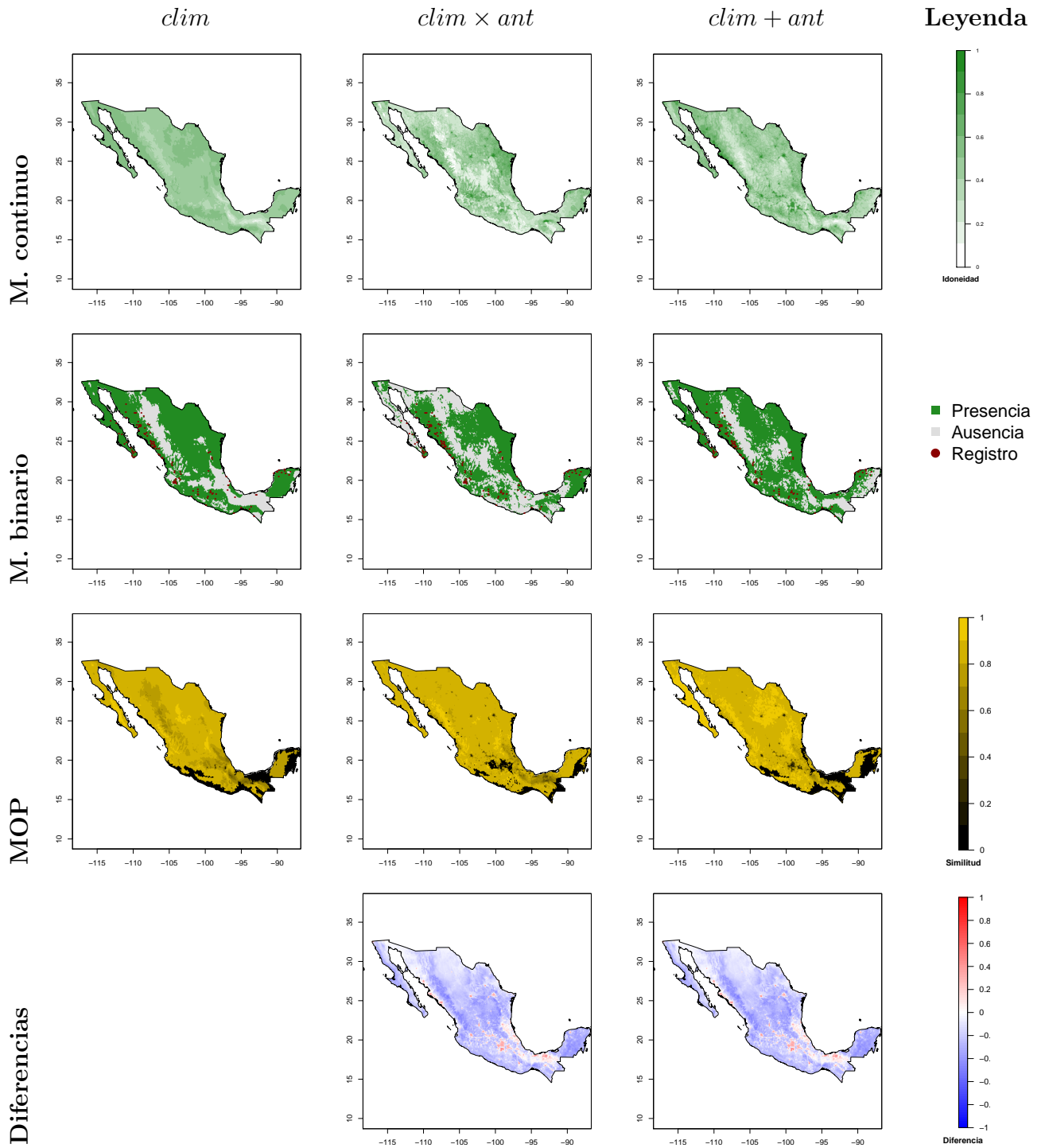
Cuadro B-13.

Cotula australis



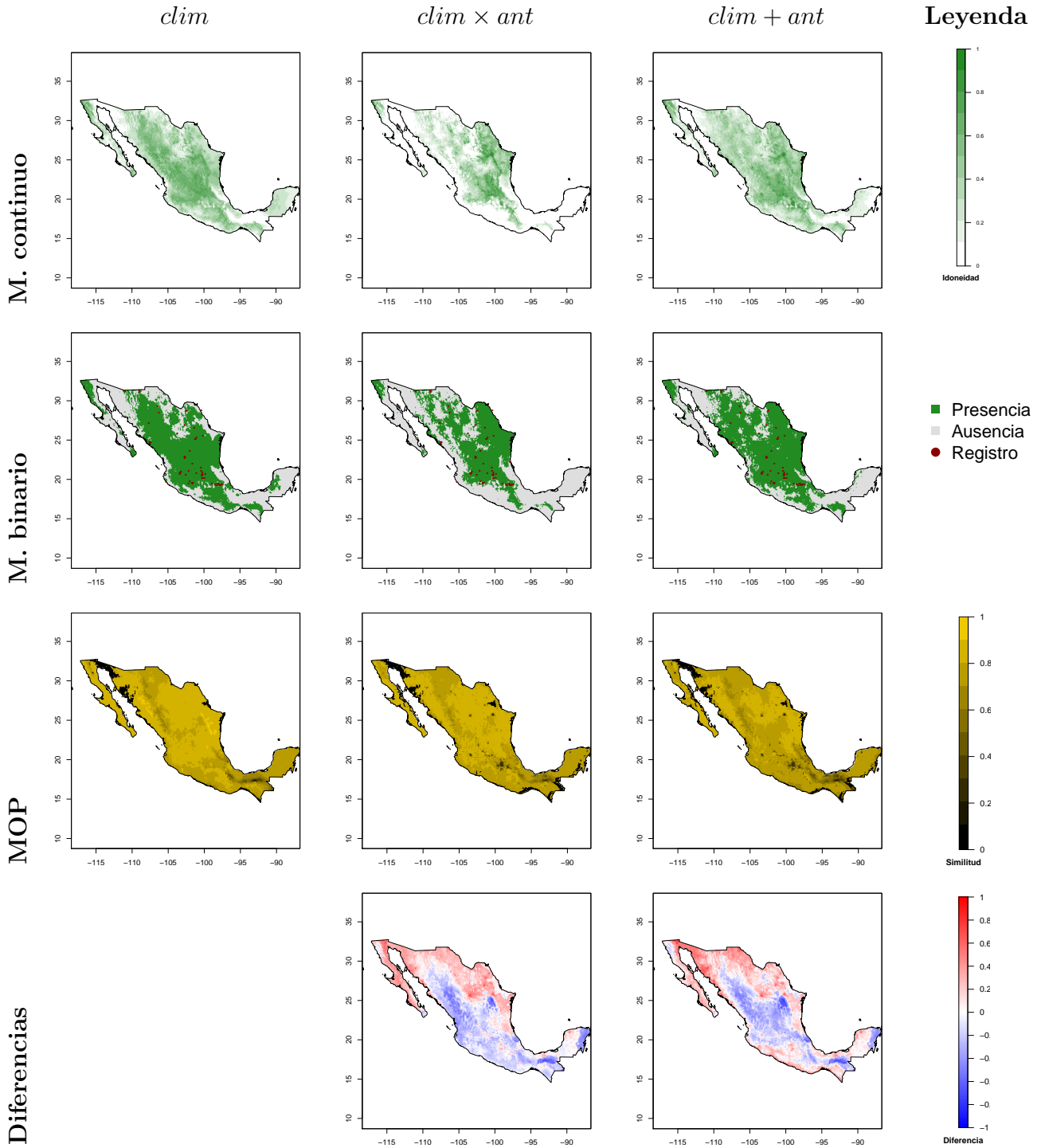
Cuadro B-14.

