



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

ANÁLISIS DEL NICHOS ECOLÓGICO Y
ÁREAS GEOGRÁFICAS DE
DISTRIBUCIÓN DE *Oenothera
drummondii* subsp. *drummondii* PARA
DETERMINAR SU POTENCIAL DE
INVASIÓN EN LAS COSTAS DEL
MUNDO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A

FRIDA REBECA CASTILLO INFANTE

DIRECTORA DE TESIS: DRA. GABRIELA MENDOZA GONZÁLEZ

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

LIC. IVONNE RAMÍREZ WENCE
DIRECTORA
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

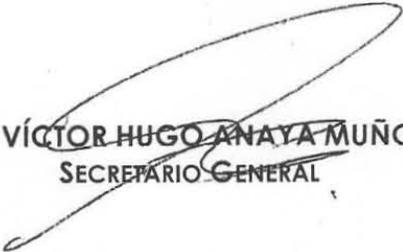
Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 03** del **H. Consejo Técnico** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **07 de marzo del 2018**, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional de la alumna **Frida Rebeca Castillo Infante** de la Licenciatura en **Ciencias Ambientales**, con número de cuenta **414005219**, con el trabajo titulado: "Análisis del nicho ecológico y áreas geográficas de distribución de *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* para determinar su potencial de invasión en las costas del mundo" bajo la dirección como **tutor** de la Dra. Gabriela Mendoza González.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente: Dr. Francisco Javier Espinosa García
Vocal: Dra. Ek del Val de Gortari
Secretario: Dra. Gabriela Mendoza González
Suplente: Dr. Juan Bautista Gallego Fernández
Suplente: Dra. María Luisa Martínez Vázquez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Morelia, Michoacán a, 12 de junio del 2018.


DR. VÍCTOR HUGO ANAYA MUÑOZ
SECRETARIO GENERAL

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Licenciatura en Ciencias Ambientales impartida en la Universidad Nacional Autónoma de México. Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia.

A los programas e instituciones que permitieron el desarrollo de este trabajo.

- Al proyecto de “Identificación de factores que contribuyen al éxito de la invasión de *Oenothera drummondii* en las dunas costeras. Proyecciones en respuesta al cambio climático. CGL2015-65058-R” por haberme hecho parte del proyecto.
- Centro Mexicano de Innovación en Energía del Océano (CEMIE-Océano). Por otorgarme el apoyo económico de mi estancia académica en la Facultad de Ciencias UNAM, Unidad Académica Yucatán.
- Programa de Becas Estudiantiles SEP-UNAM-FUNAM 2017. Beca de Capacitación en Métodos de Investigación, Primera Fase. Por brindarme el apoyo económico para realizar una estancia de investigación en la Universidad de Sevilla, España.
- Programa de becas para la Titulación- Egresados Alto Rendimiento 2017-2018 por brindarme la beca para terminar el proceso de titulación.

Agradezco a los miembros de mi jurado por haber dedicado el tiempo y esfuerzo en el desarrollo y revisión de mi tesis.

- Dra. Gabriela Mendoza González
- Dra. Ek Del Val De Gortari
- Dra. María Luisa Martínez Vázquez
- Dr. Juan Bautista Gallego Fernández
- Dr. Francisco Javier Espinosa García

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Mi más sincero agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme ser parte de ella. A la Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia por sus excelentes instalaciones y los sobresalientes profesores que se encuentran en ella. Por los apoyos económicos que me otorgó esta universidad, los cuales me permitieron conocer nuevos lugares, personas y formas de pensar. Por todo el aprendizaje otorgado que a lo largo de mi trayectoria escolar me ha ayudado a crecer académica y personalmente.

A la Dra. Gabriela Mendoza González por abrirme las puertas para llevar a cabo mi tesis, por su disposición y asesoría a lo largo de este proceso. Al Dr. Juan Bautista Gallego Fernández que me permitió desarrollar mi estancia en la Universidad de Sevilla, por su amabilidad y participación en el desarrollo de este trabajo. A los miembros de mi jurado: Dr. Francisco Javier Espinosa, Dra. Ek del Val de Gortari y la Dra. María Luisa Martínez Vázquez por aceptar ser parte del jurado, por el tiempo que se tomaron en asesorarme y brindarme sus valiosas recomendaciones para hacer de este un mejor trabajo.

A mi familia, por todo el cariño y apoyo que me han brindado en cada momento, por impulsarme a cumplir mis metas. A mis padres que me han ofrecido una gran educación y a mis hermanos que siempre me han acompañado. A mis amigos por haber sido parte de este proceso y haber compartido tantos momentos juntos. A todas las personas que conocí a lo largo del camino, porque cada una me ha enseñado cosas distintas.

INDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. JUSTIFICACIÓN	7
3. OBJETIVOS	9
3.1 Objetivo General	9
3.2 Objetivos Particulares	9
4. MARCO TEÓRICO	10
4.1 Factores que determinan el éxito de invasión de las especies	12
4.2 Proceso de invasión	13
4.3 Características de la especie costera <i>Oenothera drummondii</i> subsp. <i>drummondii</i>	15
4.4 Impactos de <i>Oenothera drummondii</i> como especie invasora	18
4.5 Modelado de nicho ecológico y distribución potencial de especies	21
5. METODOLOGÍA	27
5.1 Área de estudio	27
5.2 Preparación de los datos	28
5.2.1 Presencia de la especie	28
5.2.2 Variables ambientales.	29
5.3 Modelos generados con Maxent.	32
6. RESULTADOS	37
6.1 Distribución actual de <i>Oenothera drummondii</i>	37
6.2 Variables de mayor importancia para la construcción del modelo.	40
6.3 Perfil climático de <i>Oenothera drummondii</i>	44
6.4 Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i>	52
6.5 Evaluación de los modelos	64
7. DISCUSIÓN	66
8. CONCLUSIONES	75
9. BIBLIOGRAFÍA	77
10. ANEXOS	85

FIGURAS

Figura 1. Proceso de invasión de las especie.....	4
Figura 2. Distribución nativa de <i>Oenothera drummondii</i>	15
Figura 3. <i>Oenothera drummondii</i> subsp. <i>drummondii</i>	18
Figura 4. Diagrama de BAM (Peterson <i>et al.</i> , 2011).....	24
Figura 5. Proceso del modelado de nicho ecológico y distribución potencial de especies. .	25
Figura 6. Distribución geográfica actual de <i>Oenothera drummondii</i>	27
Figura 7. Distribución de los datos de presencia de <i>Oenothera drummondii</i> subsp. <i>drummondii</i> a través del tiempo.	39
Figura 8. Mapa climático de las áreas de distribución actual de <i>O. drummondii</i>	44
Figura 9. Diagramas de cajas y bigotes correspondientes a las variables de temperatura y precipitación seleccionadas para la construcción de los modelos.	51
Figura 10. Distribución actual y pontecial de <i>O. drummondii</i>	52
Figura 11. Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en Norteamérica....	53
Figura 12. Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en Centroamérica. .	53
Figura 13.Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en Sudamérica.....	54
Figura 14. Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en Europa.	56
Figura 15. Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en Asia.	58
Figura 16. Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en Oceanía.....	60
Figura 17.Áreas de distribución potencial de <i>Oenothera drummondii</i> en África.	62

CUADROS

Cuadro 1. Variables bioclimáticas de WorldClim.....	29
Cuadro 2. Número de registros de presencia de <i>Oenothera drummondii</i> para las diferentes regiones climáticas (# Registros); porcentaje de prueba aleatoria (% Validación), y número de variables bioclimáticas (Variables) para la construcción de los modelos.	33
Cuadro 3. Variables bioclimáticas seleccionadas para cada uno de los climas correspondientes de las áreas de distribución de la especie.	34
Cuadro 4. Número de registros de presencia de <i>Oenothera drummondii</i> y temporalidad de los registros por regiones.....	38
Cuadro 5. Porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables seleccionadas para el clima templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb).....	42
Cuadro 6. Porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables seleccionadas para el clima templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa)...	42
Cuadro 7. Porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables seleccionadas para el clima templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb).	43
Cuadro 8. Características de precipitación y temperatura de la clasificación climática de Köppen-Geiger.	45
Cuadro 9. Características bioclimáticas en la zona nativa de <i>O. drummondii</i>	46
Cuadro 10. Superficie predicha por Maxent como áreas de distribución potencial y porcentaje (%) de superficie predicha total en cada una de las regiones climáticas de Köppen.	63
Cuadro 11. Valores de AUC para la curva ROC, promedio de los valores de proporción (ratio) para la curva ROC parcial y sus valores de significancia (p-valor) en cada uno de los modelos.....	65

RESUMEN

En este estudio se analizó el nicho ecológico y las áreas geográficas de distribución de la especie costera *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* para identificar sus áreas de distribución potencial en las costas del mundo. *O. drummondii* es una hierba perenne originaria de las costas Atlánticas de América del Norte, la cual se ha difundido en diferentes lugares de manera invasiva generando el desplazamiento de especies nativas de playas y de dunas costeras, afectando su dinámica ecológica de manera importante. Para identificar su distribución potencial, se generó una base de datos con registros de presencia de la especie compuesta por coordenadas geográficas (latitud, longitud). Estos registros fueron proyectados en un Sistema de Información Geográfica (Arcmap 10.1) y se identificaron las regiones climáticas clasificadas por Köppen-Geiger en las cuales se encuentra distribuida la especie. Para obtener su perfil climático, se descargaron las 19 variables bioclimáticas de Worldclim y se extrajeron los valores de temperatura y precipitación asociados a cada uno de los registros de presencia. Además, se seleccionaron las variables bioclimáticas que mejor describieran los requerimientos ambientales de *O. drummondii*. De esta manera, se realizaron ocho modelos de nicho ecológico a través del algoritmo de Maxent 3.3. y se evaluaron a través del área por debajo de la curva (AUC) y ROC parcial. Los resultados arrojaron que Australia es el lugar con mayor número de registros de presencia, seguida por Israel, España, Nueva Zelanda, China, Sudáfrica, Perú y Francia. En la zona nativa los valores de temperatura y precipitación son más altos en comparación con las zonas no nativas, siendo las temperaturas bajas y la ausencia de humedad las principales limitantes climáticas de la especie. Se calculó un área de distribución potencial de 716,704 km² dentro de los cuales destacan en cuanto a extensión el clima monzón ecuatorial (Am); templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa) y templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa), con 244,593 km², 183,130 km² y 119,007 km² respectivamente. Por último, la evaluación mostró que los modelos fueron significativamente mejores que el azar, por lo tanto, los modelos generados para *O. drummondii* representan un buen acercamiento en la identificación de áreas climáticamente adecuadas para la especie. De modo que, estas predicciones sirven para generar medidas de manejo y prevención de invasiones biológicas, ayudando a prevenir posibles impactos negativos hacia los ecosistemas y la sociedad.

ABSTRACT

In this study, the ecological niche and geographic distribution of the coastal species *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* were analyzed to determine the potential distribution of this species on the coasts of the world. *O. drummondii* is a perennial herb and its native to the Atlantic coasts of North America, this species has been spread in different coasts in an invasive way, generating displacement of native species and affecting the ecological dynamic of the coastal dune in an important manner. To identify its potential distribution, a database was generated with occurrence records of the species composed of geographic coordinates (latitude, longitude). These records were projected in a Geographical Information System (Arcmap 10.1) and the climatic regions classified by Köppen-Geiger in which the species is distributed were identified. To obtain its climatic profile, the 19 bioclimatic variables of Worldclim were downloaded and the temperature and precipitation values associated to each of the presence records were extracted. In addition, the bioclimatic variables that best described the environmental requirements of *O. drummondii* were selected. In this way, eight ecological niche models were made through the Maxent 3.3 algorithm. and were evaluated through the area below the curve (AUC) and partial ROC. The results showed that Australia is the place with the highest number of presence records, followed by Israel, Spain, New Zealand, China, South Africa, Peru and France. In the native zone the values of temperature and precipitation are higher in comparison with the non-native zones, being the low temperatures and the absence of humidity the main climatic limitations of the species. A potential distribution area of 716,704 km² was calculated, within which the first three places belong to the climates: equatorial monsoon climate (Am); humid temperate with dry summer and warm summer (Csa) and humid temperate without dry season and warm summer (Cfa), with 244,593 km², 183,130 km² and 119,007 km² respectively. Finally, the evaluation showed that the models were significantly better than a random classification, thus, the models generated for *O. drummondii* represent a good approach in the identification of climatically adequate areas for the species. Therefore, these predictions serve to generate measures of management and prevention of biological invasions, helping to prevent possible negative impacts on ecosystems and society.

1. INTRODUCCIÓN

Actualmente la biodiversidad a nivel mundial se encuentra comprometida debido a diferentes factores, tales como la alteración y destrucción del hábitat, cambio climático, extracción insostenible de los recursos naturales, el cambio de uso de suelo y, entre otros, la presencia de especies invasoras (CONABIO, 2009). Siendo estas especies una de las principales causas en la pérdida de diversidad biológica a escala mundial (Koleff, 2011; Sanz-Elorza et al., 2004; Vilá *et al.*, 2008). Particularmente su presencia en ecosistemas costeros representa uno de los principales retos en materia de conservación ambiental y en términos de pérdida de biodiversidad nativa (García *et al.*, 2015)

Las especies invasoras son definidas como aquellas que se encuentran fuera de su área natural de distribución, son capaces de reproducirse a menudo en grandes cantidades y sostener poblaciones sin ayuda humana (Richardson *et al.*, 2000). De modo que, se consideran especies invasoras sin en menos de 50 años se han establecido a más 100 metros de sus plantas progenitoras (si su reproducción es por semillas). O a más de 6 m en 3 años si su reproducción es vegetativa a través de rizomas o estolones (Richardson *et al.*, 2000). Gran parte de las especies invasoras que llegan a un sitio son introducidas por acciones humanas directas con fines productivos u ornamentales. Sin embargo, también pueden llegar por otras vías mediante introducciones humanas no intencionadas o por medio de mecanismos de dispersión natural tales como el viento, las corrientes marinas, los huracanes, las tormentas, etc. (Vilà *et al.*, 2008; Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010). Además, las barreras geográficas naturales que anteriormente no permitían ciertos flujos de especies, se han alterado debido a la globalización, el crecimiento y movilidad de la población humana. Lo cual ha favorecido la movilidad de las

especies atravesando barreras geográficas que son naturalmente infranqueables, ocasionado la colonización, establecimiento y prevalencia de nuevas especies (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010).

Una vez que las especies llegan a un determinado sitio, existen varias posibles razones por las cuales pueden convertirse en invasoras. Puede deberse a la presencia de ambientes desocupados (nichos vacíos), o bien a una superioridad competitiva inherente de la especie. Por ejemplo, cuando una especie coloniza un nuevo sitio, la ausencia de depredadores naturales puede aumentar la probabilidad de éxito en su establecimiento, expansión, desarrollo y supervivencia de la especie recién llegada. Además, las especies pueden poseer características que favorecen comportamientos invasivos, tales como: plasticidad, alta adaptación al clima, capacidad de hibridación, alta reproducción, rápido crecimiento y contar con dispersores efectivos (Lowry *et al*, 2013).

Estas especies tienen diferentes repercusiones, entre las que destacan la pérdida de diversidad biológica, cambios en los ciclos biogeoquímicos, y homogenización de los ecosistemas. Además, llegan a comprometer la integridad ecológica de los ecosistemas, causan pérdidas económicas, particularmente en la agricultura, silvicultura, e incluso pueden tener impactos en la salud, entre otros (Pimentel *et al*, 2001; Sanz-Elorza *et al.*, 2004).

Un ejemplo de especie invasora es *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* (en adelante *O. drummondii*), una planta herbácea perenne perteneciente a la familia Onagraceae proveniente de las costas Atlánticas de América del Norte y distribuida desde Carolina del Norte en USA hasta Tabasco en México (Castroviejo, 1997). Se piensa que fue

introducida durante la primera mitad del siglo XX en diferentes países mediante el transporte de mercancías, posiblemente por medio de los lastres sólidos de los buques comerciales (Campos & Herrera, 2009; Dufor-Dror 2012; Heyligers 1998). Por lo tanto, actualmente se encuentra en distintos lugares fuera de su área natural de distribución. Se tienen registros de presencia en China, Australia, Israel, Nueva Zelanda, España, Francia, Perú y el Sur de África (García-de-Lomas *et al.*, 2015; Batianoff & Butler, 2002; Xu *et al.*, 2012; Castroviejo, 1997; GBIF, 2017).

O. drummondii crece sobre dunas costeras y otros hábitats arenosos litorales que propician las características ambientales necesarias para su desarrollo en zonas soleadas, suelos secos o húmedos con un pH de aproximadamente 6.8 hasta 7.2 y llega a medir de 10 a 50 cm de alto (Groom, 2002; Ajilvsgi, 2003; Castroviejo, 1997). Cuenta con semillas pequeñas que sugieren un alto potencial invasor en plantas (Kolar & Lodge, 2001 citado en García-de-Lomas *et al.*, 2015) sobre todo en ecosistemas dunares caracterizados por una escasa cobertura vegetal, elevada movilidad del sustrato y gran número de visitantes (García-de-Lomas *et al.*, 2015). La dispersión de *O. drummondii* puede ocurrir a través de diferentes vías, por medio de la barocoria, en donde las semillas son dispersadas al caer al suelo por medio de la gravedad. A través del viento (anemocoria), o bien por hidrocoria mediante las corrientes marinas, en donde alrededor de un 6 ‰ (seis por mil) de las semillas puede flotar en agua de mar y mantener su capacidad de germinación (Gallego-Fernández *et al.*, en preparación). Además, se ha observado que en España sus semillas también son dispersadas por medio de la endozoocoria por liebres y conejos. Sus flores son autocompatibles (Wagner *et al.*, 2007) pero también es polinizada por polillas halcón (*Manduca sexta*) dentro de su área natural de distribución nativa (Eisikowitch & Lazar,

1986) y en las zonas no nativas de la especie se ha observado que es polinizada por avispa, abejas y otros insectos generalistas (Gallego-Fernández, observación personal). Estas características reproductivas y de dispersión proveen a la especie de independencia en cuanto a su relación con polinizadores o dispersores, lo cual permite su rápida dispersión y alta cobertura. Permitiendo mantener sus poblaciones, expandirse y aumentar su densidad a escala microlocal, local y regional (Pysek *et al.*, 2012; Gallego-Fernández *et al.*, en preparación).

Debido a las repercusiones derivadas de las especies invasoras es necesario tomar medidas preventivas para el establecimiento de dichas especies que permitan mitigar los impactos hacia la biodiversidad nativa. Una herramienta útil es conocer la distribución geográfica potencial de las especies, la cual se refiere a aquel fragmento del espacio geográfico en donde potencialmente una especie puede ser encontrada (Peterson *et al.*, 2011). Existen diferentes modelos predictivos que estiman la distribución potencial de las especies, de tal manera que identifican aquellos sitios cuyas características ambientales son parecidas a las originarias de cada especie o bien aquellas áreas con las condiciones ambientales más favorables (Villaseñor, 2004). El modelado de nicho ecológico (MNE) es considerado uno de los métodos más adecuados para llevar a cabo esta tarea (Guisan y Thuiller, 2005 citado en Montoya, 2012) y se puede aproximar mediante diferentes softwares y algoritmos. Dentro de los cuales se encuentra Maxent, un programa basado en el principio de Máxima Entropía que a través de la modelización del nicho ecológico genera modelos de distribución geográfica basados en las condiciones ambientales asociadas a los registros de presencia de las especies (Phillips, s.f; Phillips *et al.*, 2006).

2. JUSTIFICACIÓN

En vista de la creciente pérdida de especies y biodiversidad a nivel mundial debido a los efectos adversos que representan las especies invasoras (Koleff, 2011; Sanz-Elorza et al., 2004; Vilá *et al.*, 2008), surge la necesidad de generar conocimiento que ayude a disminuir el establecimiento de nuevas invasiones. Sobre todo, desarrollar información de aquellas especies que han sido poco estudiadas como *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii*, la cual cuenta con pocos estudios científicos que identifiquen los alcances de esta especie como invasora (Gallego- Fernández & Zunzunegui, 2015).

Por lo tanto, el estudio de *O. drummondii* es relevante debido a tres principales razones: 1) su amplia distribución no nativa reportada actualmente; 2) las características reproductivas y de dispersión que facilitan su rápida expansión y 3) los efectos negativos que ha representado en algunas áreas de invasión. En este sentido, *O. drummondii* está presente en 5 continentes, 8 países fuera de su área natural de distribución (García, 2015; Xu *et al.*, 2012; Castroviejo, 1997; GBIF, 2017). Se encuentra dentro del compendio global de malezas, con un total de 45 estudios relacionados con esta especie como exótica, maleza o especie invasora y tiene un nivel de riesgo de bajo a medio con una puntuación de 6.48 (Randall, 2017). De manera general, *O. drummondii* ha representado significativos impactos negativos en los sistemas dunares de España. Afectando la composición y abundancia en las comunidades de especies nativas, modificando la dinámica sedimentaria y el proceso de formación de dunas costeras (Gallego- Fernández & Zunzunegui, 2015).

De modo que, conservar las dunas costeras es de gran importancia debido a que proporcionan una serie de funciones ambientales y socioeconómicas importantes, así como

una amplia variedad de servicios ecosistémicos (Everard *et al.*, 2010). Dentro de los servicios de regulación para este ecosistema se encuentra la regulación del agua (almacenamiento de agua), purificación del agua, regulación de la dinámica sedimentaria y regulación de peligros naturales (protección de tormentas, huracanes, e incremento en el nivel del mar) (Everard *et al.*, 2010; Barbier *et al.*, 2008). Entre los servicios culturales relevantes para las dunas costeras se encuentra el de recreación, turismo y valor estético (Everard *et al.*, 2010). Los servicios de soporte destacados en el ecosistema incluyen la formación del suelo y provisión de hábitat, pues en ellos albergan un gran cúmulo de especies vegetales que se encuentran adaptadas a las particularidades ambientales que presentan (Van der Maarel & Van der Maarel 1996 citado en Gallego- Fernández & Zunzunegui, s.f; Everard *et al.*, 2010). Además, son sistemas que poseen una amplia gama de flora y fauna debido a la diversidad de hábitats resultado de la compleja topografía que los conforma, creando crestas de dunas secas y húmedas que propician el establecimiento de distintos organismos (Everard, 2010).

Por último, las dunas costeras se encuentran entre uno de los ecosistemas más amenazados debido a su rápida pérdida y degradación como consecuencia de las actividades humanas (Martinez *et al.*, 2013). Por lo tanto, a pesar de que no se sabe con certeza si *O. drummondii* se convertirá en invasora en caso de llegar a nuevos sitios degradando sus procesos y funciones, o bien los efectos que esta podría representar hacia el ecosistema o la sociedad. Es de gran relevancia identificar la distribución potencial de *O. drummondii* a nivel mundial. De esta manera, brindar información que permita generar medidas de prevención y manejo en los posibles sitios invadidos, fomentando la conservación de los sistemas dunares y las especies que habitan en ellos.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo General

Analizar el nicho ecológico y áreas geográficas de distribución de *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* para identificar su área de distribución potencial en las costas del mundo.

3.2 Objetivos Particulares

- Compilar y analizar una base de datos con registros de presencia georreferenciados de *O. drummondii* para identificar su distribución geográfica actual.
- Identificar el perfil climático de *O. drummondii* dentro de su distribución actual.
- Identificar las variables bioclimáticas de mayor importancia para *O. drummondii*.
- Generar modelos de nicho ecológico y distribución potencial para *O. drummondii*.
- Identificar el área de distribución potencial de *O. drummondii* en las costas del mundo.

4. MARCO TEÓRICO

Dado que el propósito es determinar la distribución geográfica potencial de una especie invasora (*O. drummondii*), es necesario conocer algunos conceptos clave para entender el problema y la manera de abordarlo. Para empezar, una especie biológica es definida como aquellos grupos de poblaciones cuyos individuos son capaces de reproducirse entre sí y tener descendencia viable, en donde a su vez se encuentran reproductivamente aislados de otros grupos similares y en donde los individuos no pueden o al menos no frecuentemente reproducirse con individuos de otra especie (Curtis *et al.* 2008). No obstante, este concepto tiene sus excepciones, pues las definiciones que se han formado a través del tiempo no han logrado ser aplicables a todos los organismos, sobre todo aquellos de reproducción asexual (Nuñez-Farfán & Eguiarte, 1999).

Existen diferentes tipos de especies, sin embargo, para el propósito de este trabajo es necesario describir algunos conceptos. Las especies exóticas son aquellas que se encuentran fuera de su área natural de distribución y se encuentran en un determinado sitio debido a la introducción accidental o intencionada del ser humano (Richardson *et al.*, 2000). Aunque son raros los casos, también pueden ser introducidas por otras vías naturales como el plumaje de aves migratorias, el viento, corrientes marinas, etc. (Richardson *et al.*, 2000).

Las especies naturalizadas son especies exóticas que se aclimatan perfectamente a los nuevos sitios, de tal manera que son capaces de reproducirse y sostener poblaciones durante muchos ciclos de vida sin ayuda humana, pero que no ejercen presión sobre la biodiversidad nativa (Richardson *et al.*, 2000; Capdevila *et al.*, 2006). Sin embargo, se debe

prestar atención en estas especies pues todas las naturalizadas representan potenciales invasiones (Richardson *et al.*, 2012), aunque es posible que inicialmente no se presenten como invasoras simplemente porque no han tenido el tiempo suficiente para terminar el proceso de invasión biológica (Williamson *et al.*, 2009 citado en Richardson *et al.*, 2012). En este sentido, se estima que aproximadamente un 10% de estas especies se expanden de tal manera que comienzan a amenazar a las especies nativas y se convierten en invasoras (Capdevila *et al.*, 2006). La transición de especie naturalizada a invasora es el resultado de la combinación de múltiples factores ya sean biológicos como las características de las especies (tamaño, forma, tipo de dispersión, resistencia a las condiciones climáticas, etc), el tamaño de la población inicial, el tiempo de residencia de la especie o la manera de introducción y de factores ambientales tales como el clima o el cambio de uso de suelo (Richardson *et al.*, 2012).

Las especies invasoras pueden llegar por medio de acciones humanas directas intencionadas o no intencionadas. Por ejemplo, mediante el comercio de especies transportadas con fines productivos y ornamentales, la domesticación de las especies, la salida de especies en cautiverio, especies dispersadas inconscientemente por los medios de transporte marítimos terrestres y aéreos. También pueden ser dispersadas a través de acciones indirectas derivadas de la modificación del hábitat causado por el cambio de uso de suelo, cambio climático, etc. (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010; Nentwig *et al.*, 2008).

4.1 Factores que determinan el éxito de invasión de las especies

Cuando una especie llega a un nuevo sitio, existen varias posibles razones que determinan el éxito de invasión. En el 2012, Lowry y colaboradores realizaron una revisión sistemática de la literatura acerca de la invasión biológica, en donde uno de los objetivos fue encontrar las causas más comunes y más estudiadas de la llegada de especies invasoras. Los resultados indican que la principal causa identificada es la superioridad inherente de las especies. Dentro de este supuesto se desglosan las siguientes características: estas especies pueden comportarse como competidores superiores dentro del nuevo sitio, esto quiere decir que al momento de competir por alimento o hábitat con las especies nativas, las invasoras obtienen la mayoría o la totalidad de los recursos. Pueden contar con altas tolerancias ambientales; con alto grado de reproducción; pueden ser especies de rápido crecimiento; contar con dispersores efectivos; o ser especies autosuficientes (Pysek *et al.*, 2012; Nentwig *et al.*, 2008; Lowry *et al.*, 2012).

