



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
**ECOLOGÍA**

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE MALEZAS INTRODUCIDAS EN  
FUNCIÓN DE LA FLORA DE MALEZAS NATIVAS DE MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**JUDITH SÁNCHEZ BLANCO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DRA. HEIKE DORA MARIE VIBRANS LINDEMANN**  
COLEGIO DE POSGRADUADOS, CP  
**DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN.**

**FEBRERO, 2019.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



OFICIO CPCB/1164/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 15 de octubre de 2018, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** a la alumna **SÁNCHEZ BLANCO JUDITH**, con número de cuenta **513014844** con la tesis titulada "**Análisis de la diversidad y distribución de malezas introducidas en función de la flora de malezas nativas de México**", dirigida por el **DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA**.

Presidente: Dr. Tania Escalante Espinosa  
Vocal: Dr. Silvia Castillo Argüero  
Secretario: Dr. José Luis Villaseñor Ríos  
Suplente: Dr. Jordan Kryl Golubov Figueroa  
Suplente: Dr. Ernesto Vicente Vega Peña

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 30 de noviembre de 2018

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México** y al **Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad-UNAM**, por el apoyo y la oportunidad para realizar mis estudios de posgrado.

A la Beca 480480 otorgada por el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT** durante mis estudios de posgrado.

A los **Programas de Apoyos a los Estudios de Posgrado (PAEP-UNAM)**, que permitieron realizar tres actividades: una estancia de investigación en el Instituto de Biología-UNAM, y presentar el trabajo de investigación en The Ecological Society of America (ESA) Annual Meeting, Baltimore, Maryland, United States of America 2015 y 7th International Weed Science Congress, Prague, Czech Republic, 2016.

A mi tutor principal:

Dr. Francisco Javier Espinosa García

A los miembros del Comité Tutor:

Dra. Heike Dora Marie Vibrans Lindemann

Dr. José Luis Villaseñor Ríos.



## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A mi tutor Dr. Francisco J. Espinosa García por el tiempo compartido cuyo apoyo, orientación y asesoría académica fueron base de mi formación durante el desarrollo del proyecto de investigación. A los miembros del comité tutor Dra. Heike D. M. Vibrans L. y al Dr. José L. Villaseñor R. por compartir sus experiencias con aportes, sugerencias, comentarios y revisiones que contribuyeron a mejorar el proyecto de investigación y el documento de tesis.

Al Dr. Ernesto V. Vega Peña por compartir su tiempo y conocimientos en los análisis estadísticos durante largas jornadas. No tengo palabras para agradecerle sus invaluable consejos, calidad humana y apoyarme con la silla/caja. Y a mis compañeros que se turnaron para ayudarme por el tiempo regalado y disponibilidad, Saúl González, Margarita Carrillo, Teresita Ávila-Val y especialmente a Paulette Huelgas.

A los Dres. Ek del Val de Gortari, Jordan K. Golubov Figueroa, José L. Villaseñor Ríos, Lauro López Mata y Oswaldo Téllez Valdés por formar parte del comité de candidatura, sus críticas y sugerencias sirvieron para reestructurar esta investigación.

A los miembros del jurado: Dra. Silvia Castillo Argüero, Dra. Tania Escalante Espinosa, Dr. Jordan K. Golubov Figueroa, Dr. Ernesto V. Vega Peña y Dr. José L. Villaseñor Ríos por sus sugerencias y comentarios que ayudaron a mejorar la tesis.

Al Dr. Ángel Bravo M. por su amistad, paciencia, valiosa disponibilidad y tiempo para apoyarme a resolver problemas técnicos y orientación académica.

Al Dr. Luis Miguel Morales Manilla, M. en G. Jaime Octavio Loya Carrillo y M. en C. Lucero E. Pimienta por su tiempo y asesoría en SIG.

Al Ing. Cordero, Dra. Karina Carmona, Dra. Isabel P. Aguilar y a mis compañeros de FT-IMSS y CREE-DIF, por sus cuidados y apoyo.

A los integrantes del Lab. del Dr. Villaseñor por sus asesorías en el trabajo de modelación: Yareli Joselin Cadena, Mario E. Suárez Mota y R. Enrique Ortiz B.

Al Dr. Sergio Zamudio Ruíz por permitir la revisión de ejemplares de *Lactuca* en el herbario INECOL de Pátzcuaro. Al Mtro. Fernando Guevara Féfer por sus sugerencias y consejos †.

A Clara Sánchez Blanco, Leonardo Morales Sánchez, Ricardo Aguilar “el tigre” y Martín Cervantes López por su ayuda en la búsqueda y colecta de ejemplares de *Lactuca*. A Nora Sánchez Blanco por su apoyo en la georreferenciación.

