

UCH-FC
MAG-B
B625
C.1



**Relacionando modelos de distribución de especies, atributos
funcionales e invasividad: el caso de las especies exóticas en Nueva
Zelandia**

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

Gustavo A. Bizama Osorio

Director de Tesis:
Dr. Ramiro Bustamante

Santiago, Octubre, 2016



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 Doctorado presentada por el candidato.

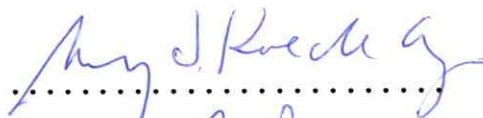
GUSTAVO ADOLFO BIZAMA OSORIO

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 20 de Abril de 2016.

Director de Tesis:
Dr. Ramiro Bustamante



Comisión de Evaluación de la Tesis:
Dra. Mary Kalin, Presidenta



Dr. Pablo Becerra



“Magna est veritas et praevallet”

(La verdad es grande y prevalecerá)

BIOGRAFÍA



Nací en Coronel (1983), octava región de Chile. Estudie en un liceo de hombres emblemático en Concepción, como es el Enrique Molina Garmendia. Posteriormente obtuve mi grado de Biólogo con Mención en medio ambiente en la Universidad de Concepción. Vine a Santiago a trabajar de Técnico al laboratorio de Ecología Terrestre de la Universidad de Chile, para posteriormente realizar el Magister en Ciencias Biológicas, con un principal interés en las invasiones biológicas y bioseguridad.

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que me han ayudado en el proceso de mi tesis, comenzando por compañeros de laboratorio, así como profesores del extranjero que han aportado con sus consejos y buena disposición: Dr. Philip Hulme, me entrego muy buenos consejos tanto al comienzo de la tesis como al final de esta, también no puedo dejar de mencionar al estimado Dr. Sunil kumar que con mucha paciencia escucho y mejoro el diseño metodológico de la tesis. Asimismo al Dr. Jaco Le Roux , que tuvo la gentileza de escuchar mi tesis y aportar en ella. Dr. Jake Alexander el cual se tomo todo el tiempo del mundo para leer mis ideas "traducidas por google traslate". Además del Dr. Martín Nuñez, que me motivo bastante en su curso de invasiones. También agradezco enormemente aquellas personas que he ayudado, y que de manera indirecta me han impregnado de sus conocimientos. También agradezco a personas con las que he trabajado en diferentes investigaciones, por que de todos ellos he aprendido significativamente: Vivían Montecinos, Mauricio Canals, Audrey Grez, Andrés Taucare, David Veliz, Pablo Guerrero, entre otras personas, les doy las gracias por la oportunidad de aportar.

Quiero agradecer a mi familia por el amor y apoyo incondicional. Finalmente de una manera muy especial, a mi tutor el Dr. Ramiro Bustamante, gracias por creer en mí, por la paciencia, la enseñanza, escuchar las ideas, gracias por darme esta oportunidad de poder aportar y poder hacer ciencia.

CONTENIDOS

BIOGRAFÍA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
CONTENIDOS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABLAS.....	viii
RESUMEN.....	ix
INTRODUCCIÓN.....	2
MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
Área de estudio.....	5
Datos de ocurrencia.....	6
Construcción de modelos de distribución de especies SDMs: regionales y globales.....	7
Atributos de especies.....	9
RESULTADOS.....	12
Número de Cromosomas.....	17
DISCUSIÓN.....	19
BIBLIOGRAFÍA.....	23

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Nueva Zelanda, área de estudio con sus correspondientes ciudades más importantes.	6
Figura 2. Diagrama de flujo de resumen del análisis.	9
Figura 3. Resumen de la metodología ocupada para el análisis i) recopilación y filtro de datos de herbarios, ii) Modelación y calibración, iii) generación de modelos globales y regionales en Nueva Zelanda. Los números 1, 2 y 3 corresponden a las variables respuestas utilizadas: área potencial, tasa de expansión y poblaciones estables. En el recuadro se muestran los ocho atributos obtenidos para las 69 plantas exóticas en Nueva Zelanda, que fueron relacionados con las variables respuestas mediante un GLM.	11
Figura 4. Relación positiva entre el tiempo mínimo de residencia y el área potencial para 69 especies exóticas de Nueva Zelanda. Aún cuando existe dispersión de los datos, esta relación es estadísticamente significativa.	13
Figura 5. Relación negativa entre el peso de las semillas (en escala logarítmica) y el área potencial para 69 especies exóticas de Nueva Zelanda.	14
Figura 6. Relación negativa entre el peso de las semillas (en escala logarítmica)b y la tasa de expansión para 69 especies exóticas de Nueva Zelanda.	14
Figura 7. Relación entre el número de biomas potencialmente ocupables (estimada por los puntos donde caen las ocurrencias en el modelo global y la tasa de expansión (evaluada como el area potencial dividida por el tiempo mínimo de residencia, TMR), para un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda.	15
Figura 8. Relación entre la altura promedio (m) y la fracción de poblaciones estables, para un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda.	16
Figura 9. Relación positiva entre el número de biomas potencialmente ocupables (estimada por el modelo global) y la fracción de poblaciones estables, para un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda.	16
Figura 10. Correlación entre el número de cromosomas y el área potencial para 11 especies exóticas de la familia Poaceae, Nueva Zelanda.(r Pearson = -0.83, P= 0.00014).	17
Figura 11. Correlación entre el número de cromosomas (n) y el área potencial para 7 especies exóticas de la familia Fabaceae, Nueva Zelanda. r Pearson = 0.81, P= 0.025.	17

Figura 12. Correlación entre la Tasa de expansión y el Número de cromosomas (n) en 11 especies de la Familia Poaceas (gramíneas), Nueva Zelandia. (r Pearson = -0.86, $P= 0.0006$ 18

Figura 13. Correlación entre el número de cromosomas y la fración de poblaciones estables en 17 especies exóticas de la familia de Asteraceae, Nueva Zelandia. (r de Pearson = 0.56, $P= 0.019$). 18

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Modelos Lineales Generalizados (GLM) que evalúan las relación entre atributos de las especies y 3 variables que estiman la invasividad de las especies. (a) área potencial, b) tasa de expansión y c) fracción de poblaciones estables) para 69 especies de plantas exóticas presentes en Nueva Zelanda. Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) ajustado a una distribución normal, realizando todas las interacciones entrefactores; se muestran sólo las interacciones propuestas en las hipótesis..... 13

RESUMEN

Las especies invasoras pueden constituir una amenaza para la biodiversidad. Los modelos de distribución de especies han sido una herramienta muy útil para predecir las invasiones. Aquí, utilizamos modelos de distribución de especies, globales y regionales de 69 especies exóticas presentes en Nueva Zelandia. Estos resultados se asociaron con 8 atributos funcionales y de invasión ocupando como variables de respuesta 1) el área del modelo regional, 2) la tasa de expansión y 3) las poblaciones estables en Nueva Zelandia (intersección de los modelos globales y regionales en Nueva Zelandia). Esta evaluación nos permitió determinar qué atributos hacen una especie más invasiva que otra, en virtud de los 3 escenarios propuestos en Nueva Zelandia (área potencial, tasa de expansión y poblaciones estables). Nuestros resultados indican que el éxito invasión se asocia con el tiempo mínimo de residencia, pequeño tamaño de semilla, la dispersión asistida, y una mayor amplitud de nicho (número de biomas ocupados a escala global). Para el caso de las poblaciones estables encontramos relación significativa con la altura promedio y el número de biomas a escala global de las especies. También, el menor número de cromosomas resulto un excelente predictor de invasividad en Poaceas, pero esta relación con el número de cromosomas fue contraria en Fabaceas y Asteraceas. Este trabajo puede ser de gran utilidad para la prevención y el control de ingreso de especies exóticas, que presenten atributos que se asocien con el éxito de invasión.



INTRODUCCIÓN

Dilucidar cómo ocurre el proceso de invasión, y cuáles son los factores que contribuyen a que una especie llegue a ser invasora o no (Rejmánek & Richardson 1996; Pysék et al., 2004; Jeschke 2008; Hulme 2009; Gallien et al., 2012), así como cuáles son los impactos que éstas provocan en los ecosistemas naturales (Mack & D'Antonio, 1998) constituyen temas centrales en la ecología de las invasiones biológicas. Una característica clave del proceso de invasión es su dimensión geográfica. En este contexto, dado el papel fundamental que presentan los factores climáticos en la distribución de especies (Gaston 2003), identificar los requerimientos del nicho climático de una especie invasora y dónde se encuentran en el espacio, es clave para predecir una invasión (Peterson et al., 2003).

Los modelos de nicho (o modelos de distribución de especies, (SDMs) han sido prolíficamente usados en especies invasoras (Welk et al., 2002; Peterson et al., 2003; Welk, 2004; Martínez-Meyer & Peterson, 2006; Mau-Crimmins et al., 2006, Elith & Leathwick 2009). Básicamente, un SDMs es una descripción estadística de la distribución de las especies en el espacio ambiental, como resultado de la correlación entre datos de ocurrencia de las especies y las variables ambientales, (Peterson & Holt 2003, Soberon & Nakamura 2009).

En especies exóticas, el objetivo original de estos modelos es predecir la distribución potencial de las especies en otras regiones del mundo, a partir de sus requerimientos de nicho observados en el rango nativo (Peterson et al., 2003, Thuiller et al., 2005; Broenimman et al., 2007; Reed et al., 2008, Fitzpatrick et al., 2007, Soberon & Nakamura 2009). La construcción y utilidad de estos modelos se basan en dos supuestos claves: (i) que el nicho de las especies se conserva, manteniendo así sus requerimientos originales (Wiens et al., 2010) y (ii) que las especies han alcanzado un equilibrio geográfico en su ambiente (Parmesan & Yohe 2003). Si bien, en aquellas especies que han ocupado una región biogeográfica por largos períodos de tiempo, ambos supuestos podrían cumplirse (Ackerly 2004; Webb, C.O. et al., 2002), en el caso de las especies invasoras esto es menos probable debido a la naturaleza dinámica del proceso de invasión (Fitzpatrick et al., 2007; Steiner et al., 2008; Beaumont et al., 2009; Gallagerth et al., 2010). De hecho, es muy probable que las especies puedan distribuirse en el espacio geográfico de manera diferente a las predichas por sus requerimientos originales debido a (i) que se encuentran

en las primeras etapas de invasión (Beerling et al., 1995; Hulme, 2003; Welk, 2004); (ii) su nicho climático pueda cambiar durante el proceso de invasión (Holt et al., 2005; Broennimann et al., 2007; Lavergne & Molofsky 2007; Prentis et al., 2008); (iii) pueden ocupar hábitats presentes en el rango nativo que no pueden ser ocupados en el ambiente invadido por nuevas restricciones biológicas (competencia, depredación); también es probable que estos hábitats no existan en su rango nativo (Pysêk et al., 2004; Broennimann et al., 2007; Fitzpatrick et al., 2007, Gallagerth et al., 2010); (iv) hay limitaciones a la dispersión que impiden que las especies puedan colonizar todos sus hábitats potenciales (Wilson et al., 2007).

No obstante todas estas limitantes, los SDMs presentan una alta capacidad predictiva demostrada mediante su validación usando datos independientes y muestreos de verificación *in situ* (Elith et al., 2010). No solo han sido capaces de predecir presencias y ausencias de especies, también se ha propuesto que la probabilidad de ocurrencia (PO) generada por estos SDMs, estarían relacionados con (i) la abundancia de las especies (VanDerWal et al. 2009, Van Couwenberghe et al. 2013), (ii) la variación de rasgos funcionales en plantas, (Thuiller et al. 2010) y (iii) parámetros demográficos, y la densidad de la población (Thuiller et al. 2014). Estos modelos también han sido utilizados para inferir las etapas de invasión contrastando modelos globales con regionales (Gallien et al. 2012).