Además, una especie puede convertirse en invasora debido a otras razones. Por ejemplo, que dentro del hábitat hayan ocurrido disturbios naturales o humanos que propicien el establecimiento de especies invasoras. Se pueden encontrar otros organismos que generen interacciones de mutualismo y faciliten la persistencia de las especies. Ausencia de enemigos naturales que permitan su fácil reproducción y expansión en sus áreas de distribución; o bien que estas especies puedan aclimatarse a nuevos ambientes donde originalmente no se encontraban distribuidas (Vilà *et al.*, 2008; Lowry *et al.*, 2012). También puede deberse a procesos de microevolución como respuestas de selección natural. De tal forma que las especies invasoras se vuelven diferentes a las ancestrales; producto de hibridación intraspecífica entre diferentes poblaciones, o resultado de

hibridación interespecífica entre otras especies, lo cual puede proporcionar superioridad dentro del hábitat (Lowry *et al.*, 2012). Así mismo, las especies pueden convertirse en invasoras a consecuencia del cambio climático; o debido a su plasticidad. Esto quiere decir que, dependiendo de diferentes características ambientales, un mismo genotipo puede presentar diferentes fenotipos que le dan a las especies tolerancias y resistencia a diferentes climas, lo que podría otorgarles ventajas en ambientes heterogéneos (Reyes & Martínez, 2001).

4.2 Proceso de invasión

Adicionalmente, para que una especie sea considerada invasora debe pasar por una serie de barreras biológicas y geográficas (Fig. 1). La etapa inicial es el **transporte** de las especies hacia un nuevo sitio, mediante el cual se logran superar las primeras barreras geográficas. Posteriormente se encuentra la etapa de **introducción**, en el cual las especies introducidas deben superar las barreras de cautiverio o cultivo implementadas por el ser humano (Blackburn *et al.*, 2011).

El siguiente paso es el **establecimiento**, en donde las especies inicialmente deben sobrevivir a las nuevas condiciones del sitio para posteriormente ser capaces de reproducirse. Dentro de esta etapa son importantes tanto las características de la especie como las del ambiente. Por ejemplo, la supervivencia de las especies está ligada con la presencia de interacciones bióticas como mutualismo y depredación que facilitan o impiden la prevalencia en los nuevos sitios. Mientras que la capacidad de reproducción de una especie se encuentra vinculada con sus tasas de reproducción (Blackburn *et al.*, 2011).

Una vez que las especies se establecieron exitosamente, lo siguiente es la **propagación**. Esto significa que tienen que ser capaces de colonizar áreas externas a sus zonas originales de introducción. Después de que este proceso es concluido, se puede inferir que efectivamente se trata de especies invasoras (Blackburn *et al.*, 2011), puesto que las invasiones biológicas resultan de la interacción entre factores biológicos, ecológicos y humanos (Richardson *et al.*, 2012).

Este proceso no sólo es útil para identificar si una especie es invasora o no, además dependiendo de la etapa en la que esta se encuentre, se pueden identificar y diseñar diferentes estrategias para combatirlas. Por ejemplo, dentro de las primeras etapas de introducción de una especie invasora, se pueden establecer estrategias de prevención y de manejo, mientras que en las etapas posteriores al establecimiento y dispersión se vuelven necesarios los programas de erradicación y mitigación (Blackburn *et al.*, 2011).

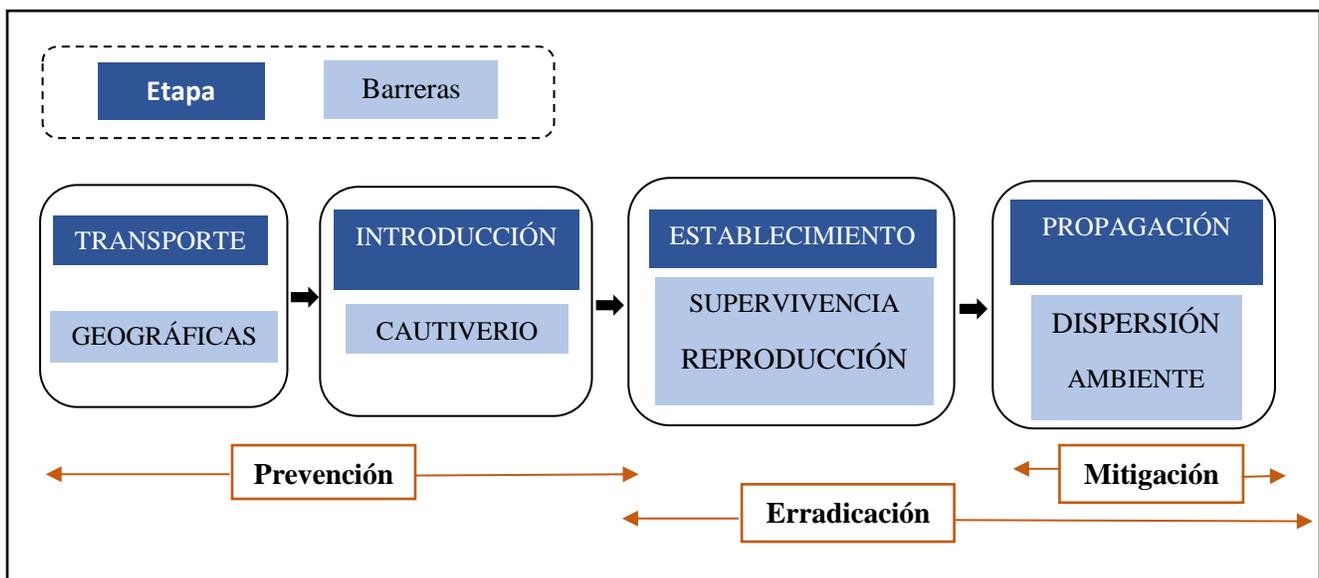


Figura 1. Proceso de invasión de las especie. Etapas y barreras a superar en el proceso de invasión y sus diferentes estrategias de manejo en cada una de las etapas.

4.3 Características de *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii*

O. drummondii es una planta herbácea perenne proveniente de las costas Atlánticas de América del Norte (Groom, 2002; Ajilvsgi, 2003). Se distribuye de forma nativa dentro de México en las costas de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco y en Estados Unidos de América se encuentra en las costas de Texas, Luisiana, Florida, Carolina del Sur y Carolina del Norte (Fig. 2) (Castroviejo, 1997).

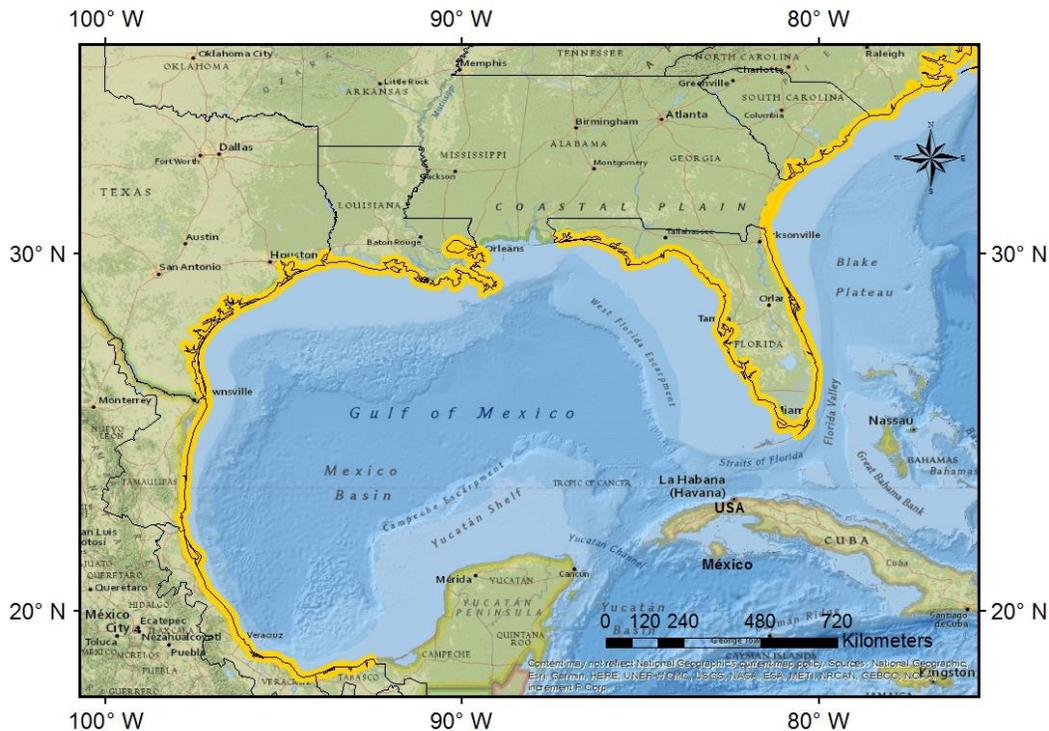


Figura 2. Distribución nativa de *Oenothera drummondii*. En amarillo, rango general de distribución.

De acuerdo con la descripción de Castroviejo (1997), *Oenothera drummondii* (Fig. 3) llega a medir de 10 a 50 cm de alto, es una hierba de erecta a procumbente, que no forma roseta basal, cuenta con tallos simples o ramificados, con pelos adpresos densos o subpatentes y también con pelos glandulíferos en la parte superior. Sus hojas se caracterizan por tener pilosidad densa, adpresa; las basales de 5 - 15 x 1 - 2 cm, de

estrechamente oblanceoladas a elípticas, imperceptible y remotamente dentadas o casi enteras; las caulinares 1-8 cm, de estrecha a anchamente obovadas o elípticas (Castroviejo, 1997).

Su inflorescencia es laxa, generalmente interrumpida por ramas laterales; brácteas 0.8 – 5.5 cm, estrechamente elípticas u oblanceoladas. El tubo del hipanto mide de 2 a 5 cm, curvado hacia arriba en los botones florales desarrollados, con indumento denso –lo mismo que sépalos y ovario– de pelos adpresos densos o subpatentes y a veces también de pelos glandulíferos. Filamentos estaminales 10 - 23 mm; anteras 4 - 12 mm. Ovario 1.3 - 2 cm; estilo 3.5 – 7.5 cm; estigma que supera las anteras durante la antesis. Frutos 2 – 5.5 x 0.2 – 0.4 cm, cilíndricos (Castroviejo, 1997).

Cuenta con raíces fuertes, sus sépalos miden de 1.5 a 3.3 cm y son de color verde o amarillento raramente teñidos de rojo; con apículos de 1 - 3 mm, erectos en el botón floral, sus flores miden alrededor 9 cm de diámetro y sus pétalos de color amarillo miden de 2 a 4.5 cm (Castroviejo, 1997). Sus flores se abren antes de la puesta de sol, su periodo de floración y receptividad de estigma duran hasta 48 horas si no es polinizado antes de este periodo y dentro de su área natural de distribución es polinizada por las polillas halcón (*Manduca sexta*) (Eisikowitch & Lazar, 1986). En las áreas invadidas del sur de España, su floración ocurre durante todo el año, pero principalmente entre Abril y Septiembre (Gallego-Fernández *et al.*, 2017). Además, en el Sur de África se tiene documentado que *O. drummondii* es consumida por una especie invasora de caracol (*Theba pisana*) (Elden *et al.*, 2015).

Sus semillas son de 1.2 - 2 x 0.5 – 0.9 mm y se encuentran contenidas dentro de cápsulas cilíndricas de 2 a 5 cm de largo (Castroviejo, 1997). Tiene una producción elevada de semillas que pueden mantener su capacidad de germinación durante varios años sin haber ocurrido una latencia física o fisiológica inicial (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado). La germinación de semillas se encuentra vinculada con la humedad y las tasas de germinación se mantienen de igual magnitud ya sea que las semillas se encuentren en condiciones de luz - oscuridad u oscuridad continua (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado). A pesar de que las semillas de esta especie tienen la capacidad de germinar al momento de estar enterradas, a una profundidad de 2 cm la emergencia de nuevas plántulas es exitosa (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado).

Para *Oenothera drummondii* el clima es un factor importante. Las altas tasas de germinación ocurren entre los 15° - 20° C y los 20° - 25°C mientras que las más bajas se presentan en temperaturas de 10° - 15°C y en temperaturas más elevadas de 25° - 30°C, además en temperaturas menores a los 10°C las semillas tienden a no germinar debido que estas se ven afectadas por el frío (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado; Zunzunegui *et al.*, 2014).

En regiones de tipo mediterráneo, la aparición de plántulas se encuentra vinculada con el patrón de precipitación otoño - invierno dado que estas emergen a mediados del mes de otoño cuando ocurren las primeras precipitaciones y con la llegada de la primavera la aparición de nuevas plántulas se reduce por completo (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado). Las semillas poseen cierta tolerancia a la salinidad pues tienen la capacidad de germinar cuando los niveles de sal son <200 mM ClNa, y después de que la salinidad es eliminada son capaces de germinar (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado).



Guillaume, F (2014)

Figura 3. *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii*

4.4 Impactos de *Oenothera drummondii* como especie invasora

O. drummondii ha representado consecuencias negativas hacia la biodiversidad nativa de otros países. Particularmente, España cuenta con una amplia investigación en cuanto a los daños que ocasiona esta especie en los ecosistemas. El primer registro de presencia de la especie es en 1915 en el País Vasco y 1957 en el Golfo de Cádiz (Campos & Herrera, 2009). Desde principios del 2000 esta especie es considerada como una amenaza para la biodiversidad del país (Exóticas de Andalucía 2007 citado en Gallego-Fernández & Zunzunegui, 2015).

Se tiene documentado que la presencia de *O. drummondii* en España ha alterado la composición y abundancia de plantas en las dunas costeras. De tal manera que en zonas donde se encuentra esta especie, las especies dunares disminuyen y las oportunistas aumentan (Gallego-Fernández & Zunzunegui, 2015). Específicamente, en el Paraje Natural Marismas del Odiel *O. drummondii* ha disminuido la riqueza de especies de 14 en zonas no invadidas a 4 especies en zonas invadidas. Además, ha desplazado especies nativas como *Malcolmia littorea*, *Silene nicaeensis*, *Ammophila arenaria* y *Achillea*

marítima (Gracia-de-Lomas *et al.*, 2015). Asimismo, esta especie ha alterado las condiciones ambientales del lugar, modificando la dinámica sedimentaria, el proceso de formación de dunas y la morfología dunar (Gallego- Fernández & Zunzunegui, 2015).

En el sur del país, específicamente en Huelva, se realizó un estudio acerca del grado de invasión de esta especie mediante el uso de cartografía georreferenciada, en donde los resultados arrojaron que para el 2014, *Oenothera drummondii* invadió el 30.2% del total de ambientes potencialmente invadibles, esto quiere decir que se estableció en 123 ha de 407 ha totales (García-de-Lomas *et al.*, 2015). Además, se identificó que esta especie colonizó principalmente dunas fijas con vegetación herbácea, en donde la mayor parte de los individuos se establecieron en la parte central del arenal, basado en los resultados obtenidos dentro de esta investigación, se concluyó que esta especie puede continuar expandiéndose por el Golfo de Cádiz (García-de-Lomas *et al.*, 2015).

Dentro de otro estudio realizado por Gallego-Fernández y colaboradores (2017), se analizaron las diferencias en los patrones de germinación de semillas provenientes de lugares nativos (Texas, Estados Unidos y Veracruz, México) y no nativos (Cádiz y Huelva, España), de igual manera se quiso probar si el éxito de invasión en áreas de clima Mediterráneo estaba asociado con altas tasas de germinación. Los resultados arrojaron que las poblaciones no nativas presentaron tasas de germinación más altas que las nativas (Gallego-Fernández *et al.*, s.f). Se argumentó que, aunque efectivamente las altas tasas de germinación están asociadas al éxito de invasión, la germinación temprana y rápida puede ser un factor clave en el proceso de invasión en el Mediterráneo. Por último, se concluyó que el origen de las poblaciones de *Oenothera drummondii* es aún desconocido, sin embargo, el patrón de germinación podría indicar que las poblaciones de España son

originarias de las costas de Texas, no obstante, hacen falta estudios genéticos para corroborar este supuesto (Gallego-Fernández, 2017).

A pesar de que la información acerca de los impactos de *O. drummondii* se encuentra concentrada en España, si se cuenta con evidencia respecto a la invasión de esta especie en otros sitios. Por ejemplo, en Australia esta especie se sitúa dentro de la lista de plantas naturalizadas invasoras en el sudeste de Queensland. Dentro de la cual, se encuentra con una puntuación de 4 en una escala de 1 a 5 en cuanto al grado de invasividad de la especie (Batianoff *et al.*, 2002). De igual manera, *O. drummondii* se posiciona dentro del inventario de especies exóticas invasoras en China. En donde se tiene registrado que esta especie fue introducida de manera intencionada y en 2012 se encontraba distribuida en 4 de las 34 provincias de China (Xu *et al.*, 2012). Además, se tiene documentado que la presencia de *O. drummondii* junto con otras especies de plantas, aumentan la competencia y disminuyen la abundancia de una especie pionera nativa de China (*Ipomea pes-caprae*) (Jianjun *et al.*, 2013)

4.5 Modelado de nicho ecológico y distribución potencial de especies

Dado que las especies invasoras se encuentran fuera de su área natural de distribución, los conceptos de nicho ecológico y distribución de especies son indispensables para entender cómo determinar la distribución geográfica potencial. El área de distribución de especies es el fragmento del espacio geográfico donde se puede detectar la presencia de individuos o poblaciones de una especie, el cuál es dependiente de factores biológicos, ecológicos, climáticos y físicos (Maciel *et al.*, 2015; Peterson *et al.*, 2011).

En 1957 Hutchinson definió el nicho ecológico como “el hipervolumen n-dimensional de variables ambientales y los valores límite dentro de los cuales una especie puede existir indefinidamente” (Hutchinson, 1957). Posteriormente, Peterson *et al.* (2011), lo definen como las variables ecológicas que le permiten a una especie mantener poblaciones en un espacio geográfico determinado. Además, consideran los impactos que las especies tienen sobre los recursos, otras especies, el hábitat y el ambiente que los rodean.

Este concepto ha sido utilizado a escalas locales y geográficas por los ecólogos para analizar la interrogante acerca de cuáles combinaciones ambientales son aquellas que permiten a una especie existir en una región geográfica o dentro de una comunidad biótica y cuales efectos tienen las especies sobre estos factores ambientales (Peterson *et al.*, 2011). Las variables que componen el nicho pueden ser de tipo ambiental, también conocidas como variables scenopoéticas, o bien variables bionómicas. Las primeras no son consumidas, no son objeto de competencia y no son afectadas por las especies (temperatura, precipitación, topografía, etc.). Mientras que las bionómicas pueden ser

consumidas, son objeto de competencia y pueden ser modificadas por las especies (recursos naturales) (Peterson *et al.*, 2011).

De acuerdo con Peterson *et al.* (2011), existen diferentes tipos de nicho los cuales se han definido como:

- Nicho Grinelliano: Nicho analizado desde una escala gruesa, compuesto por variables ambientales (comúnmente llamadas variables scenopoéticas) que permiten que las especies puedan persistir en un espacio determinado.
- Nicho Eltoniano: El papel funcional de las especies en el ecosistema. Nicho analizado desde escalas locales donde las interacciones bióticas (variables bionómicas) de las especies son tomadas en cuenta para identificar aquel espacio en el que las especies pueden existir.
- Nicho Hutchinsoniano: Hipervolumen n- dimensional de variables ambientales y los valores límite dentro de los cuales una especie puede existir indefinidamente (Hutchinson, 1957)
- Nicho fundamental: Subconjunto del espacio ambiental dentro del cual se encuentran las condiciones ambientales que permiten que una especie persista (Peterson *et al.* 2011).
- Nicho realizado: Subconjunto del nicho fundamental que una especie realmente ocupa como resultado de las condiciones ambientales, las interacciones en el ambiente y las regiones que han sido accesibles para la especie (Hutchinson 1957 citado en Peterson et al, 2011; Phillips et al, 2006).

- Nicho potencial: Porción del espacio geográfico en donde se encuentran las condiciones ambientales adecuadas para la persistencia de una especie (Peterson *et al.* 2011).

La distribución geográfica y el nicho Grinelliano de una especie pueden ser representados mediante el diagrama de BAM (Fig. 4). El cual esquematiza la influencia que tienen las distintas combinaciones entre las características ambientales (A), las interacciones bióticas (B) y las regiones geográficas que han sido accesibles (M) sobre la distribución geográfica y el nicho Grinelliano de una especie (Soberón y Peterson, 2005; Peterson *et al.*, 2011).

Las condiciones abióticas son equivalentes al área abióticamente adecuada (G_A), la intersección entre las condiciones ambientales, bióticas y los factores de movimiento delimitan el área de distribución ocupada (G_0). Por otro lado, la intersección entre los factores bióticos y abióticos define el área de distribución que puede ser invadido (G_I) y la unión entre G_I y G_0 representa el área de distribución potencial (G_P) (Peterson *et al.*, 2011; Soberón y Peterson, 2005) (Fig. 4. G). En el Nicho Grinelliano estas interacciones bióticas (**B**), abióticas (**A**) y de movimiento (**M**) ocurren dentro de un espacio ambiental (**E**), por lo tanto E_A = nicho fundamental existente, E_0 = nicho ocupado, E_I = nicho que puede ser invadido. (Peterson *et al.*, 2011) (Fig. 4. E).

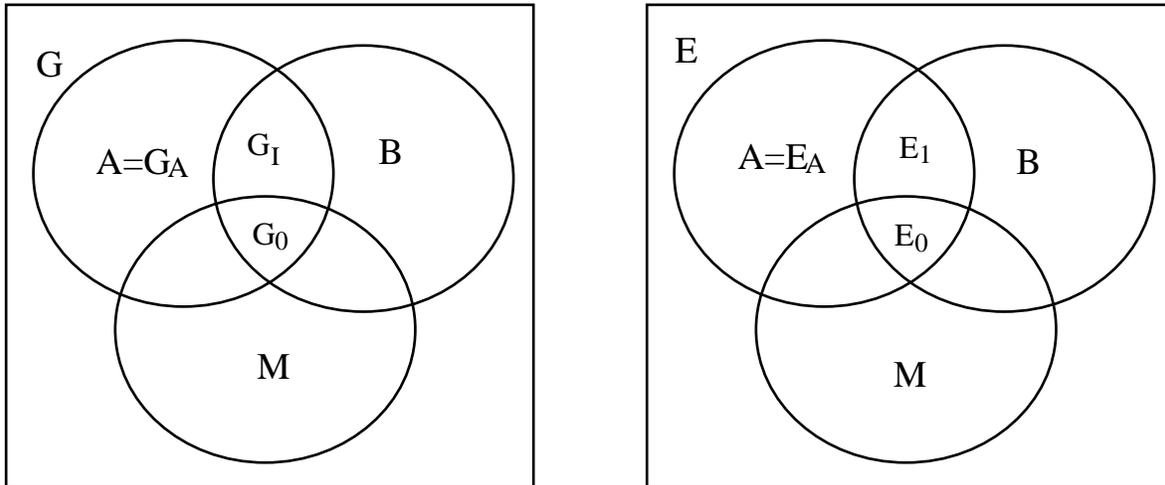


Figura 4. Diagrama de BAM (Peterson *et al.*, 2011)

Además, la escala en la cual se analiza es importante, ya que diferentes características ambientales a distintas escalas influyen en la distribución geográfica de las especies. En escalas más gruesas las variables macro climáticas repercuten en la distribución general de las especies, mientras que las variables relacionadas con las características del paisaje (topografía) tienen lugar en mesoescalas, y las interacciones bióticas tienen mayor influencia en escalas locales (Pearson & Dowson, 2003).

Una vez explicado el concepto de nicho ecológico, es importante mencionar la teoría del conservadurismo de nicho, la cual se refiere a la tendencia de las especies por conservar sus requerimientos de nicho fundamental a través del tiempo (Wiens & Graham, 2005). En términos de invasiones biológicas, el conservadurismo permite anticipar en que regiones puede estar presente una especie invasora y en donde se pueden extender dentro de esas regiones. Es decir, si los nichos fundamentales se conservan, las especies tenderán a crecer y sobrevivir en regiones cuyas características de nicho ecológico sean similares a

aquellas encontradas dentro de su área de distribución nativa (Peterson, 2003; Peterson & Vieglais, 2001; Wiens & Graham, 2005; Petitpierre et al., 2012).

Ahora bien, un modelo basado en nichos representa un acercamiento del nicho ecológico de una especie, el cual suele proyectarse al espacio geográfico produciendo un área geográfica de distribución y aquellas áreas que cumplen con las condiciones del nicho fundamental representan la distribución potencial de una especie (Phillips *et al.*, 2006).

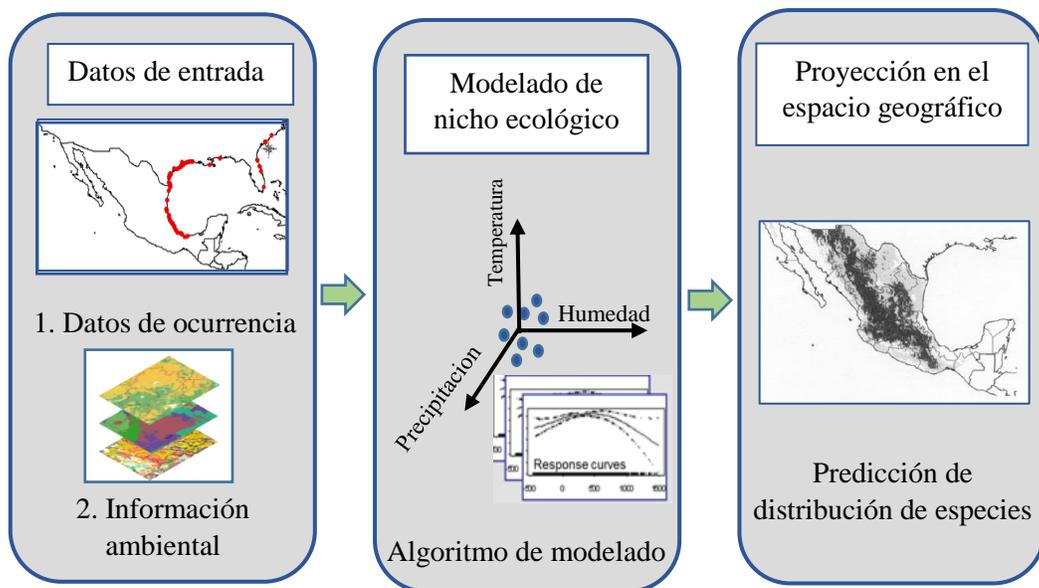


Figura 5. Proceso del modelado de nicho ecológico y distribución potencial de especies.

Para llevar a cabo un modelo de nicho ecológico (Fig. 5) se deben seguir los siguientes pasos: 1) se requieren dos tipos de datos proyectados en un SIG. Los primeros son registros de ocurrencia de la especie ya sea de presencia o ausencia y los segundos corresponden a los datos ambientales que delimiten los requerimientos de la especie; 2) utilizar algún algoritmo para obtener el modelo nicho ecológico de la especie con base en las condiciones ambientales asociadas a los datos de ocurrencia; 3) proyectar el modelo geográficamente, estas predicciones pueden arrojar valores de “idoneidad” ambiental para

las especies o de probabilidad de ocurrencia y 4) transferibilidad del modelo para predecir la idoneidad ambiental en otras regiones geográficas o diferentes escenarios temporales en el mismo espacio (Peterson *et al*, 2011). Por ejemplo, para estimar el potencial de propagación de especies invasoras se requiere aplicar el modelo a una región diferente para identificar aquellas regiones con las condiciones climáticas adecuadas (Peterson *et al*, 2011).

