



POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE PLANTAS EXÓTICAS
INVASORAS EN MÉXICO: MODELOS DE DISTRIBUCIÓN
VERIFICADOS CON EXPERIMENTOS DE CAMPO**

Tesis que presenta

Francisco Arturo Guerra Coss

Para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Ambientales

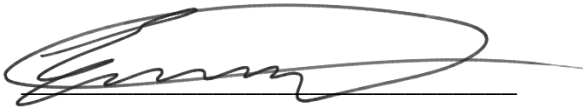
Director de la Tesis

Dr. Ernesto Iván Badano

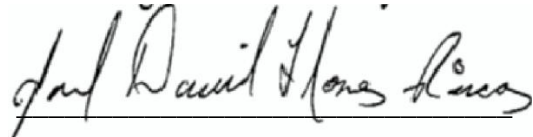
San Luis Potosí, México, Julio de 2021

Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “Efectos del cambio climático sobre plantas exóticas invasoras en México: modelos de distribución verificados con experimentos de campo”, presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Ambientales, fue elaborada por Francisco Arturo Guerra Coss y aprobada el 16 de julio de 2021 por los suscritos, designados como Jurado de Tesis por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.



Dr. Ernesto Iván Badano
Director de tesis



Dr. Joel David Flores Rivas
Sinodal



Dr. Jorge Alberto Flores Cano
Sinodal



Dr. Felipe Barragán Torres
Sinodal

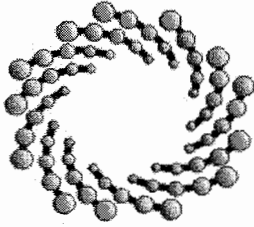


Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Ernesto Iván Badano.

Durante la realización del trabajo, el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Número de Registro 590499) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

Esta investigación de tesis fue financiada por Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT-CONACYT mediante el proyecto “Modelos de distribución y protocolos experimentales para analizar el efecto del cambio climático sobre la distribución de plantas invasoras en México”, con clave FSSEMARNAT01-C-2018-1-A3-S-80837, a cargo del Dr. Ernesto I. Badano.



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 029 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 16 días del mes de julio del año 2021, se reunió a las 16:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Joel David Flores Rivas	Presidente	IPICYT
Dr. Felipe Barragán Torres	Secretario	IPICYT
Dr. Ernesto Iván Badano	Sinodal	IPICYT
Dr. Jorge Alberto Flores Cano	Sinodal externo	UASLP

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Francisco Arturo Guerra Coss

sobre la Tesis intitulada:

Efectos del cambio climático sobre plantas exóticas invasoras en México: modelos de distribución verificados con experimentos de campo

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Ernesto Iván Badano

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 18:42 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 16 días del mes de julio de 2021.


Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico




Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado

IPICYT
SECRETARÍA ACADÉMICA
INSTITUTO POTOSINO DE
INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
Y TECNOLÓGICA, A.C.

Dedicatoria

A mis padres, por su apoyo incondicional.

A mis hermanas, por darme fuerza para lograr mis objetivos.

A mi familia y amigos, por siempre creer en mí.

A mis profesores, por alentarme a seguir adelante.

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Ernesto I. Badano por los consejos, asesorías y charlas necesarias para culminar esta etapa de mi formación académica.

Se agradece el apoyo, asesorías y consejos del Dr. Joel Flores, Dr. Felipe Barragán y Dr. Jorge Flores, para la finalización de este trabajo y de mi formación como Ecólogo.

Al equipo de trabajo conformado por Erik S., Nathalie H., Cynthia P., Jesús S., Isaac C., Nathalie F. por sus aportes en la realización de este trabajo, así como también por el papel fundamental que tuvieron en mi formación.

A mi familia y amigos, y aunque me gustaría nombrar a todos aquí, las líneas y las palabras estarían un poco limitadas para agradecerles, pero cada uno de ustedes saben bien quienes son (citando a Akwid).

A Casandra V., por formar una parte importante en este camino y brindarme todo tu apoyo incondicional, muchas gracias.

Agradezco al M.C. Juan Pablo Rodas Ortiz por el apoyo y asesoría brindados en el uso de instrumental de laboratorio y su colaboración en el montado de los experimentos de campo.

Se agradece el apoyo financiero para la investigación aportado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT-CONACYT mediante el proyecto “Modelos de distribución y protocolos experimentales para analizar el efecto del cambio climático sobre la distribución de plantas invasoras en México”, clave FSSEMARNAT01-C-2018-1-A3-S-80837, cuyo responsable técnico es el Dr. Ernesto Iván Badano.

CONTENIDOS

Constancia de aprobación de tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vi
Resumen	9
Palabras clave	9
Abstract	10
Keywords	10
Introducción general	11
Hipótesis	14
Objetivo general	14
Objetivos específicos	14
Capítulo I - Modelación y validación de la distribución espacial de hábitats adecuados para el reclutamiento de especies invasoras bajo escenarios de cambio climático: una aproximación desde el nicho de regeneración	15
Introducción	15
Materiales y métodos	18
Información de la especie invasora	18
Calibración del MIH de la especie invasora	19
Distribución actual y futura de la especie invasora	21
Experimentación en campo	23
Resultados	28
Distribución actual y futura de la especie invasora en México	28
Emergencia y supervivencia de las plántulas de la especie invasora en campo	31
Discusión	34
Capítulo II - Estimación de la invasibilidad actual y futura de hábitats con modelos de nicho climático validados con experimentos de campo	37
Introducción	37

Materiales y métodos	40
Calibración del modelo de nicho climático y sus proyecciones a futuro	40
Experimentos en campo	44
Resultados	48
Distribución actual y futuro de la especie invasora	48
Supervivencia de plantines	56
Discusión	58
Capítulo III - Cambios espacio-temporales en la distribución de la riqueza de especies de plantas terrestres invasoras en México: una aproximación utilizando modelos de idoneidad del hábitat y su solapamiento con áreas naturales protegidas	62
Introducción	62
Metodología	64
Datos de las especies invasoras	64
Elaboración de los MIH	66
Mapas de invasión y estimación de los rangos de distribución	68
Resultados	69
Discusión	77
Conclusiones generales	79
Bibliografía	81

RESUMEN

Las invasiones biológicas constituyen una de las principales causas de pérdida de la biodiversidad, por lo que resulta importante conocer sus rangos de distribución en los ecosistemas en que estas especies han sido introducidas para elaborar planes de manejo enfocados en su contención o erradicación. Una herramienta que ha resultado de utilidad para esto son los Modelos de Idoneidad del Hábitat, los cuales se construyen a partir de datos de presencia y de las variables ambientales asociadas a estos, y sus resultados son la proyección de los nichos de las especies en un determinado espacio geográfico. Adicionalmente, estos modelos son capaces de predecir los efectos que el cambio climático podría tener en los rangos de distribución de las especies invasoras, y así, poder realizar planes de manejo que puedan adaptarse a dichas condiciones. No obstante, los modelos han sido criticados debido a que no se corrobora su precisión en el campo, de esta manera, el primer capítulo de esta tesis se enfocó en realizar la corroboración en campo de los resultados de los modelos y de sus proyecciones bajo condiciones de cambio climático utilizando experimentos enfocados en simular tales condiciones, para ello se utilizó al Pirul (*Schinus molle*) que es una especie vegetal invasora que se dispersa a partir de semillas. Una vez establecida la eficiencia de nuestra metodología, en el segundo capítulo se utilizó a una especie vegetal invasora que se dispersa vegetativamente, conocida como Kalanchoe de Madagascar (*Kalanchoe delagoensis*), esto fue con la intención de determinar que esta metodología podía ser aplicada a especies de plantas invasoras con diferentes mecanismos de propagación. Finalmente, en el tercer capítulo, una vez demostrada la eficiencia de los modelos para predecir los rangos de distribución actuales y futuros, se realizaron mapas de la distribución de la riqueza de plantas invasoras para explorar en que zonas del país se necesitan realizar acciones en carácter urgente para contener y/o erradicar a estas especies y si estas zonas seguirían siendo las mismas en el futuro.

Palabras Clave: cambio climático, establecimiento de plántulas, invasiones biológicas, MaxEnt, modelos de distribución de especies, rangos de distribución, variables bioclimáticas, experimentos de campo.

ABSTRACT

Biological invasions are one of the principal causes of biodiversity loss, so it is important to know their ranges of distribution in the ecosystems in which these species have been introduced to develop management plans focused on their containment or eradication. In this sense, Habitat Suitability Models are a useful tool for this, these are constructed using presence data and the environmental variables associated with them and project the niche of the species in a determinate geographic space. Additionally, these models are capable to predict the possible effects of climate change in the distribution ranges of the invasive species. However, the models have been criticized because their accuracy is not corroborated in the field, in this way, the first chapter of this thesis focused on carrying out the corroboration in the field of the model results and their projections under climate change conditions using experiments focused on simulating such conditions, for which Peppertree (*Schinus molle*) was used, which is an invasive plant species that spreads via seeds. Once the efficiency of our methodology has been established, in the second chapter was employed an invasive plant that spreads vegetatively, known as Chandelier plant (*Kalanchoe delagoensis*), this was with the intention of determining that this methodology could be applied to invasive plant species with different propagation mechanisms. Finally, in the third chapter, once the efficiency of the models has been demonstrated to predict current and future distribution ranges, invasive plant richness distribution maps were made to explore in which areas of the country urgent actions are needed to contain and / or eradicate these species and whether these areas would remain the same in the future.

Keywords: bioclimatic variables, biological invasions, climate change, distribution ranges, field experiments, MaxEnt, seedling establishment, species distribution models.

INTRODUCCIÓN GENERAL

A lo largo de la historia del planeta, siempre ha existido un flujo natural de especies entre ecosistemas de diferentes regiones biogeográficas, pero la velocidad de estos procesos se ha incrementado por las actividades humanas (Ricciardi, 2007). Este movimiento de especies mediado por el hombre ha resultado en *invasiones biológicas* que, junto con la pérdida de hábitats naturales y el cambio climático, son uno de los componentes principales del cambio ambiental global (Vitousek et al., 1997). Sin embargo, no todas las especies que son movilizadas por el hombre llegan a ser invasoras, ya que existen diferentes filtros ambientales que restringen estos procesos.

El primer filtro ambiental para las invasiones biológicas son las barreras geográficas (ej., océanos y cordilleras, entre otros) que suelen delimitar los rangos de distribución natural de todas las especies. Sin embargo, esta barrea es superada cuando las especies son movilizadas por las actividades humanas, sea de manera intencional (ej., para su aprovechamiento o para fines ornamentales) o accidental (ej., mezclada con semillas de cultivo o como “polizón” adherido de algún medio de transporte), desde la región biogeográfica donde son nativas hacia nuevas regiones que están más allá de sus capacidades naturales de dispersión (Richardson et al., 2000). Una vez que estos organismos arriban a nuevos sitios, dentro de la terminología empleada en ecología de las invasiones reciben el nombre de *especies exóticas* (Richardson et al., 2010a), las cuales deben enfrentar un segundo filtro ambiental relacionado a la existencia de las dimensiones mínimas de sus nichos ecológicos (condiciones y recursos) para establecerse, sobrevivir y reproducirse en los sitios donde arribaron (Richardson et al., 2000). Si los organismos exóticos superan este filtro ambiental y desarrollan poblaciones viables en sus sitios de introducción, en el marco de la ecología de las invasiones pasan a considerarse *especies naturalizadas* (Richardson et al., 2010a). Tras la naturalización, estas especies deben disponer de mecanismos de dispersión que les permitan superar las barreras físicas que les impone el medioambiente local y así colonizar nuevos hábitats que contengan las dimensiones de sus nichos ecológicos (Richardson et al., 2000). Si las especies naturalizadas superan este último filtro ambiental y sus poblaciones se propagan a través de su nueva área geográfica, reciben entonces la denominación *especies invasoras* (Richardson et al., 2010a).

El éxito de las especies exóticas para desarrollar invasiones biológicas ha sido explicado por diferentes hipótesis y, entre las más aceptadas, están la de las *armas novedosas*, la de *liberación*

de enemigos y la de *oportunidad del nicho*. La hipótesis de armas novedosas aplica, hasta el momento, solamente a especies vegetales que producen metabolitos secundarios alelopáticos, los cuales son inocuos para las especies de plantas con las que comparten el hábitat en sus rangos de distribución nativos porque éstas últimas han desarrollado tolerancia ante los mismos mediante procesos coevolutivos pero, cuando estas plantas alelopáticas arriban a nuevas áreas biogeográficas, las especies nativas pueden tolerar el arsenal bioquímico de los nuevos competidores a los que se enfrentan (Callaway & Aschehoug 2000; Callaway & Ridenour 2004). La hipótesis de la liberación de enemigos postula que tanto especies exóticas como nativas son afectadas por depredadores, parásitos y competidores, pero los efectos negativos de estos enemigos naturales son mayores en las especies nativas que en las exóticas porque esas interacciones son producto de las historias evolutivas de las especies involucradas y, por lo tanto, esto confiere a las especies exóticas una capacidad competitiva desproporcionada frente a las nativas, provocando un fuerte crecimiento en sus tamaños poblacionales y que sólo están regulados por la disponibilidad local de recursos y procesos densodependientes interespecíficos (Keane & Crawley, 2002). Por último, la hipótesis de la oportunidad del nicho indica que las especies exóticas solamente pueden volverse invasoras si su nicho ecológico está disponible en los hábitats a los que arriban, lo que usualmente es inversamente proporcional a la diversidad de las comunidades bióticas porque una mayor cantidad de especies nativas involucra menos nichos disponibles en el hábitat (a mayor diversidad, menor cantidad de nichos disponibles) (Shea & Chesson, 2002).

Independientemente de cuál hipótesis explique el éxito de las invasiones biológicas a nivel local, siempre se debe tener en cuenta que uno de los principales factores que regula la distribución de las especies, tanto en sus regiones nativas como en aquellas que invadan, es el clima (Richardson et al., 2000; Alexander & Edwards, 2010). En el caso particular de organismos sésiles, como las plantas, esto se debe a que la distribución de sus poblaciones en el contexto geográfico está restringida a aquellos hábitats que contienen las condiciones de temperatura y precipitación que mínimamente permiten su establecimiento y supervivencia de acuerdo a los requerimientos de sus nichos ecológicos (Ramírez-Albores et al., 2016; Gioria & Pyšek, 2017). En este sentido, y en virtud de los fuertes cambios que las actividades humanas están induciendo en la atmósfera, se ha propuesto que el cambio climático podría incrementar o reducir los rangos de distribución de las especies invasoras, lo cual dependerá de si los cambios en temperatura y precipitación que se esperan durante este siglo favorecen o no la reproducción y establecimiento de las mismas (Dukes

& Money, 1999; Walther et al., 2009; Bellard et al., 2013). Una herramienta que se utiliza para predecir cómo serán los cambios en la distribución de las plantas invasoras frente al cambio climático son los modelos de idoneidad del hábitat (MIH, de aquí en adelante). Estos modelos se elaboran correlacionando la presencia de estos organismos con la distribución espacial actual de las variables ambientales que pueden influir en su establecimiento y supervivencia, los que luego se pueden proyectar sobre escenarios de cambio climático para predecir su distribución futura (Elith & Leathwick, 2009; Elith et al., 2011).

Tomando en consideración lo anterior, el **Primer Capítulo** de esta tesis se centró en confeccionar un MIH para una planta invasora en México y luego proyectar este modelo sobre diferentes escenarios climáticos, para finalmente contrastar esas predicciones con los resultados de experimentos realizados en campo. En ese caso, se utilizó como especie modelo a *Schinus molle* L. (Anacardiaceae), comúnmente conocida como Pirul, la cual fue introducida al país hace casi 500 años (Kramer, 1957) y que actualmente se distribuye en una buena parte de México habiendo colonizado, principalmente, campos de cultivo abandonados (Ramírez-Albores et al., 2016). Dado que se tiene un buen conocimiento ecológico de esta especie, la cual se propaga por semillas, se la consideró entre las más adecuadas para desarrollar nuestra propuesta. Es importante mencionar que, en ese capítulo, la metodología se fundamenta en el concepto del nicho de regeneración de plantas propuesto por Grubb (1977), el cual engloba los factores ecológicos que afectan a la germinación de semillas y supervivencia de plántulas. Esto se debe a que, los primeros estados del ciclo de vida de las plantas son críticos para la existencia de sus poblaciones, ya que si no hay reclutamiento es imposible que se desarrollen individuos adultos.

Una vez que se comprobó la eficacia de la metodología propuesta, en el **Segundo Capítulo** la misma fue empleada para evaluar el efecto que tiene el cambio climático en la distribución de una planta invasora con reproducción asexual en México. Esto con la finalidad de sustentar que dicha metodología puede ser empleada con especies de plantas invasoras con diferentes mecanismos de propagación. Para ello, utilizamos a la planta conocida coloquialmente como Kalanchoe de Madagascar (*Kalanchoe delagoensis* Eckl. & Zeyh., Crassulaceae), que cuyos primeros registros para el país datan de mediados del siglo XX y es una especie proveniente de zonas áridas de ese país (Eggli, 2012).

Finalmente, el **Tercer Capítulo** se enfoca únicamente en explorar la distribución actual de la riqueza de plantas invasoras en México utilizando MIH. Esto con el objeto de delinear una

metodología que permitiera, en el corto plazo, establecer cuáles Áreas Naturales Protegidas serían más susceptibles de ser invadidas, tanto bajo el clima actual como futuro. Así, se dispondría de herramientas para prevenir y manejar las invasiones biológicas de plantas en el país.

HIPÓTESIS

El cambio climático modificará la distribución de las plantas invasoras terrestres en México, pudiéndose establecer de manera verídica y confiable su distribución, tanto bajo el clima actual como futuro, mediante modelos de idoneidad de hábitat validados con experimentación en campo.

OBJETIVO GENERAL

Establecer empíricamente, mediante pruebas experimentales de campo, la validez de los rangos de distribución de especies invasoras predichos por modelos de idoneidad de hábitat bajo condiciones climáticas actuales y en escenarios de cambio climático.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar la distribución actual y futura de especies de plantas que se propagan mediante semillas con modelos de idoneidad de hábitat y validar dichas estimaciones mediante experimentos de campo.
- Estimar la distribución actual y futura de especies de plantas que se propagan vegetativamente con modelos de idoneidad de hábitat y validar dichas estimaciones mediante experimentos de campo.
- Establecer una metodología para estimar la distribución general de especie invasoras en México.

CAPÍTULO I

MODELACIÓN Y VALIDACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE HÁBITATS ADECUADOS PARA EL RECLUTAMIENTO DE ESPECIES INVASORAS BAJO ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO: UNA APROXIMACIÓN AL NICHO DE REGENERACIÓN

INTRODUCCIÓN

El nicho de regeneración hace referencia a los factores ecológicos que influyen en el reclutamiento de las plantas (Grubb, 1977). Este concepto contribuye a explicar la distribución de las plantas en la naturaleza, ya que implica que las especies únicamente podrían reclutar en los hábitats donde las condiciones ambientales son favorables para la germinación de sus semillas y el establecimiento de sus plántulas (Quero et al., 2008; Ranieri et al., 2012). Debido a que el reclutamiento es crítico para la propagación de estos organismos, este marco conceptual es útil para evaluar la distribución actual y futura de las plantas invasoras, es decir, especies introducidas por las actividades humanas, sea de forma deliberada o involuntaria, en regiones que ellas no podrían alcanzar mediante sus habilidades naturales de dispersión para, posteriormente, desarrollar poblaciones viables sin necesidad de ser subsidiadas por el hombre (Richardson et al., 2000).

Dado que los depredadores de semillas y herbívoros regularmente tienen efectos insignificantes sobre las plantas invasoras (Keane & Crawley, 2002; Meijer et al., 2016), el clima es un factor clave que define los hábitats que estas podrían colonizar (Richardson et al., 2000; Alexander & Edwards, 2010). Esto ha llevado a proponer que las plantas invasoras se mueven en el espacio geográfico a través de los hábitats que son climáticamente adecuados para su reclutamiento (Cervera & Parra-Tabla, 2009; Ramírez-Albores et al., 2016). Asumiendo que dicho proceso continúa en el tiempo hasta que todos los hábitats adecuados para el reclutamiento son colonizados, los rangos de distribución de las plantas invasoras se han modelado correlacionado sus registros de ocurrencia con variables climáticas (Václavík & Meentemeyer, 2011; Wasowicz et al., 2013; Peña-Gómez et al., 2014; Callen & Miller, 2015; Ramírez-Albores et al., 2020). La proyección espacial de esos modelos son mapas que indican cómo se distribuyen las probabilidades de ocurrencia de las especies en función de los valores que adquieren las variables climáticas dentro de una dada región (Hirzel & Le Lay, 2008; Elith & Leathwick, 2009).

Estos modelos de idoneidad del hábitat, como comúnmente se conocen, pueden ser extrapolados sobre escenarios de cambio climático para evaluar la distribución futura de las plantas invasoras (Elith et al., 2010). Este procedimiento predice expansiones en los rangos de distribución de las especies cuando sus probabilidades de ocurrencia a lo largo de la región objeto se incrementan con el avance del cambio climático, mientras que predicen reducciones en sus rangos de distribución en el caso contrario (Panda et al., 2018; Richardson et al., 2010b; Thapa et al., 2018). Sin embargo, estas predicciones deben ser tomadas con precaución porque los modelos de idoneidad del hábitat (MIH) son típicamente calibrados con datos de presencia y no discriminan entre las ocurrencias naturales de las plantas y aquellas que son subsidiadas por el hombre (Ramírez-Albores et al., 2016). Las ocurrencias naturales corresponden a sitios donde las especies se establecen porque las condiciones ambientales coinciden con los requerimientos de sus nichos de regeneración (Poorter, 2007; Ramírez-Albores et al., 2016). Las ocurrencias subsidiadas inducidas por el hombre, por el contrario, se atribuyen a razones económicas o culturales donde las plantas son atendidas para asegurar su establecimiento y crecimiento (ej., son regadas y protegidas de las heladas), por lo que podrían localizarse en sitios que no coinciden con los requerimientos de sus nichos de regeneración (McKinney, 2006; Sax et al., 2013). Cuando los MIH son calibrados sin discriminar entre ocurrencias naturales y subsidiadas, los efectos de las variables ambientales sobre la distribución de las plantas se confunden con aquellos de las actividades humanas y, consecuentemente, la estimación de sus probabilidades de ocurrencia en el espacio geográfico estaría sesgada (Bradley, 2013; West et al., 2016). Para prevenir dicho sesgo, se ha propuesto que los MIH de plantas invasoras deben ser calibrados únicamente con datos de ocurrencia de individuos establecidos naturalmente (Ramírez-Albores et al., 2016).

Los MIH también han recibido críticas debido a que sus predicciones raras veces son evaluadas con datos independientes (Jarnevich et al., 2015; West et al., 2016). En la mayoría de los casos, los MIH son calibrados con una fracción de los datos de ocurrencia disponibles (llamados puntos de entrenamiento) y mientras que sus predicciones son validadas con los datos remanentes (llamados puntos de evaluación) (Elith et al., 2011). Así, se asume que una predicción es válida cuando una gran proporción de los puntos de evaluación son correctamente clasificados por el modelo generado por los puntos de entrenamiento (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013), pero esos MIH podrían subestimar la distribución de las especies si los registros de ocurrencia están sesgados espacialmente debido a esfuerzos de muestreo desiguales a través de la región objeto, que

es una situación muy común en estos estudios (Fourcade et al., 2014; Jarnevich et al., 2015). Por esta razón, algunos autores han validado los rangos de distribución estimados con MIH observando directamente si la especie está realmente presente en los sitios predichos por el modelo (Arriaga et al., 2004; West et al., 2016) o mediante experimentos de campo dirigidos a evaluar la capacidad de las especies para reclutar en esos sitios (Pattison & Mack, 2008; Sheppard et al., 2014). Esos métodos son útiles para validar la distribución estimada de los hábitats adecuados para el reclutamiento de las especies bajo las condiciones climáticas actuales, pero no existen aún estudios que hayan validado experimentalmente las predicciones de los MIH en escenarios de cambio climático.

En este estudio se propone una nueva aproximación, fundamentada en el concepto del nicho de regeneración, para predecir y validar la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento de las plantas invasoras en escenarios de cambio climático. Esta propuesta se fundamenta en combinar los MIH con pruebas en campo y, para proveer un ejemplo práctico, en este caso se utilizó la invasión biológica del Pirul (*Schinus molle* L., Anacardiaceae) en México. Así, primero se modeló la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul bajo las condiciones climáticas actuales, utilizando datos de individuos juveniles establecidos naturalmente (plántulas y brinzales). Posteriormente, el MIH se proyectó en los escenarios de cambio climático para predecir la distribución futura de esos hábitats y, para validar esas predicciones, se desarrollaron pruebas en campo donde las tasas de emergencia y supervivencia de plántulas de Pirul se compararon entre parcelas bajo las condiciones climáticas actuales y parcelas donde se simuló las condiciones de cambio climático. Se hipotetizó que, si el MIH predice de manera precisa la distribución de los hábitats adecuados para el reclutamiento, los estados iniciales de su ciclo de vida deberían responder en concordancia con esas predicciones cuando son sujetos a condiciones de cambio climático en los sitios experimentales. Siendo más específicos, si las proyecciones de los MIH en escenarios de cambio climático predicen aumentos en las oportunidades de reclutamiento del Pirul en los sitios experimentales (es decir, los individuos tienen mayores probabilidades de ocurrencia que bajo el clima actual), las tasas de emergencia y supervivencia de plántulas deberían ser mayores en las parcelas donde se simuló el cambio climático, en comparación con las parcelas control. De manera contraria, si las proyecciones del MIH predicen reducciones en las oportunidades del reclutamiento en los sitios experimentales (es decir, los

individuos tienen menores probabilidades de ocurrencia que en el clima actual), las tasas de emergencia y supervivencia debieran ser menores bajo condiciones de cambio climático.

MATERIALES Y MÉTODOS

Información de la especie invasora: El Pirul es un árbol dioico nativo de ecosistemas semiáridos de Sudamérica (Kramer, 1957). Los individuos femeninos son capaces de producir hasta diez mil semillas por año, contenidas en drupas uniseminadas organizadas en racimos que permanecen unidos a los árboles parentales hasta que alcanzan la madurez (Ramírez-Albores & Badano, 2013). Debido a su alta tolerancia a la sequía y su rápido crecimiento, esta especie ha sido introducida en regiones semiáridas de África, Asia, Europa, Norte América y Oceanía (Iponga et al., 2009; Ramírez-Albores et al., 2016). En México, el Pirul fue introducido hace casi quinientos años como consecuencia del intercambio comercial entre los virreinos de España de Perú y Nueva España (Jimenez, 1875). Aunque la población mexicana ha subsidiado el establecimiento de Pirules durante más de 400 años debido a razones culturales (Paredes-Flores et al., 2007; Blancas et al., 2010), esta especie también ha sido capaz de invadir ecosistemas semiáridos sin asistencia humana (Ramírez-Albores et al., 2016).