Un aspecto poco explorado en los SDMs, en estudios de invasiones, es que el tamaño del rango potencial de distribución de las especies (en lo posible área invadida), puede ser un buen *proxi* de la invasividad de las especies esto es, de su potencial de ocupar una determinada área. Diferentes aproximaciones se han realizado para realizar esta estimación: el largo de una distribución geográfica (medida como la longitud lineal del rango de distribución de una especie) (Castro et al., 2005). O bien el área potencial, estimada desde los SDMs (Lloret et al. 2005; Gassó et al. 2009). Por supuesto que estas estimaciones están sesgadas porque no consideran capacidad de dispersión y/o interacciones biológicas, pero a escala biogeográfica aún constituyen una buena aproximación (Vásquez 2006).

Otro aspecto menos examinado en los SDM es cómo el área potencial del ambiente invadido se relaciona con atributos funcionales de las plantas exóticas. De hecho, se ha documentado que atributos tales como el peso de semilla, los síndrome de dispersión, el

ciclo de vida, cantidad de producción de semillas, la altura de la planta así como la amplitud de nicho y el tiempo mínimo de residencia (Rejmánek & Richardson 1996, Rejmánek, 2000, Pysěk et al., 2003, Pysěk et al., 2004, Castro et al., 2005, Hamilton et al., 2005, Wilson et al., 2007, Thuiller et al., 2012), e inclusive el número de cromosomas (*proxi* del tamaño del genoma) (Rejmánek, 1996), y las posibles interacciones entre los atributos, podrían explicar e incluso predecir la invasividad de las especies. No obstante los estudios que evalúan invasividad usando SDMs y los relacionan con atributos funcionales son escasos en la literatura (Thuiller et al., 2012, Gassó et al., 2009).

El objetivo de este trabajo, es determinar la relación entre atributos de las especies y su grado de invasividad. Para ello, se utilizará un conjunto de especies de plantas exóticas (N = 69) provenientes de Nueva Zelandia, el país con la mayor densidad de especies exóticas del mundo (Vitousek et al., 1996). Utilizando los SDMs, se estimará la invasividad utilizando tres métricas: i) área de distribución potencial de las plantas exóticas en Nueva Zelandia (modelo regional), ii) Tasa de expansión (área del modelo regional / tiempo mínimo de residencia) y iii) la proporción de poblaciones estables (intersección del modelo regional y global propuesto por Gallien et al., (2012). Esta relación se establecerá con 6 atributos que tienen relación con el invasividad de las especies invasoras: peso de semilla, síndrome de dispersión, altura, ciclo de vida, número de cromosomas, número de biomas ocupados a escala global y tiempo mínimo de residencia (T.M.R) en Nueva Zelandia. Al mismo tiempo se incluirá la las interacciones del Peso de semilla con la altura y el síndrome de dispersión.

Nuestras hipótesis son las siguientes: i) El éxito de invasión se relacionaría con 1) un mayor tiempo de residencia de las especie invasoras 2) las especies con semillas pequeñas tendrán un mayor éxito de invasión que aquellas con un tamaño más grande 3) especies con una dispersión asistida (viento o animales) 4) mayor amplitud de nicho 5) una mayor altura de las plantas y por último ciclos de vida cortos se relacionarían de manera positiva con el éxito de invasión.

ii) El éxito de invasión se relacionaría de manera positiva con las siguientes interacciones: 1) Las especies con dispersión asistida y un menor peso de semilla y 2) aquellas especies que presenten una mayor altura y un menor peso de semilla.

iii) Si el número de cromosomas es un buen *proxi* de la cantidad de ADN y, la cantidad de ADN es un buen predictor de la Invasividad de las especies (Rejmaneck 1996), entonces las especies (dentro de Familias) que presenten un menor número de cromosomas, presentarán una mayor invasividad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Nueva Zelandia se encuentra ubicado en el hemisferio sur entre los 41°17' Sur, 174° 47' Este, y abarca una extensión de alrededor de 268,680 km². Contiene dos islas: principalmente la Isla Norte y la Isla sur, separadas por el Estrecho de Cook (22 km sector más angosto), además presenta una serie de islas pequeñas ubicadas entre las latitudes 29° y 53° Sur y longitudes de 165° y 176° Este, de las cuales destaca la Isla Stewart en el Norte. Si bien la capital es Wellington, las ciudades más pobladas son Auckland en la Isla Norte y Canterbury en la Isla Sur, con 1.371.000 y 540.000 habitantes respectivamente. Climática y geográficamente ambas islas, Norte y Sur son muy diferentes, la Isla Sur se encuentra dividida a lo largo por los Alpes sur, alcanzando los 3.754 msnm en el monte Cook, en cambio la Isla Norte, es menos montañosa pero presenta zonas volcánicas activas. El clima templado es principalmente oceánico, cuya temperatura promedio varía entre los 10°C en el sur y los 16°C en el norte. En cuanto a las precipitaciones, las zonas menos lluviosas se encuentran en Christchurch con 640 mm y Auckland con el doble de precipitaciones anuales aproximadamente. Finalmente producto del aislamiento geográfico presente en Nueva Zelandia, un 82% de flora su vascular es endémico.

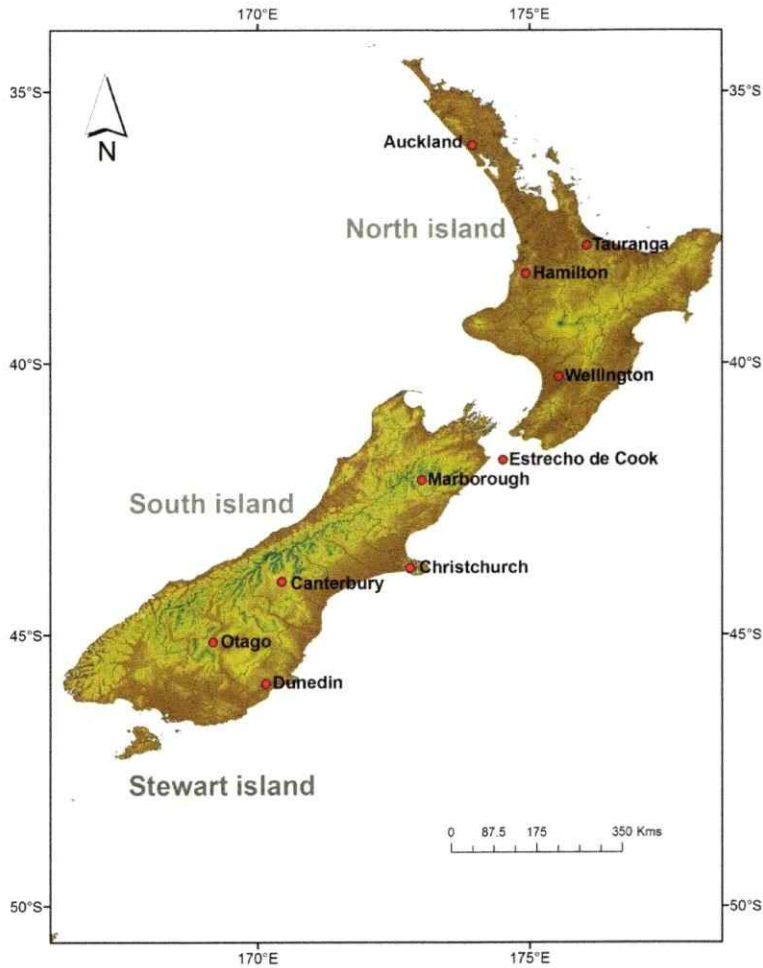


Figura 1. Nueva Zelandia, área de estudio con sus correspondientes ciudades más importantes.

Datos de ocurrencia

Fueron seleccionadas 69 especies exóticas en Nueva Zelandia, este proceso de selección se llevo a cabo considerando el listado de especies de NEW ZEALAND PLANT CONSERVATION NETWORK (www.nzpcn.org.nz). Las especies de este listado fueron revisadas en diferentes herbarios procedentes de Nueva Zelandia, para determinar si presentaban una cantidad mínima de presencias para ser utilizadas en Maxent. En este caso se consideró un mínimo de 50 registros por especies, Resultaron finalmente 23 familias con un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelandia. Al comparar las 23 familias, resultaron representativas de la cantidad de especies exóticas presentes por familia en Nueva Zelandia. Además esta distribución, se correlacionó positivamente

con la cantidad de especies por Familia registrada para toda la flora exótica de Nueva Zelanda ($r_s = 0.48$; $P < 0.05$).

Fueron considerados los registros de herbarios de diferentes regiones del mundo, colectados desde 1950, (Ver ANEXO Tabla 1). Además, fueron removidos datos repetidos o mal georeferenciados, alcanzando un total de 2.190.255 registros de ocurrencias filtradas para 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda. Para disminuir el impacto de la autocorrelación espacial se realizó un submuestreo de los datos eliminando aquellos que se encontraran a menos de 10 km aproximadamente mediante el software (R Studio). Finalmente el total de registros filtrados y ocupados para calibrar los modelos, alcanzó un total de 353.834 ocurrencias a escala global para las 69 especies de plantas.

Construcción de modelos de distribución de especies SDMs: regionales y globales

Se utilizaron variables bioclimáticas obtenidas de Worldclim (<http://www.worldclim.org/>), con una resolución espacial de 2,5' (c. 4.5 km). Este conjunto de datos incluye un total de 19 variables bioclimáticas, que resumen la información relativa a la temperatura y la precipitación. Dado que la colinealidad de las variables puede conducir a un exceso de ajuste en los modelos (Beaumont et al., 2009), se seleccionó una sub-muestra de las variables bioclimáticas obtenidas después de una prueba de correlación de Pearson ($r > 0.70$), realizado con el software ENMTools 1.4.4. Utilizando este criterio se seleccionaron 4 variables bioclimáticas: (bio1) promedio de temperatura anual, (bio2) promedio del rango diurno de temperatura, (bio12) precipitación anual, (bio15) estacionalidad de la precipitación. Además fueron incorporadas 1) la variable de evapotranspiración, compuesta por radiación solar, pendiente, y humedad relativa (<http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>) y 2) la Huella Humana (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v2-human-footprint-geographic/data-download>), capa basada en un índice de influencia humana (HII), construido en base a un conjunto de datos globales (a 1km) creados a partir de 9 capas de datos globales que cubren la densidad de la población, el uso de la tierra y las infraestructuras (zonas urbanas, las luces nocturnas, el uso de suelo/cobertura de la tierra), y el acceso humano (costas, carreteras, vías férreas, ríos navegables).

Para los modelos regionales en Nueva Zelanda, se consideró como "background" todo su límite territorial. Los modelos de distribución de especies SDMs, se construyeron utilizando el software MAXENT 3.33e, método que evalúa la probabilidad de distribución de una especie estimando la función de distribución de probabilidad de máxima entropía (Phillips et al., 2006). Para ello se ha cambiado la configuración predeterminada del programa Maxent y utilizamos sólo funciones lineales, cuadráticas y las características del producto para evitar el sobreajuste del modelo (Kumar et al., 2014). Para regular el exceso de parametrización se utilizó $\beta = 1$ (Phillips & Dudík 2008). La opción "do clamping" fue utilizada para evitar extrapolaciones fuera del rango ambiental de los datos de entrenamiento (Owens et al., 2013). También se utilizó el 75% de los datos de entrenamiento y el 25 % restante, para chequear el modelo generado mediante 50 replicas. El número de pseudo-ausencias utilizado equivale al número de registros de presencias por cada especie multiplicado por 10 (Beaumont et al 2009), para modelos globales y regionales.

