



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**CONSERVADURISMO FILOGENÉTICO DE NICHOS COMO BASE
PARA ANTICIPAR INVASIONES BIOLÓGICAS EN ESPECIES
MARINAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
BIOLOGÍA MARINA

PRESENTA:

KEVIN ALEJANDRO LÓPEZ REYES

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:
DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
ENES, UNAM
DR. OCTAVIO ROJAS SOTO
INECOL

ASESOR(A) EXTERNO(A):
DR. LUIS OSORIO OLVERA
KANSAS UNIVERSITY

CD. MX., AGOSTO, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



**CONSERVADURISMO FILOGENÉTICO DE NICHOS COMO BASE
PARA ANTICIPAR INVASIONES BIOLÓGICAS EN ESPECIES
MARINAS**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
BIOLOGÍA MARINA

PRESENTA:
KEVIN ALEJANDRO LÓPEZ REYES

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:
DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
ENES, UNAM
DR. OCTAVIO ROJAS SOTO
INECOL

ASESOR(A) EXTERNO(A):
DR. LUIS OSORIO OLVERA
KANSAS UNIVERSITY

MÉXICO, CD. MX., AGOSTO, 2021

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada.

Al Dr. Carlos Alberto Yáñez Arenas por la excelente dirección de esta tesis, por acompañarme durante este proceso académico y por brindarme su amistad.

Al Dr. Luis Osorio por fungir como asesor externo de este trabajo y por sus valiosos comentarios y amplia ayuda en la parte metodológica del trabajo.

A los miembros del comité académico conformado por el Dr. Xavier Chiappa-Carrara y el Dr. Octavio Rojas Soto y del jurado académico integrado por el Dr. Enrique Martínez Meyer y la Dra. Gabriela Gaxiola por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de este trabajo.

Al M. en C. Eduardo Pacheco por su apoyo y asesoría en diversos análisis.

A todos los integrantes del laboratorio de ecología geográfica, en especial a Carlos Manuel Patrón Rivero por las charlas en donde discutíamos y reflexionábamos sobre nuestros trabajos.

A la familia Rangel-Vargas por abrirme las puertas de su hogar durante mi estadía en la ciudad de México y convertirme en un miembro más de su familia. No tengo palabras suficientes de agradecimiento para ustedes. Especialmente a Claudia Vargas y a su esposo Jacinto Rangel que en paz descanse.

A mi familia, muchas gracias por apoyarme y creer en mí. En especial a mi madre Gabriela y mi abuela Thelma.

A mi novia Geisy, por su amor y por motivarme siempre.

Dedicatoria

A mi madre Gabriela y a mi abuela Thelma, ustedes siempre me han apoyado y creído en mí

A mi familia a la cual le tengo mucho cariño

A mi novia Geisy, por haber estado conmigo en los buenos y malos momentos

A mis amigos

“Todo se termina cuando te rindes” – Brook

Índice general

1. Resumen	1
2. Abstract	2
3. Introducción general	3
4. Antecedentes	5
4.1 Invasiones biológicas	5
4.2 Métodos de análisis para abordar la problemática	5
4.3 El modelado de nichos ecológicos en las invasiones biológicas.....	6
5. Justificación e importancia	8
6. Preguntas e hipótesis	9
6.1 Hipótesis 1:.....	9
6.2 Hipótesis 2:.....	9
7. Objetivos	10
7.1 Objetivo general	10
7.2 Objetivos específicos	10
8. Metodología	11
8.1 Datos de presencia.....	11
8.2 Variables ambientales	12
8.3 Modelos de nicho ecológico.....	12
9. Resultados	15
10. Discusión general	21
11. Conclusiones (desarrollar)	25
12. Literatura citada	26
13. Anexos	34

Índice de figuras y cuadros

Tabla 1. Registros de presencia utilizados en la modelación.	15
Figura 1. Métricas generales de evaluación por unidad supra-específica para ambos métodos y umbrales.	16
Figura 2. Métricas de evaluación por tipo de configuración BAM para para ambos métodos y umbrales.	17
Tabla 3. Resultados del análisis de comparación de medianas por tipo de configuración BAM....	18
Figura 3. Vistas regionales de la distribución potencial de <i>Perna perna</i> con el umbral del 95% ...	19
Figura 4. Vistas regionales de la distribución potencial de <i>Perna perna</i> con el umbral del 90% ...	20

1. Resumen

Las invasiones biológicas son uno de los factores más importantes asociados con la pérdida de biodiversidad. Identificar las condiciones ambientales adecuadas para el establecimiento y supervivencia de especies invasoras o con potencial invasor representa una base fundamental para actuar ante estas y prevenir sus impactos. Una de las herramientas más utilizadas para esto es el modelado de nichos ecológicos. No obstante, en esta aproximación, por lo general, se subestima la tolerancia fisiológica de los organismos, debido a sesgos en los insumos que se utilizan (registros de presencia y variables ambientales). Por lo que, cuando se requiere hacer extrapolaciones, los modelos están limitados a lo observado en la geografía. En este trabajo, se evaluó si partiendo del supuesto de conservadurismo filogenético de nicho, la construcción de unidades de análisis por encima del nivel de especie mejora la capacidad de los modelos de nicho para predecir la distribución de 26 especies invasoras marinas. Para cada caso, se construyeron unidades de modelado supra-específicas, con base en filogenias publicadas, agrupando los registros de presencia del área de distribución nativa de cada especie invasora con los registros de las especies más cercanas filogenéticamente. Se generaron modelos de nicho ecológico para cada unidad a través de dos aproximaciones metodológicas (elipsoides de volumen mínimo – MVE y el algoritmo de máxima entropía Maxent) y se evaluó su capacidad predictiva. Además, se analizaron las implicaciones de los factores abióticos y de movilidad en nuestras predicciones. En la mayoría de los casos la construcción de unidades mayores a especie mejoró significativamente la capacidad predictiva de los modelos correlativos para estimar el área potencial de invasión. Este patrón fue más pronunciado en especies cuya representación del nicho fundamental en el área nativa fue limitada.

Palabras clave: Invasiones Biológicas; Modelado de Nicho Ecológico; Unidades Supra-específicas; Lumping; Conservadurismo Filogenético de Nicho

2. Abstract

Biological invasions are one of the most important problems associated with biodiversity loss. Identifying the suitable conditions for the establishment and survival of invasive or potentially invasive species represents a fundamental basis to face them. One of the tools widely used to address this concern is the ecological niche modeling. Nonetheless, this approach generally underestimates the physiological tolerance of organisms, due to biases in their inputs (presence records and environmental variables). Due to this, when extrapolations are carried out, models are limited to the observed correlations in the geography. Considering the assumption of phylogenetic niche conservatism, in this work, we assessed whether the construction of units above the species level improves the capacity of niche models to predict the distribution of 26 invasive marine species. For each, we constructed supra-specific modeling units, based on published phylogenies. We grouped the presence records of the native range of each invasive species with the records of the phylogenetically closest relative. We generated ecological niche models for each unit with two methods (minimum volume ellipsoid – MVE and the machine learning algorithm - Maxent). Then we evaluated their predictive ability. In addition, we analyzed the implications of the abiotic and mobility factors in the predictive capacity of the models. In most cases the construction of units above from species level improved the predictive capacity of correlative models to estimate the invasion area. This pattern was more pronounced in species with a poor representation of the niche in the native area.

Key words: Biological Invasions; Ecological Niche Modeling; Supra-specific units; Lumping; Phylogenetic Niche Conservatism.

3. Introducción general

En las últimas décadas, las invasiones biológicas han incrementado debido a factores que facilitan la dispersión y el establecimiento de especies exóticas (Seebens *et al.*, 2015; Early *et al.*, 2016). A pesar de que existe un amplio esfuerzo por parte de los gobiernos y la comunidad científica en el manejo y control de esta problemática, la mayoría está enfocado en el control de los organismos cuando ya se han establecido. Sin embargo, se ha reconocido que la manera más efectiva de evitar sus impactos es a través de la prevención (Miller *et al.*, 2005). Por lo tanto, recientemente, se han desarrollado herramientas de análisis que permiten estimar las áreas con condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia de estos organismos (*i.e.*, su distribución potencial), ya que, a partir de esto, es posible anticipar acciones de vigilancia y control en estas regiones.

El modelado correlativo de nichos ecológicos ha sido una de las herramientas más utilizadas en el estudio de invasiones biológicas (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011), ya que a partir de información relativamente sencilla de obtener (registros de presencia o de presencia-ausencia y variables ambientales) es posible caracterizar las condiciones asociadas a las localidades donde una especie de interés ha sido reportada, y con base en esto estimar su distribución potencial (Peterson, 2011). No obstante, cuando las condiciones ambientales que la especie tolera (*i.e.*, su nicho fundamental - NF) (véase Hutchinson, 1957; Guisan y Zimmermann, 2000) no se encuentran completamente representadas en la región nativa, o existe algún fenómeno regional (*e.g.*, interacciones bióticas, perturbación humana) que restringe su presencia en áreas abióticamente adecuadas, los modelos correlativos se encuentran limitados por los ambientes observados en la región de calibración y como resultado, carecen de capacidad para estimar el potencial geográfico de invasión (Broennimann *et al.*, 2007, Medley, 2010).

Debido a esto, se han realizado diversas propuestas metodológicas para solventar estas limitaciones. Una de estas es construir los modelos de nicho con el conjunto completo de registros (nativos e invasores) para tener una mejor representación del NF. Sin embargo, esta aplicación está limitada, ya que únicamente puede llevarse a cabo cuando el evento de invasión ha ocurrido. Por lo tanto, no es posible emplear este método para anticipar las zonas potenciales de invasión. Una alternativa para anticipar las distribuciones de especies con

potencial invasor o que están en proceso de expandir su rango geográfico propone como base el supuesto de conservadurismo filogenético de nicho (CFN), que se refiere a la tendencia de las especies a conservar sus nichos ancestrales a través del tiempo (Cooper *et al.*, 2011). Se espera que las especies cercanas filogenéticamente compartan NF similares, a pesar de tener nichos realizados (NR) diferentes, los cuales están limitados por la dispersión, barreras geográficas e interacciones bióticas (Soberón, 2007; Khaliq *et al.*, 2015). Bajo esta idea, es factible suponer que modelar los nichos ecológicos agrupando los registros de presencia en niveles superiores a especie (*i.e.* "lumping"; véase Smith *et al.*, 2018) permite complementar información del NF.

