

UCH-FC
MAG-B
A474
C. 1

**DETERMINACIÓN DEL GRADO DE
INVASIVIDAD DE ESPECIES EXÓTICAS EN
CHILE: *UNA APROXIMACIÓN DESDE EL
NICHO CLIMÁTICO DE LAS ESPECIES***

Tesis

Entregada A La

Universidad De Chile

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

LUA ANDREA ALVES BURGOS

Enero, 2017

Director de Tesis Dr. : RAMIRO O. BUSTAMANTE

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

LUA ANDREA ALVES BURGOS

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 9 de Enero del año 2017.

Director de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

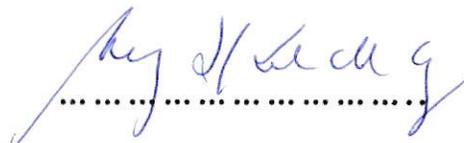


Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Alejandra González



Dra. Mary Kalin



Juventud divino tesoro,
Te vas para no volver!
Cuando quiero llorar no lloro
Y a veces lloro sin querer.

(Canción de Otoño en Primavera)

Rubén Darío

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mi familia, incondicional. Siempre apoyando mis decisiones de una u otra forma, las entiendan o no. Especialmente a mi mamá Alicia Burgos, compañera de vida y mujer de acción, y a mis tatas Alicia y Gastón, personas de reflexión.

A mis compañeros de laboratorio y a mi tutor, profesor Ramiro Bustamante, por su gran dedicación y profundo compromiso para con mi formación y logros académicos.

A mi mundo paralelo, compuesto por mis amigas y amigos de la vida, la danza, los viajes y muy especialmente a Alberta.

A Alejandra González y Mary Kalin, por sus observaciones y corrección. Y para finalizar, al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), proyecto ICM P05-002.

ÍNDICE

Introducción	1
Hipótesis	4
Objetivos	5
Metodología	6
Resultados	14
Discusión	22
Conclusiones	27
Bibliografía	28
Anexo 1	31
Anexo 2	32
Anexo 3	34
Anexo 4	36
Anexo 5	37

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Ejemplo hipotético que muestra el comportamiento de los atributos del nicho en un espacio bi-variado que incluye temperatura y precipitación. La amplitud de nicho está definida como el rango total de una condición climática. La posición del nicho, representado por las líneas segmentadas, se refiere a la distancia entre el valor medio de cada especie, relacionado con sus óptimos ambientales y el valor medio del sobre climático. El área de intersección (entramado) entre el nicho climático de la especie y el espacio climático disponible en Chile representa el grado de ajuste de la especie a esas nuevas condiciones. El resto del área (en blanco) representa el sobre climático existente a nivel global. 8
- Figura 2: Clasificación de las especies según: familia (A), tipo de reproducción (B), tipo raunkier (C) y origen biogeográfico (D). 14
- Figura 3: Correlación entre atributos amplitud (A) y posición (B) del nicho en relación a la temperatura y las precipitaciones para tres clasificaciones: 1. Origen biogeográfico; 2. Tipo de Vida Raunkier y 3. Filiación Taxonómica. Las amplitudes de nicho para ambas variables ambientales presentan una correlación de $R = 0,390$, $p = 0,005$. Las posiciones de nicho para ambas variables ambientales presentan una correlación de $R = 0,330$, $p = 0,020$. 16
- Figura 4: Representación bi-dimensional de la amplitud (eje X) y posición del nicho térmico (eje y) para 49 especies exóticas documentadas en Chile. A modo de comparación, cada valor para cada variable de nicho fue estandarizado en relación al promedio del conjunto de especies. Así, valores positivos indican valores mayores que el promedio y valores negativos, valores menores que el promedio. Especies en el cuadrante I son menos tolerantes ambientalmente porque poseen valores de amplitud menores y además se encuentran más alejadas de sus óptimos ambientales pues presentan valores de posición mayores. Por el contrario, especies en cuadrante IV son más tolerantes y adicionalmente sus óptimos ambientales están mejor representados. Valores sin transformar en Anexo 2. 17
- Figura 5: Grado de invasividad de las especies (en verde) de mayor a menor en base a su área potencial de distribución en Chile. El resto de las barras representa la contribución de cada atributo del nicho (los cuatro) sobre dicha área. Se utilizó la transformación logarítmica de las variables para mejorar su expresión gráfica. Valores sin transformar en Anexo 2. 19
- Figura 6: Relación entre los atributos del nicho y el grado de invasividad de las especies, estimado como el área potencial que la especie puede ocupar. 20

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Categorización de las plantas exóticas en Chile según el número de regiones administrativas donde han sido descritas.	6
Tabla 2: GLM Nicho. Atributos 'Amplitud de Temperatura' y 'Posición de Temperatura'. $R^2 = 0.55$. AIC = 1282.74, gl. = 4	21
Tabla 3: GLM atributos biológicos considera atributos: origen biogeográfico, tipo raunkier, familia y sus interacciones. $R^2 = 0.20$. AIC = 1321, gl. = 8	21
Tabla 4: GLM total, considera todos los atributos y sus interacciones. $R^2 = 0.62$. AIC = 1286.9, gl. = 10	21

RESUMEN

Conocer los factores que determinan el éxito invasivo de especies exóticas es de suma urgencia pues éstas afectan directamente el equilibrio ecológico-económico de la zona invadida (Millennium Ecosystem Assessment 2005).

En esta tesis se seleccionaron 49 especies exóticas para Chile, se calcularon sus atributos del nicho climático: Amplitud y Posición, mediante el uso de los rangos de tolerancia de las especies y la representatividad ambiental de los requerimientos de las especies respectivamente. Posteriormente, utilizando modelos de distribución de las especies, se proyectaron sus requerimientos climáticos globales dentro Chile para determinar el grado de invasividad potencial de cada una. Para finalizar, se evaluó la importancia relativa de los atributos asociados al nicho climático, en comparación de otros atributos funcionales.

Este estudio concluyó que especies con altas tolerancias y además alto ajuste climático, especialmente asociado a la temperatura, mostraron áreas de distribución potencial mayores. Adicionalmente, el uso de los atributos del nicho climático fue suficiente y superior al uso de otros atributos por sí solos para predecir el grado de invasividad.

Esto posee un gran alcance, pudiendo también ser utilizado en otros organismos; demostrándose que, de forma simple, menos costosa e incluso en casos donde se posee poca información local, pueden entenderse los mecanismos que rigen los rangos de distribución de las especies.

ABSTRACT

To know which drivers determinate what gives to exotic species the potential to invade is crucial now a days, because these species disturb the economic and ecological balance of the invaded region (Millennium Ecosystem Assessment 2005).

In this thesis, it was calculated the climatic niche attributes: breadth and position, of 49 exotic species in Chile. This throughout the climatic tolerance range and the local climatic representation of the species requirements respectively. Then, using a species distribution model, the species global requirements were projected into Chile to determine their invasiveness potential. Finally, it was evaluated the niche attributes relative importance in comparison with another functional attributes.

It was concluded that species with higher tolerances and also higher climatic adjustment, specially associated to temperature, use to also show higher distributions. Additionally, the niche attributes usage was enough and better than the other attributes itself to predict the species invasiveness potential. These findings could be also utilized in other organisms; proving that simpler, cheaper and even in cases with not much local information, the distributional range explanative mechanisms, can be understood.

INTRODUCCIÓN

La invasión biológica se define como la llegada, establecimiento y expansión geográfica de una especie más allá de sus rangos biogeográficos originales, siendo su principal vector de transporte, el Hombre (Richardson y Pysek, 2006). En los últimos años, el explosivo aumento de la actividad humana, el intercambio de mercaderías y personas han traído consigo un incremento en las invasiones (Mack y col. 2000). Las especies invasoras pueden generar impactos económicos, ecológicos y sociales; de hecho, las invasiones biológicas se han vuelto uno de los componentes más relevantes del cambio global (McKinney y Lockwood 1999, Mack y col. 2000, Pimentel y col. 2005, Millennium Ecosystem Assessment 2005).

Durante el proceso de expansión, las características climáticas imponen la primera restricción para la colonización exitosa de una especie (Richardson y col. 2000), debido a que no siempre existe un ajuste entre los requerimientos de las especies (nicho) y la disponibilidad climática en el nuevo ambiente (With y Crist 1995, With y King 2001, With 2004). Así, las especies más invasoras, serían aquellas capaces de sortear estas barreras y por lo tanto expandir sus rangos biogeográficos, expresando un mayor ajuste entre sus requerimientos y las características climáticas; y finalmente una mayor distribución (Rejmanek 1995, Richardson y Pysek 2006; Thuiller y col. 2012).

El nicho ecológico de una especie es el espacio multivariado que incluye al conjunto de variables que determinan su sobrevivencia y reproducción (Hutchinson 1957). El nicho climático se refiere específicamente a las variables climáticas (temperatura y las precipitaciones) que determinan la sobrevivencia y la reproducción de una especie. Los atributos que han sido

utilizados para caracterizar y comparar la invasividad entre especies exóticas son. 1) Amplitud del nicho, referida al rango de tolerancia climática de una especie (Gaston y col. 1997, Thuiller y col. 2005b); mientras mayor sea la amplitud de nicho de una especie, mayor diversidad de ambientes climáticos podrá ella ocupar (Kostikova y col. 2013); 2) Posición del nicho, se refiere al grado de ajuste entre la disponibilidad climática de una región geográfica y los requerimientos climáticos de una especie que ocupe esa nueva región geográfica (Dolelec 2000, Thuiller y col. 2012, Quintero y Wiens 2013). Mientras mayor sea este ajuste, la especie invasora tendrá más probabilidades de ocupar grandes áreas geográficas (Gaston y Blackburn 2000, Gregory y Gaston 2000, Laube y col. 2013, Slatyer y col. 2013, Quintero y Wiens 2013).

Adicionalmente a los atributos del nicho, también se ha reportado la importancia de otros atributos morfo-funcionales que explican el grado de invasividad de las especies. Por ejemplo: el Origen Biogeográfico, Tipo de Reproducción, Forma de Crecimiento o bien la Filiación Taxonómica (Mack 1996, Pysek 1998, Pheloung y col. 1999, Gaertner y col. 2009). Un desafío importante en este tipo de estudios es identificar cuál o cuáles son los atributos que tienen mayor poder explicativo para entender el grado de invasividad de las especies exóticas en sus nuevos rangos geográficos.

Los marcados gradientes bioclimáticos de Chile permiten examinar cómo los nichos climáticos de las especies invasoras se ajustan a las distintas condiciones ambientales existentes a lo largo del país. Además, en Chile existen más de 750 plantas exóticas descritas (Arroyo y col. 2000, Pauchard y col. 2004, Castro y col. 2005, Fuentes y col. 2010, 2012, 2014), las cuales se pueden encontrar a lo largo de todo el país y componen alrededor del 13% de la flora vascular (Villagrán C. y F. Hinojosa 2005).

Los estudios realizados a la fecha se han focalizado en 1) Identificar qué flora exótica está presente y cuándo llegó; 2) Registrar dónde se encuentran estas especies en la actualidad y 3) Investigar cuáles son los atributos que le podrían proporcionar cierto grado de invasividad (Arroyo y col. 2000, Pauchard y col. 2004, Castro y col. 2005, Fuentes y col. 2010, entre otros); proporcionando valiosa información respecto de los patrones que exponen estas especies en el territorio nacional (Quiroz y col. 2009). En este estudio se pretende evaluar la importancia relativa de diversos atributos funcionales y otros asociados al nicho climático de las especies, sobre su éxito invasivo. Para ello, se utilizará una muestra de especies de plantas vasculares exóticas reportadas para Chile, se calcularán sus atributos del nicho y otros atributos funcionales; luego se los relacionarán con el área potencial de distribución de Chile, proyectados desde modelos de distribución construidos a escala global.