Cryptostegia grandiflora



Cuadro B-15.

Eragrostis curvula

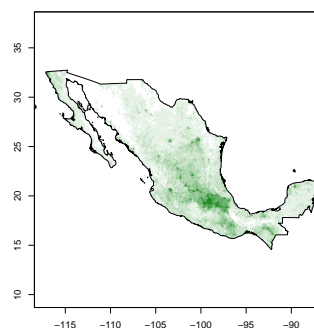


Cuadro B-16.

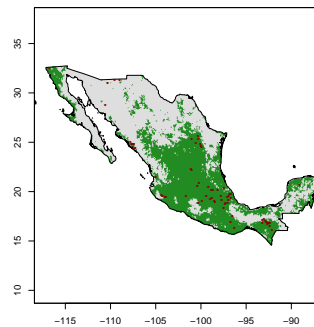
Foeniculum vulgare

*clim**clim × ant**clim + ant* Leyenda

M. continuo

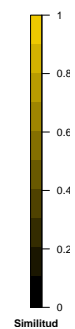
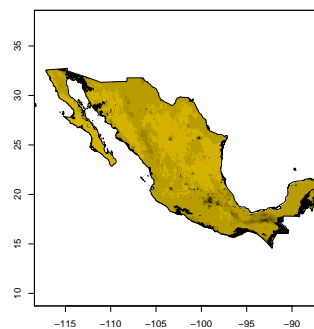


M. binario



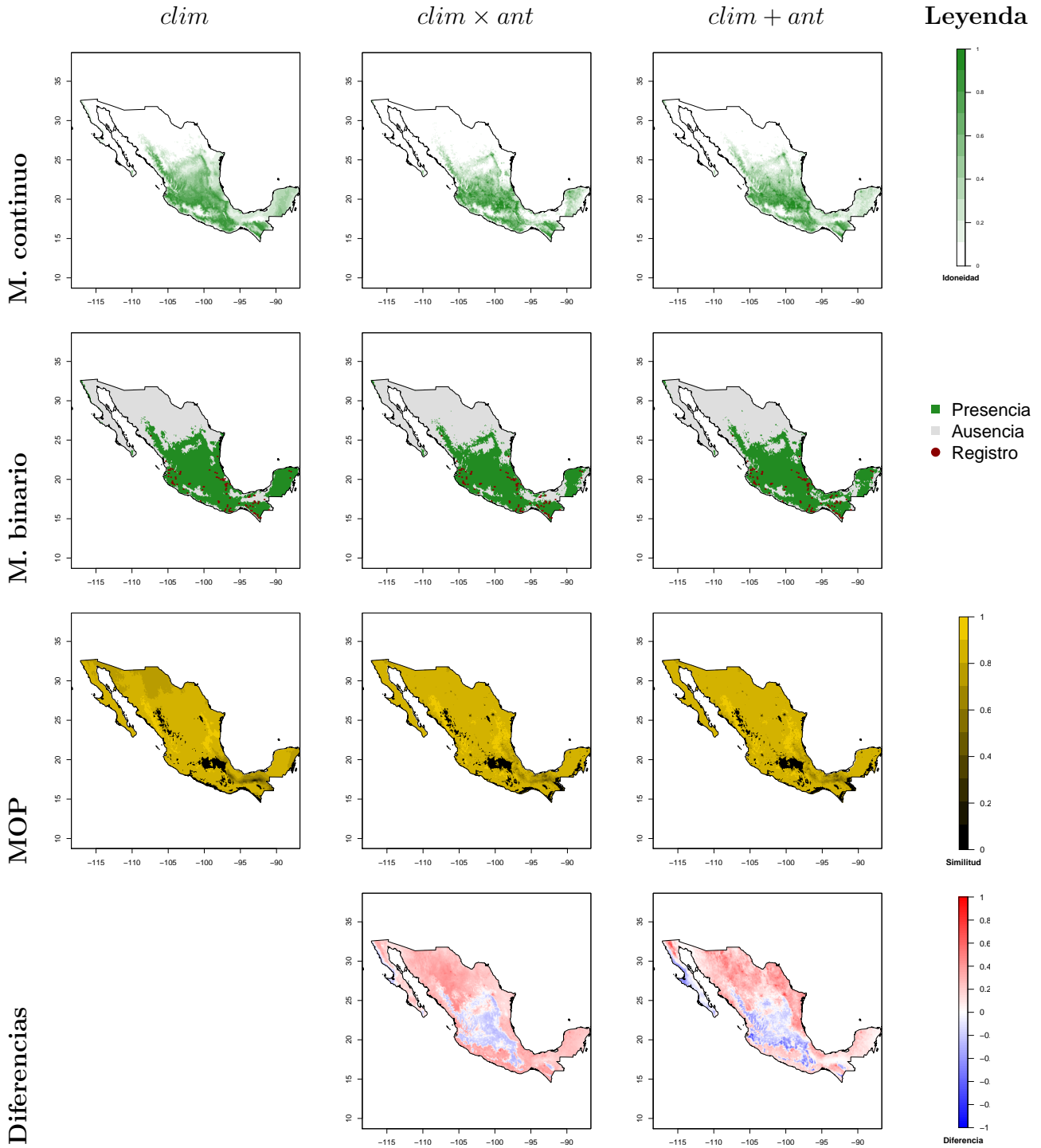
■ Presencia
 ■ Ausencia
 ● Registro

MOP



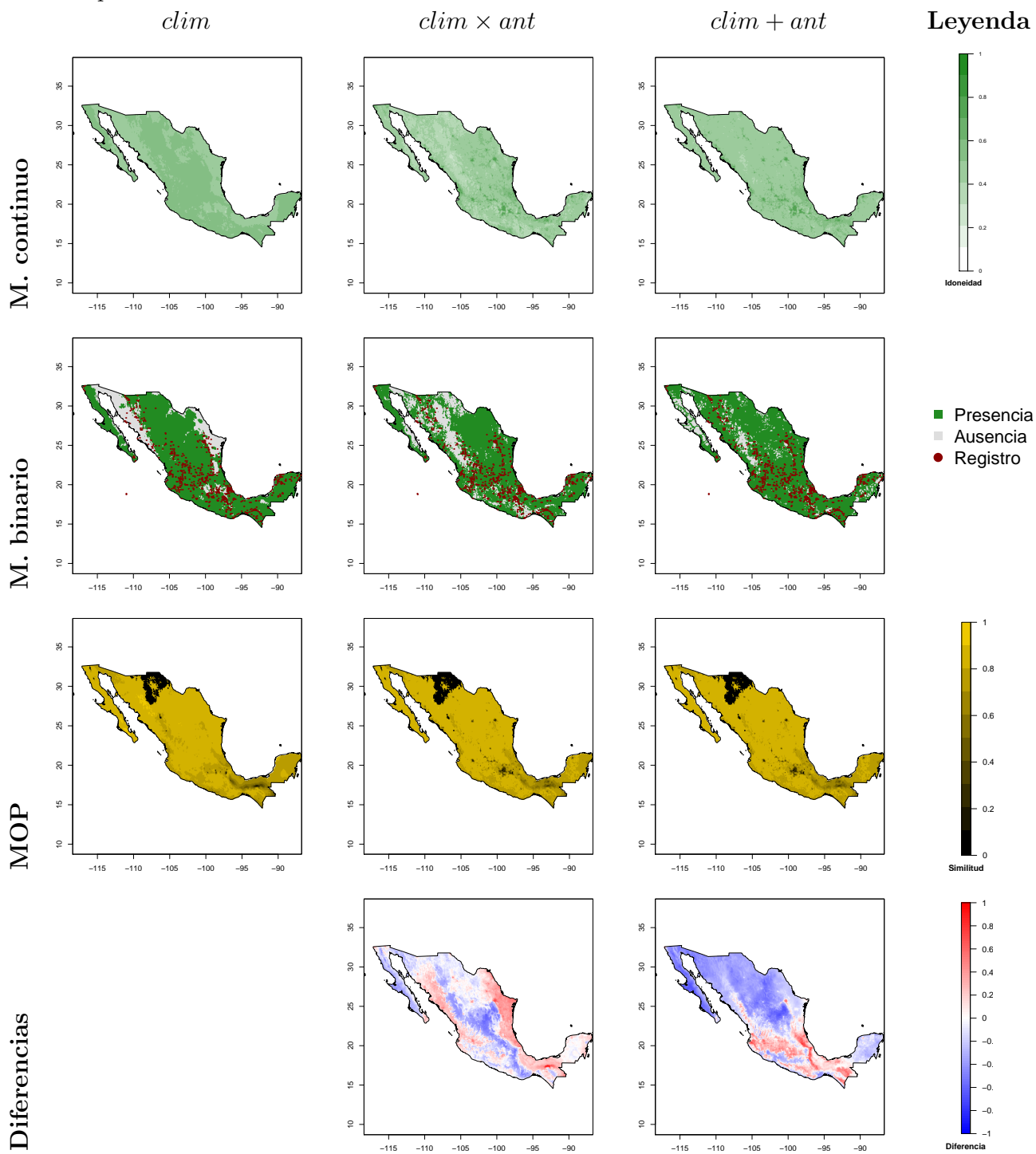
Cuadro B-17.

