



Ecological niche models applied to biological
invasions: the case of *Cirsium vulgare* (Savi)
Ten. across continents.

Jhony Cruz, Natalia Cruz, Felipe Lema and Carolina Carrasco

EasyChair preprints are intended for rapid
dissemination of research results and are
integrated with the rest of EasyChair.

April 4, 2024

Modelos de nicho ecológico aplicados a invasiones biológicas: el caso de *Cirsium vulgare* Savi Ten. a través de los continentes

Ecological niche models applied to biological invasions: the case of *Cirsium vulgare* Savi Ten. across continents.

Resumen

La degradación ambiental global como consecuencia de las actividades antropogénicas hace necesario abrir nuevas líneas de investigación en las causas y efectos de las alteraciones en los ecosistemas. Un enfoque importante es ver cómo cambia la dinámica de nicho de las especies invasoras entre diferentes áreas geográficas. Analizamos el patrón de distribución de *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., una planta de la familia Asteraceae originaria de la región euroasiática que actualmente invade amplias zonas del mundo. Se estimaron los desplazamientos de su nicho entre continentes mediante una combinación de análisis de componentes principales (ACP) y modelización de nichos ecológicos (ENM) en un amplio conjunto de datos del Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Para ello se seleccionó un conjunto de variables bioclimáticas y la Huella Humana (HFP) con una resolución de 10 km. Nuestros resultados mostraron que la especie tiene una marcada tendencia global a expandirse hacia climas más cálidos y con menor estacionalidad, aunque en algunas regiones su invasividad parece ser menor que en otras. Los modelos tuvieron un buen comportamiento estadístico y una alta coherencia en relación a la distribución conocida de la especie y nos permitieron establecer el peso relativo de la contribución de cada variable utilizada, siendo la temperatura anual y la estacionalidad los factores determinantes en el establecimiento de la especie. La combinación de esta metodología con una adecuada selección de variables representa una herramienta muy útil a la hora de enfocar esfuerzos a la gestión de especies invasoras.

Palabras Clave – Dinamica de nicho ecologico, Maxent, modelo de nicho reciproco, invaciones biológicas

Abstract

Global environmental degradation as a consequence of anthropogenic activities makes it necessary to open new lines of research into the causes and effects of alterations in ecosystems. An important approach is to see how the niche dynamics of invasive species change between different geographic areas. We analyzed the distribution pattern of *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. a plant of the family Asteraceae originating from the Eurasian region that currently invades large areas of the world. Its niche shifts between continents were estimated using a combination of principal component analysis (PCA) and ecological niche modeling (ENM) on a large dataset from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). For this purpose, a set of bioclimatic variables and the Human Footprint (HFP) at a

resolution of 10 km were selected. Our results showed that the species has a marked global tendency to expand towards warmer climates and with less seasonality, although in some regions its invasiveness seems to be lower than in others. The models had good statistical behavior and high consistency in relation to the known distribution of the species and allowed us to establish the relative weight of the contribution of each variable used, with annual temperature and seasonality being the determining factors in the establishment of the species. The combination of this methodology with an adequate selection of variables represents a very useful tool when focusing efforts on invasive species management.

Keywords - ecological niche dynamics; MaxEnt; reciprocal niche models; biological invasions

I. INTRODUCCIÓN

La expansión de algunas especies con alta capacidad colonizadora dan lugar a invasiones biológicas, lo que se considera uno de los fenómenos responsables de la pérdida de biodiversidad del planeta (Gutiérrez-Hernández & García, 2019). Aunque un gran número de especies pueden ser transportadas voluntaria o involuntariamente desde sus hábitats naturales a otros territorios (Seebens et al., 2017), la mayoría no sobreviven porque no se adaptan a las nuevas condiciones ecológicas. Algunas de ellas se naturalizan, coexistiendo en armonía con las especies autóctonas, pero unas pocas son capaces de superar las barreras adaptativas y convertirse en invasoras, desplazando a las especies nativas y causando graves daños al equilibrio de los ecosistemas (Alharbi & Petrovskii, 2018; Estrada et al., 2016; Mathakutha et al., 2019). A partir de los avances de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) se han desarrollado nuevas metodologías para la gestión de futuros problemas ecológicos. Los modelos de nicho ecológico (MNE) son una de las herramientas más novedosas para el análisis ecológico espacial, y consisten en la correlación de presencias/ausencias de especies o sólo presencias con un fondo y unas variables ambientales predefinidas (normalmente geográficas, ambientales o topográficas). El planteamiento de estos modelos se basa en la hipótesis de dualidad de Hutchison, lo que significa que estos modelos se desarrollan en dos espacios: El geográfico (bidimensional) y el ambiental-ecológico (multidimensional), diferenció dos tipos de nichos: (1) Fundamental, que consiste en todas las condiciones bióticas y abióticas óptimas donde una especie puede lograr su desarrollo y subsistencia; y (2) realizado u observado, que se restringe a los ambientes donde la especie se encuentra efectivamente debido a ciertas interacciones bióticas. Para llevar a cabo el proceso de modelización, es necesario utilizar un algoritmo que contenga todos los procesos estadísticos para conducir la información espacial.(Colwell & Rangel, 2009; Soberón et al., 2017).

Debido a su eficiencia y practicidad, "MaxEnt" (Phillips et al., 2017), un algoritmo basado en el principio de Máxima Entropía, es uno de los más utilizados (Battini et al., 2019; Goncalves et al., 2014; Hernández-Lambrano et al., 2017).