Recientemente Castaño y colaboradores (2020) demostraron que esta técnica mejora la capacidad predictiva en las invasiones biológicas. Sin embargo, a pesar de que dicho trabajo representa una primera aproximación a la hipótesis, únicamente se analizaron tres especies de las cuales solo una fue marina y los modelos fueron generados únicamente con un método (MVE). Para hacer generalizaciones sobre la aproximación, es necesario probar esta hipótesis con múltiples especies, diferentes métodos de modelado y bajo escenarios de hipótesis BAM. Este último se refiere a la configuración de tres factores que influyen en la distribución de los organismos. Los factores bióticos (B), se refieren a las interacciones bióticas. Los factores abióticos (A), incluyen los aspectos climáticos y físicos que están asociados a la tolerancia fisiológica de los organismos. El factor movilidad (M) hace referencia a la capacidad de dispersión de los organismos y las barreras geográficas (Soberón y Peterson, 2005). Es posible reconocer tres configuraciones: 1) sueño de Wallace; en las cuales el factor principal de restricción es la movilidad; 2) sueño de Hutchinson; representa aquellas especies que están limitadas principalmente por la ausencia de condiciones idóneas; y 3) BAM clásico; donde el factor A y M se intersecan de manera parcial.

Este trabajo tiene como objetivo evaluar si modelar utilizando unidades supra-específicas permite mejorar las predicciones geográficas de las invasiones biológicas en especies marinas. Este grupo fue seleccionado debido a que no existe información precisa sobre esta hipótesis en el ambiente marino. Los resultados de este trabajo representan la primera evaluación integral sobre esta aproximación en el ambiente marino.

4. Antecedentes

4.1 Invasiones biológicas

A lo largo de la historia, se ha evidenciado que las invasiones biológicas ocasionan efectos negativos (Russell y Blackburn, 2017). Estos abarcan diferentes aspectos: ecológicos (desplazando especies nativas y modificando los ecosistemas), sanitarios (propagando enfermedades) y socioeconómicos (generando impactos negativos en la economía de diversos países) (Darrigran y Damborenea, 2006).

El establecimiento de especies exóticas requiere principalmente de la intersección de tres factores: 1. condiciones ambientales favorables para el establecimiento y reproducción de estas, 2. niveles bajos de interacciones bióticas negativas y 3. capacidad de las especies para dispersarse en dichas condiciones (Guisan y Thuiller, 2005; Soberón y Peterson, 2005).

En las últimas décadas, las actividades humanas como la pesca comercial, el creciente mercado de especies exóticas como mascotas, el turismo internacional (Ricciardi, 2001; Aguin-Pombo, 2012), y modificaciones en las condiciones ambientales del planeta como el cambio climático y la eutrofización marina (véase Occhipinti-Ambrogi y Savini, 2003; Bellard *et al.*, 2013), han facilitado la intersección de estos factores, ocasionando un incremento en el número de invasiones (Seebens *et al.*, 2015).

4.2 Métodos de estudio en invasiones biológicas

Existe un amplio esfuerzo por parte de los gobiernos y la comunidad científica para abordar el problema de las invasiones biológicas. El manejo y control de las especies exóticas requiere de intervenciones multidisciplinarias (Keller *et al.*, 2007). Estas incluyen, prevenir la introducción de nuevas especies, el monitoreo y vigilancia de estas cuando ya se han establecido y campañas de erradicación.

A pesar de que todos los enfoques mencionados previamente cumplen un papel fundamental, existe un consenso en la comunidad científica con respecto a que la forma más efectiva y menos costosa de evitar sus impactos, es a través de la prevención (Miller *et al.*, 2005). Debido a esto, en las últimas décadas, dentro de la comunidad científica ha sido popular el desarrollo de herramientas informáticas que permitan estudiar y anticipar las distribuciones de estos organismos.

4.3 El modelado de nichos ecológicos en las invasiones biológicas

Una de las herramientas más utilizadas para estudiar las invasiones biológicas es el modelado de nichos ecológicos (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011). Ya que a partir de información relativamente sencilla de obtener (registros de presencia y variables ambientales), es posible estimar las condiciones ambientales asociadas a las ocurrencias de los organismos y con base en esto, estimar su distribución potencial (Peterson, 2011). Conocer esta información, permite prevenir sus impactos, así como desarrollar estrategias de vigilancia y monitoreo cuando ya se han establecido.

No obstante, estos métodos tienen diversas limitaciones metodológicas. Por lo general, los modelos no son capaces de estimar adecuadamente el rango total de tolerancia fisiológica de los organismos (*i.e.* su nicho fundamental; véase Hutchinson, 1957; Guisan y Zimmermann, 2000) en cambio, aproximan una porción de este, que está limitada principalmente por su capacidad de dispersión (Soberón, 2007; Khaliq *et al.*, 2015). Por lo tanto, si las condiciones ambientales del área de invasión no son análogas a las del área nativa, la capacidad predictiva de los modelos en las áreas de invasión es limitada. Estas consideraciones han llevado anteriormente a diversos autores a realizar interpretaciones que no necesariamente reflejan la biología de las especies (Broennimann *et al.*, 2007).

En el caso de las especies invasoras es posible construir modelos robustos, utilizando el conjunto completo de datos (registros nativos e invasores). Sin embargo, estos modelos únicamente pueden ser construidos cuando el evento de invasión ha ocurrido. Por lo que sus capacidades para predecir las zonas potenciales de invasión son limitadas.

Una alternativa para modelar invasiones que todavía no ocurren tiene como base el conservadurismo filogenético de nicho ecológico (PNC, Peterson *et al.*, 1999). Este se refiere a la tendencia de los organismos a conservar sus nichos ancestrales a través del tiempo (Cooper *et al.*, 2011). Considerando esta idea, se espera que especies cercanas filogenéticamente, compartan nichos fundamentales similares, a pesar de tener nichos realizados diferentes (Soberón, 2007; Khaliq *et al.*, 2015). Con base en esto, es posible modelar los nichos ecológicos en niveles superiores a especie (técnica conocida como “Lumping”) (Smith *et al.*, 2018).

De esta forma, es posible tener una mejor representación del NF de una especie de interés, incluyendo información ambiental perteneciente a las especies cercanas filogenéticamente. Las especies invasoras son un grupo particularmente adecuado para probar esta hipótesis, ya que es posible evaluar los modelos en las zonas de invasión. Recientemente, Castaño y colaboradores (2020), evaluaron esta hipótesis con tres especies, una terrestre (*Aedes aegypti*), una de aguas continentales (*Oreochromis mossambicus*) y una marina (*Pterois volitans*). En dicho trabajo se demostró que integrar los registros de presencia de especies cercanas filogenéticamente permite mejorar la capacidad predictiva en las regiones de invasión. A pesar de que este trabajo representa una primera aproximación a la hipótesis, aún existe poca información sobre la generalidad de esta técnica a través de múltiples especies, con diversos métodos de modelación y bajo diferentes escenarios BAM.

5. Justificación e importancia

En este trabajo, se evaluó la capacidad predictiva de modelar en niveles superiores a especie con 26 especies invasoras marinas. Con base en esto, se determinó que esta técnica de modelado permite tener una mejor representación de las condiciones ambientales adecuadas de los organismos invasores o con potencial invasor. Esta información es de utilidad para generar estrategias de monitoreo y vigilancia, y con ello incrementar las capacidades en la prevención. Otro posible alcance del trabajo es que al brindar mejores estimaciones del NF la propuesta de modelar arriba de nivel de especie puede apoyar cualquier pregunta de investigación en modelado correlativo que requiera una estimación lo más cercana a la tolerancia fisiológica de los organismos

6. Preguntas e hipótesis

6.1 Pregunta e hipótesis 1:

¿Modelar con unidades supra-específicas mejora las predicciones de las invasiones biológicas en especies marinas?

Incorporar información ambiental de especies cercanas filogenéticamente a los modelos construidos con información de las áreas nativas de las especies focales, mejorará significativamente las predicciones geográficas en las zonas de invasión. Ya que, con base en el conservadurismo filogenético de nicho, las especies cercanas filogenéticamente, comparten nichos fundamentales similares (Cooper *et al.*, 2011).

6.2 Pregunta e hipótesis 2:

¿Cuáles son las implicaciones del tipo de configuración BAM en las zonas nativas de las especies focales en nuestras predicciones?

En las especies con una configuración sueño de Wallace, se observará de manera significativa una mejora en la capacidad predictiva al incorporar información correspondiente a las especies con mayor parentesco filogenético. Ya que, al estar limitadas por su capacidad de dispersión, la representación de los ambientes adecuados para estas será limitada. Por el contrario, en especies con una configuración sueño de Hutchinson, dicha mejora no será significativa, ya que, en este tipo de configuración, las especies tienen a priori una mejor representación del NF (Saupe *et al.*, 2012).

7. Objetivos

7.1 Objetivo general

- Determinar la capacidad de distintas unidades de modelado para predecir los registros de invasión de 26 especies marinas

7.2 Objetivos específicos

- Construir unidades de modelado supra-específicas con base en los registros de presencia de las áreas nativas de especies invasoras marinas y de otras especies filogenéticamente cercanas.
- Realizar modelos de nicho ecológico de las unidades de modelado supra-específicas a través de dos aproximaciones (MVE y Maxent)
- Evaluar la capacidad predictiva de las unidades supra-específicas a través de distintas configuraciones del efecto de los factores bióticos, abióticos y movilidad (BAM) sobre la geografía ocupada por las especies en su área nativa.

8. Metodología

Para realizar los análisis geográficos y estadísticos descritos en las secciones posteriores se utilizaron los softwares QGIS 3.16 (QGIS Development Team, 2020) y R 3.6.1 (R Development Core Team, 2018).

8.1 Datos de presencia

Las especies fueron seleccionadas, a partir de un listado global (ISSG, 2015; www.iucngisd.org/gisd/) que enlista aquellas que han establecido poblaciones en regiones geográficas diferentes a sus ámbitos nativos de distribución y que además han causado pérdidas de la biodiversidad local. Para cada especie seleccionada se obtuvo su filogenia mediante una búsqueda en literatura científica especializada (Anexo 1). Únicamente se incluyeron en los análisis subsecuentes aquellas especies con relaciones filogenéticas publicadas que nos permitiera identificar detalladamente las relaciones entre la especie invasora de interés y otras filogenéticamente cercanas.