Como nuestra intención del trabajo era calibrar un MIH que reflejara la distribución de los hábitats que contengan el nicho de regeneración del Pirul, únicamente se usaron datos de ocurrencia de plántulas y brinzales para calibrarlo. Debido a que estos datos no están disponibles en colecciones científicas o bases de datos en línea, entre 2012 y el 2018 se realizaron una serie de viajes a campo que cubrieron latitudinalmente desde 32°39' N (la frontera norte de México con el estado de California en EUA) hasta 14°40' N (la frontera sur de México con el departamento de San Marcos en Guatemala), mientras que longitudinalmente se cubrieron desde 116°38' O (costa del pacífico mexicano) hasta 92°57' O (costa del golfo de México). En esos viajes, se registraron Pirules a través de caminos principales, secundarios y rurales, y se desarrollaron búsquedas intensivas de plántulas y brinzales en sitios donde se visualizaron individuos adultos. Si se encontraban plántulas y brinzales, se determinaba si estos se habían establecido de manera natural o si habían sido sembrados por el hombre. Los Pirules sembrados por el hombre se reconocen porque siempre están acomodados de manera lineal al lado de los caminos o cercos de campos de cultivos (Ramírez-Albores et al., 2016). Nunca se realizaron muestreos al interior de asentamientos humanos porque es difícil diferenciar entre ocurrencias naturales y subsidiadas en esos sitios.

Posteriormente, para reducir los sesgos ocasionados por la inclusión involuntaria de presencias subsidiadas por el hombre, la distribución espacial de los datos se visualizó en Quantum GIS 3.10.12 (<http://www.qgis.org>) y se removieron todos los puntos en un radio de 5 km alrededor de cualquier asentamiento humano. Esto porque nuestra experiencia en campo indica que es una distancia suficiente para reducir la potencial influencia de los asentamientos humanos en el establecimiento de los Pirules. Esto dio como resultado 109 ocurrencias de plántulas y brinzales establecidos naturalmente.

Calibración del MIH de la especie invasora: Se usó MaxEnt 3.4 (Phillips et al., 2017) para modelar la distribución de los hábitats adecuados para el reclutamiento de los Pirules en función de las condiciones climáticas. Se prefirió este algoritmo sobre otros métodos de modelado porque MaxEnt genera MIH robustos cuando se tienen disponibles más de 30 datos de ocurrencia de la especie objeto, como fue nuestro caso (Manzoor et al., 2018; Draper et al., 2019; Wan et al., 2019). Los datos climáticos asociados a las ocurrencias de plántulas y brinzales fueron obtenidos de las bases de datos geoespaciales WorldClim (<https://www.worldclim.org>), las cuales integran datos de temperatura y precipitación desde 1970 hasta 2000 para estimar los valores actuales de 19 variables bioclimáticas que pueden explicar la distribución de la mayoría de las especies (Fick & Hijmans, 2017). Esos datos se proveen a diferentes resoluciones espaciales, incluyendo 10 arcmin (~340 km²/ pixel), 5 arcmin (~85 km²/ pixel), 2.5 arcmin (~21 km²/ pixel) y 0.5 arcmin (~1 km²/ pixel). WorldClim también provee los valores futuros de las variables bioclimáticas, los cuales son inferidos de los modelos de cambio climático del CMIP6 del Programa de Investigación Climática Mundial (Eyring et al., 2016). Sin embargo, a diferencia de los datos bioclimáticos actuales, la mayor resolución espacial en que estos valores son provistos es 2.5 arcmin. Por lo tanto, el MIH fue calibrado a esta resolución espacial para realizar comparaciones válidas de la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul entre el clima actual y a futuro.

Debido a que información repetida dentro de la misma unidad espacial podría causar sobreajustes de los MIH (Elith et al., 2010), incluimos buffers con un diámetro de 5 km alrededor de cada punto de ocurrencia y, si había solapamiento entre dos o más puntos, únicamente se retuvo uno de ellos. Este proceso de depuración dio como resultado 77 ocurrencias. El sobreajuste de los MIH también puede ocurrir si se incluyen variables redundantes en el proceso de modelado (Merow et al., 2013). Por esta razón, realizamos pruebas de correlación de Spearman para todas las combinaciones de las variables bioclimáticas en R 4.0.2 (<http://cran.r-project.org>). Cuando se

detectaron coeficientes de correlación superiores a 0.6, se retuvo la variable con mayores coeficientes de correlación con las otras. Ocho variables bioclimáticas fueron retenidas al terminar este procedimiento, que fueron el promedio del rango diario de temperatura, isothermalidad, temperatura promedio del trimestre más seco del año, temperatura promedio del trimestre más frío del año, estacionalidad de la precipitación, precipitación del trimestre más seco del año, precipitación del trimestre más cálido del año y precipitación del trimestre más frío del año.

El MIH fue calibrado seleccionando aleatoriamente el 75% de los puntos de ocurrencia de las plántulas y brinzales, mientras que el 25% restante de los puntos se usó para su validación, como ha sido recomendado en estudios similares (Wasowicz et al., 2013; Peña-Gómez et al., 2014; Callen & Miller, 2015; Ramírez-Albores et al., 2020). Este procedimiento fue repetido 100 veces con el algoritmo de remuestreo bootstrap de MaxEnt. Después de ejecutar cada corrida bootstrap, se construyó una curva ROC (Receiver Operating Characteristic, por sus siglas en inglés) y se calculó el valor AUC (Area Under the Curve, por sus siglas en inglés). Este valor fluctúa entre 0 y 1 (Phillips et al., 2017), donde valores $AUC \approx 1$ ocurren cuando la mayoría de los puntos de evaluación son correctamente clasificados por el MIH, indicando que el modelo es válido para estimar la distribución de probabilidades de ocurrencia de la especie en una región objetivo (Elith et al., 2010). Por otro lado, valores $AUC > 0.5$ indican que el MIH no puede diferenciar entre ocurrencias reales y aleatorias de la especie objetivo y, por lo tanto, no debe ser utilizado para estimar sus probabilidades de ocurrencia (Merow et al., 2013).

Los resultados de las 100 corridas bootstrap fueron integradas en un solo MIH para estimar las probabilidades de ocurrencia de los Pirules juveniles bajo las condiciones climáticas actuales y los valores AUC respectivos fueron promediados para evaluar su validez (Phillips & Dudik, 2008). Como la ROC puede incluir errores de omisión (falsos negativos) y exaltar el valor AUC (Peterson et al., 2008), también se utilizó el paquete de R NicheToolBox (Osorio-Olvera et al., 2020) para la validación del MIH mediante la tasa de AUC. Para esto, se utilizó el 75% de los datos de ocurrencia para realizar remuestreos bootstrap y construir aleatoriamente 1000 ROC parciales sobre la sección de la ROC original donde el $AUC \approx 0.5$ (es decir, la fracción de la ROC en que el MIH no puede diferenciar entre ocurrencias verdaderas y aleatorias). El AUC de cada ROC parcial fue comparada en contra de la expectativa nula de $AUC = 0.5$, donde la tasa de AUC indica cuantas veces el AUC parcial es mayor o menor que la expectativa nula (Osorio-Olvera et al., 2020). La tasa AUC varía entre 0 y 2, asumiéndose que el modelo es válido para predecir la distribución de probabilidades

de ocurrencia de la especie objeto cuando $AUC \approx 2$, mientras que $AUC \approx 1$ indica que el modelo tiene desempeño aleatorio (Mas et al., 2013). Se empleó una prueba z para determinar estadísticamente si la tasa AUC observada difería del valor esperado de bajo un desempeño aleatorio (es decir, razón $AUC = 1.0$).

Distribución actual y futura de la especie invasora: Después de calibrar el MIH y evaluar su validez estadística con los métodos AUC descritos anteriormente, sus resultados se visualizaron como mapas de probabilidades de ocurrencia usando como trasfondo ambiental los valores actuales de las variables bioclimáticas en México. Para determinar las áreas con elevada probabilidad de contener plántulas o brinzales de Pirul, se reclasificaron los pixeles del mapa en deciles de probabilidad y se sobrepusieron los puntos de ocurrencia. Se contó el número de puntos dentro de cada decil y esto indicó que 23.4% de ellos cayeron en pixeles con probabilidades de ocurrencia entre 0.1 y 0.5, mientras que el 75.3% de los puntos restantes cayeron en pixeles con probabilidades de ocurrencia entre 0.5 y 1.0. Por lo tanto, se utilizó el límite superior del menor decil como umbral para discriminar entre hábitats adecuados e inadecuados para el reclutamiento del Pirul (es decir, se asumió que la especie no podía reclutar en sitios con probabilidades de ocurrencia por debajo de 0.1). Los pixeles del mapa con probabilidades de ocurrencia superiores a 0.1 y por debajo de 0.5 se asumieron como áreas con moderadas oportunidades de reclutamiento para el Pirul, mientras que los pixeles con probabilidades de ocurrencia superiores a 0.5 se asumieron como áreas donde la especie invasora tiene elevadas oportunidades de reclutar.

Para estimar la distribución futura de hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul, se proyectó el MIH sobre México continental usando como trasfondo ambiental las capas bioclimáticas inferidas del modelo de cambio climático CanESM5 (Swart et al., 2019). Se seleccionó CanESM5 sobre otros modelos CMIP6 incluidos en WordClim porque tiene mayor sensibilidad climática en equilibrio. Este parámetro describe los cambios en temperatura a largo plazo después que la concentración atmosférica de CO_2 se duplica, lo que hace al CanESM5 un modelo altamente realista para indicar cuan sensible es el sistema climático de la Tierra frente a los incrementos de gases de efecto invernadero (Zelinka et al., 2020). Las predicciones del modelo CanESM5 se proveen para diferentes vías socioeconómicas compartidas (SSP, por las siglas en inglés de Shared Socioeconomic Pathways), que describen tendencias alternativas de la concentración atmosférica de gases de efecto invernadero (Eyring et al., 2016). Cada SSP resulta en diferentes niveles de forzamiento radiativo (diferencia entre energía absorbida por el planeta y

energía reemitida al espacio), cuya viabilidad de ocurrir depende de las decisiones de las sociedades humanas para reducir sus emisiones de gases de efecto invernadero (O’Neil et al., 2014). Aquí fueron considerados los cuatro SSP que WorldClim provee para CanESM5, llamadas SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5 (los números indican el nivel de forzamiento radiativo en W/m^2). Aunque las predicciones CanESM5 se proveen para periodos de 20 años (2021-2040, 2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100), solo utilizamos las predicciones para mediados de siglo (2041-2060) porque la fiabilidad de estas predicciones disminuye a medida que se considera un periodo más lejano en el tiempo (Flato et al., 2013).

Con la finalidad de evaluar si el MIH predice con precisión la distribución a futuro de los hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul en función de las variables bioclimáticas usadas para calibrarlo, se desarrolló un análisis MESS (Multivariate Environmental Similarity Surface, por sus siglas en inglés; Elith et al., 2010). Este análisis cuantifica la similitud climática entre el clima actual y a futuro a través de una región objeto, asignando valores negativos a áreas que podrían ser climáticamente disimilares y valores positivos a áreas que serían climáticamente similares. Si las proyecciones del MIH localizan a la especie en sitios con valores negativos, se asume que el modelo tiene baja capacidad para predecir la distribución a futuro de sus hábitats adecuados (Elith et al., 2010). Se usaron 100 repeticiones bootstrap para los análisis MESS, cuyos resultados fueron integrados en un mapa único para cada SSP y los píxeles de cada uno de ellos fueron categorizados en tres rangos. El primer rango incluyó valores por debajo de 0, indicando áreas donde se espera que el clima sea inadecuado para el reclutamiento del Pirul en el futuro. El segundo rango incluyó valores entre 0 y 50, denotando áreas donde los cambios climáticos no mejorarán ni evitarán el reclutamiento de la especie. El tercer rango incluyó valores entre 50 y 100, indicando áreas donde el clima no cambiará para nada ni afectará el reclutamiento de la especie. Después de eso, se calculó el porcentaje de solapamiento entre la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul en cada SSP (es decir, píxeles con probabilidades de ocurrencia superiores a 0.1) y áreas clasificadas como inadecuadas en sus respectivos MESS (es decir, píxeles con valores negativos). Este procedimiento se fundamenta en qué, a menor porcentaje de solapamiento, mayor será la eficiencia del MIH para predecir la distribución futura de la especie.

Para evaluar si el cambio climático podría alterar la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul, se generaron diez mil coordenadas aleatorias (latitud-longitud) sobre México y se extrajo la probabilidad de ocurrencia de los individuos juveniles bajo las condiciones

climáticas actuales y para cada SSP. Esos valores fueron utilizados para realizar regresiones lineales simples, usando las probabilidades de ocurrencia a futuro como variable de respuesta y las probabilidades de ocurrencia actuales como variable predictiva. Si las funciones de regresión de estas relaciones coinciden con una función de regresión lineal teórica con intercepto = 0 y pendiente = 1, es de esperar que el cambio climático no afecte la distribución de hábitats para el reclutamiento del Pirul porque las probabilidades de ocurrencia actuales y futuras concuerdan. En cambio, si los interceptos y pendientes de las funciones de regresión se desvían de esos valores teóricos, se podría asumir que el cambio climático alterará substancialmente la distribución de los hábitats para el reclutamiento. Con la finalidad de diferenciar estadísticamente entre esas alternativas, se calcularon los intervalos de predicción al 95% para las funciones de regresión empíricas de cada análisis y se determinó si la relación lineal teórica con intercepto = 0 y pendiente = 1 era contenida total o parcialmente dentro de estos intervalos. Todos los análisis de regresión fueron realizados en R 4.0.2.

Experimentación en campo: Para la validación experimental de las predicciones del MIH en escenarios de cambio climático se seleccionaron tres localidades en Sierra de Álvarez (estado de San Luis Potosí, México central) donde previamente se detectaron plántulas y brinzales del Pirul establecidos naturalmente. Esas localidades son San Nicolás Tolentino (22°15'19.6" N, 100°34'1.4" O, 1492 m.s.n.m.), Armadillo de los Infante (22°12'20.9" N, 100°37'43.1" O, 1832 m.s.n.m.) y La Salitrera (21°56'6.6" N, 100°35'10.1" O, 1955 m.s.n.m.). La distancia entre sitios experimentales siempre fue mayor a 10 km y estos fueron elegidos antes de proyectar el MIH sobre los escenarios de cambio climático para prevenir sesgos potenciales debido a expectativas acerca de las futuras probabilidades de ocurrencia de la especie en las localidades. Estos sitios no fueron incluidos en la calibración del MIH porque se encuentran cerca de asentamientos humanos, pero fueron elegidos porque sus propietarios avalaron la seguridad de los investigadores y de las unidades experimentales. El clima en todos los sitios es templado semiárido con una marcada estación de lluvias entre junio y octubre (García, 2004). Los experimentos se desarrollaron en campos de agricultura abandonados debido a que estos son los ambientes comúnmente invadidos por el Pirul en México (Ramírez-Albores et al., 2016).

Los experimentos en campo se enfocaron en medir las tasas de emergencia y supervivencia de las plántulas del Pirul. La obtención del material biológico se llevó a cabo en marzo del 2019 colectando drupas de 10 Pirules femeninos en cada sitio (500 – 1000 frutos por árbol). Las drupas

fueron transportadas al laboratorio y las semillas fueron liberadas removiendo los pericarpios. Para evaluar la capacidad de germinación de las semillas, se eligieron aleatoriamente 200 semillas de cada sitio y desarrollamos una prueba de germinación de 30 días en una cámara de crecimiento (25 °C, 70% de humedad relativa y fotoperiodo 12 h luz/oscuridad). Las semillas fueron colocadas en la superficie de bandejas plásticas (30 cm de largo, 20 cm de ancho y 15 cm de profundidad) llenadas con una mezcla de turba (70%) y perlita (30%). Las bandejas fueron regadas hasta el punto de saturación del sustrato cada siete días y la germinación (emergencia de la radícula) fue evaluada diariamente. El porcentaje de germinación fue de 23% para las semillas de San Nicolás Tolentino, 18% para las semillas de Armadillo de los Infante y 17% para las semillas de La Salitrera. Esta información fue utilizada para estimar cuantas semillas deberían ser sembradas en las unidades experimentales para obtener resultados confiables.

Para estimar las condiciones de cambio climático que deberían ser simuladas en cada sitio, se obtuvieron las normales de temperatura del aire y precipitación anual (promedios de los últimos 30 años) del Servicio Meteorológico Nacional de México (<https://smn.conagua.gob.mx/es>). Se calcularon las diferencias entre esos valores y aquellos predichos por el modelo CanESM5 para cada SSP en el periodo 2041-2060. Aunque esas diferencias variaron entre SSP, indicaron que la temperatura anual promedio del aire en los sitios experimentales se incrementaría entre 1.3 y 2.9 °C, mientras que la precipitación anual disminuiría entre 10% y 25% (ver detalles en Tabla 1.1). Los promedios de esos valores fueron usados como referencia para simular las condiciones de cambio climático descritas debajo.

En junio de 2019, al principio de la estación de lluvias, se cercó un cuadrante de 40 x 80 m en cada sitio experimental para prevenir el acceso del ganado y personas. Dentro de esos cuadrantes, se marcaron 20 puntos regularmente espaciados 5 m entre ellos. Cinco puntos fueron asignados aleatoriamente a unidades experimentales que permanecieron bajo las condiciones climáticas actuales (de aquí en adelante, parcelas control), las que fueron cercadas con malla de alambre para evitar la intrusión de pequeños vertebrados (Figura 1.1). Otros cinco puntos fueron asignados a unidades experimentales donde se manipuló la temperatura y precipitación para simular condiciones de cambio climático (de aquí en adelante, parcelas SCC). La temperatura en las parcelas SCC fue incrementada con cámaras de techo abiertas hexagonales (Figura 1.1) construidas con láminas trapezoidales de acrílico transparente (3 mm de espesor) siguiendo el diseño propuesto por Marion et al. (1997). Estas estructuras reducen la pérdida de calor convectivo

por acción del viento, lo que da como resultado mayores temperaturas al interior de las cámaras que en el ambiente externo (Marion et al., 1997; Hollister & Webber, 2000). La precipitación en las parcelas SCC fue reducida con refugios de lluvia (Figura 1.1) que consisten en canaletas en forma de U de policarbonato transparente (1.5 mm de espesor, 10 cm ancho) que se acomodaron equidistantemente sobre marcos metálicos soportados por postes de madera con pendiente de 10° entre lados (Yahdjian & Sala, 2002). De esta manera, los refugios de lluvia reducen la precipitación en un área determinada excluyendo parte de la lluvia. Adicionalmente, como también se quería evaluar si los incrementos en temperatura o las disminuciones en precipitación son los principales responsables de las respuestas de reclutamiento del Pirul, se incluyeron parcelas experimentales en que solamente se manipuló una de esas variables. Para esto, se asignaron aleatoriamente cinco puntos dentro del cuadrante cercado a unidades experimentales que únicamente consistieron en cámaras de techo abierto (de aquí en adelante, parcelas OTC) y otros cinco puntos a unidades experimentales que únicamente contaban con refugios de lluvia (de aquí en adelante, parcelas RSO).

Tabla 1.1. Valores normales de temperatura del aire (°C) y precipitación anual (mm) en cada sitio experimental. Debajo de esos valores se indican los cambios en temperatura y porcentaje de lluvia predichos por el modelo CanESM5 en cada SSP para el período 2041-2060 (símbolos positivos = aumentos; símbolos negativos = disminuciones). Las últimas filas indican las diferencias en temperatura del aire y precipitación entre los controles bajo el clima actual y los diferentes tratamientos climáticos en los que estas variables fueron manipuladas solamente con cámaras de techo abierto (parcelas OTC), refugios de lluvia (parcelas RSO) o ambas estructuras (parcelas SCC).

		Sitio experimental		
		San Nicolás Tolentino	Armadillo de los Infante	La Salitrera
Normal climatológica	Temperatura del aire	19.2	18.7	16.9
	Precipitación anual	654.1	586.5	556.2
Cambios de temperatura predichos	SSP1-2.6	+1.3	+1.6	+1.7
	SSP2-4.5	+1.7	+2.1	+2.2
	SSP3-7.0	+2.2	+2.6	+2.6
	SSP5-8.5	+2.4	+2.8	+2.9
Cambios en precipitación predichos	SSP1-2.6	-17.0%	-14.4%	-17.1%
	SSP2-4.5	-16.5%	-14.6%	-17.5%
	SSP3-7.0	-18.2%	-15.8%	-18.7%
	SSP5-8.5	-18.4%	-15.8%	-19.6%
Diferencia de temperatura en relación a los controles	Parcelas SCC	+1.9	+2.3	+2.1
	Parcelas OTC	+2.0	+2.1	+2.1
	Parcelas RSO	-0.1	-0.3	-0.2
Diferencia de precipitación en relación a los controles	Parcelas SCC	-17.8%	-15.9%	-16.4%
	Parcelas OTC	-1.9%	-1.5%	-1.6%
	Parcelas RSO	-16.1%	-15.5%	-15.3%

La eficiencia de estas estructuras para simular condiciones de cambio climático ha sido verificada en estudios anteriores realizados en la Sierra de Álvarez (Pérez-Ruiz et al., 2018; Badano et al., 2018,2019) y estas se eligieron porque tanto la temperatura como la precipitación son fáciles de manipular. Por ejemplo, el diseño de cámara de techo abierto descrito con anterioridad no fue suficiente para incrementar la temperatura deseada en San Nicolás Tolentino y Armadillo de los Infante. Por lo tanto, se agregaron pequeñas láminas de acrílico (20 cm de ancho x 15 cm de alto, fijadas con pegamento transparente para exteriores) en la sección superior de las paredes principales de las cámaras. Como esto reduce aún más la circulación del aire, la temperatura al interior de las cámaras se incrementó a los niveles deseados. Por otro lado, la cantidad de precipitación interceptada por los refugios de lluvia fue regulada variando el número de canaletas. Estas calibraciones en las parcelas SCC se realizaron un mes antes de comenzar los experimentos en los respectivos sitios.



Figura 1.1. Parcela control cercada con malla de alambre (panel izquierdo) y parcela de SCC con cámara de techo abierto para aumentar la temperatura y refugio contra la lluvia para reducir la lluvia (panel derecho). Los dispositivos dentro de las unidades experimentales son los sensores de temperatura y lluvia.

Para evaluar si la temperatura del aire y la precipitación dentro de las parcelas SCC se aproximaba a las condiciones predichas por el modelo CanESM5, se instalaron sensores automatizados al centro de todas las unidades experimentales durante el procedimiento de calibración descrito anteriormente (Figura 1.1). Los sensores de temperatura (HOBO U23-Pro-V2, Onset Computer Corporation, EUA) fueron programados para medir esta variable cada hora, mientras que los sensores de precipitación (HOBO S-RGB-M002, Onset Computer Corporation, EUA) fueron programados para registrar esta variable en cada evento de lluvia. El 09 de julio del 2019, una vez calibradas las parcelas SCC a los valores predichos por el modelo CanESM5, se

aflojaron los primeros 5 cm de suelo de todas las unidades experimentales y se sembraron superficialmente (1-2 cm de profundidad) en ellas 200 semillas de Pirul correspondientes a cada sitio. La razón de sembrar ese elevado número de semillas por parcela se debió al bajo porcentaje de germinación registrado en las pruebas en laboratorio (ver arriba). Las posiciones de siembra fueron marcadas con estacas de aluminio numeradas y monitoreamos la emergencia de los brotes aéreos y la supervivencia de las plántulas cada 21 días, hasta el 01 de julio del 2020. En cada fecha de monitoreo, se tomó la precaución de inspeccionar cada plántula y se asumió que esta estaba muerta si su tallo estaba completamente marchito.

Al final de los experimentos, se calculó la temperatura promedio y la precipitación acumulada promedio de cada unidad experimental. Para cada sitio, estos valores fueron comparados entre tratamientos climáticos con ANDEVA de una vía. Cuando se detectaron diferencias significativas, se realizaron pruebas *post hoc* de Tukey para determinar diferencias entre tratamientos climáticos. Las tasas de emergencia y supervivencia de las plántulas fueron comparadas entre tratamientos climáticos en cada sitio con análisis de tiempo de falla. Para los análisis de emergencia de las plántulas, las semillas del Pirul recibieron un valor de 0 (cero) al inicio de los experimentos. Esos valores fueron cambiados a 1 (uno) en la fecha en que se registró la emergencia del brote aéreo (es decir, falla = emergencia del brote). Las tasas de emergencia fueron estimadas con el método de Kaplan-Meier y comparadas entre tratamientos con la prueba de Gehan-Wilcoxon para muestra múltiples (Kleinbaum & Klein, 2005). Tras indicarse diferencias, se usaron pruebas pareadas de Gehan-Wilcoxon para comparar las tasas de emergencia entre tratamientos (Kleinbaum & Klein, 2005). El mismo procedimiento estadístico fue usado para comparar las tasas de supervivencia de plántulas pero, en esos análisis, las plántulas recibieron un valor de 1 en la fecha de monitoreo que se registró la emergencia del brote aéreo y esos valores se convirtieron en 0 cuando las plántulas murieron (es decir, falla = muerte de la plántula). Todos los análisis descritos en esta sección fueron ejecutados en R 4.0.2.

Para evaluar si los resultados de los experimentos en campo sustentan las predicciones del MIH, se obtuvieron las probabilidades de ocurrencia de Pirules juveniles en las coordenadas geográficas de cada sitio experimental, tanto bajo el clima actual como para cada SSP. Si las proyecciones del MIH en escenarios de cambio climático predicen incrementos en las probabilidades de ocurrencia de los Pirules en esos sitios, entonces se esperarían mayores tasas de emergencia y supervivencia en las parcelas SCC, OTC y/o RSO que en los controles. De lo

contrario, si las proyecciones del MIH en escenarios de cambio climático predicen disminuciones en las probabilidades de ocurrencia de los Pirules, entonces se esperarían menores tasas de emergencia y supervivencia de las plántulas en las parcelas SCC, OTC y/o RSO que en los controles.

RESULTADOS

Distribución actual y futura de la especie invasora en México: En el MIH, la temperatura promedio del trimestre más seco del año y la isothermalidad fueron las variables bioclimáticas que explicaron los mayores porcentajes de varianza en la distribución de los Pirules juveniles (30.9% y 29.9% respectivamente). Estas variables fueron seguidas por la estacionalidad de la precipitación (9.2%), la precipitación del trimestre más frío (7.8%), el promedio del rango diario de temperatura promedio (7.4%), la temperatura promedio del trimestre más frío del año (6.6%), la precipitación del trimestre más seco del año (4.3%) y la precipitación del trimestre más cálido del año (3.9%). El AUC promedio del MIH fue de 0.968 y su tasa AUC fue de 1.921 y, en el último caso, ese valor fue significativamente mayor a uno ($z = 60.903$, $p < 0.001$). Por lo tanto, ambos métodos AUC indicaron que el MIH predice de manera precisa la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento de Pirules en función de las variables bioclimáticas actuales.

La expresión geográfica del MIH indicó que el 83.7% de la superficie de México (~1,626,575 km²) es inadecuado para el reclutamiento de la especie bajo las condiciones climáticas actuales (Figura 1.2). Este mapa también indicó que el 11.8% de la superficie del país (~228,641 km²) es moderadamente adecuada para el reclutamiento de los Pirules, mientras que solo el 4.5% de su superficie (~87,551 km²) ofrece hábitats con elevadas probabilidades para su reclutamiento (Figura 1.2). Las proyecciones del MIH sobre escenarios de cambio climático indicaron que las coberturas de las áreas moderada y altamente adecuadas para el reclutamiento de Pirules disminuirán en todos los SSP (Tabla 1.2). Cuando esas proyecciones fueron solapadas con los resultados de los análisis MESS (Figura 1.3), el porcentaje de solapamiento entre las futuras distribuciones del Pirul (áreas con probabilidad de ocurrencia superior al 0.1) y zonas clasificadas como inadecuadas (es decir, áreas con valores MESS negativos) siempre fue menor al 1%. Esto indica que el MIH predice de manera precisa la distribución futura de los hábitats adecuados para el reclutamiento de Pirules en función de las variables bioclimáticas utilizadas para calibrarlo.