Dentro de los algoritmos utilizados para obtener el MNE se encuentra Maxent, un software cuyo principal objetivo es estimar la probabilidad de distribución de las especies. Es decir, predice la idoneidad ambiental a partir del principio de máxima entropía y una serie de restricciones ambientales asociadas a los registros de presencia de las especies, de tal manera que el resultado es un mapa de celdas en el espacio geográfico en donde cada celda tiene una probabilidad de tener las condiciones ambientales favorables para la especie en cuestión (Phillips *et al.*, 2006).

5. METODOLOGÍA

5.1 Área de estudio

Oenothera drummondii se localiza en diferentes costas del mundo distribuidas en cinco continentes (Fig. 6). Fuera de su área natural de distribución, se conocen registros de presencia en el Norte (San Sebastián) y Sur de España (Golfo de Cádiz), Israel, Australia, China en la ciudad portuaria de Xiamen y Kinmen, Sur de África, Perú, Francia (Marseillan) y Nueva Zelanda (Castroviejo, 1997; Ecología Litoral 2011; Dufour-Dror 2012; Xu *et al.* 2012; GBIF, 2017).

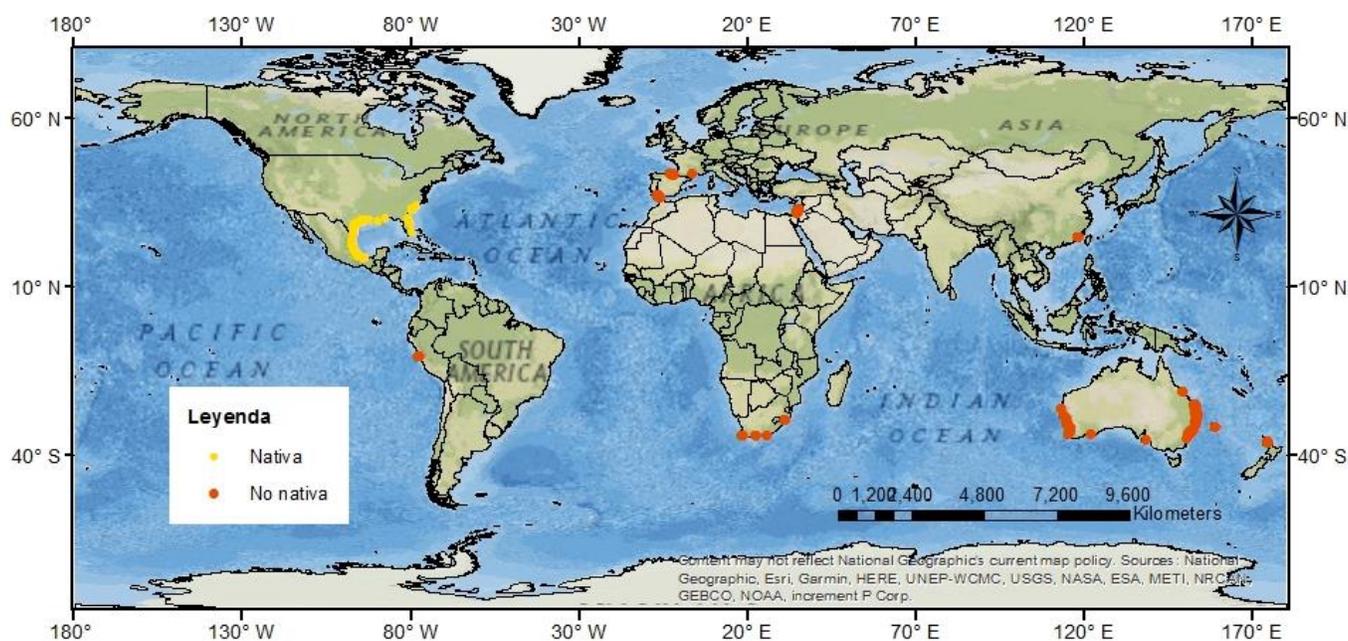


Figura 6. Distribución geográfica actual de *Oenothera drummondii* en donde los registros de presencia de color amarillo indican la zona nativa mientras que los de color naranja representan los registros encontrados en la zona no nativa de la especie.

5.2 Preparación de los datos

5.2.1 Presencia de la especie

Se obtuvo una base de datos de la especie costera *Oenothera drummondii* con 856 registros de presencia, la cual fue adquirida de la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF por sus siglas en inglés: <http://www.gbif.org/>). Asimismo, se complementó con registros contenidos en la literatura (Frean *et al*, 1997), otras bases de datos (Wunderlin *et al*, 2017) y registros colectados por investigadores dentro del proyecto de “Identificación de factores que contribuyen al éxito de la invasión de *Oenothera drummondii* en las dunas costeras. Proyecciones en respuesta al cambio climático. CGL2015-65058-R”.

Se realizó una depuración de la base de datos, en la que se identificaron aquellos registros que no contuvieran coordenadas (Latitud, longitud). Con la intención de tener una base de datos con todos los registros georreferenciados, se realizó una búsqueda dentro de las fuentes originales, es decir, se revisaron los herbarios en formato digital (Wunderlin *et al*, 2017; Tropicos.org, 2017; Shirley C. Tucker Herbarium (LSU), 2017) para conseguir la ubicación de la especie y mediante el uso de Google earth y Google maps se lograron identificar las coordenadas de los registros de la base de datos original.

Debido a que la especie estudiada se encuentra en dunas costeras, se eliminaron aquellos registros que estuvieran fuera de esta área. La extensión de dunas costeras hacia tierra adentro abarca desde unos pocos metros hasta cerca de 10 km (Martínez *et al.*, 2014). Por lo tanto, se realizó un buffer de 10 km con el uso de ArcMap versión 10.1 y se proyectaron los registros de presencia de la especie, logrando identificar aquellos que se encontraban fuera de estas características. Al finalizar el proceso de depuración, la base de

datos final contó con 664 registros de presencia de *O. drummondii*, los cuales fueron proyectados en un sistema de información geográfica (ArcMap) en donde se utilizó una proyección Universal Transversal de Mercator y el sistema de coordenadas WGS 1984 para lograr identificar espacialmente la distribución actual de la especie.

5.2.2 Variables ambientales.

Debido a que las variables de temperatura y precipitación son las más adecuadas para realizar modelos a escala global (Mackey and Lindenmayer 2001 citado en Phillips et al, 2005) y puesto que el propósito central es analizar el nicho Grinnelliano de la especie, se utilizaron las 19 variables bioclimáticas basadas en temperatura y precipitación de la plataforma de datos climáticos globales (WorldClim) con una resolución aproximada de 1km².

Cuadro 1. Variables bioclimáticas de WorldClim.

Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Rango de temperatura diurno medio (media mensual de (temp. máxima – temp. mínima))
Bio3	Isotermalidad (Bio2/Bio7) * 100
Bio4	Estacionalidad de temperatura (desviación estándar * 100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más caliente
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual
Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio9	Temperatura media del trimestre más seco
Bio10	Temperatura media del trimestre más caliente
Bio11	Temperatura media del trimestre más frío
Bio12	Precipitación total anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio17	Precipitación del trimestre más seco
Bio18	Precipitación del trimestre más caliente
Bio19	Precipitación del trimestre más frío

Para la selección de las variables de mayor importancia para *O. drummondii* y la construcción de los modelos se procedió a identificar las distintas regiones climáticas en las cuales se encuentra distribuida la especie de acuerdo a la clasificación climática de Köppen-Geiger. Es la clasificación climática más usada frecuentemente y está basada en la vegetación debido a que las plantas son indicadores de algunos elementos climáticos (Peel *et al.*, 2007; Kottek *et al.*, 2006). De tal manera que la primera letra de la clasificación se encuentra vinculada a cinco grupos de vegetación localizados en distintas zonas: zona ecuatorial (A), zona árida (B), zona templada cálida (C), zona de nieve (D) y zona polar (E). La segunda letra está asociada a la precipitación y la tercera a la temperatura del aire (Kottek *et al.*, 2006).

Posteriormente, se seleccionaron las variables que mejor describieran los requerimientos climáticos de *O. drummondii* en cada una de las regiones identificadas. De tal manera que fueron seleccionadas a partir de las características climáticas relevantes para la especie, o bien con base en los análisis generados por Maxent. Para esto, se revisó la literatura correspondiente a aquellas condiciones climáticas que favorecen o limitan a la especie (Gallego-Fernández *et al.*, no publicado; Groom, 2002; Ajilvsgi, 200) y se obtuvieron los análisis de Jackknife, porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables en la construcción del modelo. De modo que, en aquellas regiones en donde no se encontró información acerca de las condiciones climáticas para la especie, las variables fueron seleccionadas con base en los análisis de Jackknife y fueron escogidas aquellas con los valores de porcentaje de contribución e importancia de permutación más altos.

Con la finalidad de obtener las capas necesarias para el modelo, se proyectó el buffer de 10 km, los registros de presencia de la especie y la clasificación climática de Köppen Geiger en ArcMap versión 10.1, de tal manera que el buffer se recortó con base en las áreas geográficas de las regiones climáticas donde se encuentra *O. drummondii*. Se diferenciaron aquellas áreas que servirían como capas ambientales para el entrenamiento del modelo (áreas geográficas nativas con registros de presencia de la especie) y aquellas que tendrían la función de capas de proyección (áreas geográficas sin registros de presencia, pero con el mismo tipo de clima de aquellas en donde se encuentra la especie).

Para determinar el perfil climático de la especie, se proyectaron los registros de presencia y las 19 variables bioclimáticas en ArcMap. Mediante la herramienta “ExtractValueToPoints”, se generó una matriz de datos con los 19 valores de las variables bioclimáticas asociados a cada uno de los registros de presencia de la especie. A partir de estos valores, se realizaron diagramas de cajas y bigotes con el programa estadístico “Past” versión 3.14. de las 16 variables seleccionadas para la elaboración de los modelos. De esta manera, se realizaron análisis exploratorios para conocer las características de temperatura y precipitación en las que se encuentra la especie.

5.3 Modelos generados con Maxent.

Resultados preliminares de germinación y respuesta al estrés hídrico de poblaciones de *O. drummondii* procedentes de diferentes regiones, han mostrado que las poblaciones se encuentran diferenciadas entre sí. De modo que las poblaciones no nativas tienen tasas de germinación más altas y responden mejor al estrés hídrico a comparación de las nativas (Gallego-Fernández *et al*, 2017; Zunzunegui *et al*, 2014). Lo cual sugiere la adaptación de esta especie a nuevos ambientes (Gallego-Fernández & Zunzunegui, 2015). Debido a esta diferenciación, se realizaron modelos correspondientes a las ocho regiones climáticas caracterizadas por Köppen-Geiger (Cuadro 2) en donde se encuentra distribuida la especie. Los modelos fueron calibrados con base en las áreas geográficas en donde se localiza *O. drummondii* (áreas de entrenamiento) y el modelo resultante fue transferido en las áreas con el mismo tipo de clima (áreas de proyección) (ver Anexo 1).

Para la construcción de los modelos se realizaron diferentes sets de datos con los climas seleccionados (cuadro 2) en formato ASCII correspondientes con los registros de presencia de *O. drummondii* para cada área y sus variables ambientales elegidas previamente (Cuadro 3). Los parámetros del modelo seleccionados fueron por defecto en la interface de Maxent y se crearon curvas de respuesta y análisis de Jackknife. Los valores de salida se transformaron a escala cumulativa y se utilizó el umbral de “minimum training presence” para obtener mapas binarios. Este umbral fue utilizado debido a que el “10 percentil” no logró predecir la totalidad de los registros de presencia de la especie en la calibración del modelo, lo cual ocasionó predicciones no esperadas. Es decir, no proyectó las áreas de invasión en donde ya se contaban con registros de presencia para su validación. Se seleccionó el 15% de los registros para evaluar el modelo, excepto para el clima

templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) y templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa), ya que el número de registros para estas regiones climáticas no fue suficiente para llevar a cabo esta tarea.

Cuadro 2. Número de registros de presencia de *Oenothera drummondii* para las diferentes regiones climáticas (# Registros); porcentaje de prueba aleatoria (% Validación), y número de variables bioclimáticas (Variables) para la construcción de los modelos.

Clima.	# registros	%Validación	Variables
Csa	229	15%	10
Cfa	156	15%	10
Cfb	38	15%	10
Aw	24	15%	10
Am	20	15%	10
Bsh	8	15%	10
Csb	5	0%	10
Cwa	3	0%	11

Am= Monzón ecuatorial; Cfa = Templado húmedo sin estación seca y verano cálido; Aw = Sabana ecuatorial con invierno seco; Csa = Templado húmedo con verano seco y verano cálido; Cfb= Templado húmedo sin estación seca y verano frío; Bsh = Semiárido cálido; Csb = Templado húmedo con verano seco y verano frío; Cwa = Templado húmedo con invierno seco y verano cálido.

Cuadro 3. Variables bioclimáticas seleccionadas para cada uno de los climas correspondientes de las áreas de distribución de la especie. La zona de origen abarca cuatro de los ocho climas encontrados (templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa), monzón ecuatorial (Am), sabana ecuatorial con invierno seco (Aw) y semiárido cálido (Bsh), por lo tanto las variables seleccionadas para estas regiones climáticas fueron las mismas.

Zona de origen (Cfa, Am, Aw, Bsh)	Templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa)	Templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb)	Templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb)	Templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa)
Bio 1	Bio 1	Bio 1	Bio 4	Bio 1
Bio 4	Bio 4	Bio 4	Bio 5	Bio 3
Bio 9	Bio 8	Bio 9	Bio 8	Bio 4
Bio 10	Bio 9	Bio 10	Bio 9	Bio 9
Bio11	Bio11	Bio11	Bio 10	Bio 11
Bio 13	Bio 13	Bio 13	Bio 13	Bio 12
Bio 14	Bio 14	Bio 14	Bio15	Bio 13
Bio15	Bio15	Bio15	Bio16	Bio 14
Bio 18	Bio 18	Bio 18	Bio17	Bio15
Bio19	Bio19	Bio 19	Bio 18	Bio 18
				Bio 19

Para lograr identificar las áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* se compilaron los ocho modelos resultantes en un sistema de información geográfica (Arcmap versión 10.1) y se obtuvo un mapa a escala global de la distribución potencial de la especie. Con base en este mapa se realizaron distintos mapas a escala regional para lograr visualizar mejor las distribución potencial de *Oenothera drummondii*.

5.4 Evaluación de los modelos

Para evaluar el desempeño de los modelos se utilizaron dos tipos de validación, el primero de ellos corresponde a la curva ROC y al área por debajo de la curva (AUC) resultado de los análisis estadísticos que realiza Maxent. Este tipo de validación fue aplicado para seis de los ocho modelos debido a que dos de ellos no disponían de datos de prueba. De modo que aquellos evaluados con este método son los correspondientes al clima sabana ecuatorial con invierno seco (Aw); templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa); templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb); templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa); monzón ecuatorial (Am) y semiárido cálido (Bsh).

La curva ROC muestra el ajuste del modelo en relación con los datos de prueba y de entrenamiento, describe la tasa de identificación correcta de presencias también conocida como la ausencia de errores de omisión (*sensitivity*, en el eje *y*) contra la tasa de errores de comisión (*1-specificity*, en las *x*), en donde una clasificación aleatoria tiene un valor AUC de 0.5 y entre más cercano se encuentre el valor a 1 mejor será el clasificador. (Phillips *et al.*, 2006).

Se tiene documentado que los errores de omisión tienen mayor importancia para identificar buenos o malos modelos de nicho, de tal modo que un modelo que omita presencias conocidas tiene un menor desempeño que aquel que predice áreas que no pueden ser habitadas (Raxworthy *et al.*, 2003 citado en Peterson *et al.*, 2008). En este sentido, la curva ROC asigna el mismo peso a los errores de omisión y comisión. Por lo tanto, se utilizó un segundo tipo de validación correspondiente al análisis de ROC parcial. El cual “utiliza la porción de la curva ROC que se encuentra dentro del rango predictivo del algoritmo de modelado y dentro del rango de modelos aceptables en términos de error de

omisión”. Lo cual proporciona una base más sólida para evaluar las predicciones resultantes del modelo de nicho ecológico (Peterson *et al.*, 2008).

El cálculo de la curva ROC parcial fue generado a través del programa “Tool for Partial-ROC” de Barve (2008) con los parámetros establecidos, 50% de los puntos de prueba para generar las proporciones o el “AUC ratio”, 1000 iteraciones y un umbral de omisión del 5%. Con base en estas restricciones el programa genera un archivo de salida con las proporciones o ratios con valores que van de 0 a 2, en donde los valores cercanos a uno describen un comportamiento del modelo similar al azar mientras que los valores cercanos a dos sugieren un mejor rendimiento (Peterson *et al.*, 2008). A través del archivo de salida se calculó el promedio de las proporciones (AUC ratio) y la significancia en cada uno de ellos (valor p). Los análisis de ROC parcial fueron generados para evaluar únicamente cuatro modelos debido a que no todos contaban con los puntos de prueba suficientes para desarrollar estos análisis. De tal manera que este método fue implementado para los modelos correspondientes a los climas de sabana ecuatorial con invierno seco (Aw); templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa); templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb) y templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa).

6. RESULTADOS

6.1 Distribución actual de *Oenothera drummondii*

Se obtuvo un total de 856 registros de presencia de la especie compilados en una base de datos compuesta por 236 campos principalmente con la siguiente información: latitud, longitud, instinto en donde se encuentra el registro, número de catálogo, colector, fecha de colecta, país, estado, localidad y nombre científico de la especie. Dicha base fue depurada mediante los criterios mencionados anteriormente en la metodología (sección 5.2.1), obteniendo 644 registros de presencia validados y distribuidos en diferentes costas del mundo (Fig. 6). El área de distribución nativa de la especie es la segunda región con el mayor número de registros de presencia (Cuadro 4), distribuidos principalmente en Texas y Veracruz, seguido de Luisiana, Carolina del Sur, Florida, Tamaulipas, Tabasco y Carolina del Norte consecutivamente. En general, Australia es el lugar con mayor número de registros de presencia de *O. drummondii*, los cuales se encuentran repartidos en el Este y Oeste del país, así como en las localidades de Adelaida, Castletown y la Isla de Lord Howe. El segundo lugar de invasión con el mayor número de registros es Israel, seguido de España con registros encontrados principalmente en el Golfo de Cádiz y unos cuantos en el Norte del país (San Sebastián). Consecutivamente se encuentra Nueva Zelanda con registros en la Isla Norte; China; Sudáfrica; Perú y Francia (Marsella).

Cuadro 4. Número de registros de presencia de *Oenothera drummondii* y temporalidad de los registros por regiones.

Región	# registros	Temporalidad
América del Norte	202	1843-2016
Israel	150	1902-2009
Sudáfrica	8	1912-1982
España	43	1915-2014
Australia	235	1924-2015
Asia (China)	10	1930-2002
América del Sur (Perú)	3	1938-1939
Nueva Zelanda	12	1997-2011
Francia (Marseillan)	1	2014

En la Figura 7 se muestra la distribución de los datos de presencia de *O. drummondii* a través del tiempo, de tal manera que el área nativa de la especie cuenta con los registros más antiguos dentro de la base de datos pues el primer registro fue documentado en 1843. Sin embargo, fue en 1869 cuando la colecta de datos sobre la especie se realizó de manera continua hasta 2016, que fue el límite temporal en el que se analizaron los registros. Posteriormente en 1902 empezó a documentarse la presencia de *O. drummondii* en las costas de Israel donde los registros encontrados, estaban distribuidos esporádicamente en comparación con la zona nativa. Para Sudáfrica, el primer registro fue documentado en 1912 y el último en 1982. En Australia los datos comenzaron a registrarse en el año 1924 y a partir de entonces el número de registros fue aumentando exponencialmente hasta el 2015.

En 1930 se obtuvieron los primeros registros de China, sin embargo, existe un vacío de 60 años en los que no se obtuvieron registros de presencias en la región, obteniendo 2 registros más de 1992 y 2002. Consecutivamente en 1938 se documentaron registros en

Perú, no obstante, la colecta de datos se detuvo un año después en 1939 y a partir de entonces no se conocen registros.

La base de datos de la Infraestructura Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF) muestra el primer registro de España en 1969 y el último en el 2014. Sin embargo, en la literatura se tiene identificado que el primer registro del país data del año 1915 en el País Vasco y posteriormente en 1957 en el Golfo de Cádiz (Campos & Herrera, 2009). Por último, en 1997 y hasta el 2011 se registraron los datos de presencia en Nueva Zelanda y por último en el 2014 en las costas de Marsella, Francia.



Figura 7. Distribución de los datos de presencia de *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* a través del tiempo.

6.2 Variables de mayor importancia para la construcción del modelo.

Las variables de mayor importancia (Cuadro 3) para los diferentes tipos de clima de Köppen fueron seleccionadas a través de dos métodos. Es decir, se eligieron a partir de los requerimientos climáticos de la especie, o bien con base en los análisis de Jackknife, porcentaje de contribución e importancia de permutación de Maxent. En los climas correspondientes a la zona de origen (Cfa, Am, Aw, Bsh) y de clima templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa) las variables fueron seleccionadas a partir de las características climáticas relevantes para la especie debido a la disponibilidad de literatura relacionada con las condiciones climáticas que favorecen o limitan a *O. drummondii*. En este sentido, la temperatura es un factor fundamental para la germinación y el desarrollo de la especie, por lo que se seleccionaron: estacionalidad de temperatura (Bio4) y la temperatura media anual (Bio1). Una variable limitante para la germinación de las semillas de *O. drummondii* son temperaturas mayores de 25° a 30° y menores de 10°C por lo cual se seleccionó la temperatura máxima del mes más caliente (Bio5) y temperatura media del trimestre más frío (Bio11).

La aparición de las plántulas está vinculada con la precipitación de tal manera que la estacionalidad de la precipitación (Bio15), temperatura media del trimestre más seco (Bio9), temperatura media del trimestre más húmedo (Bio8), precipitación del mes más húmedo (Bio13) y precipitación del mes más seco (Bio14) fueron seleccionadas entre las variables relevantes. Asimismo, se seleccionaron las variables de precipitación vinculadas con las temperaturas que favorecen o limitan a la especie en su desarrollo, las cuales fueron, la precipitación del trimestre más caliente (Bio18) y la precipitación del trimestre más frío (Bio19).

Además, como puede observarse en el cuadro 3, las variables seleccionadas en la zona de origen (Cfa, Am, Aw, Bsh) y el clima templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa) son prácticamente las mismas a excepción de la temperatura media del trimestre más caliente (Bio 10) en los climas correspondientes a la zona de origen (Cfa, Am, Aw, Bsh) y la temperatura media del trimestre más húmedo (Bio8) en el clima de tipo Csa. Esta diferencia se debe a que en los primeros tipos de clima (Cfa, Am, Aw, Bsh) las temperaturas son más elevadas, mientras que en el segundo (Csa) la germinación de las semillas de *O. drummondii* se encuentra ligada a las primeras precipitaciones.

Para las tres regiones climáticas restantes (Csb, Cwa y Cfb) no se encontró información relevante acerca de los requerimientos necesarios de la especie en estos tipos de clima, por lo que las variables fueron seleccionadas a partir de los análisis de Jackknife resultantes de un proceso inicial de modelado en Maxent con las 19 variables y a partir de sus porcentajes de contribución e importancia de permutación.

No obstante, debido a que los resultados de Maxent para el clima templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa) y templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) arrojaron un reducido número de variables relevantes (Cuadro 6 y 7), la lista de variables para estas regiones fue complementada con aquellas que coincidían en la zona de origen de la especie (Cfa, Am, Aw, Bsh) y el clima templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa).

Cuadro 5. Porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables seleccionadas para el clima templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb).

Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación %
Bio10 Temperatura media del trimestre más caliente	33.6	50.2
Bio5 Temperatura máxima del mes más caliente	28.9	0.1
Bio16 Precipitación del trimestre más húmedo	18.6	5.7
Bio13 Precipitación del mes más húmedo	5.7	14.1
Bio17 Precipitación del trimestre más seco	4	1.5
Bio9 Temperatura media del trimestre más seco	1.8	1.1
Bio15 Estacionalidad de la precipitación	1.5	14.7
Bio18 Precipitación del trimestre más caliente	0.6	11.1
Bio4 Estacionalidad de temperatura	0.4	0.4
Bio8 Temperatura media del trimestre más húmedo	0	0.3

Cuadro 6. Porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables seleccionadas para el clima templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa).

Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación %
Bio9 Temperatura media del trimestre más seco	46	2.1
Bio3 Isotermalidad	37.3	82.4
Bio19 Precipitación del trimestre más frío	13.7	0
Bio12 Precipitación total anual	0.5	15.5

Cuadro 7. Porcentaje de contribución e importancia de permutación de las variables seleccionadas para el clima templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb).

Variable	Porcentaje de contribución	Importancia de permutación %
Bio15 Estacionalidad de la precipitación	42.4	36.2
Bio9 Temperatura media del trimestre más seco	34.9	63.8
Bio10 Temperatura media del trimestre más caliente	22.6	0

6.3 Perfil climático de *Oenothera drummondii*.

La especie se encuentra distribuida en ocho tipos de clima de acuerdo con la clasificación climática de Köppen-Geiger (Fig. 8). En su zona nativa se encuentra en las costas de clima templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa), monzón ecuatorial (Am), sabana ecuatorial con invierno seco (Aw) y semiárido cálido (Bsh). En la zona no nativa la especie se encuentra distribuida en las costas con clima de tipo templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa), templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb), templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) y clima templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa).

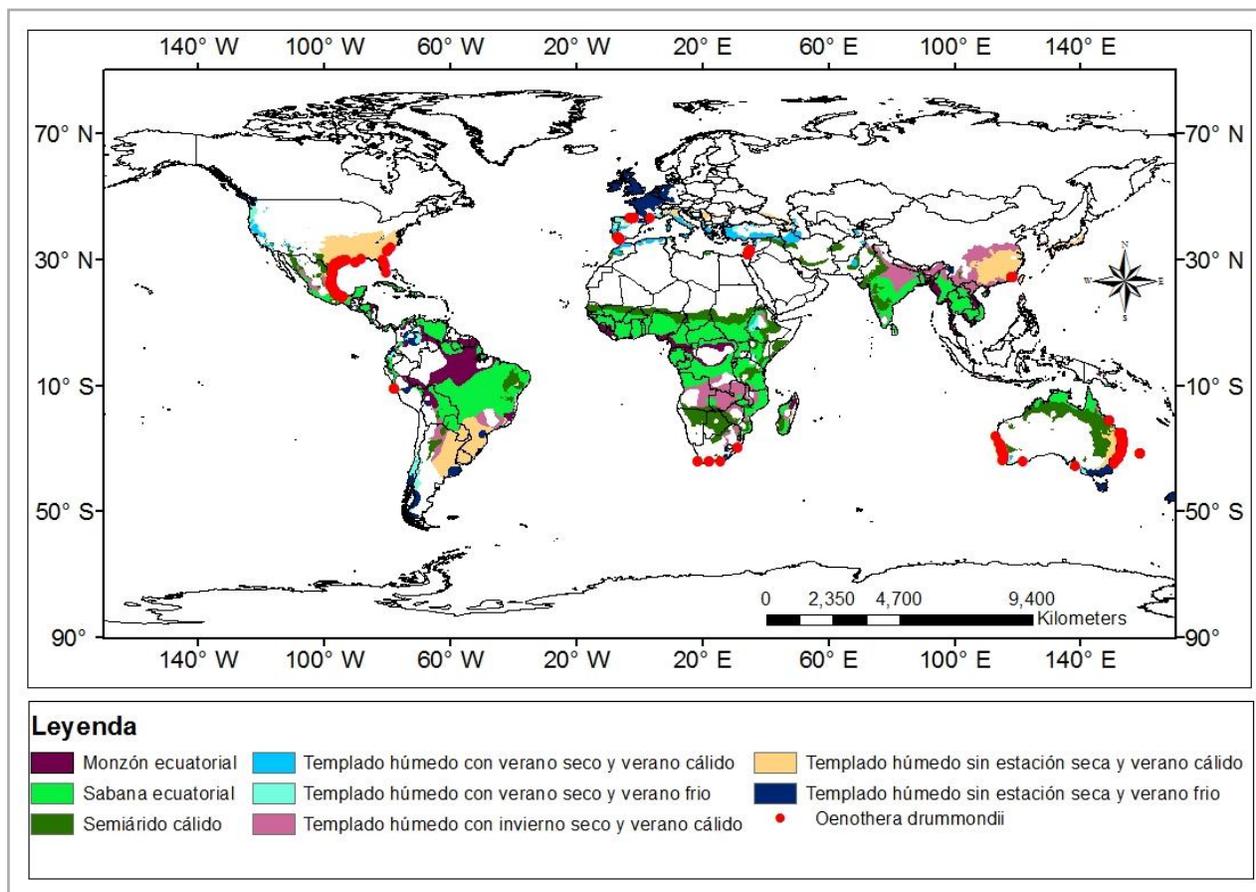


Figura 8. Mapa climático de las áreas de distribución actual de *O. drummondii*.