Finalmente, para poder realizar la aproximación jerárquica utilizada por Gallien et al., (2012) se construyeron 69 modelos regionales y 69 globales, totalizando 138 modelos. Los modelos globales son realizados utilizando el total de presencias para cada una de las 69 especies, proyectándolas a Nueva Zelanda. Luego el Modelo regional se realiza utilizando sólo aquellas presencias correspondientes a Nueva Zelanda, generando un modelo "regional" para cada una de las 69 especies. Para la comparación de los modelos se utilizó el umbral de 0,5 para asegurarse al menos que la mitad de los modelos concuerden. De esta manera se obtuvieron predicciones que no fuesen conservadoras ni liberales (Taucare-Ríos et al., 2016, Cabra-Rivas et al., 2015). Entonces al comparar las probabilidades de ocurrencia extraídas utilizando el software DIVA- GIS 7.5 de los modelos globales y regionales, se identificaron 4 estados de invasión para Nueva Zelanda en el espacio del nicho. 1) Poblaciones estables: cuando ambas probabilidades del modelo global y regional se encuentran sobre 0,5; 2) Adaptación local: Las probabilidades de modelo global son menores a 0,5 y regional son mayores a 0,5; 3) Colonización: Las probabilidades del modelo global son mayores a 0,5 y regional son menores a 0,5 y por último 4) Poblaciones sumideros: ambos modelos global y regional son menores a 0,5. Para obtener la misma información pero en el espacio geográfico se utiliza el mismo umbral (0,5), siguiendo la misma lógica, con la diferencia que se obtienen la cantidad de ocurrencias que se encuentran en la superficie de intersección de los

modelos globales y regionales pero identificando en el espacio los mismos 4 estados de invasión (Figura 2).

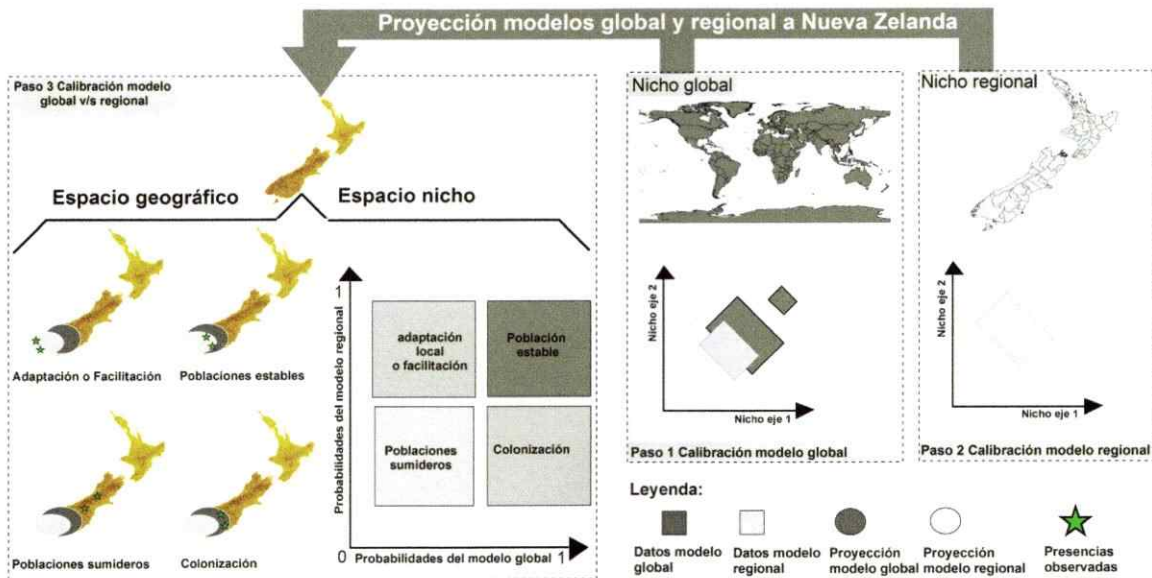


Figura 2. Diagrama de flujo de resumen del análisis.

Paso 1 representa la calibración del modelo global y el paso 2 representa la calibración del modelo regional. Paso 3 se presenta el marco teórico desarrollado para informar acerca de las etapas de la invasión de la población de una especie invasora. (1) Si se observa una especie sólo dentro de su nicho regional, entonces es potencialmente una población que desarrolla la adaptación a nuevas condiciones ambientales. (2) Si se observa una especie dentro de nichos globales y regionales, entonces es probable que sea una población de estabilización. (3) Si se observa una especie sólo dentro de su nicho global, entonces puede representar una población que participa en el proceso de colonización de las diversas condiciones ambientales de la región. (4) Si, finalmente, se observa la especie fuera de ambos nichos, entonces probablemente representa una población sumidero.

Atributos de especies

Compilamos información sobre una serie de atributos funcionales para las 69 especies (ANEXO Tabla 2) para así probar las asociaciones existentes con tres variables respuestas i) área potencial de la especie, ii) Tasa de expansión y iii) Poblaciones estables P(E). Las variables respuestas fueron calculadas para las 69 especies exóticas

en Nueva Zelanda; el área potencial fue estimada mediante el modelo regional; la tasa de expansión, fue estimada dividiendo el área potencial por el tiempo de residencia y el porcentaje de poblaciones estables, fue estimado contando el número de ocurrencias que caen dentro del espacio conceptual que define altas probabilidades de ocurrencia predichas por el modelo global y regional simultáneamente (Figura 2). Para poder establecer las relación entre las 3 métricas propuestas con cada unas de los 8 atributos de las especies, se utilizaron tres modelos lineales generalizados (GLM).

Los rasgos examinados fueron:

1) Tiempo mínimo de residencia en Nueva Zelanda (T.M.R): Para la mayoría de las especies introducidas, los datos sobre el momento exacto de la introducción son escasos. Sin embargo, para ello se utilizaron como fuentes de información la fecha de colecta más antigua de los herbarios en Nueva Zelanda (véase Tabla 1. anexo N° herbarios), calculando su T.M.R. como: (Año actual - Año de primera colecta) la cual osciló entre los 44 y 187 años.

2) Número de biomas a escala global: Para la extracción de los biomas (<http://www.worldwildlife.org/biomes>), se utilizó el software Diva-Gis 7.5.0, utilizando las ocurrencias a escala global de las 69 especies. Los biomas identificados son 1) Bosques húmedos Tropical y Subtropical de hoja ancha, 2) Bosques secos Tropical y Subtropical de hoja ancha, 3) Bosques Tropical y Subtropical de coníferas, 4) Bosques Templados de hoja ancha y Mixtos, 5) Bosques templados de coníferas, 6) Bosques Boreales/Taiga, 7) Tropical y Subtropical Pastizales, Sabanas y Arbustos, 8) Templados Pastizales, Sabanas y Arbustos, 9) Pastizales inundados y Sabanas, 10) Praderas Montanos y arbustos, 11) Tundra ,12) Bosques Mediterráneos, Woodlands y Scrub, 13) Desiertos y Matorrales Xerófilos, 14) Manglares (ANEXO Tabla 3).

3) Número de cromosomas: De la fase gametofítica (n), para la mayoría de las 69 especies, esta información se obtuvo en línea desde TROPICOS: <http://www.tropicos.org/> (ANEXO Tabla 3). Esta información se analizó en forma independiente y dentro de cada Familia.

4) Atributos de historia de vida: a) masa de la semilla (g), b) altura promedio de las plantas (m), c) el síndrome de dispersión (3 clases: asistidas (viento o animales), no asistidas (balocoria) y mixta). Ciclo de Vida (anual, perenne, bianual). Los datos de cada rasgo

fueron obtenidos de literatura y base de datos especializados en rasgos funcionales (ANEXO Tabla 3).

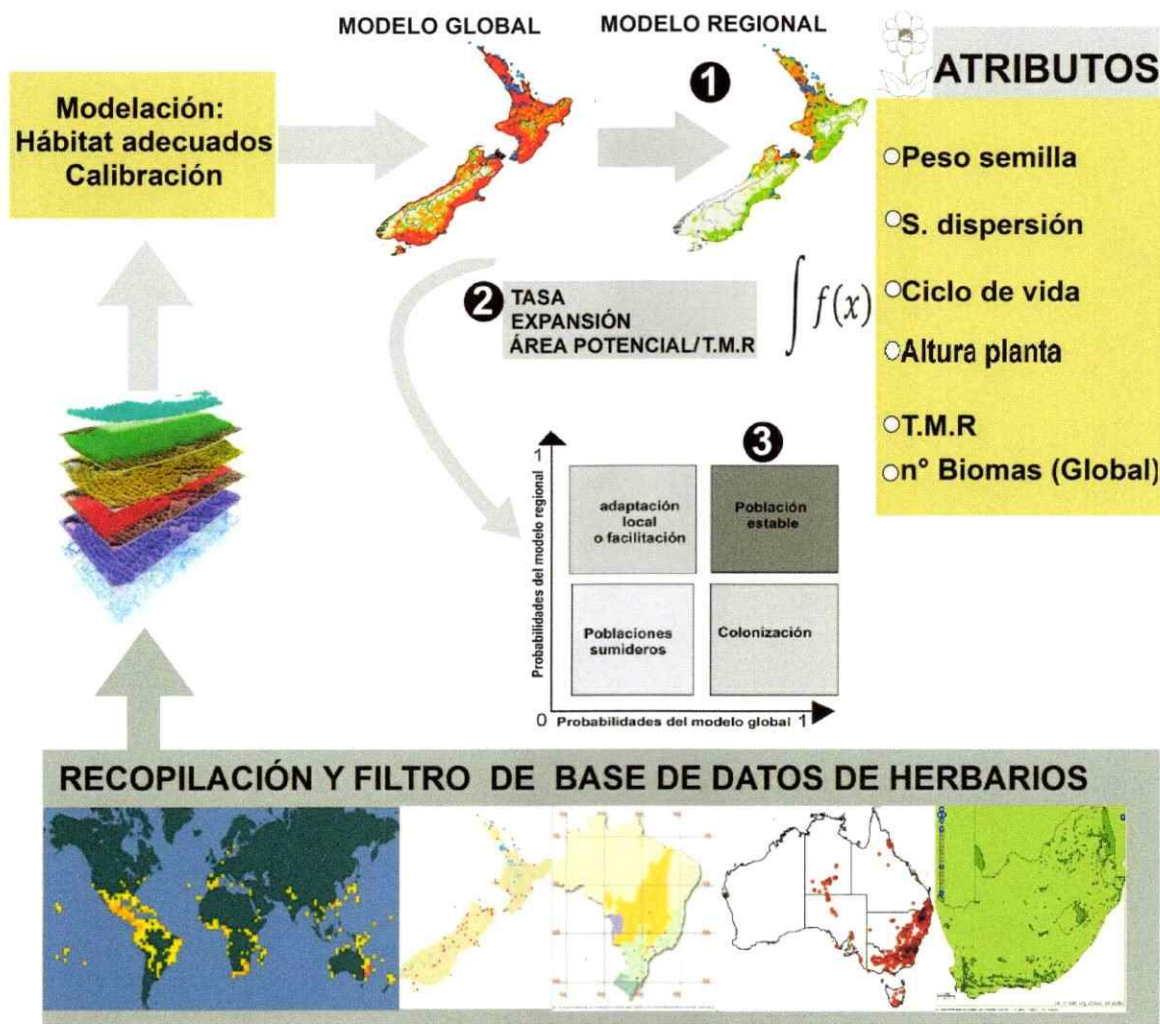


Figura 3. Resumen de la metodología ocupada para el análisis i) recopilación y filtro de datos de herbarios, ii) Modelación y calibración, iii) generación de modelos globales y regionales en Nueva Zelanda. Los números 1, 2 y 3 corresponden a las variables respuestas utilizadas: área potencial, tasa de expansión y poblaciones estables. En el recuadro se muestran los ocho atributos obtenidos para las 69 plantas exóticas en Nueva Zelanda, que fueron relacionados con las variables respuestas mediante un GLM.