Tabla 1.2. Disminuciones previstas (porcentaje) en la cobertura de hábitats moderadamente adecuados (MSH) y hábitats altamente adecuados (HSH) para el reclutamiento del Pirul en México. Estos valores se proporcionan de acuerdo con los cambios climáticos predichos por el modelo CanESM5 en cada SSP para el período 2041-2060 (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5). La tabla también muestra el resultado de los análisis de regresión realizados para evaluar las relaciones entre las probabilidades actuales y futuras de ocurrencia de pimientos jóvenes en México.

SSP	Disminución en MSH	Disminución en HSH	Resultados de los análisis de regresión
SSP1-2.6	-17.9%	-69.2%	$F_{(1, 9998)} = 29361.781, p < 0.001, r^2 = 0.746$
SSP2-4.5	-24.8%	-76.6%	$F_{(1, 9998)} = 21195.895, p < 0.001, r^2 = 0.679$
SSP3-7.0	-30.2%	-79.7%	$F_{(1, 9998)} = 17493.840, p < 0.001, r^2 = 0.636$
SSP5-8.5	-33.9%	-80.9%	$F_{(1, 9998)} = 15275.632, p < 0.001, r^2 = 0.604$

Las probabilidades de ocurrencia a futuro de los Pirules juveniles estimadas bajo todos los SSP se relacionaron positivamente con las probabilidades de ocurrencia actuales (Tabla 1.2). Sin embargo, la línea teórica con intercepto = 0 y pendiente = 1 nunca estuvo contenida dentro de los intervalos de predicción al 95% de las funciones empíricas de regresión de ningún SSP (Figura 1.2). En cambio, la línea teórica cayó por debajo de los intervalos de predicción al 95% de las funciones empíricas de regresión, especialmente cuando las probabilidades de ocurrencia actuales de los Pirules juveniles son más altas (Figura 1.2). Además, las pendientes de esas funciones de regresión fueron menores a mayor forzamiento radiativo asociado a las SSP. Esto indica que el cambio climático podría reducir significativamente las oportunidades de reclutamiento del Pirul en los sitios donde puede reclutar exitosamente bajo el clima actual, también indica que esos efectos negativos podrían incrementarse a mayor intensidad de los cambios en el clima.

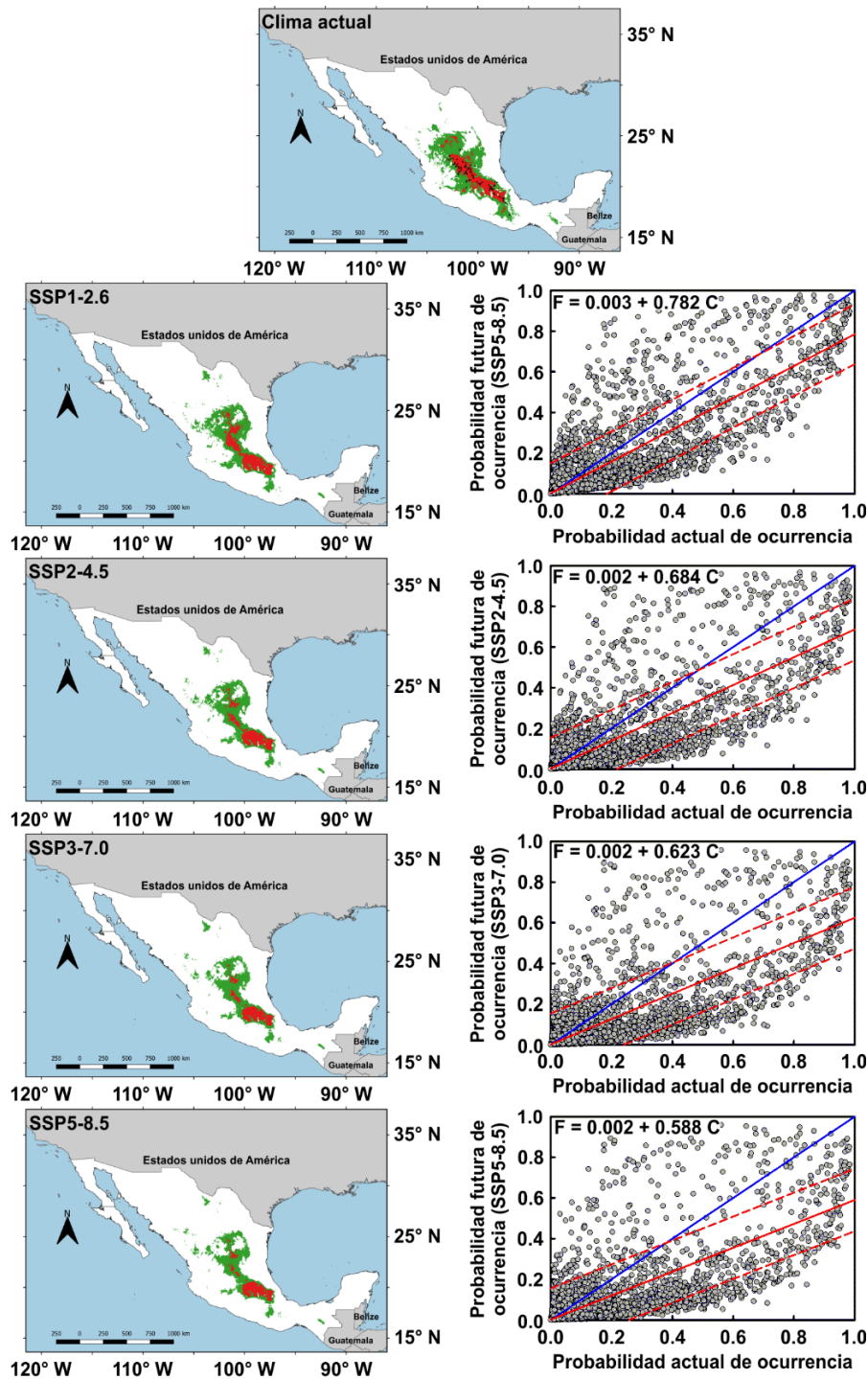


Figura 1.2. Distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento de Pirules en México estimada con el MIH. El panel superior muestra la distribución de probabilidades de ocurrencia hábitats adecuados para plántulas y brinzales bajo las condiciones climáticas actuales. Los mapas debajo son las distribuciones de probabilidades de ocurrencia bajo las condiciones climáticas predichas por el modelo CanESM5 en cada SSP para el período 2041-2060 (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5). Los resultados de las regresiones lineales entre probabilidades de ocurrencia futuras y actuales están en el lado del mapa del SSP respectivo. Estos paneles muestran la recta de regresión (línea roja continua) con sus intervalos de predicción del 95% (líneas rojas discontinuas) y la línea de regresión teórica con intercepto = 0 y pendiente = 1 (línea azul continua). Las funciones de regresión empírica se muestran dentro de cada panel, donde C = probabilidad de ocurrencia actual y F = probabilidad de ocurrencia futura. Los colores en los mapas indican la probabilidad de ocurrencia de la especie – blanco = probabilidad de ocurrencia inferior a 0.1, verde = probabilidad de ocurrencia entre 0.1 y 0.5, rojo = probabilidad de ocurrencia mayor a 0.5.

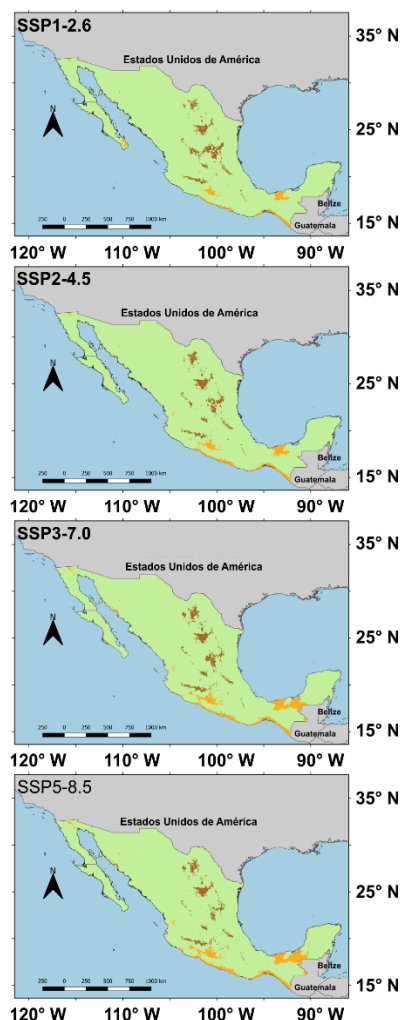


Figura 1.3. Resultados de los análisis MESS realizados para evaluar si el MIH predice con precisión la distribución futura de hábitats adecuados para el reclutamiento de Pirules en función de las variables bioclimáticas utilizadas para calibrarlo. Estos análisis se realizaron para condiciones climáticas predichas por el modelo CanESM5 en cada SSP para el período 2041-2060 (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5). Los colores en los mapas indican los rangos de valores MESS obtenidos – anaranjado = valores inferiores a 0, verde = valores entre superiores a 0 e inferiores a 50, marrón = valores superiores a 50.

Emergencia y supervivencia de las plántulas de la especie invasora en campo: Los promedios de la temperatura del aire y precipitación acumulada difirieron significativamente entre tratamientos climáticos en todos los sitios experimentales (Figura 1.4). La temperatura fue significativamente mayor en las parcelas SCC y OTC que en los controles y las parcelas RSO, lo que indica que las cámaras de techo abierto incrementan la temperatura en las unidades experimentales en que fueron utilizadas. La precipitación acumulada fue significativamente menor en las parcelas SCC y RSO en comparación con los controles y las parcelas OTC, indicando que los refugios de lluvia redujeron la precipitación en esas unidades experimentales. Las diferencias de la temperatura del aire entre controles y parcelas experimentales con cámaras de techo abierto (SCC y OTC) cayeron dentro del rango de incrementos de temperatura predichos por el modelo CanESM5 en los tres sitios experimentales (Tabla 1.1). Las diferencias en la precipitación entre controles y unidades experimentales con refugios de lluvia (RSO y SCC) cayeron dentro del rango

de reducciones de precipitación predichos por el modelo CanESM5 para San Nicolás Tolentino y Armadillo de los Infante, pero las reducciones en precipitación en La Salitrera fueron ligeramente menores que las predichas (Tabla 1.1).

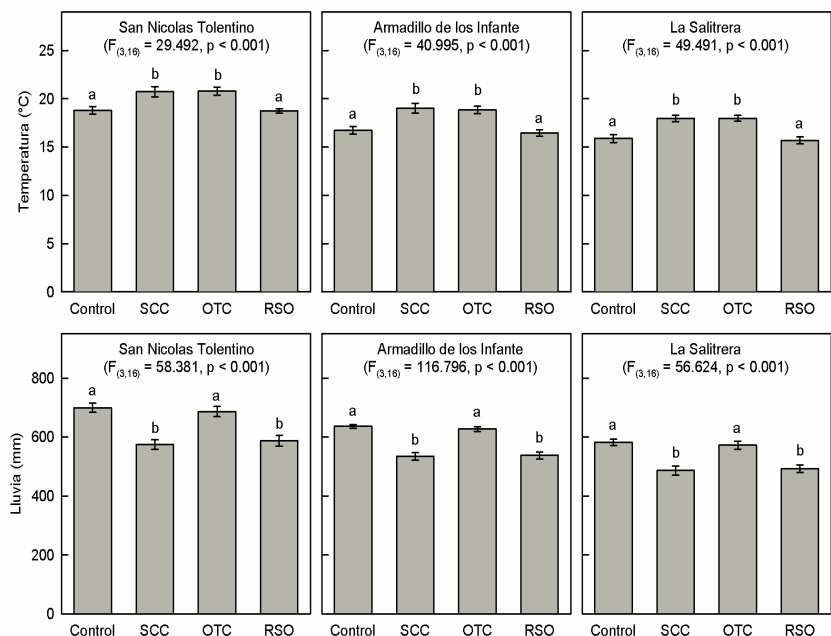


Figura 1.4. Promedios de temperatura del aire y lluvia acumulada (\pm 95% I.C.) registrados en controles, parcelas SCC, parcelas OTC y parcelas RSO de cada sitio experimental. Cada panel muestra los resultados de los respectivos ANOVA de una vía y letras diferentes sobre las barras indican diferencias entre tratamientos climáticos en base a la prueba *post hoc* de Tukey.

De acuerdo con las probabilidades de ocurrencia de los Pirules juveniles estimadas con el MIH en las coordenadas de los sitios experimentales, sus probabilidades de reclutamiento bajo el clima actual son mayores en Armadillo de los Infante que en los otros dos sitios (Tabla 3). Esas probabilidades de ocurrencia disminuyeron 11% en San Nicolás Tolentino y 45% en La Salitrera, en comparación con Armadillo de los Infante (Tabla 3). En los experimentos en campo, la emergencia y supervivencia de plántulas en los controles fue concordante con este patrón de probabilidades de ocurrencia, donde los mayores valores de esas dos variables fueron registrados en Armadillo de los Infante, mientras que los valores menores se registraron en La Salitrera (Figura 1.5).

Las proyecciones del MIH sobre escenarios de cambio climático indicaron que las probabilidades de ocurrencia de Pirules juveniles disminuyeron en las coordenadas de los tres sitios experimentales en todos los SSP (Tabla 3). En los experimentos en campo, las tasas de emergencia y supervivencia de las plántulas del Pirul difirieron entre tratamientos climáticos en los tres sitios experimentales ($p < 0.001$ en todas las pruebas de Gehan-Wilcoxon para muestras múltiples).

Como las tasas de emergencia y supervivencia fueron menores en las parcelas SCC que en los controles en todos los casos (Figura 1.5), estos resultados soportan las predicciones de reducciones en las probabilidades de ocurrencia de los Pirules juveniles. Además, los incrementos en temperatura logrados con las cámaras de techo abierto tienen efectos negativos más marcados en el reclutamiento del Pirul que las reducciones de precipitación simuladas con los refugios de lluvia.

Tabla 1.3. Probabilidades de ocurrencia actuales y futuras de Pirules jóvenes en los sitios de campo donde se realizaron los experimentos dirigidos a validar las predicciones del MIH. Las probabilidades de ocurrencia futura se proporcionan de acuerdo con los cambios climáticos predichos por el modelo CanESM5 en cada SSP para el período 2041-2060. (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5).

Escenario climático	San Nicolas Tolentino	Armadillo de los Infante	La Salitrera
Clima actual	0.407	0.458	0.254
SSP1-2.6	0.201	0.243	0.203
SSP2-4.5	0.138	0.177	0.152
SSP3-7.0	0.134	0.156	0.144
SSP5-8.5	0.113	0.143	0.122

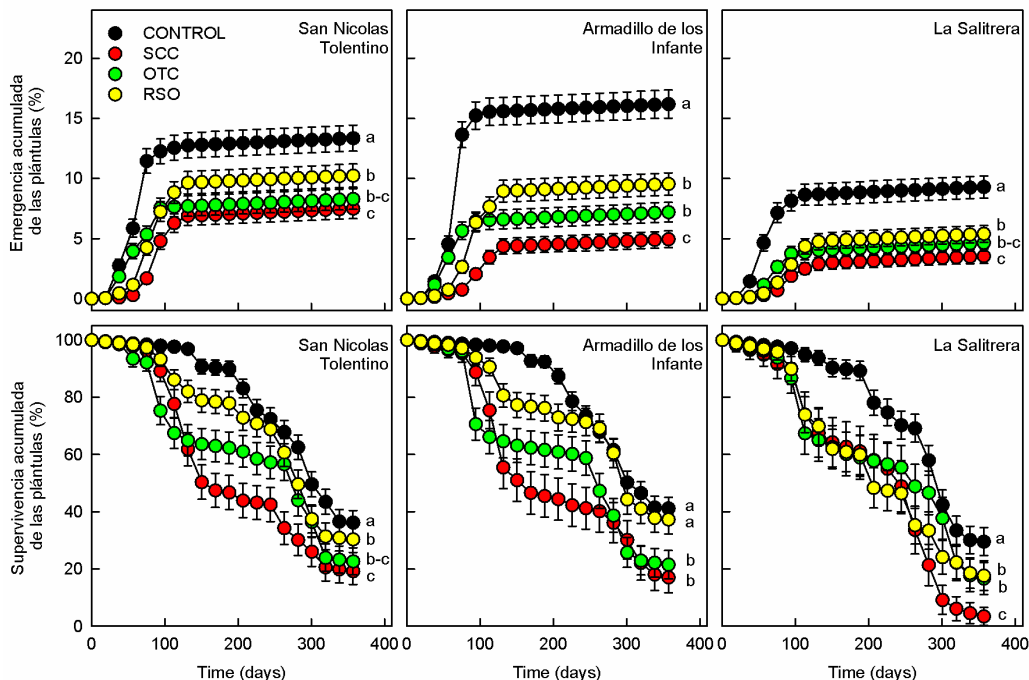


Figura 1.5. Tasas de emergencia (paneles superiores) y supervivencia (paneles inferiores) de plántulas de Pirul en controles, parcelas SCC, parcelas OTC y parcelas RSO en los diferentes sitios experimentales. Las barras de error son 95% C.I. para emergencia o la supervivencia acumulada en intervalos de 21 días. Letras diferentes en el lado de las curvas indican diferencias significativas entre tratamientos climáticos de acuerdo a las pruebas Gehan-Wilcoxon para muestras pareadas.

DISCUSIÓN

Este estudio propone que el marco conceptual del nicho de regeneración (Grubb, 1977) puede ser utilizado como trasfondo teórico para modelar la distribución potencial de hábitats adecuados para el reclutamiento de plantas invasoras bajo el clima actual, para predecir su distribución en escenarios de cambio climático y para validar esas predicciones con experimentación en campo. Los resultados aquí mostrados sustentan esta aproximación y sugieren que es adecuada para hacer predicciones válidas y precisas acerca de cómo esos hábitats se distribuirán en un mundo más cálido y seco.

El MIH de Pirules juveniles establecidos naturalmente se basó en ocho variables bioclimáticas, de las cuales cuatro se infieren de la temperatura (isotermalidad, temperatura promedio del trimestre más seco, promedio del rango diario de temperatura y temperatura promedio del trimestre más frío del año) y las otras cuatro se infieren de la lluvia (estacionalidad de la precipitación, precipitación del trimestre más frío del año, precipitación del trimestre más seco del año y precipitación del trimestre más cálido del año) (Fick & Hijmans, 2017). Por lo tanto, parece que la especie objeto requiere de una conjunción de un conjunto complejo de condiciones climáticas para su reclutamiento. El método AUC incluido en Maxent (Phillips & Dudik, 2008) y el coeficiente del AUC (Osorio-Olvera et al., 2020) soportan esta sugerencia, ya que ambos procedimientos de validación indicaron que las ocurrencias de Pirules juveniles en México están fuertemente relacionadas con esas variables bioclimáticas. Sin embargo, es importante reconocer que, aunque se espera que los depredadores de semillas y los herbívoros tengan efectos despreciables en el reclutamiento de especies invasoras (Keane & Crawley, 2002; Meijer et al., 2016), su distribución también podría estar influenciada por la disponibilidad de las semillas para los dispersores (Merow et al., 2011) y/o la presencia de plantas nodrizas que faciliten su establecimiento en ambientes estresantes (Badano et al., 2007). El MIH fue calibrado para Pirules juveniles no considera esas interacciones bióticas, pero las probabilidades de ocurrencia estimadas en los diferentes sitios experimentales concuerdan con los patrones de las tasas de emergencia y supervivencia de plántulas registradas en las parcelas control (es decir, Armadillo de los Infante > San Nicolás Tolentino > La Salitrera). Esto sugiere que, aun cuando el MIH sólo incluye variables bioclimáticas, éste puede estimar adecuadamente la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento de las plantas invasoras bajo el clima actual, destacándose también la relevancia de

desarrollar pruebas de campo para validar la distribución de esos hábitats (Pattinson and Mack, 2008; Sheppard et al., 2014).

La proyección del MIH sobre los escenarios de cambio climático indicó que la cobertura de hábitats climáticamente adecuados para el reclutamiento del Pirul se reduciría para mediados de este siglo. Además, las relaciones entre las probabilidades de ocurrencia actuales y futuras de Pirules juveniles indican que sus oportunidades de reclutar en sitios donde actualmente la especie está presente disminuirían en el futuro. Considerando que esta especie invasora es un árbol longevo, estos resultados sugieren que el rango de distribución del Pirul en México se reducirá sustancialmente a largo plazo debido a reducciones en la disponibilidad de los hábitats adecuados para su reclutamiento. Resultados similares fueron obtenidos en Sudáfrica, donde el proceso de modelado es comparable con el utilizado en este estudio y también predice reducciones en el rango de distribución del Pirul como consecuencia del cambio climático (Richardson et al., 2010). Los resultados de los análisis MESS indicaron que esas reducciones en la distribución de los hábitats adecuados para los Pirules tienen una elevada probabilidad de ocurrir en México, mientras que las relaciones entre las probabilidades de ocurrencia actuales y futuras de los Pirules juveniles indicaron que esas contracciones se intensificarían a medida que los aumentos en forzamiento radiativo generen mayores incrementos en la temperatura y reducciones de precipitación más drásticas.

Los resultados de los experimentos en campo validaron esas contracciones en la distribución de hábitats adecuados para el reclutamiento del Pirul en escenarios de cambio climático. Esto fue evidenciado por la concordancia de menores tasas de emergencia y supervivencia en parcelas SCC, en comparación con los controles, con menores probabilidades de ocurrencia de Pirules juveniles en todos los sitios experimentales. Estos hallazgos, también ilustran la utilidad de los experimentos en campo para confirmar las predicciones del MIH sobre los escenarios de cambio climático. En el caso de las plantas invasoras, esta combinación de procedimientos de modelado y experimentación en campo puede impulsar el diseño de mejores programas de manejo y erradicación, ya que puede predecirse con precisión qué sitios y cuándo (presente o futuro) deben ser objeto de alguna de estas acciones.

En el MIH, es importante destacar que las cuatro de las variables bioclimáticas inferidas de la temperatura explicaron hasta el 74.8% de la variabilidad en la distribución actual de Pirules juveniles, mientras que las cuatro de variables bioclimáticas dependientes de la precipitación solo

explicaron el 25.2% de esa variabilidad. Esto hace factible proponer que los cambios en temperatura son el mecanismo principal para predecir reducciones en la cobertura de hábitats adecuados para el reclutamiento de la especie invasora y nuestros resultados experimentales soportan esta sugerencia. Esto se debe a que, las tasas de emergencia y supervivencia de las plántulas en la mayoría de los sitios experimentales fue menor en las parcelas SCC que en las parcelas RSO, lo que sugiere que los incrementos en la temperatura serán un factor determinante para el reclutamiento del Pirul en el futuro, mientras que la precipitación tendrá un papel secundario, pero aun así importante.

Capítulo II

ESTIMACIÓN DE LA INVASIBILIDAD ACTUAL Y FUTURA DE HÁBITATS CON MODELOS DE NICHOS CLIMÁTICOS VALIDADOS CON EXPERIMENTOS DE CAMPO

INTRODUCCIÓN

Las plantas invasoras son un riesgo para la biodiversidad porque su expansión disminuye la cantidad de hábitat disponibles para las especies vegetales nativas (Vilà et al., 2011; Pyšek et al., 2012), lo que reduce la cantidad y calidad de los bienes y servicios que proveen los ecosistemas naturales (Rai & Sachborough, 2015; Shackleton et al., 2018). Por ello, se requieren herramientas para establecer de manera precisa y certera la invasibilidad de los hábitats en regiones donde estas plantas están presentes – en este contexto, invasibilidad se refiere a la probabilidad de un hábitat de ser invadido (Richardson et al., 2010a; Hui et al., 2016). Esto, a su vez, permite diseñar planes de manejo y erradicación eficientes (Ramírez-Albores et al., 2019).

Dado que parásitos, herbívoros y competidores nativos suelen tener efectos insignificantes sobre la propagación de plantas invasoras (Keane & Crawley, 2002; Maron & Vilà, 2001; Adams et al., 2009), la invasibilidad está principalmente determinada por las condiciones climáticas de los hábitats (Alexander & Edwards, 2010; Gallagher et al., 2010; Ramírez-Albores et al., 2016) y la capacidad de estas especies para alcanzarlos (Coutts et al., 2011; Pyšek & Richardson, 2007). Asumiendo que no existen limitaciones para la dispersión y que los enemigos naturales tienen efectos intrascendentes, los modelos probabilísticos que correlacionan puntos de ocurrencia de plantas invasoras con la distribución espacial de variables ambientales se han vuelto una herramienta común para estimar la invasibilidad de hábitats (Peterson et al., 2003; Broennimann et al., 2007; Václavík & Meentemeyer, 2011; Petitpierre et al., 2012; Ramírez-Albores et al., 2016). Cuando estos procedimientos solamente consideran variables climáticas, el producto son *modelos de nicho climático*, cuya expresión geográfica son mapas que indican la probabilidad de cada unidad espacial de una región de ser invadida en función de sus valores de climáticos (Václavík & Meentemeyer, 2011; Peña-Gómez et al., 2014; Ramírez-Albores et al., 2020).

Pese a la popularidad de los modelos de nicho climático (MNC, de aquí en adelante) para estimar la invasibilidad de hábitats, éstos han recibido numerosas críticas. En particular, se ha

indicado que los MNC pueden sobreestimar o subestimar las probabilidades de los hábitats de ser colonizados cuando los puntos de ocurrencia de la especie objeto están sesgados debido a diferencias en esfuerzos de muestro a través de la región de estudio (Jarnevich et al., 2015; West et al., 2016). Por estos motivos, se ha recomendado validar las predicciones de los MNC observando directamente en campo si la especie objeto efectivamente está presente en los hábitats para los que se indica una alta probabilidad de contenerla, o bien mediante pruebas experimentales que evalúen la capacidad de la especie para establecerse en esos hábitats (Arriaga et al., 2004; Pattison & Mack, 2008; Sheppard et al., 2014; West et al., 2016). De esta manera, la aplicabilidad de los MNC a la prevención y el control de invasiones biológicas de plantas requiere que sus predicciones sobre invasión de hábitats sean lo más exactas posible.

Otro desafío para la aplicación de estas aproximaciones es el cambio climático, que puede alterar la distribución espacial de las variables ambientales que permiten la supervivencia de las especies, incluidas las plantas invasoras (Bellard et al., 2013; Gong et al., 2020; Guan et al., 2020). Debido a las graves consecuencias que puede tener el cambio climático para el bienestar de humano y la biodiversidad del planeta, la precisión de los modelos de circulación general para predecir cómo se comportará el clima en virtud de una creciente concentración atmosférica de gases de efecto invernadero ha mejorado progresivamente en las últimas tres décadas (Touzé-Peiffer et al., 2020). Esto ha permitido proyectar los MNC sobre los escenarios de cambio climático previstos por esos modelos y predecir la invasión de los hábitats en el futuro (Elith et al., 2010; Wasowicz et al., 2013; Panda et al., 2018; Richardson et al., 2010b; Thapa et al., 2018). Actualmente, el Proyecto de Intercomparación de Modelos Acoplados, a cargo del Programa Mundial de Investigaciones Climáticas, está desarrollando la sexta generación de modelos de circulación general (CMIP6), los que serán incluidos en el próximo reporte del Panel Intergubernamental del Cambio Climático (O'Neill et al. 2016).