Melinis minutiflora



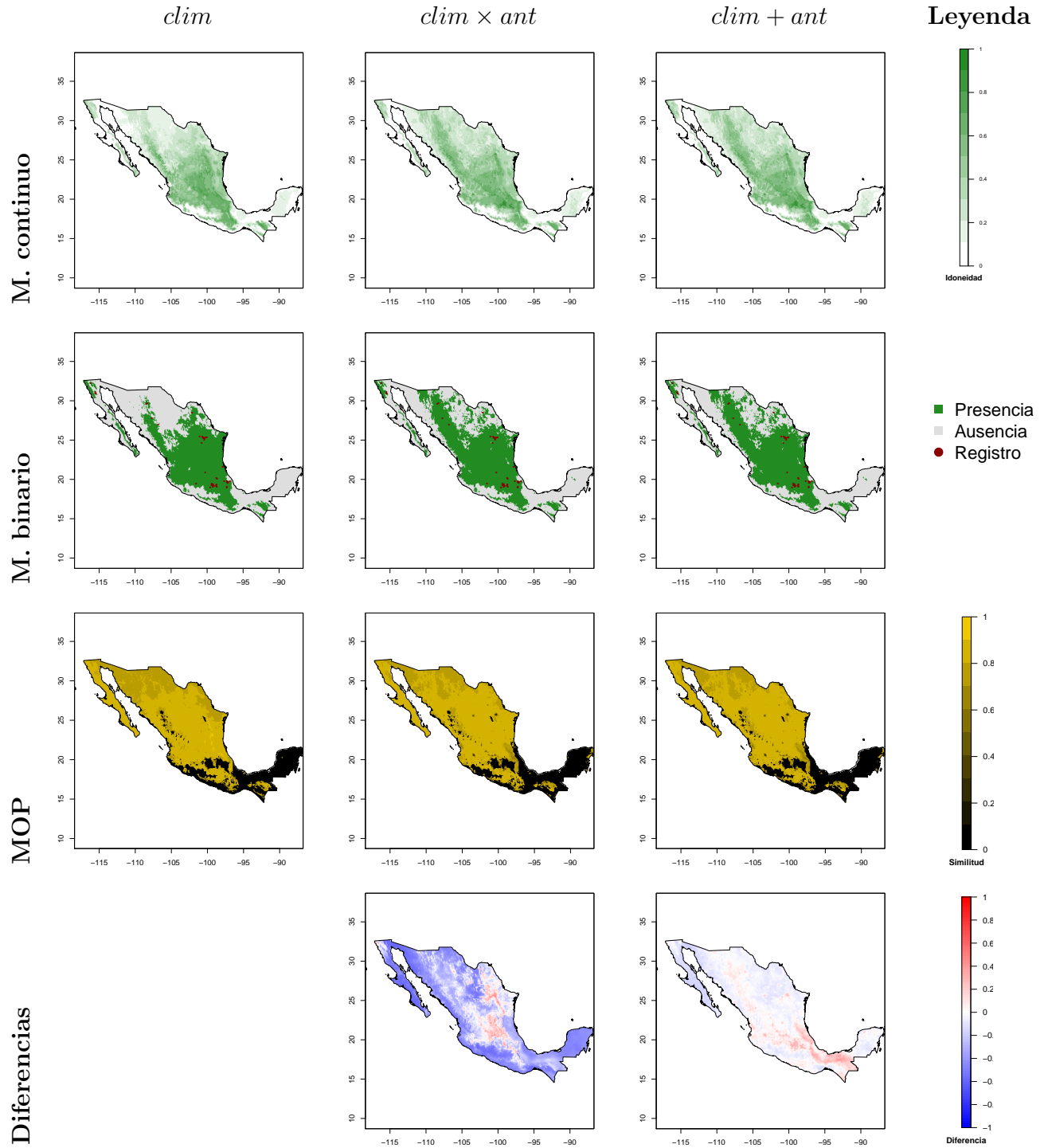
Cuadro B-18.