El principal enfoque para investigar los nichos climáticos en el espacio y el tiempo ha sido analizar las condiciones climáticas a lo largo de los rangos de distribución de una especie en el tiempo (Pearman et al., 2008). Uno de los supuestos en los que se basa el MNE es el principio de conservación del nicho ecológico, que sugiere que la mayoría de las especies tienden a conservar sus requisitos ecológicos en las áreas de distribución nativas e invadidas (Carlos-Júnior et al., 2015; Peterson, 2003). Sin embargo, este planteamiento ha sido refutado

por algunos autores, entre ellos los de (Battini et al., 2019; Guisan et al., 2014; Parravicini et al., 2015; Phillips et al., 2017), que han llegado a la conclusión de que, debido a la complejidad de la dinámica de las invasiones biológicas, las especies tienen una mayor capacidad para expandirse más allá de su envoltura ambiental nativa de lo que se pensaba. Estos cambios de nicho pueden ser desencadenados por factores bióticos, como la ausencia de competidores y/o patógenos, cambios evolutivos debidos a la deriva genética u otro tipo de selección natural en el área de distribución invadida (Hiero et al., 2005).

El peso relativo de los factores implícitos en la dinámica del cambio de nicho puede evaluarse con métricas basadas principalmente en la observación del desplazamiento de un centroide de nicho generado a partir de datos ambientales de los rangos combinados sometidos a un análisis de componentes principales (ACP) (Guisan et al., 2014). Las métricas más utilizadas para medir el desplazamiento del centroide son: (1) Expansión, que mide la proporción del desplazamiento en el centroide ecológico de la especie a nuevas características ambientales en el área de distribución invadida debido a una rápida evolución adaptativa y/o interacciones bióticas; y (2) Desllenado, que mide la proporción de nicho ecológico que es adecuado para el desarrollo de la especie. La métrica de desllenado proporciona una primera aproximación para determinar las posibles áreas de futura invasión de una especie (Guisan et al., 2014; Petitpierre et al., 2012).

El cardo lanza (*Cirsium vulgare* (Savi) Ten.) es una planta herbácea bienal o perenne, ocasionalmente anual, espinosa, erecta, de hasta 2 m de altura. Sus hojas basales forman una roseta y la planta produce de 150 a 250 flores con corolas púrpuras. Su fruto es un aquenio. Su distribución nativa se sitúa en Eurasia y está ampliamente naturalizada en muchos países del mundo. *C. vulgare* se ha convertido en una planta invasora difícil de erradicar debido principalmente a la alta producción y resistencia de sus semillas, su forma de vida viable y su patrón de germinación secuencial. En particular, *C. vulgare* desplaza a especies más pequeñas al monopolizar la captación de luz y extraer más eficientemente los recursos subterráneos a través de sus densas raíces (Petryna et al., 2002).

El presente trabajo profundiza en esta hipótesis de cambio de nicho a través de los territorios del mundo utilizando la especie cardo lancero (*Cirsium vulgare* (Savi) Ten.). *C. vulgare*, considerada una de las especies invasoras más prolíficas del mundo. Es originaria de Eurasia y está naturalizada en varios países, extendiéndose por todos los continentes excepto la Antártida (Mitich, 1998). Esta especie representa una grave amenaza en áreas protegidas y santuarios de biodiversidad de todo el mundo. Se han aplicado distintos tipos de métodos de control, desde la eliminación mecánica y la aplicación de agentes químicos hasta el control biológico (Cripps et al., 2020).

Probamos la aplicación de las metodologías descritas anteriormente utilizando datos de presencia georreferenciados de la plataforma Global Biodiversity Information Facility (GBIF) junto con una amplia revisión bibliográfica de la distribución de la especie. Las capas raster se descargaron de los repositorios de Chelsa y se remuestrearon a 10×10 km. La parametrización se realizó de acuerdo con trabajos previos a diferentes niveles regionales sobre invasiones biológicas (Battini et al., 2019; Broennimann & Guisan, 2008; Goncalves et al., 2014).

El objetivo de este trabajo es probar la aplicación de metodologías ecoinformáticas específicas para explicar y predecir la adaptabilidad a nuevos entornos de ciertas especies invasoras que actualmente se distribuyen a escala global.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

A. Conjunto de datos y variables ambientales

En el presente estudio, se descargaron, procesaron y filtraron 387.510 datos de ocurrencia de The Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.org (fecha de acceso: 3 de abril de 2020)) para eliminar citas incorrectas, duplicadas o mal georreferenciadas, así como para homogeneizar sus resoluciones. Así, se generaron cuadrículas de 10×10 km en el espacio geográfico para evitar sesgos (Hernández-Lambrano et al., 2017). Se obtuvo 24.632 cuadrículas en el área de distribución nativa en Eurasia. Para las áreas de distribución invadidas, se obtuvieron 2.967 cuadrículas en Norteamérica, 176 en Sudamérica, 284 en África y 7.356 en Oceanía “Fig. 1”.

Se utilizó un conjunto de variables relacionadas con el clima y la huella humana (Tabla 1). Las variables climáticas (patrones estacionales y anuales de temperatura y precipitaciones) estaban disponibles en bases de datos climatológicos de alta resolución para las superficies terrestres de la Tierra (CHELSA; <http://chelsaclimate.org/> (fecha de acceso: 5 de abril de 2020)), que proporciona estimaciones climáticas mejoradas en paisajes con topografía compleja a resoluciones espaciales de 30 segundos de arco (~ 1 km).

En la “Fig 1” se detallan las zonas de los rangos, lo cuales se definieron basándose en las presencias filtradas (manchas negras) y el análisis bibliográfico de *C. vulgare*. El área de distribución nativa, representada con el color rojo claro, abarca casi toda Eurasia. El área de distribución invadida, representada con el color amarillo, incluye: NOA-América del Norte; SA-América del Sur, excluyendo algunos países (Venezuela, Uruguay, Paraguay, Surinam, Guyana y Guyana Francesa); AF-África, en zonas pertenecientes algunos países (Sudáfrica, Etiopía, Ruanda y Kenia); y OCE-Oceanía, todo el continente. Las zonas que no pertenecen a ninguno de los dos rangos están representadas en gris.