HIPÓTESIS

Si los atributos del nicho climático explican suficientemente el potencial invasor de las especies en Chile. Entonces,

- 1) Habrá una relación positiva y significativa entre el área potencial de ocupación de una especie y su amplitud de nicho.
- 2) Habrá una relación negativa y significativa entre el área potencial de ocupación de una especie y su posición del nicho.
- 3) Los atributos de nicho tienen más poder predictivo que otros atributos funcionales de las especies para predecir la invasividad.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la importancia relativa de los atributos del nicho sobre la invasividad de plantas exóticas en Chile.

Objetivos Específicos

1. Describir los atributos del nicho climático global de un conjunto de especies exóticas ya presentes en Chile.
2. Calcular el área de distribución potencial según la factibilidad climática presente en Chile para cada especie.
3. Evaluar la importancia relativa de los atributos del nicho climático de especies exóticas en Chile, sobre su área de distribución potencial en relación a otros atributos.

MÉTODOS

Información de las Especies

Se seleccionó un subconjunto de 49 especies del total de las plantas exóticas descritas en Chile, cuyos rangos de distribución variaban entre una y trece regiones administrativas (Tabla 1). La categorización de las especies según su presencia en distintas regiones administrativas, ya ha sido utilizada como un índice de la invasividad en estudios realizados en Chile (Castro y col. 2005; Fuentes y col. 2014), seleccionándose aleatoriamente siete especies por cada grupo (Tabla 1). Esto asegura la consideración de especies que aunque no poseen una gran área de ocupación en la actualidad, sí pudiesen volverse importantes invasoras con el paso del tiempo (dependencia de los años de residencia y el área de ocupación según Rozenfields y Mackenzie 1999; Mack y col. 2000; Pauchard y col. 2004a).

Tabla 1: Categorización de las plantas exóticas en Chile según el número de regiones administrativas donde han sido descritas.

Grupo	A	B	C	D	E	F	G
N° de Regiones Administrativas Actualmente Ocupadas en Chile.	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11-12	13

Debido a que no existe suficiente número de ocurrencias de estas especies en Chile, que permitiera construir modelos regionales, se trabajó con datos de ocurrencia globales (nicho climático global). Este modelo es una aproximación a su nicho fundamental (Phillips y col. 2006; Medley, 2010), y es posible realizarlo en especies invasoras ya que estas han extendido sus rangos de distribución nativos y ocupado nuevos lugares. Así, su proyección en Chile representa el potencial máximo de invasión de la especie dentro del país.

La mayoría de los datos fueron descargados de los herbarios en línea del 'Global Biodiversity Information Facility' y del proyecto brasileiro 'Sp. Link'. Adicionalmente, se revisó el herbario de exóticas de la Universidad de Concepción (fecha visita, Marzo 2015) y del Museo Nacional de Historia Natural (fecha visita, Septiembre 2015).

Para asegurar la veracidad de las ocurrencias, sólo se consideraron datos que tuvieran el respaldo de una institución (como universidades y museos) y que poseyeran además un número de colección y de catálogo. Además, se realizó el siguiente protocolo de limpieza a los datos originalmente descargados. Utilizando el software Excel 2010 se eliminaron los valores duplicados. Luego, utilizando el software DivaGis, se eliminaron las ocurrencias que por error se ubicaron fuera del mapa (Por ejemplo, los puntos que erradamente caen en el mar) y se verificó la coherencia entre las coordenadas geográficas y los países a los cuales están referidas bibliográficamente. Para finalizar, se disminuyó la auto-correlación espacial entre los datos utilizando el software R, por medio de la creación de una zona buffer de 0.09 grados entre valores y dejando así de forma aleatoria un punto de ocurrencia por cada 10 Km aproximadamente (un grado sexagesimal = 111.11 Kms).

Atributos del Nicho Climático

La 'Amplitud' y 'Posición' del nicho fueron calculadas utilizando los valores máximos de temperatura del mes más cálido, mínimos de temperatura del mes más frío, máximo de precipitaciones del mes más lluvioso y mínimo de precipitaciones del mes más seco; asociados a las ocurrencias globales de las especies. La información climática global fue descargada de la base de datos en línea Worldclim con una resolución de 2.5 minutos (correspondiente a celdas de 4.5 Km²) (Hijmans y col. 2005).

La amplitud de nicho según Quintero y Wiens, 2013 corresponde al rango entre los valores máximos y mínimos mensuales considerando todas las localidades donde se ha reportado la especie, para cada variable ambiental (Fig.1, Ec.1). La posición del nicho, en cambio, se determinó utilizando una complementación de la metodología descrita por Quintero y Wiens, 2013 y Dolelec, 2000; siendo la posición el valor absoluto de la diferencia entre las condiciones ambientales medias utilizadas por la especie (relacionado con su óptimo desempeño), y las condiciones ambientales medias presentes en el área de estudio (Fig.1, Ec. 2).

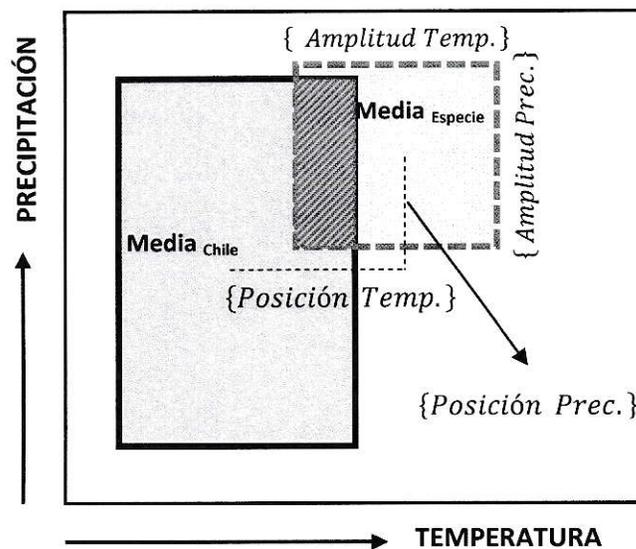


Figura 1. Ejemplo hipotético que muestra el comportamiento de los atributos del nicho en un espacio bi-variado que incluye temperatura y precipitación. La amplitud de nicho está definida como el rango total de una condición climática. La posición del nicho, representado por las líneas segmentadas, se refiere a la distancia entre el valor medio de cada especie, relacionado con sus óptimos ambientales y el valor medio del sobre climático. El área de intersección (entramado) entre el nicho climático de la especie y el espacio climático disponible en Chile representa el grado de ajuste de la especie a esas nuevas condiciones. El resto del área (en blanco) representa el sobre climático existente a nivel global.

Ambos atributos de nicho fueron calculados usando los siguientes algoritmos:

$$\text{Amplitud} = \text{Especie} (\text{Máx. Ambiental} - \text{Mín. Ambiental})$$

Ec. 1

$$\text{Posición} = \left| \text{Especie} \left(\frac{\text{Máx. Ambient.} + \text{Mín. Ambient.}}{2} \right) - \text{Chile} \left(\frac{\text{Máx. Ambient.} + \text{Mín. Ambient.}}{2} \right) \right|$$

Ec. 2

Área Potencial de Distribución de las Especies

Una vez conocidos los requerimientos de las especies, es posible predecir las regiones geográficas de ocupación potencial por medio de los Modelos de Distribución de las Especies (MDE) debido a la relación de dualidad Nicho-Biotopo (Colwell y Rangel 2009, Elith y Leathwick, 2009). Estos modelos han sido ampliamente utilizados para determinar el grado de invasividad y permiten determinar el área de distribución, las probabilidades de ocurrencia y las variables ambientales más determinantes que explican la ocurrencia de las especies (Welk y col. 2002; Peterson y col., 2003; Welk 2004; Pearson y Dowson 2003; Thuiller y col. 2005a, Martínez-Meyer y col. 2006, Thuiller y col. 2012, Slatyer y col. 2013, Broenimman y col. 2007; Fitzpatrick y col. 2007).

Los MDE fueron construidos usando el software MAXENT, método que evalúa la probabilidad de distribución de una especie estimando la función de distribución de probabilidad de máxima entropía (Philips y col. 2006), en este caso basadas en las ocurrencias de las especies obtenidas a escala global. En la generación de los MDE existen tres decisiones determinantes: (i) la selección de variables ambientales, (ii) la configuración del programa

(especialmente la selección de las pseudo-ausencias) y (iii) el criterio de evaluación del modelo (Morrow y col. 2013).

Variables Ambientales

La construcción del modelo utilizó un conjunto reducido de las 19 variables bioclimáticas originales que ofrece WorldClim con una resolución de 2.5 minutos (correspondiente a celdas de 4.5 Km²) (Hijmans y col. 2005). Para evitar la sobreparametrización (Sheppard 2013; Warren y col. 2008), se realizó una correlación no paramétrica de Spearman considerando válidas sólo a aquellas con una correlación menor a 0.7 (Anexo 1). De este subgrupo de variables no correlacionadas, se prefirieron aquellas con mayor sentido ecológico (Thuiller y col. 2005b, Sheppard 2013).

Las variables finalmente seleccionadas fueron: Temperatura máxima del mes más cálido Bio5, Temperatura mínima del mes más frío BIO6, Rango anual de temperatura BIO7, Precipitación anual BIO12, Precipitación del mes más seco BIO14 y Precipitación del trimestre más cálido BIO18.

Configuración de MAXENT

La configuración que MAXENT entrega por defecto, fue modificada para mejorar el desempeño del modelo (Morrow y col. 2013). Así se seleccionó:

a) Características del modelo (*Features*): Los datos ambientales originales fueron transformados matemáticamente a sus funciones lineales, cuadráticas y el producto de ambas.

- b) Formato de Resultados (*Output Format*): Las tres opciones del software generan el mismo 'AUC model fit', sin embargo, se prefirió el formato Logístico, que corresponde a la opción por defecto y que resulta fácil de conceptualizar pues entrega una probabilidad de presencia del 0 al 1.
- c) Pseudo-ausencias: Debido a que se consideraron los valores de ocurrencia globales de las especies, se aumentó en número de pseudo-ausencias a 100.000 puntos para mejorar la representatividad climática global. Adicionalmente se forzó la utilización de todos los valores de pseudo-ausencias.
- d) Valor de Regularización: Este valor se utiliza para disminuir la sobre-parametrización del modelo. De esta forma, y en concordancia con la relación entre el alto número de datos y el bajo número de características ('Features'), este valor se disminuyó a 0.5 (Phillips y Dudik 2008; Merrow y col. 2013).
- e) Número de Réplicas: Para mejorar la robustez de los resultados se utilizó el modelo promedio de un total de 50 réplicas del tipo Bootstrap, utilizando un 30% de los datos en cada réplica para el testeo del modelo y el 70% restante para el entrenamiento (Phillips S. y col. 2006; Thuiller W. y col. 2005a).
- f) Archivo de Error (*Bias File*): No se consideró en el modelo debido a que el error ha sido controlado mediante un alto número de ocurrencias globales que asegura una gran representatividad ambiental y espacial. Adicionalmente al permitir sólo un valor por cada grilla se disminuye el sesgo de la auto-correlación espacial.

Evaluación del Modelo

En base al modelo promedio de cada especie, se determinó el índice ROC, que es una curva que describe la tasa de identificación correcta de presencias (*'sensitivity'*) contra la tasa de falsas alarmas (*1-specificity*). El área bajo esta curva corresponde al estadígrafo 'AUC' (de su sigla en inglés), que caracteriza el desempeño del modelo para todos los umbrales posibles, y es ampliamente utilizado en estudios de modelación del nicho ambiental y modelos de distribución de las especies (Phillips y col. 2009).

Un Valor de AUC = 0.5, significa que no hay diferencias entre el modelo predicho y el azar. Utilizando los criterios de Thuillier y col. (2005a), en este estudio se consideró modelo malo a aquellos con $AUC < 0.8$; aceptable $0.8 < AUC < 0.9$; bueno $0.9 < AUC < 0.95$ y excelente $0.95 < AUC < 1$.