Los registros de presencia se descargaron a partir de los repositorios GBIF (www.gbif.org) y OBIS (www.obis.org). Se realizó un análisis preliminar para identificar errores de georreferenciación y registros atípicos. Se retuvo únicamente aquellos con coordenadas geográficas y se eliminaron los duplicados con la función “clean_dup” de la paquetería “ntbox” (Osorio-Olvera *et al.*, 2016). Adicionalmente se redujo el sesgo espacial hacia áreas más intensamente muestreadas con la función “gridSample” de la paquetería “GridSample” (Thompson *et al.*, 2017).

Con base en las relaciones filogenéticas se construyeron unidades supra-específicas. La primera unidad denominada "U0" estuvo definida por registros de presencia donde la especie focal es nativa. Posteriormente, la unidad "U1" fue construida agrupando los registros de presencia de "U0" y los registros de presencia del área nativa de la especie contenida en el nodo más cercano filogenéticamente. Finalmente, se construyó una base de datos que contuvo únicamente los registros de las especies focales en las áreas de invasión.

8.2 Variables ambientales

Se obtuvieron 12 variables ambientales provenientes de Bio-Oracle 2.0 (Assis *et al.*, 2018, www.bio-oracle.org) con una resolución espacial de 5 minutos de arco (~10 km²). Estas variables representan el promedio, el máximo, el mínimo, el rango y los promedios de los valores máximos y mínimos por año de temperatura y salinidad del 2000 al 2014. Se incluyeron en el análisis dos profundidades (superficial y bentónica) que fueron utilizadas en la modelación con base en la biología de cada especie. Luego, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para eliminar la multicolinealidad entre variables, a través de la función “PCARaster” de la paquetería “ENMGadgets” (Barve y Barve, 2013). Se eligieron los primeros tres componentes que explicaron el 95% de la varianza global.

Posteriormente, se definió un área de referencia para cada unidad de modelado que representa una hipótesis de accesibilidad histórica para las especies que la componen (área M, *sensu* Soberón y Peterson, 2005). Para esto, se utilizó la capa vectorial de ecorregiones marinas generada por Spalding y colaboradores (2007). Específicamente, se seleccionaron como parte de la M aquellas ecorregiones que incluyeron al menos un registro de presencia de la especie o unidad en cuestión.

8.3 Modelos de nicho ecológico

Se generaron modelos de nicho ecológico para cada unidad de modelado usando un método de envoltura ambiental (elipsoide de volumen mínimo - MVE, Van Aelst y Rousseeuw, 2009) y uno de aprendizaje de máquina (algoritmo de máxima entropía - Maxent, Phillips *et al.*, 2006). Para el modelado con Maxent, se generaron modelos preliminares en el área de calibración (regiones nativas), con el fin de identificar la configuración adecuada para cada modelo.

Se delimitaron las variables ambientales al área correspondiente a la hipótesis de M de cada unidad de modelado. Posteriormente, se dividieron los registros de presencia de cada unidad de modelado en dos subconjuntos (entrenamiento y validación) con la función “checkerboard1” de la paquetería “ENMeval” (Muscarella *et al.*, 2014). Con el primer subconjunto, se utilizó la función “kuenm_cal” de la paquetería “kuenm” (Cobos *et al.*, 2019) para obtener todas las posibles combinaciones entre factores de regularización (1, 2, 3, 4) y funciones matemáticas (lineal, cuadrática y producto). Después, con el subconjunto restante,

se evaluaron los modelos obtenidos a través de la función “kuenm_eval” de la paquetería “kuenm” (Cobos *et al.*, 2019).

Las configuraciones adecuadas para cada unidad fueron seleccionadas con base en tres criterios de manera jerárquica: 1) significancia estadística: aquellos modelos que fueron mejores que lo esperado al azar utilizando el cociente de área bajo la curva (AUC) de la técnica “Receiver operating Characteristic” (ROC) parcial (valores mayores a 1). Esta métrica evalúa la relación entre el área predicha como idónea y la tasa de omisión de un conjunto de registros independientes (los registros donde la especie es invasora) y mide la capacidad de un clasificador de reclasificar un conjunto de datos continuos a binarios (Peterson *et al.*, 2008); 2) tasa de omisión; se evaluaron dos umbrales de omisión: el 5 y 10 por ciento de error permitido; y 3) complejidad: se utilizó el criterio corregido de Akaike (AICc), considerando una diferencia de menos de dos unidades del valor mínimo (Warren y Seifert, 2011; Radosavljevic y Anderson, 2014).

Después, se utilizaron los registros completos de cada unidad supra-específica para la construcción del modelo final con la función “kuenm_mod” de la paquetería “kuenm” (Cobos *et al.*, 2019). Finalmente, este fue proyectado a todo el mundo bajo el procedimiento de transferencia truncación.

Para construir los MVE se extrajeron los valores ambientales de los componentes asociados a los registros de presencia con la función “extract” de la paquetería “raster” (Hijmans y Van Etten, 2012). Posteriormente, se obtuvo para cada unidad el centroide del nicho y la matriz de covarianza utilizando la función “cov_center” de la paquetería “ntbox” (Osorio-Olvera *et al.*, 2016).

Debido a la variación en el número de registros aportados por especie en cada unidad, se promediaron los centroides y las covarianzas con el fin de evitar que la información ambiental aportada por las especies con pocos registros se vea sesgada por especie con mayor densidad de puntos. Al igual que con Maxent, se estableció un error permitido del 5% y 10% de los registros de presencia en cada base de datos (dejando fuera del modelo los registros ambientalmente más atípicos). Para manipular los MVE se utilizó la paquetería “rgl” (Adler *et al.*, 2018).

Se evaluó la capacidad de cada método de modelado y de cada unidad para predecir la distribución de cada especie focal en las áreas de invasión a través de registros independientes (registros del área de invasión). Para esto, se utilizó del cociente del AUC de la técnica ROC parcial (Peterson *et al.*, 2008).

Después, se clasificaron las especies focales de acuerdo a la configuración BAM de su área nativa. Para este estudio, únicamente se consideraron los factores A y M, ya que, a la escala de esta investigación, son los factores que determinan principalmente la presencia de los organismos (Araujo *et al.*, 2013). Se agruparon en ‘BAM clásico’ (CB) aquellas especies en los que M y A intersecan de manera parcial. Como ‘Sueño de Wallace’ (WD) aquellas donde $M \subset A$ y como ‘Sueño de Hutchinson’ (HD) aquellos donde $A \subset M$ (Saupe *et al.*, 2012). Para calcular las diferencias significativas entre las unidades de modelado, se utilizó la prueba no paramétrica de rangos con signo de Wilcoxon de comparación de medianas para dos muestras con datos repetidos (Wilcoxon, 1945).

Los modelos continuos obtenidos con Maxent y MVE fueron reclasificados en mapas binarios: condiciones adecuadas e inadecuadas para las especies. Se utilizaron como umbrales el “10 y 5 percentil training presence”. Es decir, el valor ambiental mínimo que incluye el 90% y 95% de los registros de presencia. Dejando fuera los registros ambientalmente más atípicos, asumiendo que los registros de presencia podrían contener errores no identificados en la fase de limpieza de datos (por ejemplo, registros tomados de poblaciones sumidero) (Elith *et al.*, 2011).

9. Resultados

Se obtuvieron filogenias para 26 especies focales (Anexo 1), de las 43 especies propuestas de acuerdo con la IUCN. Los organismos estudiados pertenecieron a 9 clases y 7 filos (Anexo, 4). Se recopilaron 14,828 registros de presencia en U0, 72,488 en U1, y 11,523 registros de las áreas de invasión (Tabla 1). Los modelos candidatos calibrados con kuenm tuvieron en general baja tasa de omisión, medias del área bajo la curva más altos de lo esperado al azar (>1) y valores de AICc bajos (<2). Este resultado fue consistente en ambos umbrales (Anexo 2).

Tabla 1. Registros de presencia utilizadas en la modelación. U0 = registros nativos, U1 = U0 más los registros nativos de las especies más cercanas filogenéticamente. Invasión = registros en el área de invasión

Especie	Número de registros		
	U0	U1	Invasión
<i>Asterias amurensis</i>	21	4555	153
<i>Asciidiella aspersa</i>	911	2385	419
<i>Acanthaster planci</i>	92	109	528
<i>Alitta succinea</i>	373	1203	1330
<i>Batillaria attramentaria</i>	31	151	89
<i>Crepidula fornicata</i>	1118	1290	1716
<i>Crassostrea gigas</i>	96	105	1088
<i>Ciona intestinalis</i>	1615	1708	348
<i>Geukensia demissa</i>	61	124	490
<i>Lutjanus kasmira</i>	1611	1724	8
<i>Littorina littorea</i>	3010	3099	754
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1502	42758	321
<i>Mycale grandis</i>	24	274	18
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	99	1532	571
<i>Mytilopsis sallei</i>	33	308	28
<i>Musculista senhousia</i>	86	2739	312
<i>Ostrea edulis</i>	1374	1448	65
<i>Perna perna</i>	236	494	78
<i>Perna viridis</i>	89	427	107
<i>Pterois volitans</i>	1288	1708	1166
<i>Rapana venosa</i>	107	287	94
<i>Styela clava</i>	19	380	797
<i>Styela plicata</i>	361	380	229
<i>Sabella spallanzanii</i>	340	2191	192
<i>Tubastraea coccinea</i>	197	404	310
<i>Urosalpinx cinerea</i>	134	705	312
Total	14,828	72,488	11,523

Para la mayoría de las especies, se observó un incremento en la proporción de AUC, de la técnica roc parcial, cuando las especies cercanas filogenéticamente fueron incluidas (Fig. 1). En Maxent, 53% y 61% con los umbrales del 90% y 95% respectivamente. En MVE 57% y 81% con los umbrales del 90% y 95% respectivamente. Las diferencias fueron estadísticamente significativas en ambos métodos y umbrales. Con excepción de los modelos estimados con Maxent con el 90% de los datos ($p = 0.187$) (Tabla 2).