A Eglantina López por su apoyo, hospedaje, y los inolvidables momentos compartidos en Praga. Al Dr. Thomas Mark por ser un excelente anfitrión gracias por su cordial recibimiento y despedida. Al Dr. Petr Pyšek por compartir sus artículos de investigaciones más recientes.

Especialmente a Ing. Atzimba Graciela López Maldonado por su soporte técnico y apoyo logístico en los tutorales, gracias por la asignación de un espacio en la biblioteca en donde pase los momentos más agradables e importantes en el desarrollo de la presente. A MTI. Alberto Valencia de la unidad de telecomunicaciones del IIES por su ayuda en las videoconferencias de tutorales y la candidatura.

Al personal del posgrado Dr. E. Armando Rodríguez, Lilia J. Espinosa, Dolores Rodríguez y Leonarda Terán por su constante apoyo y asistencia en los trámites administrativos durante mis estudios y titulación.

A mi amigo Joel A. González López por su amistad y oportuno apoyo “como siempre” que permitieron culminar la presente. A María Magdalena y Sandra Ferreyra “Sanfis” por su amistad y consejos.

A mis compañeros con los que compartí gratos momentos y amistad: Lucero P., Maricruz Q., Celso M., Homero M., Fátima R., Ma. Guadalupe R., Agustín M. y del posgrado: Carmen Godínez, Martín Cervantes, Margarita Carrillo, Yesenia Martínez., Leticia Mirón, Roberto Gómez, Leticia Bonilla y Luis Castillo.

## DEDICATORIA

A mi mamá Clara Blanco Guzmán, por darme la vida, creer en mí al formarme con las herramientas para defenderme; no hay palabras en mí para agradecerte el haber sido mi soporte y maestra. Gracias por tú cariño, sacrificios y cuidados; mi admiración por tu cordura ante obstáculos en momentos difíciles.

A mí por tener la fortaleza de levantarme y seguir adelante en la adversidad.

A Clara, Kim, Leo y Kari.

## ÍNDICE

	<b>Página</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	vi
<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	vii
<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	3
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	5
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	7
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	11
Darwin's naturalization hypothesis does not explain the spread of nonnative weed species naturalized in México.	
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	49
Una prueba a macro-escala de la Hipótesis de Naturalización de Darwin utilizando modelos de nichos climáticos y de distribución potencial en pares de especies de plantas congenéricas nativas y no nativas.	
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	103
Revisión de la hipótesis de Naturalización de Darwin.	
<b>DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</b> .....	132
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	136

## LISTA DE FIGURAS

	<b>Página</b>
<b>Capítulo 1.</b>	
<b>Figura 1.</b> Number of localities per nonnative species vs. residence time of herbs and subshrubs species.....	18
<b>Figura 2.</b> Non-metric multidimensional scaling of nonnative species of herbs and subshrubs grouped with the K-means method.....	24
<b>Figura 3.</b> Biological attributes and usages ranked by the values of average relative importance obtained with COSA analysis, in groups of nonnative species of herbs and subshrubs.....	25
<b>SUPPLEMENTAL INFORMATION</b>	
<b>Figure S1.</b> Heat map of nonnative species of herbs and subshrubs and biological attributes and usages.....	40
<b>Capítulo 2.</b>	
<b>Figura 1.</b> Distribución geográfica potencial con superposición geográfica de nicho climático entre MNE de pares de especies no nativas y nativas de Asteraceae en México.....	68
<b>Figura 2.</b> Distribución geográfica potencial con superposición geográfica de nicho climático entre MNE de pares de especies no nativas y nativas de Fabaceae en México.....	69
<b>Figura 3.</b> Distribución geográfica potencial con superposición geográfica de nicho climático entre MNE de pares de especies no nativas y nativas de Poaceae en México.....	71
<b>Figura 4.</b> Registros de localidades de especies no nativas y nativas en sus áreas geográficas de distribución potencial y superposición con relación a las provincias fisiográficas de México.....	77
<b>MATERIAL SUPLEMENTARIO</b>	
<b>Figura S1.</b> Registros de localidades de pares de especies no nativas y nativas en sus áreas geográficas de distribución potencial y superposición con relación a las provincias fisiográficas de México.....	98