Área de Ocupación Potencial

El modelo MAXENT entrega un mapa con distintas probabilidades de ocurrencia de las especies, proyectadas en Chile. En este punto, es recomendable controlar la existencia de falsos positivos para la determinación final del área de ocupación de las especies. Al respecto, existen variados criterios de umbral de corte que permiten transformar el modelo de probabilidades de ocurrencia, a un modelo binario de hábitats adecuados y hábitats no adecuados (Raes y col. 2009).

En este estudio se utilizó un valor de omisión del 10% del umbral logístico. En otras palabras, para el cálculo del área final se eliminaron del mapa el percentil 10 inferior de las celdas que contenían las menores probabilidades de ocurrencia. El área total de ocupación

potencial de cada especie, fue calculada con el software ArcGis 10.3, opción 'calcular geometría'.

Invasividad de las Especies y sus Atributos

Para evaluar la importancia relativa de los atributos del nicho sobre los grados de invasividad de las especies, se incorporaron cuatro atributos adicionales, que han sido considerados en estudios de predicción del grado de invasividad. Estos son: 1. Formas de Vida de *Raunkiaer* (que es un rasgo relacionado con las estrategias de sobrevivencia, por cuanto indica la zona de crecimiento de yemas ante condiciones de adversidad); 2. Tipo de Reproducción; 3. Filiación taxonómica; 4. Origen Biogeográfico; (Pheloung y col. 1999, Daehler y col. 2003, Rejmánek y col. 2005, Fuentes y col. 2010, Thuiller y col. 2012).

Los atributos fueron obtenidos principalmente del trabajo de Fuentes y col. (2012) Sin embargo, a modo de complementar esta información, se consideraron las publicaciones de Castro y col. (2005) y Thuiller y col. (2012), y se pesquisó en los sitios web del Compendio de Especies Invasoras y La Enciclopedia de la Vida.

Para determinar los atributos que predominantemente explican la invasividad de las especies, se realizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM; McCullagh y Nelder, 1989). Se ocupó como variable respuesta el área de distribución potencial, obtenida anteriormente mediante el MDE, y se plantearon tres escenarios en base a las variables explicativas:

1. Área v/s Atributos del Nicho
2. Área v/s Otros Atributos
3. Área v/s Todos los Atributos

RESULTADOS

La familia de las Poaceas es la más frecuente, con 10 especies; mientras que hubo 9 familias con sólo una especie representante (Fig. 2, A). La reproducción por semillas es ampliamente dominante (Fig. 2, B). El tipo Raunkier más frecuente es la Hemicryptophyta, con yemas de crecimiento cercanos al suelo, seguido por las Terophytas, correspondiente a plantas anuales que completan su ciclo de vida rápidamente bajo condiciones desfavorables como la sequía o las heladas (Fig. 2, C). Para finalizar, dentro de los atributos extrínsecos, el origen biogeográfico europeo es el dominante, con 31 especies. Lo sigue África, con cinco especies y el resto de los continentes con tres a una especie representante (Fig. 2, D).

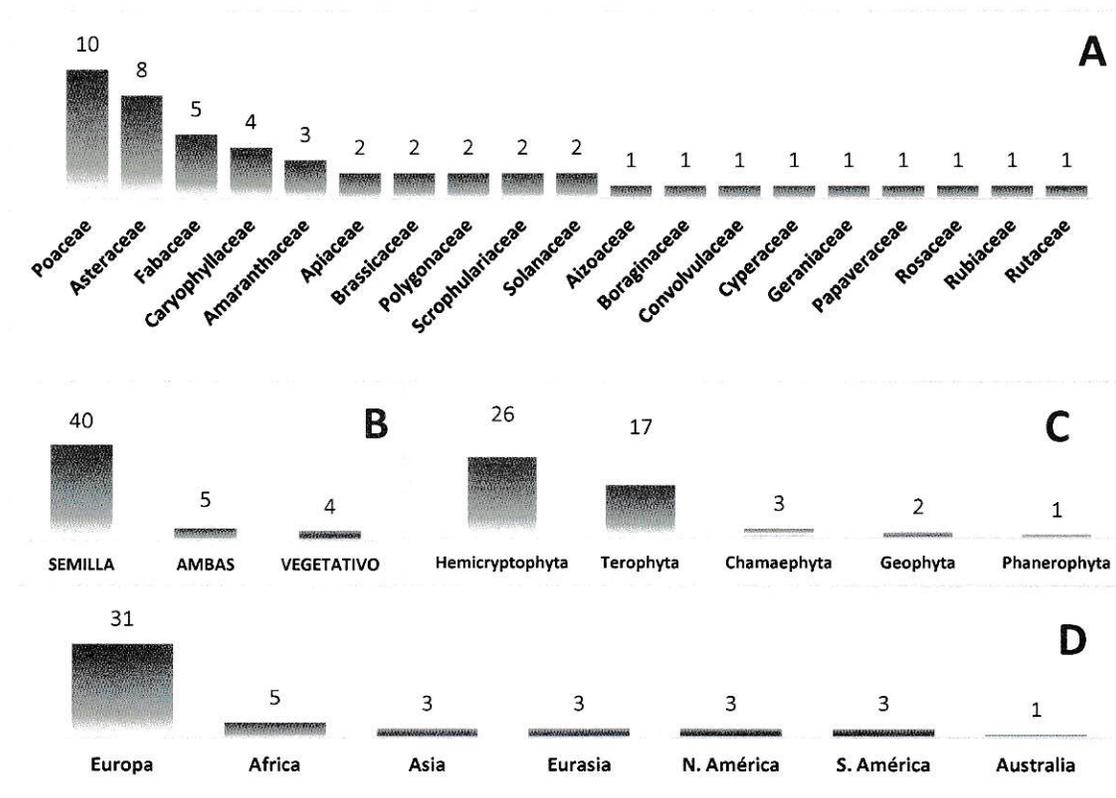


Figura 2: Clasificación de las especies según: familia (A), tipo de reproducción (B), tipo raunkier (C) y origen biogeográfico (D).

Atributos del Nicho

La especie con mayor amplitud de nicho para temperatura fue *Hordeum jubatum*, mientras que la con menor valor fue *Atriplex nummularia*. Para las precipitaciones, la especie con mayor valor fue *B. catharticus*, mientras que la con menor valor fue *Atriplex suberecta* (Anexo 2). Respecto de la posición de nicho para temperatura, la especie con mayor lejanía de sus requerimientos promedio respecto de las condiciones ambientales disponibles fue *A. nummularia*; mientras que las con menor lejanía fueron *Convolvulus arvensis* y *Cirsium vulgare*. Para la variable precipitaciones, el mayor valor de posición del nicho fue *A. suberecta*, mientras que la especie con menor valor fue *Polypogon monspeliensis* (Anexo 2).

Las amplitudes del nicho para las variables temperatura y precipitación muestran una correlación del 0,39. *Cardamine hirsuta* es una de las especies con mayores valores, mientras que *Mesembryanthemum crystallinum* es la especie con los menores valores (Fig. 3 A). Las posiciones del nicho para ambas variables climáticas presentan una correlación del 0,33. *C. arvensis* presenta los menores valores, mientras que *M. crystallinum* los más altos (Fig. 3 B).

Al observar la respuesta de las especies para cada una de las variables ambientales, se encuentra una correlación negativa entre sus atributos. Esto alcanza un -0,69 para la temperatura, con *C. arvensis* y *Vicia sativa* como las especies con mayores amplitudes y menores posiciones de nicho; y *M. crystallinum* como la especie con menor de amplitud y mayor valor de posición (Fig. 4). Para la variable precipitaciones, la correlación es de -0,92 y *M. crystallinum* también presenta los menores valores de amplitud y mayores de posición. Por otro lado, *Sonchus asper*, *C. arvensis*, *Rumex longifolius* y *P. monspeliensis*, presentan los mayores valores de amplitud y menores de posición.

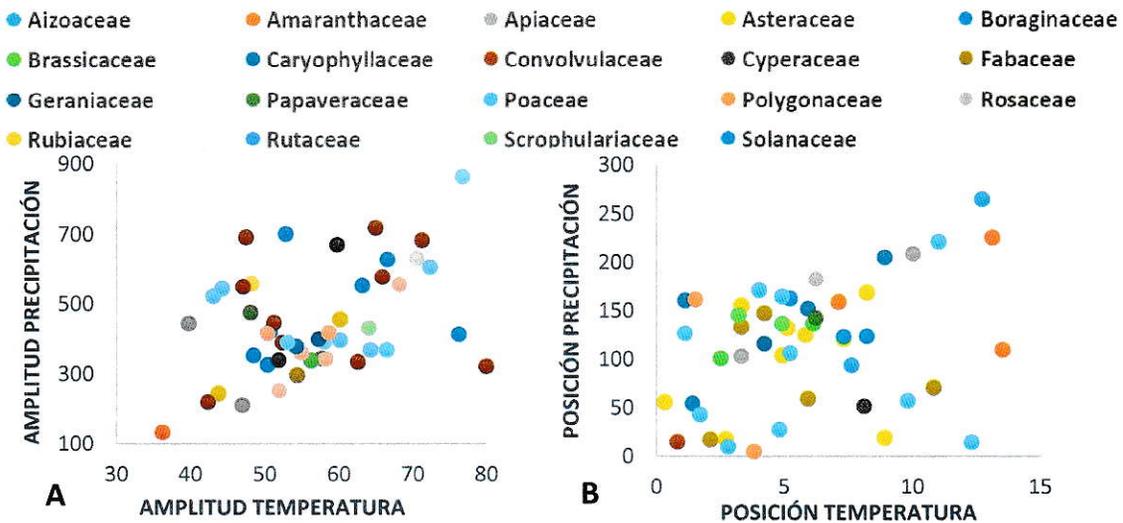
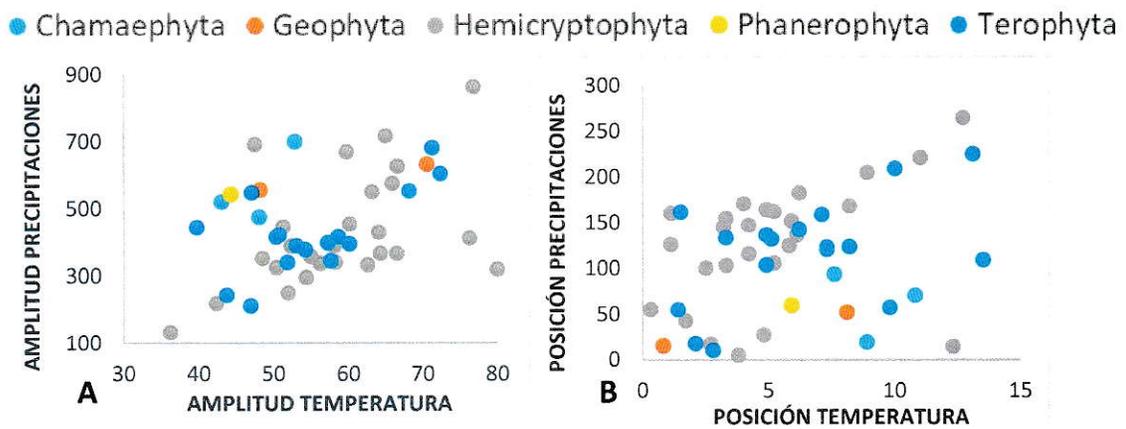
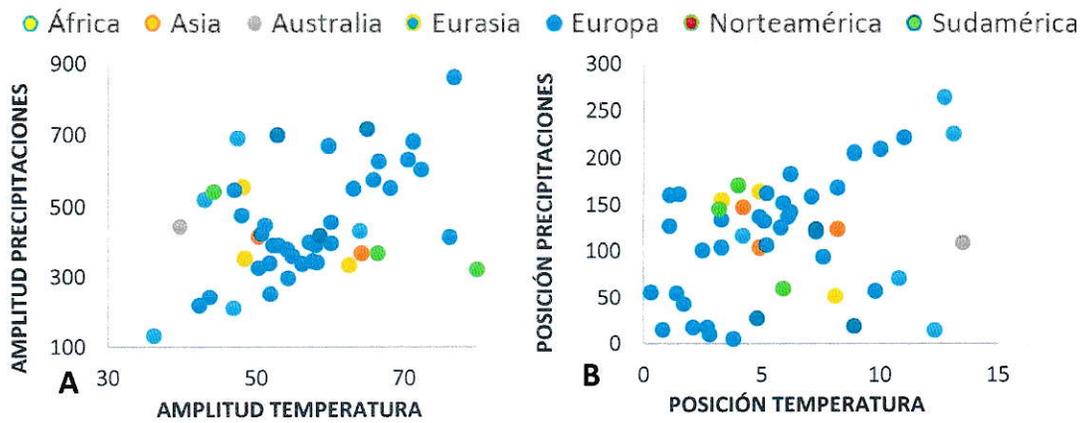


Figura 3: Correlación entre atributos amplitud (A) y posición (B) del nicho en relación a la temperatura y las precipitaciones para tres clasificaciones: 1. Origen biogeográfico; 2. Tipo de Vida Raunkier y 3. Filiación Taxonómica. Las amplitudes de nicho para ambas variables ambientales presentan una correlación de $R = 0,390$, $p = 0,005$. Las posiciones de nicho para ambas variables ambientales presentan una correlación de $R = 0,330$, $p = 0,020$.