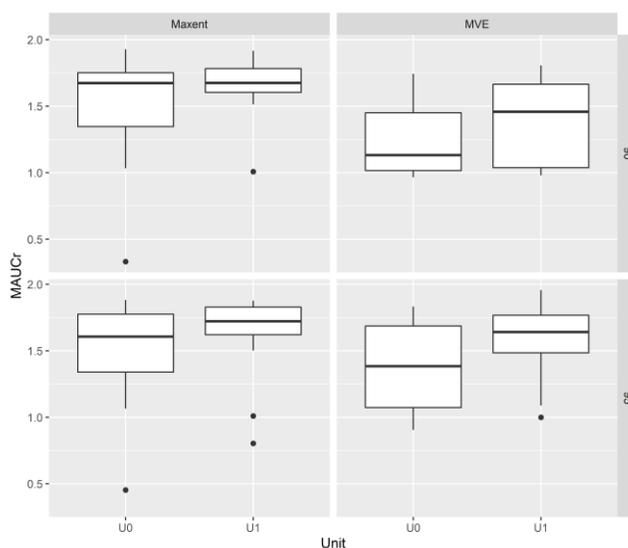


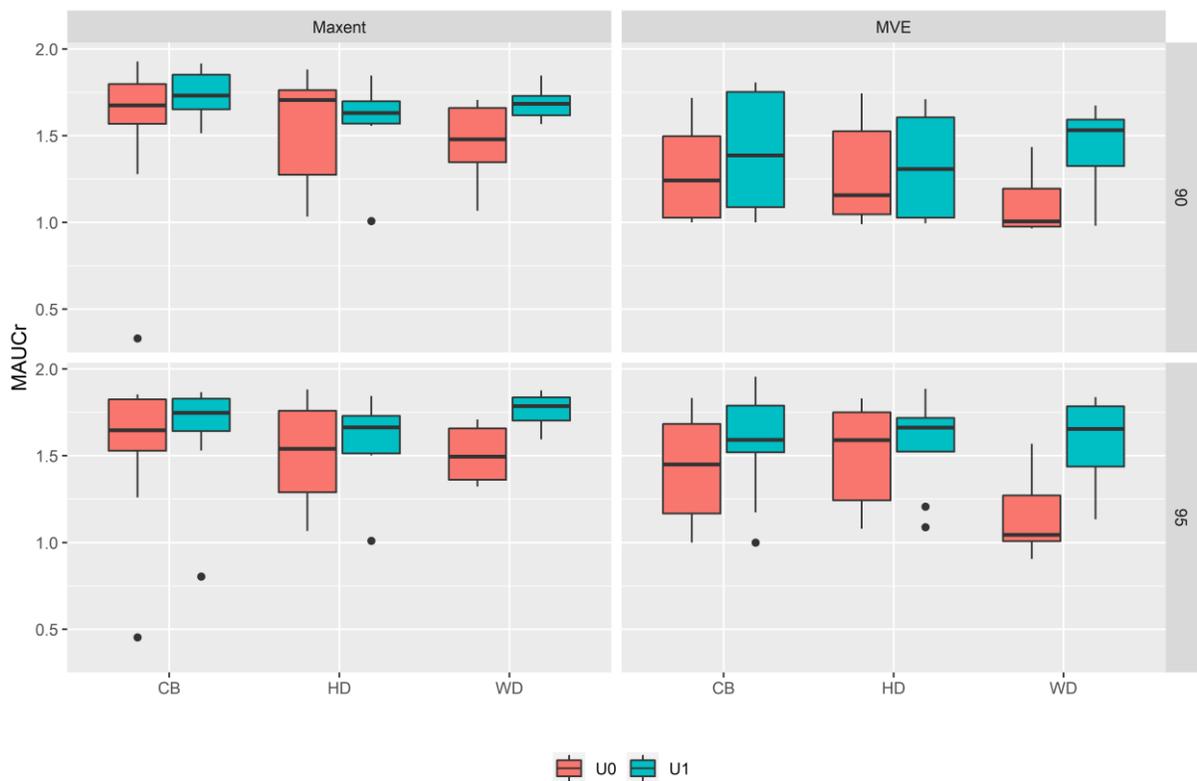
Figura 1. Métricas generales de evaluación por unidad supra-específica para ambos métodos (Maxent y MVE) y umbrales (90% y 95%). MAUCr = Media del área bajo la curva. U0 = registros nativos de la especie focal, U1 = U0 más los registros nativos de las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente.

Tabla 2. Resultados del análisis de comparación de medianas para ambos métodos (Maxent y MVE) y ambos umbrales (90% y 95%). p = significancia estadística. U0 = Unidad construida con los registros nativos de la especie focal. U1 = U0 más los registros de las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente. * = resultados estadísticamente significativos.

Método	Umbral	Me U0	Me U1	p
Maxent	95%	1.60	1.72	0.022*
MVE	95%	1.38	1.64	0.001*
Maxent	90%	1.67	1.68	0.187
MVE	90%	1.13	1.45	0.021*

Con relación al tipo de configuración BAM, en ambos métodos y umbrales se observó un incremento en el poder predictivo en U1 con relación a U0. Este resultado se observó bajo los tres escenarios. No obstante, el patrón fue particularmente más pronunciado en especies con una configuración WD. Por el contrario, la tendencia fue más difusa en especies con configuraciones CB y HD (Fig. 2)

Figura 2. Métricas de evaluación por tipo de configuración BAM para para ambos métodos (Maxent y MVE) y umbrales (90% y 95%). CB = BAM clásico, HD = sueño de Hutchinson y WD = sueño de Wallace. MAUCr = Media del área bajo la curva. U0 = registros nativos de la especie focal, U1 = U0 más los registros nativos de las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente.



Con relación a los modelos estimados con Maxent únicamente se observaron diferencias significativas en especies WD con el 95% de los datos ($p = 0.036$). En los modelos estimados con MVE, las especies con una configuración CB fueron en las que se observaron diferencias significativas con los umbrales del 90% y 95% ($p = 0.014$ y $p = 0.007$ respectivamente). Sin embargo, para especies con una configuración WD, las diferencias fueron significativas únicamente utilizando el umbral del 95% ($p = 0.036$). En las especies con una configuración HD, no se observaron diferencias significativas en ningún método ni umbral (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del análisis de comparación de medianas por tipo de configuración BAM. CB = BAM clásico, HD = sueño de Hutchinson y WD = sueño de Wallace. p = significancia estadística. Me U0 = mediana de los valores del área bajo la curva de la unidad construida con los registros nativos de la especie focal, Me U1 = mediana de los valores del área bajo la curva de la unidad construida con los registros nativos de la especie focal más los registros de las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente. * = resultados estadísticamente significativos.

Método	Umbral	Me U0	Me U1	p	BAM configuration
Maxent	95%	1.54	1.66	0.441	HD
MVE	95%	1.59	1.66	0.726	HD
Maxent	90%	1.7	1.63	0.944	HD
MVE	90%	1.15	1.3	0.529	HD
Maxent	95%	1.64	1.74	0.456	CB
MVE	95%	1.45	1.59	0.007*	CB
Maxent	90%	1.67	1.73	0.556	CB
MVE	90%	1.24	1.38	0.014*	CB
Maxent	95%	1.49	1.78	0.036*	WD
MVE	95%	1.04	1.65	0.036*	WD
Maxent	90%	1.47	1.68	0.142	WD
MVE	90%	1	1.53	0.093	WD

En los modelos binarios, la omisión de registros invasores en U0 fue mayor para la mayoría de las especies en comparación con U1. En general, los registros de invasión predichos correctamente por el modelo de U0, fueron predichos adecuadamente por los modelos de U1, observando amplias zonas de simpatría entre ambas predicciones (Anexo 3). En los modelos estimados con el 90% la omisión de registros invasores fue mayor que en los estimados con 95%. Como ejemplo, se presentan los mapas de distribución potencial de *Perna perna*, en los que se puede observar la tendencia mencionada anteriormente (Figs. 3 y 4).

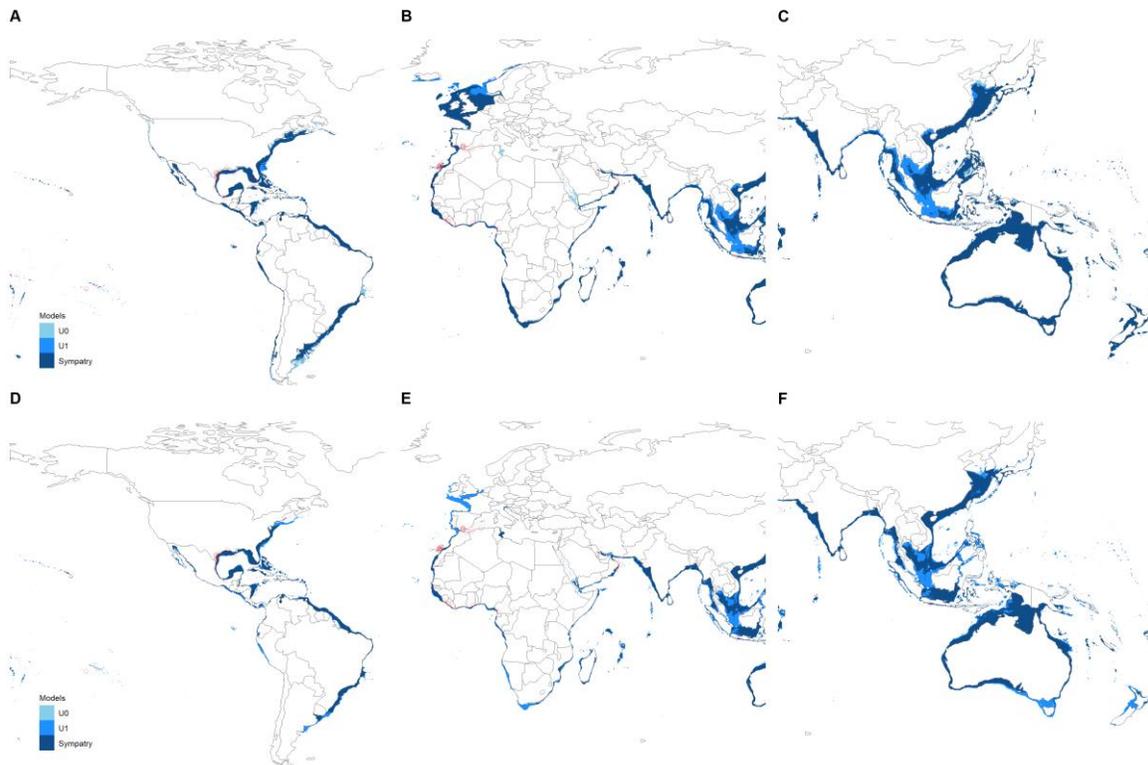


Figura 3. Vistas regionales de la distribución potencial de *Perna perna* con el umbral del 95% a través de elipsoides de volumen mínimo (A, B, C) y de Maxent (D, E, F). X's rojas = registros de presencia de las áreas de invasión. U0 = modelo construido con los registros nativos de la especie focal, U1 = modelo construido con los registros de U0 más los registros nativos de las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente. Sympatry = zonas de coincidencia entre ambos modelos.