Cuadro 8. Características de precipitación y temperatura de la clasificación climática de Köppen-Geiger (Kottek *et al*, 2006).

Área	Clasificación	Tipo de clima	Precipitación	Temperatura
Nativa	Am	Monzón ecuatorial	$P_{ann} \geq 25 (100 - P_{min})$	$T_{min} \geq +18^{\circ}C$
Nativa	Aw	Sabana ecuatorial con invierno seco	$P_{min} < 60$ mm en invierno	$T_{min} \geq +18^{\circ}C$
Nativa	Bsh	Semiárido cálido	$P_{ann} > 5 P_{th}$	$T_{ann} \geq +18^{\circ}C$
Nativa	Cfa	Templado húmedo sin estación seca y verano cálido	Ni Cs ni Cw	$-3^{\circ}C < T_{min} < +18^{\circ}C$ $T_{max} \geq +22^{\circ}C$
No Nativo	Cfb	Templado húmedo sin estación seca y verano frío	Ni Cs ni Cw	$-3^{\circ}C < T_{min} < +18^{\circ}C$ No es (a) y por lo menos $4 T_{mon} \geq +10^{\circ}C$
No Nativo	Csa	Templado húmedo con verano seco y verano cálido	$P_{smin} < P_{wmin}$ $P_{wmax} > 3 P_{smin}$ and $P_{smin} < 40$ mm	$-3^{\circ}C < T_{min} < +18^{\circ}C$ $T_{max} \geq +22^{\circ}C$
No Nativo	Csb	Templado húmedo con verano seco y verano frío	$P_{smin} < P_{wmin}$ $P_{wmax} > 3 P_{smin}$ and $P_{smin} < 40$ mm	$-3^{\circ}C < T_{min} < +18^{\circ}C$ No es (a) y por lo menos $4 T_{mon} \geq +10^{\circ}C$
No Nativo	Cwa	Templado húmedo con invierno seco y verano cálido	$P_{wmin} < P_{smin}$ and $P_{smax} > 10 P_{wmin}$	$-3^{\circ}C < T_{min} < +18^{\circ}C$ $T_{max} \geq +22^{\circ}C$

T_{ann} = Temperatura media anual cerca de la superficie (2m) ($^{\circ}C$); T_{min} = Temperatura media mensual del mes más frío ($^{\circ}C$); T_{max} = Temperatura media mensual del mes más cálido ($^{\circ}C$); T_{mon} = Temperatura media mensual ($^{\circ}C$); P_{ann} = Precipitación anual acumulada (mm/año); P_{min} = Precipitación del mes más seco (mm/mes); P_{smin} = Valores de precipitación mensual más bajo para el verano (mm/mes); P_{smax} = Valores de precipitación mensual más alto para el verano (mm/mes); P_{wmin} = Valores de precipitación

mensual más bajo para el invierno (mm/mes); P_{wmax} = Valores de precipitación mensual más alto para el invierno (mm/mes) y P_{th} = Valores umbral de sequedad (mm).

Los diagramas de cajas y bigotes (Fig. 9) mostraron un primer acercamiento al nicho fundamental y realizado de *O. drummondii*, de tal manera que se lograron visualizar gráficamente las condiciones climáticas de temperatura y precipitación en las cuales está distribuida la especie. Para la construcción de los diagramas se clasificaron 11 regiones de acuerdo a la geografía: 1) área completa de distribución nativa de la especie (Veracruz, Tabasco, Tamaulipas y Estados Unidos); 2) Veracruz y Tabasco; 3) Tamaulipas y Estados Unidos; 4) Golfo de Cádiz; 5) Norte de España; 6) Israel; 7) Australia Oeste; 8) Australia Este; 9) África; 10) Asia y 11) Nueva Zelanda.

Las características de temperatura y precipitación correspondientes a la zona nativa de la especie son las siguientes:

Cuadro 9. Características bioclimáticas en la zona nativa de *O. drummondii*.

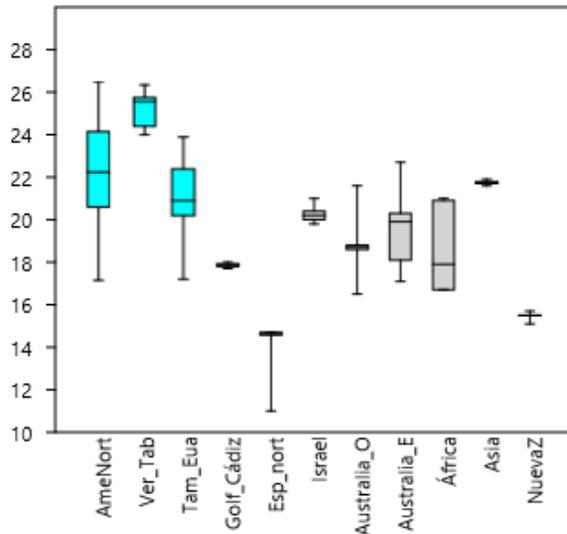
Variable bioclimática	
Bio1. Temperatura media anual	17-22°C
Bio3. Isotermalidad	29-60 (BIO2/BIO7) (* 100)
Bio4. Estacionalidad de temperatura	1863- 6793 (desviación estándar * 100)
Bio5. Temperatura máxima del mes más caliente	31-34°C
Bio8. Temperatura media del trimestre más húmedo	22-28°C
Bio9. Temperatura media del trimestre más seco	13-26 °C
Bio10. Temperatura media del trimestre más caliente	26-19°C
Bio11. Temperatura media del trimestre más frío	de 8-23 °C
Bio12. Precipitación total anual	671-3299 mm
Bio13. Precipitación del mes más húmedo	138-565 mm
Bio14. Precipitación del mes más seco	12-87 mm
Bio15. Estacionalidad de la precipitación	20-101
Bio16. Precipitación del trimestre más húmedo	261-1507 mm
Bio17. Precipitación del trimestre más seco	43-320 mm
Bio18. Precipitación del trimestre más caliente	157-919 mm

Sin embargo, las regiones que componen el área nativa presentan parámetros diferentes. Veracruz y Tabasco presentan temperaturas más elevadas, isothermalidad más alta, rango de temperatura anual menor y estacionalidad de la temperatura más baja, por lo tanto, las temperaturas son más constantes en comparación con Tamaulipas y Estados Unidos en donde la temperatura es más extrema. Además, Veracruz y Tabasco presenta precipitaciones más altas, no obstante, la precipitación de los meses más secos en Tamaulipas y Estados Unidos son más elevadas.

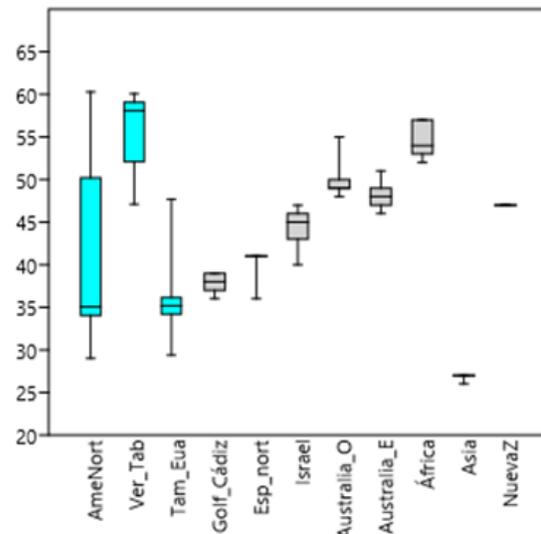
En cuanto a las zonas no nativas, los valores de las variables de temperatura varían. Israel se encuentra dentro del intervalo de temperatura nativa; el Golfo de Cádiz y África se encuentran dentro del intervalo de la zona nativa, exceptuando las variables de temperatura media del trimestre más húmedo y temperatura media del trimestre más caliente, las cuales presentan valores menores. Como es de esperarse en el este y oeste de Australia y Nueva Zelanda las temperaturas son más bajas, sin embargo las temperaturas mínimas de los meses más fríos se encuentran dentro del intervalo de la zona nativa y en el Norte de España las temperaturas son menores incluso en los meses más fríos.

Además, los datos relacionados con las variables de estacionalidad de temperatura y temperatura media del trimestre más húmedo indican que el área nativa de la especie es completamente distinta a las áreas no nativas en cuanto a estas dos variables bioclimáticas. En general la zona nativa presenta los valores de temperatura más altos, sobre todo en aquellas variables de temperatura media del trimestre más húmedo y temperatura media del trimestre más caliente, además, los rangos de temperatura mínima de los meses más fríos en las zonas no nativas no rebasan las temperaturas mínimas de la zona nativa.

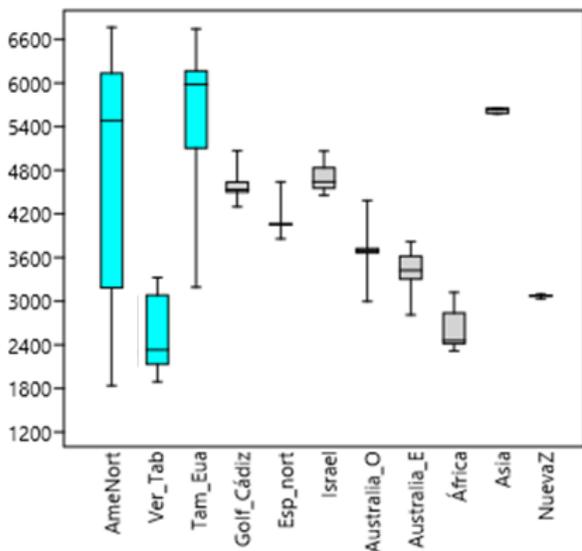
Para las variables de precipitación, los valores más altos se encuentran nuevamente en la zona nativa de la especie. De manera general las regiones del Norte de España, Este de Australia, Asia, Nueva Zelanda y África entran dentro del intervalo de precipitación de la zona nativa, mientras que en el Oeste de Australia la precipitación es menor y en el Golfo de Cádiz e Israel es donde menos precipitación se presenta.



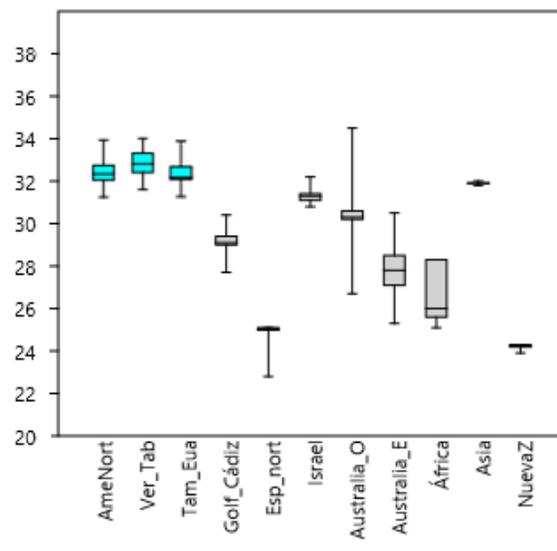
Bio1 Temperatura media anual °C



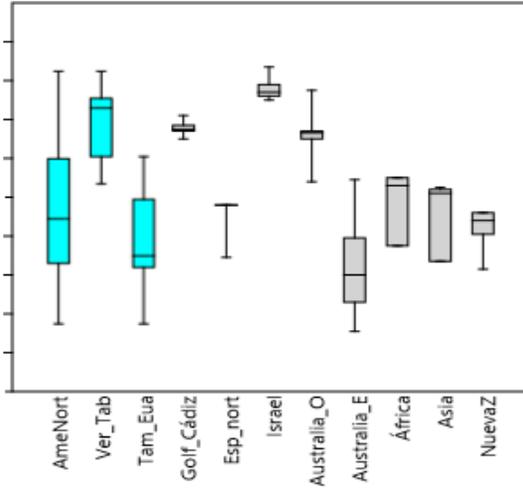
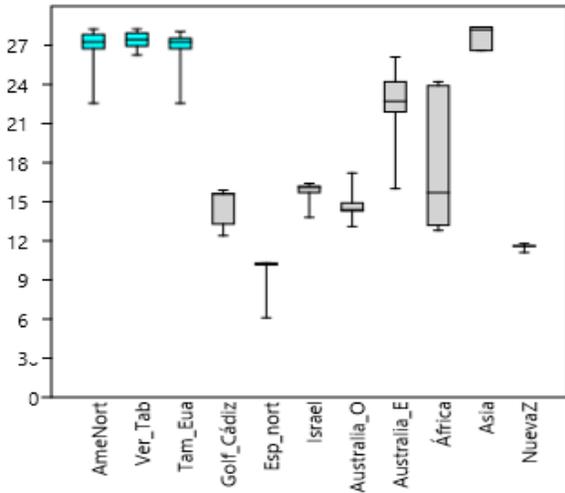
Bio3 Isotermalidad (Bio 1/Bio7)*100



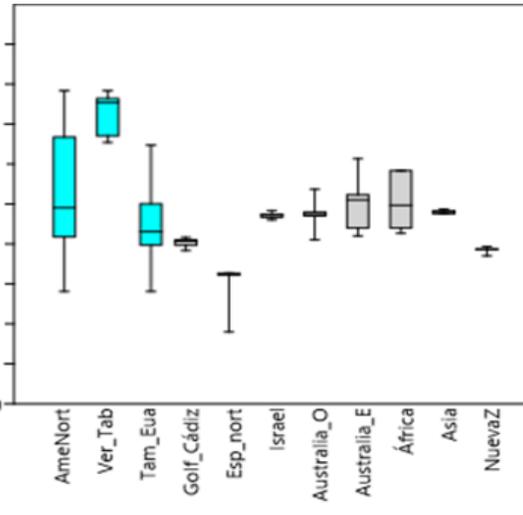
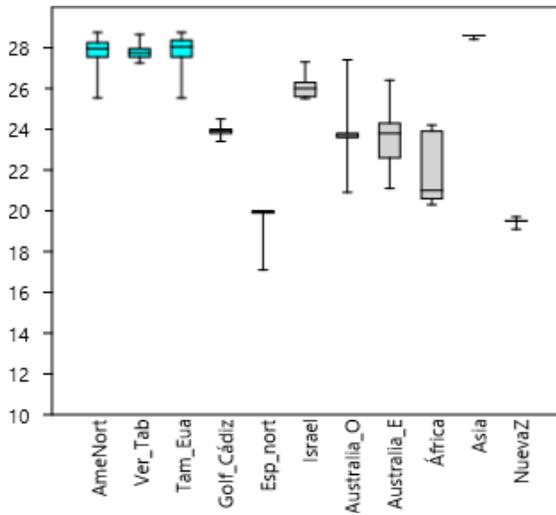
Bio4 Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)



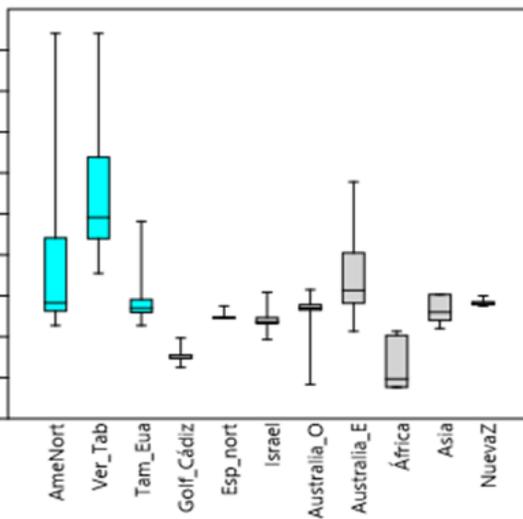
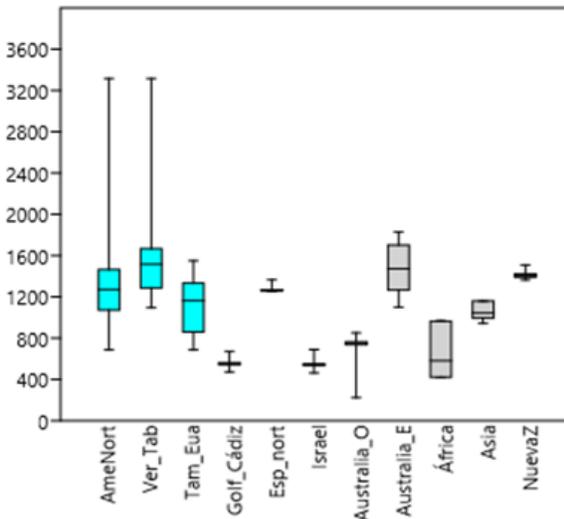
Bio5 Temp. máxima del mes más caliente °C



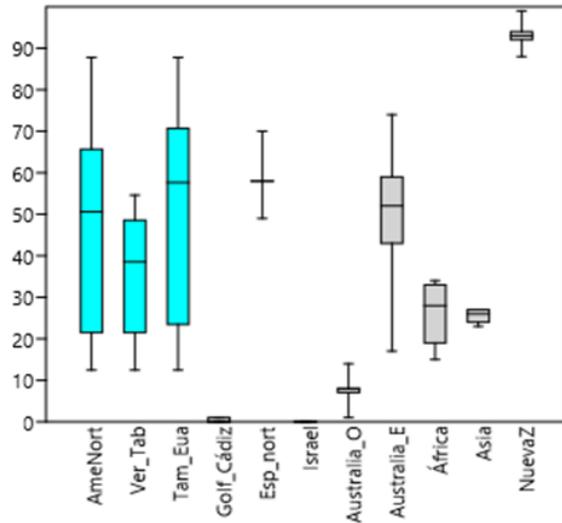
Bio8 Temp. media del trimestre más húmedo °C Bio9 Temp. media del trimestre más seco °C



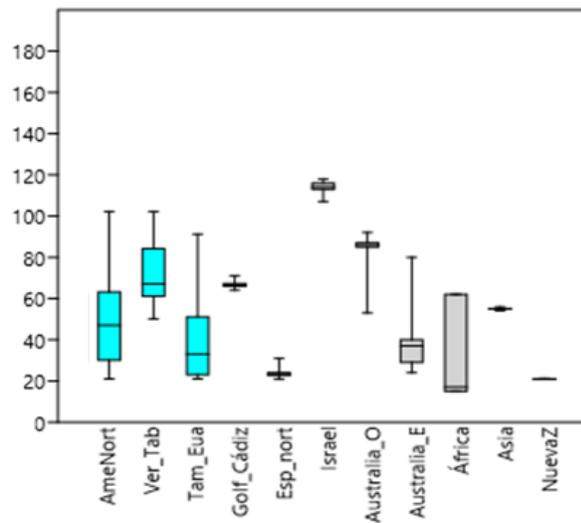
Bio10 Temp. media del trimestre más caliente °C Bio11 Temp. media del trimestre más frío °C



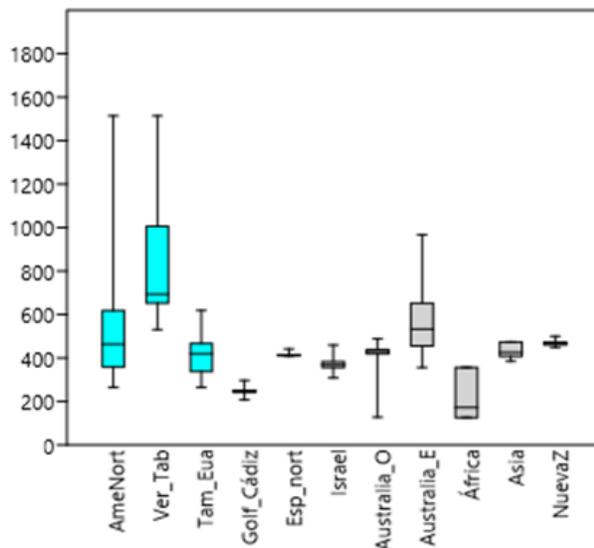
Bio12 Precipitación total anual (mm) Bio13 Precipitación del mes más húmedo (mm)



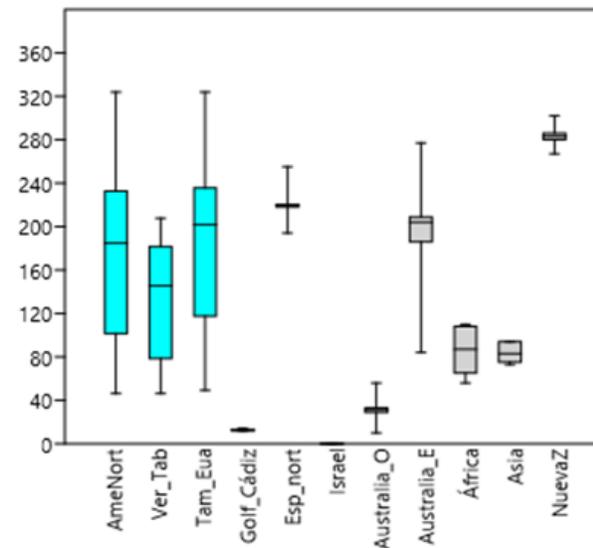
Bio14 Precipitación del mes más seco (mm)



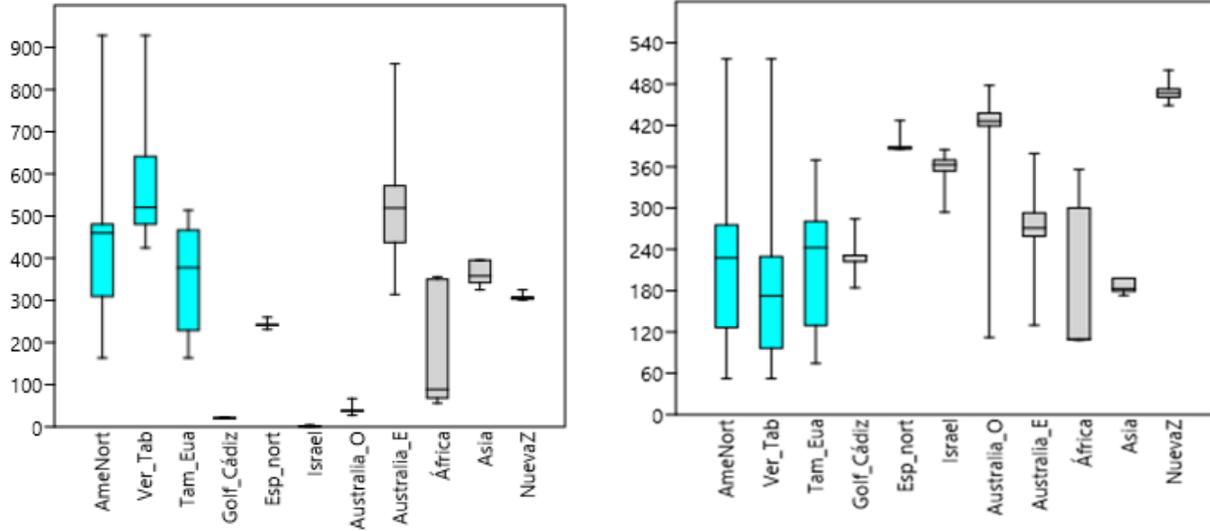
Bio15 Estacionalidad de la precipitación
(Coeficiente de variación)



Bio16 Precipitación del trimestre más húmedo (mm)



Bio17 Precipitación del trimestre más seco (mm)



Bio18 Precipitación del trimestre más caliente (mm) Bio19 Precipitación del trimestre más frío (mm)

■ Zona nativa ■ Zona no nativa

Figura 9. Diagramas de cajas y bigotes correspondientes a las variables de temperatura y precipitación seleccionadas para la construcción de los modelos.

6.4 Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii*.

Los modelos generados con Maxent proyectaron aproximadamente 716,704 km² como área de distribución potencial de *O. drummondii* distribuidas en las costas del mundo (Fig. 10). Dentro del continente americano se proyectaron como áreas climáticamente idóneas, las regiones de la zona nativa, así como la zona oeste de Estados Unidos en el estado de California y dentro de México en las costas del oeste de Jalisco y suroeste de Nayarit (Fig. 11). En Centroamérica (Fig. 12), las áreas de distribución potencial proyectadas se encuentra en las costas del Salvador; costas del noreste y sur de Honduras; suroeste y noroeste de Nicaragua; suroeste de Costa Rica; costas del suroeste de Panamá y en la provincia de Colón. En Sudamérica las áreas de proyección corresponden a una pequeña fracción de Venezuela en los estados de Vargas y Aragua; costas de la provincia de Esmeralda en Ecuador y el departamento de Nariño en Colombia; suroeste de Perú en las costas de la Libertad y Áncash; noreste de Surinam; costas del norte y sureste de Brasil; Rocha en Uruguay; noreste de Buenos Aires y costas del sur de Chile (Fig. 13).