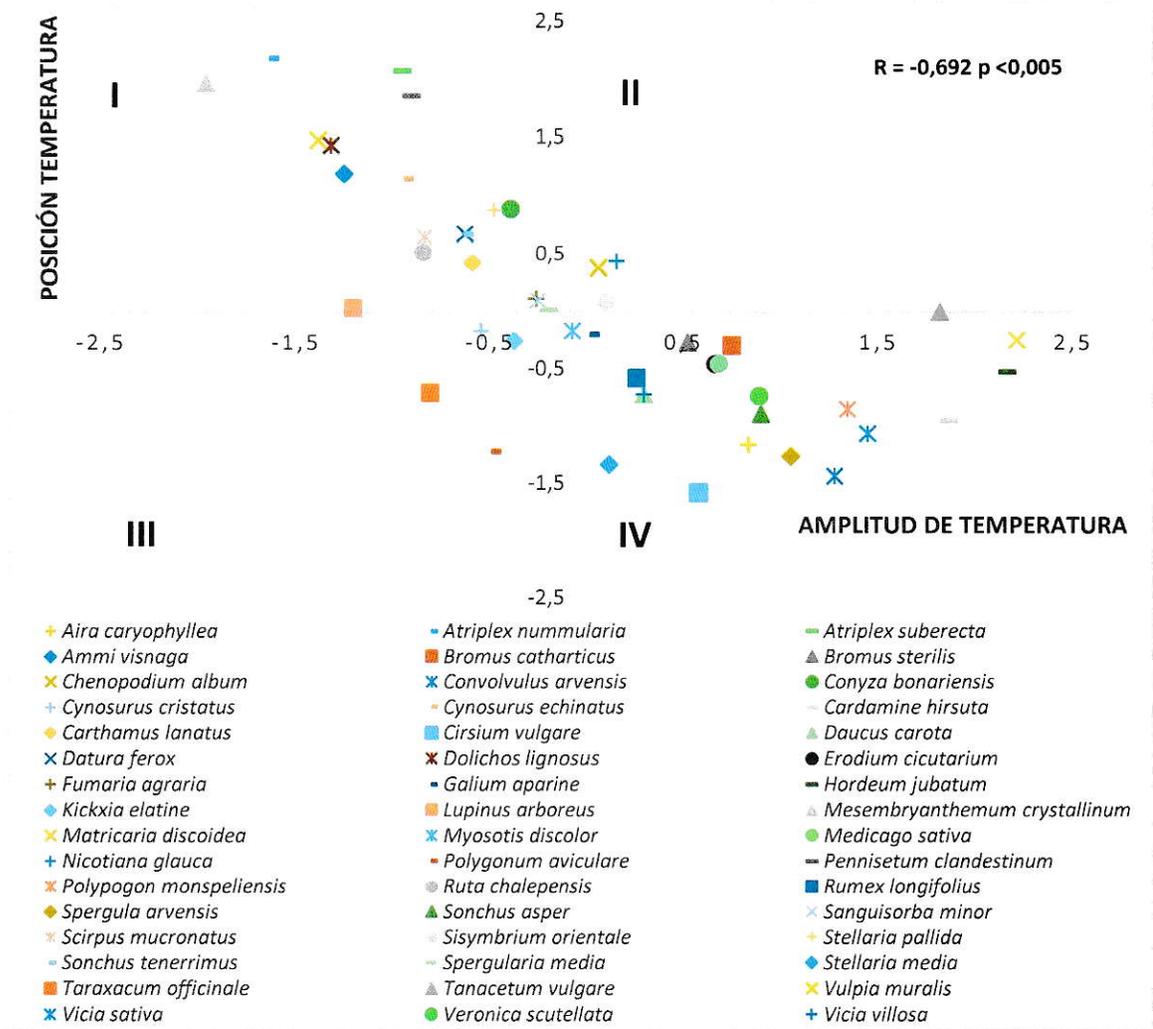


Figura 4: Representación bi-dimensional de la amplitud (eje X) y posición del nicho térmico (eje y) para 49 especies exóticas documentadas en Chile. A modo de comparación, cada valor para cada variable de nicho fue estandarizado en relación al promedio del conjunto de especies. Así, valores positivos indican valores mayores que el promedio y valores negativos, valores menores que el promedio. Especies en el cuadrante I son menos tolerantes ambientalmente porque poseen valores de amplitud menores y además se encuentran más alejadas de sus óptimos ambientales pues presentan valores de posición mayores. Por el contrario, especies en cuadrante IV son más tolerantes y adicionalmente sus óptimos ambientales están mejor representados. Valores sin transformar en Anexo 2.

Área de Ocupación Potencial

El 90% de los modelos fue entrenado con más de 100 datos de ocurrencias, mientras que sólo: *Chenopodium album*, *Fumaria agraria*, *M. crystallinum*, *Scirpus mucronatus*, *Taraxacum officinale*, tuvieron menos de 100 ocurrencias que cumplieran los estándares de selección anteriormente descritos (Anexo 3). Los modelos MAXENT tuvieron un excelente desempeño para más del 70% de los casos (36 especies), mientras que sólo *H. jubatum* tuvo una calificación aceptable (Anexo 3).

El área potencial de ocupación presentó un amplio rango de variación entre 88.411 y 738.702 Km² de cobertura, correspondientes al 12% - 97% del territorio nacional. Aquellas especies con mayores distribuciones fueron *C. vulgare*, *S. asper*, *C. arvensis*, *H. jubatum*, *C. album*, *C. hirsuta*, *V. sativa*, *Polygonum aviculare*, *Daucus carota* (Fig. 5), sin embargo, el área promedio de ocupación de las especies es de 509.320 Km², que correspondería al 67% del territorio nacional (Fig. 5).

Las especies más invasoras presentaron los más altos valores de amplitud de nicho (*H. jubatum* y *C. hirsuta*); mientras que en otros casos con los más bajos valores de posición del nicho (*C. vulgare* y *C. arvensis*) (Fig. 5, para ver detalle de valores por especie, ver Anexo 2). Por otro lado, las especies con menores valores de amplitud y mayores valores de posición se ubicaron dentro de las menos invasoras (Fig. 5).

Al considerar la respuesta de la totalidad de las especies, se observaron índices de correlación altos y significativos entre el área y los atributos, sólo para aquellos asociados a la temperatura y alrededor del 70% (Fig. 6). Los atributos relacionados con las precipitaciones mostraron significancia sólo en la amplitud y con una menor correlación (Fig. 6).

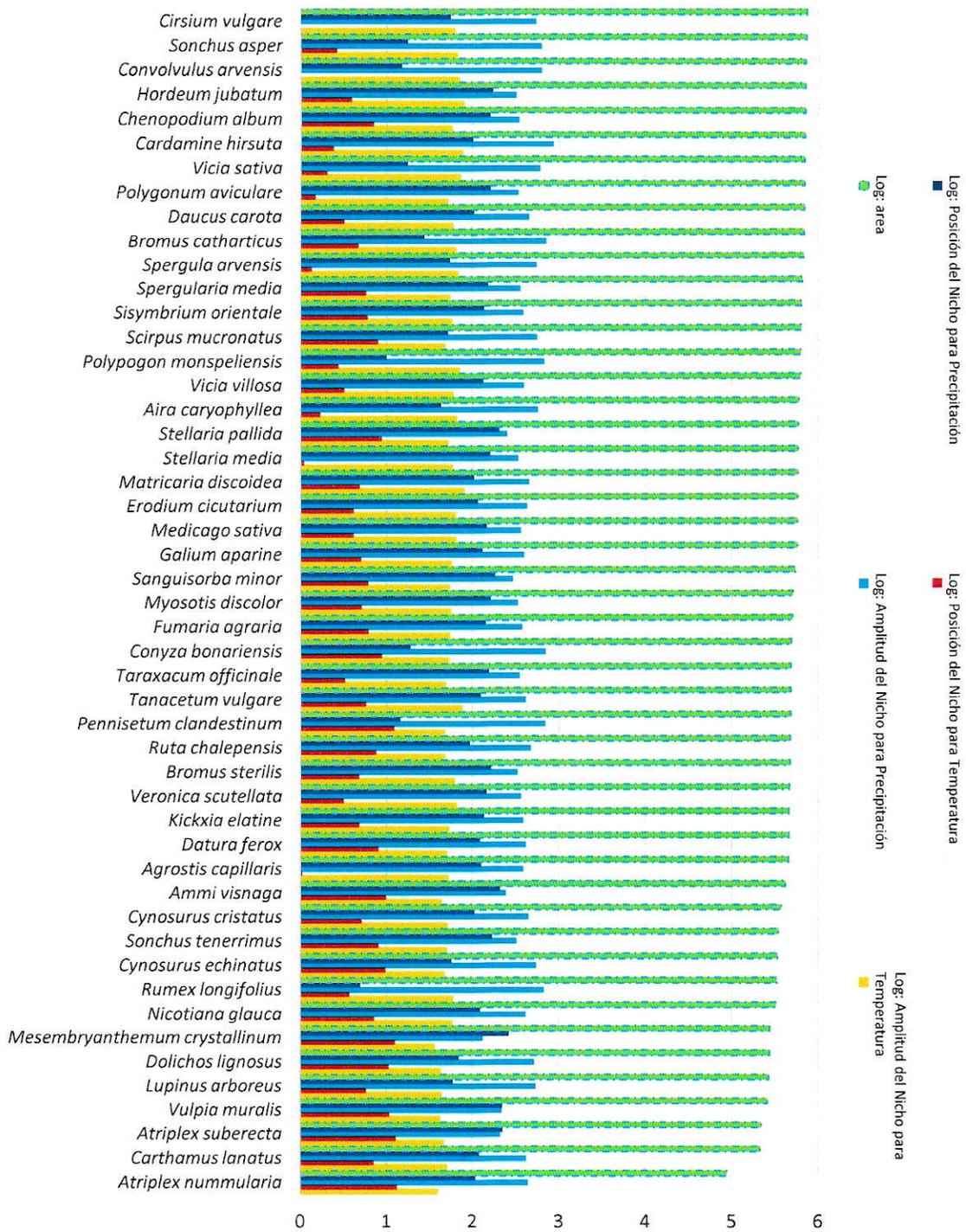


Figura 5: Grado de invasividad de las especies (en verde) de mayor a menor en base a su área potencial de distribución en Chile. El resto de las barras representa la contribución de cada atributo del nicho (los cuatro) sobre dicha área. Se utilizó la transformación logarítmica de las variables para mejorar su expresión gráfica. Valores sin transformar en Anexo 2.