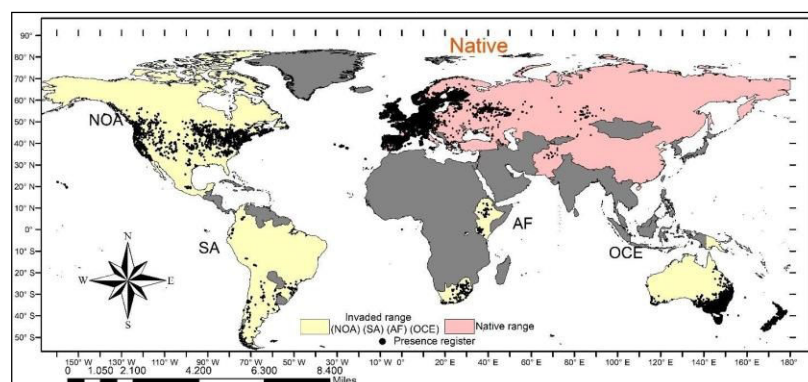


Figura 1. Zonas El mapa muestra todas las zonas para los rangos nativos e invadidos.

La radiación solar se obtuvo de la base de datos WorldClim (<https://www.worldclim.org> (consultado el: 5 de abril de 2020)) con resoluciones espaciales de 30 segundos de arco. Debido a su efecto sobre la distribución de especies invasoras, incluimos una variable

relacionada con la huella humana en el paisaje (<https://wchumanfootprint.org> (fecha de consulta: 5 de abril de 2020)).

TABLA I. VARIABLES EXPLICATIVAS SELECCIONADAS, EN LA PRIMERA COLUMNA DE LA TABLA SE MUESTRA LA ABREVIATURA QUE SE UTILIZÓ EN ESTE ESTUDIO PARA REPRESENTAR LAS VARIABLES SELECCIONADAS; EN LA SEGUNDA, EL NOMBRE COMPLETO DE CADA VARIABLE; Y EN LA TERCERA EL TIPO DE VARIABLE, ES DECIR, SI ES CLIMÁTICA O NO CLIMÁTICA.

<i>Código</i>	<i>Nombre</i>	<i>Tipo</i>
<i>Bio 1</i>	Temperatura media anual	Climática
<i>Bio 4 Bio 12</i>	Temperatura Estacionalidad Precipitaciones anuales	
<i>Bio 15</i>	Estacionalidad de las precipitaciones	
<i>Rad_sd HFP</i>	Desviación típica de la radiación Huella humana	No climático

Por último, para evitar la correlación cruzada dentro de las variables ambientales seleccionadas, se realizó una prueba de multicolinealidad en el software R como en (Hernández-Lambrano et al., 2017). Las variables explicativas finales seleccionadas se muestran en la “Tabla 1”. Todo el procesamiento de la información espacial se realizó con la herramienta Spatial Analyst Tool de ArcGIS 10.5.

B. Medición del cambio de nicho y Modelos recíprocos de nicho ecológico: Calibración y evaluación

El cambio de nicho de *C. vulgare* se midió a partir de la envolvente ambiental de la especie representada por variables explicativas, que contienen factores climáticos y no climáticos “Tabla 1”. El proceso consiste en calibrar un ACP con las áreas efectivamente ocupadas por la planta en sus rangos nativo e invadido y las condiciones ambientales dentro de toda el área de estudio, se utilizó R con la biblioteca "ecospat" (Petitpierre et al., 2012; Phillips et al., 2017).

Para explorar la conservación de nicho a través de las áreas de distribución de *C. vulgare*, se generaron Modelos de Nicho Ecológico que se compararon entre sí de forma recíproca utilizando el método Programa MaxEnt. Se proyectaron los modelos nativos en las áreas de distribución introducidas y se compararon visualmente con los modelos calibrados con los datos de presencia en el área de distribución introducida, al ajustar estos modelos, se establecieron 15 réplicas utilizando el 80% de los datos para la calibración y el 20% restante para la evaluación, la selección de clases de características (autofeature), un valor multiplicador de regularización de 1, un máximo de 500 iteraciones y 10.000 puntos de fondo. Para seleccionar los puntos de fondo, generamos un mapa Kernel Density para dibujar puntos de fondo al azar en MaxEnt (Elith et al., 2011; Hernández-Lambrano et al., 2017). Se midió la importancia de las variables comparando el jackknife de los valores de ganancia de entrenamiento cuando los modelos se hicieron con variables individuales.

Para evitar proyecciones en entornos ajenos a aquellos en los que se habían entrenado los modelos, se utilizó la opción "fade-by-clamping" de MaxEnt, que elimina los píxeles muy marcados de las predicciones finales. El rendimiento predictivo de cada modelo se evaluó mediante una validación cruzada de 15 veces y el área bajo la curva receiver operating

characteristic (AUC), que mide la capacidad de un modelo para discriminar los registros de presencia de los de fondo (0,5 = aleatorio, 1 = perfecto).