## LISTA DE CUADROS

	<b>Página</b>
<b>Capítulo 1.</b>	
<b>Table 1.</b> Biological attributes and usages of nonnative species of herbs and subshrubs used.....	21
<b>SUPPLEMENTAL INFORMATION</b>	
<b>Table S1.</b> List of nonnative species of herbs and subshrubs included in the study..	41
<b>Table S2.</b> List of nonnative species of trees and shrubs included in the study.....	48
<b>Capítulo 2.</b>	
<b>Cuadro 1.</b> Pares de especies de malezas no nativas con sus parientes nativos congénicos usados para generar los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial en México .....	58
<b>Cuadro 2.</b> Variables climáticas de México del periodo (1910-2009).....	61
<b>Cuadro 3.</b> Valores de superposición de nicho climático de la métrica <i>D</i> de Schoener y concordancia del área geográfica de superposición del índice Kappa de Cohen en los pares de especies no nativas y nativas.....	67
<b>Cuadro 4.</b> Pares de especies no nativas y nativas en las que se cumple la Hipótesis de Naturalización de Darwin por la superposición de nichos climáticos y de las áreas geográficas de distribución predichas en los MNE.....	74
<b>Cuadro 5.</b> Número de registros con sus proporciones de ocurrencia en áreas geográficas de distribución y superposición predichas por los MNE.....	76
<b>MATERIAL SUPLEMENTARIO</b>	
<b>Cuadro S1.</b> Número de registros de localidades de especies no nativas y nativas usados para generar los MNE.....	91
<b>Cuadro S2.</b> Resultados del análisis de salida de Maxent y análisis Roc parcial para cada MNE de las especies no nativas y sus parientes nativos.....	93
<b>Cuadro S3.</b> Pares de especies emparentadas con los valores de la métrica <i>D</i> de Schoener, índice Kappa de Cohen, y proporciones (acumuladas y reales) de ocurrencia de registros en las áreas geográficas de distribución y superposición predichas en los MNE.....	95

**Cuadro S4.** Datos del modelo nulo de distribución multinomial de las proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros (10,000 simulaciones) en las áreas geográficas de distribución y superposición predichas por los MNE de pares de especies no nativas y nativas..... 97

## RESUMEN

Las invasiones biológicas constituyen uno de los problemas a nivel mundial, al causar importantes daños ecológicos, a la salud y económicos. Sin embargo, solo una fracción de especies introducidas en una región será exitosa y la predicción de qué especie será problemática sigue siendo muy difícil. Para explicar porqué algunas especies son exitosas mientras que otras no, se evaluaron tres predicciones basadas en la Hipótesis de Naturalización de Darwin (HND); dicha hipótesis propone que las relaciones de parentesco entre especies no nativas (ENN) y nativas determina el éxito de las primeras en un área colonizada. Por lo tanto, las ENN sin parientes nativos cercanos (PNC) en el área recipiente serán más exitosas en su establecimiento y naturalización. El objetivo general de la presente investigación fue analizar la distribución de ENN de malezas en México de acuerdo con tres predicciones derivadas de la HND. En el Capítulo 1, probamos la primera predicción de la HND, la cual establece que las ENN sin PNC a nivel de género se diseminarán en un mayor número de localidades que aquellas con PNC en el área recipiente. Se comparó el número de localidades ocupadas (dispersión) de 305 ENN de malezas con y sin PNC usando 13,977 registros de herbario. Se usó una regresión con el número de localidades ocupadas por ENN versus tiempo de residencia (Tr) para determinar su efecto en la diseminación de ENN con y sin PNC. Los residuales de la regresión fueron usados para clasificar las ENN de hierbas y subarbustos que pasaron su “fase *lag* o de retardo” en dos grupos, los que tienen más y menos localidades de lo esperado y que se subclasificaron nuevamente en dos grupos: ENN con y sin PNC. Luego, agrupamos las ENN con el análisis de escalamiento multidimensional no métrico, usando 34 atributos biológicos y cinco usos para identificar las posibles asociaciones de los grupos con la diseminación y probar la HND. También se evaluó las influencias del número de parientes, localidades, especímenes de herbario, Tr y residuales de la regresión. Además, se utilizó el método de agrupamiento de objetos en subconjuntos de atributos para identificar conjuntos de atributos biológicos y usos asociados a los cuatro grupos de ENN (aquellos con y sin PNC en más y menos localidades de lo esperado por su Tr). El tiempo de residencia explicó 33% de la variación en las localidades ocupadas por árboles y arbustos no nativos y 46% de la variación de las hierbas y subarbustos. Los residuales de la regresión para ENN no se asociaron con el número, la ausencia o presencia de PNC. En cada uno de los grupos identificados, el número de localidades ocupadas por ENN con y sin PNC no