RESULTADOS

Dos atributos se relacionaron significativamente para cada una de las tres variables respuestas analizadas (Tabla 1). El peso de semillas se relacionó negativa y significativamente con el área potencial y con la tasa de expansión (Figura 5 y 6). El número de biomas se relacionó de modo no-lineal con la tasa de expansión y las poblaciones estables (Tabla 1, Figura 7 y 9); la altura promedio y el número de biomas ocupados se relacionaron en forma positiva y significativa, con la fracción de poblaciones estables (Tabla 1, Figura 8).

VARIABLE RESPUESTA	a) ÁREA POTENCIAL			b) TASA DE EXPANSIÓN			c) POBLACIONES ESTABLES P(E)		
	Df	F Value	p	Df	F Value	p	Df	F Value	p
PESO SEMILLA (gr)	(52)	6.963	0.04*	(52)	9.372	0.005**	(52)	3.932	0.10
TIEMPO DE RESIDENCIA (años)	(50)	7.737	0.03*	-----	-----	-----	(50)	1.318	0.30
ALTURA (m)	(51)	2.012	0.21	(51)	3.221	0.08	(51)	9.945	0.02*
NÚMERO DE BIOMAS	(49)	0.007	0.93	(50)	8.709	0.007**	(49)	6.547	0.05*
SÍNDROME DISPERSIÓN	(46)	0.123	0.88	(47)	0.183	0.83	(46)	0.151	0.86
CICLO DE VIDA	(41)	1.158	0.43	(42)	0.231	0.94	(41)	1.747	0.27
PESO SEMILLA xSÍNDROME DISPERSIÓN	(39)	0.091	0.91	(40)	2.564	0.10	(39)	2.233	0.20
PESO SEMILLA xALTURA	(38)	0.167	0.69	(39)	0.01	0.92	(38)	0.142	0.72

Tabla 1. Modelos Lineales Generalizados (GLM) que evalúan las relación entre atributos de las especies y 3 variables que estiman la invasividad de las especies. (a) área potencial, b) tasa de expansión y c) fracción de poblaciones estables) para 69 especies de plantas exóticas presentes en Nueva Zelandia. Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) ajustado a una distribución normal, realizando todas las interacciones entrefactores; se muestran sólo las interacciones propuestas en las hipótesis.

En la variable respuesta del área potencial, resultaron significativas 2 atributos que presentan relación con el éxito de invasión de las especies: i) el tiempo mínimo de residencia, el cual se relacionó de manera positiva (Tabla 1; Figura 4). y ii) Peso de semilla, el cual se relaciono de manera negativa (Tabla 1; Figura 5).

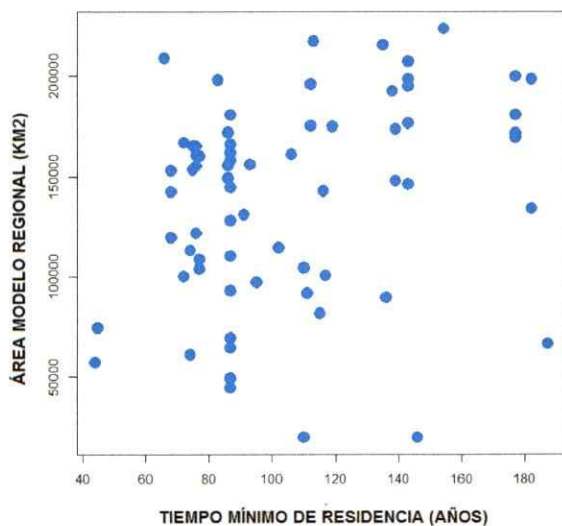


Figura 4. Relación positiva entre el tiempo mínimo de residencia y el área potencial para 69 especies exóticas de Nueva Zelandia. Aún cuando existe dispersión de los datos, esta relación es estadísticamente significativa.

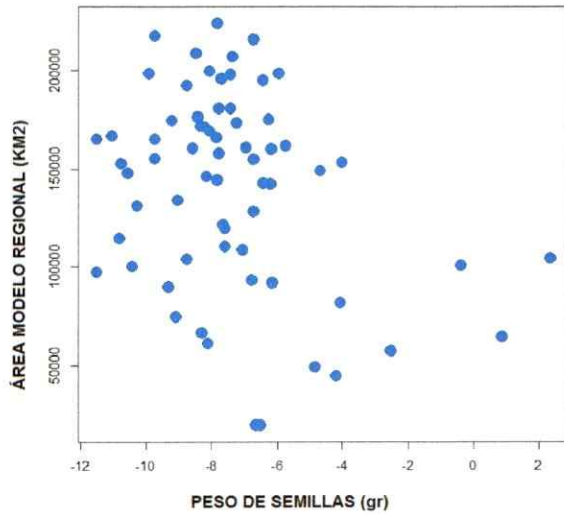


Figura 5. Relación negativa entre el peso de las semillas (en escala logarítmica) y el área potencial para 69 especies exóticas de Nueva Zelandia.

Para la Tasa de expansión, resultaron significativos dos atributos: i) el Peso de la semilla, el cual se relacionó de manera negativa (Tabla 1; Figura 6). y ii) número de biomas a escala global (amplitud de nicho), el cual se relaciono de manera negativa (Tabla 1; Figura 7).

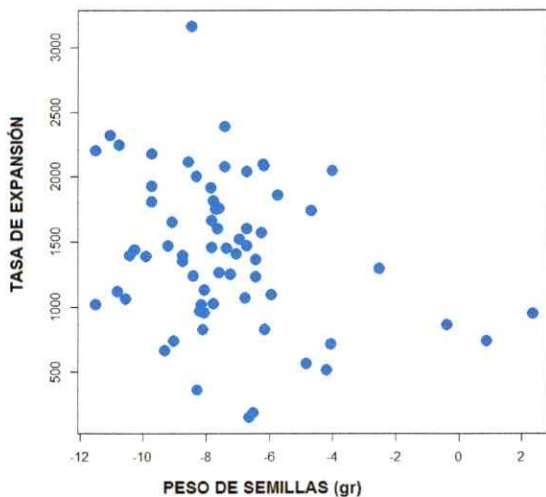


Figura 6. Relación negativa entre el peso de las semillas (en escala logarítmica) y la tasa de expansión para 69 especies exóticas de Nueva Zelandia.

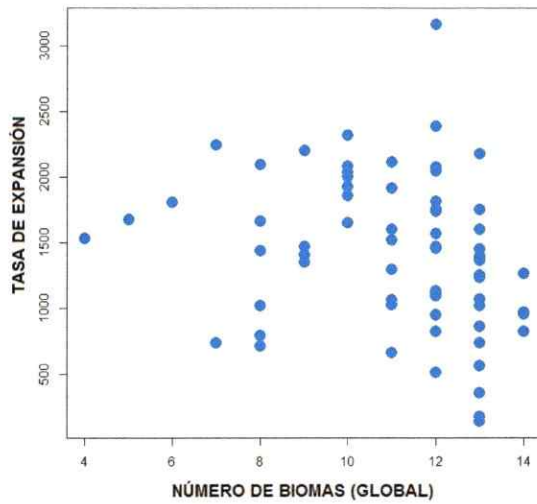


Figura 7. Relación entre el número de biomas potencialmente ocupables (estimada por los puntos donde caen las ocurrencias en el modelo global y la tasa de expansión (evaluada como el area potencial dividida por el tiempo mínimo de residencia, TMR), para un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda.

Para la fracción de poblaciones estables, fueron significativos dos atributos: i) la altura promedio de las especies, el cual se relacionó de manera positiva (Tabla 1; Figura 8). y ii) el número de biomas a escala global, el cual se relaciono de manera postiva (Tabla 1; Figura 9).

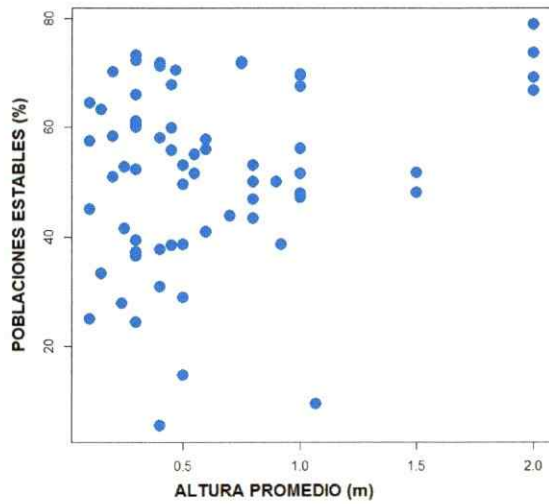


Figura 8. Relación entre la altura promedio (m) y la fracción de poblaciones estables, para un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda.

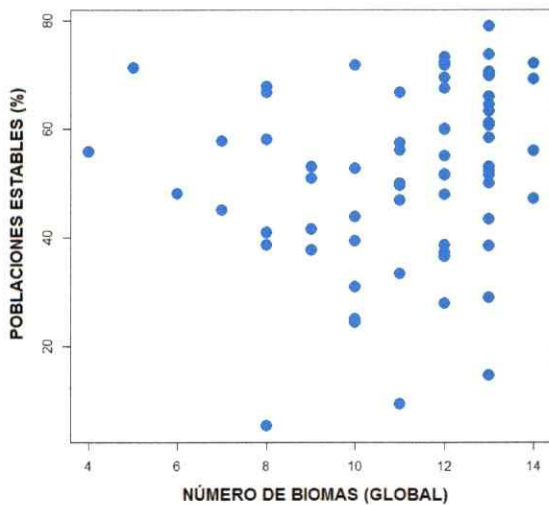


Figura 9. Relación positiva entre el número de biomas potencialmente ocupables (estimada por el modelo global) y la fracción de poblaciones estables, para un total de 69 especies de plantas exóticas en Nueva Zelanda.

Número de Cromosomas

En las Gramíneas, el número de cromosomas se relacionó de manera negativa y significativa con el área potencial (Figura 10) y la tasa de expansión (Figura 12), contrario a lo que ocurre para el caso de las Fabaceas (Figura 11) y las Asteraceas (ver Figura 10 y 12), para el área potencial y poblaciones estables respectivamente.

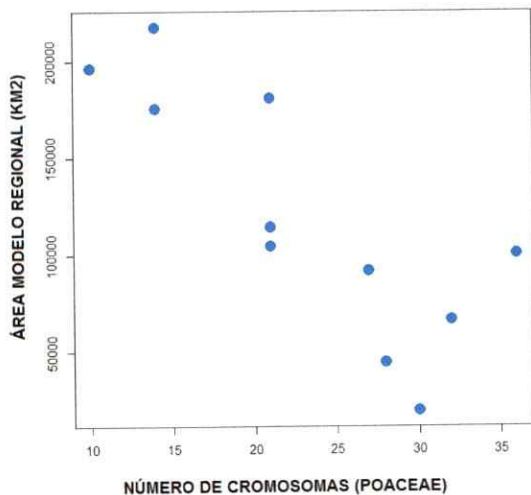


Figura 10. Correlación entre el número de cromosomas y el área potencial para 11 especies exóticas de la familia Poaceae, Nueva Zelandia. (r Pearson = -0.83, P= 0.00014)

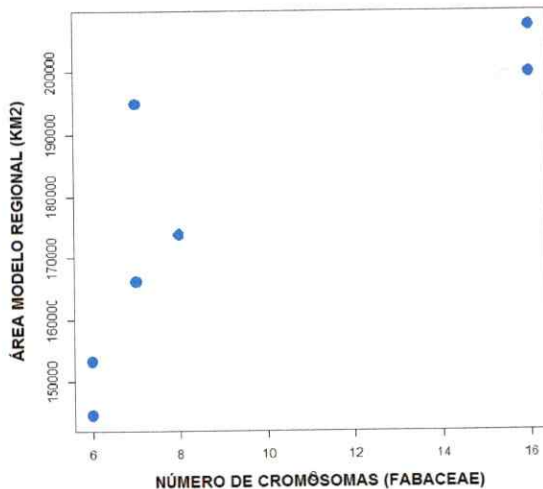


Figura 11. Correlación entre el número de cromosomas (n) y el área potencial para 7 especies exóticas de la familia Fabaceae, Nueva Zelandia. r Pearson = 0.81, P= 0.025.