Dado que algunos modelos CMIP6 ya están disponibles, existe la oportunidad de proyectar MNC de especies invasoras sobre esos nuevos escenarios de cambio climático para obtener predicciones actualizadas sobre la invasión de los hábitats en lo que resta de este siglo. Dado que existen diversas metodologías para simular condiciones de cambio climático en campo (Marion et al., 1997; Yahdjian & Sala, 2002; Kundel et al., 2018; Aronson & McNulty, 2009), esas predicciones pueden validarse comparando el desempeño que tiene la especie objeto bajo el clima actual con el que tendría bajo el clima futuro, para luego analizar si las diferencias en desempeño

se corresponden con los cambios en invasibilidad que predice la proyección del MNC sobre escenarios de cambio climático en el hábitat donde se desarrollaron esas pruebas. Recientemente, esta metodología se empleó para un árbol invasor que se propaga mediante semillas en México (*Schinus molle* L., Anacardiaceae), para el cual la proyección de su MNC sobre escenarios de cambio climático indicó disminuciones en la invasibilidad de los hábitats donde actualmente se encuentra presente y, al sembrarse sus semillas bajo las condiciones climáticas actuales y futuras en esos sitios, esas predicciones se validaron al obtenerse menores tasas de emergencia y establecimiento de plántulas en condiciones simuladas de cambio climático.

Muchas plantas invasoras, sin embargo, tienen baja producción de semillas, o incluso nula, y su propagación es mediada por una elevada capacidad para generar propágulos clonales a partir de sus estructuras vegetativas (raíces, hojas y tallos), como son estolones, rizomas, bulbillos y plantines generados por gemación (Badano & Pugaire, 2004; Guerra-García et al., 2015; You et al., 2016; Wang et al., 2017; Chen et al., 2019; Sánchez et al., 2019). En estos casos, se ha sugerido que los propágulos clonales pueden establecerse bajo una gama de condiciones ambientales más amplia que las semillas, lo que permite a esas plantas invasoras colonizar una mayor diversidad de hábitats (Geng et al., 2007; Tiébré et al., 2008; Traveset et al., 2008; Wang et al., 2017; Chen et al., 2019). Considerando estos argumentos, se puede proponer que plantas invasoras con reproducción clonal pudieran mantener, o incluso incrementar, sus tasas de establecimiento bajo condiciones de cambio climático. De ser así, la proyección de los MNC sobre escenarios de cambio climático debiera indicar valores de invasibilidad (probabilidades de colonización) iguales o superiores a los que indican bajo las condiciones climáticas actuales en los hábitats donde estas especies se encuentran presentes.

Para probar esas hipótesis, en este estudio se enfocó en *Kalanchoe delagoensis* Eckl. & Zeyh. (Crassulaceae), una planta suculenta originaria de zonas áridas de Madagascar que se comporta como especie invasora en México (SEMARNAT, 2016). En su rango de distribución nativo, *K. delagoensis* se propaga de manera sexual a través de semillas y clonalmente mediante la producción de plantines en los ápices de sus hojas (Johnson, 1934; Eggli, 2012). En México, sin embargo, esta especie no produce semillas viables y su propagación ocurre exclusivamente de manera clonal, habiéndose propuesto que esto facilita su establecimiento en muchos tipos de hábitats debido a la amplia tolerancia de los plantines frente a condiciones ambientales adversas (Guerra-García et al., 2015; 2018). En este estudio, primero se calibró el MNC de *K. delagoensis*

bajo el clima actual para estimar la invasibilidad de hábitats en México, el cual luego se extrapoló sobre escenarios de cambio climático predichos por un modelo MCIP6 para estimar la invasibilidad de hábitats a futuro. Posteriormente, se desarrolló un experimento de campo donde se comparó el establecimiento de propágulos clonales de *K. delagoensis* entre las condiciones climáticas actuales y condiciones de cambio climático futuro predichas para el sitio experimental, y esta información se contrastó con las diferencias en invasibilidad entre el clima actual y futuro predichas del MNC.

MATERIALES Y MÉTODOS

Calibración del modelo de nicho climático y sus proyecciones a futuro: Aunque este estudio tiene por objetivo estimar la invasibilidad actual y futura de hábitats frente a *K. delagoensis* en México, para la calibración del MNC de esta especie se buscaron puntos de ocurrencia en Norteamérica y Centroamérica en la base de datos GBIF (de las siglas en inglés de Global Biodiversity Information Facility; <http://gbif.org>), la cual provee datos corroborados de la presencia de especies alrededor del mundo en base a lo reportado por herbarios, museos y publicaciones científicas (James et al., 2018). El motivo de seleccionar esta área geográfica, en vez de solamente México, fue obtener tantos datos de ocurrencia de la especie objeto como fueran posibles dentro de la región donde ha sido introducida. Esta información fue visualizada en Quantum GIS 3.1 (<https://www.qgis.org>) y, dado que *K. delagoensis* es utilizada como planta ornamental en muchas zonas urbanas, se eliminaron los puntos localizados en asentamientos humanos para evitar incluir ocurrencias debido a razones socioculturales (Ramírez-Albores et al., 2016). Esto eliminó más de 91% de los datos, lo que sugiere que esta especie está fuertemente subsidiada por el hombre, pero el 9% de los datos restantes correspondieron a presencias de *K. delagoensis* en ambientes naturales.

Los valores de las variables climáticas asociadas a los datos de presencia de *K. delagoensis* fueron obtenidas de las bases de datos geospaciales WorldClim (<https://www.worldclim.org>). Estas bases de datos interpolan datos de temperatura y precipitación desde 1970 hasta 2000 para proveer los valores de 19 variables bioclimáticas a diferentes resoluciones espaciales (Fick & Hijmans, 2017), incluyendo 10 arcmin (~340 km²/ pixel), 5 arcmin (~85 km²/ pixel), 2.5 arcmin (~21 km²/ pixel) y 0.5 arcmin (~1 km²/ pixel). WorldClim también provee estimaciones de los valores futuros de las variables bioclimáticas, que son inferidos de nueve modelos de cambio

climático CMIP6, pero a diferencia de las capas bioclimáticas actuales, la resolución espacial más alta en que estos valores son provistos es 2.5 arcmin (~21 km²/pixel). Por lo tanto, el MNC de *K. delagoensis* fue calibrado a esta resolución espacial para realizar comparaciones válidas de la invasibilidad de hábitats entre el clima actual y a futuro. Considerando esta resolución espacial, los datos de ocurrencia de la especie se depuraron nuevamente en base a la distancia entre ellos, ya que la inclusión de información repetida dentro de una misma unidad espacial puede generar sobreajustes de los MNC (Elith et al., 2010). Para esto, se proyectó un buffer de 5 km de diámetro alrededor de cada punto de ocurrencia y se retuvo solamente un punto cuando los buffers de dos o más de ellos se solapaban, lo que resultó en un total de 43 puntos de ocurrencia.

Una vez finalizados los procesos de depuración de datos de ocurrencia, un aspecto que se debe tener en cuenta es que la inclusión de variables redundantes en la calibración de los MNC también puede causar sobreajustes de los mismos (Merow et al., 2013). Por este motivo, se realizaron análisis de correlación de Spearman entre todos los pares de variables bioclimáticas asociadas a los puntos utilizando R 4.0.2 (<http://cran.r-project.org>). En aquellos casos donde se detectaron coeficientes de correlación superiores a 0.6, se retuvo la variable con mayores coeficientes de correlación con las otras (Elith et al., 2011). Al finalizar este procedimiento, sólo cuatro variables bioclimáticas fueron retenidas, incluyendo isothermalidad (que es un índice que indica fluctuación anual en la temperatura), rango anual de temperatura (diferencia entre las temperaturas máximas y mínimas anuales), temperatura promedio del trimestre más húmedo del año y precipitación del trimestre más frío del año.

Con la información anterior, el MNC destinado a estimar la invasibilidad de hábitats por parte de *K. delagoensis* se calibró con MaxEnt 3.4 (Phillips et al., 2017). Aunque existen otros programas computacionales que generan este tipo de modelos, se ha demostrado que MaxEnt tiene un mejor desempeño cuando solamente se cuenta con datos de presencia, como en nuestro caso, y que genera MNC robustos si hay 30 o más ocurrencias disponibles para especie objeto (Wisz et al., 2008; Elith et al., 2011). El MNC se desarrolló con el algoritmo de remuestreo bootstrap de MaxEnt, solicitándose al programa que generara 100 modelos en los cuales el 75% de los datos de ocurrencia disponibles eran seleccionados aleatoriamente para calibrarlos. El 25% restante de los datos se usaron para construir una curva ROC (receiver operating characteristic curve, por sus siglas en inglés) para cada modelo y calcular su AUC (area under the curve, por sus siglas en inglés), la cual puede adquirir valores entre 0 y 1 e indica la precisión con que el MNC estima la

probabilidad de que los hábitats de una dada región sean colonizados por la especie objeto (Elith et al., 2010; Merow et al., 2013). En nuestro caso, valores $AUC \approx 1$ indicarían que el MNC estima de manera precisa la invasibilidad de los hábitats (probabilidad de ser invadidos) en función de las variables ambientales usadas para calibrarlo, mientras que valores $AUC < 0.5$ indicarían que el MNC tiene un desempeño aleatorio y no logra distinguir hábitats con alta y baja probabilidad de ser invadidos. Tanto los 100 MNC obtenidos como sus valores AUC fueron promediados para obtener resultados finales robustos.

Este MNC fue posteriormente proyectado sobre México continental, que es la región de interés en este estudio, usando como trasfondo climático los valores de las variables bioclimáticas que se usaron para calibrarlo. Este procedimiento indicó la distribución de invasibilidad de hábitats bajo el clima actual como un mapa cuyos píxeles corresponden a probabilidades de colonización por parte de *K. delagoensis*. Debido a que los valores de probabilidad asociados a los píxeles variaron entre 0 y 1, para simplificar la visualización de esta información los mismos se reclasificaron en deciles de probabilidad en Quantun GIS y se contabilizó el número de ocurrencias reales de la especie contenidas dentro de cada decil. Dado que menos del 2% de las presencias de *K. delagoensis* estaban contenidas en píxeles con probabilidades de invasión entre 0.0 y 0.1, se asumió que esos hábitats tendrían baja invasibilidad. El 30% de las presencias de la especie coincidieron con píxeles cuyas probabilidades de invasión eran superiores a 0.1 e inferiores a 0.5, los que asumieron como hábitats con moderada invasibilidad. Finalmente, el 68% de las ocurrencias restantes estuvieron contenidas en píxeles con probabilidades de invasión superiores a 0.5 y se asumió que estos hábitats que tenían elevada invasibilidad.

Para estimar la invasibilidad de hábitats a futuro, el MNC calibrado bajo el clima actual fue proyectado sobre las predicciones de cambio climático del modelo CanESM5 (Swart et al., 2019). De los nueve modelos de circulación general CMIP6 para los cuales WorldClim provee valores futuros de las variables bioclimáticas, se seleccionó el CanESM5 por ser el que posee mayor sensibilidad climática en equilibrio, que en los modelos de cambio climático es uno de los indicadores más importantes para estimar cuán severos serán los impactos del calentamiento en el futuro (Zelinka et al., 2020). En todos los casos, las predicciones de cambio climático se relacionan con vías socioeconómicas compartidas (SSP, por las siglas en inglés de Shared Socioeconomic Pathways) que describen cómo pudiera variar la concentración atmosférica de gases de efecto invernadero en el futuro dependiendo de las decisiones que tomen las sociedades para reducir sus

emisiones (Eyring et al., 2016). Cada SSP tiene asociado a un nivel de forzamiento radiativo y los modelos de cambio climático usualmente realizan predicciones para SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5 (los números indican el nivel de forzamiento radiativo en W/m^2). Además, las predicciones de cambio climático se realizan en intervalos de 20 años para este siglo y, con la intención de tener proyecciones detalladas sobre la invasión de hábitats en el futuro, el MNC de *K. delagoensis* se proyectó para los períodos 2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100.

Para estimar cuán precisas son las predicciones de invasión de hábitats realizadas mediante la proyección del MNC sobre escenarios de cambio climático se usaron análisis MESS (Multivariate Environmental Similarity Surface, por sus siglas en inglés), los que comparan los valores del conjunto de variables ambientales utilizadas para calibrar el MNC bajo el clima actual contra los que tendrían en el futuro dentro de la región de estudio. A las unidades espaciales (píxeles) donde esos valores se modificarán de tal manera que impedirán la presencia de la especie, estos análisis las identifican con valores MESS inferiores a cero. Por otra parte, a las unidades espaciales donde no ocurrirán cambios significativos en los valores de las variables ambientales, les asignan valores MESS entre 0 (cero) y 50 (cincuenta). Finalmente, aquellas unidades espaciales en las cuales los cambios en los valores de esas variables favorezcan la presencia de la especie, en relación al clima actual, reciben valores MESS por encima de 50 (cincuenta). Estos análisis fueron ejecutados 100 veces con el algoritmo bootstrap de MaxEnt (Elith et al., 2010) para cada SSP en cada período de tiempo y, en cada caso, fueron promediados. Posteriormente, los resultados de los análisis MESS se visualizaron en Quantun SIG y sobre ellos se superpusieron las predicciones de invasión de hábitat correspondientes. Esto permitió calcular el porcentaje de solapamiento entre hábitats con invasión baja (probabilidades de colonización debajo de 0.1), invasión moderada (probabilidades de colonización superiores a 0.1 e inferiores a 0.5) e invasión alta (probabilidades de colonización superiores a 0.5) con hábitats clasificados como inadecuados en sus respectivos análisis MESS (es decir, píxeles con valores negativos). En este procedimiento se asume que el solapamiento entre hábitats con invasión baja y áreas con valores MESS negativos no afectaría sustancialmente la capacidad del MNC para predecir cuán susceptibles son los hábitats de la región de ser invadidos, pero si se registra un alto solapamiento entre hábitats con invasión moderada o alta y áreas con valores MESS negativos, entonces se tendría que reconsiderar la eficiencia del MNC para predecir su susceptibilidad de ser invadidos en el futuro (Guerra-Coss et al., 2021).

Para evaluar la magnitud con que el cambio climático puede modificar la invasibilidad de hábitats por parte de *K. delagoensis*, se proyectaron diez mil coordenadas geográficas aleatorias sobre la superficie de México. Para cada coordenada, se extrajeron los valores de invasibilidad (probabilidades de que el sitio sea colonizado por la especie invasora) bajo el clima actual y los predichos para cada SSP en los tres períodos futuros considerados en este estudio. Esta información se utilizó para realizar regresiones lineales simples donde la invasibilidad bajo el clima actual se incluyó como variable predictora y la invasibilidad predicha sobre escenarios de cambio climático se incluyó como variable de respuesta. Los resultados de estas regresiones fueron graficados y la recta de regresión resultante se contrastó contra una recta teórica con pendiente = 1 e intercepto = 0, ya que este sería el resultado esperado si el cambio climático no tuviera efectos sobre la invasibilidad de los hábitats. Estas comparaciones se fundamentaron en los intervalos de predicción 95% de las rectas de regresión empíricas que resultaron de esos análisis, asumiéndose que ocurrirán cambios en la invasibilidad de hábitats si la recta teórica con pendiente = 1 e intercepto = 0 no estaba contendida, total o parcialmente, dentro de esos intervalos. Todos los análisis de regresión fueron realizados en R 4.0.2.

Experimentos en campo: La validación de las predicciones del MNC sobre escenarios de cambio climático se desarrolló en un sitio experimental localizado en el municipio de Armadillo de los Infante, Estado de San Luis Potosí, México (22°12'46'' N, 100°37'02'' O, 1832 m). La vegetación natural del sitio experimental es un matorral xerófilo (Rzedowski, 2006) y su clima ha sido clasificado como semiárido-semicalido con lluvias en verano (García, 2004). Aunque no se detectó la presencia de la especie en el sitio experimental, tanto su clima como su tipo de vegetación coinciden con el tipo de hábitats que *K. delagoensis* invade en México (Guerra-García et al., 2015).

Las normales meteorológicas (promedio de los últimos 30 años) del sitio son 18.7 °C de temperatura media anual y 586.5 mm de precipitación anual, en base a lo reportado el Servicio Meteorológico Nacional de México (<https://smn.conagua.gob.mx/es>). Para las coordenadas del sitio experimental, el modelo CanESM5 predice aumentos en la temperatura media anual que oscilan entre de 0.9 y 5.7 °C y reducciones en la precipitación que van desde un 17% a un 27%, en relación a los valores normales de esas dos variables meteorológicas (Tabla 2.1). Estos cambios en temperatura y precipitación se tuvieron en cuenta para simular condiciones de cambio climático en el campo.

Tabla 2.1. Valores de temperatura media anual (°C) y precipitación anual (mm) estimados para el sitio experimental por el modelo de cambio climático CanESM5 para cada vía socioeconómica compartida (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en cada uno de los períodos de tiempo considerados en este estudio (2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100). La tabla también indica la magnitud de cambio esperado para esas variables climáticas en cada SSP para cada período de tiempo.

Período	SSP	Temperatura	Cambios de temperatura	Precipitación	Cambios en precipitación
2041-2060	SSP1-2.6	19.6	+0.9	483	-18%
	SSP2-4.5	20.3	+1.6	485	-17%
	SSP3-7.0	20.6	+1.9	477	-19%
	SSP3-8.5	20.8	+2.1	474	-19%
2061-2080	SSP1-2.6	19.8	+1.1	486	-17%
	SSP2-4.5	20.7	+2.0	486	-17%
	SSP3-7.0	21.9	+3.2	461	-21%
	SSP3-8.5	22.5	+3.8	458	-22%
2081-2100	SSP1-2.6	19.7	+1.0	480	-18%
	SSP2-4.5	21.2	+2.5	476	-19%
	SSP3-7.0	23.3	+4.6	428	-27%
	SSP3-8.5	24.4	+5.7	431	-27%

Nuestro experimento se enfocó en comparar las tasas de supervivencia de los plantines clonales *K. delagoensis* entre el clima actual y condiciones simuladas de cambio climático. Para obtener el material biológico, entre el 01 y el 03 julio de 2019 se visitaron tres localidades del estado de San Luis Potosí donde se han reportado poblaciones de *K. delagoensis*. Estas localidades son Cerritos (22°26'47'' N, 100°16'01'' O), Cerro de San Pedro (22°13'05'' N, 100°47'59'' O) y Los Amoles (22°48'19'' N, 100°27'12'' O). Estos sitios no fueron utilizados para la confección del MNC porque todos se encuentran muy cercanos a asentamientos humanos, pero en todos ellos se encontraron al menos cinco individuos adultos de *K. delagoensis* con plantines clonales en sus hojas (Figura 2.1). Se colectaron alrededor de 800 plantines entre las tres poblaciones, los que fueron almacenados en bolsas de papel a temperatura ambiente hasta su uso en el experimento.



Figura 2.1. Fotografías de individuos adultos de *Kalanchoe delagoensis* con plantines clonales en los ápices de sus hojas.

Para la instalación de las parcelas experimentales, al inicio de la temporada de lluvias de 2019 (junio) se cercó un cuadrante de 60 x 60 m para prevenir el acceso del ganado en la zona de estudio. Dentro del cuadrante, se marcaron 20 puntos espaciados a 5 m entre ellos y se removió la vegetación en un radio de 20 m alrededor de ellos. Se seleccionaron al azar cinco puntos que fueron asignados a parcelas control que se mantuvieron bajo las condiciones climáticas actuales, las cuales fueron cercadas con malla de alambre para evitar el acceso de pequeños vertebrados que potencialmente podrían depredar las plántulas de la especie objeto. Otros cinco puntos fueron asignados aleatoriamente a las parcelas de simulación de cambio climático (de aquí en adelante, parcelas SCC) en las que se manipuló la temperatura y precipitación. La temperatura en las parcelas SCC fue manipulada con cámaras hexagonales de techo abierto construidas con acrílico transparente (3 mm de espesor, transmitancia de 280-750 nm). Estas cámaras incrementan la temperatura reduciendo el flujo de aire en su interior (Marion et al., 1997) y estudios realizados con estas estructuras en matorrales xerófilos con condiciones climáticas similares han registrado temperaturas entre 1.0 y 2.5 °C más altas que las del ambiente circundante (Aragón-Gastélum et al., 2014, 2017), lo que coincide con los incrementos de temperatura predichos por modelo CanESM5 para el sitio experimental en la mayoría de los escenarios de cambio climático. La precipitación en las parcelas SCC fue manipulada con refugios de lluvia construidos con canaletas de policarbonato transparente con forma de U (10 cm de ancho, 3 m de largo) equidistantemente distribuidas sobre marcos metálicos soportados por postes de madera con una pendiente de 10° entre lados (Yahdjian & Sala, 2002). Dado que la cantidad de agua de lluvia interceptada por estas

estructuras depende de la cantidad de canales que tengan, en nuestro caso usamos cinco canales porque estudios previos desarrollados en la región de estudio indicaron que esto es suficiente para reducir la precipitación entre un 15% y 25% (Pérez-Ruiz et al., 2018; Badano et al., 2018, 2019; Guerra-Coss et al., 2021), lo que también se encuentra dentro de los rangos de disminución en la precipitación indicados por el modelo CanESM5 para el sitio experimental. Adicionalmente, para establecer si los incrementos en temperatura o las disminuciones en precipitación son los principales responsables de los posibles cambios en invasibilidad del sitio de estudio debido al cambio climático, cinco puntos al azar dentro del cuadrante cercado se asignaron a unidades experimentales que únicamente consistieron en cámaras de techo abierto (de aquí en adelante, parcelas OTC) y otros cinco puntos fueron asignados a unidades experimentales que consistían solamente en refugios de lluvia (de aquí en adelante, parcelas RSO).

Para evaluar cuán adecuadamente se simulaban las condiciones de cambio climático predichas por el modelo CanESM5 con las cámaras de techo abierto y los reductores de lluvia, en el centro de todas las unidades experimentales se instalaron sensores automatizados que midieron la temperatura del aire cada una hora (HOBO U23-Pro-V2, Onset Computer Corporation, EUA) y la precipitación en cada evento de lluvia (HOBO S-RGB-M002, Onset Computer Corporation, EUA). Estas variables se midieron a lo largo de todo el experimento (del 09 de julio de 2019 al 24 de julio de 2020). Adicionalmente, para determinar cómo la manipulación de la temperatura y/o la precipitación puede afectar la humedad del suelo, en todas las parcelas experimentales se midió el contenido volumétrico de agua en el suelo cada 14 días usando un usando un reflectómetro del domino de tiempo acoplado a sondas de 7.6 cm de largo (FieldScout TDR 300, Spectrum Technologies, EUA). En cada fecha de monitoreo, la humedad del suelo se midió en seis puntos dentro de cada unidad experimental y esos valores fueron promediados. Se usaron ANDEVA de medidas repetidas para comparar todas las variables ambientales entre tratamientos climáticos (control, SCC, OTC y RSO). En el caso de la temperatura del aire, para cada sensor se calcularon promedios integrando datos en períodos de 14 días (medidas repetidas = 24). En el caso de la precipitación, se calculó la lluvia acumulada en intervalos de 14 días, pero como las ANDEVAS no admiten grupos con varianza cero (Zar, 2010), se excluyeron del análisis los períodos en que no se registró precipitación (medidas repetidas = 17). La humedad del suelo se comparó directamente con los datos tomados en las unidades experimentales en cada fecha de monitoreo (medidas repetidas = 24).

El 05 de julio del 2019, tres días antes de iniciar el experimento de campo, de la muestra de plantines clonales de *K. delagoensis* que se tenía almacenada se seleccionaron 600 individuos al azar. Estos fueron nuevamente separados en lotes de 30 plantines hasta tener un total de 20 lotes, 5 lotes para cada tratamiento climático. La siembra de los plantines en campo se realizó el 09 de julio de 2019, para lo cual se aflojaron los primeros 5 cm del suelo de cada unidad experimental con una pala y luego los plantines se distribuyeron alrededor de los sensores climáticos descritos anteriormente. Cada posición de siembra se marcó con una pequeña banderilla metálica que indicaba el número de plantín, lo que después permitiría determinar si su establecimiento se relacionaba con su tamaño. Los plantines se monitorearon cada 14 días hasta el 24 de junio del 2020 y, en cada monitoreo, se asumieron como muertos los plantines que estaban completamente marchitos y no rebrotaron en fechas posteriores. Con esta información, las tasas de supervivencia de los plantines fueron estimadas para cada tratamiento climático con el método Kaplan-Meier y comparadas entre todos los tratamientos climáticos con la prueba de Gehan-Wilcoxon para muestras múltiples y, tras detectarse efectos de los mismos, se aplicaron pruebas pareadas de Gehan-Wilcoxon para comparar las tasas de emergencia entre pares de tratamientos climáticos (Kleinbaum & Klein, 2005).

Para evaluar si los resultados del experimento de campo coinciden con las predicciones del MNC de *K. delagoensis*, se estimó la diferencia porcentual en invasibilidad del sitio experimental entre el clima actual y cada SSP (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en cada uno de los períodos de tiempo considerados en este estudio (2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100). Si estas diferencias son positivas, entonces las proyecciones del MNC sobre escenarios de cambio climático estarían prediciendo incrementos en las probabilidades de colonización en el sitio experimental y, por lo tanto, se esperarían mayores tasas de supervivencia de plantines clonales en las parcelas SCC, OTC y/o RSO que en los controles. De lo contrario, esas diferencias son negativas, entonces las proyecciones del MNC sobre escenarios de cambio climático estarían indicando disminuciones en la invasibilidad del sitio, por lo que cabría esperar menores tasas de emergencia y supervivencia de las plántulas en las parcelas SCC, OTC y/o RSO que en los controles.

RESULTADOS

Distribución actual y futuro de la especie invasora: En el MNC, el rango anual de temperatura fue la variable bioclimática que más varianza explicó de la distribución de valores de invasibilidad

de hábitats por parte de establecimiento de *K. delagoensis* en Mexico (64.1%), seguido por la isothermalidad (19.2%), la precipitación del trimestre más frío del año (12.8%) y la temperatura promedio del trimestre más húmedo del año (3.9%). El valor AUC de este modelo fue de 0.972, lo que indica que MNC predice con elevada precisión la distribución de la invasibilidad de hábitats por parte de esta especie.

La proyección del MNC sobre el espacio geográfico bajo el clima actual indicó que el 35.6% de la superficie de México (~689602.36 km²) tendría valores bajos de invasibilidad frente a *K. delagoensis* (probabilidades de colonización inferiores a 0.1), mientras que el 41.1% (~796077.02 km²) y el 23.2% (~449667.09 km²) de la superficie del país tendrían valores de invasibilidad moderados y altos, respectivamente (Figura 2.2). La proyección del MNC sobre escenarios de cambio climático indicó que, para todos los SSP en todos los períodos de tiempo (Figuras 2.3, 2.4 y 2.5), la cobertura de hábitats con baja invasibilidad se incrementará, mientras que la cobertura de hábitats con invasibilidad moderada y alta se reducirá (Tabla 2.2). Según estos resultados, las mayores reducciones en cobertura de hábitats con alta invasibilidad se producirían si se alcanzan altos valores de forzamiento radiativo (SSP3-7.0 y SSP5-8.5) al mediano y largo plazo (períodos 2061-2080 y 2081-2100 respectivamente) (Tabla 2.2). Los resultados de los análisis MESS (Figuras 2.3, 2.4 y 2.5) indicaron, en la mayoría de los casos, un solapamiento menor al 5% entre hábitats con moderada o alta invasibilidad y áreas donde los valores de las variables bioclimáticas usadas para calibrar el MNC se modificarían hasta el punto de impedir que la especie objeto las colonice (es decir, áreas con valores MESS < 0). Las excepciones correspondieron a SSP3-7.0 y SSP5-8.5 en el período 2081-2100, donde el solapamiento entre la predicción de MNC y los resultados de los análisis MESS fue de 7.1% y 16.9%, respectivamente. Estos resultados indican que, con la salvedad de estos dos últimos casos, el MNC de *K. delagoensis* predice de manera adecuada la distribución futura de los valores de invasibilidad de hábitats en México.