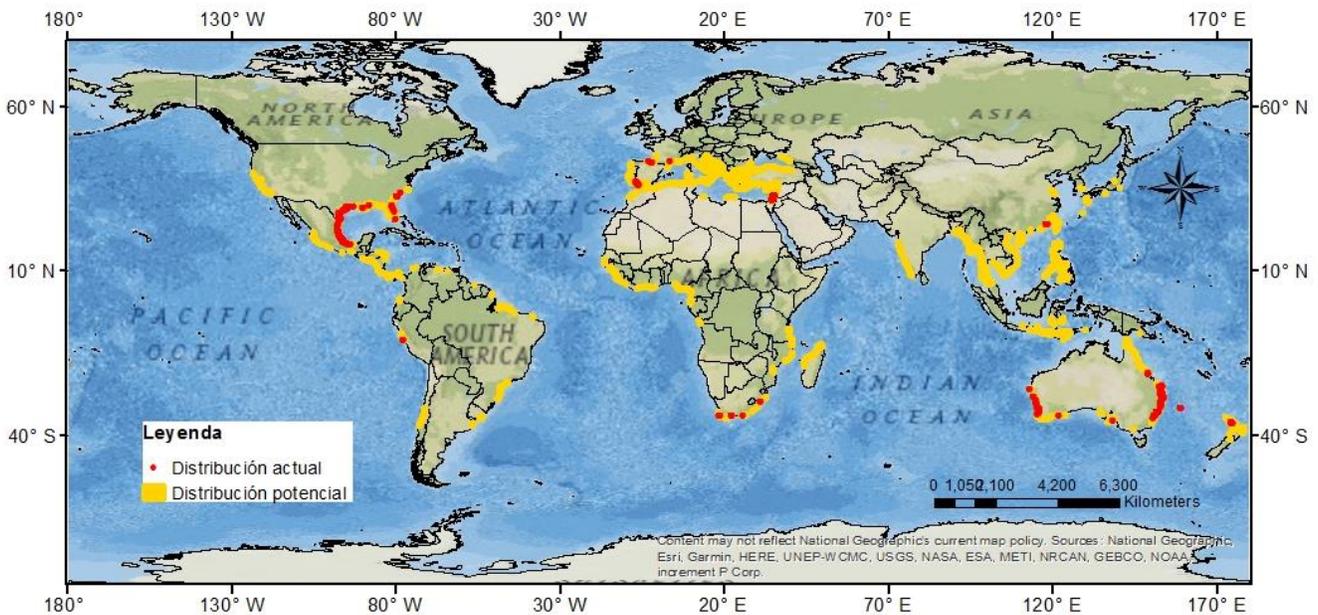
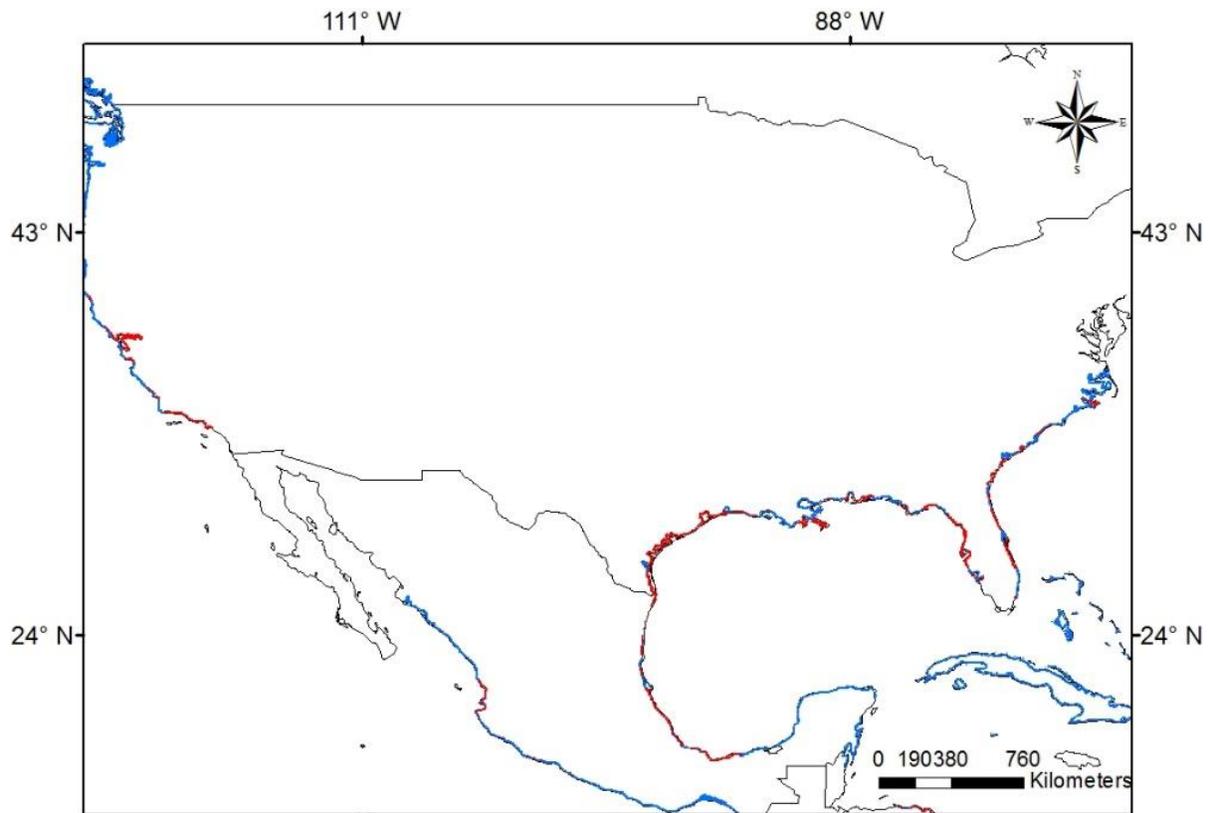
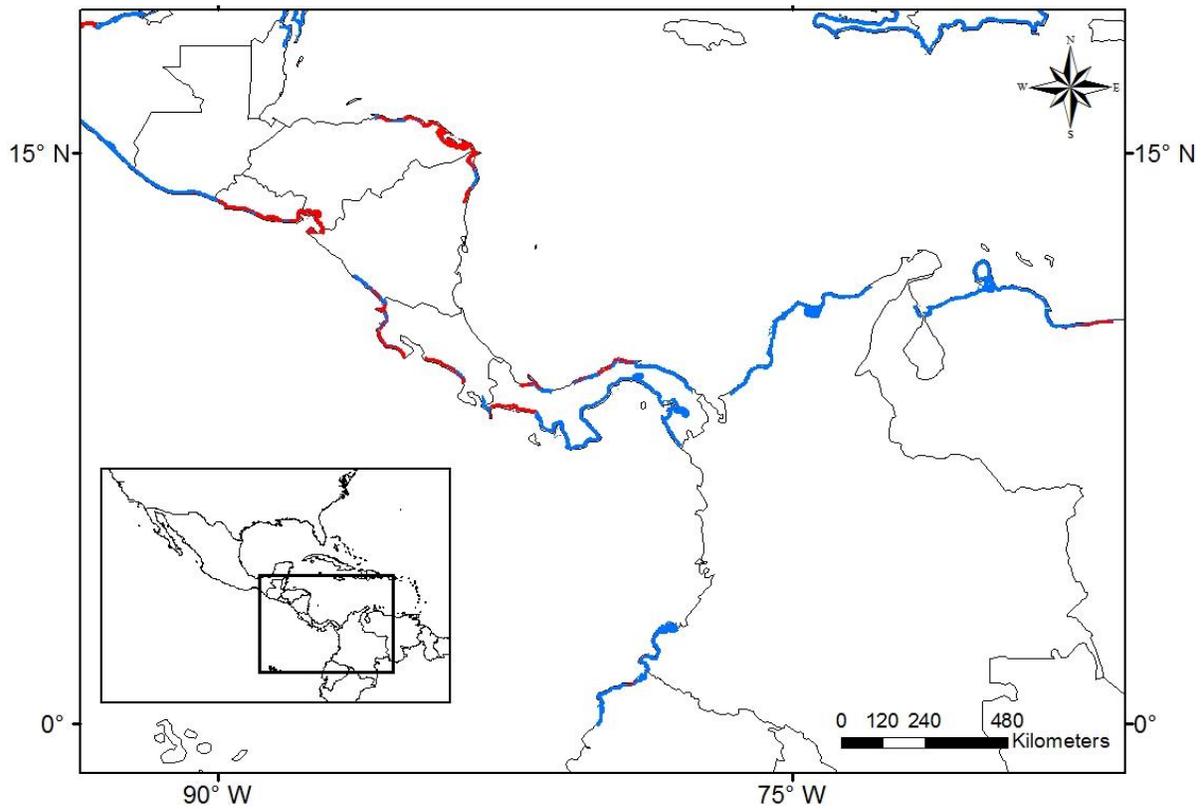


Figura 10. Distribución actual y potencial de *O. drummondii*



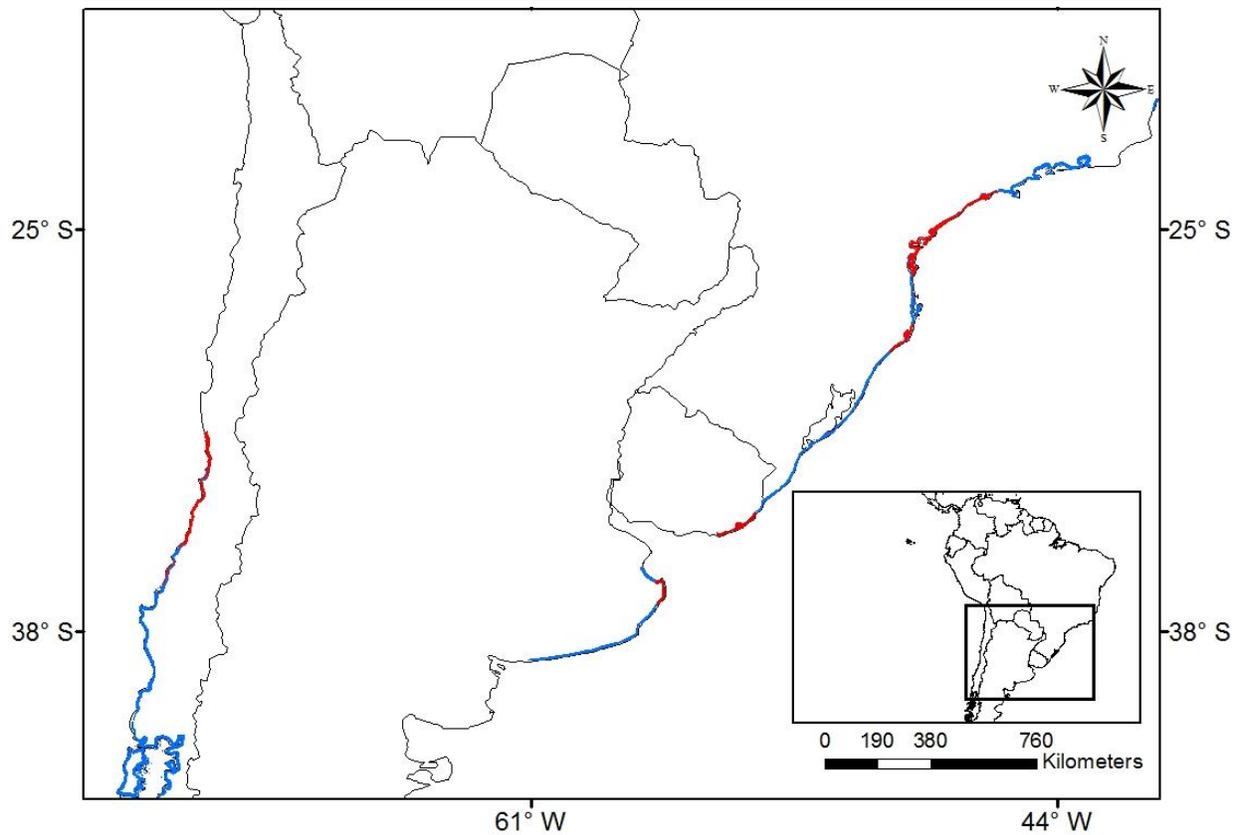
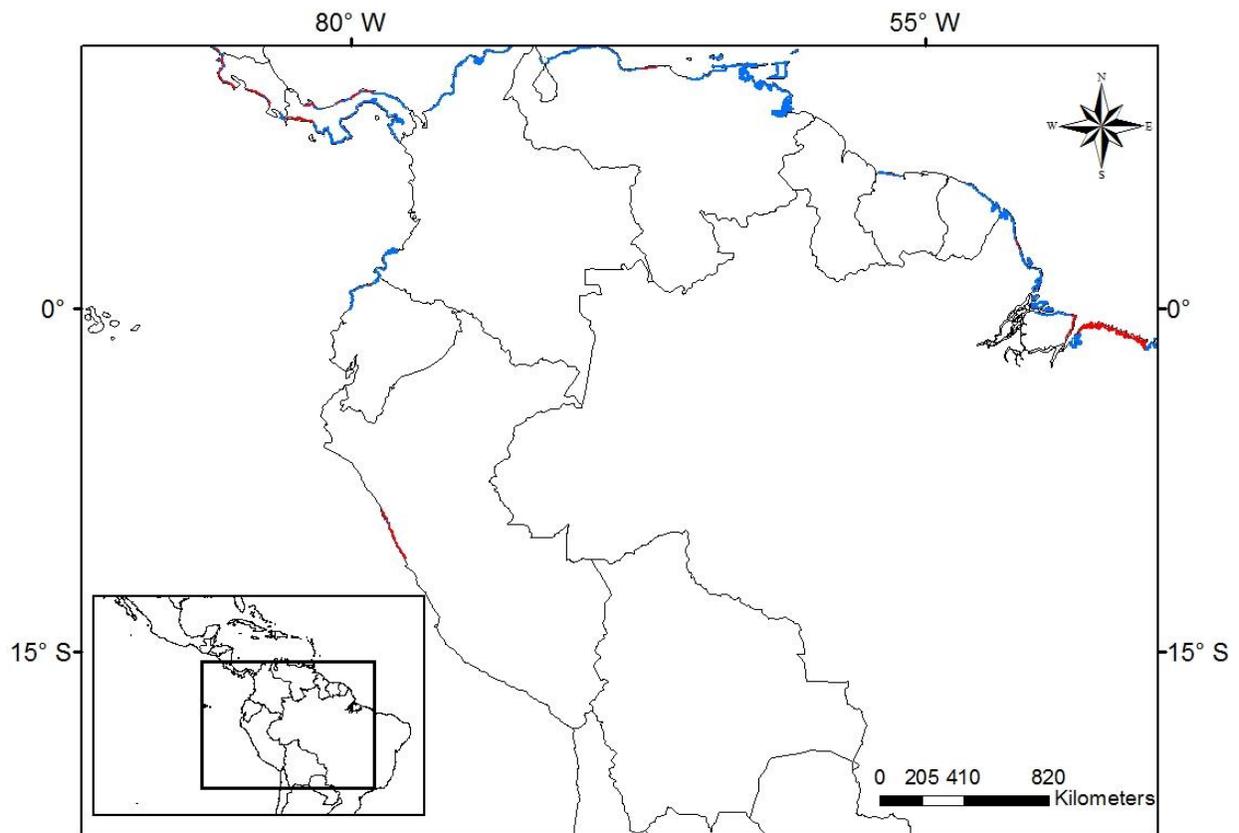
■ Área de distribución potencial ■ Área sin potencial de distribución

Figura 11. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en Norteamérica



■ Área de distribución potencial ■ Área sin potencial de distribución

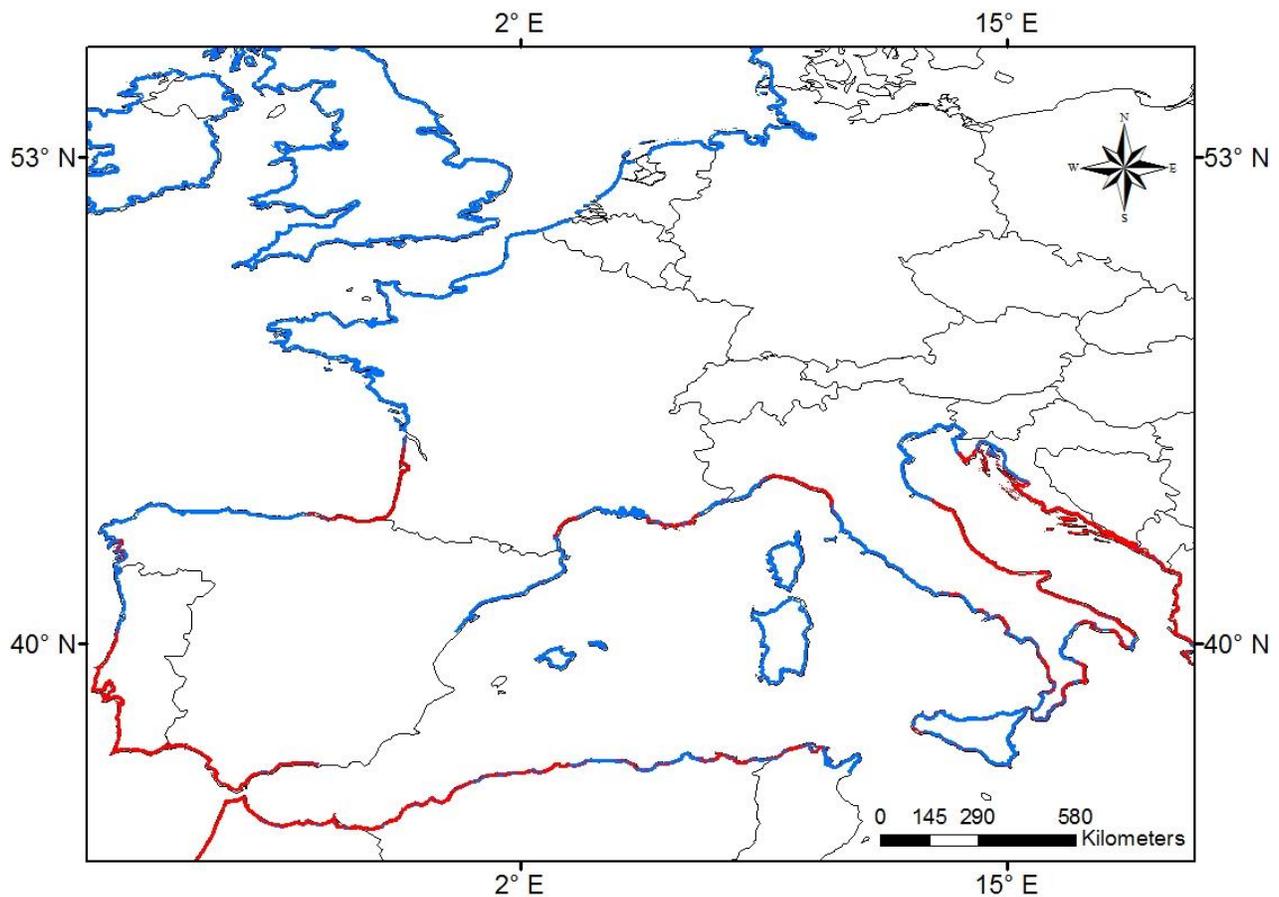
Figura 12. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en Centroamérica.

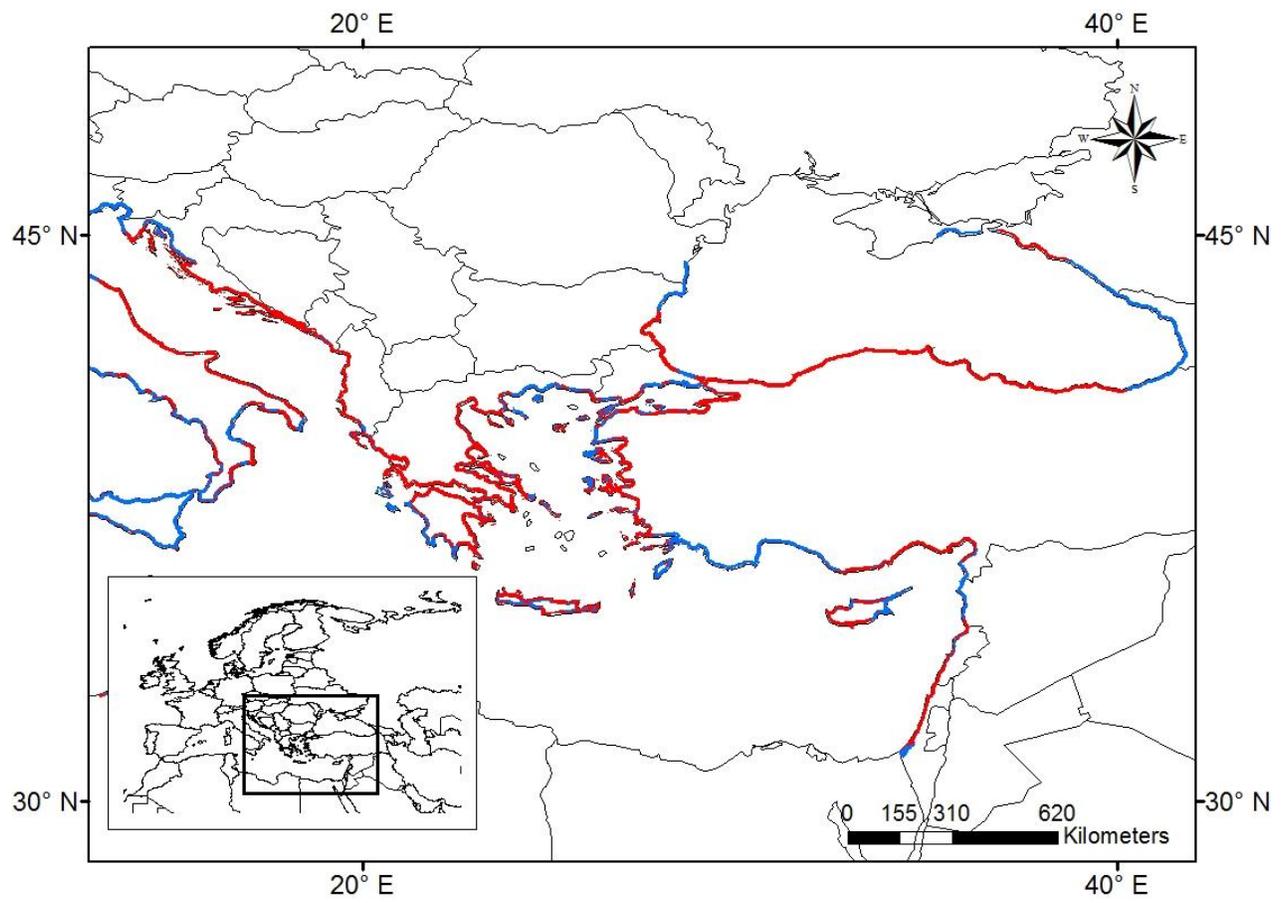


■ Área de distribución potencial
 ■ Área sin potencial de distribución

Figura 13. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en Sudamérica.

En Europa las áreas proyectadas como zonas climáticamente adecuadas para la especie abarcan las costas del Golfo de Cádiz, San Sebastián y en el sur de la región de Andalucía; las costas del suroeste de Galicia; sur y oeste de Portugal. Dentro de Francia se encuentran áreas distribución potencial en el Golfo de León, la Provenza-Alpes-Costa Azul y en Aquitania; en Italia se puede encontrar en las costas del Mar Adriático, en la provincia de Liguria, costas de la región de Calabria, dentro de la isla Sicilia y algunas regiones del suroeste del país; en las costas de Croacia; Montenegro; Albania; Grecia; las costas de Turquía y Bulgaria (Fig. 14).

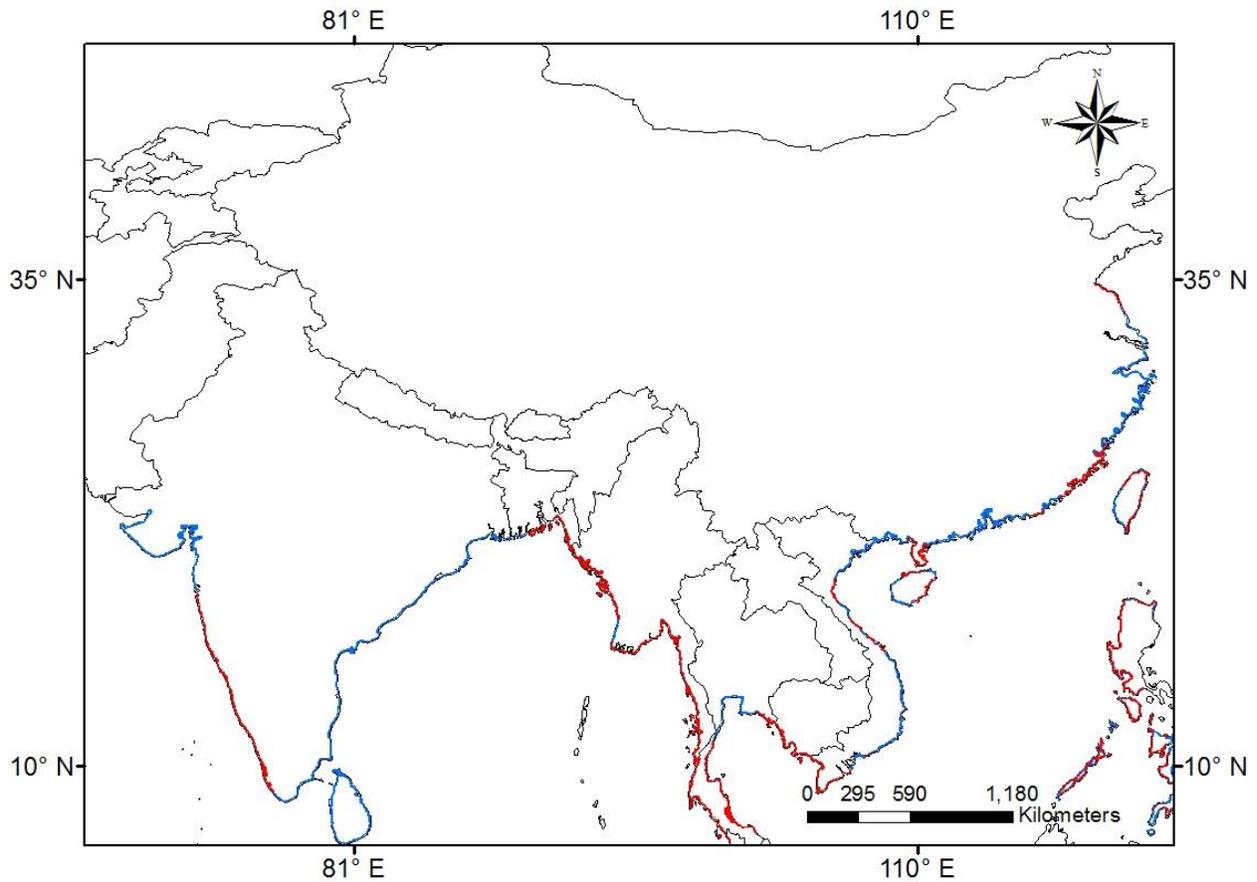




■ Área de distribución potencial
 ■ Área sin potencial de distribución

Figura 14. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en Europa.

Para Asia se predijeron las áreas de distribución potencial en las costas de Israel; el oeste de la India; oeste de Birmania; Bangladés; Tailandia; Camboya; suroeste y noreste de Vietnam; China en las Islas de Hainian, provincia de Canton, Fujian, noreste de Lianyungang y Taiwan; costas de las Islas Filipinas, sur de Japón; Indonesia en las islas Célebes, Bali, Sumba, Flores y la Isla de Timor (Fig. 15).