difirió significativamente; solo ENN con PNC en más y menos localidades de lo esperado comparten atributos y usos biológicos, pero difieren en su importancia relativa. Los resultados indican que la HND no explica la diseminación de especies naturalizadas en un país altamente heterogéneo. La presencia de PNC no es una característica útil en los análisis de riesgo para ENN naturalizadas. En el Capítulo 2, se probaron las otras dos predicciones derivadas de la HND. La primera predicción plantea que las especies no nativas con parientes cercanos se encontrarán en áreas donde estos parientes no existen, y estarán ausentes donde los parientes están establecidos. La segunda predicción considera que si hay áreas de coincidencia entre especies no nativas y nativas en su distribución habría exclusión entre las especies. Para probar lo anterior, se modeló el nicho ecológico (distribución potencial) de 26 pares de ENN y sus PNC de las familias Asteraceae, Fabaceae y Poaceae con MaxEnt para evaluar la superposición de nicho ecológico y en el área geográfica de distribución a escala macro-climática. Se utilizaron registros de las bases de datos Malezas introducidas en México, Asteraceae de México y Facilitación Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF en inglés). Se usaron las 19 capas climáticas para México de la página Bioclimas Neotropicales, para generar los modelos de nicho ecológico (MNE). La similitud entre los modelos se evaluó con la métrica  $D$  de Schoener y su nivel de concordancia con el índice Kappa de Cohen. Se analizó la proporción de ocurrencia de registros (número de localidades) en el área geográfica de superposición predicha por MNE mediante un modelo nulo de distribución multinomial en ocho pares de especies con similitud de nicho moderada y alta, y nivel de concordancia mediana y alta. La primera predicción se cumple en 18 pares de especies emparentadas con valores de  $D$  de Schoener (0.0 a 0.40) y Kappa de Cohen (0.41 a 0.8), y en ocho pares aparentemente no se cumplió. La segunda predicción se cumple en dos pares de especies emparentadas y no se cumple en seis pares. Nuestros resultados sugieren que la HND explica la distribución potencial a escala macro-climática (ca. 76.9%) de especies no nativas introducidas a regiones donde crecen sus parientes cercanos. Por lo tanto, la presencia de parientes nativos es una característica útil en los análisis de riesgo para especies no nativas usando MNE a escala macro-climática. En el capítulo 3, se revisaron los estudios que probaron la HND.

## **ABSTRACT**

Biological invasions are a problem worldwide, causing significant ecological, health and economic damages. However, only a fraction of species introduced in a region succeed, and the prediction of which species will be problematic is still difficult. To explain why some species are successful while others are not, we tested three predictions based on the Darwin Naturalization Hypothesis (DNH), which proposes that kinship relations between non-native (NNS) and native species determines the success of the first on a colonized area. Therefore, the NNS without close native relatives (CNR) in the recipient area will be more successful in their establishment and naturalization. The general objective of the present investigation was to analyze the distribution of NNS of weeds in Mexico according to three predictions derived from the DNH. In Chapter 1, we tested the first prediction of DNH, which establishes that NNS without CNR at genus level will spread to a greater number of localities than species with CNR in the recipient area. The number of occupied locations (spread) by NNS with and without CNR was compared using 13,977 herbarium records of 305 NNS weeds. A regression was used with the number of localities occupied by NNS versus residence time (Rt) to determine its effect on the spread of NNS with and without CNR. The residuals of the regression were used to classify the NNS of herbs-subshrubs that passed their "lag phase" in two groups, those with more and fewer localities than expected, and subclassified again into two groups: ENN with and without CNR. Then, we grouped the NNS with multidimensional non-metric scaling analysis, using 34 biological attributes and five uses to identify the possible associations of the groups with the spread and testing of the DNH. Too, we evaluated the influences of the number of relatives, localities, herbarium specimens, Rt and residuals of the regression. In addition, we use the method of grouping objects into subsets of attributes to identify sets of biological attributes and uses associated with the four NNS groups (those with and without CNR in more and fewer locations than expected by their Rt). The residence time explained 33% of the variation in the localities occupied by non-native trees and shrubs and 46% of the variation of the herbs-subshrubs. The residuals of the regression for NNS were not associated with the number, absence or presence of CNR. In each of the identified groups, the number of localities occupied by NNS with and without CNR did not differ significantly; only NNS with CNR in more and fewer localities than expected share biological attributes and uses, but differ in their relative importance. The results indicate that