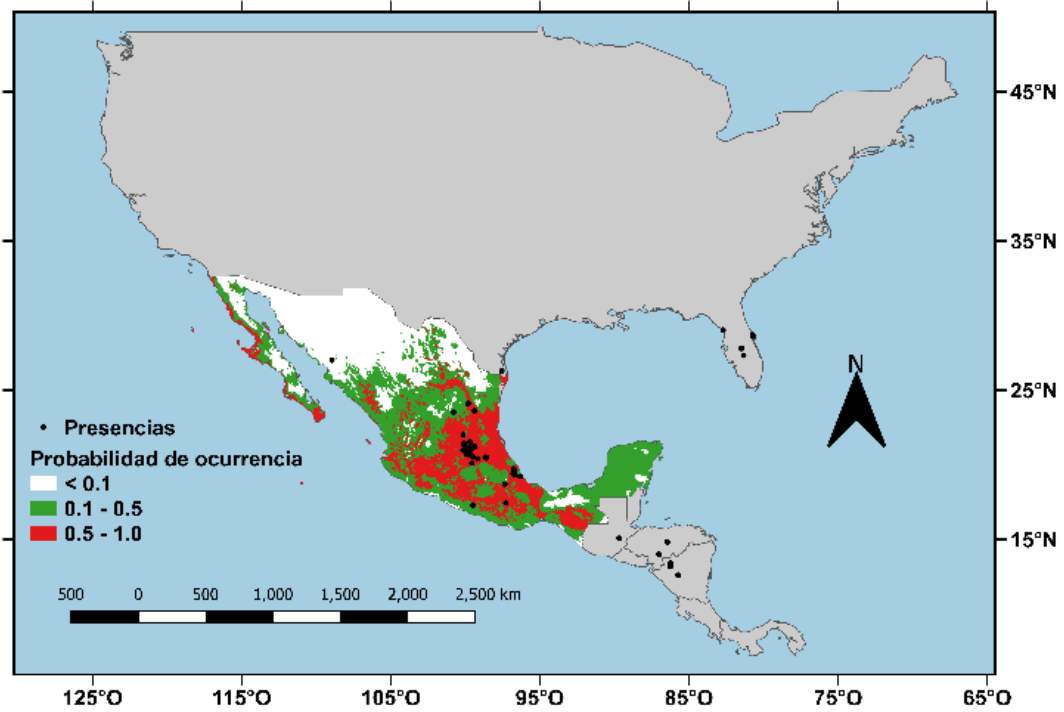


Figura 2.2. Distribución de valores de invasibilidad de hábitats en México mediante la proyección del MNC de *Kalanchoe delagoensis* bajo las condiciones climáticas actuales. La invasibilidad está referida a las probabilidades de colonización de los hábitats por parte de esta especie invasora, donde probabilidades inferiores a 0.1 indican baja invasibilidad (blanco), probabilidades superiores a 0.1 e inferiores a 0.5 indican invasibilidad moderada (verde) y probabilidades superiores a 0.5 indican alta invasibilidad (rojo). Los puntos negros en el mapa indican la localización de las ocurrencias reales de la especie utilizadas para calibrar el MNC.

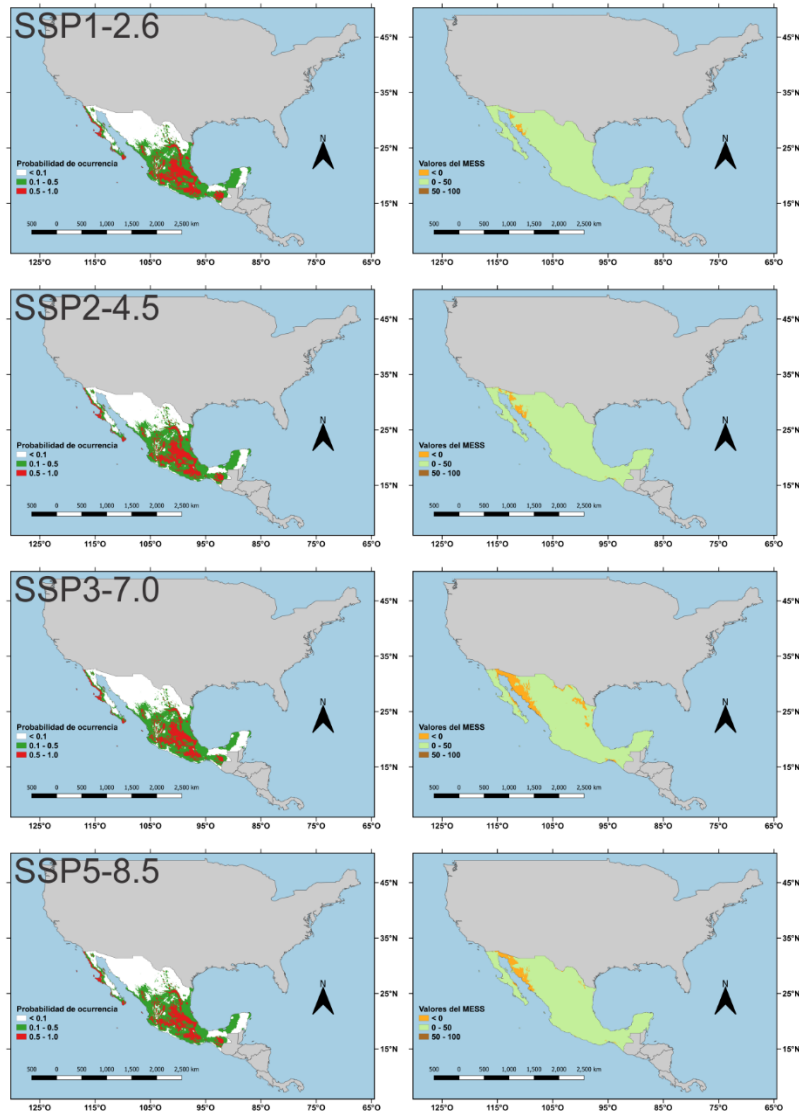


Figura 2.3. Distribución de valores de invasión de hábitats en México mediante la proyección del MNC de *Kalanchoe delagoensis* sobre escenarios de cambio climático predichos por el modelo CanESM5 para cada SSP (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en el período 2041-2060 (columna de la izquierda). La invasión está referida a las probabilidades de colonización de los hábitats por parte de esta especie invasora, donde probabilidades inferiores a 0.1 indican baja invasión (blanco), probabilidades superiores a 0.1 e inferiores a 0.5 indican invasión moderada (verde) y probabilidades superiores a 0.5 indican alta invasión (rojo). En la figura también se muestran los resultados de los análisis MESS respectivos realizados para evaluar si el MNC predice con precisión la invasión de hábitats a futuro en función de las variables bioclimáticas utilizadas para calibrarlo (columna de la derecha). Los resultados de estos análisis se refieren a hábitats donde se esperan cambios dramáticos en los valores de las variables bioclimáticas de manera que la especie objeto no podrá colonizarlos (valores MESS inferiores a cero, en anaranjado), hábitats donde estos cambios serán irrelevantes para la especie objeto (valores MESS entre cero y 50, en verde) y hábitats donde estos valores no cambiarán en absoluto ni afectarán a la especie objeto (valores MESS superiores a 50, en marrón).

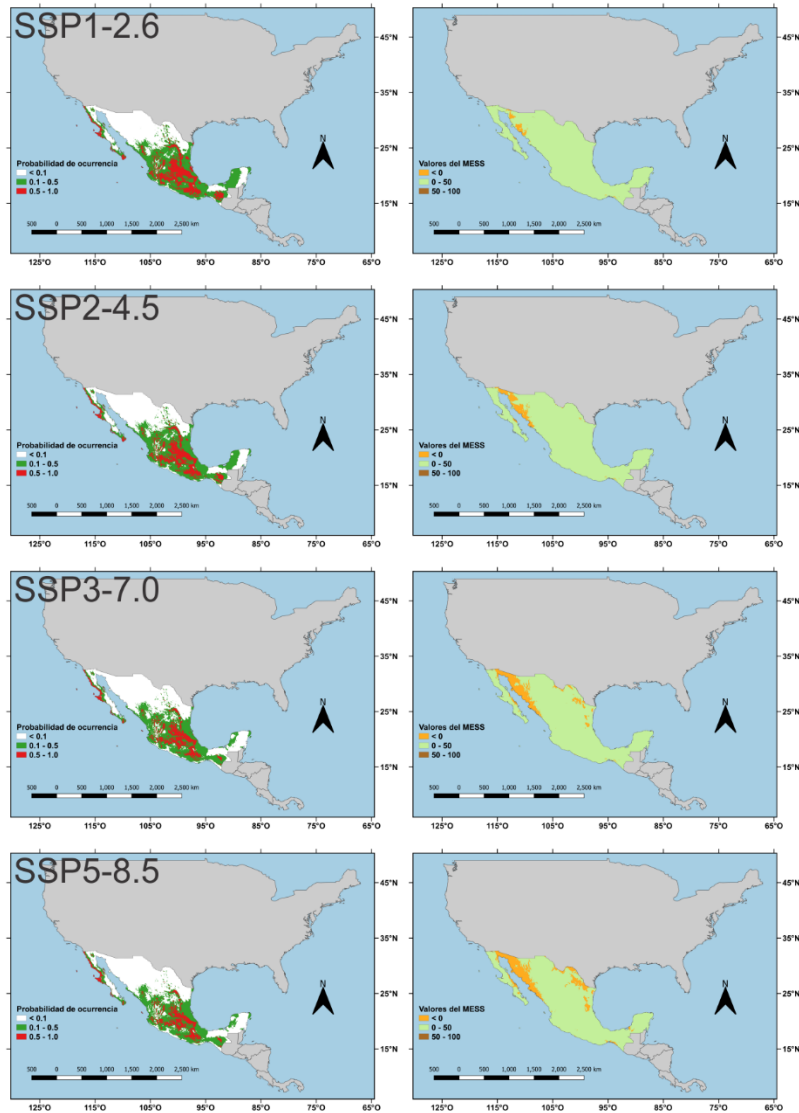


Figura 2.4. Distribución de valores de invisibilidad de hábitats en México mediante la proyección del MNC de *Kalanchoe delagoensis* sobre escenarios de cambio climático predichos por el modelo CanESM5 para cada SSP (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en el período 2061-2080 (columna de la izquierda). La invisibilidad está referida a las probabilidades de colonización de los hábitats por parte de esta especie invasora, donde probabilidades inferiores a 0.1 indican baja invisibilidad (blanco), probabilidades superiores a 0.1 e inferiores a 0.5 indican invisibilidad moderada (verde) y probabilidades superiores a 0.5 indican alta invisibilidad (rojo). En la figura también se muestran los resultados de los análisis MESS respectivos realizados para evaluar si el MNC predice con precisión la invisibilidad de hábitats a futuro en función de las variables bioclimáticas utilizadas para calibrarlo (columna de la derecha). Los resultados de estos análisis se refieren a hábitats donde se esperan cambios dramáticos en los valores de las variables bioclimáticas de manera que la especie objeto no podrá colonizarlos (valores MESS inferiores a cero, en anaranjado), hábitats donde estos cambios serán irrelevantes para la especie objeto (valores MESS entre cero y 50, en verde) y hábitats donde estos valores no cambiarán en absoluto ni afectarán a la especie objeto (valores MESS superiores a 50, en marrón).

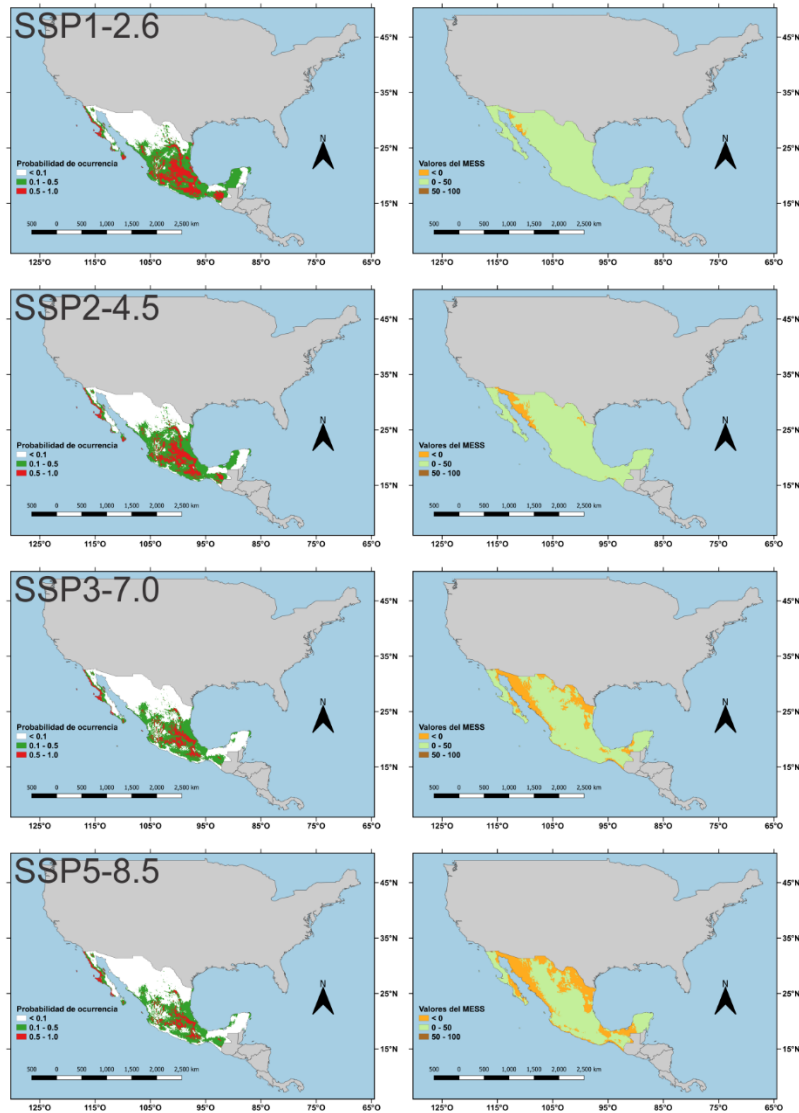


Figura 2.5. Distribución de valores de invasión de hábitats en México mediante la proyección del MNC de *Kalanchoe delagoensis* sobre escenarios de cambio climático predichos por el modelo CanESM5 para cada SSP (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en el período 2081-2100 (columna de la izquierda). La invasión está referida a las probabilidades de colonización de los hábitats por parte de esta especie invasora, donde probabilidades inferiores a 0.1 indican baja invasión (blanco), probabilidades superiores a 0.1 e inferiores a 0.5 indican invasión moderada (verde) y probabilidades superiores a 0.5 indican alta invasión (rojo). En la figura también se muestran los resultados de los análisis MESS respectivos realizados para evaluar si el MNC predice con precisión la invasión de hábitats a futuro en función de las variables bioclimáticas utilizadas para calibrarlo (columna de la derecha). Los resultados de estos análisis se refieren a hábitats donde se esperan cambios dramáticos en los valores de las variables bioclimáticas de manera que la especie objeto no podrá colonizarlos (valores MESS inferiores a cero, en anaranjado), hábitats donde estos cambios serán irrelevantes para la especie objeto (valores MESS entre cero y 50, en verde) y hábitats donde estos valores no cambiarán en absoluto ni afectarán a la especie objeto (valores MESS superiores a 50, en marrón).

Tabla 2.2. Porcentajes de cambio en la cobertura de hábitats con baja, moderada y alta invasibilidad predichos por el MNC de *Kalanchoe delagoensis* proyectado sobre los escenarios de cambio climático previstos para México. Estos valores se indican para cada vía socioeconómica compartida (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en cada período de tiempo considerado en este estudio (2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100). En todos los casos, símbolos positivos indican aumentos y símbolos negativos disminuciones en los valores.

Período	SSP	Invasibilidad baja	Invasibilidad moderada	Invasibilidad alta
2041-2060	SSP1-2.6	35.6%	41.1%	23.2%
	SSP2-4.5	22.3%	-6.2%	-23.2%
	SSP3-7.0	25.6%	-7.0%	-26.9%
	SSP5-8.5	33.9%	-10.4%	-33.6%
2061-2080	SSP1-2.6	33.5%	-9.9%	-33.9%
	SSP2-4.5	24.5%	-7.2%	-24.8%
	SSP3-7.0	32.8%	-9.4%	-33.7%
	SSP5-8.5	49.5%	-16.8%	-46.3%
2081-2100	SSP1-2.6	55.6%	-18.5%	-52.5%
	SSP2-4.5	24.5%	-7.8%	-23.7%
	SSP3-7.0	39.2%	-12.4%	-38.2%
	SSP5-8.5	68.9%	-25.3%	-60.9%

Las regresiones lineales entre los valores de invasibilidad futuros y actuales indicaron relaciones positivas entre esas variables en todos los SSP y en los diferentes periodos de tiempo considerados (Tabla 2.3). Sin embargo, la recta teórica con intercepto = 0 y pendiente = 1 estuvo contenida dentro de los intervalos de predicción 95% de las rectas de regresión empíricas en casi todos los casos, con la salvedad de SSP5-8.5 en el período 2061-2080 y SSP3-7.0 y SSP5-8.5 en el período 2081-2100 (Figura 2.6). Estos resultados indican que el cambio climático no alterará sustancialmente la invasibilidad de los hábitats frente a *Kalanchoe delagoensis* en México, a menos que se alcancen forzamientos radiativos muy elevados en el mediano y largo plazo.

Tabla 2.3. Resultados estadísticos de los análisis de regresión lineal entre los valores de invisibilidad futuros y actuales de los hábitats por parte de *Kalanchoe delagoensis*. Los resultados son provistos para cada vía socioeconómica compartida (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en cada período de tiempo considerado en este estudio (2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100).

Período	SSP	Resultados de la regresión
2050	SSP1-2.6	$F_{(1,9998)} = 114,690.570$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.919$
	SSP2-4.5	$F_{(1,9998)} = 78,586.515$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.887$
	SSP3-7.0	$F_{(1,9998)} = 50,316.832$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.834$
	SSP5-8.5	$F_{(1,9998)} = 46,175.945$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.822$
2070	SSP1-2.6	$F_{(1,9998)} = 104,209.179$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.912$
	SSP2-4.5	$F_{(1,9998)} = 51,166.460$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.837$
	SSP3-7.0	$F_{(1,9998)} = 24,939.714$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.714$
	SSP5-8.5	$F_{(1,9998)} = 19,453.835$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.661$
2090	SSP1-2.6	$F_{(1,9998)} = 104,857.953$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.913$
	SSP2-4.5	$F_{(1,9998)} = 40,332.039$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.801$
	SSP3-7.0	$F_{(1,9998)} = 13,958.068$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.583$
	SSP5-8.5	$F_{(1,9998)} = 10,034.881$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.501$

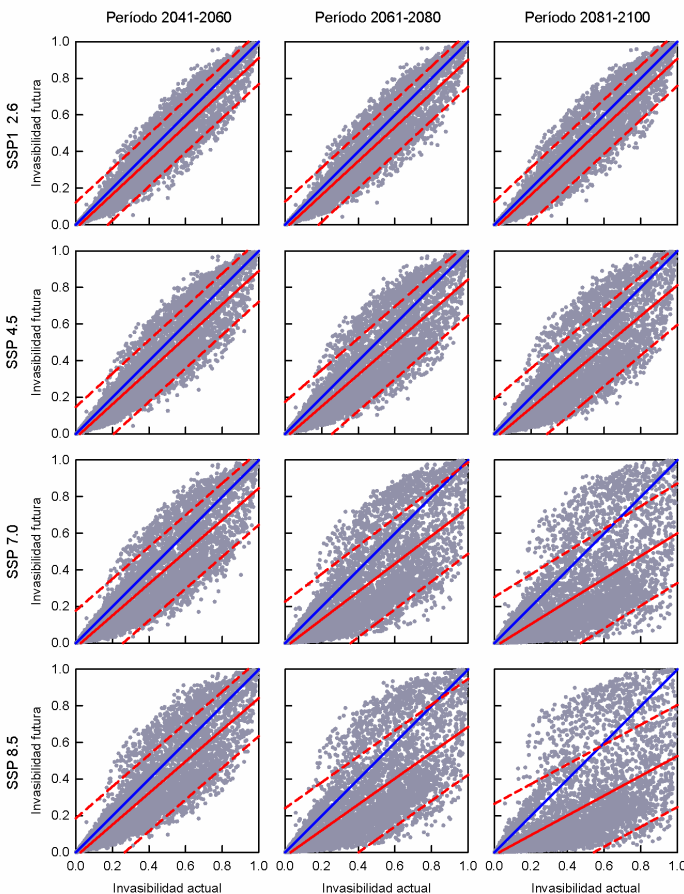


Figura 2.6. Relaciones entre los valores de invisibilidad futuros y actuales de los hábitats por parte de *Kalanchoe delagoensis* considerando las cuatro vías socioeconómicas compartidas (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5) en cada período de tiempo incluido en este estudio (2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100). En cada panel se muestra la recta de regresión empírica (línea roja continua) y sus intervalos de predicción 95% (líneas rojas discontinuas), junto con la línea de regresión teórica de intercepto = 0 y pendiente = 1 (línea azul continua).

Supervivencia de plantines: Los promedios de la temperatura del aire y de la precipitación acumulada difirieron significativamente entre tratamientos climáticos (temperatura: $F_{(3,16)} = 61.775$, $p < 0.01$; precipitación: $F_{(3,16)} = 74.793$, $p < 0.01$) y variaron a través de tiempo (temperatura: $F_{(24,384)} = 1181.627$, $p < 0.01$; precipitación: $F_{(17,272)} = 9992.797$, $p < 0.01$). La temperatura del aire en las parcelas SCC y OTC fue significativamente mayor que en los controles y las parcelas RSO, mientras que la precipitación acumulada en las parcelas SCC y RSO fue significativamente menor que en los controles y parcelas OTC (Figura 2.7). El contenido volumétrico de agua en el suelo también difirió entre tratamientos climáticos ($F_{(3,16)} = 361.569$, $p < 0.01$) y varió a través del tiempo ($F_{(24,384)} = 1932.396$, $p < 0.01$), donde sus valores siguieron los patrones de precipitación (Figura 2.7).

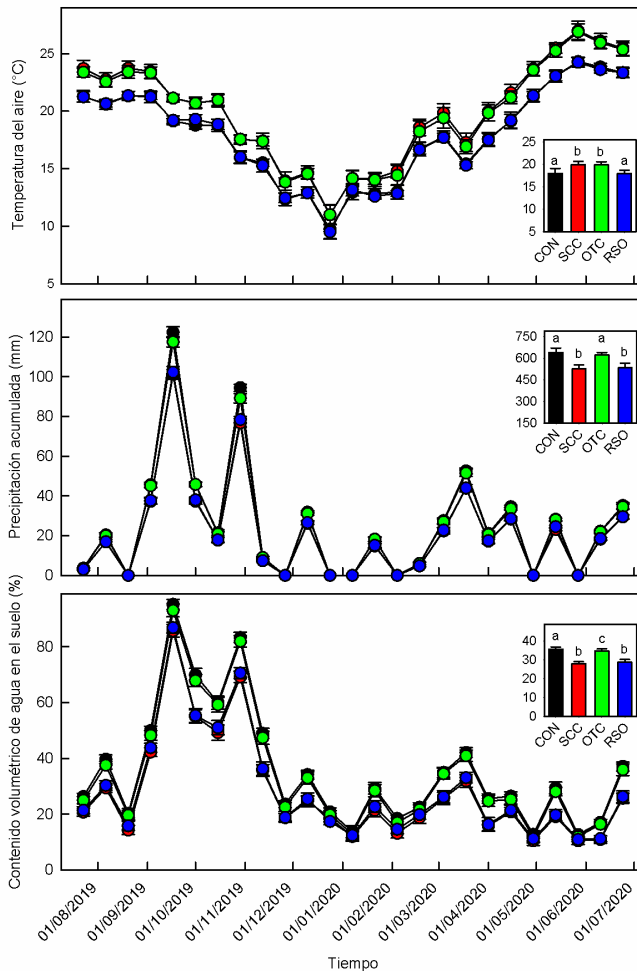


Figura 2.7. Promedios (\pm 95% IC) de temperatura del aire (panel superior), precipitación acumulada (panel medio) y contenido volumétrico de agua en el suelo (panel inferior) en intervalos de 14 días registrados en los controles (negro), las parcelas SCC (rojo), las parcelas OTC (verde) y las parcelas RSO (azul) del experimento de campo. La gráfica de barras más pequeña que se encuentra dentro de cada panel corresponde a los valores promedios (\pm 95% IC) de la variable ambiental en cada tratamiento climático considerando todo el período, donde diferentes letras encima de las barras indican diferencias significativas entre ellos en base a la prueba *post hoc* de Tukey.

En las parcelas SCC la temperatura del aire durante el período experimental fue entre 2.0 °C más alta que en los controles, mientras que la precipitación fue 18% más baja que en los controles. En su conjunto, esas diferencias de temperatura y precipitación indican que en las parcelas SCC se indujeron condiciones de cambio climático que se aproximaron a los escenarios SSP3-7.0 y SSP3-8.5 para el período 2041-2060, y al escenario SP2-4.5 para el período 2061-2080 (ver Tabla 2.1). Considerando que la proyección de MNC sobre el clima actual estima un valor de invasibilidad de 0.940 para el sitio de estudio, su proyección sobre esos escenarios de cambio climático arrojó valores de invasibilidad muy similares al actual (0.948 y 0.943 para SSP3-7.0 y SSP3-8.5 en el período 2041-2060, respectivamente; 0.941 para SP2-4.5 en el período 2061-2080).

La prueba de Gehan-Wilcoxon para muestras múltiples indicó diferencias entre las tasas de supervivencia de plantines clonales de *K. delagoensis* entre tratamientos climáticos (chi-cuadrado = 27.083, GL = 3, $p < 0.001$). Al realizarse las comparaciones entre pares de tratamientos climáticos, no se encontraron diferencias entre controles, parcelas SCC y parcelas OTC, pero las tasas de supervivencia de los plantines clonales de esta especie invasora fueron más altas en las parcelas RSO que en todos los otros casos (Figura 2.8).