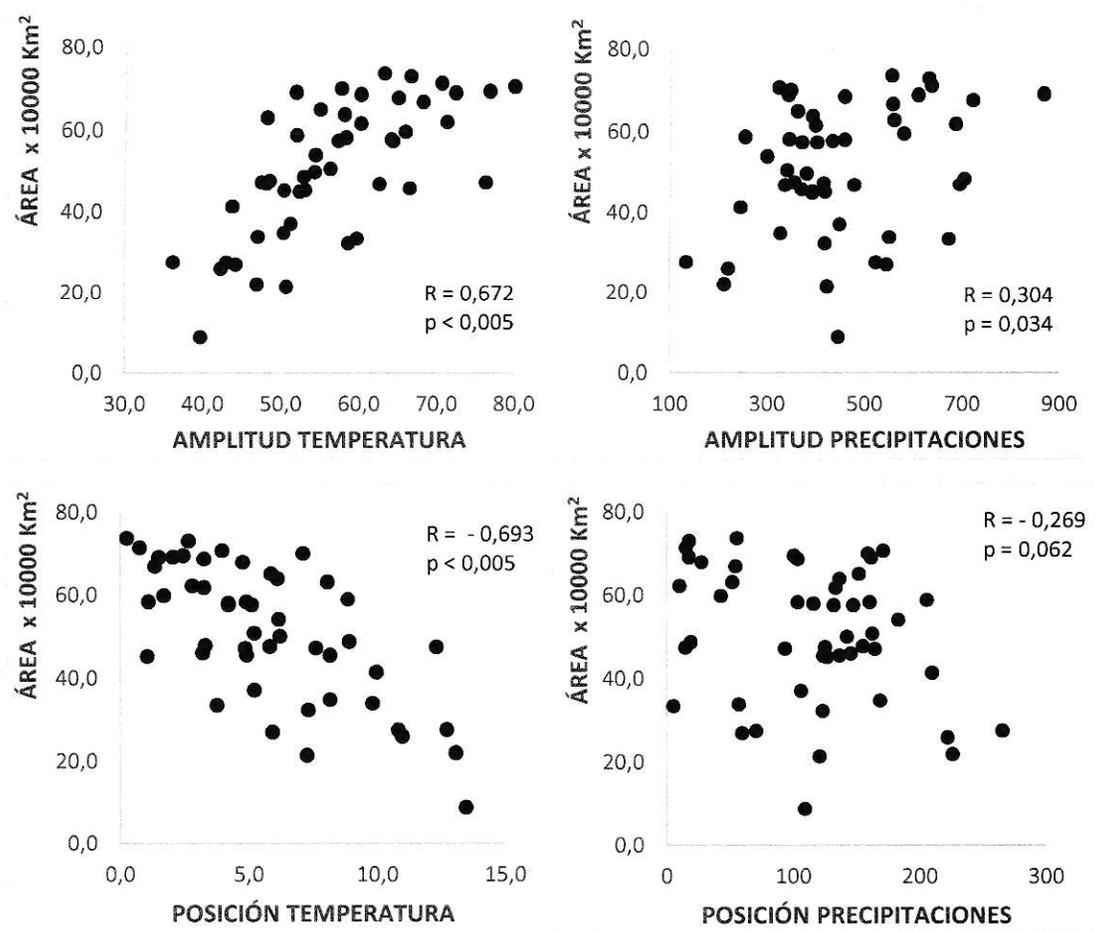


Figura 6: Relación entre los atributos del nicho y el grado de invasividad de las especies, estimado como el área potencial que la especie puede ocupar.

Importancia Relativa de los Atributos del Nicho Climático

A modo de prevenir la sobre-parametrización del GLM que evalúa la importancia relativa de los atributos del nicho sobre la invasividad, se eliminó la Posición de Precipitaciones de las pruebas por presentar un alto grado de correlación con la Amplitud de Precipitaciones (Matriz de Correlaciones en Anexo 4). El mejor modelo según el criterio de Akaike para el primer escenario (sólo atributos del nicho), fue aquel que sólo consideró los atributos del nicho térmico, siendo ambos significativos y explicando alrededor de un 50% el grado de invasividad de las

especies (Tabla 2). El mejor modelo para el segundo escenario (considerando sólo los atributos funcionales) debió eliminar la variable 'tipo de reproducción', posicionando al 'origen biogeográfico' como la única variable que explica significativamente el grado de invasividad, sin embargo, este escenario tuvo el menor poder predictivo con un 20% (Tabla 3). Finalmente, en el escenario tres (totalidad de las variables y sus interacciones), mostró el mayor poder predictivo, explicando en un 60% el grado de invasividad de las especies, contribuyendo significativamente ambos atributos del nicho térmico y marginalmente la interacción entre el 'origen biogeográfico' y la 'familia' (Tabla 4).

Tabla 2: GLM Nicho. Atributos 'Amplitud de Temperatura' y 'Posición de Temperatura'. $R^2 = 0.55$. AIC = 1282.74, gl. = 4

Atributo	Estimado	Error Std.	valor t	Pr(> t)
Amplitud de Temperatura	5643.66	2101.06	2.69	0.010
Posición de Temperatura	-20656.85	6439.03	-3.21	0.002

Tabla 3: GLM atributos biológicos considera atributos: origen biogeográfico, tipo raunkier, familia y sus interacciones. $R^2 = 0.20$. AIC = 1321, gl. = 8

Atributo	Estimado	Error Std.	valor t	Pr(> t)
Origen Biogeográfico (1)	122043.93	50873.49	2.40	0.02
Tipo Raunkier (2)	10635.48	58557.73	0.18	0.86
Familia (3)	-8020.35	20730.37	-0.39	0.70
(1 x 2)	-18615.48	12758.78	-1.46	0.15
(1 x 3)	-3357.99	2562.67	-1.31	0.20
(2 x 3)	5715.08	3837.56	1.49	0.14

Tabla 4: GLM total, considera todos los atributos y sus interacciones. $R^2 = 0.62$. AIC = 1286.9, gl. = 10

Atributo	Estimado	Error Std.	valor t	Pr(> t)
Amplitud de Temperatura	6688.46	2266.82	2.95	0.01
Posición de Temperatura	-16341.25	7412.01	-2.20	0.03
Origen Biogeográfico (1)	49689.51	37417.50	1.33	0.19
Tipo Raunkier (2)	-22075.43	41686.83	-0.53	0.60
Familia (3)	2565.32	14769.05	0.17	0.86
(2 x 3)	2532.17	2712.52	0.93	0.36
(1 x 3)	-3307.84	1913.30	-1.73	0.09
(1 x 2)	-3810.50	9206.04	-0.41	0.68

DISCUSIÓN

La invasividad de las especies en base al número de regiones administrativas ocupadas, en comparación con el área potencial obtenida mediante el MDE muestra la existencia de una alta variabilidad entre ellas (Anexo 5, Fig. 1). Por lo tanto los límites administrativos no demuestran ser un indicador consistente de los límites ecológicos que influyen sobre la distribución de las especies. Pese a lo anterior, al transformar el número de regiones ocupadas por la sumatoria de sus correspondientes áreas y cotejar contra el área de distribución proyectada se observa una relación significativa del 40%, mas con un importante componente de variación (Anexo 5, Fig. 2). Por esta razón, pese a que la mayoría de las especies con categorías entre la A y la B se ubicaron bajo el promedio del área potencial de ocupación del total de las especies y aquellas correspondientes a los grupos F y G sobre él; no necesariamente las especies correspondientes al grupo con más regiones ocupadas (Grupo G) se encuentran en su totalidad ocupando las mayores áreas de distribución. De hecho, y en contraparte, el caso de *Hordeum jubatum* es interesante pues en la actualidad se ha reportado sólo en dos regiones, pero su proyección muestra un altísimo potencial de ocupar casi la totalidad del territorio nacional. Por esta razón, el uso de los MDE resultó ser de gran utilidad pues muestra el potencial máximo de expansión de la especie en un estado de equilibrio e independiente de los años de residencia o de las condiciones locales que pudiesen acelerar o enlentecer el avance de la especie.

Los atributos que confieren invasividad varían entre regiones (Daehler 2001, Duncan and Williams 2002, Rejmánek et al., 2005b). Por ejemplo, la filiación taxonómica ha sido considerada

en variadas oportunidades (Rejmánek 1996, Rejmánek 1999), identificándose en especial a tres familias como invasoras: Asteraceae, Fabaceae, and Poaceae. Específicamente en este estudio, si bien fueron las familias más frecuentes (Fig. 2a), esto no contribuyó a su grado de invasividad (Tablas 3 y 4). Para otros atributos, como el ciclo de vida y el origen biogeográfico (OB), tampoco hubo un efecto importante. En este estudio, el OB fue el único atributo significativo, pero sólo en ausencia de los atributos del nicho y con la menor contribución de los tres escenarios de GLM, explicando sólo el 20% del área de distribución, en comparación con el 50% y 60% explicado por los otros modelos.

En dicha consideración, esto confirma la tercera hipótesis de este estudio, ya que los atributos del nicho climático fueron los más importantes para explicar el éxito invasivo de las especies (Tabla 4). Especialmente la posición del nicho térmico (Tabla 2). La dominancia de este atributo ya había sido descrita en la revisión realizada por Gaston y Blackburn (2000), donde estipularon que las especies más invasoras serán aquellas que utilizan los recursos más comunes y con mayor representación geográfica.

Al respecto, se debe considerar que no necesariamente el ajuste (baja posición) entre los requerimientos de las especies y la disponibilidad ambiental para cierta variable significará que existe ajuste para otra variable ambiental (Fig. 3B). Por ejemplo, *Pennisetum clandestinum* muestra una gran lejanía entre sus requerimientos de temperatura y las disponibles en Chile. Sin embargo, una de las más ajustadas correspondencias hídricas. *Stellaria media* muestra, por otra parte, un gran ajuste térmico, pero una baja correspondencia hídrica en comparación con sus requerimientos fisiológicos, situándose en el puesto 20 en el ranking de invasividad (Fig. 5).

En concordancia con el meta-análisis desarrollado por Slatyer y col (2013), se observó una situación similar al considerar la tolerancia de las especies para una y otra variable ambiental (Fig. 3 A). Por ejemplo, *Hordeum jubatum* presenta una de las mayores tolerancias térmicas, pese a que está muy limitado al recurso hídrico. No obstante, logró posicionarse entre las cuatro más invasoras (Fig. 5). Por otro lado, la misma especie *P. clandestinum*, presentó la situación contraria (tolerante a las precipitaciones, pero selectivo para las temperaturas) y se sitúa en el número 30 en invasividad (Fig. 5). Esto explicaría en parte su baja área de ocupación final pues, la temperatura es muy importante para esta especie, y esta condición no está bien representada en el territorio nacional.

La temperatura resultó ser la variable ambiental más importante para explicar la invasividad de las especies (Tabla 2 y 4). Al estudiar a fondo el comportamiento de los atributos del nicho en torno a esta variable ambiental (Fig. 4) se observa una relación negativa de -0,69. Coincidentemente, las especies más invasoras (según su área potencial de distribución) (Fig. 5) se posicionan en el cuadrante (IV) inferior derecho y las menos invasoras, en el cuadrante (I) superior izquierdo (Fig. 4).

Esto tiene directa contraparte con la primera y segunda hipótesis, por lo tanto, se corrobora que mayores tolerancias, esto es, altos valores de amplitud de nicho, tenderán a tener una amplia área de distribución (Fig. 6). Además, bajas diferencias entre los requerimientos de las especies y la disponibilidad ambiental de dichos requerimientos, esto es, bajos valores de posición del nicho tenderán a tener mayores áreas de distribución (Fig. 6).