Con relación al tipo de configuración BAM, en especies con una configuración WD, en ambos métodos y umbrales la omisión de registros invasores fue mayor en U0 que en U1 para la mayoría de las especies. Para especies con una configuración CB, en los modelos de Maxent al 90% y MVE al 95% los registros de invasión fueron predichos adecuadamente por U0 y U1 para la mayoría de las especies. Sin embargo, en los modelos del Maxent al 95% y MVE al 90% se observó mayor omisión de registros invasores en U0 en comparación con U1. En las especies con una configuración tipo HD, los registros de invasión fueron predichos adecuadamente por ambos modelos (U0 y U1) en la mayoría de las especies.

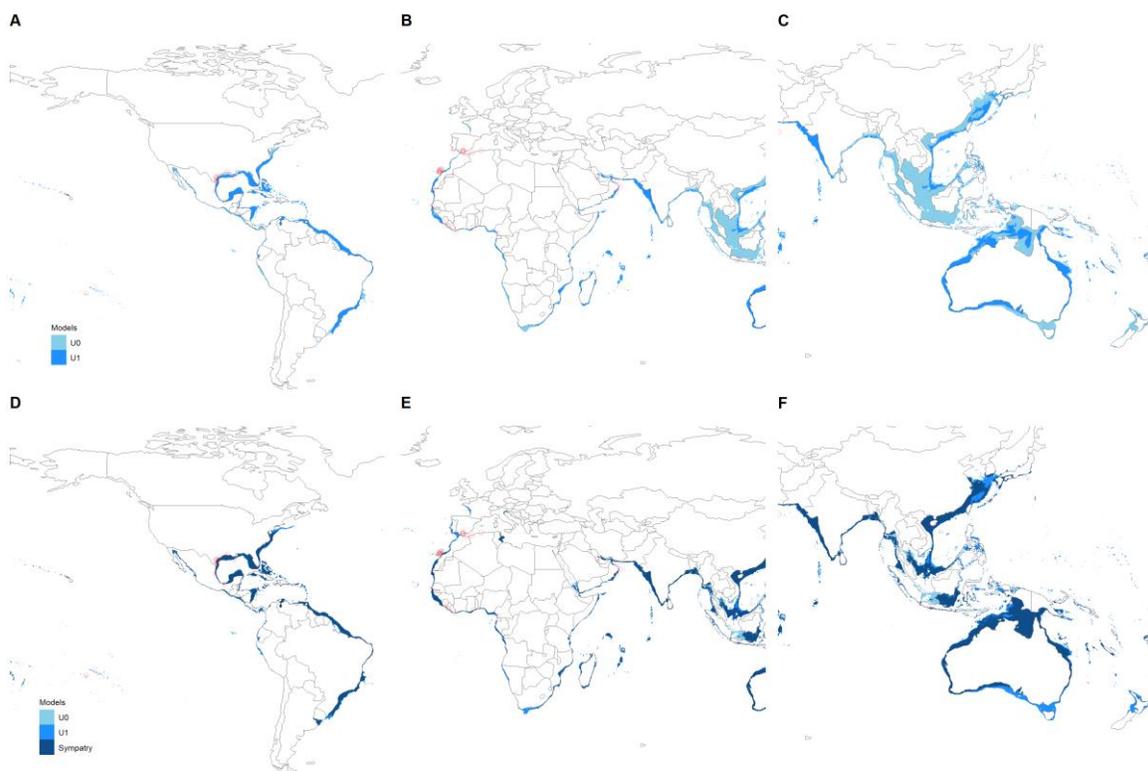


Figura 4. Vistas regionales de la distribución potencial de *Perna perna* con el umbral del 90% a través de elipsoides de volumen mínimo (A, B, C) y de Maxent (D, E, F). X's rojas = registros de presencia de las áreas de invasión. U0 = modelo construido con los registros nativos de la especie focal, U1 = modelo construido con los registros de U0 más los registros nativos de las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente. Sympatry = zonas de coincidencia entre ambos modelos.

10. Discusión

En este trabajo, se evaluó la capacidad predictiva del modelado de nicho a partir de unidades supra-específicas con 26 especies invasoras marinas utilizando dos aproximaciones (MVE y Maxent), dos umbrales de error permitido (5% y 10%) y bajo hipótesis de configuración BAM. Como hipotetizamos, nuestros resultados sugieren que modelar a nivel supra-específico mejora la capacidad predictiva en las invasiones biológicas, observando un descenso en la omisión de registros invasores cuando las especies contenidas en el nodo más cercano filogenéticamente fueron incluidas para construir los modelos de nicho.

Esto sugiere que los nichos observados en las regiones nativas de las especies invasoras marinas no representan necesariamente el total de condiciones ambientales que la especie tolera. En cambio, representan un subconjunto del NF, que está delimitado por otros factores como las interacciones bióticas y su capacidad de dispersión (Soberón, 2007; Khaliq *et al.*, 2015). En consecuencia, los nichos observados en las regiones nativas y en las regiones de invasión son diferentes. Esto concuerda con lo observado por diversos autores donde se han encontrado diferencias entre los nichos nativos e invasores (Broennimann *et al.*, 2007, Medley, 2010)

Bajo el supuesto de conservadurismo filogenético de nicho, se espera que las especies estrechamente relacionadas, sean más similares en términos de nicho que las especies distantes filogenéticamente (Pyron *et al.*, 2014). Por lo que, al incorporar los registros de presencia de las especies cercanas filogenéticamente, incorporamos información ambiental complementaria del NF de las especies focales que no está reflejada en las zonas nativas, pero que forma parte del NF de la especie en cuestión y está representada en las zonas de invasión.

Este resultado es consistente con los señalamientos de Smith y colaboradores (2018), quienes concluyen que incorporar registros de especies cercanas filogenéticamente proporciona una representación más robusta del NF del linaje. Esta tendencia también fue observada por Castaño y colaboradores (2020), quienes encontraron una mejora en la

capacidad predictiva y un descenso en las tasas de omisión cuando utilizaron unidades de modelado supra-específicas con tres especies utilizando MVEs.

Nuestros resultados observados bajo el contexto BAM podrían explicarse debido a que en las situaciones WD no se encuentran caracterizadas todas las condiciones favorables para las especies, ya que el factor que limita la presencia de estas especies es su capacidad de dispersión (Saupe *et al.*, 2018). En consecuencia, cuando las condiciones ambientales en el área nativa no son análogas a las del área de invasión, la información en la cual basar las predicciones utilizando U0 es limitada (Qiao *et al.*, 2018).

Por otro lado, en las situaciones HD, existe una mejor representación del NF, ya que, por lo general, este tipo de especies tienen menos limitaciones en su capacidad de dispersión siendo el intervalo de valores de las condiciones ambientales que son propicias para su establecimiento lo que define su rango geográfico (Saupe *et al.*, 2012). Debido a esto, los modelos calibrados bajo este escenario correspondieron con lo esperado debido a que se puede generar *a priori* una mejor caracterización del NF en U0.

En nuestros resultados el poder predictivo decreció en U1 para 12 y 8 especies en Maxent al 90% y 95% respectivamente y en 11 y 5 especies en MVE con el 90% y 95% respectivamente. Este resultado podría explicarse por lo siguiente: 1) Es posible que la alta densidad de los registros de presencia incorporados en U1 ocasionara que los modelos tuvieran estimaciones más cercanas a los NR de las especies cercanas filogenéticamente que a los NF de la especie focal; 2) En estas especies, podría potencialmente no cumplirse el supuesto de conservadurismo filogenético de nicho; 3) Podrían existir interacciones biológicas que no están representadas con los modelos correlativos, pero que son importantes para el establecimiento de las especies (Liu *et al.*, 2020). A pesar de que el establecimiento de las especies invasoras en nuevas regiones depende fuertemente de su tolerancia a dichas condiciones (Guisan y Thuiller, 2005). Existen requerimientos biológicos que pueden ser decisivos para el establecimiento de las especies y que los modelos correlativos de nicho, posiblemente no reflejan. Por ejemplo, el caso de *Acanthaster planci*, cuya presencia está fuertemente relacionada a los arrecifes de coral (Hoey *et al.*, 2012).

Los resultados con respecto a las diferencias entre los diferentes métodos y umbrales podrían ser explicados principalmente por dos factores. 1) Como Qiao y colaboradores (2018), mencionan, la selección del algoritmo depende fuertemente de la representación del NF que tengamos con nuestros datos. Los algoritmos de presencia/trasfondo como Maxent suelen generar predicciones más amplias de los NF que los de envoltura ambiental como MVE. De igual forma, bajo condiciones novedosas, los algoritmos como Maxent presentan una disminución constante de la sensibilidad y la especificidad, mientras que MVE a pesar de tener fuertes disminuciones en la sensibilidad, tienen poca reducción de especificidad (Qiao *et al.*, 2018). 2) Es posible que al utilizar los umbrales del 90%, los algoritmos omitan información complementaria del NF presente en las especies cercanas filogenéticamente.

A pesar de los resultados mencionados anteriormente, debemos tener en consideración ciertos puntos importantes en nuestro trabajo. El primero es que, la construcción de las unidades de modelado supra-específicas está basada en trabajos publicados previamente. Debido a esto, los métodos empleados para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas variaron de manera especie-específica. De igual forma, es posible que alguna de las especies contenidas en el nodo más cercano haya sido afectada por algún proceso evolutivo (*e.g.* selección natural), por lo que pueden llegarse a convergencias (homoplasias) que sugieran similitudes evolutivas, aunque los taxones no estén realmente emparentados (Felsenstein, 1988).

Adicionalmente, en las filogenias por lo general no están incluidas las especies extintas (Hillis *et al.*, 1996). Otra consideración es que el tiempo de divergencia evolutiva entre especies cercanas filogenéticamente podría potencialmente tener un efecto sobre el CFN (Pyron *et al.*, 2014; Münkemüller *et al.*, 2015; Ahmadzadeh *et al.*, 2016). Por lo anterior, a pesar de que la información ambiental aportada por las especies cercanas filogenéticamente, puede ser complementaria, también puede incluirse información redundante o fuera de los límites observados en el NF de la especie focal, lo que podría incrementar los errores de comisión en los modelos (Castaño *et al.*, 2020).