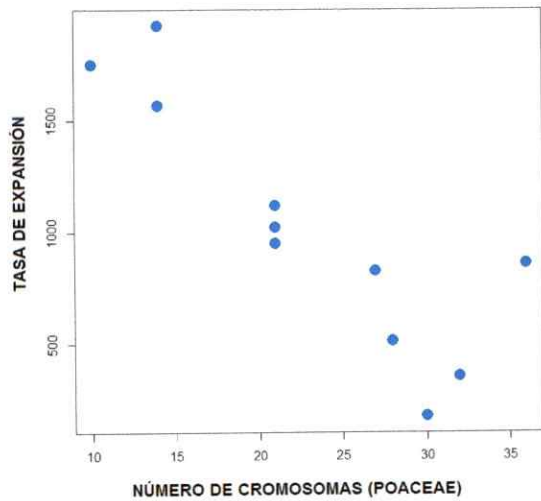


Figura 12. Correlación entre la Tasa de expansión y el Número de cromosomas (n) en 11 especies de la Familia Poaceas (gramíneas), Nueva Zelandia. (r Pearson = -0.86, P= 0.0006

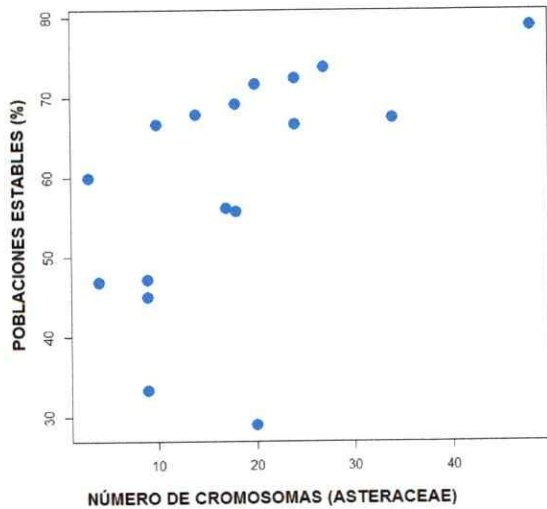


Figura 13. Correlación entre el número de cromosomas y la fración de poblaciones estables en 17 especies exóticas de la familia de Asteraceae, Nueva Zelandia. (r de Pearson = 0.56, P= 0.019).

DISCUSIÓN

El presente estudio para especies exóticas de Nueva Zelandia, propone el uso de los modelos de distribución de especies para establecer una relación con atributos que sean predictores del éxito de invasión de plantas exóticas. Esta relación de la distribución geográfica como un atributo de la especie, además involucró una jerarquización desde una variable respuesta más general, como es la tasa de expansión y una más específica cómo es la fracción de poblaciones estables.

Es interesante destacar, que si bien diferentes atributos de las especies invasoras contribuyen en el éxito de invasión, uno de los atributos que han sido resaltados en muchas investigaciones es el tiempo mínimo de residencia (TMR) (Wilson et al., 2007). Esta relación positiva puede ser considerada una hipótesis neutra: mientras más tiempo permanece en la región invadida, una especie aumenta su distribución geográfica (Pysék 1995), debido simplemente a que hay mayor tiempo para colonizar los hábitats adecuados. (Rejmánek 2000). En nuestro estudio, esta variable se relacionó de manera significativa para el caso del área potencial (Tabla 1, Fig. 4). No obstante, Thuiller et al.,(2006) menciona que para que una especie alcance su distribución de equilibrio deben pasar al menos 100 años. En algunos países de Europa las especies tardarán alrededor de 150 años en alcanzar la totalidad de su distribución (Gassó et al., 2010). En nuestro estudio, los primeros registros del conjunto de plantas exóticas de Nueva Zelandia, promediaron 110 años; de hecho de las 69 especies estudiadas, 31 presentan menos de un siglo, y sólo 8 especies superan los 150 años. En otros estudios en España y en Sudáfrica cuando el tiempo mínimo de residencia promedio de las especies, fue pequeño, esta variable no se relaciono significativamente (Thuiller et., al 2006, Gassó et al., 2009). Entonces ¿por qué a pesar de que las especies presenten un menor tiempo de residencia en Nueva Zelandia, esta variable es importante?, la explicación parece ser bastante simple, dado que Nueva Zelandia, presenta una extensión territorial de 268,680 km², el rango de distribución que presenta la especie es más acotado y por ende pueden alcanzar en un menor tiempo su equilibrio con el lugar invadido. En este mismo sentido Wilson et al.,(2007) menciona que la propagación de una especie depende de la extensión de su hábitat adecuado, precisamente esto explicaría que en nuestro estudio, *Bidens pilosa* y *Paspalum dilatatum* presenten altos tiempos de residencia (146 y 110

años) pero su área potencial alcanza sólo 19.622 y 19.330 km² en Nueva Zelanda (Fig. 4). Ya que si observamos la proporción de poblaciones estables en estas especies son considerablemente altos 78.94% y 69.78% (ver Tabla 4), es decir es probable que estas especies alcanzaron el equilibrio en sus restringidos hábitats adecuados, en un menor tiempo de residencia .

Sin bien, las interacciones entre el menor peso de semilla con el síndrome de dispersión de tipo asistida (mayoritariamente anemócora) y una mayor altura de las especies, no resultaron significativas (Tabla 1). Los resultados indican que la variable del peso de la semilla parece ser un factor importante para predecir el éxito de invasión de plantas exóticas. En Australia, por ejemplo tamaño de las semillas pequeñas resultan ser un rasgo clave en el éxito de invasión, a múltiples escalas espaciales. (Hamilton et al., 2005). En nuestro estudio encontramos una relación negativa y significativa entre el tamaño de las semillas y el área potencial predicha para dos de tres variables respuestas representativas de invasividad (Fig.5 y Fig.6). Esta relación negativa también ha sido demostrada en otros estudios (Hamilton et al., 2005). Cabe resaltar que semillas pequeñas son más sensibles a ser transportadas por viento (Howe & Smallwood, 1982), una conexión funcional que es determinante para comprender la invasividad (Richardson 2000, Kolar & Lodge 2001).

Además es interesante destacar, que este rasgo (tamaño de semilla pequeño), se relaciona con el éxito en regiones de hábitat perturbados por actividades humanas (Rejmanek & Richardson 1996, Lloret et al., 2004), lo mismo que ocurre en Nueva Zelanda, pues los modelos de distribución regional indican que la segunda variable más importante para explicar su distribución regional fue la huella humana, (ANEXO Fig. 2). Por último, semillas pequeñas tienden a persistir en el suelo, lo cual les podría otorgar un mayor probabilidad de germinar, contrario a lo que ocurre con semillas grandes que tienden a tener una menor longevidad (Thompson et al., 1993). Este patrón de persistencia de semillas pequeñas ha sido observado en Inglaterra (Thompson et al., 1993), Suecia (Bakker et al., 1996), sur de Inglaterra (McDonald et al., 1996) Argentina (Funes et al., 1999), Italia (Cerabolini et al., 2003), España (Peco et al., 2003), No obstante, esta situación no se repite en Australia y tampoco para Nueva Zelanda (Leishman & Westoby 1998, Moles et al., 2000). En ambos países, las especies invasoras con el rasgo de semillas de pequeño tamaño logran tener éxito en la invasión (Hamilton et

al., 2005, presente trabajo), esto nos hace pensar que no solo la invasividad de las especies es suficiente para explicar el éxito durante la invasión también es importante la invasibilidad de la comunidad receptora.

El número de biomas ocupados a escala global, que resulta ser una buena aproximación de la amplitud del nicho (Thuiller et al., 2005), fue significativa para las variables tasa de expansión y fracción de poblaciones estables (ver Tabla 1). El ajuste climático entre los requerimientos de las especies y los lugares a invadir es determinante. Por ejemplo Nueva Zelanda presenta tres biomas (1) Bosques Templados de Hoja Ancha y Mixtos, 2) Pastizales Templados, Savanas y 3) Arbustos, Praderas montanas y Arbustos), correspondientes a biomas presentes en Europa, Asia, Norte América, incluyendo parte de Sudáfrica y Sudamérica. Este ajuste climático podrían ser el primer filtro que determine si una especie tiene o no potencial invasor. Si bien el tamaño del rango geográfico (nativo) es un buen predictor de la invasividad (Rejmanek 1996, Goodin et al., 1998), este no parece ser suficiente. Por ejemplo un trabajo realizado por Gallagher et al (2010) en Australia, indican que de 26 plantas invasoras 20 se encuentran ocupando biomas fuera de su rango nativo, y 19 especies ocupan estos nuevos biomas en Australia. Por lo tanto para saber el "real potencial invasor", no solo basta con dar cuenta de los biomas ocupados por las plantas exóticas en su rango nativo, si no que hay que hacerlo a una escala global. Y si bien es posible que ciertos biomas pudiesen ser más vulnerables a ser invadidos, por ejemplo aquellos mayormente perturbados, simplemente existe una mayor probabilidad de compatibilidad de presentar los biomas existentes en Nueva Zelanda, mientras mayor sea la cantidad de biomas donde las especies se encuentren presentes a escala global, es decir una mayor amplitud de Nicho.

Por otra parte la proporción de poblaciones estables (una medida de la concordancia entre nicho fundamental y nicho realizado), se relacionó significativamente con la altura promedio de las plantas (Fig. 8) y el número de biomas (mencionado anteriormente) (Fig. 8). En este caso la altura de la planta, según Andersen (1992), presenta implicancias en la dinámica de dispersión de la población, debido a que las plantas más altas tienden a dispersar las semillas a distancias mayores que las plantas con tamaños pequeños, lo cual podría facilitar la estabilización de las poblaciones, permitiendo alcanzar de manera más eficiente hábitat con climas adecuados.

Un aspecto novedoso de nuestro estudio es la importancia del número de cromosomas, como un *proxi* del tamaño del genoma. Plantas con genoma pequeño, se asocian con i) periodo generacional corto, ii) tamaño de semilla pequeño, iii) mayor área de la hoja, iv) alta tasa de crecimiento de plántulas (Rejmanek 1996, Bennet et al., 1998, Grotkopp et al., 1998, Thompson, 1990; Wakamiya et al., 1993; Knight & Ackerly, 2002; Grotkopp et al., 2004; Beaulieu et al., 2007a; Knight & Beaulieu 2008), inclusive v) diferentes tolerancias climáticas (MacGillivray & Grime, 1995, Knight & Ackerly, 2002). Es decir, el número de cromosomas se correlacionan significativamente con atributos funcionales y de historia de vida relevantes para que una planta sea más o menos invasivo. Sin embargo, al considerar este efecto, en sólo un sub-conjunto de las plantas estudiadas (4 familias) sólo 3 resultaron ser significativas (Poaceae, Fabaceae y Asteraceae). En gramíneas se encontró una relación negativa entre el número de cromosomas y el área y la tasa de expansión (Fig. 10 y Fig. 12), contrario a lo que sucedió con las familias Asteraceae y Fabaceae, cuya relación fue positiva (Fig. 13 y Fig. 11).