Las únicas excepciones fueron las especies que se ubicaron en los cuadrantes inferior izquierdo y superior derecho de la Figura 4, y que sin embargo presentaron altos grados de

invasividad (Por ejemplo, *Sisymbrium orientale*, *Chenopodium álbum*, *P. aviculare*, Fig. 5). En estos casos pareciera existir una compensación entre los atributos del nicho, donde altos valores de amplitud están asociados a bajos valores de posición y viceversa. Esto podría deberse a que especies invasoras con amplia tolerancia ambiental, logran sobreponerse a la lejanía entre sus óptimos climáticos globales y las condiciones locales. Y, por otra parte, serían especies que encontraron en Chile una buena representación de sus requerimientos ambientales globales, pese a presentar menores tolerancias a la variabilidad ambiental (Anexo 2).

La relación entre los atributos del nicho y la distribución de las especies ha sido propuesta por variados autores. Thuiller y col. (2012), comparó los nichos (topográfico, uso del suelo y climático) con otros atributos de 74 especies a escala regional. También Laube y col. (2013), quien comparó los atributos del nicho alimenticio con otros atributos en aves. En estos casos, pese a que además del clima se consideraron otros factores, los atributos del nicho suelen relacionarse con el rango de distribución de las especies y generalmente son más importantes que otros atributos para determinar dicho rango. Al respecto, es posible que estos incluyan implícitamente a los otros atributos funcionales, los cuales en último término también están determinados por el estrés ambiental, pero que podrían ser más importantes a una escala geográfica menor, o con climas más homogéneos como España (Thuiller y col. 2012). El hecho de que se consideren ambos atributos del nicho es recomendable, pues si bien la amplitud se muestra como un atributo más bien intrínseco de las especies, la posición ofrece, en complementación, una mirada más integral de la relación de las preferencias de la especie, y su representación en un contexto de disponibilidad espacial real.

Cabe recalcar lo ventajoso que es el uso de mapas de distribución potencial de las especies para determinar su rango de ocurrencia, en especial en especies raras, novedosas o

con poca información (Guisan y col. 2005). Esto, complementado con el uso del nicho global de las especies, otorga un valor adicional, pues pese a que en este caso en Chile no se posee la información suficiente para desarrollar mapas de distribución regionales, la proyección del modelo global será más confiable, pues incluiría la potencialidad que tienen las especies para adaptarse a ambientes novedosos, fuera de sus rangos nativos (Broennimann y col. 2007).

Para finalizar, se debe considerar que los rangos de distribución potencial de las especies modelado en este estudio muestran un escenario extremo de su potencial invasor, debido a que se realizaría con una aproximación al nicho fundamental más que el realizado, es importante tener en mente dos consideraciones: 1. Cada especie exótica, presente en Chile representa sólo un sub-conjunto del total de la distribución ya realizada por esa especie, ya sea que haya ingresado una o repetidas veces, del mismo o diferentes países. 2. El clima, caracterizado en este caso por la Temperatura y Precipitación, incluye otras variables: presión atmosférica, humedad relativa, radiación, altitud; además hay otras variables ambientales como el tipo de suelo, regímenes de perturbación, patrones de uso de la tierra e incluso interacciones bióticas que podrían determinar la invasividad de una especie (W. Thuiller y col. 2005); todos estos factores implican restricciones adicionales que podrían reducir de manera importante (según sea el caso) la distribución de una especie.

CONCLUSIONES

La invasión biológica es un fenómeno espacial pues una vez que las especies son capaces de dispersarse en el espacio, significa que ésta fue capaz de establecerse y reproducirse exitosamente en la región invadida. Sin embargo, seleccionar qué métrica refleja de mejor manera el avance y rango total de distribución de la especie no es irrelevante. Al respecto, la utilización de los límites ecológicos, por sobre los límites político/administrativos, mediante un Modelo de Distribución de las Especies, entrega una aproximación realista de sus capacidades de distribución e independiente de los factores locales que la determinen. Pues, si bien el rango geográfico actual de una especie está determinado por varios factores a escala local: como interacciones biológicas, regímenes de perturbación y otras interacciones abióticas, el clima es la principal influencia a mayores escalas (Gallien y col. 2010), que son de hecho las distancias de interés para el estudio de las invasiones biológicas.

Al respecto, este estudio destaca la preeminencia de los atributos de nicho sobre otros atributos funcionales de las plantas invasoras, siendo mejores predictores del potencial invasor de las especies. La obtención de estos atributos de nicho por lo demás es mucho más simple e implica un mejor uso de recursos, que la obtención de otros atributos funcionales. Este estudio, si bien se realizó con una muestra de la flora exótica existente en Chile, puede ser aplicado a otros taxa (insectos, mamíferos, aves exóticas) para estudiar su potencial invasor.

BIBLIOGRAFÍA

- Arroyo M.T.K., C. Marticorena, O. Mattehi y L. Cavieres. 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. En H. A. Mooney y R. J. Hobbs (eds), *Invasive Species in a Changing World*. pp. 385–421. Island Press, Washington, DC.
- Austin M.P., J.G. Pausas y A.O. Nicholls. 1996. Patterns of tree species richness in relation to environment in southeastern New South Wales, Australia. *Australian Journal of Ecology* 21:154-164.
- Broennimann O., U.A. Treier, H. Müller-Schärer, W. Thuiller, A.T. Peterson y A. Guisan. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10: 710–717.
- Castro S., J. Figueroa, M. Muñoz-Schick y F. Jaksic. 2005. Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and Distributions*, 11: 000-009.
- Colwell R. y F. Rangel. 2009. Hutchinson's duality: The once and future of niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 19651-19658.
- Compendio de Especies Invasoras. (www.cabi.org). Visto en Junio 2016.
- CONABIO (<http://nicho.conabio.gob.mx/home/proposito-y-guia-del-usuario/validacion-del-modelo>). Visto en Junio 2016.
- Daehler C., J. Denslow, S. Ansari y H. Kuo. 2003. A risk- assessment system for screening out invasive pest plants from Hawaii and other pacific islands. *Conservation Biology*, 18: 360-368.
- Dolédec S., D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81: 2914–2927.
- Elith J. y J.R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677– 697.
- Enciclopedia de la Vida (www.eol.org). Visto en Junio 2016.
- Fitzpatrick M.C., J.F. Weltzin, N.J. Sandersn y R.R. Dunn. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography*, 16: 24–33.
- Fuentes N, E, Ugarte, I. Kuhn y S. Klotz. 2010. Alien plants in South America. A framework for evaluation and management of mutual risk of invasion between Chile and Argentina. *Biological Invasions*, 12: 3227-3236.
- Fuentes N, A. Pauchard, P. Sánchez, J. Esquivel y A. Marticorena. 2012. A new comprehensive database of alien plant species in Chile base don herbariom records. *Biological Invasions*, 15: 847-858.
- Fuentes N., P. Sánchez, A. Pauchard, J. Urrutia, L. Cavieres y A. Marticorena. 2014. *Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: Una Guía de Campo*. Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Concepción, Chile.
- Gallien L., T. Münkemüller, C.H. Albert, I. Boulangeat y W. Thuiller. 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16: 331–342.
- Gaston K.J. y T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Gaston K.J., T.M. Blackburn y J.H. Lawton. 1997. Interspecific abundance range size relationships: an appraisal of mechanisms. *J. Animal Ecology*, 66: 579–601.
- Gaertner M., A. Breeyen, C. Hui y D. Richardson. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography* 33: 319-338.
- Global Biodiversity Information Facility. (data.gbif.org). Visto en Octubre 2015.
- Gregory R.D. y K.J.Gaston. 2000. Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos*, 88: 515–526.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biology*, 22: 415–527.
- Hijmans R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.

- Kostikova A., G. Litsios, N. Salamin y P. Pearman. 2013. Linking life-story traits, ecology and niche breadth evolution in North American Eriogonoids (Polygonaceae). *The American Naturalist*, 182: 760-774.
- Laube I., H. Korntheuer, M. Schwager, S. Trautmann, C. Rahbek y K. Böhning-Gaese. 2013. Towards a more mechanistic understanding of traits and range sizes. *Global Ecology Biogeography*, 22: 233–241.
- Mack, R. N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, 78: 107–121.
- Mack R., D. Simberloff, M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. 2000. Biotic Invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 10: 689-710.
- Martínez-Meyer, E., A.T. Peterson, J.I. Servín y I.F. Kiff. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40: 411-418.
- McCullagh, P. y J. Nelder. 1989. *Generalized linear models*, 2nd edn. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- McKinney M. y J. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Perspectives*, 14: 450-453.
- Medley K.A. 2010. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology Biogeography*, 19: 122-133.
- Morrow, C., M. J. Smith, y J. A. Jr Silander. 2013. A practical guide to MaxEnt for modelling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36:1–12
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystem and human well-being: synthesis report*. Island Press, Washington, DC. Documento en línea: www.millenniumassessment.org/. Visto en Abril 2015.
- Pauchard A, L. Cavieres, R. Bustamante, P. Becerra y E. Rapoport. 2004. Increasing the understanding of plant invasions in southern South America: first symposium on Alien Plant Invasions in Chile. *Biological Invasions*, 6:255–257.
- Pearson R.G. y T.P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimatic envelopes useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, 78: 419–433.
- Pheloung, P. C., P. A. Williams, y S. R. Halloy. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, 57:239–251.
- Phillips S.J., R. P. Anderson y R. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Model*, 190: 231–259.
- Phillips S.J., M. Dudik. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Phillips S. J., M. Dudik, J. Elith, C. Graham, H. Lehmann, A. Leathwick, J. y S. Ferrier. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19: 181–197.
- Pimentel D., R. Zuniga y D. Morrison. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52: 273-288.
- Pysek, P. 1998. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos*, 82: 282-94.
- Quintero I. y J. Wiens. 2013. What determines the climatic niche width of species? The role of spatial and temporal climatic variation in three vertebrate clades. *Global Ecol. Biogeography*, 22: 422-432.
- Quiroz C., A. Pauchard, L. Cavieres y C. Anderson. 2009. Análisis cuantitativo de la investigación en invasiones biológicas en Chile: tendencias y desafíos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 497-505.
- Raes, N., M. C. Roos, J. W. F. Slik, E. E. van Loon, y H. ter Steege. 2009. Botanical richness and endemism patterns of Borneo derived from species distribution models. *Ecography*, 32:180–192.
- Rejmanek, M. 1995. What makes a species invasive? En P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek, y M. Wade, editores, *Plant Invasions: General aspects and special problems*, Amsterdam: SPB Academic Publishin, 3–13.

- Rejmanek M., 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.
- Rejmánek M., D.M. Richardson y P. Pysek. 2005. Plant invasions and invasibility of plant communities. In van der Maarel, E., editor, *Vegetation ecology*, Oxford: Blackwell, 332-55.
- Phillips S. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- Phillips S., P. Robert, C. Anderson, R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Richardson D.M., P. Pysek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta y C.J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Richardson D. y P. Pysek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.
- Sheppard, C.S. 2013. How does selection of climate variables affect predictions of species distributions? A case study of three new weeds in New Zealand. *Weed Research*, 53: 259-268.
- Slatyer R., M. Hirst y J. Sexton. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16: 1104-1114.
- Sp. Link. (<http://splink.cria.org.br/>). Visto en Octubre 2015.
- Thuiller W., S. Lavorel y M.B., Araujo. 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology Biogeography*, 14: 347-357.
- Thuiller W, N. Gassó, J. Pino y M. Vila. 2012. Ecological niche and species traits: key drivers of regional plant invader assemblages. *Biological Invasions*, 14: 1963-1980.
- Thuillier W., D. Richardson, P. Pysek, G. Midgley, G. Hughes y M. Rouget. 2005b. Niche-based modelling as tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11: 2234-2250.
- Villagrán C. y F. Hinojosa. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. En: "Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines" (Jorge Llorente Bousquets y Juan J. Morrone, Editores). Capítulo 33: 551-577 Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México, Jiménez Editores, México, 577 pp.
- Welk, E., K. Schubert, y M.H. Hoffmann. 2002. Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity and Distributions*, 8: 219-233.
- Welk, E. 2004. Constraints in range predictions of invasive plant species due to non-equilibrium distribution patterns: Purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Ecological Modelling*, 179: 551-567.
- With K.A. y T.O. Crist. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology*, 76: 2446-2459.
- With, K.A. y A.W. King. 2001. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biological Conservation*, 100:75-88.
- With, K.A. 2004. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Analysis*, 24: 803-815.