Melinis repens



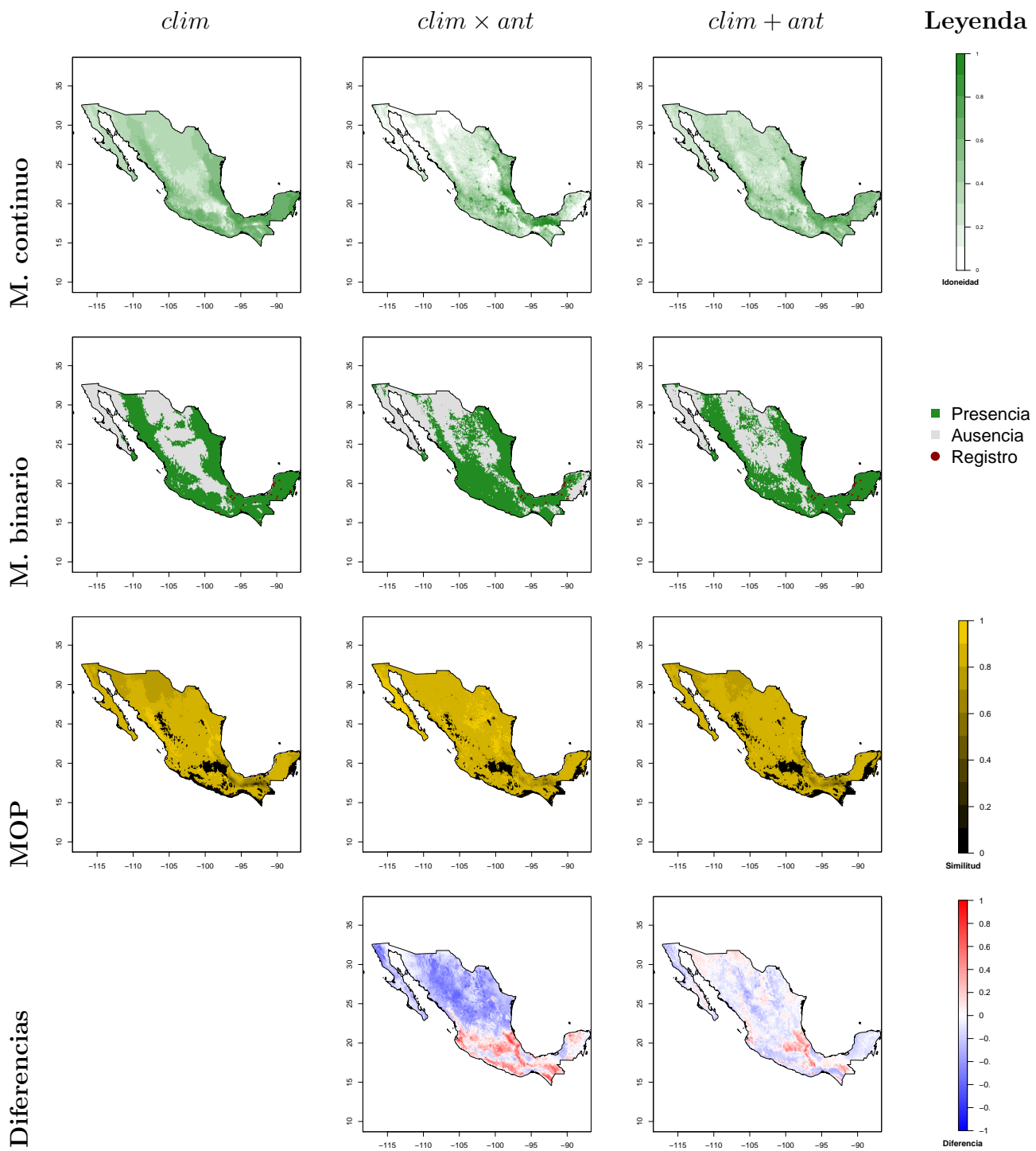
Cuadro B-19.

Poa pratensis



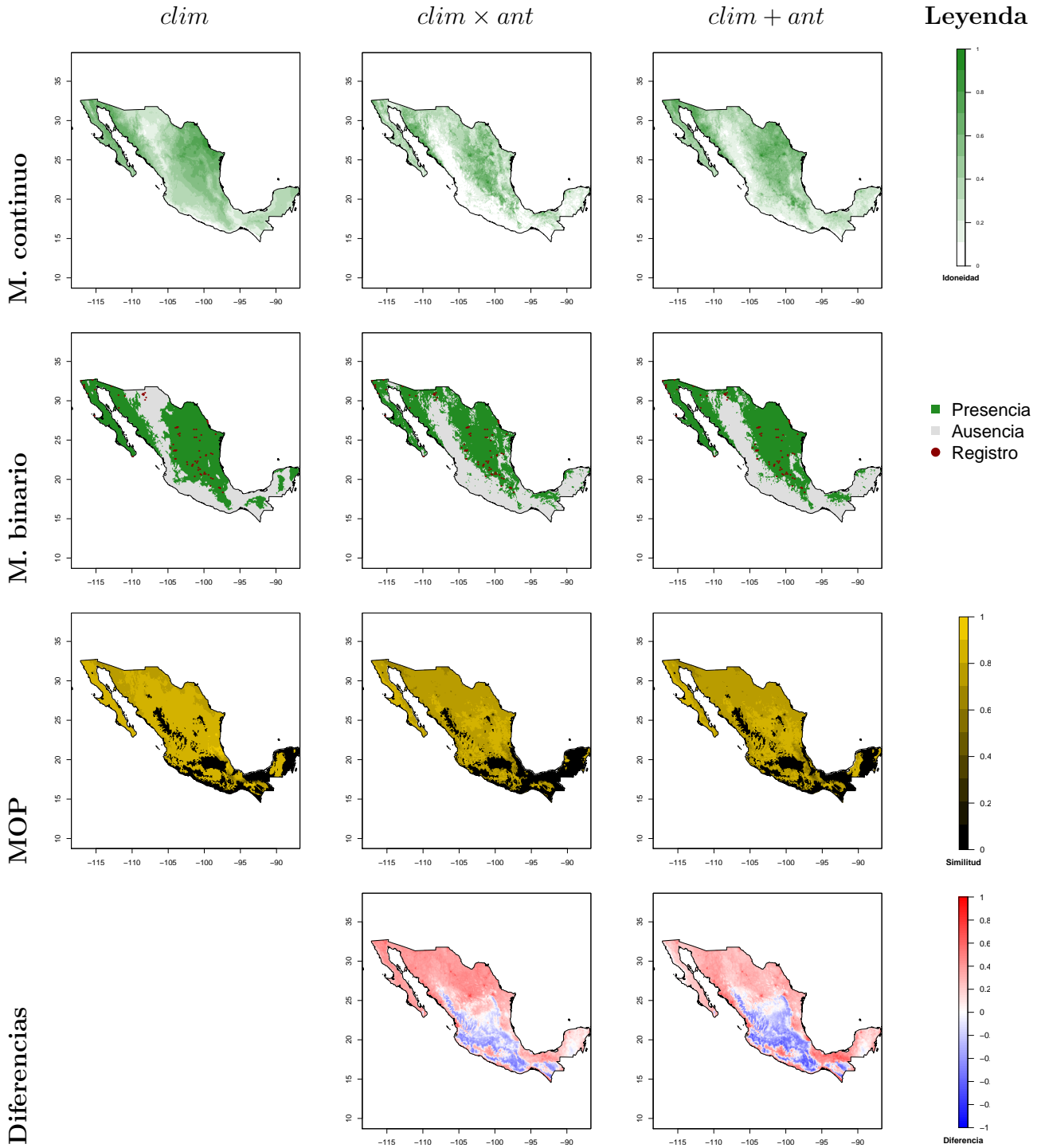
Cuadro B-20.