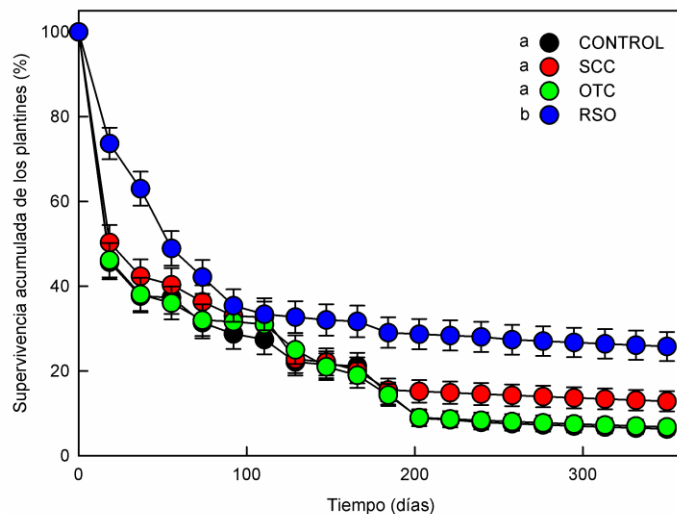


Figura 2.8. Tasas de supervivencia estimadas para los plantines clonales de *Kalanchoe delagoensis* en controles, parcelas SCC, parcelas OTC y parcelas RSO. Las barras de error son 95% C.I. de la supervivencia acumulada. Letras diferentes en el lado de los símbolos de los tratamientos climáticos indican diferencias significativas entre ellos de acuerdo a las pruebas Gehan-Wilcoxon para muestras pareadas.

DISCUSIÓN

Para la calibración del MNC del *K. delagoensis* sólo se utilizaron cuatro variables bioclimáticas de las 19 variables que ofrece WorldClim para este procedimiento (Fick & Hijmans, 2017). Esto se debió que los valores de muchas de ellas estaban espacialmente correlacionados en los puntos de ocurrencia de la especie y las cuatro variables empleadas para calibrar el MNC fueron las que estaban menos correlacionadas entre ellas. Esto contrasta con la mayor complejidad de los nichos climáticos modelados para otras plantas invasoras con metodologías similares, en los cuales se han incluido seis o más variables bioclimáticas (Goncalves et al., 2014; Padalia et al., 2014; Peña-Gómez et al., 2014; Ramírez-Albores et al., 2016; Panda et al., 2018), y sugiere que la invasibilidad de los hábitats de México frente a *K. delagoensis* estaría determinado por un conjunto de variables pequeño, al menos en términos climáticos. Por otra parte, de las variables bioclimáticas incluidas en el MNC de *K. delagoensis* tres de ellas se infieren a partir de la temperatura (rango anual de temperatura, isothermalidad y temperatura promedio del trimestre más húmedo del año) y, en su conjunto, explicaron el 87.2% de la variabilidad en la distribución de valores de invasibilidad de hábitat, mientras que la única variable que se infiere de la precipitación (precipitación del trimestre más frío del año) solamente explicó el 12.8% de esta variabilidad. Esto sugiere que la invasibilidad de hábitats de México frente a esta especie estaría principalmente regulada por sus condiciones de temperatura.

Un aspecto importante referido a la invasibilidad de los hábitats es que la proyección del MNC sobre las capas climáticas actuales indicó que más del 63% de la superficie de México tiene probabilidades moderadas o altas de ser colonizada por *K. delagoensis*, pero los puntos de ocurrencia naturales de esta especie en Norteamérica son relativamente pocos (sólo el 2.5% de los 1452 puntos obtenidos de GBIF). En una primera instancia, esto puede deberse a que los registros de *K. delagoensis* están sesgados hacia zonas urbanas, donde es apreciada como planta ornamental (Wang et al., 2016; Guerra-García et al., 2018). Esto es muy común en muchas plantas invasoras, cuya presencia en asentamientos humanos suele estar subsidiada por razones económicas o culturales (ej., son regadas y protegidas de las heladas para asegurar su establecimiento y crecimiento) y, por lo tanto, podrían localizarse en sitios que no coinciden con sus requerimientos climáticos (Sax et al., 2013; Ramírez-Albores et al., 2016; Guerra-Coss et al., 2021). Por otra parte,

la escasez de registros de *K. delagoensis* en ambientes naturales también pudiera deberse a que la especie aún no ha alcanzado su equilibrio biogeográfico – esto es, que la especie haya colonizado todos los hábitats donde las condiciones ambientales permiten su supervivencia (Václavík & Meentemeyer, 2011). Considerando que *K. delagoensis* en México solamente se propaga de manera vegetativa (Guerra-García et al., 2015), el lento avance espacial de la invasión biológica pudiera deberse que sus plantines clonales no se dispersan a grandes distancias de las plantas que los originan, de manera que su expansión solamente ocurre mediante la colonización de zonas aledañas (Sakai et al., 2001). Esto permite sugerir que la ausencia de *K. delagoensis* en hábitats que actualmente coinciden con los requerimientos climáticos para su supervivencia en México se debería que sus propágulos aún no han alcanzado esos sitios. Esto se evidenció en el experimento de campo, donde se observó que algunos plantines lograron establecerse en los controles que permanecieron bajo el clima actual, aunque *K. delagoensis* no está presente en el sitio de estudio.

Pese al establecimiento de plantines clonales en los controles del experimento, esos resultados no son del todo consistentes con la invasibilidad estimada para el sitio de estudio mediante la proyección del MNC sobre el clima actual. En este sentido, el MNC estimó una alta probabilidad de que el sitio experimental sea invadido por *K. delagoensis* (0.940), pero la fracción de plantines clonales que lograron sobrevivir en los controles hasta el final del experimento fue muy baja (6% del total de plantines sembrados). Esta diferencia entre la invasibilidad estimada y el establecimiento efectivo de propágulos clonales bajo el clima actual puede deberse a la naturaleza de los datos de ocurrencia de *K. delagoensis* utilizados para calibrar su MNC. Dado que los factores ambientales que regulan el establecimiento de los estados tempranos del ciclo de vida de las plantas suelen ser más restrictivos que aquellos que regulan la supervivencia de individuos adultos (Grubb, 1977; Poorter, 2007), se ha sugerido que los MNC destinados a estimar la invasibilidad de hábitats por parte de una planta invasora deben calibrarse con ocurrencias de individuos juveniles porque esto indica de manera más precisa en cuáles hábitats puede establecerse la especie (Ramírez-Albores et al., 2016). En nuestro caso, la calibración del MNC de *K. delagoensis* se realizó con información recopilada de bases de datos que no distinguen entre individuos adultos y juveniles, donde la tolerancia de individuos adultos a una mayor gama de condiciones ambientales pudo haber llevado a que el modelo sobreestime la probabilidad de invasión del sitio de estudio bajo el clima actual.

Las proyecciones del MNC sobre escenarios de cambio climático indicaron, en la mayoría de los casos, que la invasibilidad de hábitats por parte de *K. delagoensis* no se presentaría mayores alteraciones en el futuro, en comparación con los valores de invasibilidad que tienen los hábitats bajo el clima actual. Esto fue validado por los resultados experimentales obtenidos en campo, ya que en las parcelas SCC donde se simularon escenarios de cambio climático para los cuales el MNC no predice cambios locales en invasibilidad (SSP3-7.0 y SSP3-8.5 en el período 2041-2060, y SP2-4.5 en el período 2061-2080), las tasas de supervivencia de plantines clonales fueron similares a las obtenidas en los controles. Sin embargo, las reducciones en invasibilidad observadas para SSP5-8.5 en el período 2061-2080, y para SSP3-7.0 y SSP5-8.5 en el período 2081-2100, sugieren que la disponibilidad de hábitats climáticamente adecuados para *K. delagoensis* en Mexico decaería fuertemente si se alcanzan escenarios drásticos de cambio climático al largo plazo, pero la validación de estas predicciones implicaría realizar simulaciones de cambio climáticas más intensas en las parcelas SCC.

Aunque las tasas de establecimiento de plantines clonales de *K. delagoensis* no difirió entre los controles y las parcelas SCC donde modificación conjuntamente la temperatura y la precipitación, es importante notar que el establecimiento de la especie se incrementó en las parcelas RSO que solamente contaban con refugios de lluvia. Esto sugiere que los niveles de precipitación que se registran actualmente en el sitio de estudio pudieran superar los umbrales de tolerancia a la humedad de los plantines clonales de *K. delagoensis*. Esto tiene sentido si se considera que *K. delagoensis* es una especie suculenta adaptada a ecosistemas áridos (Eggl, 2012), donde todos los procesos de las plantas, incluido su reclutamiento, ocurren en condiciones de baja disponibilidad de agua. Sin embargo, llama la atención que en las parcelas SCC, donde también se aplicaron refugios de lluvia, las tasas de establecimiento de los plantines clonales de *K. delagoensis* no se incrementaron, como lo hicieron en las parcelas RSO. Esto pudiera explicarse por una baja tolerancia de los plantines clonales a incrementos locales en la temperatura, ya que en las parcelas OTC que solamente consistían en cámaras de techo abierto se registraron tasas de establecimiento similares a las reportadas en las parcelas CSS, pero en ninguno de esos dos casos las tasas de establecimiento difirieron con la registrada en los controles bajo el clima actual. De esta manera, puede proponerse que la susceptibilidad de los hábitats de Mexico ante la invasión biológica de *K. delagoensis* está regulada por una interacción compleja entre condiciones de temperatura y precipitación, donde aumentos en la temperatura disminuirían la invasibilidad de los hábitats

porque esto reduce la capacidad de establecimiento de sus propágulos clonales, mientras que reducciones en la precipitación tendrían el efecto contrario. Esto también explicaría por qué los valores de invasibilidad predichos por el MNC sobre la mayoría de los escenarios de cambio climático, más cálidos y más secos, son similares a los que se estiman bajo el clima actual, con temperaturas más moderadas y una mayor precipitación.

CAPÍTULO III

CAMBIOS ESPACIO-TEMPORALES EN LA DISTRIBUCIÓN DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DE PLANTAS TERRESTRES INVASORAS EN MÉXICO: UNA APROXIMACIÓN UTILIZANDO MODELOS DE IDONEIDAD DEL HÁBITAT Y SU SOLAPAMIENTO CON ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS

INTRODUCCIÓN

México es uno de los cinco países con más alta biodiversidad en el mundo debido a que alberga a 6 de cada 100 especies descritas. Ostenta el primer lugar en diversidad de ecosistemas y reptiles, el segundo en mamíferos, y el cuarto lugar en diversidad de plantas y anfibios (Sarukhan et al., 2009). La importancia de conocer la biodiversidad de especies en las distintas partes del planeta recae en la estrecha relación positiva que ésta guarda con los servicios ecosistémicos (Balvanera et al., 2014; Manhães et al., 2016; Turnbull et al., 2016), de los que se derivan bienes y servicios que benefician a los seres humanos (Wallace, 2007). De manera contradictoria, el hombre está causando una pérdida acelerada de la biodiversidad debido a la pérdida de hábitats naturales para las especies silvestres y las invasiones biológicas (Vitousek et al., 1997).

Las invasiones biológicas ocurren cuando se translocan especies de manera premeditada o accidental a ecosistemas donde estas no se encuentran de manera natural (Richardson et al., 2000) y, una vez establecidas, pueden interactuar con elementos de la biota nativa mediante competencia por recursos, parasitismo o depredación (Traveset & Richardson, 2006; Shochat et al., 2010; Vilà et al., 2011; Doherty et al., 2016). Esto ocasiona una disminución en la abundancia de especies nativas y la pérdida de biodiversidad (Vilà et al., 2011; Pyšek et al., 2012; Doherty et al., 2016). Entre los taxones de especies invasoras, uno de los más destacados son las plantas, las cuales cuentan con un número considerable de representantes dentro de la lista de las 100 especies invasoras más peligrosas del mundo (Bellard et al., 2016). Las plantas invasoras además, de causar pérdidas en la biodiversidad, también son capaces de modificar los ciclos biogeoquímicos y de alterar los regímenes de perturbación de los ecosistemas invadidos (Vilà et al., 2011; Pyšek et al., 2012; Williams & Baruch, 2000) y esto, a su vez, favorece la invasión del ecosistema por nuevas especies (Simberloff & Von Holle, 1999).

Considerando lo anterior, resulta importante conocer los rangos de distribución de plantas invasoras en las nuevas regiones biogeográficas a las cuales han arribado para elaborar planes de prevención, manejo y erradicación eficientes. Esto puede lograrse utilizando modelos de idoneidad del hábitat basados en variables climáticas (de aquí en adelante, MIH), cuya expresión geográfica indica cuales hábitats de una determinada región contienen las variables climáticas del nicho de las especies que les permiten, mínimamente, sobrevivir (Broennimann et al., 2007). Estos modelos se confeccionan relacionando registros georreferenciados de las especies con información climática de la región objeto (Elith et al., 2011). Una vez elaborados, los MIH pueden ser utilizados para predecir cambios en la de distribución de las especies invasoras en escenarios de cambio climático (Bellard et al., 2013).

Con la proyección de los MIH de diferentes especies sobre una misma área geográfica se pueden confeccionar mapas que estimen la riqueza potencia de especies contenida dentro de una dada unidad especial a partir de análisis de solapamiento (Hernández-Quiroz et al., 2018). En estos casos, mientras más especies solapen sus rangos de distribución dentro de una unidad espacial, más elevada es su riqueza potencial. Aunque esta metodología ha sido aplicada a especies nativas, su aplicación a las especies invasoras presentes en una dada región permitiría estimar qué zonas pudieran ser más invadidas bajo el clima actual y, mediante la proyección de sus MIH sobre escenarios de cambio climático, también se pudieran estimar cuales áreas pudieran contener una elevada cantidad de especies invasoras en el futuro.

En la mayor parte de la superficie de México se espera que las temperaturas se incrementen y que los niveles de precipitación disminuyan como consecuencia del cambio climático (Fernández-Eguiarte et al. 2014), por lo que sería de esperar que las modificaciones en los rangos de distribución de las plantas invasoras sean dependientes de cada especie, ya que sus requerimientos climáticos podrían ser diferentes. Así, aquellas plantas invasoras con preferencia por condiciones más cálidas y secas pudieran expandir sus rangos de distribución en el país, mientras que aquellas que no toleren dichas condiciones reducirían sus rangos de distribución. Por lo tanto, se reconfiguraría la distribución de zonas que contienen una alta concentración de plantas invasoras en el futuro. Para corroborar esta propuesta, se calibraron MIH de diferentes plantas catalogadas como invasoras para México bajo el clima actual. Estos modelos luego se proyectaron sobre escenarios de cambio climático para realizar predicciones de sus rangos de distribución en el futuro. En ambos casos, los rangos de distribución estimados se proyectaron sobre la superficie de

México para construir mapas que permitieran definir cuáles áreas del país pudieran contener una alta cantidad de plantas invasoras, sobre los cuales se proyectaron los polígonos de áreas naturales protegidas para estimar cuan invadidas pudieran estar.

METODOLOGÍA

Datos de las especies invasoras: Para estimar los rangos de distribución de las especies de plantas invasoras en México, primero se realizó una búsqueda en la página web enciclovida (<https://enciclovida.mx>, consultado en noviembre del 2020) de todas aquellas plantas exóticas terrestres consideradas por la CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) como invasoras. Posteriormente, se seleccionaron aquellas que están incluidas en la lista de las 100 especies invasoras más peligrosas del mundo (Lowe et al., 2000) y que, además, estuvieran incluidas dentro del acuerdo de especies exóticas invasoras de la SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) y en el libro de Especies de Plantas Invasoras del Mundo (Weber, 2017). La información general de las especies está en la Tabla 3.1.

Con esta lista de especies, se procedió a obtener sus registros de ocurrencia de la página web GBIF (Global Biodiversity Information Facility por sus siglas en inglés, disponible como <http://gbif.org>; consultada en noviembre del 2020). La colecta de datos abarcó desde la frontera más al norte de EUA con Canadá, ubicada en Nuevo Brunswick con latitud 47°18' N, hasta la frontera sur de Panamá con Colombia, en el departamento de Chocó con latitud 7°13' N, mientras que longitudinalmente abarcó del 77°22' O (costa del Océano Atlántico en Panamá) hasta el 124°24' O (costa del Océano Pacífico en EUA). La razón por la cual se utilizó la página del GBIF es debido a que sus bases de datos están corroborados por expertos en el área de la botánica. Una vez obtenidos los datos, se eliminaron todas aquellas especies que no contaban con al menos 30 datos de presencia, y esto se debe a que los MIH que se utilizaron en este trabajo únicamente producen modelos robustos cuando se cuenta con este número mínimo de datos (Elith et al., 2011).

Tabla 3.1. Se muestran las familias a las que pertenecen las especies de plantas invasoras incluidas en el trabajo y el lugar de donde son originarias (África = Af, Asia = As, Europa = Eu, Oceanía = Oc). Se indica su forma de crecimiento (herbácea = HER, arbusto = SRB, árbol = ABL). Para el caso de las herbáceas, el asterisco señala plantas que presentan succulencia. Se indica además si se propagan sexualmente (Sex) o asexualmente (Asex) y si se encuentran dentro del Acuerdo de Especies Exóticas de la SEMARNAT (AEES), el libro de “Especies de Plantas Invasoras del Mundo” (EPIM), o en la lista de las 100 especies invasoras más peligrosas a nivel mundial (100 EIP).

Familia	Especies	Origen	Crecimiento	Reproducción	AEES	EPIM	100 EIP
Aizoaceae	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	Af,As,Eu	HER*	Sex	Sí	Sí	No
Apiaceae	<i>Conium maculatum</i>	Af,As,Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Apiaceae	<i>Foeniculum vulgare</i>	Af,As,Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Apocynaceae	<i>Cryptostegia grandiflora</i>	Af	SRB	Sex	Sí	Sí	No
Asphodelaceae	<i>Asphodelus fistulosus</i>	Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Asteraceae	<i>Centaurea melitensis</i>	Af,Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i>	As,Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Asteraceae	<i>Cynara cardunculus</i>	Af,Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Asteraceae	<i>Senecio inaequidens</i>	Af	HER	Sex/Asex	Sí	Sí	No
Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i>	Af	ABL	Sex/Asex	No	No	Sí
Brassicaceae	<i>Brassica tournefortii</i>	Af,As,Eu	HER	Sex	Sí	Sí	No
Brassicaceae	<i>Lepidium latifolium</i>	Af,As,Eu	HER	Sex/Asex	Sí	Sí	No
Chenopodiaceae	<i>Atriplex semibaccata</i>	Oc	SRB	Sex	Sí	Sí	No
Crassulaceae	<i>Kalanchoe pinnata</i>	Af	HER*	Sex/Asex	Sí	Sí	No
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i>	Af	ABL/SRB	Sex	Sí	Sí	No
Oxalidaceae	<i>Oxalis pes-caprae</i>	Af	HER	Sex/Asex	Sí	Sí	No
Tamaricaceae	<i>Tamarix ramossissima</i>	As,Eu	ABL/SRB	Sex/Asex	No	No	Sí
Zingiberaceae	<i>Hedychium coronarium</i>	As	HER*	Sex/Asex	Sí	Sí	No

Una vez terminada la descarga de los datos, se procedió a su visualización en el software Quantum GIS 3.1 (disponible en <https://www.qgis.org>). Posteriormente, fueron eliminados todos los puntos de presencia que se encontraban dentro de caminos y asentamientos humanos, ya que en esas zonas las plantas podrían estar recibiendo algún tipo de asistencia humana, por lo cual no se reflejarían sus rangos naturales de distribución (Ramírez-Albores et al., 2016). Finalmente, debido a que información repetida puede causar sobreajuste en los MIH (Elith et al., 2010), todos aquellos puntos que se encontraban en una misma unidad espacial, es decir a una distancia menor de 5 km, fueron eliminados.

Elaboración de los MIH: Para la construcción de los MIH de cada especie invasora se procedió a seleccionar a las variables bioclimáticas relacionadas con los datos de presencia que definían de mejor manera el nicho climático de cada especie. Para esto se utilizó la base de datos geospaciales del WorldClim (<https://www.worldclim.org>), la cual cuenta con un total de 19 variables bioclimáticas con resoluciones de hasta $\sim 1 \text{ km}^2/\text{pixel}$, las cuales son estimadas a partir de datos de precipitación y temperatura tomados desde 1970 hasta el 2000 (Fick & Hijmans, 2017). Adicionalmente, WorldClim también se proveen las estimaciones de estas variables bioclimáticas a futuro bajo los modelos del CMIP6 (Eyring et al., 2016). Para estas estimaciones, la mayor resolución espacial con la que se puede trabajar actualmente es de $\sim 21 \text{ km}^2/\text{pixel}$. Por esta cuestión, todos los MIH fueron construidos a esta resolución espacial. Una vez obtenida esta información, se ejecutaron pruebas de correlación de Spearman en el software de R 4.0.2 (<http://cran.r-project.org>) con la intención de reducir el número de variables climáticas a incluir en cada MIH, ya que el incluir variables que están altamente correlacionadas entre ellas puede causar sobreestimaciones (Elith et al., 2011). Así, únicamente se retuvieron variables que no estuvieran correlacionadas entre ellas.

La confección de los MIH para cada una de las especies de plantas invasoras se realizó utilizando el software de MaxEnt 3.4 (Phillips et al., 2017) porque confecciona modelos de alta precisión utilizando únicamente datos de presencia (Elith et al., 2011). Para la calibración de los MIH se empleó el remuestreo de bootstrap de MaxEnt y fue ejecutado 100 veces. En cada una ocasión, este algoritmo confeccionó un modelo empleando el 75% de los puntos de ocurrencia (puntos de entrenamiento) y con el 25% restante (puntos de evaluación) se construyó una curva

ROC (Receiver Operating Characteristic, por sus siglas en inglés) de la que se obtuvo un valor de AUC (Area Under the Curve, por sus siglas en inglés). Los modelos obtenidos de este proceso fueron promediados para tener únicamente un solo MIH para cada especie, y este mismo procedimiento fue realizado para los valores de AUC. Los valores de AUC varían entre 0 y 1, donde valores por debajo de 0.5 indicando que el modelo predice de manera aleatoria la distribución de la especie objetivo y no como una función de las variables ambientales, mientras que valores cercanos a 1 indican que la distribución de la especie se correlaciona fuertemente con las variables ambientales (Elith et al., 2010; Merow et al., 2013). Adicionalmente a la validación por medio del AUC (es decir, el que está incluido en el programa), se utilizó la tasa AUC, la cual corrobora la validez del modelo previniendo errores de omisión (es decir, excluir a la especie de sitios donde estaría presente). El valor de la tasa AUC fue obtenida utilizando el paquete NicheToolBox de R (Osorio-Olvera et al., 2020). Para ello, el 75% de los datos fueron seleccionados mediante el algoritmo bootstrap contenido en el paquete, el cual construyó 1000 ROC parciales sobre la fracción de la curva ROC en la que el valor de AUC refleja un desempeño al azar del modelo (Peterson et al., 2008). Los valores de AUC arrojados por este procedimiento oscilan de 0 a 2, donde los valores cercanos a 2 indican que el modelo clasifica de manera adecuada a los puntos de evaluación, mientras que valores cercanos a 1 indican que el modelo clasifica a los puntos de evaluación de forma aleatoria (Mas et al., 2013).

Una vez que fueron confeccionados todos los MIH, sus resultados fueron visualizados en Quantum GIS 3.10.12. Posteriormente se cargaron los archivos con los datos de ocurrencia correspondiente a cada especie y se solaparon con las proyecciones de los MIH bajo el clima actual. Para cada punto, se extrajo su probabilidad de ocurrencia asociada y esta información se categorizó en cuartiles (0.00-0.25, 0.25-0.50, 0.50-0.75, 0.75-1.00) para determinar el límite entre las zonas donde era muy probable que la especie estuviera presente y las zonas donde era poco probable. Para esto se contabilizó el número de ocurrencias en cada cuartil y, en todos los casos, se observó que el mayor número de ocurrencias se presentaban a partir del tercer cuartil. Así, se asumió que era más probable que la especie estuviera presente en zonas con probabilidades de ocurrencia superiores a 0.50. De esta manera, se definió a los rangos de distribución de las especies de plantas invasoras en México eliminando todos los píxeles con probabilidades por debajo de 0.50.

Los rangos de distribución a futuro de las especies fueron estimados utilizando el modelo CanESM5 de la familia CMIP6. Este modelo realiza inferencias del clima a futuro con una gran

sensibilidad climática; es decir, predice de una manera más cercana a la realidad las alteraciones en las condiciones climáticas a futuro (Swart et al., 2019; Zelinka et al., 2020). El CanESM5 provee predicciones para tres diferentes periodos de tiempo (2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100) en los diferentes escenarios climáticos denominados SSP (Shared Socioeconomic Pathways, por sus siglas en inglés), los cuales estiman el forzamiento radiativo del planeta ante diferentes concentraciones de gases de efecto invernadero (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 y SSP5-8.5, donde el número después del guion representa el forzamiento radiativo) (O'Neil et al., 2014; Eyring et al., 2016).

Para validar las proyecciones a futuro en los rangos de distribución de las especies se solaparon los resultados de los análisis MESS (Multivariate Environmental Similarity Surface, por sus siglas en inglés) correspondientes a cada una de las especies, este algoritmo viene incluido en MaxEnt y es ejecutado con cada una de las repeticiones bootstrap programadas. El análisis MESS evalúa las modificaciones que tendrán a futuro el conjunto de variables ambientales utilizadas para construir los MIH a lo largo de la región de estudio. Así, cuando los valores de este conjunto de variables se modifican de manera tal que se impediría la presencia de la especie en una zona determinada, el análisis asigna valores por debajo de 0 (cero) a estas zonas. Por otra parte, cuando estos valores se modificarían de manera que favorecerían la presencia de la especie, el análisis le asigna valores por encima de 0 (cero) a estas zonas (Elith et al., 2010). Los resultados fueron promediados para cada SSP en cada periodo de tiempo y solapados con las respectivas proyecciones de los MIH para cada una de las especies de plantas invasoras. Al concluir el procedimiento, se calcularon los porcentajes de solapamiento de zonas que con valores MESS negativos y las definidas como áreas con probabilidad de ocurrencia de la especie. Así, de presentarse altos porcentajes de solapamiento, se consideraría una baja eficiencia de los MIH para predecir las distribuciones de las especies a futuro (Guerra-Coss et al., 2021).

Mapas de invasión y estimación de los rangos de distribución: Para la construcción de los mapas que indicaran la cantidad de especies invasoras contenidas por unidad de superficie, los resultados de los MIH y sus proyecciones a futuro fueron reclasificados asignándoles valores de 1 (uno) a las zonas donde la especie tenía probabilidad de estar presente y de 0 (cero) a las zonas donde era poco probable que esta estuviera presente. Una vez realizado esto, se sobrepusieron los rangos de

distribución de las 18 especies y, posteriormente, se analizó el solapamiento de sus rangos de distribución actuales y futuros utilizando el software Quantum GIS 3.10.12. Esto originó capas con valores por pixel que oscilaron entre 0 (cero) y 11 (once), para el caso del mayor número máximo de especies por pixel, y entre 0 (cero) y 7 (siete), en los casos con un menor número máximo de especies por pixel. Para facilitar la comparación entre mapas y visualizar de mejor manera las áreas con una elevada riqueza de plantas invasoras terrestres, se clasificaron los pixeles en categorías de riqueza (Hernández-Quiroz et al., 2018) las cuales aumentaban cada 2 especies (0, 1-2, 3-4, 5-6, >6).

Finalmente, se solaparon los polígonos de las áreas naturales protegidas para evaluar si los pixeles con mayor número de especies invasoras se encontraban dentro de alguno de ellos. Para esto, se consideraron a todas las áreas naturales protegidas terrestres de México (de aquí en adelante ANP). Los polígonos de las ANP fueron obtenidos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (disponible en <http://www.biodiversidad.gob.mx>; consultado en enero del 2021). De esta manera se podía determinar si en algún periodo de tiempo o escenario climático en particular cambiaba el número de especies invasoras en esos polígonos.