En resumen, hemos utilizados los SDMs como una buena aproximación para estimar la invasividad de las especies exóticas. Hemos encontrado que el tiempo mínimo de residencia y atributos tales como tamaño de semillas, número de biomas a escala global (proxy de amplitud de nicho) y número de cromosomas son buenos predictores de invasividad en un subconjunto de familias estudiadas (Poaceae, Fabaceae y Asteraceae). Finalmente, este tipo de análisis mediado por SDMs resultaron ser una herramienta útil que podrían ayudar en las políticas de bioseguridad y en los esfuerzos de control realizado por expertos.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly, D.D. (2004) Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *Am. Nat.* 163, 654–671.
- Andersen, M. C. 1992. An analysis of variability in seed settling velocities of several wind-dispersed asteraceae. *Am. J. Bot.* 79:1087-1091.
- Bakker, J.P., Bakker, E.S., Rosén, E., Verweij, G.L. and Bekker, R.M. (1996) Soil seed bank composition along a gradient from dry *alvar* to *Juniperus* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 7, 165–176.
- Beaumont, L.J. et al. (2009) Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. – *Diversity and Distributions* 15: 409–420
- Beerling, D.J., Huntley, B. & Bailey, J.P. (1995) Climate and the distribution of *Fallopia japonica*: use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *Journal of Vegetation Science*, 6, 269–282.
- Beaulieu J, Leitch IJ, Knight CA. (2007) Genome size evolution in relation to leaf strategy and metabolic rates revisited. *Annals of Botany* 99: 495–505.
- Bennett MD. (1998) Plant genome values: how much do we know? *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 95: 2011–2016.
- Broennimann, O., Treier, U., Müller-Scharer, H., Thuiller, W., Peterson, A. & Guisan, A. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Cabra-Rivas, I. A. Saldaña, A. Castro-Diez and L. Gallien. 2015. A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biol Invasions* doi:10.1007/s10530-015-1015-z.

Castro, S.A., Figueroa, J.A., Munoz-Schick, M. & Jaksic, F.M. (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, 183–191.

Cerabolini, B., Ceriani, R.M., Cacclaniga, M., De Andreis, R. and Raimondi, B. (2003) Seed size and shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. *Seed Science Research* 13, 75–85.

Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697.

Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Mc, J., Overton, C., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti- Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.

Fitzpatrick, M.C., Weltzin, J.F., Sandersn, N.J. & Dunn, R.R. (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.

Funes, G., Basconcelo, S., Díaz, S. and Cabido, M. (1999) Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research* 9, 341–345.

Gallagher, R.V., Beaumont, L.J., Hughes, L. & Leishman, M.R. (2010) Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of Ecology*, 98, 790–799.

Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N.E. & Thuiller, W. (2012) Invasive species distribution models – how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1126–1136.

Gassó N, Sol D, Pino J, Dana ED, Lloret F, Sanz-Elorza M, Sobrino E, Vilà M (2009) Exploring species attributes and site characteristics to assess plant invasions in Spain. *Diversity and Distribution* 15: 50–58.

Gassó N, Pyšek P, Vilà M, Williamson M. (2010) Spreading to a limit: the time required for a neophyte to reach its maximum range. *Diversity and Distributions* 16: 310–311.

Gaston, K.J. (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford.

Goodin B. J., McAllister A. J. & Fahrig L. (1998) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv. Biol.* 13, 422–6.

Grotkopp E., Stoltenberg R., Rejmánek M. & Rost T. (1998) The effect of genome size on invasiveness *Amer. f. Bot. Suppl.*:34.

Grotkopp, E., M. Rejmánek, M. J. Sanderson, and T. L. Rost. (2004) Evolution of genome size in pines (*Pinus*) and its life-history correlates: supertree analyses. *Evolution* 58: 1705–1729.

Hamilton, M.A., Murray, B.R., Cadotte, M.W., Hose, G.C., Baker, A.C., Harris, C.J. & Licari, D. (2005) Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, 8, 1066–1074.

Holt, R.D., Barfield, M. & Gomulkiewicz, R. (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests? *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and S.D. Gaines), pp. 259–290. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Howe, H.F. & Smallwood, P.D. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13, 201–228.

Hulme, P.E. (2003) Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx*, 37, 178–193.

Hulme, P.E. (2009) Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. – *Journal of Applied Ecology* 46:10–18.

Jeschke, J.M.; Strayer, D.L. (2008) Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. In: Ostfeld, R.S.; *Schlesinger, W.H. (eds.)*. The Year in Ecology and Conservation Biology 2008. Annals of the New York Academy of Sciences 1134, 1-24.

Knight CA, Ackerly DD. (2002) Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis. *Ecology Letters* 5: 66–76.

Knight CA, Beaulieu J. (2008) Genome size scaling through phenotype space. *Annals of Botany* 101: 759–766.

Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16: 199-204.

Kumar, S., L. G. Neven, and W. L. Yee. (2014) Evaluating correlative and mechanistic niche models for assessing the risk of pest establishment. *Ecosphere* 5.11 -23.

Lavergne, S. & Molofsky, J. (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3883–3888.

Leishman, M.R. and Westoby, M. (1998) Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* 12, 480–485.

Lloret F, Médail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P, Hulme PE (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J Ecol* 93:512–520

Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 223–228.

MacGillivray, C.W. & Grime, J.P. (1995) Genome size predicts frost resistance in British herbaceous plants: implications for rates of vegetation response to global warming. *Functional Ecology*, 9, 320-325.

Mack, M.C. & D'Antonio, C.M. (1998) Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 195–198.

Martínez-Meyer, E., A.T. Peterson, J.I. Servín & I.F. Kiff. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40: 411-418.

Mau-Crimmins T.M, Schussman H.R, Geiger E.L. 2006. Can the invaded range of a species be predicted sufficiently using only native-range data? Lehmann lovegrass (*Eragrostis lehmanniana*) in the southwestern United States. *Ecol. Model.* 193, 736–746.

McDonald, A.W., Bakker, J.P. and Vegelin, K. (1996) Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science* 7, 157–164.

Moles, A.T., Hodson, D.W. and Webb, C.J. (2000) Seed size, shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos* 89, 541–545.

Owens, H. L., L. P. Campbell, L. L. Dornak, E. E. Saupe, N. Barve, J. Soberon, K. Ingenloff, A. Lira-Noriega, C. M. Hensz, C. E. Myers, and A. T. Petersen. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* 263:10-18.

Peterson, A.T. (2003) Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, 78, 419–433.

Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sa´nchez, A.M. & Azca´rate, F.M. 2003. Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research* 13: 87–95.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 190: 231–259.

Phillips SJ, Dudik M (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.

Prentis, P.J., Wilson, J.R.U., Dormontt, E.E., Richardson, D.M. & Lowe, A.J. (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13, 288–294.

Pysěk, P. 1995. Recent trends in studies on plant invasions (1974-93). Pp. 223-236 in: Pysěk, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, M. (eds.), *Plant invasions: general Aspects and Special Problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

Pysěk, P., Sádlo, J., Mandák, B. & Jarošík, V. (2003) Czech alien flora and a historical pattern of its formation: what came first to Central Europe? *Oecologia*, 135, 122–130.

Pysěk, P., Richardson, D.M. & Williamson, M. (2004) Predicting and explaining plant invasions through analysis of source area floras: some critical considerations. *Diversity and Distributions*, 10, 179–187.

Prentis, P.J., Wilson, J.R.U., Dormontt, E.E., Richardson, D.M. & Lowe, A.J. (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13, 288–294.

Rejmánek M. (1996) A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171–181.

Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655–1661.

Rejmánek, M. (1999) Invasive plant species and invulnerable ecosystems. *Invasive Species and Biodiversity Management* (ed. by O.T. Sandlund, P.J. Schei & A. Viken), pp. 79–102. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Rejmánek, M. (2000) Invasive plants: approaches and predictions *Austral Ecology*, 25, 497–506.

Reed MS, Dougill AJ, Baker T. (2008) Participatory indicator development: what can ecologists and local communities learn from each other? *Ecological Applications* 18: 1253–1269.

Soberón, J. and Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19644–19650.

Steiner, F.M., Schlick-Steiner, B.C., VanDerWal, J., Reuther, K.D., Christian, E., Stauffer, C., Suarez, A.V., Williams, S.E. & Crozier, R.H. (2008) Combined modeling of distribution

and niche in invasion biology: a case study of two invasive *Tetramorium* ant species. *Diversity and Distributions*, 14, 538–545.

Taucare-rios A., Bizama G., and Bustamante R. O. (2016) Using global and regional species distribution models (SDM) to infer the invasive stage of the brown widow spider, *Latrodectus geometricus* in the Americas. *Environmental entomology*, *in press*.

Thompson, K. (1990) Genome size and germination temperature in herbaceous angiosperms. *Evolutionary Trends in plants* 4, 113–116.

Thompson, K., Band, S.R. and Hodgson, J.G. (1993) Seed size and shape predict persistence in the soil. *Functional Ecology* 7, 236–241.

Thompson, K., Jalili, A., Hodgson, J.G., Hamzeh'ee, B., Asri, Y., Shaw, S., Shirvany, A., Yazdani, S., Khoshnevis, M., Zarrinkamar, F., Ghahramani, M.A. and Safavi, R. (2001) Seed size, shape and persistence in the soil in an Iranian flora. *Seed Science Research* 11, 345–355.

Thuiller W, Richardson DM, Pyšek P, Midgley GF, Hughes GO, Rouget M (2005) Nichebased modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11: 2234–2250.

Thuiller W, Richardson DM, Rouget M, Procheş Ş, Wilson JRU. (2006) Interactions between environment, species traits and human uses describe patterns of plant invasion. *Ecology* 87: 1755–1769.

Thuiller,W. (2007) Residence time and potential range: crucial considerations in plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 13, 11–22.

Thuiller, W., Albert, C.H., Dubuis, A., Randin, C. & Guisan, A. (2010) Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters*, 6, 120–123.

Thuiller, W., Münkemüller, T., Schiffrers, K.H., Georges, D., Dullinger, S., Eckhart, V.M., Edwards, T.C., Gravel, D., Kunstler, G., Merow, C., Moore, K., Piedallu, C., Vissault, S., Zimmermann, N.E., Zurell, D. and Schurr, F.M. (2014) Does probability of occurrence relate to population dynamics? *Ecography*, 37, 1155–1166.

Vazquez DP. (2006) Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. In: Cadotte MW, McMahon SM, Fukami T (eds) Conceptual ecology and invasions biology: reciprocal approaches to nature. Kluwer, Dordrecht, pp 307–322.

Vitousek, P.M., DAntonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R.(1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468–478.

Wakamiya, I., Newton, R. J., Johnston, J. S. & Price, H. J. (1993) Genome size and environmental factors in the genus *Pinus* *American Journal of Botany*, 80, 1235-1241.

Webb, C.O. et al. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505.

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.

Welk, E., Schubert, K. & Hoffmann, M.H. (2002) Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity and Distributions*, 8, 219–233.

Wiens, J. J. and C. H. Graham. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519–539.

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. & Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310–1324.

Wilson, J.R.U., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S., Amis, M.A., Henderson, L. &

ANEXOS

Tabla1. Herbarios utilizados en la recopilación de base de datos georeferenciada.