A pesar de que esta comisión puede ser penalizada mediante herramientas estadísticas (*i.e.* el área bajo la curva de la técnica roc parcial, Peterson *et al.*, 2008), por lo general no se cuentan con datos de ausencia para cuantificar dichos errores. Adicionalmente, en este

trabajo solo consideramos información ambiental de temperatura y salinidad. A pesar de que estas dos variables son en general las de mayor importancia en delimitar la distribución de las especies marinas a escala global (Bradie y Leung, 2016; Bosch, 2018), podrían existir otras variables ambientales que restrinjan de manera particular la distribución de algunos grupos (Bosch, 2018).

Pese a las limitaciones mencionadas anteriormente, uno de los principales argumentos de utilizar el “lumping” como estrategia de modelado en invasiones biológicas es que permite tener una caracterización más robusta del NF (Smith *et al.*, 2018., Castaño *et al.*, 2020). Como sabemos, realizar extrapolaciones es estadísticamente desafiante, ya que reta al algoritmo a realizar predicciones bajo condiciones ambientales novedosas (Gelman y Hill, 2007). Entonces, tener una representación más robusta del NF, reduce las zonas donde el algoritmo realiza extrapolaciones. Finalmente, dado que las transferencias son una de las aplicaciones más frecuentes en el MNE (Heikkinen *et al.*, 2012; Wenger & Olden, 2012; Duque-Lazo *et al.*, 2016), utilizar esta técnica ofrece muchas posibilidades en diferentes líneas de investigación como cambio climático (Wrege *et al.*, 2016), conservación (Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2015) y preguntas de investigación relacionadas a la estimación de los NFs (Martínez-Meyer *et al.*, 2013).

11. Conclusiones

- La capacidad predictiva de los modelos de nicho incrementó de manera consistente para la mayoría de las especies al incorporar la especie con mayor parentesco filogenético. Este resultado fue consistente para ambos métodos (Maxent y MVE) y umbrales (90% y 95% de los datos)
- El incremento en la capacidad predictiva en U1 en comparación con U0, fue significativa en especies con una configuración tipo sueño de Wallace. En contraste, en las especies con una configuración tipo sueño de Hutchinson no se observaron diferencias significativas en ningún método ni umbral.
- En los modelos binarios, se observó menor omisión en U1 en comparación con U0. Las zonas predichas como idóneas por U0 fueron consistentes con las predicciones en U1. Por lo tanto, se observaron amplias zonas de simpatria entre ambos modelos.
- En general, los modelos estimados con el umbral del 90% tuvieron mayor omisión de registros invasores que los modelos con el umbral del 95%.

12. Literatura citada

- Felsenstein, J. (1988). Phylogenies from Molecular Sequences: Inference and Reliability. *Annual Review of Genetics*, 22(1), 521–565. doi: 10.1146/annurev.ge.22.120188.002513
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2014). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248–1262. doi:10.1111/brv.12154
- Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M. A., Böhme, W., Ihlow, F., Kapli, P., ... Rödder, D. (2016). Separate histories in both sides of the Mediterranean: phylogeny and niche evolution of ocellated lizards. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1242–1253. doi:10.1111/jbi.12703
- Münkemüller, T., Boucher, F. C., Thuiller, W., & Lavergne, S. (2015). Phylogenetic niche conservatism - common pitfalls and ways forward. *Functional Ecology*, 29(5), 627–639. doi:10.1111/1365-2435.12388
- Hillis, D., Huelsenbeck, J., & Cunningham, C. (1994). Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science*, 264(5159), 671–677. doi:10.1126/science.8171318
- Adler, D., Murdoch, D., Nenadic, O., Urbanek, S., Chen, M., Gebhardt, A. and Eddelbuettel, D. (2018). RGL - 3D visualization device system for R using OpenGL. R package version 0.99.16. <https://r-forge.r-project.org/projects/rgl>
- Aguin-Pombo D. (2012) Biological Invasions and Global Trade. *Natural Resources, Sustainability and Humanity*. 83-99. doi: 10.1007/978-94-007-1321-5_6
- Araújo, C., Marcondes-Machado, L. y Costa, G. (2013). The importance of biotic interactions in species distribution models: a test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *Journal of Biogeography*. 41(3): 513-523. doi: 10.1111/jbi.12234
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrao, E. y De clerck, O. (2017). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*. 27(3):277-284. doi: 10.1111/geb.12693
- Barve, N. and Barve, V. (2013). ENMGadgets: tools for pre and post processing in ENM workflows
- Bellard, C., Cassey, P. y Blackburn, T. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12(2). doi: 0.1098/rsbl.2015.0623

- Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M. y Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*. 19(12): 3740–3748. doi: 10.1111/gcb.12344
- Bomford, M., Kraus, F., Barry, S. C. y Lawrence, E. (2008). Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: a role for climate matching. *Biological Invasions*. 11(3): 713–724. doi: 10.1007/s10530-008-9285-3
- Bosch, S., Tyberghein, L., Deneudt, K., Hernandez, F. y De Clerck, O. (2018). In search of relevant predictors for marine species distribution modelling using the Marine SPEED benchmark dataset. *Diversity and Distributions*. 24(2): 144-157. doi: 10.1111/ddi.12668
- Bradie, J. y Leung, B. (2017). A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography*. 44(6): 1344-1361. doi: 10.1111/jbi.12894
- Broennimann, O., Treier, U., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. y Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*. 10(8): 701-709. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x
- Cambridge University Press, Cambridge.
- Carlton, J. (2001). *Introduced species in US coastal waters: environmental impacts and management priorities*. Arlington, Virginia.
- Castaño-Quintero, S., Escobar-Luján, J., Osorio-Olvera, L., Townsend-Peterson, A., Chiappa-Carrara, X., Martínez-Meyer, E., Carlos Yáñez-Arenas, C. (2020). Supraspecific units in correlative niche modeling improves the prediction of geographic potential of biological invasions. *PeerJ*. doi: 10.7717/peerj.10454
- Castaño-Quintero, S., Escobar-Luján, J., Chiappa-Carrara, X., Townsend-Peterson, A., Osorio-Olvera, L. y Yáñez-Arenas, C. (2019) Defining supraspecific units in correlative niche modeling improves the prediction of 1 biological invasions (En prensa).
- Cobos, M., Peterson, A., Barve, N. and Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*. doi: 10.7717/peerj.6281

- Cooper, N., Freckleton, R.P. y Jetz, W. (2011). Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings of the Royal Society B*. 278(1716):2384–2391. doi: 10.1098/rspb.2010.2207
- Darrigran, G. y Damborenea, M. (2006). *Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano*. Argentina, La Plata: EDULP. ISBN 9503403677
- Duque-Lazo, J. Van Gils, H., Groen, T.A. y Navarro-Cerrillo, R.M. (2016). Transferability of species distribution models: The case of *Phytophthora cinnamomi* in Southwest Spain and Southwest Australia. *Ecological Modelling*. 320(24): 62-70. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.09.019
- Early, R., Bradley, B., Dukes, J., Lawler, J., Olden, J., Blumenthal, D., González, P., Grosholz, E., Ibañez, I., Miller, L., Sorte C. y Tatem, A. (2016). Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications*. 7:12485. doi: 10.1038/ncomms12485.
- Elith, J., Phillips, S., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. and Yates, C. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*. 17(1):43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Friedman, Milton (1937). "The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the analysis of variance". *Journal of the American Statistical Association*. 32(200): 675–701. doi:10.1080/01621459.1937.10503522. JSTOR 2279372.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. y Vilà, M. (2015). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystem. *Global Change Biology*. 22(1):151-163. doi: 10.1111/gcb.13004
- Gelman, A, y Hill, J. (2007) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 8(9): 993-1009. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135(2-3):147–186. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9.

- Heikkinen, R., Marmion, M y Luoto, M. (2012). Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability?. *Ecography*. 35(3): 276-288. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06999.x
- Hijmans, R. and Van Etten, J. (2012). raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hoey, J., Campbell, L., Hewitt, C., Gould, B. y Bird, R. (2016). *Acanthaster planci* invasions: applying biosecurity practices to manage a native boom and bust coral pest in Australia. *Management of Biological Invasions*. (3): 213–220. doi: 10.3391/mbi.2016.7.3.01
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantative Biology*, 22, 415–427.
- Invasive Species Specialist Group ISSG (2015). The Global Invasive Species Database. Version 2015.1 www.iucngisd.org/gisd/. Accedido (20/01/2019).
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A., Soberón, J., Overton, M., Aragón, P. y Lobo, J. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *13(12):2785–2797*. doi: 10.1007/s10530-011-9963-4.
- Jones, B.A. y McDermott, S.M. (2018). Health Impacts of Invasive Species Through an Altered Natural Environment: Assessing Air Pollution Sinks as a Causal Pathway. *Environmental and Resource Economics* 71(1):23-43. doi: 10.1007/s10640-017-0135-6.
- Keller, RP, Lodge, DM & Finnoff, DC (2007) La evaluación de riesgos para las especies invasoras produce beneficios bio-económicos netos. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de EE. UU.*, 104, 203- 207.
- Khaliq, I., Fritz, S., Prinzing, R., Pfenninger, M., Böhning-Gaeseand, K. y Hof, C. (2015). Global variation in thermal physiology of birds and mammals: evidence for phylogenetic niche conservatism only in the tropics. *Journal of Biogeography*. 42(11). doi: 10.1111/jbi.12573.
- Kumschick, S.y Richardson, D. M. (2013). Species-based risk assessments for biological invasions: advances and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(9): 1095–1105. doi: 10.1111/ddi.12110