Anexo 1: Correlación de Spearman, entre las 19 variables bioclimáticas descargadas del sitio electrónico Worldclim, utilizada para disminuir la sobreparametrización del Modelo de Distribución de las Especies (MAXENT).

Capa Ambiental	BIO1	BIO2	BIO3	BIO4	BIO5	BIO6	BIO7	BIO8	BIO9	BIO 10	BIO 11	BIO 12	BIO 13	BIO 14	BIO 15	BIO 16	BIO 17	BIO 18	BIO 19
BIO1	1	0.9	1	0.4	0.5	0.1	0.4	0.4	0.1	0.2	0.3	0.5	0.8	-0.8	0.9	1	-0.7	0.8	0.9
BIO2	0.9	1	0.8	0.2	0.3	-0.1	0.4	0.3	0	0.1	0.1	0.6	0.7	-0.6	1	0.8	-0.5	0.9	0.8
BIO3	1	0.8	1	0.5	0.5	0.1	0.3	0.5	0.2	0.3	0.3	0.4	0.9	-0.9	0.8	1	-0.8	0.7	1
BIO4	0.4	0.2	0.5	1	0.9	0.7	-0.2	0.9	0.7	0.8	0.8	-0.2	0.6	-0.6	0.1	0.5	-0.6	0.3	0.4
BIO5	0.5	0.3	0.5	0.9	1	0.4	0.1	1	0.4	0.7	0.6	-0.1	0.6	-0.6	0.2	0.5	-0.6	0.4	0.4
BIO6	0.1	-0.1	0.1	0.7	0.4	1	-0.5	0.4	1	0.6	0.7	-0.4	0.2	-0.3	-0.1	0.2	-0.4	-0.1	0.1
BIO7	0.4	0.4	0.3	-0.2	0.1	-0.5	1	0.1	-0.5	-0.1	-0.3	0.5	0.3	-0.2	0.4	0.3	-0.1	0.4	0.3
BIO8	0.4	0.3	0.5	0.9	1	0.4	0.1	1	0.5	0.8	0.6	-0.1	0.6	-0.6	0.2	0.5	-0.6	0.4	0.4
BIO9	0.1	0	0.2	0.7	0.4	1	-0.5	0.5	1	0.6	0.7	-0.4	0.3	-0.3	-0.1	0.2	-0.4	0	0.1
BIO 10	0.2	0.1	0.3	0.8	0.7	0.6	-0.1	0.8	0.6	1	0.4	-0.2	0.4	-0.3	0	0.3	-0.4	0.3	0.2
BIO11	0.3	0.1	0.3	0.8	0.6	0.7	-0.3	0.6	0.7	0.4	1	-0.2	0.4	-0.4	0.1	0.4	-0.5	0.1	0.3
BIO12	0.5	0.6	0.4	-0.2	-0.1	-0.4	0.5	-0.1	-0.4	-0.2	-0.2	1	0.4	-0.2	0.7	0.3	0	0.5	0.4
BIO13	0.8	0.7	0.9	0.6	0.6	0.2	0.3	0.6	0.3	0.4	0.4	0.4	1	-0.9	0.6	0.9	-0.8	0.6	0.8
BIO14	-0.8	-0.6	-0.9	-0.6	-0.6	-0.3	-0.2	-0.6	-0.3	-0.3	-0.4	-0.2	-0.9	1	-0.5	-0.9	1	-0.5	-0.9
BIO15	0.9	1	0.8	0.1	0.2	-0.1	0.4	0.2	-0.1	0	0.1	0.7	0.6	-0.5	1	0.8	-0.4	0.8	0.8
BIO16	1	0.8	1	0.5	0.5	0.2	0.3	0.5	0.2	0.3	0.4	0.3	0.9	-0.9	0.8	1	-0.9	0.7	0.9
BIO17	-0.7	-0.5	-0.8	-0.6	-0.6	-0.4	-0.1	-0.6	-0.4	-0.4	-0.5	0	-0.8	1	-0.4	-0.9	1	-0.4	-0.8
BIO18	0.8	0.9	0.7	0.3	0.4	-0.1	0.4	0.4	0	0.3	0.1	0.5	0.6	-0.5	0.8	0.7	-0.4	1	0.6
BIO19	0.9	0.8	1	0.4	0.4	0.1	0.3	0.4	0.1	0.2	0.3	0.4	0.8	-0.9	0.8	0.9	-0.8	0.6	1

Anexo 2: Valores sin transformar de los atributos del nicho climático, otros atributos funcionales (intrínsecos y extrínsecos) de las especies seleccionadas en este estudio y su correspondiente área de ocupación potencial calculada en base al modelo proyectado hacia Chile mediante el uso del programa computacional MAXENT.

Especie	Amplitud Temperatura	Amplitud Precipitación	Posición Temperatura	Posición Precipitación	Origen Biogeográfico	Tipo Raunkier	Tipo Reproducción	Familia	Área
<i>Agrostis capillaris</i>	52.3	390.0	1.1	126.5	Europa	Hemicryptophyta	Vegetativa	Poaceae	452810.7
<i>Aira caryophyllea</i>	65.8	577.0	1.7	43.0	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Poaceae	599294.9
<i>Atriplex nummularia</i>	39.7	445.0	13.5	109.0	Australia	Terophyta	Semilla	Amaranthaceae	88410.7
<i>Atriplex suberecta</i>	46.9	212.0	13.1	225.5	África	Terophyta	Ambas	Amaranthaceae	220470.8
<i>Ammi visnaga</i>	43.7	244.0	10.0	209.5	Europa	Terophyta	Semilla	Apiaceae	415077.3
<i>Bromus catharticus</i>	64.9	718.0	4.8	27.5	Sudamérica	Hemicryptophyta	Semilla	Poaceae	680542.1
<i>Bromus sterilis</i>	62.5	334.0	4.9	164.5	Eurásia	Hemicryptophyta	Semilla	Poaceae	472149.0
<i>Chenopodium album</i>	57.6	345.0	7.1	159.0	Europa	Terophyta	Semilla	Amaranthaceae	701671.7
<i>Convolvulus arvensis</i>	70.5	633.0	0.8	15.0	Europa	Geophyta	Ambas	Convolvulaceae	715485.9
<i>Conyza bonariensis</i>	52.8	701.0	8.9	19.0	Sudamérica	Chamaephyta	Semilla	Asteraceae	488462.8
<i>Cynosurus cristatus</i>	51.2	447.0	5.2	106.0	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Poaceae	371790.0
<i>Cynosurus echinatus</i>	47.0	549.0	9.8	57.0	Europa	Terophyta	Semilla	Poaceae	339258.9
<i>Cardamine hirsuta</i>	76.7	864.0	2.5	100.5	Europa	Hemicryptophyta	Vegetativa	Brassicaceae	696322.1
<i>Carthamus lanatus</i>	50.7	422.0	7.3	120.5	Europa	Terophyta	Semilla	Asteraceae	215143.3
<i>Cirsium vulgare</i>	63.1	552.0	0.3	55.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Asteraceae	738702.1
<i>Daucus carota</i>	60.1	456.0	3.3	103.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Apiaceae	688125.3
<i>Datura ferox</i>	50.3	416.0	8.2	123.5	Asia	Terophyta	Semilla	Solanaceae	455534.0
<i>Dolichos lignosus</i>	43.0	522.0	10.8	70.5	África	Chamaephyta	Ambas	Fabaceae	275165.8
<i>Erodium cicutarium</i>	64.0	431.0	4.2	116.0	África	Hemicryptophyta	Semilla	Geraniaceae	581069.4
<i>Fumaria agraria</i>	54.2	378.0	6.2	142.5	Europa	Terophyta	Semilla	Papaveraceae	501446.6
<i>Galium aparine</i>	57.2	399.0	5.1	132.0	Europa	Terophyta	Semilla	Rubiaceae	577296.9
<i>Hordeum jubatum</i>	79.9	321.0	4.0	171.0	Norteamérica	Hemicryptophyta	Semilla	Poaceae	708443.1
<i>Kickxia elatine</i>	53.0	390.0	4.9	136.5	Europa	Terophyta	Semilla	Scrophulariaceae	456279.5
<i>Lupinus arboreus</i>	44.2	544.0	5.9	59.5	Norteamérica	Phanerophyta	Semilla	Fabaceae	269937.9

Continuación de Anexo 2: Valores sin transformar de los atributos del nicho climático, otros atributos funcionales (intrínsecos y extrínsecos) de las especies seleccionadas en este estudio y su correspondiente área de ocupación potencial calculada en base al modelo proyectado hacia Chile mediante el uso del programa computacional MAXENT.

Especie	Amplitud Temperatura	Amplitud Precipitación	Posición Temperatura	Posición Precipitación	Origen Biogeográfico	Tipo Raunkier	Tipo Reproducción	Familia	Área
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	36.2	133.0	12.7	265.0	África	Hemicryptophyta	Semilla	Aizoaceae	275807.7
<i>Matricaria discoidea</i>	80.4	456.0	4.9	103.5	Asia	Terophyta	Semilla	Asteraceae	584351.2
<i>Myosotis discolor</i>	56.2	338.0	5.2	162.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Boraginaceae	508960.9
<i>Medicago sativa</i>	64.2	368.0	4.2	147.5	Asia	Hemicryptophyta	Semilla	Fabaceae	577296.9
<i>Nicotiana glauca</i>	58.6	417.0	7.3	123.0	Sudamérica	Terophyta	Semilla	Solanaceae	323008.0
<i>Polygonum aviculare</i>	51.8	340.0	1.5	161.5	Europa	Terophyta	Semilla	Polygonaceae	692044.5
<i>Pennisetum clandestinum</i>	47.4	692.0	12.3	14.5	África	Hemicryptophyta	Ambas	Poaceae	475228.8
<i>Polypogon monspeliensis</i>	71.2	683.0	2.8	10.0	Europa	Terophyta	Semilla	Poaceae	623072.8
<i>Ruta chalepensis</i>	48.0	476.0	7.6	93.5	Europa	Chamaephyta	Semilla	Rutaceae	472800.8
<i>Rumex longifolius</i>	59.7	671.0	3.8	5.0	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Polygonaceae	334853.2
<i>Spergula arvensis</i>	68.1	554.0	1.4	54.5	Europa	Terophyta	Semilla	Caryophyllaceae	670654.5
<i>Sonchus asper</i>	66.5	628.0	2.7	17.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Asteraceae	731931.1
<i>Sanguisorba minor</i>	54.3	297.0	6.2	183.0	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Rosaceae	542260.0
<i>Scirpus mucronatus</i>	48.1	557.0	8.1	52.0	Eurasia	Geophyta	Semilla	Cyperaceae	632381.7
<i>Sisymbrium orientale</i>	58.0	390.0	6.1	136.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Brassicaceae	640326.1
<i>Stellaria pallida</i>	51.9	252.0	8.9	205.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Caryophyllaceae	589819.1
<i>Sonchus tenerrimus</i>	50.3	326.0	8.2	168.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Asteraceae	348492.0
<i>Spergularia media</i>	54.9	359.0	5.9	152.0	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Caryophyllaceae	652171.7
<i>Stellaria media</i>	58.2	342.0	1.1	160.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Caryophyllaceae	584677.8
<i>Taraxacum officinale</i>	48.4	353.0	3.3	155.0	Eurasia	Hemicryptophyta	Vegetativa	Asteraceae	478777.9
<i>Tanacetum vulgare</i>	76.2	413.0	5.8	125.0	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Asteraceae	476593.5
<i>Vulpia muralis</i>	42.3	220.0	11.0	221.5	Europa	Hemicryptophyta	Semilla	Poaceae	259966.4
<i>Vicia sativa</i>	72.3	606.0	2.1	17.5	Europa	Terophyta	Ambas	Fabaceae	692544.0
<i>Veronica scutellata</i>	66.4	368.0	3.2	145.5	Norteamérica	Hemicryptophyta	Vegetativa	Scrophulariaceae	461131.8
<i>Vicia villosa</i>	60.1	396.0	3.3	133.5	Europa	Terophyta	Semilla	Fabaceae	618646.6

Anexo 3: Evaluación, basada en los valores del área bajo la curva AUC, de los modelos de distribución de las especies obtenidos por el programa MAXENT. Se utilizó criterio de Thuillier y col. (2005a) para la evaluación: Nulo $AUC < 0.8$, Aceptable $0.8 < AUC < 0.9$, Bueno $0.9 < AUC < 0.95$, Excelente $0.95 < AUC < 1$.