III. RESULTADOS

A. 3.1. Análisis de nichos medioambientales

Para las regiones objeto de este estudio, América del Norte (NOA), América del Sur (SA), África (AF), y Oceanía (OCE) “Fig. 1”, se observó un claro cambio de nicho para *C. vulgare* entre el área de distribución nativa y la invadida. El solapamiento de nichos "D" (Tabla 2) entre nichos fue mucho mayor en NOA y OCE que en SA y AF. Las métricas de desplazamiento de nicho para NOA revelaron que existe una gran proporción de ambientes comunes ocupados entre rangos y que la especie se ha expandido ("expansionado") hacia ambientes más cálidos (Bio 1) y con menor variación de temperatura (Bio 4). Por otro lado, hay una proporción muy baja de entornos con condiciones óptimas aún no ocupados ("desocupación", Figura 2a,e). Las métricas también indican que las presencias están bastante asociadas a actividades antropogénicas (HFP), algo similar ocurre en OCE pero en este caso se observó una menor expansión “Fig. 2d,h”. En el caso de SA “Fig. 2b,f” y AF “Fig. 2c,g”, la tendencia climática de la expansión fue similar a la de NOA y OCE, pero también se observó que la especie tiende hacia ambientes con mayor estacionalidad de las lluvias (Bio 15). La métrica no mostró variaciones significativas al considerar toda la extensión de los ambientes o sólo los ambientes marginales, es decir, el percentil 90, excepto para AF, donde se observó que los ambientes sin relleno presentaron una mayor proporción considerando la totalidad de los ambientes disponibles. Del mismo modo, se constató que, en todos los análisis, los ambientes con menor radiación presentaron una tendencia generalizada “Fig. 2”.

TABLA II. MÉTRICAS DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) PARA *C. VULGARE*. LAS MÉTRICAS PARA EL SOLAPAMIENTO DE NICHOS (D DE SCHOENER) LA INTERSECCIÓN, ES DECIR, CONSIDERANDO EL PERCENTIL (90%) PARA ELIMINAR LOS AMBIENTES MARGINALES ENTRE LOS RANGOS NATIVO E INVADIDO (AMBIENTES MARGINALES), Y CONSIDERANDO TODA LA EXTENSIÓN DE AMBIENTES DISPONIBLES (TODA LA EXTENSIÓN AMBIENTAL).

<i>Gama</i>	<i>Métrica D de Schoener</i>	<i>Entornos marginales</i>		<i>Todo el alcance medioambiental</i>			
	<i>D. Solapamiento</i>	<i>Estabilidad</i>	<i>Expansión</i>	<i>Rellenar</i>	<i>Estabilidad</i>	<i>Expansión</i>	<i>Rellenar</i>
<i>Nativo vs. NOA</i>	0.5486	0.8668	0.1331	0.0002	0.8642	0.1357	0.0002
<i>Nativo vs. SA</i>	0.3417	0.5411	0.4588	0.0557	0.4197	0.5802	0.0567
<i>Nativo vs. AF</i>	0.2522	0.2434	0.7565	0.3613	0.2291	0.7708	0.8097
<i>Nativo vs. OCE</i>	0.4761	0.9440	0.0559	0.1491	0.9410	0.0589	0.2713

Según la prueba de equivalencia realizada entre ambas áreas de distribución, los nichos ocupados en SA eran similares a los ocupados en su área de distribución nativa, mientras que OCE era la región con más diferencias respecto al nicho de origen. Además, la prueba de similitud mostró que, salvo en la región NOA, los resultados se repetían. Los resultados indicaron que, en cierta proporción de las regiones, los nichos no eran más similares de lo esperado por azar. Es decir, en NOA, los nichos eran más parecidos al nicho de la región nativa de lo que cabría esperar por azar “Fig. 3”.

B. Modelos de nichos ecológicos recíprocos

Los modelos generados para todas las regiones mostraron un ajuste adecuado de los modelos en comparación con el modelo aleatorio, con buenos valores de AUC (Tabla 3), y una tasa de omisión relativamente baja, lo que indica que la propia presencia de la especie estaba correlacionada con los ambientes más adecuados para ella. La variable más importante para *C. vulgare* en su área de distribución nativa fue la HFP, precedida por la radiación solar (Rad_sd) (Tabla 4).

Nuestros resultados para la región nativa muestran un alto ajuste de las zonas de idoneidad con la presencia conocida de la especie, lo que era de esperar dada la mayor extensión histórica de la colonización de esta especie “Fig. 4”. La predicción del modelo nativo proyectado hacia el NOA “Fig. 5a” fue capaz de predecir con bastante precisión las áreas donde actualmente se registra la presencia de *C. vulgare*. La proyección calibrada en el área de distribución invadida “Fig. 5b” mostró que existen zonas en el centro del subcontinente,