DNH does not explain the spread of naturalized species in a highly heterogeneous country. The presence of CNR is not a useful feature in risk analysis for naturalized NNS. In Chapter 2, we tested two other predictions derived from the DNH. The first prediction poses that introduced species with close relatives will occupy areas where their relatives do not exist, and will be absent where relatives are established. The second prediction considers that if there are areas of coincidence between non-native and native species in their distribution, there would be exclusion among the species. We modeled the ecological niche (potential distribution) of 26 pairs of NNS and their CNR of the families Asteraceae, Fabaceae and Poaceae with MaxEnt to evaluate their overlap of ecological niche and in the geographic distribution area at macro-climatic scale. Weed records from the database Introduced Weeds in Mexico, Asteraceae from Mexico and the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) were used. The 19 climatic layers for Mexico of the Neotropical Bioclimates page were used to generate the ecological niche models (ENM). The similarity between the models was evaluated with the Schoener's *D* metrics and its level of agreement with Cohen's Kappa index. We analyzed the occurrence of records (number of localities) in the geographical area of overlap predicted by MNE through a null model of multinomial distribution in eight pairs of species with moderate and high niche similarity, and medium and high level of agreement. The first prediction is met in 18 pairs of related species with Schoener's *D* values (0.0 to 0.40) and Cohen's Kappa (0.41 to 0.8), and in eight pairs it was not apparently fulfilled. The number of pairs of related species where the HND was met is significantly different. The second prediction is fulfilled in two pairs of related species is not met in six pairs of related species. Our results suggest that the HND explains the potential distribution on a macro-climatic scale (ca 76.9%) of non-native species introduced to regions where their close relatives grow. Therefore, the presence of native relatives is a useful feature in risk analyzes for non-native species using MNE on a macro-climatic scale. In chapter 3, the studies that tested DNH were reviewed.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Los seres humanos han diseminado deliberada o accidentalmente plantas entre diferentes regiones en el mundo durante milenios (Kowarik, 2005), superando así sus barreras naturales de dispersión (Kolar y Lodge, 2001). El intercambio de plantas entre regiones a menudo distantes se convirtió en un fenómeno global después de la colonización (Mack, 2003). Las especies no nativas (ENN) que llegan a establecerse en una región pueden causar daños económicos, a la salud humana, a los ecosistemas y los servicios que se derivan de ellos (Kolar y Lodge, 2001; Lonsdale, 1999; Williamson, 1996). Además las invasiones de comunidades naturales por ENN es una de las causas de pérdida de biodiversidad (Badii y Ruvalcaba, 2006), porque desplazan o reemplazan especies nativas e incluso causan su extinción local (Lonsdale, 1999; Vitousek et al., 1996). Las tasas de acumulación de ENN se aceleran a medida que aumenta el libre comercio y la globalización (Lockwood et al., 2005). Sin embargo, la mayor parte de las invasiones fracasan, solo una mínima fracción de taxones tiene éxito en una nueva área, a tal punto que se convierte en plaga causando daños. Durante el proceso de invasión se considera que solamente el 10% de las especies introducidas en un área se establece, de éstas 10% se naturaliza y el 10% se expande y convierte en plaga (pero es muy variable, tiene un intervalo de entre 5% y 20%) (Richardson et al., 2000; Williamson, 1996).

Frecuentemente transcurre mucho tiempo desde la introducción y establecimiento de una especie en un área, sin causar problemas ni formar nuevas poblaciones. Este período, llamado “fase *lag* o fase de retardo”; en promedio dura 20 a 54 años para hierbas y hasta más de 300 para árboles (Groves, 2006; Kowarik, 1995; Mack, 1991). En la “fase *lag* o fase de retardo”, ocurren procesos evolutivos que después de algún tiempo facilitan la expansión explosiva de la especie, fase que se conoce como “*log* o expansiva o exponencial” (Crooks, 2005; Williamson y Fitter, 1996). Esta fase también depende de varios factores biológicos, ambientales y antropogénicos que interactúan entre sí y determinan la diseminación, estabilización y distribución de la especie invasora (Wilson et al., 2007). Así, muchas especies introducidas no se detectan como peligrosas hasta que generan problemas.

Se considera que las características del ambiente invadido, de la especie invasora y la interacción entre ellos, determinan el éxito o fracaso de la invasión en un lugar (Richardson et al., 2000). Aunque existen varios planteamientos teóricos para explicar las invasiones