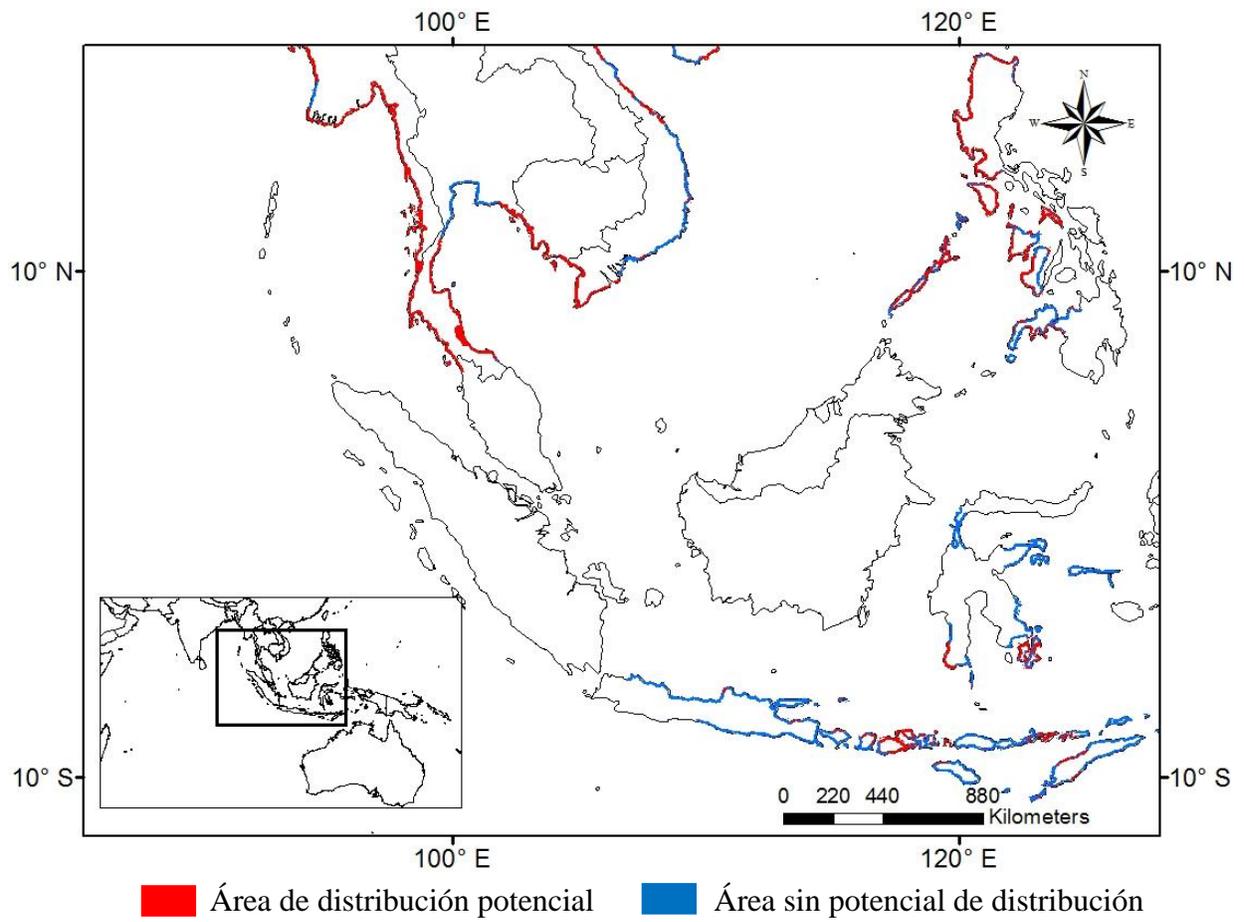
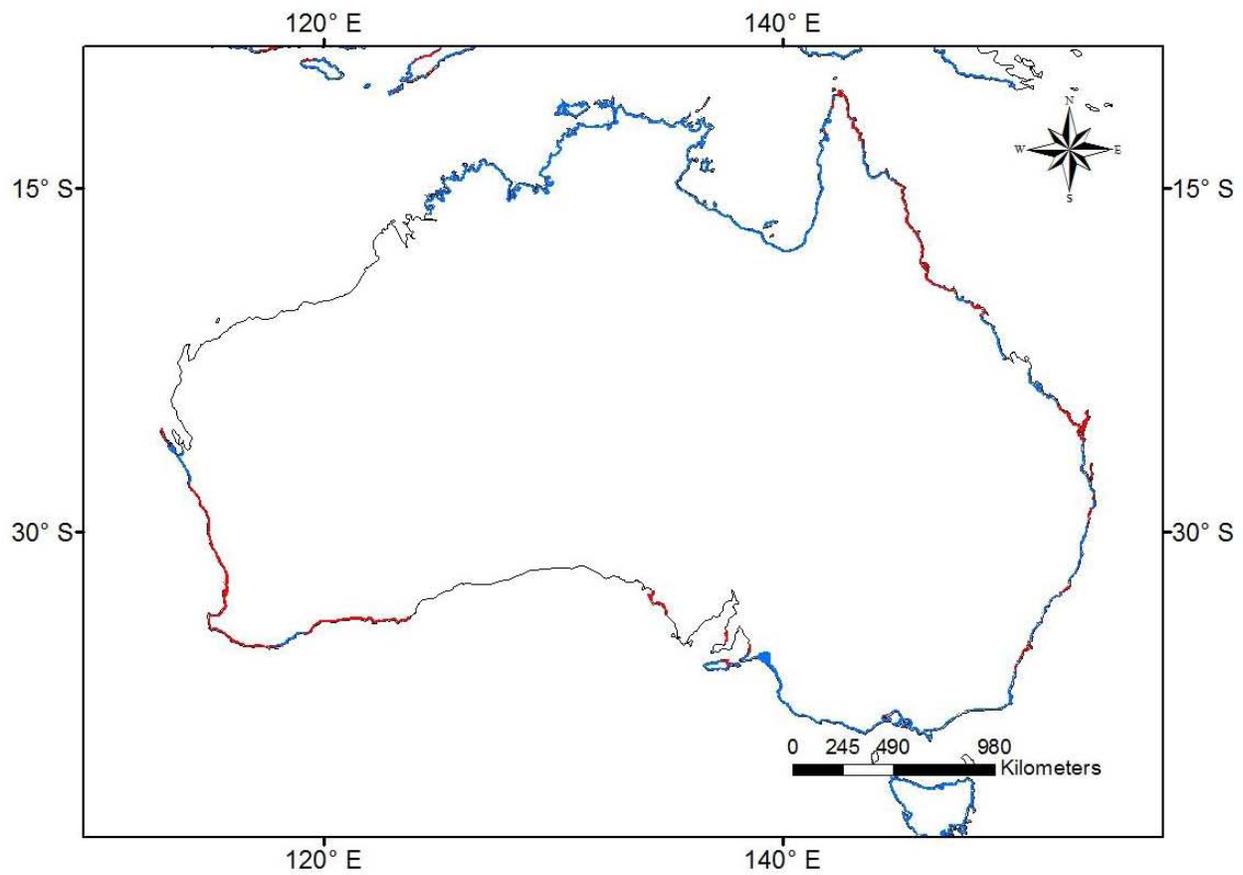
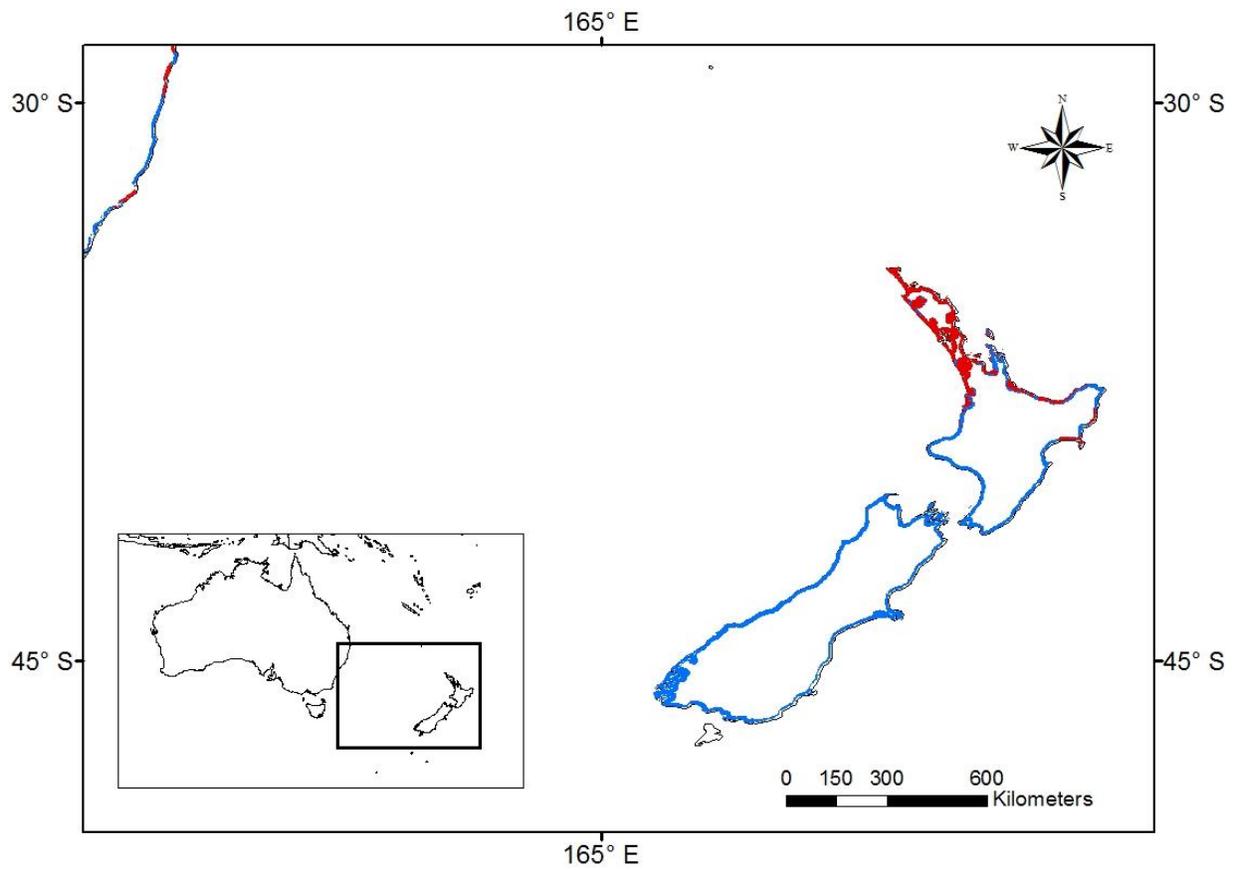


Figura 15. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en Asia.

En Oceanía se encuentran áreas de distribución potencial en Australia en el estado de Queensland, Nueva Gales del Sur, Australia Meridional, Australia Occidental y en la Isla norte de Nueva Zelanda (Fig. 16).

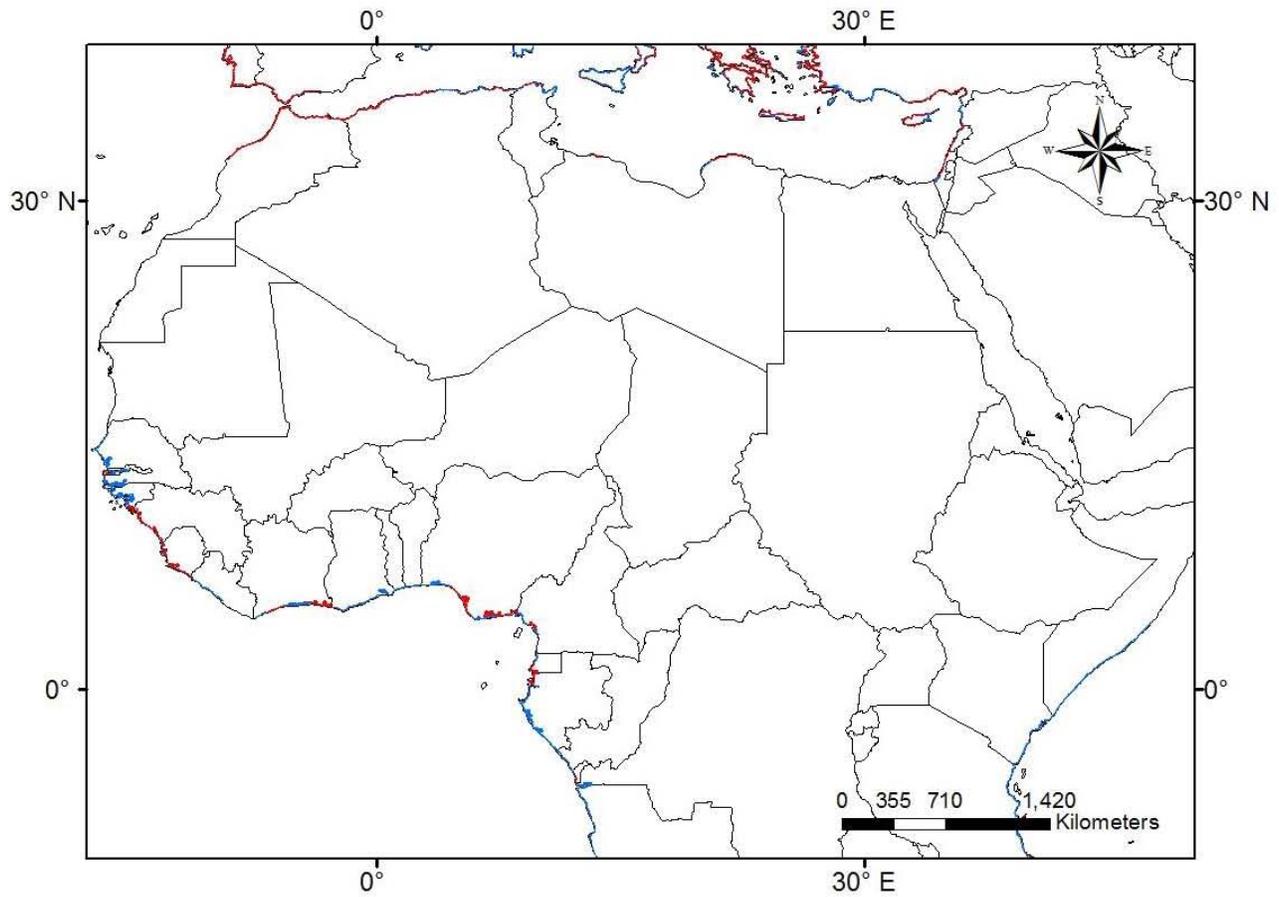


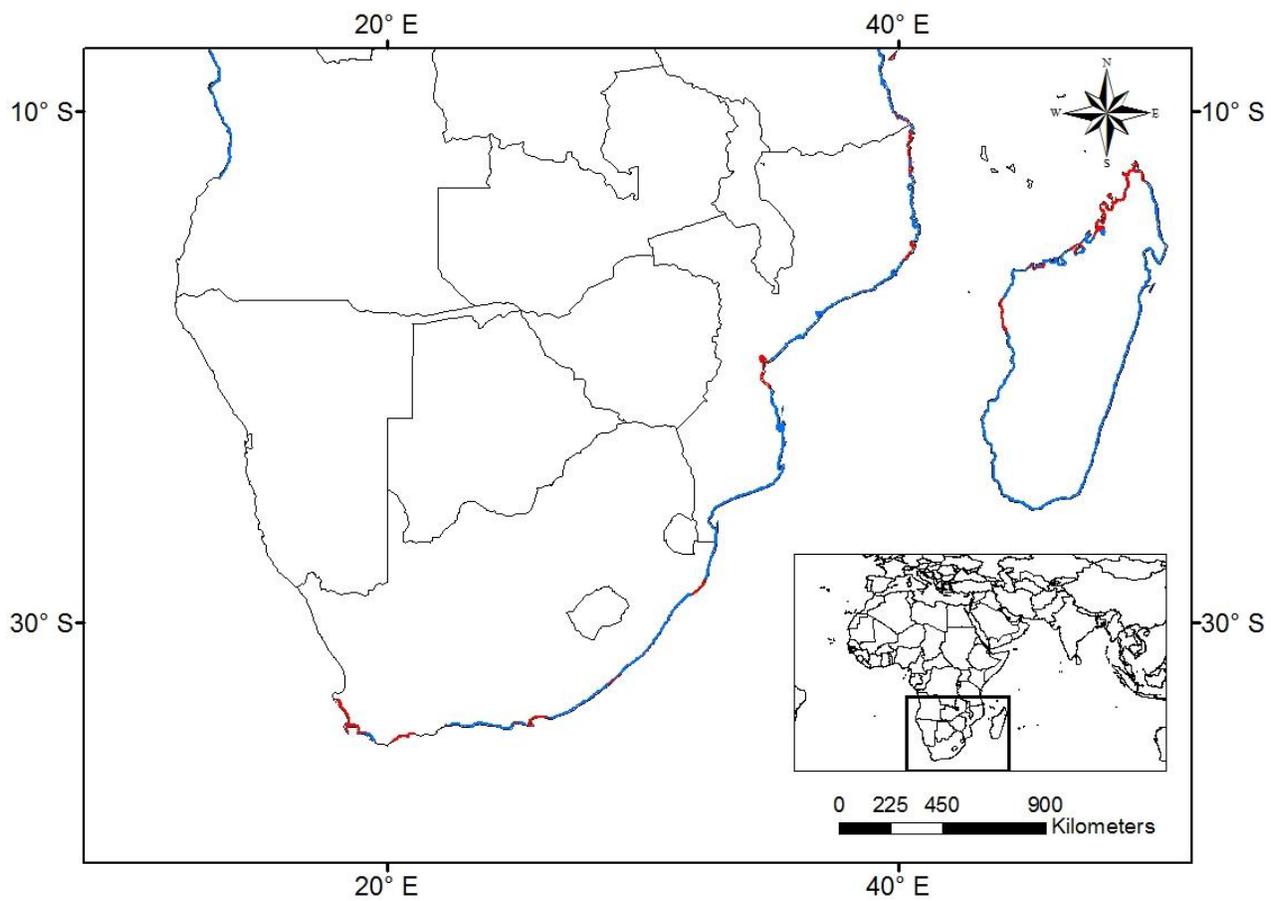


■ Área de distribución potencial ■ Área sin potencial de distribución

Figura 16. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en Oceanía.

Por último, en África las áreas predichas se encuentran en las costas de Marruecos; Argelia; Túnez; Libia; Guinea; Sierra Leona; Ghana; Nigeria; Camerún; Guinea Ecuatorial; Sudáfrica; Mozambique y Madagascar (Fig.17).





■ Área de distribución potencial
 ■ Área sin potencial de distribución

Figura 17. Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii* en África.

Con base en el número de píxeles que fueron proyectados durante el modelado se identificó la superficie con distribución potencial correspondiente a cada una de las zonas climáticas y el porcentaje de la superficie total predicha (Cuadro 9).

Cuadro 10. Superficie predicha por Maxent como áreas de distribución potencial y porcentaje (%) de superficie predicha total en cada una de las regiones climáticas de Köppen.

Zona climática	Superficie con distribución potencial (~km²)	% de superficie predicha
Am	244,593	74.59
Csa	183,130	62.01
Cfa	119,007	33.47
Aw	65,975	8.63
Csb	41,658	40.57
Cfb	39,275	5.85
Cwa	13,272	23.79
Bsh	9,794	10.23

6.5 Evaluación de los modelos

La evaluación de los modelos por medio de la curva ROC y ROC parcial (Cuadro 11) mostraron que la mayoría de los modelos fueron significativamente mejores que el azar. De modo que los climas de tipo sabana ecuatorial con invierno seco (Aw), templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa) y templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb) obtuvieron valores de AUC cercanos a uno en la curva ROC, valores cercanos a dos para la curva ROC parcial y una significancia menor a 0.001, lo cual sugiere la idoneidad de los modelos. En los climas monzón ecuatorial (Am) y semiárido cálido (Bsh) únicamente se obtuvieron los valores AUC de la curva ROC. Sin embargo, sus valores cercanos a uno también indican un buen desempeño del modelo. Por el contrario, el clima templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Csa) presentó los valores más bajos para los dos métodos de validación y la significancia más baja ($p > 0.05$), lo cual indica que no es diferente a un modelo aleatorio. Los modelos de tipo templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa) y templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) no presentaron puntos de prueba por lo cual no pudieron ser evaluados por ninguno de los dos tipos de validación utilizados.

Cuadro 11. Valores de AUC para la curva ROC, promedio de los valores de proporción (ratio) para la curva ROC parcial y sus valores de significancia (p-valor) en cada uno de los modelos.

	Clima	ROC	ROC parcial	p-valor
Aw	Sabana ecuatorial con invierno seco	0.933	1.836	< 0.001
Cfa	Templado húmedo sin estación seca y verano cálido	0.939	1.717	< 0.001
Cfb	Templado húmedo sin estación seca y verano frío	0.998	1.994	< 0.001
Csa	Templado húmedo con verano seco y verano cálido	0.819	0.989	> 0.05
Am	Monzón ecuatorial	0.967	NA	NA
Bsh	Semiárido cálido	0.923	NA	NA
Cwa	Templado húmedo con invierno seco y verano cálido	NA	NA	NA
Csb	Templado húmedo con verano seco y verano frío	NA	NA	NA

7. DISCUSIÓN

7.1 Distribución actual de *Oenothera drummondii*

Los resultados mostraron que la especie costera *O. drummondii* se encuentra ampliamente distribuida en las costas de Australia, América del Norte, Israel, España, Nueva Zelanda, Sudáfrica, Perú y Francia. Sin embargo, la mayoría de los registros de presencia encontrados en la base de datos se concentraron en Australia, América del Norte e Israel, esto no precisamente significa que en estas regiones se encuentre un mayor número de individuos de la especie, pues la disponibilidad de registros en cada región es el resultado de factores biológicos como la movilidad de las especies y de factores humanos relacionados con la exploración y detección de las mismas (Peterson *et al.*, 2011). Además, los registros de la base de datos utilizados en este trabajo fueron obtenidos de bases de datos públicas por lo cual otros registros podrían encontrarse en bases de datos que no han sido publicadas o que no son accesibles. Asimismo, no todas las instituciones comparten los registros de presencia de las especies en la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF), de manera que se puede explicar que existan vacíos de información en los análisis.

Por otra parte, el análisis de la temporalidad de los datos se vio afectado por la disponibilidad de información pues no todos los registros tenían el año de colecta, por ejemplo, en Sudáfrica el 62.5% de los registros no contenían información sobre la fecha de colecta, en España 46%, Norteamérica 16 %, Israel 14 % y en Australia el 3% de los datos carecían de esta información, no obstante el resto de las regiones contenían la totalidad de las fechas de colecta en cada uno de los registros (Perú, China y Nueva Zelanda).

7.2 Variables de mayor importancia para la construcción del modelo.

Las variables bioclimáticas relevantes para la construcción de los modelos fueron seleccionadas de forma diferente en cada una de las regiones climáticas (sección 6.2) ya sea por medio de la ecología de la especie o bien, a través de los análisis generados por Maxent. Sin embargo, los análisis de Jackknife, el porcentaje de contribución e importancia de permutación resultantes del proceso de modelado pudieron verificar la importancia de la mayoría de las variables no sólo ecológicamente sino para la construcción de los modelos a través del algoritmo. Es decir, las variables bioclimáticas identificadas por Maxent como aquellas de mayor importancia para los modelos correspondientes a los climas templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb); templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb) y templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa) lograron coincidir en 70% con aquellas elegidas a partir del análisis de su nicho climático, lo cual sugiere una buena selección de las mismas.

Estos resultados favorecen a los modelos pues se tiene documentado que la selección de las variables a través de la ecología de la especie permite aumentar la precisión en las predicciones de las áreas de distribución potencial (Ward 2007; Guisan and Thuiller, 2005). Sin embargo, las variables pueden estar correlacionadas entre sí, aumentando la información, incrementando la complejidad y haciendo un sobreajuste en los modelos. Esto puede dificultar la aplicación de los métodos estadísticos en algunos algoritmos de modelado (Guisan and Zimmermann 2000), complicando el desarrollo y la caracterización de los modelos en términos ecológicos (Peterson et al, 2011). Por lo tanto, se recomienda hacer análisis de correlación en las variables para identificar aquellas que estén menos correlacionadas y evitar dificultades en el proceso del modelado (Baselga & Araújo 2009).

7.3 Perfil climático de *Oenothera drummondii*.

El perfil climático de la especie mostró que dentro de la zona nativa se encuentran valores de temperatura y precipitación más altos en comparación con las zonas no nativas, resultando las temperaturas bajas (menores a 10°C) y la ausencia de humedad las limitantes climáticas más relevantes para la especie. Se puede observar que las características climáticas en las zonas de invasión no siempre coinciden con las de la zona nativa, lo cual sugiere que el nicho realizado de la especie en la zona nativa sólo representa una fracción de su nicho fundamental. Asimismo, se ha estudiado la aclimatación de la especie en las regiones con clima Mediterráneo, en 2014 Zunzunegui et al. realizaron un estudio en campo para comparar las características ecofisiológicas de *O. drummondii* y una especie nativa de España (*Otanthus broteri*). Los resultados demuestran que la población invasora cuenta con una mayor asimilación de carbono y un mejor desempeño hídrico que las nativas, esto probablemente se deba a que dicha población usa más eficientemente el recurso hídrico debido al desarrollo de raíces más grandes. Estos resultados señalan que *O. drummondii* se encuentra muy bien aclimatada al clima de tipo Mediterráneo y explica el éxito de invasión en estos ambientes, en donde las temperaturas bajas (menores a 10°C) son el único factor limitante de la especie (Zunzunegui et al. 2014).

7.4 Áreas de distribución potencial de *Oenothera drummondii*.

Los modelos de nicho ecológico y distribución geográfica identificaron 716,704 km² como áreas de distribución potencial de *O. drummondii*. Dentro de los cuales destacan por su superficie el clima monzón ecuatorial (Am); templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa) y templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa) con 244,593 km²; 183,130 km² y 119,007 km² respectivamente. Sin embargo, existen regiones climáticas con un alto porcentaje de superficie total predicha (Cuadro 9), por ejemplo, un 74.59 % de la superficie total del clima monzón ecuatorial (Am) tiene las condiciones climáticas óptimas para el establecimiento de la especie, el 62% de la superficie correspondiente al clima templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa) y el 40.57 % del clima templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb). Lo cual sugiere que son las regiones más propensas a la invasión de *O. drummondii* debido a las condiciones climáticas de temperatura y precipitación que presentan.

Por lo tanto, partiendo de la premisa de que los nichos fundamentales se conservan (conservadurismo de nicho), estas áreas predichas representan regiones en donde la especie puede crecer y sobrevivir debido a sus características climáticas (Peterson, 2003; Peterson & Vieglais, 2001; Wiens & Graham, 2005; Petitpierre *et al.*, 2012). No obstante, se tiene documentado que los nichos pueden cambiar en algunas especies (Petitpierre *et al.*, 2012) aunque no muy frecuente o fácilmente, puesto que tienden a conservarse al menos cientos de miles de años (10⁵ a 10⁶ años) (Peterson *et al.* 1999). Además, los cambios de nicho en plantas terrestres invasoras son muy poco frecuentes, lo cual sugiere el uso apropiado de los modelos de nicho ecológico para la anticipación del curso de invasiones biológicas (Petitpierre *et al.*, 2012; Peterson *et al.* 1999). Sin embargo, es importante mencionar que

estas áreas predichas representan únicamente condiciones climáticas de temperatura y precipitación favorables para la especie, es decir no toman en cuenta las barreras físicas, biológicas, de establecimiento y propagación que componen el proceso de invasión biológica (Blackburn et al., 2011).

Con base en el mapa de distribución actual y potencial de *O. drummondii* (Fig. 10) se recomienda prestar principal atención en aquellas áreas cercanas a poblaciones ya establecidas de la especie. Sobre todo debido a sus diversas vías de dispersión que facilitan el rápido esparcimiento de sus semillas (Gallego-Fernández *et al.*, en preparación). Específicamente, en las costas de Europa meridional, las cuales se encuentran predichas por los modelos casi en su totalidad, además de estar ubicadas en zonas próximas a poblaciones de *O. drummondii* encontradas en España, Francia e Israel. Al igual que las costas de Sudáfrica, China y Australia Este y Oeste. Por el contrario, se pueden identificar áreas en donde la llegada de la especie de manera natural resulta menos probable, debido a que se encuentran muy alejadas de las zonas de distribución actual, o bien se encuentran aisladas. Por ejemplo, aquellas regiones de Sudamérica, África Occidental, Madagascar, Birmania, India, entre otros. No obstante, es posible que la especie llegue a estos sitios debido a la introducción voluntaria o involuntaria por el ser humano. Así mismo, sus semillas pueden ser dispersadas por medio de corrientes marinas y un porcentaje de ellas mantener la capacidad de germinar después de haber estado en contacto con el mar (Gallego-Fernández *et al.*, en preparación).