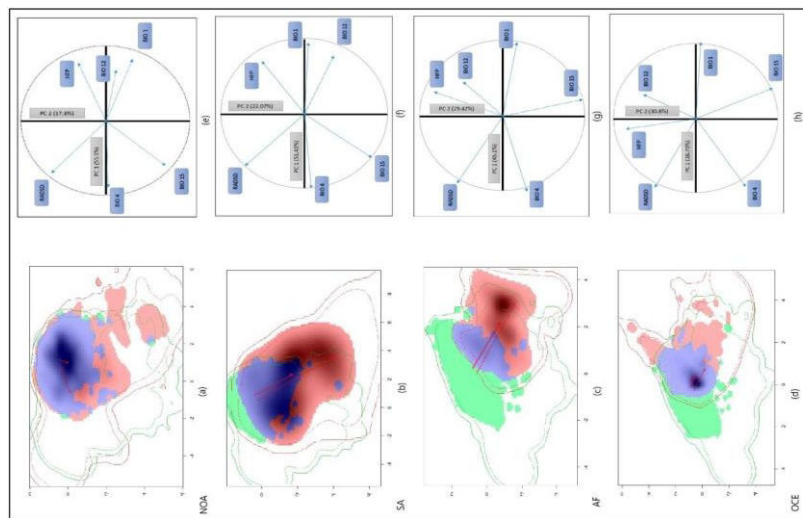


Figura 2. Análisis de la dinámica del nicho

con varias áreas de alta idoneidad para el hábitat que se extienden hacia el oeste. El análisis de variables determinó que HFP y Rad_sd eran las variables más representativas para este modelo (Tabla 4). En el caso de SA “Fig. 6a”, el modelo nativo predijo bastante bien las áreas de presencia de la especie (al sur de Brasil, Chile y Argentina) y también predijo hábitats adecuados en Uruguay, pero no acertó en áreas con registros de presencia en el norte de Argentina, el sur de Bolivia y Perú, y las zonas montañosas de Ecuador y Colombia. El modelo del rango de SA invadido “Fig. 6b” predijo hábitats altamente viables a lo largo de Chile y en la Cordillera de los Andes en Ecuador y Colombia. Asimismo, la temperatura media anual (Bio 1) y la temperatura estacional (Bio 4) (Tabla 4) fueron las variables explicativas con mayor contribución al calibrar el modelo de SA invadido. En el caso de AF, la predicción del modelo autóctono “Fig. 7a” fue especialmente precisa en el norte de África, en la región mediterránea, y en Sudáfrica, donde las zonas con registros de *C. vulgare* fueron correctamente predichas por nuestro modelo, aunque falló en las zonas orientales del continente africano. Por otro lado, el modelo calibrado en el área de distribución invadida de AF “Fig. 7b” predijo áreas de alto potencial de hábitat en Etiopía y Kenia. Las variables más importantes para la FA fueron Bio 1 y Bio 4 (Tabla 4). Para OCE, la predicción del modelo nativo “Fig. 8a” coincide bastante bien con los registros de la especie, mientras que el modelo del área de distribución invadida para esta región predijo áreas de hábitat adecuado para *C. vulgare* a lo largo de Papúa Nueva Guinea en el norte de Oceanía. El modelo calibrado sobre el área de distribución invadida indica que la especie ocupa una gran parte de Australia y que existen entornos adecuados para una mayor expansión. Otra zona adecuada es Nueva

Zelanda, donde la especie está ampliamente distribuida “Fig. 8b”. Las variables más importantes fueron Bio 4 y Rad_sd (Tabla 4).

Así como se observa en la “Fig. 2” la superposición de nicho para cada zona de distribución invadida con la zona de distribución nativa con 10 km de resolución de cuadrícula se muestra en (a) NOR-América del Norte, (b) SA-América del Sur, (c) AF-África, y (d) OCE-Oceanía. Asimismo, las líneas rojas continuas y discontinuas indican el 100% y el 90% de los entornos de fondo disponibles para *C. vulgare*, respectivamente. Las áreas rojas sólidas indican la expansión, es decir, las áreas que están realmente ocupadas por la especie (sólo para el área de distribución nativa). El color verde sólido muestra las áreas que satisfacen los requisitos de la especie pero que no han sido ocupadas por ella, es decir, el no relleno (sólo para el área de distribución invadida). El color azul sólido pertenece a la estabilidad, que no supera la proporción de nicho compartido entre el área de distribución nativa y la invadida. La flecha roja continua muestra la distancia ambiental entre la mediana de la densidad de distribución de cada área de distribución, y la flecha roja discontinua muestra la distancia ambiental entre la mediana del espacio ambiental de cada área de distribución. La contribución de las variables climáticas en los dos primeros ejes del ACP y la correlación de variables para cada una de las zonas se muestran, respectivamente, en (e-h).

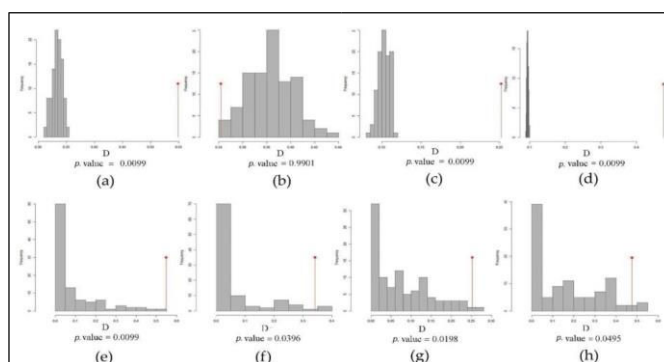


Figura 3. Pruebas de equivalencia y similitud

En la “Fig. 3” se observan las pruebas de equivalencia y similitud para comparar los nichos entre los rangos nativo e invadido. La primera fila muestra los valores de equivalencia, es decir, las frecuencias observadas para el índice de solapamiento de nicho (D) en relación con el D esperado para $p = 0,05$ (a-d). La similitud de nicho se muestra en la segunda fila (e-h). La primera columna compara el área de distribución nativa con Norteamérica (a,e), la segunda columna compara el área de distribución nativa con Sudamérica (b,f), la tercera columna compara el área de distribución nativa con África (c,g), y la cuarta columna compara el área de distribución nativa con Oceanía (d,h).

TABLA III. RESULTADOS DE LA PRECISIÓN DEL MODELO UTILIZANDO EL ÁREA BAJO LA CURVA RECEIVER OPERATING CHARACTERISTIC (AUC).

Valores AUC									
Formación							Prueba		
Nativo	NOA	SA	AF	OCENativa NOA			SA	AF	OCE
0.67	0.89	0.98	0.98	0.810	.67	0.88	0.97	0.98	0.81

TABLA IV. IMPORTANCIA DE LAS VARIABLES UTILIZANDO LA MEDIA +/- LA DESVIACIÓN ESTÁNDAR DE LA CONTRIBUCIÓN DE LAS MISMAS VARIABLES COMO PRODUCTO DE LAS TRES RÉPLICAS REALIZADAS PARA CADA MODELO EN LOS RANGOS NATIVO E INVADIDO.