RESULTADOS

La calibración de cada MIH requirió de un conjunto específico de variables bioclimáticas, las cuales tuvieron porcentajes de contribución diferentes para cada una de las especies de plantas invasoras. Las variables bioclimáticas utilizadas para calibrar los distintos MIH oscilaron entre cuatro y siete, dependiendo de la especie (Tabla 3.2). Entre ellas, las que se retuvieron con mayor frecuencia fueron el rango diurno de temperatura (61.1% de los MIH), la temperatura promedio del trimestre más cálido (61.1% de los MIH), la precipitación del trimestre más húmedo (55.5% de los MIH) y la precipitación del trimestre más frío (55.5% de los MIH). Las variables bioclimáticas de cada MIH explicaron más del 99% de la varianza total en todos los casos. Sin embargo, la contribución de cada una de ellas para explicar la varianza difirió de manera sustancial entre especies de plantas terrestres invasoras (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Para cada planta invasora se indica el número de puntos utilizados para la confección su MIH (N) y los valores AUC (A) y tasa AUC (RA) de cada modelo. Se indica el porcentaje varianza explicado por cada variable bioclimática en el respectivo MIH y la última columna indica la variación total explicada por ellas (V). BIO1 = temperatura media anual, BIO2 = rango diurno promedio de temperatura, BIO3 = isotermalidad, BIO4 = estacionalidad de la temperatura, BIO5 = temperatura máxima del mes más cálido, BIO6 = temperatura mínima del mes más frío, BIO7 = rango anual de temperatura, BIO8 = temperatura media del trimestre más húmedo, BIO9 = temperatura media del trimestre más seco, BIO10 = temperatura media del trimestre más cálido, BIO11 = temperatura media del trimestre más frío, BIO12 = precipitación anual, BIO13 = precipitación del mes más húmedo, BIO14 = precipitación del mes más seco, BIO15 = estacionalidad de la precipitación, BIO16 = precipitación del trimestre más húmedo, BIO17 = precipitación del trimestre más seco, BIO18 = precipitación del trimestre más cálido , BIO19, precipitación del trimestre más frío.

Especie	N	A	RA	Variables bioclimáticas																			V
				BIO1	BIO2	BIO3	BIO4	BIO5	BIO6	BIO7	BIO8	BIO9	BIO10	BIO11	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15	BIO16	BIO17	BIO18	BIO19	
<i>M. crystallinum</i>	66	0.991	1.982	-	0.4	4.5	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-	-	3.2	80.2	11.3	-	100
<i>C. maculatum</i>	300	0.897	1.781	-	6.7	-	-	-	-	-	-	-	9.2	58.8	-	15.5	-	9.8	-	-	-	-	100
<i>F. vulgare</i>	177	0.915	1.812	-	8.3	41.3	-	-	-	-	24.3	-	5.4	-	8.2	-	-	-	-	-	-	12.5	100
<i>C. grandiflora</i>	164	0.968	1.936	-	4.4	-	-	-	-	-	-	-	2.2	69.9	-	-	-	-	4.6	17.1	-	1.8	100
<i>A. fistulosus</i>	168	0.979	1.965	-	4.8	-	-	-	-	-	-	-	30.5	46	-	-	-	-	11.4	7.3	-	-	100
<i>C. melitensis</i>	300	0.958	1.921	-	3.5	-	-	-	-	-	-	-	0.8	68.4	-	-	-	-	9.3	17.9	-	-	99.9
<i>C. vulgare</i>	300	0.880	1.720	-	-	-	-	4.5	47.3	-	20.6	-	-	-	-	-	-	-	20.4	7.2	-	-	100
<i>C. cardunculus</i>	31	0.990	1.976	-	-	-	-	-	-	14.6	-	-	9.1	-	-	2.5	-	31.3	-	-	39.8	2.7	100
<i>S. inaequidens</i>	52	0.995	1.992	-	2.0	50.8	-	-	-	-	-	-	32.6	-	-	-	-	-	2.3	-	-	12.3	100
<i>S. campanulata</i>	85	0.958	1.896	-	-	85.3	-	-	-	-	-	-	1.8	-	-	-	-	-	-	-	8.6	4.3	100
<i>B. tournefortii</i>	300	0.950	1.905	-	6.7	-	18.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	67.5	7.3	100
<i>L. latifolium</i>	177	0.952	1.828	-	7.1	-	-	-	-	-	37.9	10.6	5.0	-	-	-	-	-	5.9	33.5	-	-	100
<i>A. semibaccata</i>	77	0.959	1.903	-	-	-	-	1.3	5.8	-	5.9	14.3	-	-	-	-	-	8.9	14.3	49.5	-	-	100
<i>K. pinnata</i>	192	0.973	1.945	-	2.7	-	73.2	-	-	-	-	-	-	11.1	-	-	-	-	4.8	8.1	-	-	99.9
<i>R. communis</i>	300	0.940	1.875	-	-	-	52.3	1.7	32	-	2.8	-	-	-	-	-	-	6.7	-	-	-	4.5	100
<i>O. pes-caprae</i>	75	0.988	1.979	-	2.6	-	-	-	-	-	-	-	2.9	7.0	-	-	-	-	-	59.6	-	27.9	100
<i>T. ramosissima</i>	299	0.950	1.903	32	-	-	-	-	-	5.8	-	-	-	-	38.2	-	-	15.4	-	-	-	8.5	99.9
<i>H. coronarium</i>	202	0.970	1.936	-	-	-	57.8	4.3	5.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28.6	-	2.3	1.1	99.9

Los MIH de todas las especies tuvieron valores de AUC cercanos a 0.9, mientras que los valores de la tasa AUC variaron entre 1.72 y 1.99 (Tabla 3.2). Esto indica que los MIH son capaces de predecir con elevada precisión la distribución de probabilidades de ocurrencia de las especies bajo el clima actual. Por otra parte, la proyección de los diferentes MIH sobre los escenarios de cambio climático registraron solapamientos menores al 5% con los resultados de sus respectivos análisis MESS en casi todos los casos. La excepción fue *Tamarix ramosissima* en el SSP5-8.5 para periodo 2081-2100, donde el solapamiento con los resultados del análisis MESS fue de 5.8%. En función de esos valores, se puede asumir que las predicciones de los rangos de distribución a futuro realizadas con los MIH de las especies son robustas (Tabla 3.3).

Cuando los MIH de las plantas terrestres invasoras fueron proyectados en escenarios de cambio climático, tres de ellas (*Mesembryanthemum crystallinum*, *Cryptostegia grandiflora* y *Tamarix ramosissima*) registraron expansiones en sus rangos de distribución en todos los períodos de tiempo bajo los diferentes SSP (Tabla 3.4). Por otra parte, diez especies (*Conium maculatum*, *Asphodelus fistulosus*, *Centaurea melitensis*, *Cirsium vulgare*, *Cynara cardunculus*, *Senecio inaequidens*, *Lepidium latifolium*, *Kalanchoe pinnata*, *Oxalis pes-caprae* y *Hedychium coronarium*) presentaron contracciones en sus rangos de distribución en todos los períodos de tiempo en los diferentes SSP (Tabla 3.4). Las restantes cinco especies (*Foeniculum vulgare*, *Spathodea campanulata*, *Brassica tournefortii*, *Atriplex semibaccata* y *Ricinus communis*) expandieron o contrajeron sus rangos de distribución dependiendo del período de tiempo y la SSP de la cual se tratase (Tabla 3.4). De esta manera, esos resultados indican que el cambio climático tiene el potencial para reconfigurar la distribución espacial de las especies de plantas invasoras terrestres en México.

Tabla 3.3. porcentaje de solapamiento entre las proyecciones de los MIH sobre escenarios climáticos futuros y los resultados de sus respectivos análisis MESS. Para cada período de tiempo, se indican los resultados en cada SSP.

Especies	Período 2041-2060				Período 2061-2080				Período 2081-2100			
	SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP3-7.0	SSP5-8.5	SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP3-7.0	SSP5-8.5	SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP3-7.0	SSP5-8.5
<i>M. crystallinum</i>	0.1%	0.1%	0.1%	0.1%	0.1%	0.1%	0.1%	0.2%	0.1%	0.1%	0.2%	0.2%
<i>C. maculatum</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.3%	0.9%
<i>F. vulgare</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.1%	0.2%	0.0%	0.0%	0.6%	1.1%
<i>C. grandiflora</i>	0.0%	0.1%	0.2%	0.1%	0.0%	0.1%	0.3%	0.3%	0.0%	0.1%	0.2%	0.1%
<i>A. fistulosus</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>C. melitensis</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.2%
<i>C. vulgare</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>C. cardunculus</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>S. inaequidens</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>S. campanulata</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.1%	0.0%	0.0%	0.3%	0.5%
<i>B. tournefortii</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>L. latifolium</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>A. semibaccata</i>	0.1%	0.1%	0.2%	0.3%	0.1%	0.2%	0.5%	0.9%	0.1%	0.3%	1.7%	3.2%
<i>K. pinnata</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>R. communis</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>O. pes-caprae</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
<i>T. ramosissima</i>	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	1.1%	2.0%	0.0%	0.1%	3.5%	5.8%
<i>H. coronarium</i>	0.2%	0.1%	0.1%	0.1%	0.2%	0.1%	0.0%	0.0%	0.2%	0.0%	0.0%	0.0%

Tabla 3.4. Cobertura de los rangos de distribución de las especies invasoras en México (km²) estimada mediante la proyección de sus MIH sobre el clima actual y futuro considerando los diferentes períodos de tiempo y las diferentes SSP.

Especies	Actual	Período 2041-2060				Período 2061-2080				Período 2081-2100			
		SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP3-7.0	SSP5-8.5	SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP3-7.0	SSP5-8.5	SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP3-7.0	SSP5-8.5
<i>M. crystallinum</i>	67790.41	74801.93	77480.07	77442.87	80585.97	75118.10	82204.01	89141.14	89141.14	77275.49	84212.61	89606.09	96989.57
<i>C. maculatum</i>	170898.79	56668.69	47332.40	37921.71	33662.73	53395.41	35094.79	21480.91	15659.68	52930.46	28622.62	11530.88	5319.08
<i>F. vulgare</i>	211294.06	143410.66	135171.66	171307.95	156113.23	141960.00	136733.91	207537.23	211201.07	136826.90	150570.96	254534.86	247151.38
<i>C. grandiflora</i>	349757.60	418273.34	432091.80	451750.09	458817.40	421732.61	451973.27	501797.82	507321.49	412768.28	466349.67	510129.81	506428.77
<i>A. fistulosus</i>	154365.00	75359.87	57282.43	57282.43	44152.11	70077.99	42106.31	32156.27	23731.29	70208.18	31003.19	21852.88	11549.48
<i>C. melitensis</i>	139337.66	60072.16	56315.33	49768.76	43277.99	62024.97	41957.52	28957.39	12851.35	58491.31	36266.47	7681.05	948.51
<i>C. vulgare</i>	209155.27	35689.93	27116.16	22224.84	18784.17	31672.72	18635.39	11698.26	7197.50	13818.46	13818.46	4482.16	1078.70
<i>C. cardunculus</i>	42478.27	24549.61	21257.73	14878.55	15231.92	25721.30	17891.46	10712.56	7234.70	21759.88	19100.34	6583.76	4110.20
<i>S. inaequidens</i>	52484.10	27841.49	24661.20	19937.26	18430.81	25665.51	19658.29	8053.02	5635.25	27748.50	15008.74	2380.57	781.12
<i>S. campanulata</i>	430771.33	456436.83	453907.48	453907.48	434955.92	456455.43	441800.06	376483.21	358033.80	434119.00	433709.84	282673.92	242111.27
<i>B. tournefortii</i>	87857.86	83022.33	84770.56	85365.70	85402.90	86779.16	86779.16	89196.93	88750.57	87727.67	87727.67	91614.69	91614.69
<i>L. latifolium</i>	25591.11	16831.36	14785.56	12479.39	10433.59	17370.71	11177.51	6806.94	2696.74	9689.66	9689.66	1450.66	18.60
<i>A. semibaccata</i>	229259.92	203129.46	212595.94	221839.24	238280.04	218882.12	224033.82	314774.40	346316.94	219700.44	251242.98	404826.85	396922.62
<i>K. pinnata</i>	257436.18	130633.70	106363.06	87969.45	85793.46	119270.21	88862.16	64256.75	58082.15	126374.72	80306.99	42961.82	37066.20
<i>R. communis</i>	867828.85	869242.31	837458.00	769425.81	750344.07	757764.74	757764.74	641358.66	598620.01	851388.04	706080.37	530048.48	460677.22
<i>O. pes-caprae</i>	9819.85	874.12	278.97	18.60	0.00	818.32	0.00	0.00	0.00	669.53	0.00	0.00	0.00
<i>T. ramossisima</i>	185758.74	310720.00	339175.23	415167.45	428409.36	318773.01	402055.72	573605.44	620547.28	325189.39	449908.87	728807.36	829274.79
<i>H. coronarium</i>	140007.19	71361.26	59067.86	43780.14	42236.49	67306.86	46848.85	20123.24	14990.14	69445.65	41362.38	5877.03	3310.48

El solapamiento de los rangos de distribución estimados para las plantas invasoras bajo el clima actual con los polígonos de las ANP indicó que nueve de ellas pudieran contener un alto número de esas especies (más de seis especies; Figura 3.1). Estas ANP son Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 026 Bajo Río San Juan, Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 004 Don Martín, Cañón del Río Blanco, Zona Protectora Forestal Vedada Cuenca Hidrográfica del Río Necaxa, Cumbres de Monterrey, Tehuacán-Cuicatlán, Valle de los Cirios, Sierra Gorda de Guanajuato y Sierra de Álvarez.

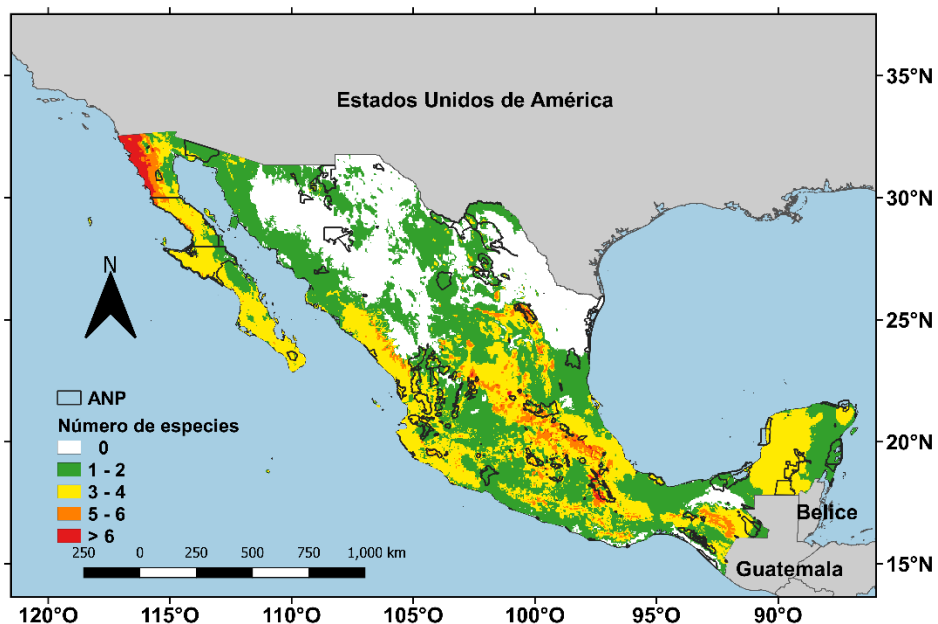


Figura 3.1. Mapa donde se muestra la distribución espacial de las plantas invasoras indicando el número especies que soplan sus rangos de distribución a través de la superficie de México bajo el clima actual. Los polígonos delineados en negro corresponden a las ANP.

En el caso de los rangos de distribución estimados sobre escenarios de cambio climático, en el período 2041-2060 siempre se registraron tres ANP que pudieran contener un alto número de especies invasoras en todas las SSP (Figura 3.2). Estas ANP son Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 026 Bajo Río San Juan, Cofre de Perote y Tehuacán-Cuicatlán. Para el período 2061-2080, en la SSP1-2.6 se registró el mayor solapamiento de ANP con las zonas que contendrían un alto número de especies invasoras (Figura 3.3). Estas ANP son Cuenca

Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 026 Bajo Río San Juan, Cañón del Río Blanco, Cofre de Perote, El Chico, Cumbres de Monterrey, y Tehuacán-Cuicatlán, en cambio, para este período de tiempo, nunca se registró solapamiento entre los tangos de distribución estimada de las plantas invasoras y los polígonos de las ANP en la SSP3-7.0 (Figura 3.3). Finalmente, en el período 2081-2100, nuevamente fue la SSP1-2.6 en la que se registró el mayor solapamiento de las zonas altos números de especies invasoras con las ANP, siendo las mismas que en el periodo 2061-2080 (Figura 3.4). En este mismo período de tiempo, en la SSP3-7.0 se indicaron elevados números de plantas invasoras en ANP que no las habían contenido previamente (Figura 3.4). Estas ANP son Iztaccíhuatl-Popocatepetl y La Montaña Malinche. Ni en la SSP2-4.5 ni en la SSP5-8.5 del período 2081-2010 se registraron ANP que pudieran contener altos números de especies invasoras (Figura 3.3).

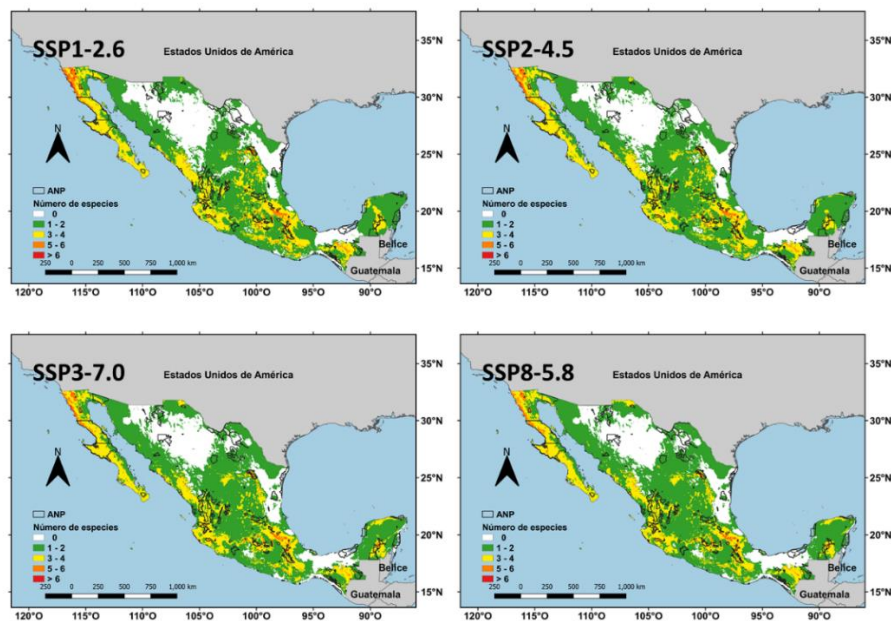


Figura 3.2. Mapa donde se muestra la distribución espacial de las plantas invasoras indicando el número especies que soplan sus rangos de distribución a través de la superficie de México bajo el clima predicho en el período 2041-2060 bajo las diferentes SSP. Los polígonos delineados en negro corresponden a las ANP.

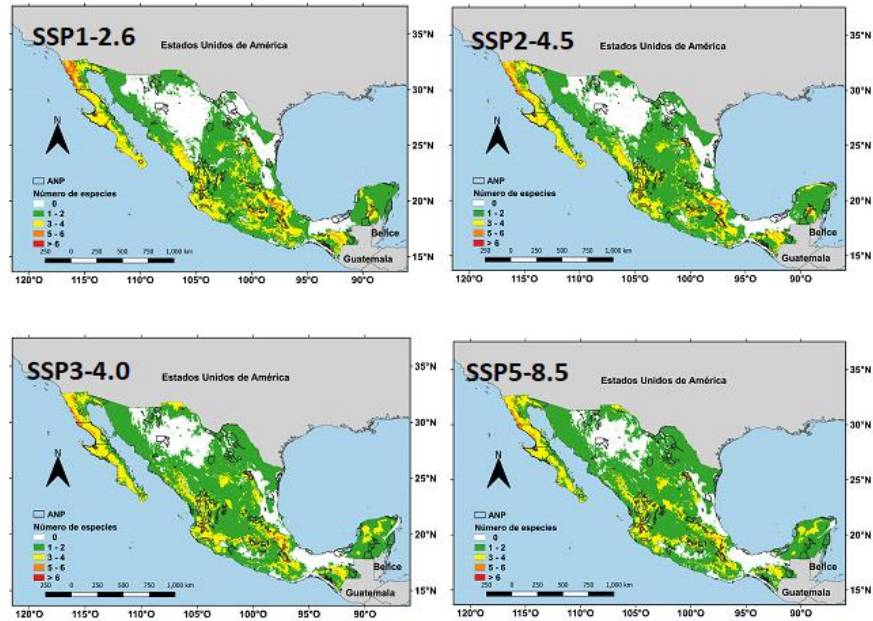


Figura 3.3. Mapa donde se muestra la distribución espacial de las plantas invasoras indicando el número especies que soplan sus rangos de distribución a través de la superficie de México bajo el clima predicho en el período 2061-2080 bajo las diferentes SSP. Los polígonos delineados en negro corresponden a las ANP.

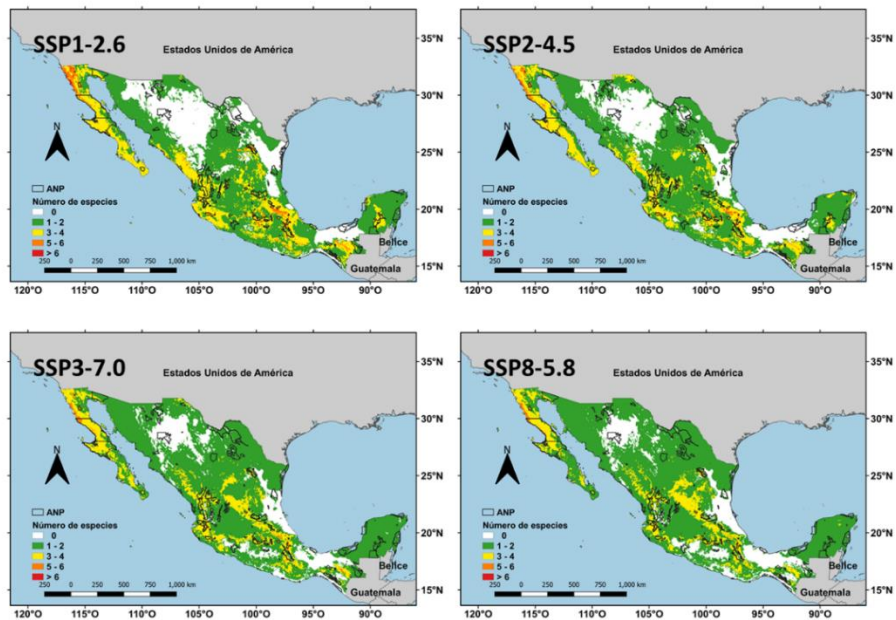


Figura 3.4. Mapa donde se muestra la distribución espacial de las plantas invasoras indicando el número especies que soplan sus rangos de distribución a través de la superficie de México bajo el clima predicho en el período 2081-2100 bajo las diferentes SSP. Los polígonos delineados en negro corresponden a las ANP.

DISCUSIÓN

La gran gama de variables bioclimáticas y utilizadas para la confección de los MIH de las plantas terrestres invasoras estaría sugiriendo que estas especies tienen diferentes requerimientos de nicho climático para su supervivencia. Además, el hecho de que cuando se comparten variables bioclimáticas entre especies éstas tienen diferentes porcentajes de contribución en la calibración de los MIH estaría reforzando esta suposición. Esto concuerda con la propuesta de que el clima representa una fuerte presión selectiva en la historia evolutiva de las plantas y, por lo tanto, sus requerimientos climáticos para sobrevivir serían diferentes en especies poco emparentadas (Pearman et al., 2008; Pyron et al., 2015). No obstante, las variables bioclimáticas retenidas con mayor frecuencia en los distintos MIH fueron las relacionadas a la temperatura, lo que podría estar indicando que esta juega un papel importante en la distribución de las plantas invasoras en México, por lo que sus modificaciones en escenarios de cambio climático podrían tener efectos importantes en la distribución de estas especies a futuro (Walther et al., 2009).

De las 18 especies utilizadas en este estudio, el 100% de estas registró modificaciones en sus rangos de distribución en escenarios de cambio climático. De ellas, el 27.7% presentó reducciones y expansiones en sus rangos de distribución que fueron dependientes de la SSP y el período de tiempo sobre el cual se proyectó el MIH. Otro 16.6% de las especies expandieron sus rangos de distribución en todos los SSP y en todos los períodos de tiempo, mientras que el 55.5% de las especies redujeron sus rangos de distribución independientemente del SSP y el período de tiempo. Con esta información se puede sugerir que, a futuro, las disminuciones en los rangos de distribución de las plantas invasoras estarán condicionados por los requerimientos climáticos de cada especie para sobrevivir. Esto concuerda con lo sugerido por Bellard et al. (2013), quienes propusieron que estas disminuciones de los rangos de distribución podrían causar procesos de extinción locales en México en plantas invasoras que no tengan la capacidad de tolerar o acondicionarse a climas más cálidos y secos. Por otra parte, considerando que algunas especies incrementaron sus rangos de distribución a futuro, y que dentro de estas una de ellas lo hizo de manera considerable, que fue el caso de *Tamarix ramossisima*, se podría sugerir que algunas especies tendrían una mayor cantidad de hábitats climáticamente adecuados para colonizar en México. Si este fenómeno de expansión se repite en otras especies de plantas exóticas, éstas podrían cambiar su estatus actual de naturalizadas a invasoras (Wasowickz et al., 2013). Para que esto suceda, sin embargo, primero sería necesario que lograrán alcanzar estos hábitats que son

climáticamente adecuados para su colonización mediante sus propios mecanismos de dispersión (Richardson et al., 2000) y, una vez alcanzados los sitios, aún deberían de superar el filtro biótico impuesto por las comunidades en esos ecosistemas (Shea & Chesson, 2002), para así lograr un proceso de invasión exitoso (Stachowicz & Tilman, 2005). Finalmente, esta información permite sugerir que la extinción de plantas invasoras o la colonización de nuevos hábitats por parte de éstas dependerá en gran medida de las modificaciones climáticas que se presenten a futuro en México.

La configuración espacial de las zonas donde pudieran presentarse varias plantas invasoras es el resultado de la suma de los rangos de distribución. Así, las zonas con elevados números estimados de especies podrían estar indicando que sus condiciones climáticas coinciden con los requerimientos de varias de ellas (Hernández-Quiroz et al., 2018). Las áreas donde se registraron zonas con elevados números de plantas invasoras ocurrieron, principalmente, en la parte central del país y el Noroeste del estado de Baja California. Una posible explicación para esto podría ser que en estas áreas se encuentra un considerable número de asentamientos humanos, ya que se sabe que éstos pueden fungir como fuentes de propágulos de especies exóticas en cantidad y frecuencia considerables hacia las áreas naturales circundantes (Wasowicz et al., 2013). Por otra parte, todas las ANP que en las cuales se proyectaron altos números de plantas invasoras se encuentran en el centro de México, que es la zona con un mayor número de asentamientos humanos en el país.