A pesar de que no se sabe con certeza los efectos que puede representar la especie en otros lugares, es importante generar estrategias de prevención y manejo de *O. drummondii* en otros sitios. En este sentido, actualmente no existen métodos de control

aceptados para la especie (García-de-Lomas *et al.*, 2016). Sin embargo, se puede implementar el arranque manual en áreas donde la invasión comienza a manifestarse, o bien en aquellos sitios con un bajo grado de invasión (García-de-Lomas, 2015). En las costas de España, dentro de uno de sus parques nacionales la especie fue erradicada exitosamente mediante el arranque manual (Junta de Andalucía, 2004-2006). No obstante, este método no ha sido exitoso en otras áreas de invasión del país pues el arranque manual no es viable en áreas con un alto grado de invasión o en terrenos relativamente compactos que dificultan el arranque total del pie y la raíz de la especie (García-de-Lomas, 2015). En cuanto a otros métodos de control, se tiene reportado que es necesaria una dosis mínima de 20 g de ingrediente activo de glifosato (herbicida utilizado). Además se requieren varias aplicaciones de manera periódica para mantener el tamaño de las poblaciones por debajo de un umbral de impacto (García-de-Lomas *et al.*, 2016). Sin embargo, la dosis requerida puede desencadenar otros problemas ambientales para el ecosistema y las especies que habitan en ellos (García-de-Lomas *et al.*, 2016). Se piensa que *O. drummondii* tiene cierta resistencia al glifosato, y que no es recomendada la aplicación de este herbicida para el manejo de la especie (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, 2011; García-de-Lomas, 2015). De modo que, es necesario realizar investigaciones que ayuden a encontrar medidas de erradicación eficientes y con mayor probabilidad de éxito, las cuales tomen en cuenta las condiciones particulares de cada sitio invadido y que a su vez no representen efectos contraproducentes a los ecosistemas.

Asimismo, hacen falta investigaciones dirigidas al impacto que tiene la especie en las zonas no nativas, puesto que la información respecto al tema se concentró en España. Por último, y debido a que los modelos fueron elaborados con variables de temperatura y

precipitación del presente, se recomienda la generación de nuevos modelos con escenarios de cambio climático. Esto permitiría tener una visión más amplia en cuanto a la distribución potencial de *O. drummondii* a través del tiempo y sus diferentes variantes climáticas.

7.5 Evaluación de los modelos

Los dos métodos de validación implementados (área por debajo de la curva (AUC) y la curva ROC parcial) permitieron evaluar el desempeño de los modelos, de modo que los resultados mostraron que las predicciones fueron significativamente mejores que el azar en la mayoría de los modelos, es decir, cinco de los seis modelos evaluados presentaron valores de AUC muy cercanos a 1, o bien valores de ROC parcial cercanos a dos con significancias menores a 0.001, lo cual sugiere una mejor clasificación y rendimiento del modelo (Peterson *et al.*, 2008; Phillips *et al.*, 2006). El único modelo que no presentó valores del cociente de AUC cercano a dos fue aquel correspondiente al clima templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa), cuyo promedio es de 0.989 con una significancia mayor que 0.05. Los modelos de clima templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa) y templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) no pudieron ser evaluados pues no contenían puntos de prueba que permitieran realizar estos análisis. Por lo cual es necesario obtener más registros de presencia de la especie en estas regiones para poder realizar su evaluación. Además de los métodos de validación mencionados anteriormente, la base de datos contenía registros de presencia que sirvieron para la validación de los modelos, tal es el caso del clima templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa) y semiárido cálido (Bsh). Estos datos de presencia resultaron predichos

en los modelos generados, a excepción de algunos registros en Australia, lo cual pudo haber afectado el resultado.

Se debe tomar en cuenta que el modelo de nicho ecológico y distribución geográfica se encuentra vinculado directamente con los registros de presencia asociados con las características climáticas de cada uno de ellos (Phillips *et al.*, 2006). Por lo cual, la veracidad de los datos es un factor importante para lograr buenas predicciones. La veracidad de los datos al igual que la disponibilidad de los mismos se encuentra vinculada con los factores biológicos de las especies y el tipo de muestreo que se lleve a cabo. De tal manera que en los muestreos generalmente se presentan diferentes complicaciones que pueden afectar la fiabilidad de los datos, tales como la detectabilidad de las especies o la accesibilidad a los sitios de muestreo que comúnmente se encuentran asociados a la presencia de carreteras (Peterson *et al.*, 2011). Por lo tanto, estos sesgos de muestreo suelen resultar en un mayor número de registros de ocurrencia en ciertas localidades. Lo cual, sobrepone las condiciones ambientales asociadas a estos registros en el proceso de calibración, creando un sobreajuste del modelo y limitando la capacidad para predecir datos de evaluación independientes (Boria *et al.*, 2014). De tal manera que para estudios futuros se recomienda filtrar el conjunto de datos de ocurrencia que serán implementados en el algoritmo de modelado para reducir el sobreajuste en el modelo (Boria *et al.*, 2014). Este filtrado puede realizarse eliminando registros cercanos entre sí dentro de una distancia determinada, la cual se define por la auto correlación espacial del paisaje con las variables ambientales (Veloz 2009 citado en Peterson *et al.*, 2011).

Asimismo, de los 856 registros iniciales sólo se utilizaron 644, es decir, el 25% de los datos iniciales fueron eliminados debido a que no contenían las coordenadas ni los

medios necesarios para validarlas, resultando pocos registros en las regiones de clima semiárido cálido (Bsh), templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) y templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa). Por lo que son necesarios nuevos muestreos que ayuden a generar un mayor número de registros de presencia de la especie, de esta manera mejorar las predicciones y la validación de los modelos. Por otra parte, en las regiones de Perú y Sudáfrica los últimos registros de presencia datan en fechas muy antiguas (1939 y 1982 respectivamente) y en Francia solo existe un registro de presencia. Por lo que hacen falta muestreos recientes que validen los datos o que demuestren que la especie sigue habitando en estas regiones.

8. CONCLUSIONES

El nicho ecológico de *O. drummondii* se encuentra representado principalmente por las variables de temperatura y precipitación, específicamente la especie se encuentra favorecida en temperaturas que van de 15°- 25°C mientras que se ve afectada en temperaturas menores a 10°C y en temperaturas mayores a 25°C. La germinación de sus semillas se encuentra vinculada con los patrones de precipitación, de modo que sus semillas necesitan de humedad para que puedan germinar. Por lo tanto, las variables de mayor importancia para la especie y para la elaboración de los modelos se encuentran vinculadas con estas características. Sin embargo, las variables seleccionadas en cada uno de los modelos variaron ligeramente entre sí, dentro de las cuales coinciden: la estacionalidad de temperatura (Bio4); temperatura media del trimestre más seco (Bio9); precipitación del mes más húmedo (Bio13); estacionalidad de la precipitación (Bio15); precipitación del trimestre más caliente (Bio18) y precipitación del trimestre más frío (Bio19).

La distribución geográfica actual de *Oenothera drummondii* es muy extensa pues se encuentra en las regiones de Australia, América del Norte, Israel, España, Nueva Zelanda, Sudáfrica, Perú y Francia. En cuanto a su perfil climático se puede concluir que la zona nativa presenta valores de temperatura y precipitación más altos en comparación con las zonas no nativas, siendo las temperaturas bajas y la ausencia de humedad las únicas limitantes climáticas de la especie. Por lo tanto, el nicho fundamental de *Oenothera drummondii* abarca características climáticas más allá de las encontradas en la zona nativa, de tal manera que su distribución actual y potencial se encuentra en ocho tipos de clima correspondientes a la clasificación climática de Köppen-Geiger.

Los modelos generados proyectaron 716,704 km² como áreas de distribución potencial de *O. drummondi*, encontradas en aproximadamente 50 países. Siendo las costas con clima monzón ecuatorial (Am) las que presentaron mayor superficie (244,593 km²), ya que poseen las características de temperatura y precipitación adecuadas para la especie. Consecutivamente se encuentran las zonas costeras de tipo templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa) con 183,130 km²; templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa) con 119,007 km²; sabana ecuatorial con invierno seco (Aw) con 65,975 km²; templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb) con 39,275 km²; templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb) con 39,275 km²; templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa) con 13,272 km² y semiárido cálido (Bsh) con 9,794 km² con características climáticas adecuadas para la especie.

Por último, se puede concluir que los modelos de nicho ecológico y distribución geográfica generados para *O. drummondii* representan un buen acercamiento en la identificación de las áreas climáticamente adecuadas para la especie. Con base en estas áreas predichas se sugiere: diseñar estrategias de muestreo para identificar si *O. drummondii* se encuentra presente en alguno de estos sitios, sobre todo en aquellas áreas cercanas a poblaciones de la especie ya establecidas. Fijar medidas de manejo en caso de encontrarla y realizar estudios acerca de sus repercusiones en los nuevos ambientes. Establecer medidas de prevención que ayuden a impedir el transporte e introducción de esta especie a nuevos lugares. De modo que se disminuyan en la medida posible los diversos impactos negativos ecológicos, económicos y sociales que conllevan las especies invasoras.

9. BIBLIOGRAFÍA

Ajilvsgi, G. (2003). *Wildflowers of Texas*. Estados Unidos de América: Shearer Publishing.

Barbier, E., Koch, E., Silliman, B., Hacker, S., Wolansky, E., Primavera, J., Granek, E., Polasky, S., Aswani, S., Cramer, L., Stoms, D., Kennedy, C., Bael, D., Kappel, C., Perillo, G., & Reed, D. (2008). *Coastal Ecosystem-Based Management with Nonlinear Ecological Functions and Values*. *Science*, 319: 321-323.

Baselga, A., & Araujo, M. (2009). *Individualistic vs. community modelling of species distributions under climate change*. *Ecography* 32:55–65.

Batianoff, G., & Butler, D. (2002). *Assessment of invasive naturalised plants in south-east Queensland*. *Plant Protection Quarterly*, 17: 27-34.

Blackburn, T., Pysek, P., Bacher, S., Carlot, T., Duncan, R., Jarosik, V., Wilson, J., & Richardson, D. (2011). *A proposed unified framework for biological invasions*. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 333-339.

Campos, J., & Herrera, M. (2009). *Diagnosis de la Flora alóctona invasora de la CAPV*. Bilbao, Gobierno Vasco: Dirección de Biodiversidad y Participación Ambiental. Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio.

Capdevila, L., Iglesias, A., Orueta, J., & Zilletti, B. (2006). *Especies Exóticas Invasoras: Diagnóstico y bases para la prevención y el manejo*. Madrid, España: Organismo autónomo parques nacionales ministerio de medio ambiente.

Castroviejo, S., Aedo, C., Benedi, C., Laínz, M., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., & Paiva, J. (1997). *Flora Ibérica Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares, Vol. VIII HALORAGACEAE-EUPHORBIACEAE*. Madrid, España.

Centro de Investigación de Flora Silvestre Lady Bird Johnson (2016). Wildflowercenter, The University of Texas at Austin. *Oenothera drummondii*. Recuperado el 25 de Septiembre del 2017 de http://www.wildflower.org/plants/result.php?id_plant=OEDR

Comisión Europea. (2014). *Especies exóticas invasoras. La respuesta de la Unión Europea*. Luxemburgo

Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. (2010). *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (2009). *Capital Natural de México, Vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (s.f). *Nichos y Áreas de Distribución*. Recuperado el 28 de Septiembre del 2016 de <http://nicho.conabio.gob.mx/la-calibracion-del-modelo/maxent>

Convenio sobre Diversidad Biológica (2009). *Especies exóticas que amenazan a los ecosistemas, los hábitats o las especies*. Recuperado el 26 de Septiembre del 2016 de <https://www.cbd.int/decision/cop/?id=7197>

Curtis, H., Barnes, N., Schnek, A., Massarini, A. (2008). *Curtis Biología*. Madrid, España: Editorial Médica Panamericana.

Delgado, C. (2015). *Identificación de áreas de distribución potencial de especies de aves invasoras en México*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

Dufour-Dror, J. (2012). *Alien Invasive Plants in Israel*. Ahva, Jerusalem.

Ecología Litoral. (2011). *Plan de control y eliminación de especies vegetales invasoras de sistemas dunares*. Madrid, España: Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

Eisikowitch, D & Lazar, Z. (1986). *Flower change in *Oenothera drummondii* Hooker as a response to pollinators' visits*. Botanical journal of the Linnean society, 95: 101-111.

Elden, S., Miranda, N., Perissinotto, R., & Adamns, J. (2015). *Plant selection and grazing activity of the invasive snail *Theba pisana* in coastal Algoa Bay, South Africa*. African Zoology, 50:3, 227-231

Everard, M., Jones, L., & Watts, B. (2010). *Have we neglected the societal importance of sand dunes? An ecosystem services perspective*. Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems, 20: 476–487.

Frean, M., Baljwill, K., Gold, C., & Burt, S. (1997). *The expanding distributions and invasiveness of *Oenothera* in southern Africa*. South African Journal of Botany, 69: 449-458.

Gallego-Fernández, J., Mancheño, B., Martínez, M., Zunzunegui, M. (no publicado) *Effects of environmental factors on seed germination and seedling emergence in *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii*, an invasive plant of coastal dunes*.

Gallego-Fernández, J., Martínez, M., Feagin, R., Zunzunegui, M. (2017) *Germination patterns of native and invasive *Oenothera drummondii* populations*. Comunicación en congreso. XIV MEDECOS & XIII AEET meeting. Sevilla, España.

Gallego-Fernández, J. & Zunzunegui, M. (2015). *Identificación de los factores que contribuyen al éxito invasor de *Oenothera drummondii* en dunas costeras. Previsiones de expansión en diferentes escenarios de cambio climático*. En: Memoria Científico-Técnica de proyectos individuales (Tipo A o B). Gobierno de España, Ministerio de Economía y Competitividad.

Gallego-Fernández, JB., Alfonso-Gómez, A., Zunzunegui, M., Martínez, ML. *Dispersal of *Oenothera drummondii* subsp. *drummondii* at different spatial and temporal scales, an invasive plant of coastal dunes*. En preparación.

García-de-Lomas, J., Fernández-Carrillo, L., Saavedra, M., Mangas, L., Rodríguez, C., Sánchez-Gullón, E., & Martínez, E. (2015). *Invasión de *Oenothera drummondii* hook. (onagraceae) en el paraje natural marismas del Odiel (Huelva, sur de España): bases para la gestión de una invasión avanzada*. Sociedad Gaditana de Historia Natural, 9: 41-50.

GBIF Secretariat. (2017). *Oenothera drummondii* Hook. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist Dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2018-01-10.

Groom, D. (2002). *Dale Groom's Texas Gardening Guide*. Cool Springs Press.

Guillaume, F. (2014). *Oenothera drummondii* Hook. [Fotografía]. Tela botánica. Recuperado de: <http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-118470-illustrations#>

Guisan A, Thuiller W, (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009.

Guisan, A., & Zimmermann, N. (2000). *Predictive habitat distribution models in ecology*. *Ecological Modelling* 135:147–186.

Heyligers, P. (1998). *Some New South Wales coastal plant distributions: a comparison of herbarium records with transect survey data*. *Cunninghamia* Vol. 5(3): 645-664.

Hutchinson, G. E. (1957). *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative. *Biology* 22:415–427.

Jianjun, Q., Qingjie, H., Guangrong, D., Kecun, Z., Ruiping, Z. (2013). *A study of the characteristics of aeolian sand activity and the effects of a comprehensive protective system in a coastal dune area in southern China*. *Coastal Engineering* 77 ;28–39.

Junta de Andalucía. Consejería de medio ambiente, talleres provinciales (2004-2006). *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Unión Europea: Fondo Europeo Agricultura de Desarrollo Rural.

Koleff, P. (2011). *Las especies invasoras: procesos, impactos y situación en México*.

Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). *World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated*. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3): 259-263.

Lowry, E., Rollinson, E., Laybourn, A., Scott, T., Aiello-Lammens, M., Gray, S., Micley, J., & Gurevitch, J. (2013). *Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature*. *Ecology and Evolution*, 3(1):182-96.

Maciel, C., Manríquez, N., Octavio, P., Sánchez, G. (2015). *El área de distribución de las especies: revisión del concepto*. *Acta universitaria*, 25:3-19.

Martínez, M.L., Moreno-Casasola, P., Espejel, I., Jiménez-Orocio, O., Infante Mata, D y Rodríguez- Revelo, N. (2014). *Diagnóstico de las dunas costeras de México*. CONAFOR. 350pp.

Martínez, M.L., Gallego-Fernández, J.B. & Hesp, P. (Eds.) 2013. *Coastal dune restoration*. *Springer Series on Environmental Management (SSEM)*. 347pp.

Matthews, S. (2005). *El Programa Mundial sobre Especies Invasoras*. Secretaría del GISP.

Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Dirección General de Sostenibilidad de la Costa y del Mar. (2011). *Plan de control y eliminación de especies vegetales invasoras de sistemas dunares, Oenothera sp. (biennis, glazioviana, drummondii, etc.)*.

Moreno-Casasola, P. (2004). *Playas y dunas del Golfo de México. Una visión de su situación actual*. En: Caso, M., Pisanty, I., & Ecurra, E., (comp.). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT (INE)-INECOL-Harte Research Institute for Gulf of México Studies. 491-520. ISBN

968-817-705-9.

Nentwig, W., Caldwell, M., Heldmaier, G., Jackson, R., Lange, O., Mooney, H., Schulze, E., & Sommer, U. (2008) *Biological Invasions*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

Novoa A., González L., Moravcová L. & Pyšek P. (2013). *Constraints to native plant species establishment in coastal dune communities invaded by *Carpobrotus edulis*: Implications for restoration*. *Biological Conservation*, 164: 1–9.

Núñez-Farfán, J., Eguiarte, L. (1999). *La Evolución Biológica*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Pearson, R., & Dawson, T. 2003. *Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful?*. *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371

Peel MC, Finlayson BL & McMahon TA. (2007). *Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification*, *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 11: 1633-1644.

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

Peterson, A., Papes, M., & Soberón, J. (2008). *Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling*. *Ecological Modelling*, 213, 63–72.

Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R., Anderson, R., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Bastos, M. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Estados Unidos de América, Princeton University.

Peterson, A., & Vieglais D. (2001). *Predicting species invasions using ecological niche*

modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem.
Bioscience 51:363–71

Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2012). *Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders.* Science, 335: 1344-1347

Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T. & Tsomondo, T. (2001). *Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions.* Agriculture, Ecosystems and Environment, 84:1-20.

Phillips, S., Anderson, R., & Schapire, R. (2006). *Maximum entropy modeling of species geographic distributions.* Ecological Modelling, 190:231–259

Phillips, S., AT&T Research (s,f). *Una Breve Guía Didáctica sobre MaxEnt*

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., & Vila, M. (2011). *A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment.* Global Change Biology, 18: 1725–1737.

Randall, R.P. (2017). *A Global Compendium of Weeds.* 3rd Edition. Perth, Western Australia. R.P. Randall.

Reyes, J., Martínez, D. (2001). *La plasticidad de las plantas.* Elementos: ciencia y cultura, 8:39-43.

Sanz-Elorza M, Dana ED, Sobrino E. (2004). *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España.* Ministerio de Medio Ambiente.

Shirley C. Tucker Herbarium (LSU) (2017). Louisiana State University. Recuperado de <http://www.herbarium.lsu.edu/>

The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-2. Recuperado el 9 de Octubre del 2017 de <www.iucnredlist.org>.

Tropicos.org (2017). Missouri Botanical Garden. Recuperado el 9 de Octubre de <http://www.tropicos.org>.

Van der Maarel E & van der Maarel-Versluys M. (1996). *Distribution and Conservation Status of Littoral Vascular Plant Species along the European Coasts*. *Journal of Coastal Conservation*. *Journal of Coastal Conservation*, 2:73-92.

Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., Castro, P. (2008) *Invasiones biológicas*. Madrid, España: Cyan.

Ward, D. F (2007). Modelling the potencial geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasios* 9: 723-75

Wagner, W., Hoch, P., & Raven, P. (2007). *Revised classification of the Onagraceae*. *Systematic botany monographs*, 83:1-240.

Wiens, J., & Graham, C. (2005). *NICHE CONSERVATISM: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36:519–39.

Wunderlin, R., Hansen, B., Franck, A., & Essig, F. (2017). *Atlas of Florida Plants* (<http://florida.plantatlas.usf.edu/>). Institute for Systematic Botany, University of South Florida, Tampa.

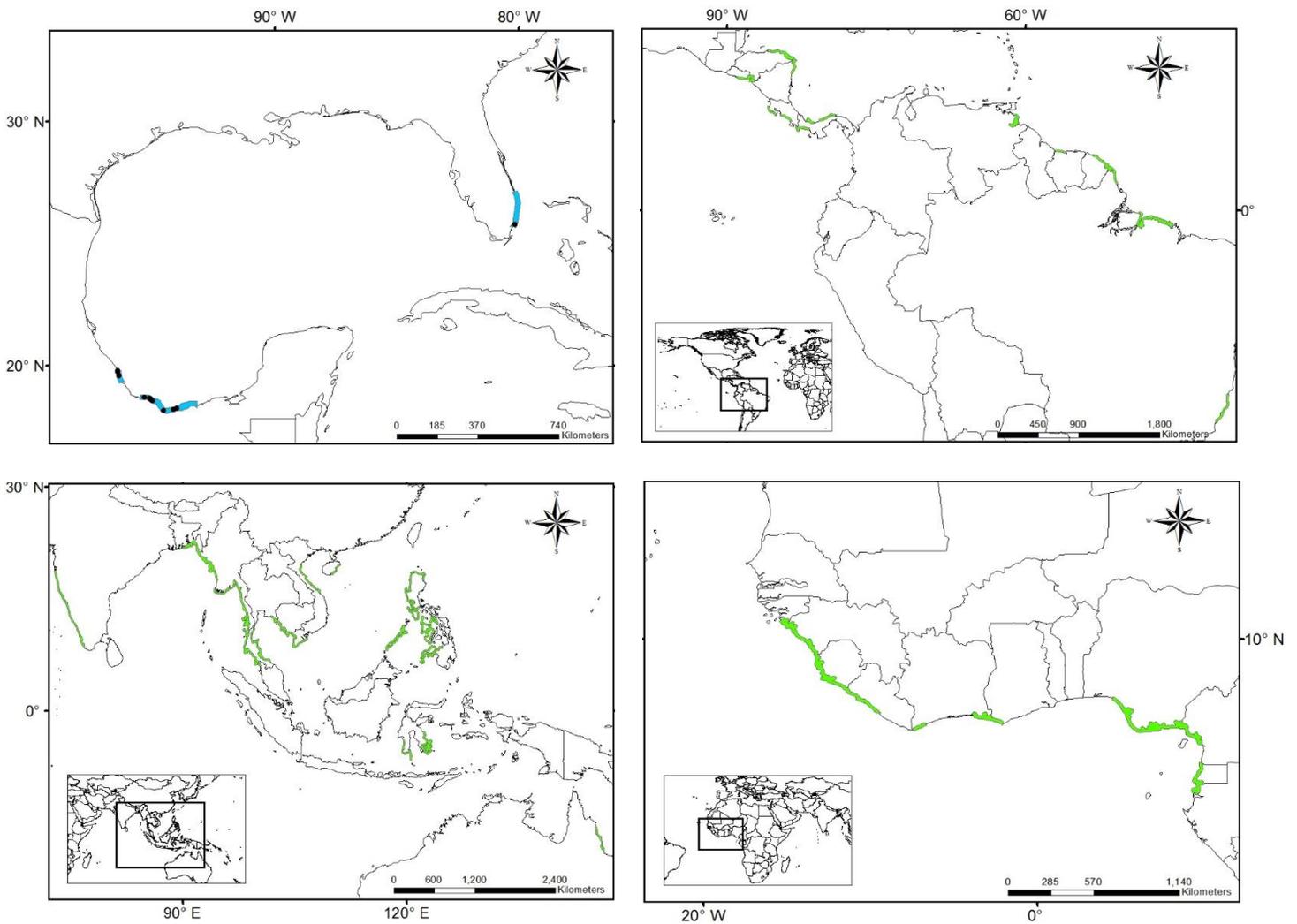
Xu, H., Qiang, S., Genovesi, P., Ding, H., Wu, J., Meng, L., Han, Z., Miao, J., Hu, B., Guo, J., Sun, H., Huang, C., Lei, J., Le, Z., Zhang, X., He, S., Wu, Y., Zheng, Z., Chen, L., Jarošík, V., & Pyšek, P. (2012). *An inventory of invasive alien species in China*. *NeoBiota*, 15: 1–25.

Zunzunegui M, Ruiz E, Sert M, Diaz-Barradas MC, Gallego-Fernández JB. (2014). *The invasion of *Oenothera drummondii* on Huelva coastal dunes, previsions of short-time success*. *Proceedings of XII Portuguese-Spanish Symposium on Plant Water Relations*.

10. ANEXOS

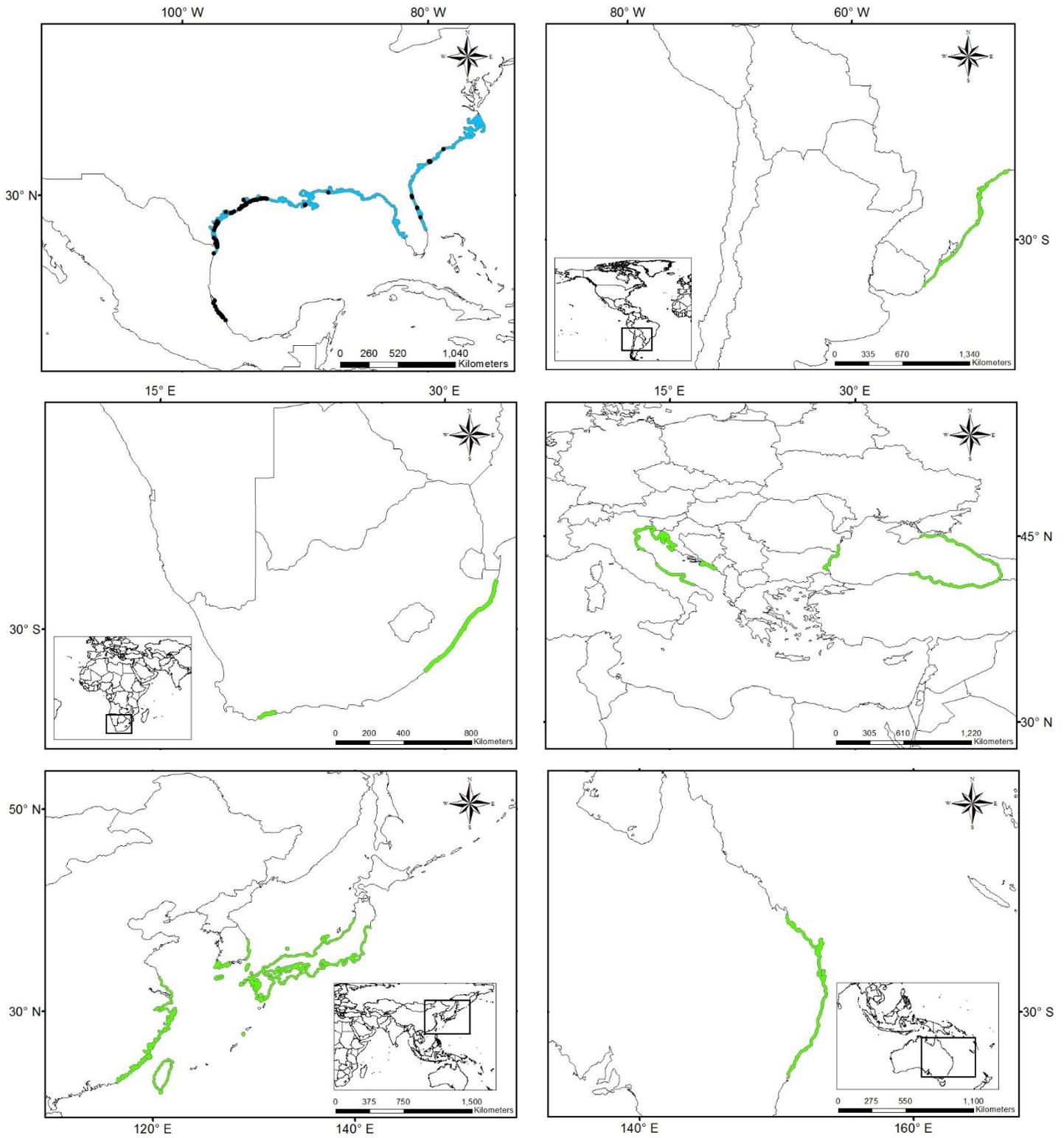
Anexo 1. Áreas de entrenamiento y de proyección para la construcción de los modelos correspondientes a los diferentes tipos de clima en la clasificación de Köppen-Geiger.