- Liu, C., Wolter, C., Xian, W. y Jeschke, J. (2020). Species distribution models have limited spatial transferability for invasive Species. *Ecology Letters*. 23(11): 1682-1692. doi: 10.1111/ele.13577
- Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Peterson, A.T. y Yáñez-Arenas, C. (2013). Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters*, 9(1). doi: 10.1098/rsbl.2012.0637
- Medley, K. (2010). Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography*. 19(1): 122-133. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00497.x
- Miller, N., Estoup, A., Toepfer, S., Bourguet, D., Lapchin, L., Derridj, S. and Guillemaud, T. (2005). Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm. *Science*, 310(5750): 992–992. doi: 10.1126/science.1115871
- Molnar, J.L., Gamboa, R.L., Revenga, C., and Spalding, M.D. (2008). Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and Environment* 6(9):485-492. doi: 10.1890/070064
- Mota-Vargas, C. y Rojas-Soto, O. (2016). Taxonomy and ecological niche modeling: implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendroortyx*). *Journal for Nature Conservation*. 29:1–13. doi: 10.1016/j.jnc.2015.10.003
- Muscarella, R., Galante, P., Soley-Guardia, M., Boria, R., Kass, J., Uriarte, M. y Anderson, R. (2014). ENNMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*. 5(11):1198-1205. doi: 10.1111/2041-210X.12261
- Occhipinti-Ambrogi, A. y Savini, D. (2003). Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 46(5): 542–551. doi:10.1016/s0025-326x(02)00363-6
- Osorio-Olvera, L., Vijay, B., Narayani, B., Soberón, J. and Falconi, M. (2018). Ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distributions models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4

- Paini, D., Sheppard, A., Cook, D., De barro, P., Worner S. y Thomas, M. (2016). Global threat to agriculture from invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113(27): 7575-7579 doi: 10.1073/pnas.1602205113.
- Patil, I. (2018). ggstatsplot: 'ggplot2' Based Plots with Statistical #> Details. CRAN. Retrieved from
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*. 38(5):817-827. ISSN: 0305-0270.
- Peterson, A. T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological modelling*. 213(1):63-72. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Peterson, A., Papes, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver Operating 498 characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1): 63–72. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Pew Oceans Commission; 2001.
- Phillips, S., Anderson, R. and Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190(3): 231-259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pyron, A., Costa, G., Patten, M. y Burbrink, F. (2014). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological reviews*. 90(4): 1248-1262. doi: 10.1111/brv.12154
- QGIS Equipo de Desarrollo (2020). Sistema de Información Geográfica QGIS. Proyecto de Fundación Geoespacial de código abierto.
- Qiao, H., Feng, X., Escobar, L., Townsend Peterson, A., Soberón, J., Zhu, G. y Monica Papes (2018). An evaluation of transferability of ecological niche models. *Ecography*. 42(3): 521-534. doi: 10.1111/ecog.03986
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Radosavljevic, A. and Anderson, R. (2014). Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal Biogeography*. 41(4):629–643. doi: 10.1111/jbi.12227

- Ricciardi, A. (2001). Facilitative interactions among aquatic invaders: is an 'invasional meltdown' occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58:2513–2525. doi: 10.1139/f01-178
- Ruiz, G. M., M. E. Torchin, and K. Grant. (2009). Using the Panama Canal to test predictions about tropical marine invasions. *Smithsonian Environmental Research Center*. 38:291–299.
- Russell, J. y Blackburn, T. (2017). The Rise of Invasive Species Denialism. *Trends in Ecology and Evolution*. 32(1):3-6. doi 10.1016/j.tree.2016.10.012
- Saupe, E., Barve, V., Myers, C., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C.M., Peterson, A., Owens, H. and Lira-Noriega, A. (2012). Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling*. 237(1): 11–22. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.04.001
- Seebens, H., Schwart, N., Schupp, P. y Blasius, B. (2015). Predicting the spread of marine species introduced by global shipping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113(20): 5646-5651. doi: 10.1073/pnas.1524427113.
- Smith, A. B., Godsoe, W., Rodríguez-Sánchez, F., Wang, H. H., & Warren, D. (2018). Niche Estimation Above and Below the Species Level. *Trends in ecology & evolution*. 34(3):260-273. doi: 10.1016/j.tree.2018.10.012
- Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123. 10(12):1115-1123. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x.
- Soberón, J. y Arroyo-Peña, B. (2017). Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLOS ONE*. 12(4). doi: 10.1371/journal.pone.0175138
- Soberón, J. y Peterson, A. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2(0):1-10. doi: 10.17161/bi.v2i0.4
- Spalding, M., Fox, H., Allen, G., Davidson, N., Ferdaña, Z., Finlayson, M., Halpern, B., Al Lombana, J., Lourie, S., Martin, K., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. and Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*. 57(7): 573-583. doi: 10.1641/B570707

- Stricker, K., Hagan, D. y Flory, S. (2015). Improving methods to evaluate the impacts of plant invasions: lessons from 40 years of research. *AoB PLANTS*. 7. doi: 10.1093/aobpla/plv028
- Thomson, D., Forrest, R., Nick, W., Andrew, J. and Marcia. (2017). GridSample: an R package to generate household survey primary sampling units (PSUs) from gridded population data. *International Journal of Health Geographics*. 16(1): 25. doi: 10.1186/s12942-017-0098-4
- Van Aelst, S., & Rousseeuw, P. (2009). Minimum volume ellipsoid. *Wiley interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*. 1(1):71-82. doi: 10.1002/wics.19
- Warren, D., and Seifert, S. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21(2):335–342. doi: 10.2307/29779663
- Wenger, S. Olden, J. (2012). Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(2): 260-267. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00170.x
- Yañez-Arenas, C., Townsend-Peterson, A., Rodríguez-Medina, K. y Barve, N. (2016). Mapping current and future potential snakebite risk in the new world. *Climatic Change*. 134: 697–711. doi: 10.1007/s10584-015-1544-6

13. Anexos

Anexo 1. Especies utilizadas para la construcción de unidades supra-específicas.

Focal species	Node 1	Reference
<i>Acanthaster planci</i>	<i>Acanthaster brevispinus</i>	Yasuda, N., Hamaguchi, M., Sasaki, M., Nagai, S., Saba, M. y Nadaoka, K. (2006). Complete mitochondrial genome sequences for Crown-of-thorns starfish <i>Acanthaster planci</i> and <i>Acanthaster brevispinus</i> . <i>BMC Genomics</i> , 7(1):17. doi: 10.1186/1471-2164-7-17
<i>Alitta succinea</i>	<i>Alitta virens</i>	Villalobos-Guerrero, T. y Carrera-Parra, I. (2015). Redescription of <i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847) and reinstatement of <i>A. acutifolia</i> (Ehlers, 1901) n. comb. based upon morphological and molecular data (Polychaeta: Nereididae). <i>Zootaxa</i> . 3919(1):157. doi:10.11646/zootaxa.3919.1.7
<i>Asciidiella aspersa</i>	<i>Asciidiella scabra</i>	Ananthan, G. y Murugan, R. (2016). Molecular phylogeny of four ascidian species inferred from mitochondrial Cytochrome Oxidase subunit I (COI) sequence. <i>Mitochondrial DNA Part A</i> . 29(1):121–125. doi: 10.1080/24701394.2016.1253071
<i>Asterias amurensis</i>	<i>Asterias forbesi</i>	Linchangco, G., Foltz, D., Reida, R., Williamsa, J., Nodzaka, C., Kerrc, A., Millerc, A., Hunterd, R., Wilsonc, N., Nielseng, W., Mahh, C., Rousee, G., Wrayg, G. y Janiesaa, D. (2017). The phylogeny of extant starfish (Asteroidea: Echinodermata) including <i>Xyloplax</i> , based on comparative transcriptomics. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> . 115:161-170. doi: 10.1016/j.ympev.2017.07.022
<i>Batillaria atramentaria</i>	<i>Batillaria multiformis</i>	Ozawa, T., Köhler, F., Reid, D. G., & Glaubrecht, M. (2009). Tethyan relicts on continental coastlines of the northwestern Pacific Ocean and Australasia: molecular phylogeny and fossil record of batillariid gastropods (Caenogastropoda, Cerithioidea). <i>Zoologica Scripta</i> , 38(5), 503–525. doi:10.1111/j.1463-6409.2009.00390.x
<i>Ciona intestinalis</i>	<i>Ciona savignyi</i>	Turon, X. y López-Legentil, S. (2004). Ascidian molecular phylogeny inferred from mtDNA data with emphasis on the Aplousobranchiata. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> , 33(2):309–320. doi: 10.1016/j.ympev.2004.06.011
<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Crassostrea angulata</i>	Wang, H., Guo, X., Zhang, G. y Zhang, F. (2004). Classification of jinjiang oysters <i>Crassostrea rivularis</i> (Gould, 1861) from China, based on morphology and phylogenetic analysis. <i>Aquaculture</i> , 242(1-4):137–155. doi: 10.1016/j.aquaculture.2004.09.014
<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Crepidula adunca</i>	Dayrat, B., Conrad, M., Balayan, S., White, T. R., Albrecht, C., Golding, R., Gomes, S., Harasewych, M. y de Frias Martins, A. M. (2011). Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): New insights from increased taxon sampling. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> , 59(2):425–437. doi: 10.1016/j.ympev.2011.02.014
<i>Geukensia demissa</i>	<i>Geukensia granosissima</i>	Sarver, S. K., Landrum, M. C., y Foltz, D. W. (1992). Genetics and taxonomy of ribbed mussels (<i>Geukensia</i> spp.). <i>Marine Biology</i> . 113(3):385–390. doi: 10.1007/bf00349163