Variable	Área de distribución nativa	Polígono invadido			
		NOA	SA	AF	OCE
Bio 1	0.79 ± 8.37	15.3 ± 1.4	25.9 ± 4.4	31.4 ± 1.1	1.6 ± 4.4
Bio 4	4.4 ± 6.8	4.8 ± 5.0	43.8 ± 4.6	37 ± 2.3	47.8 ± 9.8
Bio 12	14.7 ± 6.4	12.9 ± 1.14	2.5 ± 6.8	5.3 ± 1.0	3.6 ± 1.4
Bio 15	2.2 ± 3.9	2.7 ± 2.6	3.6 ± 3.1	2.9 ± 1.9	13.8 ± 1.2
Rad_sd	29.7 ± 4.8	22.1 ± 2.1	5.4 ± 4.1	4.7 ± 2.9	25 ± 1.8
HFP	48.0 ± 2.4	41.9 ± 4.4	19.1 ± 1.2	18.4 ± 1.1	8.1 ± 1.2

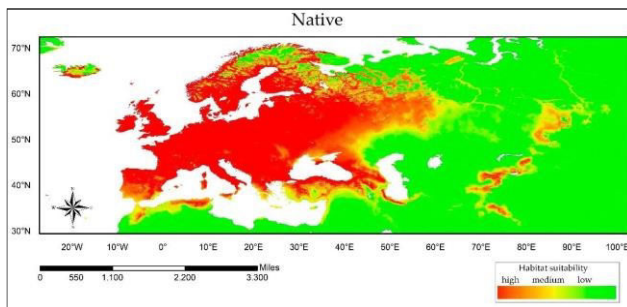


Figura 4. Modelo de área de distribución nativa. El rojo indica una mayor idoneidad del hábitat para *C. vulgare*. El amarillo indica una idoneidad media, mientras que el verde claro indica una idoneidad baja o nula a medida que se aclara.

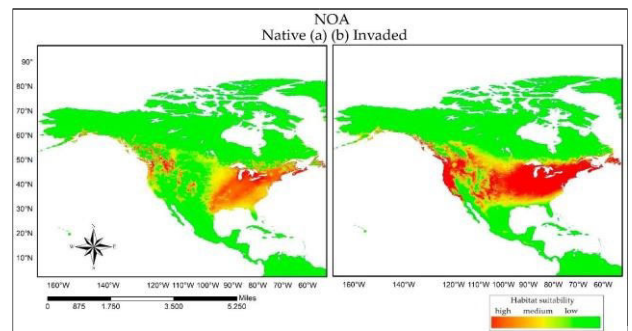


Figura 5. (a) Modelo nativo proyectado en NOA. (b) Modelo del área de distribución invadida calibrado en NOA. El rojo indica una mayor idoneidad del hábitat para *C. vulgare*. El amarillo indica una idoneidad media, mientras que el verde claro indica una idoneidad baja o nula a medida que se aclara.

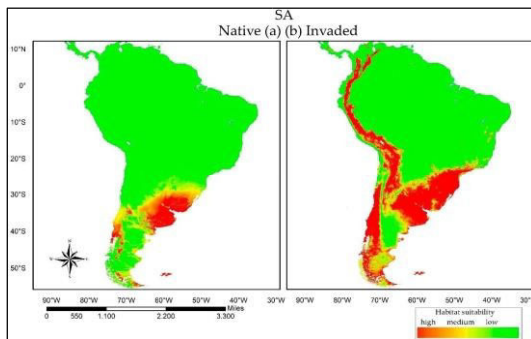


Figura 6. (a) Modelo nativo proyectado en SA. (b) Modelo del área de distribución invadida calibrado en SA. El rojo indica una mayor idoneidad del hábitat para *C. vulgare*. El amarillo indica una idoneidad media, mientras que el verde claro indica una idoneidad baja o nula a medida que se aclara.

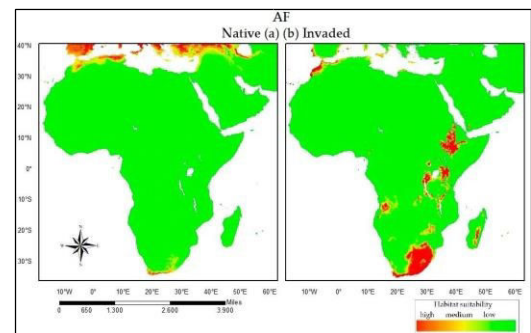


Figura 7. (a) Modelo nativo proyectado en AF. (b) Modelo del área de distribución invadida calibrado en AF. El rojo indica una mayor idoneidad del hábitat para *C. vulgare*. El amarillo indica una idoneidad media, mientras que el verde claro indica una idoneidad baja o nula a medida que se aclara.

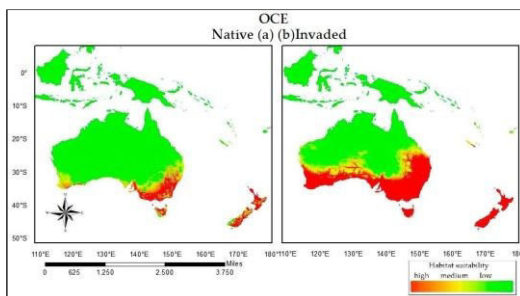


Figura 8. (a) Modelo nativo proyectado en OCE. (b) Modelo del área de distribución invadida calibrado en OCE. El rojo indica una mayor idoneidad del hábitat para *C. vulgare*. El amarillo indica una idoneidad media, mientras que el verde claro indica una idoneidad baja o nula a medida que se aclara.