biológicas, hay limitaciones para predecirlas (Heger y Trepl, 2003; Van Kleunen et al., 2010), por lo que aún es difícil pronosticar cuáles especies se convertirán en plaga.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar el éxito o no de las invasiones biológicas (Daehler, 2003; Panetta y Mitchell, 1991; Williamson, 1996). Entre ellas está la Hipótesis de Naturalización de Darwin (HND) o “repulsión filogenética” (Duncan y Williams, 2002; Mack, 1996; Procheş et al., 2008; Strauss et al., 2006). Dicha hipótesis predice que las relaciones de parentesco (taxonómicas o filogenéticas) entre ENN y especies nativas determinan la probabilidad de que una planta invasora tenga éxito. Si llega una ENN al área receptiva y no tiene parientes cercanos nativos tendría más éxito en la comunidad a invadir, que aquellas con parientes, postulado en “El origen de las especies” por Darwin en 1859. Lo anterior se basa en dos planteamientos: dos especies emparentadas competirán más entre ellas por el mismo recurso (Jiang et al., 2010; Procheş et al., 2008); o las ENN podrían ser atacadas por los enemigos naturales de sus parientes nativos impidiendo su establecimiento y naturalización (Van Kleunen et al., 2010; Williamson, 1996).

La HND integra las ideas de Darwin, después fueron formalizadas en ocho hipótesis que explican los efectos antagónicos de las especies nativas en ENN (Catford et al., 2009); por lo que ahora la HND es ahora incluida en el marco teórico de la ecología de invasiones. Las ocho hipótesis consideran la similitud de nicho, nicho vacante, y adaptación a liberación de enemigos naturales, filtros del hábitat y disturbios. Las evidencias de la HND son contradictorias, unos estudios la soportan (Bezeng et al., 2015; Mack, 1996; Rejmánek, 1996, 1999; Ricciardi y Atkinson, 2004; Schaefer et al., 2011; Strauss et al., 2006) y otros la refutan (Diez et al., 2009; Duncan y Williams, 2002; Küster et al., 2008; Lambdon y Hulme, 2006; Li et al., 2015; Park y Potter, 2013, 2015). Aún dentro de la misma comunidad, los resultados son contradictorios cuando se utiliza la dispersión filogenética a diferentes escalas: HND es compatible a una escala fina, pero no es a gran escala (Carboni et al., 2013). Todo ello implica que las predicciones derivadas de la HND pueden ser afectadas por variables distintas a las relaciones de parentesco que causan las contradicciones encontradas. En un meta-análisis se evidencia que la HND puede ser relevante dependiendo la escala y la etapa de invasión en que la ha sido probada (Ma et al., 2016). Otra posible fuente de confusión son las métricas de las relaciones de parentesco y el grado de invasibilidad de ENN usadas al probar la HND (Thuiller et al., 2010).

En este estudio se probó la HND, para inferir su relevancia en el pronóstico de la distribución de ENN establecidas, naturalizadas y de aquellas que no se encuentran en México. Los resultados coadyuvarán a desarrollar criterios para la evaluación de su peligrosidad real o potencial. Si la HND es adecuada para explicar el éxito o fracaso de ENN, entonces con ella se puede obtener un criterio sólido adicional que ayude en la evaluación en análisis de riesgo de ENN, para determinar cuáles deben de incluirse en la lista de especies de entrada prohibida, atender a las que han entrado al país, al establecer medidas de manejo, mitigación, control y erradicación de ENN que se han vuelto invasoras y prevenir la entrada de aquellas potencialmente peligrosas.

El objetivo de esta investigación fue analizar la distribución de malezas introducidas en México de acuerdo con tres predicciones derivadas de la HND. En el Capítulo 1 se evaluó la tasa de diseminación de las especies no nativas y la influencia de cuatro factores en la diseminación: tiempo de residencia, “fase *lag* o fase de retardo”, atributos biológicos y usos (presión de propágulos), así como su relación con la presencia/ausencia y número de parientes. Además, se probó la HND en ENN de hierbas y subarbustos que se diseminan en un mayor y menor número de localidades, antes y después de su “fase *lag* o fase de retardo”; analizando por grupos sus atributos biológicos y usos. En el Capítulo 2 se modeló el nicho ecológico en pares de especies no nativas y sus parientes congénéricos nativos. Se estimó para ambas especies la similitud de nicho climático y el grado de concordancia en el área geográfica de superposición. Además en ocho pares de especies se analizó en cada área geográfica de distribución y superposición predichas por los MNE para ambas especies emparentadas las proporciones de ocurrencia acumuladas de registros (localidades). Finalmente, en el Capítulo 3 se revisa la literatura de los estudios que han probado la HND.