Rottboellia cochinchinensis



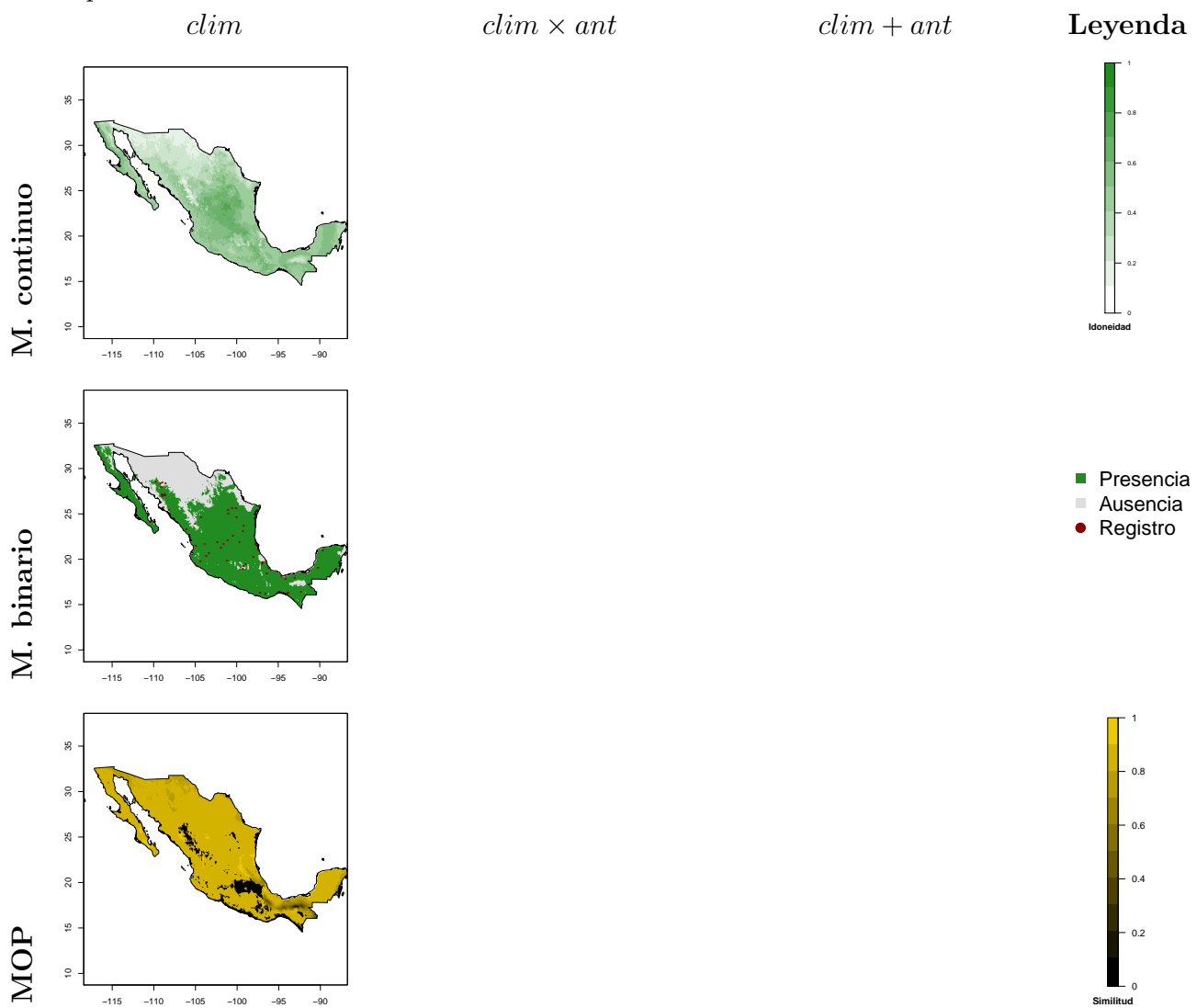
Cuadro B-21.

Salsola kali



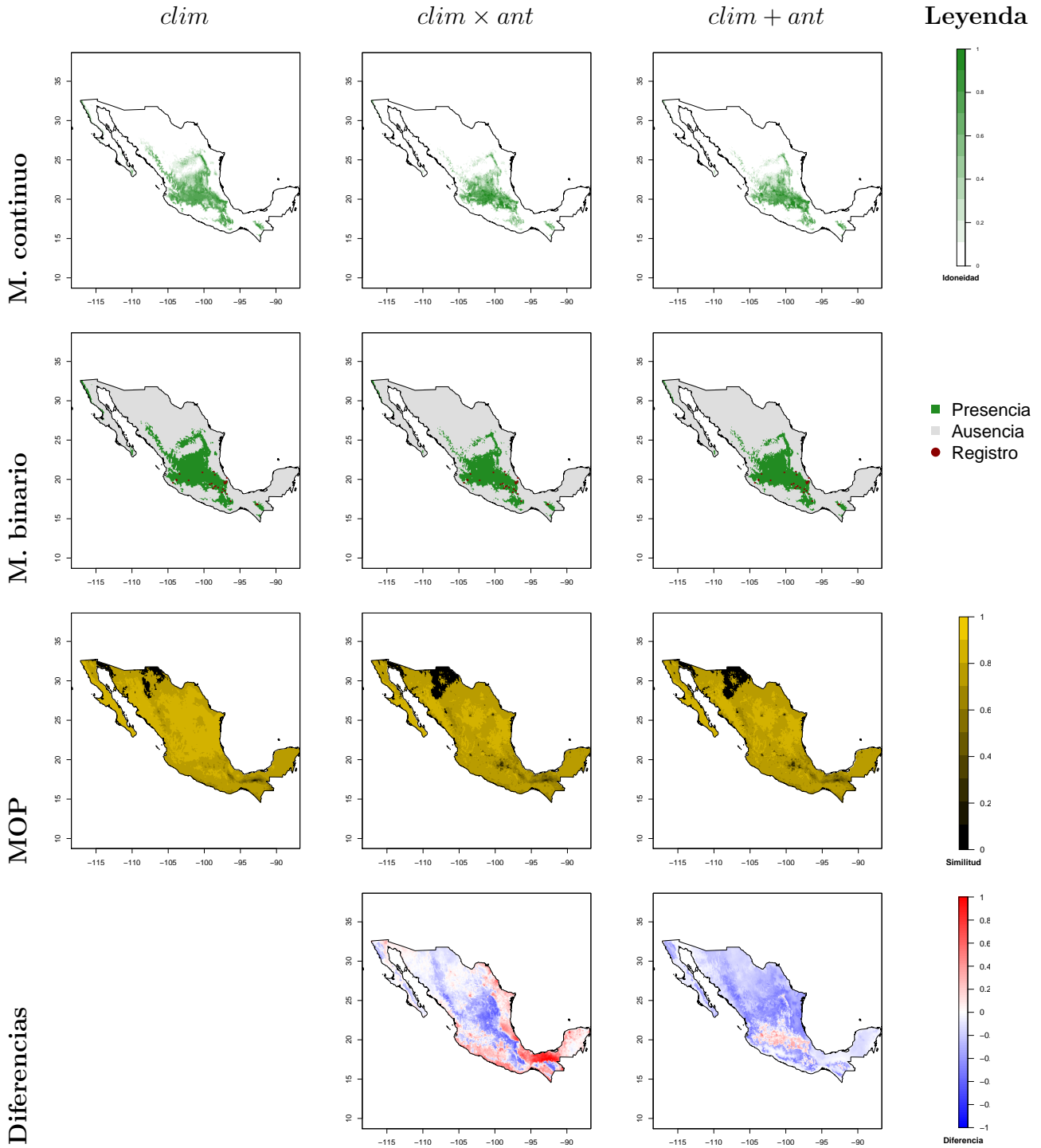
Cuadro B-22.

Stenotaphrum secundatum



Cuadro B-23.