<i>Littorina littorea</i>	<i>Litotrina squalida</i>	Lee, Y., Choe, Y., Kern, E. M. A., Shin, Y., Kim, T., y Park, J.-K. (2018). A revision of the genus <i>Littorina</i> (Mollusca: Gastropoda) in Korea. <i>Animal Cells and Systems</i> , 22(6):415–420. doi: 10.1080/19768354.2018.1545697
<i>Lutjanus kasmira</i>	<i>Lutjanus bengalensis</i>	Gold, J., Voelker, G., y Renshaw, M. (2011). Phylogenetic relationships of tropical western Atlantic snappers in subfamily Lutjaninae (Lutjanidae: Perciformes) inferred from mitochondrial DNA sequences. <i>Biological Journal of the Linnean Society</i> , 102(4):915–929. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01621.x
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	<i>Pleurobrachia pileus</i>	Ryan, J. F., Pang, K., Schnitzler, C. E., Nguyen, A.-D., Moreland, R. T., Simmons, D. K., Koch, B., Francis, W., Havlak, P., NISC Comparative Sequencing Program, Smith, S., Putnam, N., Haddock, S., Dunn, C., Wolfsberg, T., Mullikin, J., Martindale, M. y Baxevanis, A. (2013). The Genome of the Ctenophore <i>Mnemiopsis leidyi</i> and Its Implications for Cell Type Evolution. <i>Science</i> , 342(6164): 1242592–1242592. doi: 10.1126/science.1242592
<i>Musculista senhousia</i>	<i>Musculus discors</i> <i>Musculus niger</i>	Audino, J., Serb, J. y Marian, J. (2020). Phylogeny and anatomy of marine mussels (Bivalvia: Mytilidae) reveal convergent evolution of siphon traits. <i>Zoological Journal of the Linnean Society</i> . 190(2): 592–612. doi: 10.1093/zoolinnea/zlaa011
<i>Mycale grandis</i>	<i>Mycale lingua</i>	Loh, T.-L., López-Legentil, S., Song, B. y Pawlik, J. R. (2011). Phenotypic variability in the Caribbean Orange Icing sponge <i>Mycale laevis</i> (Demospongiae: Poecilosclerida). <i>Hydrobiologia</i> , 687(1): 205–217. doi: 10.1007/s10750-011-0806-1
<i>Mytilopsis sallei</i>	<i>Mytilopsis leucophaeata</i>	Geda, S. R., Lujan, N. K., Perkins, M., Abernethy, E., Sabaj, M. H. y Gangloff, M. (2018). Multilocus phylogeny of the zebra mussel family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) reveals a fourth Neotropical genus sister to all other genera. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> , 127:1020–1033. doi: 10.1016/j.ympev.2018.07.009
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	<i>Mytilus edulis</i>	Gaitán-Espitia, J. D., Quintero-Galvis, J. F., Mesas, A., y D’Elía, G. (2016). Mitogenomics of southern hemisphere blue mussels (Bivalvia: Pteriomorphia): Insights into the evolutionary characteristics of the <i>Mytilus edulis</i> complex. <i>Scientific Reports</i> . 6(1). doi:10.1038/srep26853
<i>Ostrea edulis</i>	<i>Ostrea denselamellosa</i>	Danic-Tchaleu, G., Heurtebise, S., Morga, B. y Lapègue, S. (2011). Complete mitochondrial DNA sequence of the European flat oyster <i>Ostrea edulis</i> confirms Ostreidae classification. <i>BMC Research Notes</i> . 4(1): 400. doi: 10.1186/1756-0500-4-400
<i>Perna perna</i>	<i>Perna viridis</i> <i>Perna canaliculus</i>	Wood, A. R., Apte, S., MacAvoy, E. S. y Gardner, J. P. A. (2007). A molecular phylogeny of the marine mussel genus <i>Perna</i> (Bivalvia: Mytilidae) based on nuclear (ITS1&2) and mitochondrial (COI) DNA sequences. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> . 44(2):685–698. doi: 10.1016/j.ympev.2006.12.019
<i>Perna viridis</i>	<i>Perna perna</i> <i>Perna canaliculus</i>	Wood, A. R., Apte, S., MacAvoy, E. S. y Gardner, J. P. A. (2007). A molecular phylogeny of the marine mussel genus <i>Perna</i> (Bivalvia: Mytilidae) based on nuclear (ITS1&2) and mitochondrial (COI) DNA sequences. <i>Molecular Phylogenetics</i>

<i>Pterois volitans</i>	<i>Pterois miles</i>	Kochzius, M., Söller, R., Khalaf, M. A. y Blohm, D. (2003). Molecular phylogeny of the lionfish genera <i>Dendrochirus</i> and <i>Pterois</i> (Scorpaenidae, Pteroinae) based on mitochondrial DNA sequences. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> . 28(3): 396–403. doi: 10.1016/s1055-7903(02)00444-x
<i>Rapana venosa</i>	<i>Rapana bezoar</i> <i>Rapana rapiformis</i>	Claremont, M., Vermeij, G. J., Williams, S. T. y Reid, D. G. (2013). Global phylogeny and new classification of the Rapaninae (Gastropoda: Muricidae), dominant molluscan predators on tropical rocky seashores. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> . 66(1): 91–102. doi: 10.1016/j.ympcv.2012.09.014
<i>Sabella spallanzanii</i>	<i>Sabella pavonina</i>	Capa, M., Hutchings, P., Teresa Aguado, M. y Bott, N. J. (2010). Phylogeny of Sabellidae (Annelida) and relationships with other taxa inferred from morphology and multiple genes. <i>Cladistics</i> . 27(5): 449–469. doi: 10.1111/j.1096-0031.2010.00341.x
<i>Styela clava</i>	<i>Styela plicata</i>	Pérez-Portela, R., Bishop, J. D. D., Davis, A. R. y Turon, X. (2009). Phylogeny of the families Pyuridae and Styelidae (Stolidobranchiata, Ascidiacea) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> . 50(3): 560–570. doi: 10.1016/j.ympcv.2008.11.014
<i>Styela plicata</i>	<i>Styela clava</i>	Pérez-Portela, R., Bishop, J. D. D., Davis, A. R. y Turon, X. (2009). Phylogeny of the families Pyuridae and Styelidae (Stolidobranchiata, Ascidiacea) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. <i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i> . 50(3): 560–570. doi: 10.1016/j.ympcv.2008.11.014
<i>Tubastraea coccinea</i>	<i>Tubastraea micranthus</i>	Arrigoni, R., Kitano, Y. F., Stolarski, J., Hoeksema, B. W., Fukami, H., Stefani, F., Galli, P., Montano, S., Castoldi, E. y Benzoni, F. (2014). A phylogeny reconstruction of the Dendrophylliidae (Cnidaria, Scleractinia) based on molecular and micromorphological criteria, and its ecological implications. <i>Zoologica Scripta</i> . 43(6): 661–688. doi: 10.1111/zsc.12072
<i>Urosalpinx cinerea</i>	<i>Vokesinotus perrugatus</i>	Arrigoni, R., Kitano, Y. F., Stolarski, J., Hoeksema, B. W., Fukami, H., Stefani, F., Galli, P., Montano, S., Castoldi, E. y Benzoni, F. (2014). A phylogeny reconstruction of the Dendrophylliidae (Cnidaria, Scleractinia) based on molecular and micromorphological criteria, and its ecological implications. <i>Zoologica Scripta</i> . 43(6): 661–688. doi: 10.1111/zsc.12072 Robinson, J. y Dillon, R. (2008). Genetic divergence among sympatric populations of three species of oyster drills (<i>Urosalpinx</i>) in Cedar Key, Florida. <i>Bulletin of Marine Science</i> . 82(2): 19-31.

Anexo 2. Resultados de calibración con kuenm

Species	90%						95%					
	U0			U1			U0			U1		
	MAUCr	OR	AICc									
<i>Acanthaster planci</i>	1.37	0.08	0.21	1.43	0.12	1.19	1.36	0.03	0	1.36	0.07	0
<i>Alitta succinea</i>	1.48	0.10	0.00	1.26	0.11	0.00	1.41	0.03	0	1.71	0.05	0
<i>Asciidiella aspersa</i>	1.57	0.10	0.00	1.79	0.09	0.00	1.52	0.04	0	1.75	0.04	0
<i>Asterias amurensis</i>	1.77	0.33	1.22	1.67	0.09	0.00	1.77	0.33	1.22	1.56	0.04	0
<i>Batillaria attramentaria</i>	1.92	0.00	0.00	1.95	0.04	0.00	1.93	0	0	1.9	0.04	0
<i>Ciona intestinalis</i>	1.67	0.05	0.00	1.66	0.09	0.00	1.58	0.02	0	1.54	0.05	0
<i>Crassostrea gigas</i>	1.43	0.17	0.00	1.56	0.17	0.00	1.47	0.03	0	1.58	0.1	0
<i>Crepidula fornicata</i>	1.03	0.11	0.00	1.64	0.10	0.00	1.67	0.05	0	1.59	0.05	0
<i>Geukensia demissa</i>	1.88	0.04	0.76	1.26	0.10	0.00	1.83	0.04	0.54	1.63	0.06	0
<i>Littorina littorea</i>	1.48	0.10	0.00	1.56	0.10	0.00	1.36	0.05	0	1.6	0.06	0
<i>Lutjanus kasmira</i>	1.72	0.09	0.00	1.72	0.09	0.00	1.66	0.03	0	1.66	0.03	0
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	1.67	0.13	0.00	1.51	0.10	0.00	1.52	0.09	0	1.04	0.05	0
<i>Musculista senhousia</i>	1.82	0.07	0.00	1.59	0.09	0.00	1.77	0	0	1.44	0.05	0
<i>Mycale grandis</i>	1.62	0.20	0.50	1.52	0.08	0.00	1.62	0.2	0.58	1.28	0.04	0
<i>Mytilopsis sallei</i>	1.81	0.25	0.64	1.75	0.10	0.00	1.81	0.08	0.64	1.68	0.05	0
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1.77	0.09	0.00	1.71	0.09	0.00	1.73	0.04	0	1.58	0.05	0
<i>Ostrea edulis</i>	1.78	0.07	0.00	1.69	0.10	0.00	1.68	0.05	0	1.66	0.04	0
<i>Perna perna</i>	1.77	0.06	0.09	1.67	0.08	0.00	1.72	0.04	0.09	1.56	0.05	0
<i>Perna viridis</i>	1.50	0.10	0.90	1.63	0.08	0.00	1.18	0.03	0	1.49	0.05	0
<i>Pterois volitans</i>	1.69	0.07	0.00	1.69	0.07	0.00	1.63	0.02	0	1.63	0.03	0
<i>Rapana venosa</i>	1.64	0.16	0.01	1.53	0.09	0.49	1.59	0	0.02	1.45	0.07	0.49
<i>Sabella spallanzanii</i>	1.51	0.07	0.85	1.67	0.10	0.00	1.49	0.05	0	1.56	0.05	0
<i>Styela clava</i>	1.80	0.33	0.90	1.81	0.09	0.00	1.8	0	0.89	1.76	0.05	0
<i>Styela plicata</i>	1.76	0.11	0.00	1.82	0.09	0.00	1.69	0.06	0	1.75	0.05	0
<i>Tubastraea coccinea</i>	1.68	0.05	1.14	1.66	0.10	0.00	1.53	0.03	0.67	1.62	0.03	0
<i>Urosalpinx cinerea</i>	1.71	0.06	0.00	1.69	0.10	0.00	1.69	0.04	0	1.67	0.04	0

Anexo 3. Mapas de distribución potencial con los umbrales del 90% y 95%. Disponible en <https://cutt.ly/InIZocO>

Anexo 4. Resultados de la evaluación de ROC parcial del cociente de AUC. Disponible en <https://cutt.ly/DvSO05K>