1.1 Monzón ecuatorial (Am)



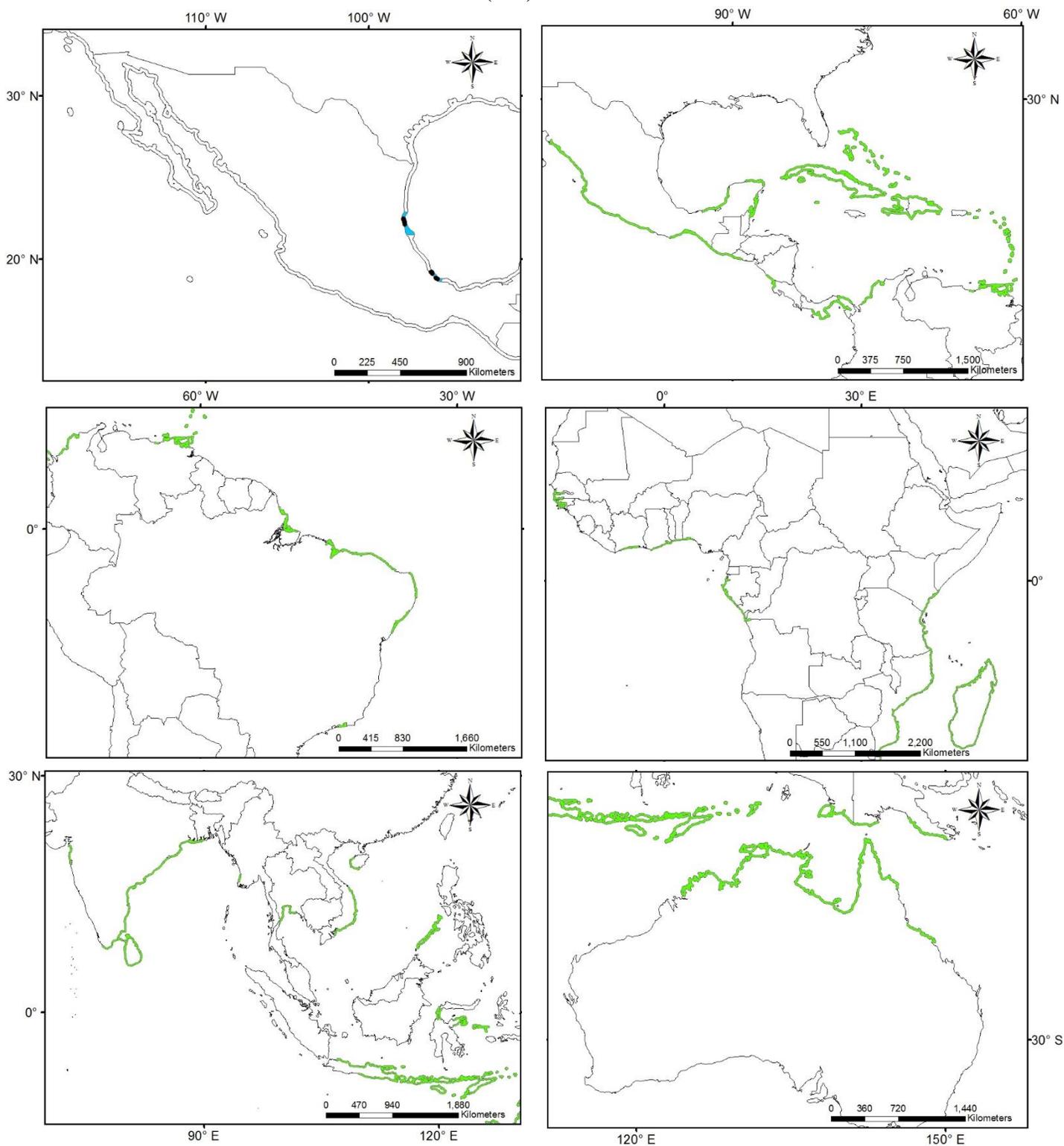
● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento ■ Área de proyección

1.2 Templado húmedo sin estación seca y verano cálido (Cfa)



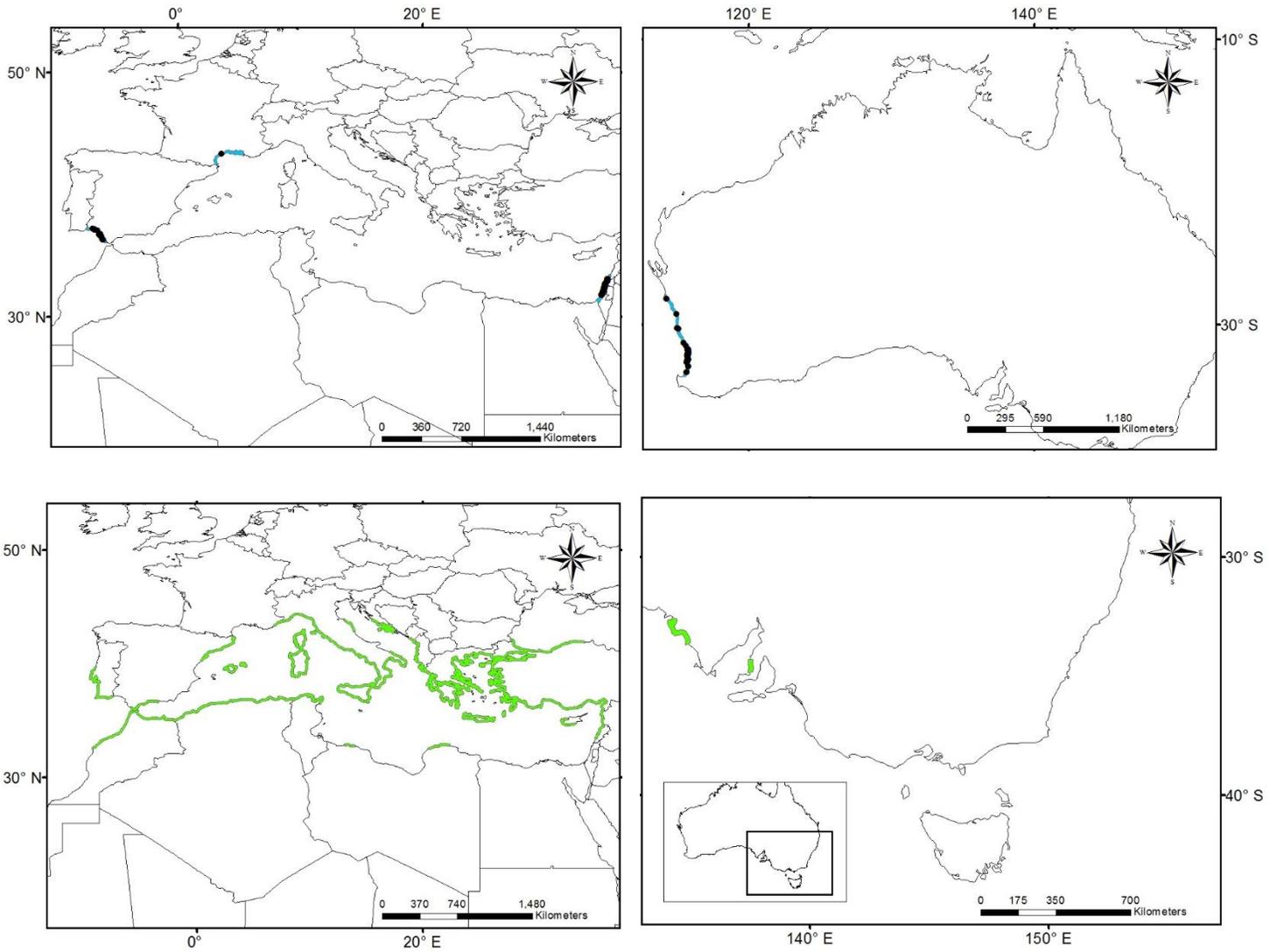
● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento ■ Área de proyección

1.3 Sabana ecuatorial con invierno seco (Aw)



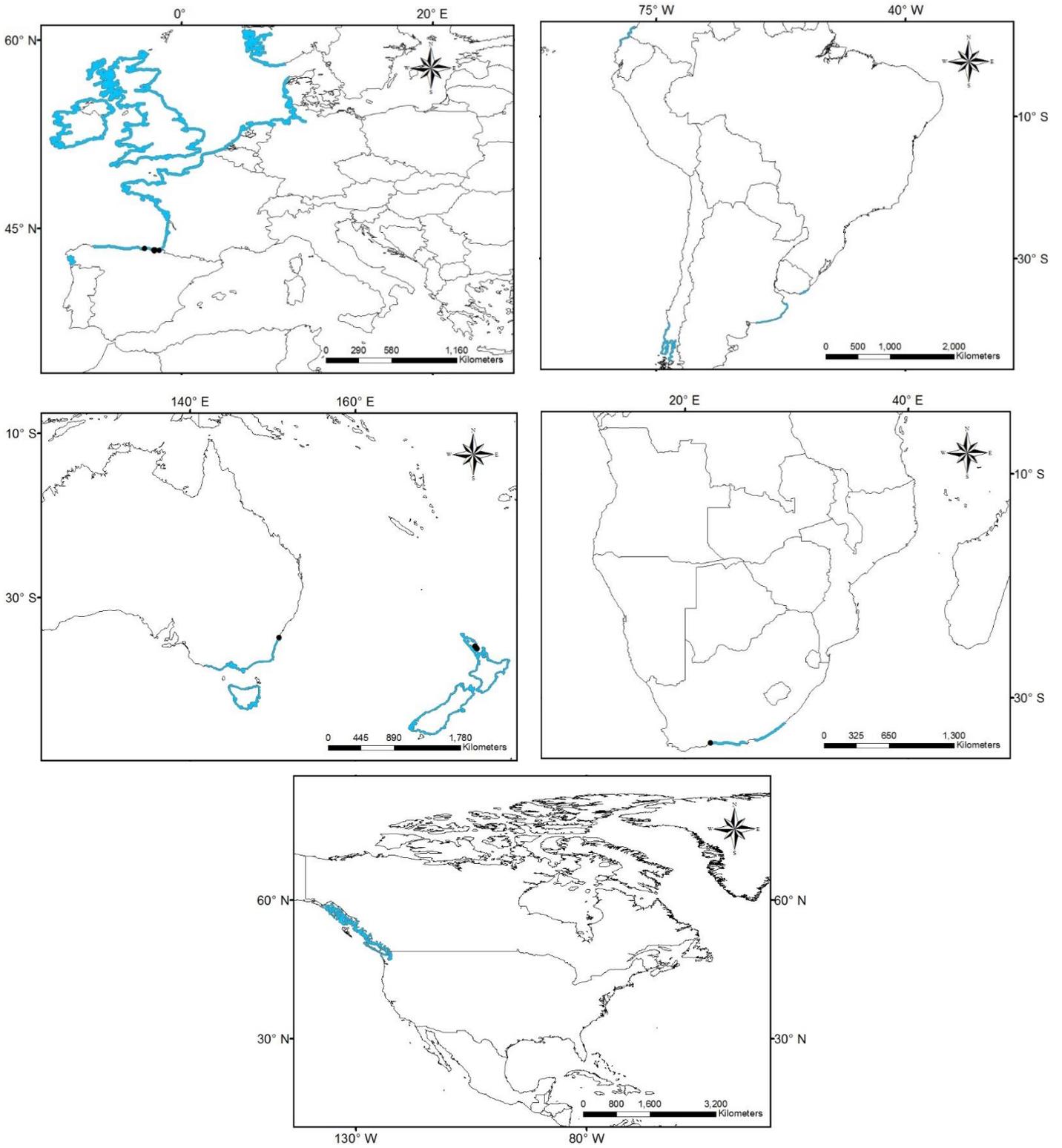
● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento ■ Área de proyección

1.4 Templado húmedo con verano seco y verano cálido (Csa)



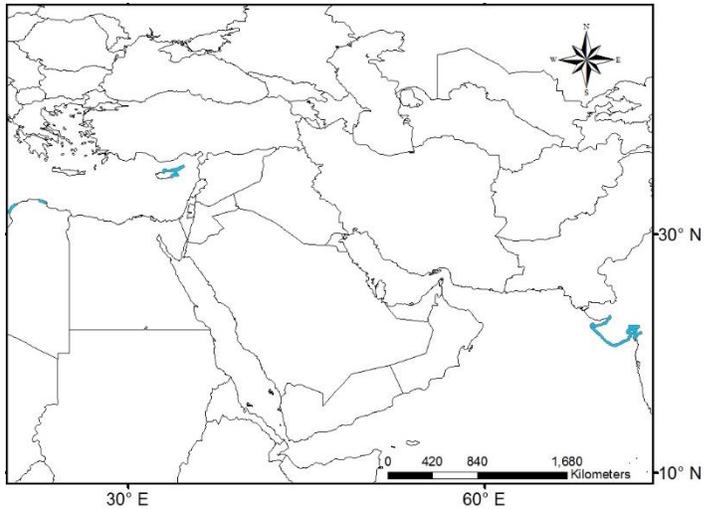
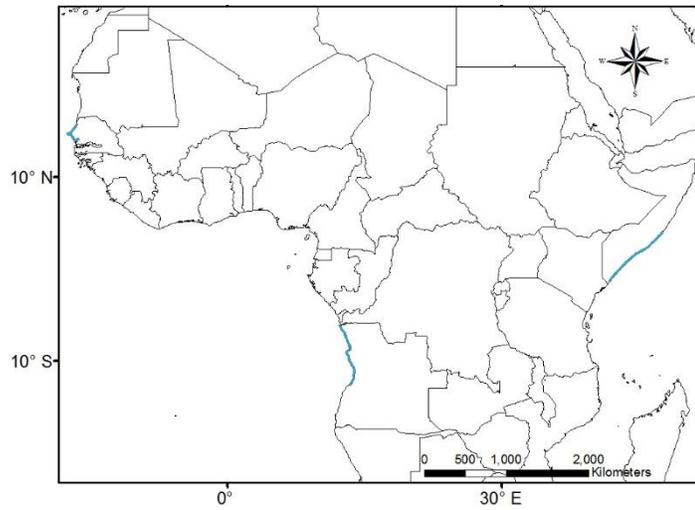
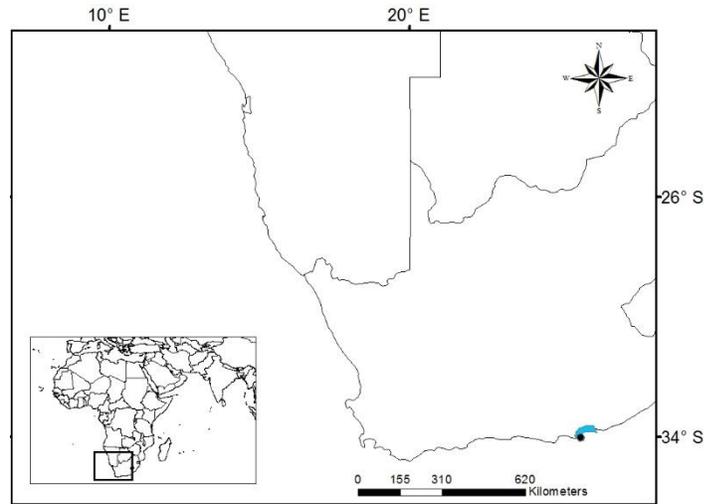
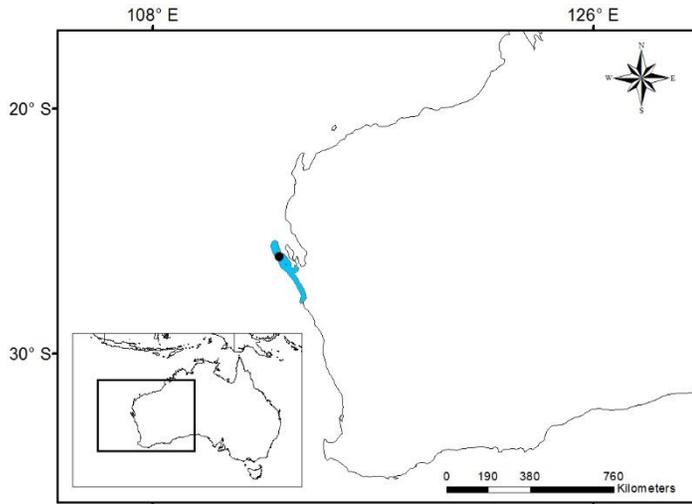
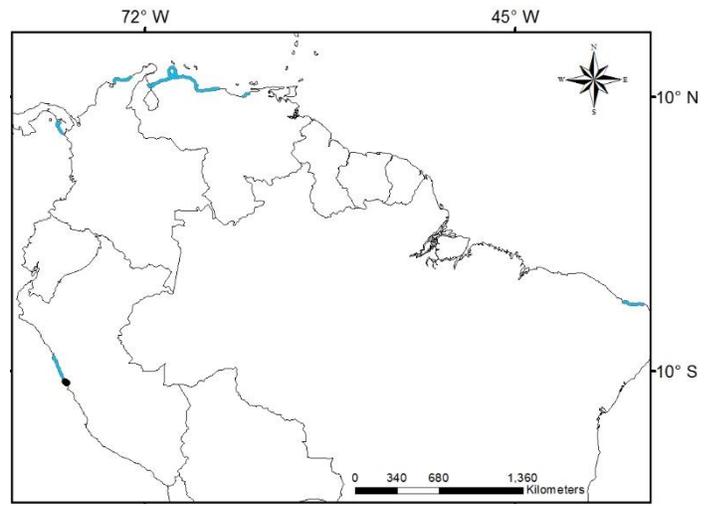
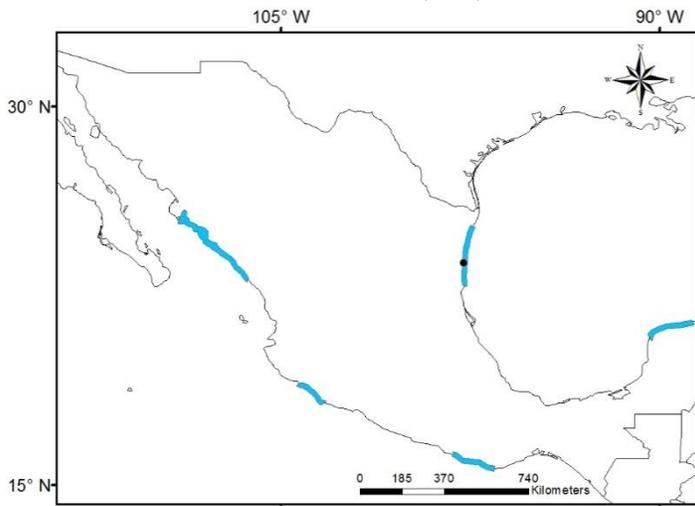
● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento ■ Área de proyección

1.5 Templado húmedo sin estación seca y verano frío (Cfb)



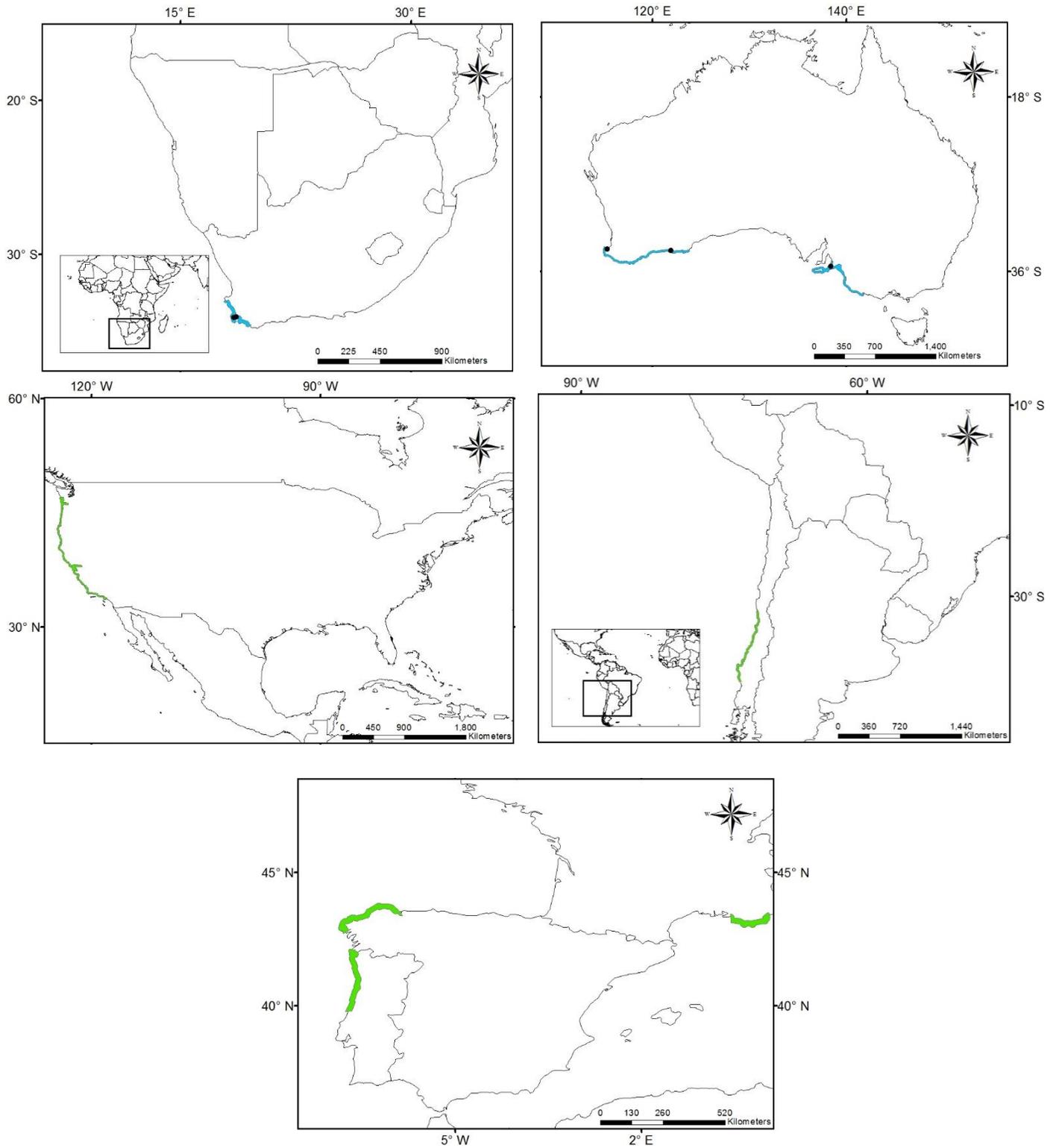
● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento

1.6 Semiárido cálido (Bsh)



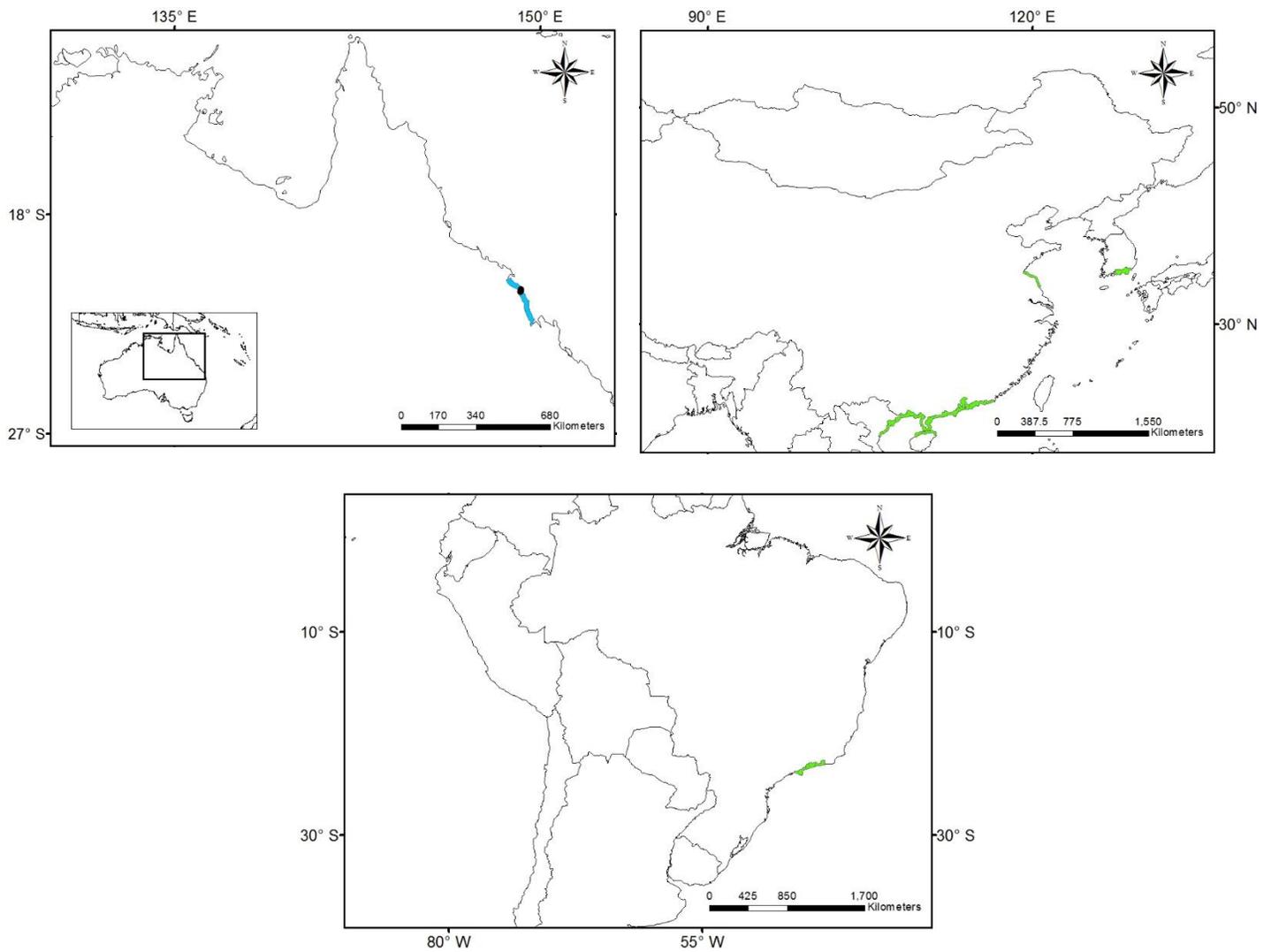
● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento

1.7 Templado húmedo con verano seco y verano frío (Csb)



● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento ■ Área de proyección

1.8 Templado húmedo con invierno seco y verano cálido (Cwa)



● Registros de *Oenothera drummondii* ■ Área de entrenamiento ■ Área de proyección