Zantedeschia aethiopica



C. Anexo: diferencias en la idoneidad predicha de los registros de distribución observados.

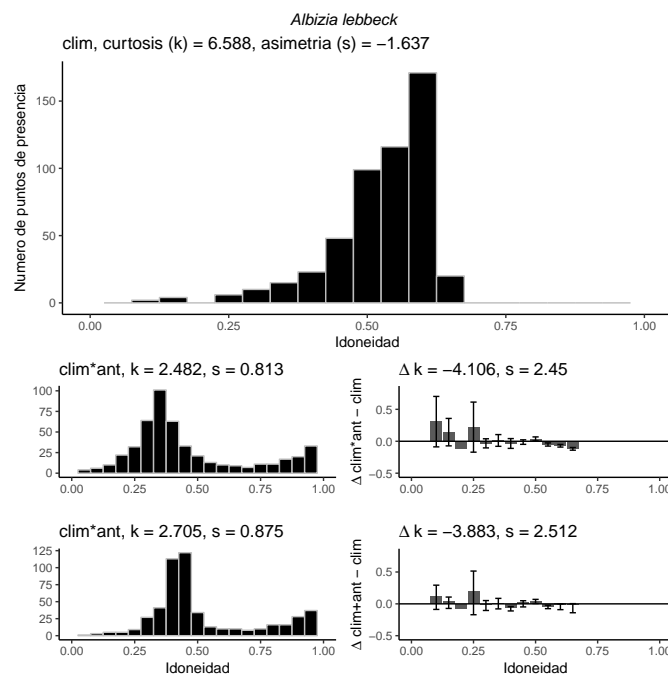


Figura C-1. 1a

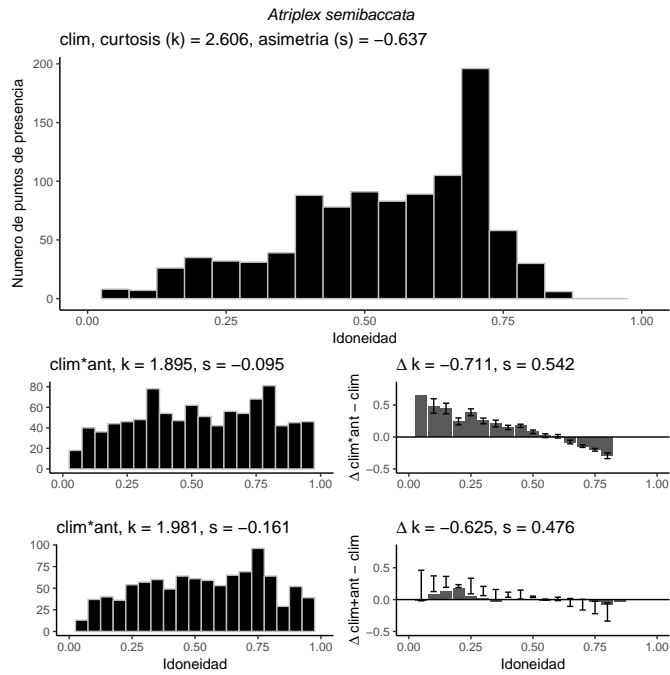


Figura C-2. 1b

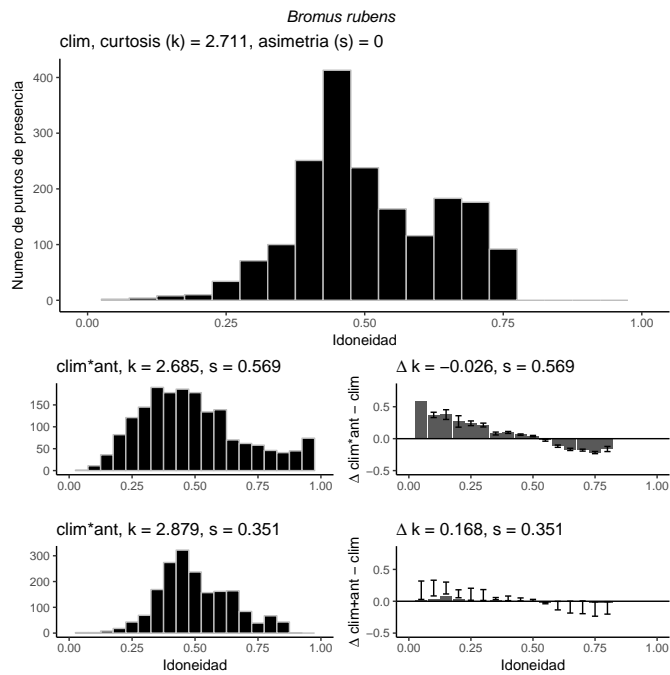


Figura C-3. 1c

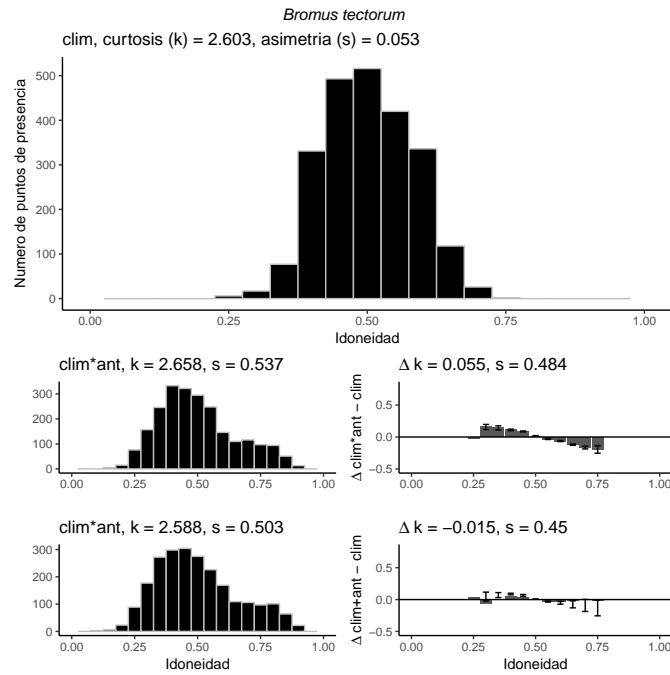


Figura C-4. 1d

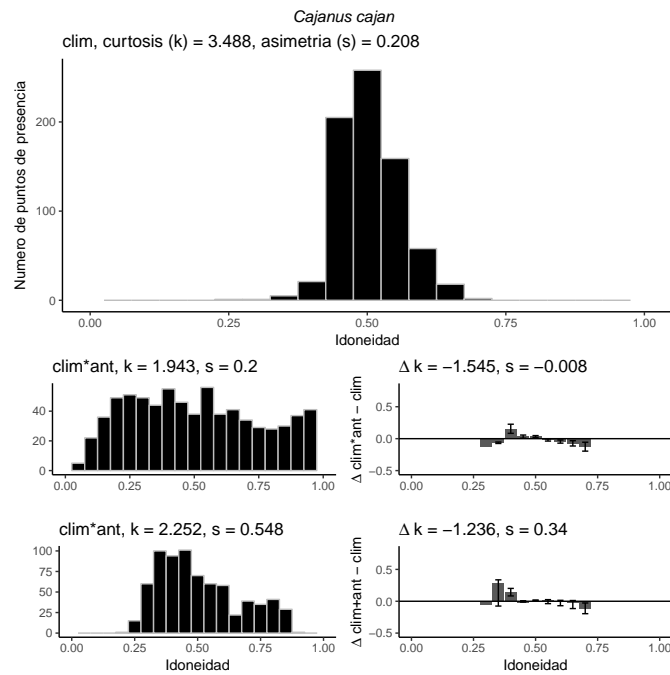


Figura C-5. 1d

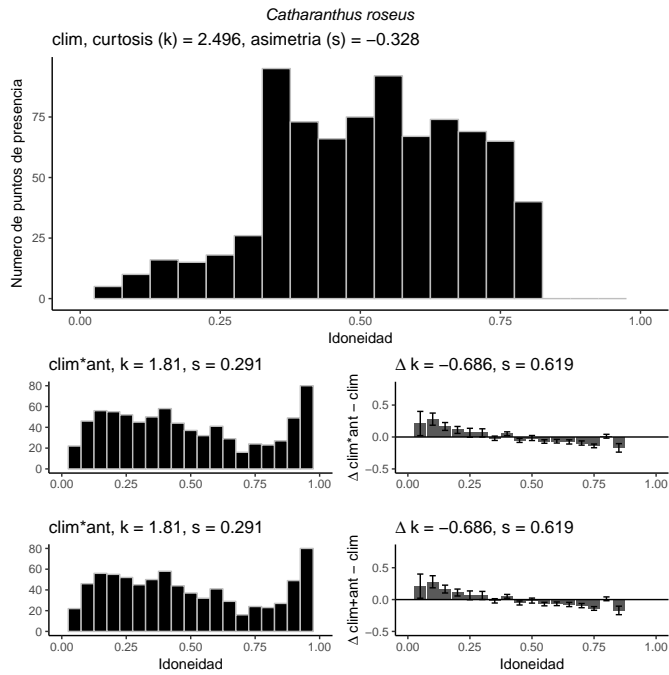


Figura C-6. 1d

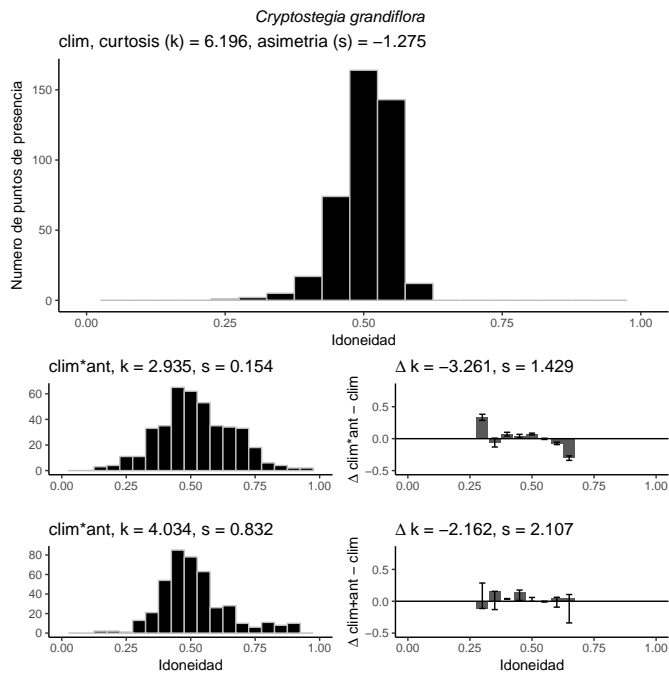


Figura C-7. 1d

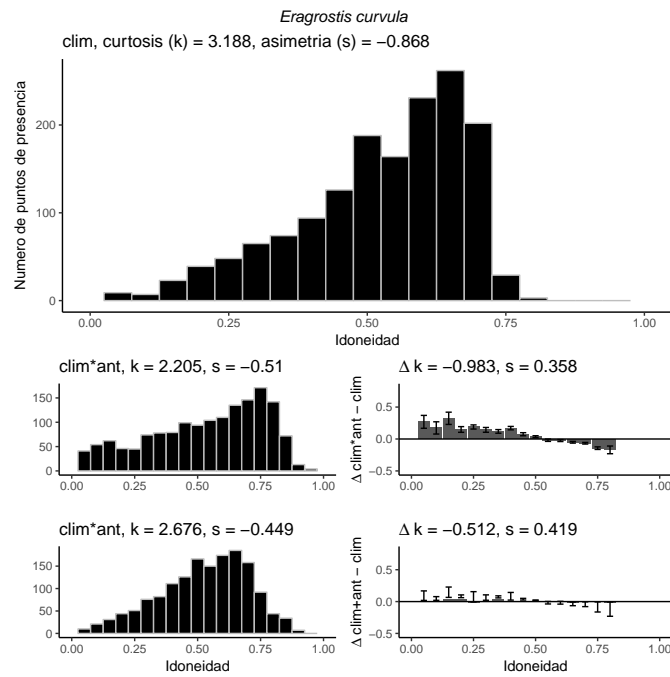


Figura C-8. 1d

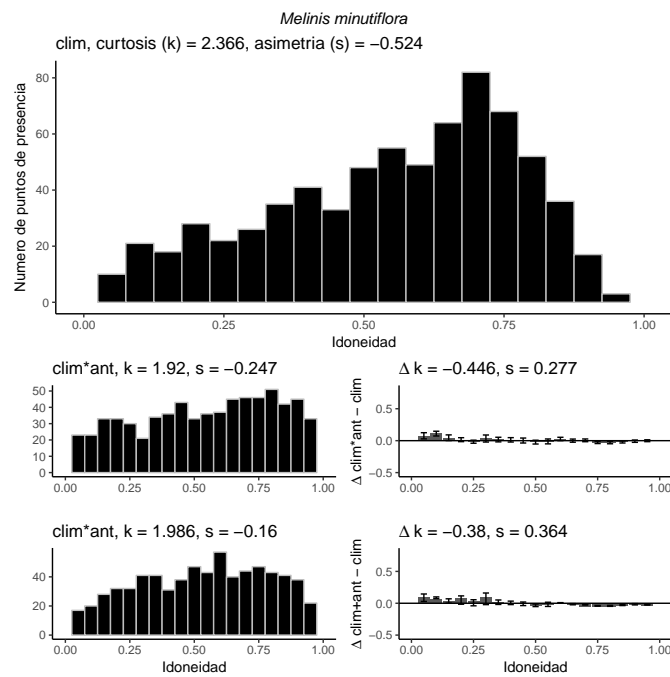


Figura C-9. 1d

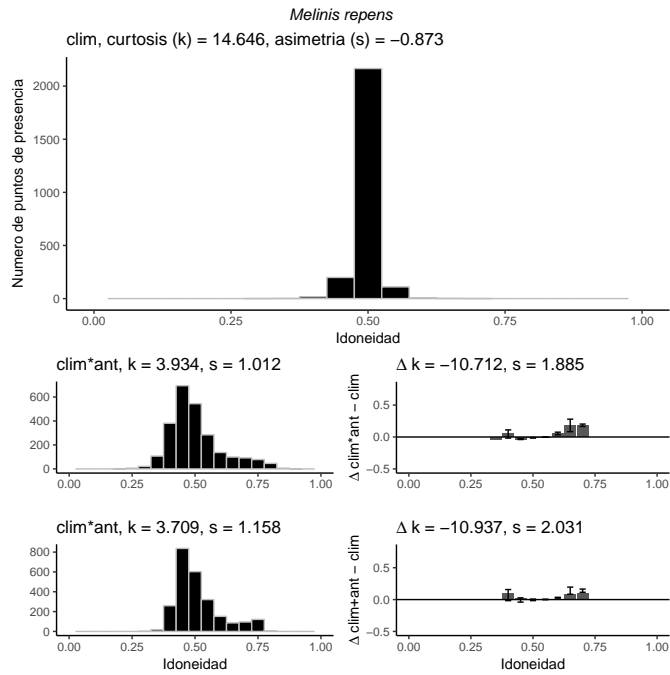


Figura C-10. 1d

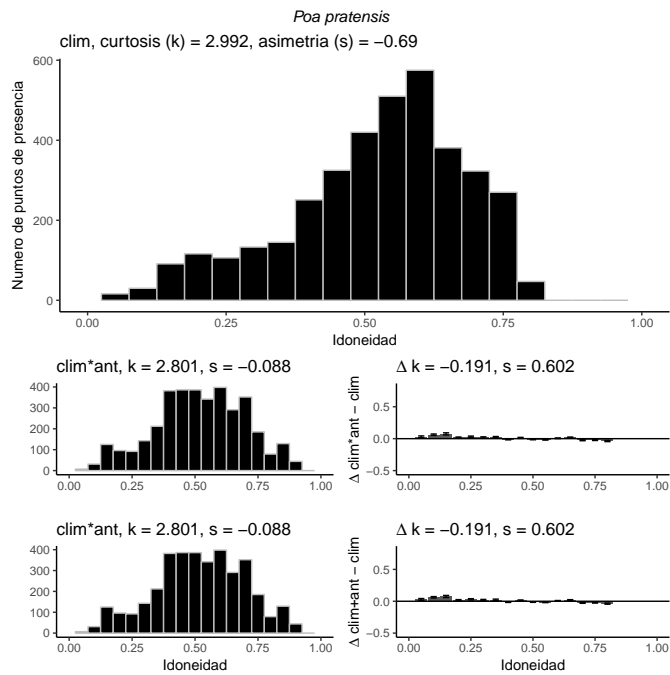


Figura C-11. 1d

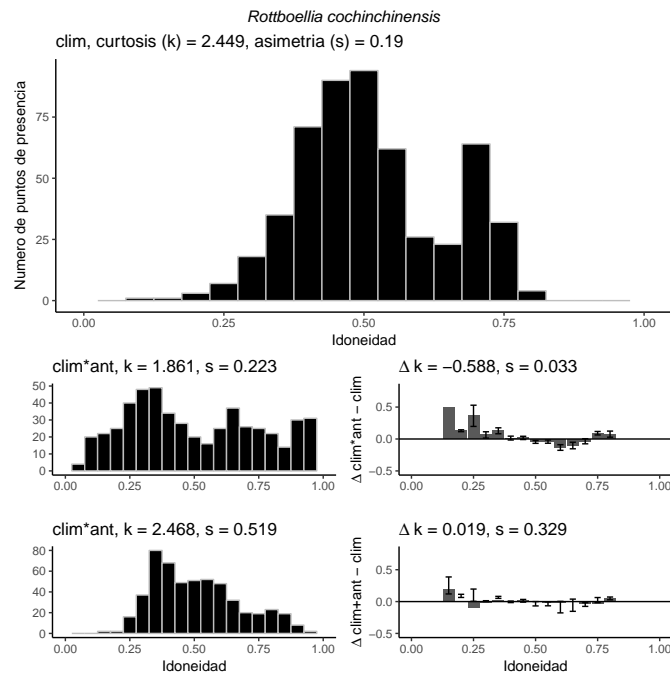


Figura C-12. 1d

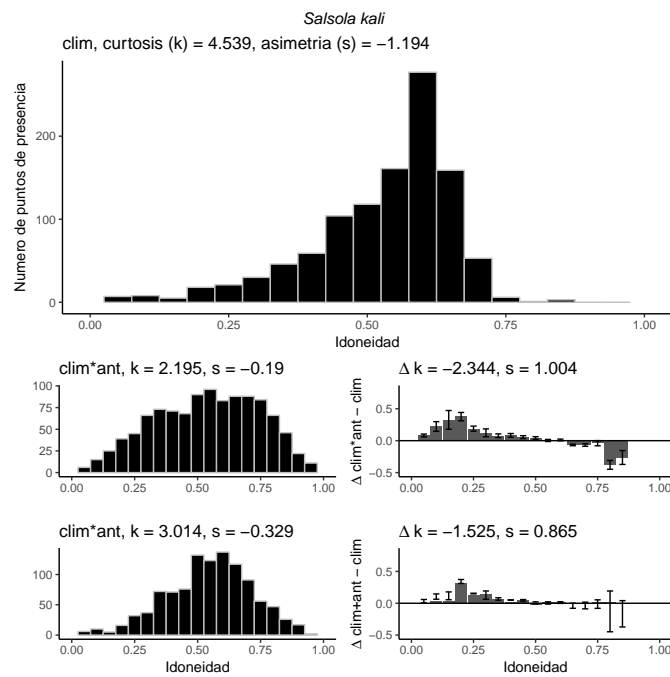


Figura C-13. 1d

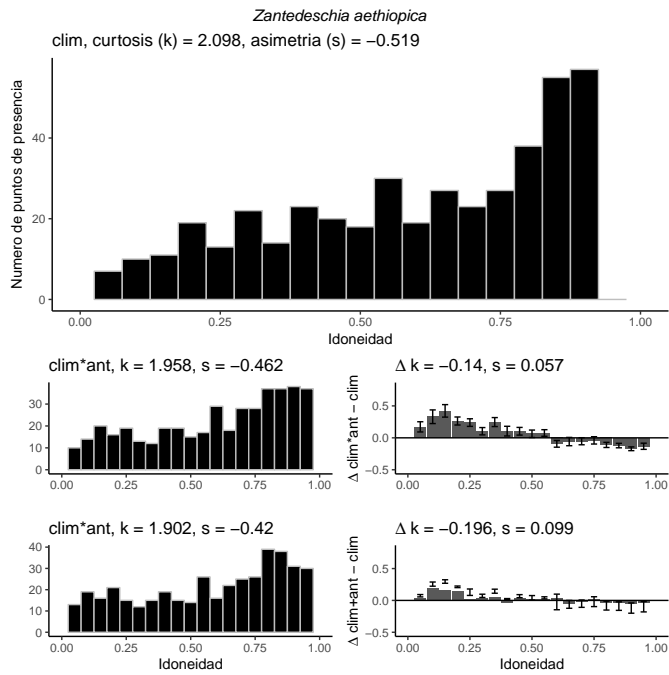


Figura C-14. 1d

D. Anexo: correlación y regresión lineal

Cuadro D-1.

Coefficientes de regresión lineal sin autocorrelación entre el índice de huella humana y los valores de idoneidad predicha por cada clase de modelo antrópico. Símbolos: * coeficiente estadísticamente significativo con valor de probabilidad $p \leq 0.05$, † coeficiente no significativo con valor de probabilidad $p > 0.05$