IV. DISCUSIÓN

El estudio y la comprensión de las invasiones biológicas son elementos críticos ya que pueden proporcionar información crucial sobre el impacto de las especies invasoras y sus áreas de invasión potencial con el fin de desarrollar estrategias y medidas de prevención eficaces. Estudios a nivel regional (Battini et al., 2019) construidos con variables predictoras adecuadamente seleccionadas han permitido una mejor caracterización de los cambios de nicho ecológico a diferentes escalas y en diferentes etapas de la invasión (Guisan et al., 2014). Sin embargo, definir las razones por las que esto ocurre es complejo debido a los diferentes procesos implicados en la invasión de una especie y, por supuesto, es imprescindible la aplicación de metodologías adecuadas para afrontar elementos de la dinámica de nichos ecológicos. Un desplazamiento del centroide del nicho puede implicar que la especie ha encontrado nuevas condiciones adecuadas dentro del área de distribución invadida en un clima no análogo (clima ausente en su distribución nativa), lo que implicaría un cambio en el nicho realizado, pero dentro del rango de tolerancia del nicho fundamental de la especie a través de un mecanismo de preadaptación, es decir, en algún momento, la especie podría haberse desarrollado en el clima en cuestión (Webber et al., 2012). Otra posibilidad es que la especie sufriera cambios a nivel genético más allá de su nicho fundamental y se adaptara a las nuevas condiciones ambientales. Se ha determinado que *C. vulgare* se ha adaptado y proliferado a las condiciones de los ecosistemas de dunas en Chile, presentando características terófitas. Estas nuevas capacidades pueden haberse desarrollado en toda el área de distribución invadida, aunque es posible que se trate de una característica preexistente de la especie, coincidiendo con lo que ocurre con otras especies terofíticas que se han descrito en algunas zonas del Mediterráneo donde *C. vulgare* tiene su área de distribución nativa. Por otro lado, el establecimiento de especies en nuevos ambientes no es una cuestión tan sencilla al margen de la plasticidad fenotípica y la adaptación genética, ya que las interacciones biológicas juegan un papel crucial en los procesos de colonización de nuevos territorios. Un estudio reciente demostró que las especies del género *Cirsium* (L.) Mill., al compartir generalmente sus preferencias ambientales y encontrarse a menudo en la misma zona geográfica, son capaces de compartir material genético mediante polinización cruzada. Esto generaría una mayor diversidad genética e implicaría posibles capacidades de adaptación a nuevos entornos (Sheidai et al., 2013). Algunos estudios de control de malas hierbas (Cripps et al., 2020) para *C. vulgare* han demostrado que esta especie tiene muchos competidores naturales, principalmente insectos herbívoros que se alimentan de la planta, reduciendo su capacidad de producir semillas. Estos enemigos naturales se han utilizado para controlar la proliferación de la planta principalmente en Norteamérica, Sudáfrica y Oceanía. Sin embargo, la capacidad de producción y la resistencia de las semillas de esta especie la convierten en un adversario muy difícil. *C. vulgare* es una mala hierba con una capacidad de competencia bastante eficiente y con una alta resistencia a los sistemas de control químico, especialmente en el sur de Australia, donde estos casos son comunes con otras especies no necesariamente de cardos (Chauhan & Jha, 2020).

Hubo una gran variación en el ratio de desocupación al utilizar estos ambientes, lo que significaría posibles futuras áreas de invasión. Por otro lado, la región SA no presentó una variabilidad tan significativa en el uso de ambientes marginales, pero los valores de expansión fueron mucho más representativos en comparación con NOA y OCE. Además, hay una proporción importante del nicho nativo que la especie ha conservado, pero también hay una proporción de nicho no ocupado. Esto podría deberse a que la especie aún no se ha introducido en estas zonas. Alternativamente, podría atribuirse a la existencia de alguna barrera geográfica, al tratarse de un continente con grandes accidentes geográficos, o a interacciones biológicas con otros organismos -presión depredadora o competencia por

recursos- que no le han permitido asentarse (Petitpierre et al., 2012). En el caso de la FA, las métricas mostraron que había una proporción bastante baja de solapamiento de nichos en relación con el área de distribución nativa. De hecho, fue la más baja en comparación con las otras tres regiones analizadas, pero, curiosamente, las métricas de expansión fueron bastante altas y bastante constantes al incluir entornos marginales. Por otro lado, la métrica de relleno varió drásticamente ya que fue moderada sin ambientes marginales, y la métrica alcanzó un valor importante al incluir estos ambientes. Resulta interesante que la dirección del desplazamiento de las especies en todas las regiones fuera, en general, hacia ambientes más cálidos y con menor variación de temperatura.

Según los datos del AUC, el rendimiento de nuestros modelos es estadísticamente aceptable (Broennimann & Guisan, 2008; Hernández-Lambrano et al., 2017). El análisis de la importancia de las variables indica el papel muy importante de la temperatura anual y estacional en la distribución de las especies de estudio (Tabla 4). Las predicciones de los modelos “Fig. 5-8” muestran algunas diferencias con respecto a la distribución actual de la especie “Fig. 1”. En este sentido, es importante señalar que, para este tipo de especies, es necesario considerar variables más allá de las bioclimáticas (Hernández-Lambrano et al., 2017). En nuestro caso, la inclusión de la Huella Humana (HFP) nos proporcionó una visión de cómo las actividades antropogénicas están especialmente ligadas a la distribución de *C. vulgare*. Esto también se ha observado, por ejemplo, en estudios realizados en África (Cripps et al., 2020) y en Nueva Zelanda (Cripps et al., 2020), donde las especies invasoras estudiadas proliferan principalmente en eriales, bordes de carreteras y zonas de cultivo de pastos. En nuestro caso, al analizar el peso de la Huella Humana (HFP) “Fig. 2h”, observamos una relación entre la proliferación de nuestras especies en zonas donde el hombre modificó el paisaje natural, siendo una de las más destacadas en el ámbito de la producción agrícola (Zhang et al., 2020).