## **LITERATURA CITADA**

- Badii, M. H., y Ruvalcaba, I. (2006). Fragmentación del hábitat: el primer jinete del Apocalipsis. *Calidad Ambiental*, 11(3), 8-13.
- Bezeng, S. B., Davies, J. T., Yessoufou, K., Maurin, O., y Van der Bank, M. (2015). Revisiting Darwin's naturalization conundrum: explaining invasion success of non-native trees and shrubs in southern Africa. *Journal of Ecology*, 103(4), 871-879. doi: 10.1111/1365-2745.12410

- Carboni, M., Münkemüller, T., Gallien, L., Lavergne, S., Acosta, A., y Thuiller, W. (2013). Darwin's naturalization hypothesis: scale matters in coastal plant communities. *Ecography*, 36(5), 560-568. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07479.x
- Catford, J. A., Jansson, R., y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1), 22-40. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12(3), 316-329. doi: 10.2980/i1195-6860-12-3-316.1
- Daehler, C. C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 183-211. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403
- Darwin, C. (1979). *El origen de las especies* (13a ed.). México, D.F. Editorial DIANA.
- Diez, J. M., Williams, P. A., Randall, R. P., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., y Duncan, R. P. (2009). Learning from failures: testing broad taxonomic hypotheses about plant naturalization. *Ecology Letters*, 12(11), 1174-1183. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01376.x
- Duncan, R. P., y Williams, P. A. (2002). Ecology: Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature*, 417(6889), 608-609. doi: 10.1038/417608a
- Groves, R. H. (2006). Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica*, 48, 111-120. doi: 10.1007/s10681-006-5945-5
- Heger, T., y Trepl, L. (2003). Predicting biological invasions. *Biological Invasions*, 5, 313-321. doi: 10.1023/B:BINV.0000005568.44154.12
- Jiang, L., Tan, J., y Pu, Z. (2010). An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. *The American Naturalist*, 175(4), 415-423. doi: 10.1086/650720
- Kolar, C. S., y Lodge, D. M. (2001). Predicting invaders: Response from Kolar and Lodge. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(10), 546. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02276-5
- Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In P. K. Pyšek, M. Prach, M. Rejmánek & P. M. Wade (Eds.), *In Plant invasions: General aspects and special problems* (pp. 15-38). Amsterdam, The Netherlands: S. P. B. Academic Publishing.
- Kowarik, I. (2005). Urban ornamentals escaped from cultivation. In J. Gressel (Ed.), *Crop ferality and volunteerism* (Vol. 97121, pp. 97-121). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press, Taylor and Francis Grop.
- Küster, E. C., Kühn, I., Bruelheide, H., y Klotz, S. (2008). Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology*, 96(5), 860-868. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01406.x
- Lambdon, P. W., y Hulme, P. E. (2006). How strongly do interactions with closely-related native species influence plant invasions? Darwin's naturalization hypothesis assessed on Mediterranean islands. *Journal of Biogeography*, 33(6), 1116-1125. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01486.x
- Li, S., Cadotte, M. W., Meiners, S. J., Hua, Z., Shu, H., Li, J., y Shu, W. (2015). The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18(12), 1285-1292. doi: 10.1111/ele.12522



- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 223-228. doi: 10.1016/j.tree.2005.02.004
- Lonsdale, W. N. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536. doi: 10.2307/176544
- Ma, C., Li, S. P., Pu, Z., Tan, J., Liu, M., Zhou, J., Li, H., y Jiang, L. (2016). Different effects of invader–native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: a meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: The Royal Society*, 283 (1838), 1-8. doi: 10.1098/rspb.2016.0663
- Mack, R. N. (1991). The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. *Economic Botany*, 45, 257-273. doi: 10.1007/BF02862053
- Mack, R. N. (1996). *Biotic barriers to plant naturalization*. Paper presented at the Proceedings of the IX international symposium on biological control of weeds, Stellenbosch, South Africa.
- Mack, R. N. (2003). Plant Naturalizations and Invasions in the Eastern United States: 1634-1860. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1), 77-90. doi: 10.2307/3298528
- Panetta, F. D., y Mitchell, N. D. (1991). Homoclimate analysis and the prediction of weediness. *Weed Research*, 31, 273-284. doi: 10.1111/j.1365-3180.1991.tb01767.x
- Park, D. S., y Potter, D. (2013). A test of Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe shows that close relatives make bad neighbors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(44), 17915-17920. doi: 10.1073/pnas.1309948110
- Park, D. S., y Potter, D. (2015). A reciprocal test of Darwin's naturalization hypothesis in two mediterranean-climate regions. *Global Ecology and Biogeography*, 24(9), 1049-1058. doi: 10.1111/geb.12352
- Procheş, Ş., Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., y Rejmánek, M. (2008). Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 5-10. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00333.x
- Rejmánek, M. (1996). A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. *Biological Conservation*, 78(1), 171-181. doi: 10.1016/0006-3207(96)00026-2
- Rejmánek, M. (1999). Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In O. T. Sandlund, P. J. Schei & Å. Viken (Eds.), *Invasive species and biodiversity management* (pp. 79-102). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Ricciardi, A., y Atkinson, S. K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7(9), 781-784. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00642.x
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., y West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107. doi: 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x
- Schaefer, H., Hardy, O. J., Silva, L., Barraclough, T. G., y Savolainen, V. (2011). Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores. *Ecology Letters*, 14(4), 389-396. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01600.x
- Strauss, S. Y., Webb, C. O., y Salamin, N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Environmental Sciences*, 103(15), 5841-5845. doi: 10.1073/pnas.0508073103