Especie	x	Regresión y	Intercepto	Pendiente	r2 Adj	Rango (km)	W	Valor p
<i>A. lebbeck</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.090 †	-0.017 †	0.20	227	0.839	0.092
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.139 †	0.011 †	0.41	529	0.999	0.998
<i>A. semibaccata</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.298 *	0.024 *	0.68	200	0.93	0.407
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.354 *	0.032 *	0.79	194	0.963	0.831
<i>B. rubens</i>	hfp	<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.417 *	0.040 *	0.58	102	0.987	0.959
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.425 *	0.034 *	0.78	87	0.98	0.731
<i>B. tectorum</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.201 †	0.025 *	0.50	271	0.856	0.111
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.088 *	0.009 *	0.94	140	0.897	0.102
<i>C. cajan</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.205 *	0.017 *	0.92	136	0.968	0.823
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.235 *	0.018 *	0.86	104	0.973	0.819
<i>C. roseus</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.484 *	0.029 *	0.90	112	0.969	0.669
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.281 *	0.020 *	0.92	93	0.934	0.119
<i>C. grandiflora</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.428 *	0.029 *	0.87	99	0.973	0.679
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.428 *	0.029 *	0.87	99	0.973	0.679
<i>E. curvula</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.125 †	0.014 †	0.02	169	0.914	0.18
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.176 †	0.037 *	0.49	225	0.845	0.051
<i>M. minutiflora</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.087 †	0.026 †	0.17	179	0.91	0.216
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.241 *	0.030 *	0.33	102	0.957	0.17
<i>M. repens</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.307 †	0.029 †	0.02	337	0.915	0.43
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.161 †	0.013 †	0.04	194	0.793	0.098
<i>P. pratensis</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.417 *	0.023 †	0.11	177	0.845	0.095
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.174 *	0.016 *	0.69	110	0.855	0.098
<i>R. cochinchinensis</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.409 †	0.048 †	0.15	159	0.896	0.082
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.109 †	0.014 †	0.11	108	0.885	0.091
<i>S. kali</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.214 *	0.033 *	0.44	85	0.943	0.09
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.309 *	0.040 *	0.49	106	0.943	0.101
<i>Z. aethiopica</i>		<i>clim</i> × <i>ant</i>	-0.414 *	0.048 *	0.50	106	0.983	0.842
		<i>clim</i> + <i>ant</i>	-0.431 *	0.030 *	0.39	203	0.928	0.388