Especie	Datos Entrenamiento	Valor AUC	Evaluación
<i>Agrostis capillaris</i>	2296	0.97	excelente
<i>Aira caryophyllea</i>	1914	0.97	excelente
<i>Ammi visnaga</i>	104	0.98	excelente
<i>Atriplex nummularia</i>	381	0.97	excelente
<i>Atriplex suberecta</i>	234	0.97	excelente
<i>Bromus catharticus</i>	836	0.93	bueno
<i>Bromus sterilis</i>	1929	0.98	excelente
<i>Cardamine hirsuta</i>	2565	0.96	excelente
<i>Carthamus lanatus</i>	506	0.97	excelente
<i>Chenopodium album</i>	53	0.94	bueno
<i>Cirsium vulgare</i>	4510	0.94	bueno
<i>Convolvulus arvensis</i>	2649	0.93	bueno
<i>Conyza bonariensis</i>	957	0.92	bueno
<i>Cynosurus cristatus</i>	2401	0.98	excelente
<i>Cynosurus echinatus</i>	664	0.98	excelente
<i>Datura ferox</i>	146	0.94	bueno
<i>Daucus carota</i>	2910	0.95	bueno
<i>Dolichos lignosus</i>	142	0.98	excelente
<i>Erodium cicutarium</i>	1354	0.96	excelente
<i>Fumaria agraria</i>	67	0.99	excelente
<i>Galium aparine</i>	1960	0.96	excelente
<i>Hordeum jubatum</i>	839	0.90	aceptable
<i>Kickxia elatine</i>	2283	0.97	excelente
<i>Lupinus arboreus</i>	297	0.99	excelente

Continuación de Anexo 3: Evaluación, basada en los valores del área bajo la curva AUC, de los modelos de distribución de las especies obtenidos por el programa MAXENT. Se utilizó criterio de Thuillier y col. (2005a) para la evaluación: Nulo $AUC < 0.8$, Aceptable $0.8 < AUC < 0.9$, Bueno $0.9 < AUC < 0.95$, Excelente $0.95 < AUC < 1$.

Especie	Datos Entrenamiento	Valor AUC	Evaluación
<i>Matricaria discoidea</i>	4350	0.94	bueno
<i>Medicago sativa</i>	560	0.96	excelente
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	61	0.99	excelente
<i>Myosotis discolor</i>	1775	0.98	excelente
<i>Nicotiana glauca</i>	1118	0.93	bueno
<i>Pennisetum clandestinum</i>	194	0.96	excelente
<i>Polygonum aviculare</i>	135	0.97	excelente
<i>Polypogon monspeliensis</i>	1206	0.92	bueno
<i>Rumex longifolius</i>	2723	0.96	excelente
<i>Ruta chalepensis</i>	147	0.97	excelente
<i>Sanguisorba minor</i>	1627	0.97	excelente
<i>Scirpus mucronatus</i>	39	0.93	bueno
<i>Sisymbrium orientale</i>	1056	0.95	bueno
<i>Sonchus asper</i>	3306	0.94	bueno
<i>Sonchus tenerrimus</i>	196	0.97	excelente
<i>Spergula arvensis</i>	3688	0.94	bueno
<i>Spergularia media</i>	745	0.98	excelente
<i>Stellaria media</i>	1468	0.97	excelente
<i>Stellaria pallida</i>	480	0.97	excelente
<i>Tanacetum vulgare</i>	3340	0.96	excelente
<i>Taraxacum officinale</i>	89	0.98	excelente
<i>Veronica scutellata</i>	2845	0.96	excelente
<i>Vicia sativa</i>	2838	0.95	bueno
<i>Vicia villosa</i>	3055	0.94	bueno
<i>Vulpia muralis</i>	343	0.98	excelente

Anexo 4: Correlación de Pearson entre los atributos del nicho, utilizada para disminuir la sobre-parametrización de los Modelos Lineales Generalizados en la evaluación de la contribución de los atributos del nicho, sobre el grado de invasividad de las especies, en comparación con otros atributos.

	Amplitud Temperatura	Amplitud Precipitaciones	Posición Temperatura	Posición Precipitaciones
Amplitud Temperatura	1.00	0.39	-0.69	-0.34
Amplitud Precipitaciones	0.39	1.00	-0.31	-0.92
Posición Temperatura	-0.69	-0.31	1.00	0.33
Posición Precipitaciones	-0.34	-0.92	0.33	1.00

Anexo 5: Invasividad de las especies basado en el área de distribución potencial, en comparación con las regiones administrativas ocupadas.

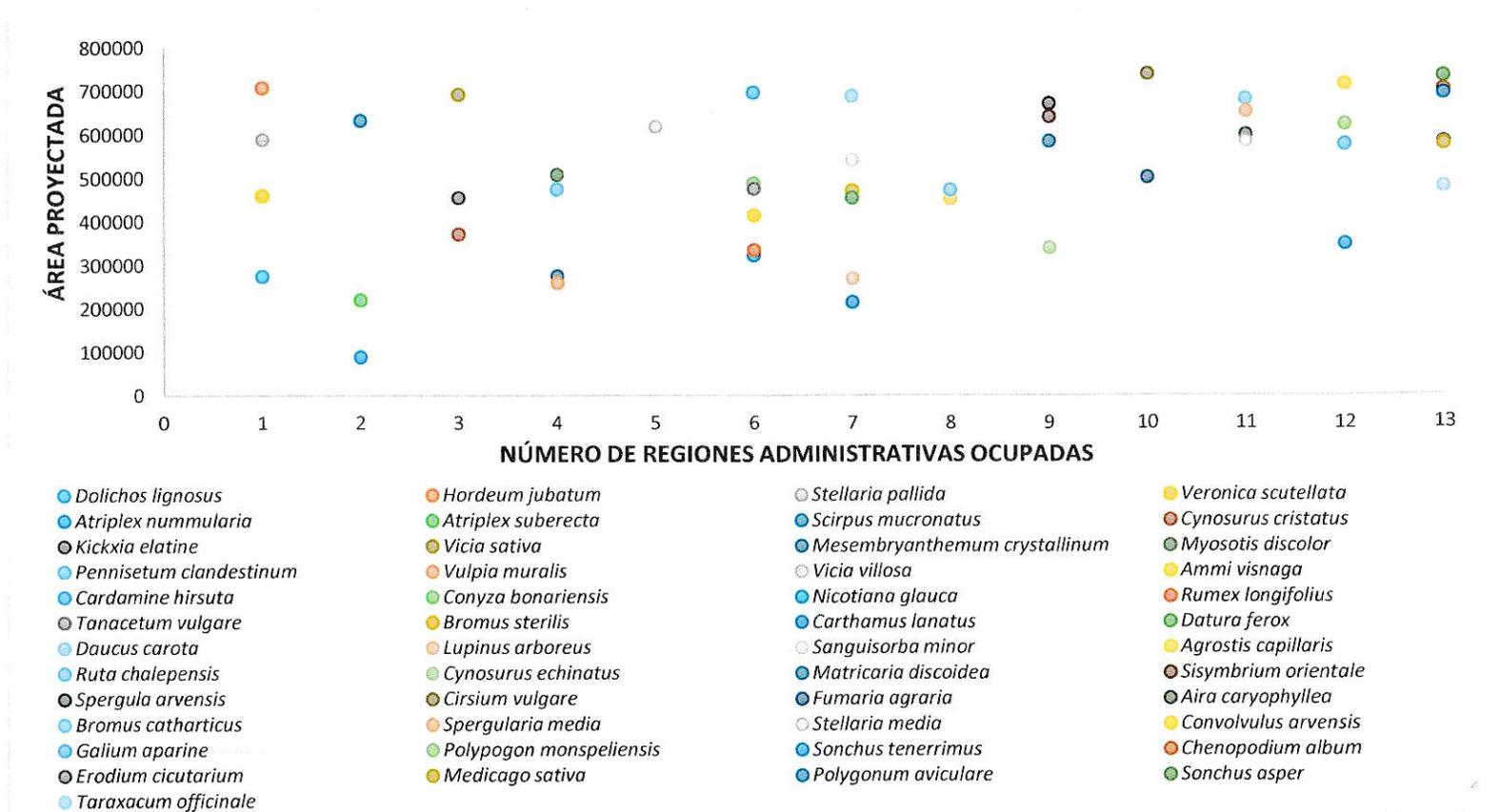


Figura 1: Invasividad basada en el número de regiones ocupadas, en comparación con el área potencial de ocupación obtenida mediante la proyección de los modelos globales de distribución de las especies sobre Chile.

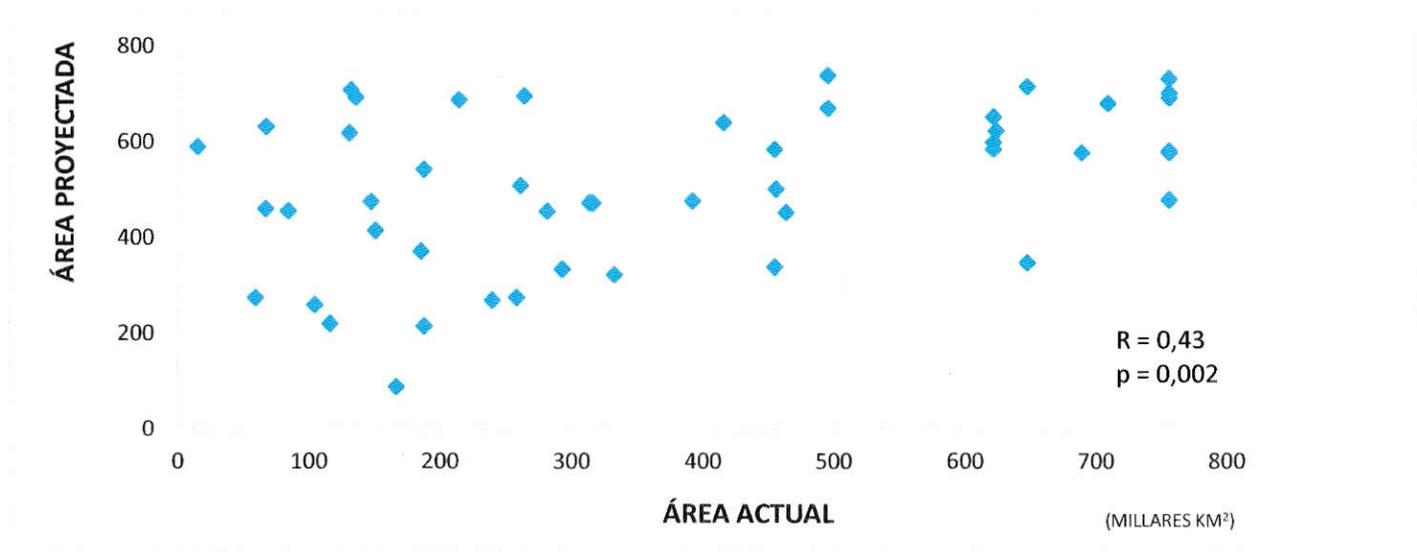


Figura 2: Relación entre la invasividad de las especies según su área de distribución actual y potencial. En el eje X se encuentra el área actual de ocupación de las especies, como la sumatoria del área total de cada región donde ha sido registrada. En el eje Y, se encuentra el área potencial del modelo global proyectada en Chile.