Herbarios	URL
Global Biodiversity Facility	http://www.gbif.org/
New Zealand Virtual Herbarium (NZVH)	http://www.virtualherbarium.org.nz/home;jsessionid=ED624E40B98E1CD2397164A8980715DF
National Forestry Herbarium (NZFRI)	http://nzfri.scionresearch.com/
ALLAN HERBARIUM (CHR)	http://www.landcareresearch.co.nz/resources/collections/allan-herbarium
Nature Watch NZ	http://naturewatch.org.nz/
Australia's Virtual Herbarium (AVH)	http://avh.chah.org.au/
Australia National Herbarium	http://collections.ala.org.au/public/show/co12
Herbario Virtual de CONABIO (HVC)	http://www.conabio.gob.mx/otros/cgi-bin/herbario.cgi
Consortium of California Herbaria	http://ucjeps.berkeley.edu/consortium/
Consortium of Pacific Northwest Herbaria	http://www.pnwherbaria.org/data/search.php
Tropicos	http://www.tropicos.org/
Species link	http://splink.cria.org.br/
The New York Botanical Garden	http://sciweb.nybg.org/science2/vii2.asp
Plantenium Meise Herbarium	http://www.br.fgov.be/RESEARCH/COLLECTIONS/HERBARIUM/HERBARIUMNL/herbariumdescriptionnl.php
CABI	http://www.cabi.org/isc/
Virtual Herbario Austral Americano	https://herbariovaa.org/
THE E.C. SMITH HERBARIUM	http://herbarium.acadiau.ca/
CHINESE VIRTUAL HERBARIUM	http://www.cvh.ac.cn/news/8
Herbario del Instituto Humboldt	http://www.humboldt.org.co/es/servicios/colecciones-biologicas/herbario-federico-medem
NHN herbarium	http://vstbol.leidenuniv.nl/
Rocky Mountain Herbarium	http://www.rmh.uwyo.edu/
Contenu de l'herbier par unité	http://gdebelair.com/tax/famipoac.html

taxonomique	
Canadensys	http://data.canadensys.net/explorer/en/search
CJB	http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php?langue=an
SIBIS	http://sibis.sanbi.org/faces/SearchSpecimen/SpecimenResults.jsp?1=1
Universidad de Concepción Museo de Historia Natural	

Tabla 2. Atributos de vida e invasividad de las 69 especies exóticas en Nueva Zelanda.

SPECIES	M.T.R (NZ)	G	SEMILLA (gr)	ALTURA (m)	C. DE VIDA	S. DISPERSION	BIOMAS
<i>A. capillaris</i>	1902	14	0.00006	0.1	P	ASISTIDA	12
<i>A. stolonifera</i>	1913	21	0.00002	0.24	P	ASISTIDA	14
<i>A. arvensis</i>	1939	40	0.000475	0.3	A	NO_ASISTIDA	13
<i>A. odoratum</i>	1903	10	0.00045	0.47	P	ASISTIDA	15
<i>A. minus</i>	1929	98	0.009257	1.5	B	ASISTIDA	13
<i>A. calendula</i>	1928	9	2.4	0.1	A_P	ASISTIDA	7
<i>A. serpyllifolia</i>	1939	20	0.00006	0.15	A	ASISTIDA	12
<i>A. subulatus</i>	1971	10	0.08	2	P	ASISTIDA	11
<i>A. prostrata</i>	1938	18	0.00086	0.4	A	ASISTIDA	10
<i>B. perennis</i>	1879	9	0.00009	0.15	P	ASISTIDA	12
<i>B. frondosa</i>	1900	24	0.0174	2	A	ASISTIDA	8
<i>B. pilosa</i>	1869	48	1.3	2	A	ASISTIDA	13
<i>B. diandrus</i>	1928	28	11.24	0.92	A	ASISTIDA	12
<i>B. hordeaceus</i>	1903	14	0.001905	0.55	A	MIXTA	13
<i>B. willdenowii</i>	1905	21	10.4	0.75	A_P	MIXTA	12
<i>C. nutans</i>	1928	20	0.00326	0.75	A_B	ASISTIDA	10
<i>C. erythraea</i>	1943	20	0.000016	0.3	A_B	ASISTIDA	10
<i>C. fontanum</i>	1877	98	0.00016	0.45	P	ASISTIDA	14
<i>C. glomeratum</i>	1872	36	0.00005	0.3	A	NO_ASISTIDA	14
<i>C. album</i>	1928	27	0.001157	0.2	A	ASISTIDA	14
<i>C. arvense</i>	1880	17	0.0012	1	P	ASISTIDA	13
<i>C. vulgare</i>	1833	34	0.00264	1	B	ASISTIDA	13
<i>C. sumatrensis</i>	1943	27	0.03	2	A_B	ASISTIDA	13
<i>C. capillaris</i>	1949	3	0.00021	0.45	A_B	ASISTIDA	12
<i>D. sanguinalis</i>	1898	36	0.68	0.2	A	NA	13
<i>E. crus-galli</i>	1904	27	1.5	0.75	A	MIXTA	15
<i>E. ciliatum</i>	1939	18	0.00019	1.07	P	ASISTIDA	13
<i>E. peplus</i>	1928	16	0.0005	0.6	A	ASISTIDA	15

<i>G.coarctata</i>	1920	14	NA	0.45	A_B	ASISTIDA	8
<i>G. molle</i>	1939	13	0.0012	0.3	A	NO_ASISTIDA	11
<i>H. lepidulum</i>	1941	18	NA	0.45	P	ASISTIDA	4
<i>H. androsaemum</i>	1929	20	0.00006	1.5	P	ASISTIDA	6
<i>H. perforatum</i>	1896	18	0.0001	1	P	ASISTIDA	13
<i>H. radicata</i>	1909	4	0.00096	0.8	P	ASISTIDA	11
<i>L. africanum</i>	1928	8	NA	0.6	A_B	NA	8
<i>L. bonariense</i>	1941	32	0.000298	0.55	A_B	NA	12
<i>L. bienne</i>	1928	15	0.0012	0.8	P	ASISTIDA	9
<i>L. pedunculatus</i>	1928	6	0.0004	0.5	P	ASISTIDA	9
<i>L. hyssopifolia</i>	1970	10	0.000112	0.4	A	ASISTIDA	10
<i>M. lupulina</i>	1876	8	0.002	0.3	A_P	ASISTIDA	14
<i>M. discolor</i>	1929	36	0.000244	0.25	A	ASISTIDA	11
<i>N. squarrosa</i>	1922	9	NA	0.4	A	NA	5
<i>O. minor</i>	1924	19	0.000035	0.4	A	ASISTIDA	8
<i>O. corniculata</i>	1833	22	0.00022	0.1	P	NO_ASISTIDA	14
<i>P. viscosa</i>	1947	24	0.000021	0.6	A	ASISTIDA	7
<i>P. dilatatum</i>	1905	30	1.5	1	P	NA	13
<i>P. maculosa</i>	1947	11	0.00205	0.4	A	ASISTIDA	9
<i>P. coronopus</i>	1938	5	0.00016	0.2	A_B_P	ASISTIDA	9
<i>P. lanceolata</i>	1899	6	0.0016	0.8	P	ASISTIDA	14
<i>P. pratensis</i>	1828	32	0.00025	0.5	P	ASISTIDA	15
<i>P. tetraphyllum</i>	1876	32	0.000026	0.1	A_B	ASISTIDA	11
<i>P. vulgaris</i>	1928	14	0.0006	0.3	P	NA	14
<i>R. repens</i>	1938	16	0.00206	0.7	P	NO_ASISTIDA	11
<i>R. raphanistrum</i>	1928	9	0.008	0.8	A_B	MIXTA	14
<i>R. acetosella</i>	1861	21	0.0004	0.3	P	ASISTIDA	14
<i>S. vulgaris</i>	1872	20	0.00022	0.5	A	MIXTA	14
<i>S. gallica</i>	1947	12	0.0005	0.3	A	ASISTIDA	12
<i>S. officinale</i>	1872	7	0.00029	1	A_B	NA	14
<i>S. asper</i>	1838	9	0.00032	1	A_B	ASISTIDA	15
<i>S. oleraceus</i>	1838	18	0.00027	2	A	ASISTIDA	15
<i>S. arvensis</i>	1928	9	0.00042	0.3	A	ASISTIDA	14
<i>S. rubra</i>	1940	18	0.00001	0.25	A_P	ASISTIDA	10
<i>T. officinale</i>	1932	24	0.0006	0.3	P	ASISTIDA	14
<i>T. Arvense</i>	1928	7	0.00039	0.5	A	MIXTA	12
<i>T. dubium</i>	1838	16	0.00032	0.4	A	NA	13
<i>T. pratense</i>	1872	7	0.001625	0.5	P	NA	14
<i>T. repens</i>	1872	16	0.00064	0.3	P	ASISTIDA	15
<i>V. sativa</i>	1940	6	0.0182	1	A	MIXTA	13
<i>V. bromoides</i>	1838	21	0.00042	0.9	A	MIXTA	11

Tabla 3. Obtención base de datos de los rasgos funcionales

Altura (m)
eflora (http://www.efloras.org/) PlantNET (http://plantnet.rbgsyd.nsw.gov.au/search/simple.htm) FloraBASE (http://florabase.dec.wa.gov.au/)
Número de cromosomas
http://www.tropicos.org/
Peso de semilla
https://florabase.dpaw.wa.gov.au/ http://www.weeds.org.au/cgi-bin/weedident.cgi?tpl=plant.tpl&state=vic&s=&region=vm&card=H06 http://www.kew.org/data/grasses-db/www/imp00277.htm Hamilton et al., 2006 Popay I, Champion P, James T. (2010). Common Weeds of New Zealand, third edition, New Zealand Protection Society.

Tabla 4. Resultados de las 4 etapas de invasión (Poblaciones estables, Adaptación local, Poblaciones sumidero y Colonización) de las 69 plantas exóticas en Nueva Zelanda.

Especies	Poblaciones estables	Colonización	Poblaciones sumidero	Adaptación local
<i>Agrostis capillaris</i>	25.05	0.23	5.85	68.85
<i>Agrostis stolonifera</i>	27.81	14.79	9.46	47.92
<i>Anagallis arvensis</i>	52.27	15.9	18.18	13.63
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	70.48	17.16	2.74	9.61
<i>Arctium minus</i>	51.68	35.95	11.23	1.12
<i>Arctotheca calendula</i>	45	10	20	25
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	63.26	0	22.44	14.28
<i>Aster subulatus</i>	66.66	14.58	12.5	6.25
<i>Atriplex prostrata</i>	37.73	15.09	13.2	33.96
<i>Bellis perennis</i>	33.33	15.38	23.07	28.2
<i>Bidens frondosa</i>	66.66	33.33	0	0
<i>Bidens pilosa</i>	78.94	21.05	0	0