El proceso de solapamiento de los polígonos de las ANP con los diferentes mapas de distribución de plantas invasoras estaría sugiriendo que el cambio climático provocará modificaciones en la distribución de este parámetro a futuro, el cual será dependiente de la intensidad en que ocurran estas modificaciones ambientales y de cómo respondan las diferentes especies ante éstas (Gong et al., 2020; Guan et al., 2020). Por otra parte, aunque existieron factores que no fueron considerados para la construcción de los MIH, como la dispersión de los propágulos de las especies invasoras o el tipo de uso del suelo (Merow et al., 2011; Chapman et al., 2016; Gong et al., 2020), se sabe que estos modelos son adecuados para predecir los rangos de distribución actuales y a futuro de las plantas (Arriaga et al., 2004; West et al., 2016; Guerra-Coss et al., 2021). Por lo tanto, la aproximación propuesta en este estudio, si de desarrolla de manera más extensa, podría ser utilizada por tomadores de decisiones para elaborar planes de erradicación y/o contención de plantas invasoras, en los cuales se tendría que tener particular énfasis en las ANP.

CONCLUSIONES GENERALES

Conocer los rangos de distribución de las especies invasoras en las regiones donde están presentes es de gran importancia debido a los efectos que éstas tienen en la biota nativa y en los procesos ecosistémicos (Vilà et al., 2011; Pyšek et al., 2012), ya que esto afecta a los bienes y servicios que estos últimos proveen a los humanos (Rai & Sacborough, 2015; Shackleton et al., 2018). En este sentido, una herramienta que ha demostrado su eficiencia prediciendo los rangos de distribución de las especies de plantas invasoras son los MIH o MNC (Arriaga et al., 2004; West et al., 2016). En este trabajo se corroboró dicha propuesta, ya que tanto para el caso del Pirul y como el del Kalanchoe de Madagascar los resultados de los experimentos de campo sustentaron la eficacia de esos modelos para predecir zonas que actualmente son climáticamente adecuadas para el establecimiento de estas especies. Es importante mencionar que, en ambos casos, se utilizaron a las primeras etapas de vida de los organismos para validar los resultados de los modelos debido a que las especies vegetales únicamente son capaces de establecerse en hábitats que cumplen con las condiciones ambientales necesarias para la germinación de sus semillas y establecimiento de sus plántulas (Quero et al., 2008; Ranieri et al., 2012).

Las validaciones en campo de las predicciones a futuro de los rangos de distribución de las dos especies anteriores se llevaron a cabo utilizando simulaciones de cambio climático, las cuales han demostrado ser eficientes para alcanzar los incrementos de la temperatura y las reducciones en la precipitación esperados a futuro (Pérez-Ruiz et al., 2018; Badano et al., 2018,2019). En ambas validaciones se reflejó lo predicho por sus respectivos modelos. El Pirul redujo su rango de distribución a futuro, en comparación con su distribución actual, y en los experimentos en campo se registró una menor emergencia y supervivencia de plántulas en simulaciones de cambio climático, en comparación con los controles. El Kalanchoe de Madagascar, de manera general, no modificó su rango de distribución a futuro, lo cual se vio reflejado en el experimento de campo en que sus plántulas tuvieron una supervivencia similar en las simulaciones de cambio climático y en los controles. Así, la metodología propuesta en este trabajo resultó adecuada para validar predicciones de la distribución de las especies en escenarios de cambio climático.

En la parte final de este trabajo, se registró que las especies de plantas invasoras tendrán diferentes respuestas ante el cambio climático. En este sentido, aunque esto sólo se realizó utilizando MIH, puede ser respaldado por los resultados obtenidos para el Kalanchoe de

Madagascar y el Pirul. Estos resultados concuerdan con lo obtenido por otros trabajos donde se ha registrado que el cambio climático influye de manera diferente en los rangos de distribución de distintas especies invasoras (Gong et al., 2020; Guan et al., 2020), donde estas modificaciones conllevan a una reconfiguración espaciotemporal de las mismas (Wasowicz et al., 2013; Bellard et al., 2016). En este sentido, evaluar la distribución de la riqueza de plantas invasoras puede ser útil para proponer planes de manejo, tanto bajo el clima actual como futuro.

BIBLIOGRAFÍA

1. Alexander J.M., Edwards P.J. (2010). Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*, 119(9), 1377-1386.
2. Aragón-Gastélum J.L., Flores J., Yáñez-Espinosa L., Badano E., Ramírez-Tobías H.M., Rodas-Ortíz J.P., González-Salvatierra C. (2014) Induced climate change impairs photosynthetic performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(9), 499-503.
3. Aragón-Gastélum J.L., Badano E., Yáñez-Espinosa L., Ramírez-Tobías H.M., Rodas-Ortíz J.P., González-Salvatierra C., Flores J. (2017). Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biology*, 32(1), 92–99
4. Aronson E.L., McNulty S.G. (2009). Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(11), 1791-1799.
5. Arriaga L., Castellanos A.E., Moreno E., Alarcón J. (2004). Potential ecological distribution of alien invasive species and risk assessment: a case study of buffel grass in arid regions of Mexico. *Conservation biology*, 18(6), 1504-1514.
6. Badano E.I., Pugnaire F.I. (2004). Invasion of *Agave* species (Agavaceae) in south-east Spain: invader demographic parameters and impacts on native species. *Diversity and Distributions*, 15(5-6), 493-500.
7. Badano E.I., Villarroel E., Bustamante R.O., Marquet P.A., Cavieres L.A. (2007). Ecosystem engineering facilitates invasión by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology*, 95(4), 682-688.
8. Badano E.I., Guerra-Coss F.A., Gelviz-Gelvez S.M., Flores J., Delgado-Sánchez P. (2018). Functional responses of recently emerged seedlings of an endemic Mexican oak (*Quercus eduardii*) under climate change conditions. *Botanical Sciences*, 96(4), 582-597.
9. Badano E.I., Guerra-Coss F.A., Sánchez-Montes de Oca E.J., Briones-Herrera C.I., Gelviz-Gelvez S.M. (2019). Climate change effects on early stages of *Quercus ariifolia* (Fagaceae), an endemic oak from seasonally dry forests of Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, 126.
10. Balvanera P., Siddique I., Dee L., Paquette A., Isbell F., Gonzalez A., Byrnes J., O'Connor M.I., Hungate b.A., Griffin J.N. (2014). Linking biodiversity and ecosystem services: Current uncertainties and the necessary next steps. *BioScience*, 64(1), 49-57.
11. Blancas J., Casas A., Rangel-Landa S., Moreno-Calles A., Torres I., Pérez-Negrón E., Solís L., Delgado-Lemus A., Parra F., Arellanes Y., Caballero J., Cortés L., Lira R., Dávila P. (2010). Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic botany*, 64(4), 287-302.
12. Bradley B.A. (2013). Distribution models of invasive plants over-estimate potential impact. *Biological Invasions*, 15(7), 1417-1429.
13. Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, 19(12), 3740-3748.
14. Bellard C., Cassey P., Blackburn T.M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, 12(2), 20150623.

15. Broennimann O., Treier U.A., Müller-Schärer H., Thuillier W., Peterson A.T., Guisan A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10(8): 701-709.
16. Callaway R.M., Aschehoug E.T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290(5491), 521-523.
17. Callaway R.M., Ridenour W.M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2(8),436-443.
18. Callen S.T., Miller A.J. (2015). Signatures of niche conservatism and niche shift in the North American kudzu (*Pueraria montana*) invasion. *Diversity and Distributions*, 21(8), 853-863.
19. Cervera J.C., Parra-Tabla V. (2009). Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruellia* species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico. *Plant Ecology*, 205(2), 285-293.
20. Chapman D.S., Makra L., Albertini R., Bonini M., Páldy A., Rodinkova V., Šikoparija B., Weryszko-Chmielewska E., Bullock J.M. (2016). Modelling the introduction and spread of non-native species: international trade and climate change drive ragweed invasion. *Global Change Biology*, 22(9), 3067-3079.
21. Chen D., Ali A., Yong X., Lin C., Niu X., Cai A., Dong B., Zhou Z., Wang Y., Yu F. (2019). A multi-species comparison of selective placement patterns of ramets in invasive alien and native clonal plants to light, soil nutrient and water heterogeneity. *Science of Total Environment*, 657, 1568-1577.
22. Coutts S.R., van Klinken R.D., Yokomizo H., Buckley Y.M. (2011). What are the key drivers of spread in invasive plants: dispersal, demography or landscape: and how can we use this knowledge to aid management? *Biological Invasions*, 13(7), 1649-1661.
23. Draper D., Marques L., Iriondo J.M. (2019). Species distribution models with field validation, a key approach for successful selection of receptor sites in conservation translocations. *Global Ecology and Conservation*, 19.
24. Doherty T.S., Glen A.S., Nimmo D.G., Ritchie E.G., Dickman C.R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(40), 11261-11265
25. Dukes J.S., Mooney H.A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, 14(4), 135-139.
26. Eggli U. (2012). *Illustrated handbook of succulent plants: Crassulaceae*. Springer Sciences & Business Media.
27. Elith J., Leathwick J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677-697.
28. Elith J., Kearney M., Phillips S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in ecology and evolution*, 1(4), 330-342.
29. Elith J., Phillips S.J., Hastie, T., Miroslav D. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologist. 17(1), 43-57.
30. Eyring V., Bony S., Meehl G.A., Senior C.A., Stevens B., Stouffer R.J., Taylor K.E. (2016). Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geoscientific Model Development*, 9(5), 1937-1958.
31. Fernández-Eguiarte A., Romero-Centeno R., Zavala-Hidalgo J., Kucieńska B. (2014). Atlas climático digital de México y áreas adyacentes, Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.

32. Fick S.E., Hijmans R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 37(12), 4302-4315.
33. Flato G., Marotzke J., Abiodun B., Braconnot P., Chou S.C., Collins W., Cox P., Driouech F., Emori S., Eyring V., Forest C., Gleckler P., Guiyardi E., Jakob C., Kattsov V., Reason C., Rummukainen M. (2013). Evaluation of climate models. En: Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Midgley P.M. (Eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 741-866.
34. Fourcade Y., Engler J.O., Rödder D., Secondi J. (2014). Mapping species distributions with maxent using a geographically biased sample of presence data: a performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PLoS One*, 9(5).
35. Gallagher R.V., Beaumont L.J., Huges L., Leishman M.R. (2010). Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of Ecology*, 98(4), 790-799.
36. García E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 5th ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
37. Geng Y.P., Pan X.Y., Xu C.Y., Zhang W.J., Li B., Chen J.K., Lu B.R., Song Z.P. (2007). Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. *Biological Invasions*, 9(3), 245-256.
38. Gioria M., Pyšek P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19(4), 1055-1080.
39. Goncalves E., Herrera I., Duarte M., Bustamante R.O., Lampo M., Velásquez G., Sharma G.P., García-Rangel S. (2014). Global invasion of *Lantana camara*: has the climatic niche been conserved across continents? *PLoS ONE*, 9(10), e111468.
40. Gong X., Chen Y., Wang T., Jiang X., Hu X., Feng J. (2020). Double-edge effects of climate change on plant invasions: Ecological niche modeling global distributions of two invasive alien plants. *Science of the Total Environment*, 740, 139933.
41. Grubb P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
42. Guan B.C., Guo H.J., Chen S.S., Li D.M., Liu X., Gong X., Ge G. (2020). Shifting ranges of eleven invasive alien plants in China in the face of climate change. *Ecological Informatics*, 55, 101024.
43. Guerra-Coss F.A., Badano E.I., Cedillo-Rodríguez I.E., Ramírez-Albores J.E., Flores J., Barragán-Torres F., Flores-Cano J.A. (2021). Modelling and validation of the spatial distribution suitable habitats for the recruitment of invasive plants on climate change scenarios: An approach from the regeneration niche. *Science of the Total Environment*, 777, 146007.
44. Guerra-García A., Golubov J., Mandujano M.C. (2015). Invasion of *Kalanchoe* by clonal spread. *Biological Invasions*, 17(6), 1615-1622.
45. Guerra-García A., Barrales-Alcalá D., Argueta-Guzmán M., Cruz A., Mandujano M.C., Arévalo-Ramírez J.A., Milligan B.G., Golubov J. (2018). Biomass allocation, plantlet survival, and chemical control of the

- invasive chandelier plant (*Kalanchoe delagoensis*) (Crassulaceae). *Invasive Plant Science and Management*, 11(1), 33-39.
46. Hernández-Quiroz N.S., Badano E.I., Barragán-Torres F., Flores J., Pinedo-Álvarez C. (2018). Habitat suitability models to make conservation decisions based on areas of high species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation*, 27(12), 3185-3200.
 47. Hirzel A.H., Le Lay G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of applied ecology*, 45(5), 1372-1381.
 48. Hollister R.D., Webber P.J. (2000). Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. *Global Change Biology*, 6(7) 835-842.
 49. Hui C., Richardson D.M., Landi P., Minoarivelo H.O., Garnas J., Roy H.E. (2016) Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, 18(4), 971-983.
 50. Iponga D.M., Milton S.J., Richardson D.M. (2009). Reproductive potential and seedling establishment of the invasive alien tree *Schinus molle* (Anacardiaceae) in South Africa. *Austral Ecology*, 34(6), 678-687.
 51. James S.A., Soltis P.S., Belbin L., Chapman A.D., Nelson G., Paul D.L., Collins M. (2018). Herbarium data: global biodiversity and societal botanical needs for novel research. *Applications in Plant Sciences*, 6(2): e1024.
 52. Jarnevich C.S., Stohlgren T.J., Kumar S., Morissette J.T., Holcombe T.R. (2015). Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological informatics*, 29, 6-15.
 53. Jimenez M.C. (1875). El árbol del Perú (*Schinus molle*). *La Naturaleza*, 2, 217-222.
 54. Johnson M.A. (1934). The origin of the foliar pseudo-bulbils in *Kalanchoe daigremontiana*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 355-366.
 55. Keane R.M., Crawley M.J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164-170.
 56. Kleinbaum D.G., Klein M. (2005). *Survival Analysis*. 3rd ed. Springer, New York.
 57. Kramer F.L. (1957). The pepper tree, *Schinus molle* L. *Economic Botany*, 11(4), 322-326.
 58. Kundel D., Meyer S., Birkhofer H., Fliessbach A., Mäder P., Scheu S., Kleunen M., Birkhofer K. (2018). Design and manual to construct rainout-shelters for climate change experiments in agroecosystems. *Frontiers in Environmental Science*, 6, 14.
 59. Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database (Vol. 12). Auckland: Invasive Species Specialist Group.
 60. Manzoor S.A., Griffiths G., Lukac M. (2018). Species distribution model transferability and model grain size – finer may not always be better. *Scientific reports*, 8(1), 1-9.
 61. Marion G.M., Henry G.H.R., Freckman D.W., Johnstone J., Jones C.G., Jones M.H., Lévesque E., Molau U., Molgaard P., Parson A.N., Svoboda J., Virginia R.A. (1997). Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3(S1), 20-32.
 62. Maron J.L., Vilà M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95(3), 361-373.

63. Mas J.F., Filho B.S., Pontius R.G., Farfán-Gutiérrez M., Rodrigues H. (2013). A suite of tools for roc analysis of spatial models. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 2(3), 869-887.
64. Manhães A.P., Mazzochini G.G., Oliveira-Filho A.T., Ganade G., Carvalho A.R. (2016). Spatial associations of ecosystem services and biodiversity as a baseline for systematic conservation planning. *Diversity and Distributions*, 22(9), 932-943.
65. McKinney M.L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247-260.
66. Meijer K., Schilthuizen M., Beukeboom L., Smit C. (2016). A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant-herbivorous insect systems. *PeerJ*, 4.
67. Merow C., LaFleur N., Silander J.A., Wilson A.M., Rubega M. (2011). Developing dynamic mechanistic species distribution models: predicting bird-mediated spread of invasive plants across northeastern North America. *The American Naturalist*, 178(1), 30-43.
68. Merow C., Smith M.J., Silander J.A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distribution: what it does, why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.
69. O'Neil B.C., Kriegler E., Riahi K., Ebi K.L., Hallegatte S., Carter T.R., Mathur R., van Vuuren D.P. (2014). A new scenario framework for climate change research: the concept of shared socioeconomic pathways. *Climatic change*, 122(3), 387-400.
70. O'Neill B.C., Tebaldi C., van Vuuren D.P., Eyring V., Friedlingstein P., Hurtt G., Knutti r., Kriegler E., Lamarque J.F., Lowe J.9, Meehl G.A., Moss R., Riahi K., Sanderson B.M. (2016). The scenario model intercomparison project (ScenarioMIP) for CMIP6. *Geoscientific Model Development*. 9, 3461-3482.
71. Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Townsend Peterson A., Falconi M., Contreras-Díaz R.G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. (2020). NTBOX: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10), 1199-1206.
72. Padalia H., Srivastava V., Kushwaha S.P.S. (2014). Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hypis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP. *Ecological Informatics*, 22, 36-43.
73. Panda R.M., Behera M.D., Roy P.S. (2018). Assessing distributions of two invasive species of contrasting habitats in future climate. *Journal of environmental management*, 213, 478-488.
74. Paredes-Flores M., Lira-Saade R., Dávila-Aranda P.D. (2007). Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Acta Botánica Mexicana*, 79, 13-61.
75. Pattinson R.R., Mack R.N. (2008). Potential distribution of the invasive tree *Triadica sebifera* (Euphorbiaceae) in the United States: evaluating CLIMEX predictions with field trials. *Global Change Biology*, 14(4), 813-826.
76. Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O., Randin C.F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 149-158.

77. Peña-Gómez F.T., Guerrero P., Bizama G., Duarte M., Bustamante R.O. (2014). Climatic niche conservatism and biogeographical non-equilibrium in *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), an invasive plant in the Chilean Mediterranean region. *PLoS One* 9(8).
78. Pérez-Ruiz C.L., Badano E.I., Rodas-Ortiz J.P., Delgado-Sánchez P., Flores J., Douterlungne D., Flores-Cano J.A. (2018). Climate change in forest ecosystems: a field experiment addressing the effects of raising temperature and reduced rainfall on early life stages of oaks. *Acta oecologica*, 92, 35-43.
79. Peterson A.T., Papeş M., Kluza D.A. (2003) Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. *Weed Science*, 51(6), 863-868.
80. Peterson A.T., Papeş M., Soberón J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis application in ecological niche modelling. *Ecological modelling*, 213(1), 63-72.
81. Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler, C., Guisan A. (2012). Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335 (6074), 1344-1348.
82. Phillips S.J., Dudik M. (2008). Modelling of species distribution with MaxEnt: new extensions and comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175.
83. Phillips S.J., Anerson R.P., Dudik M., Schapire R.E., Blair M.E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887-893.
84. Poorter L. (2007). Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist*, 169(4), 433-442.
85. Pyron R.A., Costa G.C., Pattern M.A., Burbrink F.T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262.
86. Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilà M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18(5), 1725-1737.
87. Pyšek P., Richardson D.M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En: Nentwig, W. (ed.), *Biological Invasions*, pp. 97-141. Springer, Berlin.
88. Quero J.L., Gómez-Aparicio L., Zamora R., Maestre F.T. (2008). Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* spp. *granatense*) during ontogeny: using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 635-644.
89. Rai R.K., Scarborough H. (2015). Understanding the Effects of the Invasive Plants on Rural Forest-dependent Communities. *Small-scale Forestry*, 14(1), 59-72.
90. Ramírez-Albores J.E., Badano E.I. (2013). Perspectiva histórica, sociocultural y ecológica de una invasión biológica: el caso del Pirúl (*Schinus molle* L., Anacardiaceae) en México. *Boletín de la Red Latinoamericana para el Estudio de Especies Invasoras*, 3(1), 4-15.
91. Ramírez-Albores J.E., Bustamante R.O., Badano E.I. (2016). Improved predictions of the geographic distribution of invasive plants using climatic niche models. *PLoS One* 11(5).
92. Ramírez-Albores J.E., Badano E.I., Flores J., Flores-Flores J.L., Yáñez-Espinosa L. (2019). Scientific literature on invasive alien species in a megadiverse country: advances and challenges in Mexico. *NeoBiota*, 48, 113-127.

93. Ramírez-Albores J.E., Bizama G., Bustamante R.O., Badano E.I. (2020). Niche conservatism in a plant with long invasion history: the case of the Peruvian peppertree (*Schinus molle*, Anacardiaceae) in Mexico. *Plant Ecology and Evolution*, 153(1), 3-11.
94. Ranieri B.D., Pezzini F.F., Garcia Q.S., Chautems A., França M.G.C. (2012). Testing the regeneration niche hypothesis with Gesneriaceae (tribe Sinningiae) in Brazil: implications for the conservation of rare species. *Austral Ecology*, 37(1), 125-133.
95. Ricciardi A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology*, 21(2), 329-336.
96. Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107.
97. Richardson D.M., Pyšek P., Carlton J.T. (2010a). A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: Richardson D.M. (ed.), *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*, pp. 409-420. Wiley, Oxford.
98. Richardson D.M., Iponga D.M., Roura-Pascual N., Krug R.M., Milton S.J., Hughes G.O., Thuiller W. (2010b). Accommodating scenarios of climate change and management in modelling the distribution of the invasive tree *Schinus molle* in South Africa. *Ecography*, 33(6), 1049-1061.
99. Rzedowski J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.
100. Sánchez J.M., Sánchez C., Navarro L. (2019). Can asexual reproduction by plant fragments help to understand the invasion of the NW Iberian coast by *Spartina patens*? *Flora*, 257, 151410
101. 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., Weller S.G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 305-332.
102. Sarukhan J., Koleff P., Carabias J., Soberón J., Dirzo R., Llorente-Bousquets J., Halffter G., Gonzalez R., March I., Mohar A., Anta S., De la Maza J. (2009). *Capital natural de México. Síntesis. Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
103. Sax D.F., Early R., Bellemare J. (2013). Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends in ecology & evolution*, 25(9), 517-523.
104. SEMARNAT - Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México (2016). Acuerdo por el que se determina la Lista de las Especies Exóticas Invasoras para México. *Diario Oficial de la Federación*, Gobierno de México.
105. Shackleton R.T., Biggs R., Richardson D.M., Larson B.M.H. (2018). Social-ecological drivers and impacts of invasion-related regime shifts: consequences for ecosystem services and human wellbeing. *Environmental Science and Policy*, 89, 300-314.
106. Shea K., Chesson P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176.

107. Sheppard C.S., Burns B.R., Stanley M.C. (2014). Predicting plant invasions under climate change: are species distribution models validated by field trials? *Global Change Biology*, 20(9), 2800-2814.
108. Shochat E., Lerman S.B., Anderies J.M., Warren P.S., Faeth S.H., Nilon C.H. (2010). Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*, 60(3), 199-208.
109. Simberloff D., Von Holle B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological Invasions*, 1(1), 21-32.
110. Stachowicz J.J., Tilman D. (2005). Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation, and ecosystem functioning. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*, 41-64.
111. Swart N.C., Cole J.N.S., Kharin V.V., Lazare M., Scinocca J.F., Gillet N.P., Anstey J., Arora V., Christian J.R., Hanna S., Jiao Y., Lee W.G., Majaess F., Saenko O.A. (2019). The Canadian Earth System Model version 5 (CanESM5.0.3). *Geoscientific Model Development*, 12(11), 4823-4873.
112. Thapa S., Chitale V., Rijal S.J., Bisht N., Shrestha B.B. (2018). Understanding the dynamics in distribution of invasive alien plant species under predicted climate change in Western Himalaya. *PLoS One*, 13(4).
113. Tiébré M.S., Saad L., Mahy G. (2008). Landscape dynamics and habitat selection by the alien invasive *Fallopia* (Polygonaceae) in Belgium. *Biodiversity and Conservation*, 17(10), 2357-2370.
114. Touzé-Peiffer L., Barberousse A., Le Treut H. (2020). The Coupled Model Intercomparison Project: history, uses, and structural effects on climate research. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 11(4), e648.
115. Traveset A., Richardson D.M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 208-216.
116. Traveset A., Moragues E., Valladares F. (2008). Spreading of the invasive *Carpobrotus aff. acinaciformis* in Mediterranean ecosystems: The advantage of performing in different light environments. *Applied Vegetation Science*, 11(1), 45-54.
117. Turnbull L.A., Isbell F., Purves D.W., Loreau M., Hector A. (2016). Understanding the value of plant diversity for ecosystem functioning through niche theory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20160536.
118. Václavík T., Meentemeyer R.K. (2011). Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. *Diversity and Distributions*, 18(1), 73-83.
119. Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7), 702-708.
120. Vitousek P.M., D'antonio C.M., Loope L.L., Rejmánek M., Westbrooks R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1), 1-16.
121. Wallace K.H. (2007). Classification of ecosystem services: problems and solutions. *Biological Conservation*, 139(3-4), 235-246.
122. Walther G.R., Roques A., Hulme P.E., Sykes M.T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M., Bacher S., Botta-Dukát Z., Bugmann H., Czúcz B., Dauber J., Hickler T., Jarošík V., Kenis M., Klotz S., Minchin D., Moora M.,

- Nentwing W., Ott J., Panov V.E., Reineking B., Robinet C., Semchenko V., Solarz W., Thuiller W., Vilà M., Vohland K., Settele J. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(12), 686-693.
123. Wan J.Z., Wang C.J., Yu F.H. (2019). Effects of occurrence record number, environmental variable number, and spatial scales on MaxEnt distribution modelling for invasive plants. *Biologia*, 74(7), 757-766.
124. Wang Z.Q., Guillot D., Ren M.X., López-Pujol J. (2016). Kalanchoe (Crassulaceae) as invasive aliens in China – new records, and actual and potential distribution. *Nordic Journal of Botany*, 34(3), 349-354.
125. Wang Y., Müller-Schärer H., van Kleunen M., Cai A., Zhang P., Yan R., Dong B., Yu F. (2017). Invasive alien plants benefit more from clonal integration in heterogeneous environments than natives. *New Phytologist*, 216 (4), 1072-1078.
126. Wasowicz P., Przedpelska-Wasowicz E.M., Kristinsson H. (2013). Alien vascular plants in Iceland: Diversity, spatial patterns, temporal trends, and the impact of climate change. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(10-12), 648-673.
127. Weber E. (2017). *Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds*. Cabi.
128. West A.M., Kumar S., Brown C.S., Stohlgren T.J., Bromberg J. (2016). Field validation of an invasive species Maxent model. *Ecological Informatics*, 36, 126-134.
129. Williams D.G., Baruch Z. (2000). African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions*, 2(2), 123-140.
130. Wisz M.S., Hijmans R.J., Li J., Peterson A.T., Graham C.H., Guisan A. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
131. Yahdjian L., Sala O.E. (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, 133(1), 95-101.
132. You W.H., Han C.M., Fang L.X., Du D.L. (2016) Propagule pressure, habitat conditions and clonal integration influence the establishment and growth of an invasive clonal plant, *Alternanthera philoxeroides*.
133. Zar J.H. (2010). *Biostatistical Analysis*, fifth ed. Prentice Hall, New Jersey.
134. Zelinka M.D., Myers T.A., McCoy D.T., Po-Chedley S., Caldwell P.M., Ceppi P., Klein S.A., Taylor K.E. (2020). Causes of higher climate sensitivity in CMIP6 models. *Geophysical Research Letters*, 47(1).