V. CONCLUSIONES

Cuando analizamos las métricas de solapamiento de nicho entre regiones, observamos que el uso de ambientes marginales producía una variación en los valores obtenidos, algo previamente comprobado en otras especies invasoras. En nuestro caso, se cumplió en casi todas las regiones. Por ejemplo, en el NOA, los valores fueron prácticamente los mismos, aunque los valores en la expansión y el relleno fueron bastante bajos (Tabla 2, “Fig. 2”). Esto puede deberse a la similitud entre nichos que existe entre esta región y su región nativa “Fig. 4”. En el caso de OCE, los valores de expansión mostraron una ligera variación al utilizar ambientes marginales, pero la región también presentó valores bajos en la expansión.

Es evidente que existe una correlación entre la intervención humana y la proliferación y éxito de las especies invasoras, y algunos estudios han puesto de manifiesto la vulnerabilidad de los ecosistemas invadidos, haciendo hincapié en la estructura del paisaje como factor determinante del éxito de la invasión.

Esta contribución pretende demostrar que la combinación de herramientas y métodos de predicción e inferencia de posibles invasiones futuras con una adecuada selección de variables climáticas y no climáticas, teniendo en cuenta una visión global de la distribución de las especies a nivel regional, puede ser un punto de partida para comprender las tendencias generales de las invasiones biológicas. Asimismo, a través de la comparación de los diferentes tipos de necesidades ecológicas de las especies objetivo, se puede conseguir información básica para desarrollar estrategias de control eficaces y ajustadas a cada territorio e invertir recursos de forma más rentable para proteger la biodiversidad autóctona.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alharbi, W., & Petrovskii, S. (2018). Patterns of invasive species spread in a landscape with a complex geometry. *Ecological Complexity*, 33, 93-105. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.11.002>
- Battini, N., Farias, N., Giachetti, C. B., Schwindt, E., & Bortolus, A. (2019). Staying ahead of invaders: Using species distribution modeling to predict alien species' potential niche shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 612, 127-140. <https://doi.org/10.3354/meps12878>
- Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4(5), 585-589. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0254>
- Carlos-Júnior, L. A., Barbosa, N. P. U., Moulton, T. P., & Creed, J. C. (2015). Ecological Niche Model used to examine the distribution of an invasive, non-indigenous coral. *Marine Environmental Research*, 103, 115-124. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.10.004>
- Chauhan, B. S., & Jha, P. (2020). Glyphosate Resistance in *Sonchus oleraceus* and Alternative Herbicide Options for Its Control in Southeast Australia. *Sustainability*, 12(20), Article 20. <https://doi.org/10.3390/su12208311>
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19651-19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- Cripps, M., Navukula, J., Casonato, S., & van Koten, C. (2020). Impact of the gall fly, *Urophora stylata*, on the pasture weed, *Cirsium vulgare*, in New Zealand. *BioControl*, 65(4), Article 4. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10007-0>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Estrada, A., Morales-Castilla, I., Caplat, P., & Early, R. (2016). Usefulness of Species Traits in Predicting Range Shifts. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(3), 190-203. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.014>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111468>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(5), 260-269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Gutiérrez-Hernández, O., & García, L. V. (2019). *La dimensión geográfica de las invasiones biológicas en el Antropoceno: El caso de *Xylella fastidiosa**. <https://doi.org/10.21138/bage.2771>
- Hernández-Lambrano, R. E., González-Moreno, P., & Sánchez-Agudo, J. Á. (2017). Towards the top: Niche expansion of *Taraxacum officinale* and *Ulex europaeus* in mountain regions of South America. *Austral Ecology*, 42(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/aec.12476>
- Hierro, J. L., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93(1), 5-15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>
- Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P. C., Blom, I. J., Chown, S. L., Daru, B. H., Ripley, B. S., Louw, A., & Greve, M. (2019). Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), Article 5. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>
- Mitich, L. W. (1998). Bull Thistle, *Cirsium vulgare*. *Weed Technology*, 12(4), 761-763. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00044675>
- Parravicini, V., Azzurro, E., Kulbicki, M., & Belmaker, J. (2015). Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: An illustration using Mediterranean fish invaders. *Ecology Letters*, 18(3), 246-253. <https://doi.org/10.1111/ele.12401>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419-433. <https://doi.org/10.1086/378926>
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petryna, L., Moora, M., Nuñez, C. o., Cantero, J. j., & Zobel, M. (2002). Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 5(2), 195-202. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00549.x>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), Article 7. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., ... Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sheidai, M., Zanganeh, S., Haji-Ramezani, R., Nouroozi, M., Noormohammadi, Z., & Ghsemzadeh-Baraki, S. (2013). Genetic diversity and population structure in four *Cirsium* (Asteraceae) species. *Biologia*, 68(3), 384-397. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0162-x>
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), Article 2. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Webber, B. L., Le Maitre, D. C., & Kriticos, D. J. (2012). Comment on "Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders". *Science*, 338(6104), 193-193. <https://doi.org/10.1126/science.1225980>
- Zhang, X., Wei, H., Zhao, Z., Liu, J., Zhang, Q., Zhang, X., & Gu, W. (2020). The Global Potential Distribution of Invasive Plants: *Anredera cordifolia* under Climate Change and Human Activity Based on Random Forest Models. *Sustainability*, 12(4), Article 4. <https://doi.org/10.3390/su12041491>