<i>Bromus diandrus</i>	38.7	12.9	19.35	29.03
<i>Bromus hordeaceus</i>	51.54	2.06	16.49	29.89
<i>Bromus willdenowii</i>	71.77	25	3.22	0
<i>Carduus nutans</i>	71.68	12.38	8.84	7.07
<i>Centaurium erythraea</i>	39.37	23.12	8.12	29.37
<i>Cerastium fontanum</i>	38.5	14.28	23.6	23.6
<i>Cerastium</i>				
<i>glomeratum</i>	60.73	24.53	4.9	9.81
<i>Chenopodium album</i>	70.21	10.63	14.89	4.25
<i>Cirsium arvense</i>	56.09	2.43	5.57	35.88
<i>Cirsium vulgare</i>	67.42	11.61	2.73	18.22
<i>Conyza sumatrensis</i>	73.77	22.95	3.27	0
<i>Crepis capillaris</i>	59.93	7.83	7.22	25
<i>Digitaria sanguinalis</i>	58.33	33.33	5	3.33
<i>Echinochloa crus-galli</i>	72.09	25.58	2.32	0
<i>Epilobium ciliatum</i>	9.3	8	38.66	44
<i>Euphorbia peplus</i>	56	27	7	10
<i>Gamochaeta</i>				
<i>coarctata</i>	67.85	27.38	2.38	2.38
<i>Geranium molle</i>	24.4	3.14	22.04	50.39
<i>Hieracium lepidulum</i>	55.75	14.15	15.04	15.04
<i>Hypericum</i>				
<i>androsaemum</i>	48	27.2	8.8	16
<i>Hypericum perforatum</i>	47.96	16.26	16.26	19.51
<i>Hypochaeris radicata</i>	46.88	33.97	4.3	14.83
<i>Lepidium africanum</i>	40.9	4.5	34.09	20.45
<i>Lepidium bonariense</i>	55	2.5	25	12.5
<i>Linum bienne</i>	53.01	13.25	8.43	25.3
<i>Lotus pedunculatus</i>	38.7	30.64	6.98	23.65
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	30.95	21.42	19.04	28.57
<i>Medicago lupulina</i>	61.16	21.35	8.73	8.73
<i>Myosotis discolor</i>	52.77	6.94	13.88	26.38
<i>Navarretia squarrosa</i>	71.26	16.09	2.29	10.34

<i>Orobanche minor</i>	58.03	17.85	12.5	11.6
<i>Oxalis corniculata</i>	64.51	32.25	3.22	0
<i>Parentucellia viscosa</i>	57.72	17.07	13.82	11.38
<i>Paspalum dilatatum</i>	69.78	25.17	5.03	0
<i>Persicaria maculosa</i>	5.37	1.075	34.4	59.13
<i>Plantago coronopus</i>	50.94	18.86	13.2	16.98
<i>Plantago lanceolata</i>	43.33	30	7.5	19.16
<i>Poa pratensis</i>	14.64	16.56	22.29	46.49
<i>Polycarpon</i>				
<i>tetraphyllum</i>	57.44	28.72	12.76	1.06
<i>Prunella vulgaris</i>	60	18.82	1.17	20
<i>Ranunculus repens</i>	43.78	10.94	16.56	28.69
<i>Raphanus</i>				
<i>raphanistrum</i>	50	20	12.5	17.5
<i>Rumex acetosella</i>	37.29	16.17	12.21	34.32
<i>Senecio vulgaris</i>	29	8	37	26
<i>Silene gallica</i>	73.25	28.57	2.32	3.48
<i>Sisymbrium officinale</i>	51.57	18.94	14.73	14.73
<i>Sonchus asper</i>	47.12	35.63	6.32	10.91
<i>Sonchus oleraceus</i>	69.23	16.59	7.28	6.88
<i>Spergula arvensis</i>	36.5	4.76	39.68	19.04
<i>Spergularia rubra</i>	41.57	14.6	30.33	13.48
<i>Taraxacum officinale</i>	72.41	10.77	7.32	9.48
<i>Trifolium Arvense</i>	49.53	13.08	24.29	13.08
<i>Trifolium dubium</i>	71.93	18.87	5.61	3.57
<i>Trifolium pratense</i>	53.08	17.06	13.27	16.58
<i>Trifolium repens</i>	66.03	14.85	2.83	16.27
<i>Vicia sativa</i>	69.46	16.79	7.63	6.1
<i>Vulpia bromoides</i>	50.01	17.21	9.83	13.93

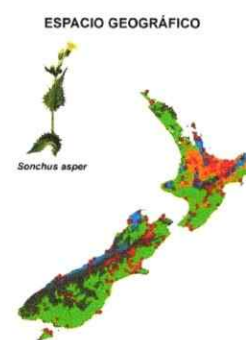
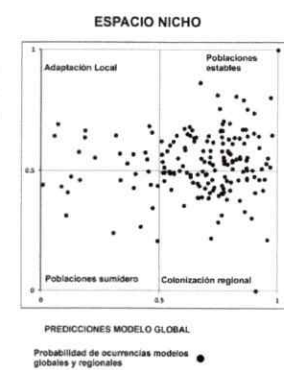
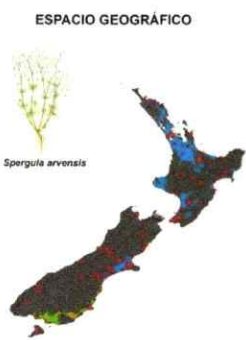
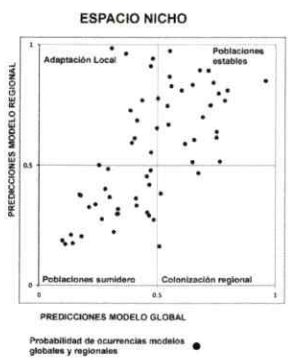
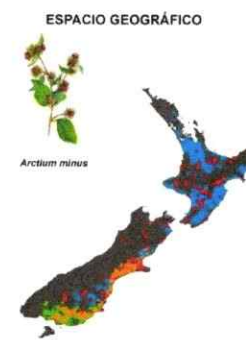
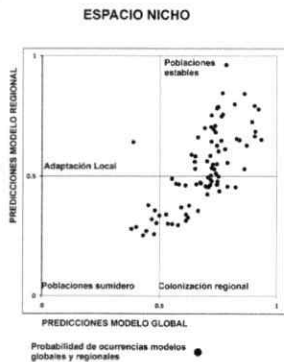
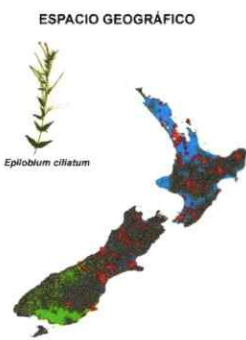
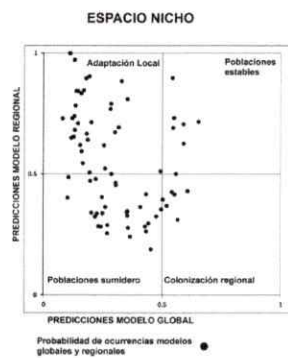
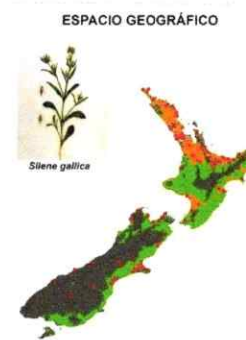
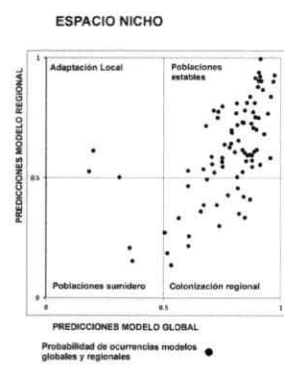
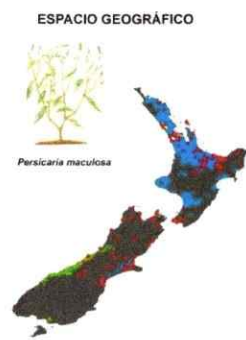
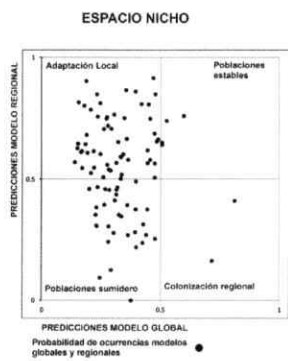
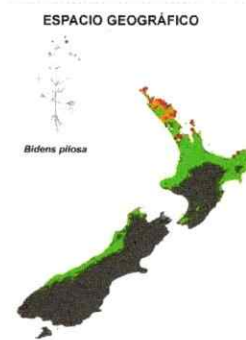
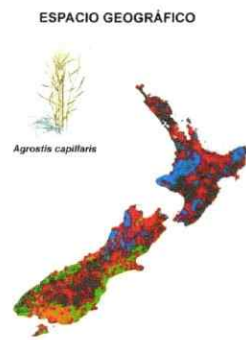
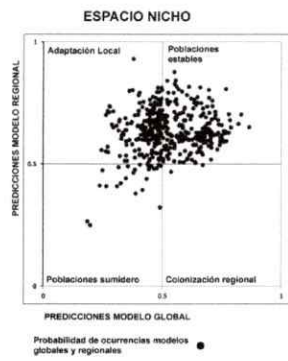


Figura 1. Ejemplo de las etapas de Invasión para 8 especies exóticas en el espacio del nicho y en espacio geográfico (Fig. 1). Para cada especie se obtienen los valores de las probabilidades de ocurrencia de las predicciones de modelos globales y regionales con el mapeado de su representación geográfica. Nichos globales se muestran en verde, la superposición de nichos regionales y globales en naranja, nichos regionales en azul, las poblaciones sumideros de los dos nichos en gris, y observaciones se representan con puntos rojos.

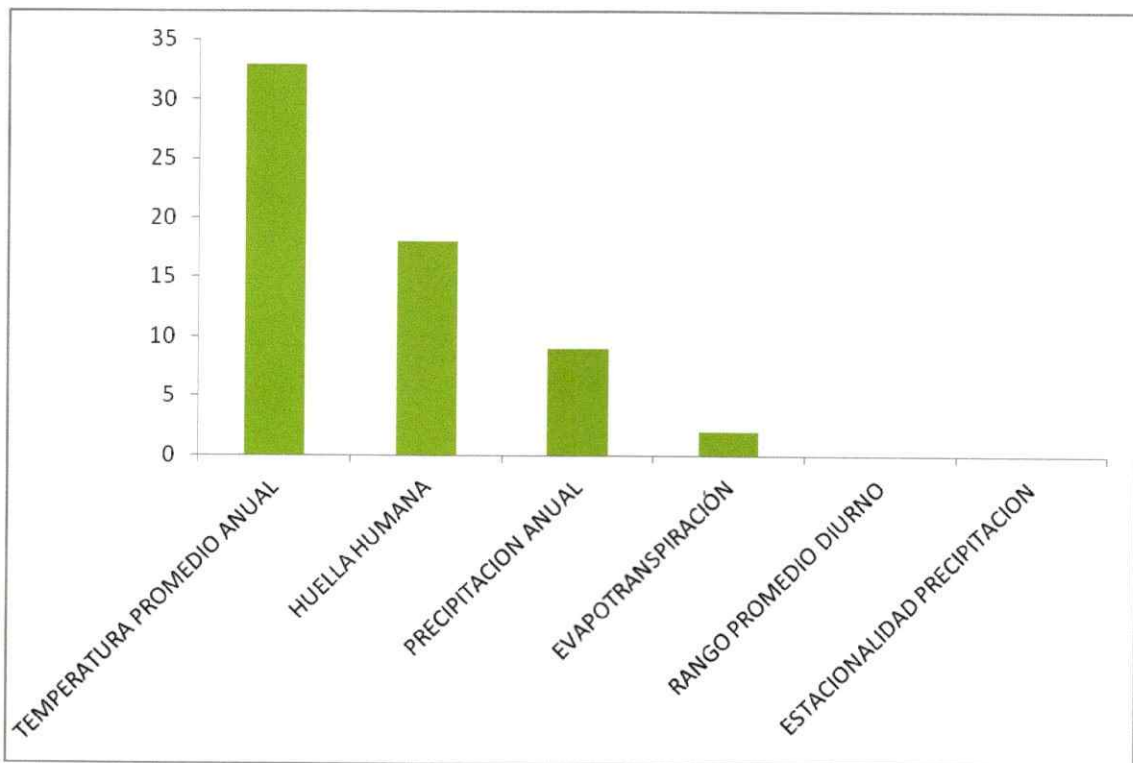


FIGURA 2. Sumatoria de la variable que presenta un mayor porcentaje de contribución para los 69 modelos regionales en Nueva zelandia.