- Thuiller, W., Gallien, L., Boulangéat, I., De Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C., y Lavergne, S. (2010). Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. *Diversity and Distributions*, 16(3), 461-475. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J. M., y Fischer, M. (2010). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13(8), 947-958. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01503.x
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., y Westbrooks, R. R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468-478.
- Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., Rouget, M., Procheş, Ş., Amis, M. A., Henderson, L., y Thuiller, W. (2007). Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions*, 13, 11-22. doi: 10.1111/j.1366-9516.2006.00302.x
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions*. U. K. Chapman & Hall. London.
- Williamson, M., y Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78(1-2), 163-170. doi: 10.1016/0006-3207(96)00025-0

## **CAPÍTULO 1.**

### **La hipótesis de naturalización de Darwin no explica la diseminación de especies de malezas no nativas naturalizadas en México.**

Este capítulo fue publicado como:

Sánchez-Blanco J, Vega-Peña EV, Espinosa-García FJ. (2018) Darwin's naturalization hypothesis does not explain the spread of nonnative weed species naturalized in México. *PeerJ* 6:e5444  
<https://doi.org/10.7717/peerj.5444>

# Darwin's naturalization hypothesis does not explain the spread of nonnative weed species naturalized in México

Judith Sánchez-Blanco<sup>1,2</sup>, Ernesto V. Vega-Peña<sup>1</sup> and Francisco J. Espinosa-García<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México

<sup>2</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

## ABSTRACT

**Background.** Despite numerous tests of Darwin's naturalization hypothesis (DNH) evidence for its support or rejection is still contradictory. We tested a DNH derived prediction stating that nonnative species (NNS) without native congeneric relatives (NCR) will spread to a greater number of localities than species with close relatives in the new range. This test controlled the effect of residence time ( $Rt$ ) on the spread of NNS and used naturalized species beyond their lag phase to avoid the effect of stochastic events in the establishment and the lag phases that could obscure the NCR effects on NNS.

**Methods.** We compared the number of localities (spread) occupied by NNS with and without NCR using 13,977 herbarium records for 305 NNS of weeds. We regressed the number of localities occupied by NNS *versus*  $Rt$  to determine the effect of time on the spread of NNS. Then, we selected the species with  $Rt$  greater than the expected span of the lag phase, whose residuals were above and below the regression confidence limits; these NNS were classified as widespread (those occupying more localities than expected by  $Rt$ ) and limited-spread (those occupying fewer localities than expected). These sets were again subclassified into two groups: NNS with and without NCR at the genus level. The number of NNS with and without NCR was compared using  $\chi^2$  tests and Spearman correlations between the residuals and the number of relatives. Then, we grouped the NNS using 34 biological attributes and five usages to identify the groups' possible associations with spread and to test DNH. To identify species groups, we performed a nonmetric multidimensional scaling (NMDS) analysis and evaluated the influences of the number of relatives, localities, herbarium specimens,  $Rt$ , and residuals of regression. The Spearman correlation and the Mann–Whitney  $U$  test were used to determine if the DNH prediction was met. Additionally, we used the clustering objects on subsets of attributes (COSA) method to identify possible syndromes (sets of biological attributes and usages) associated to four groups of NNS useful to test DNH (those with and without NCR and those in more and fewer localities than expected by  $Rt$ ).

**Results.** Residence time explained 33% of the variation in localities occupied by nonnative trees and shrubs and 46% of the variation for herbs and subshrubs. The residuals of the regression for NNS were not associated with the number or presence of NCR. In each of the NMDS groups, the number of localities occupied by NNS with and without NCR did not significantly differ. The COSA analysis detected that only

Submitted 20 January 2018

Accepted 18 July 2018

Published 17 August 2018

Corresponding author

Francisco J.

Espinosa-García,

espinosa@cicco.unam.mx

Academic editor

Pablo Marquet

Additional Information and  
Declarations can be found on  
page 19

DOI 10.7717/peerj.5444

© Copyright

2018 Sánchez-Blanco et al.

Distributed under

Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

NNS with NCR in more and fewer localities than expected share biological attributes and usages, but they differ in their relative importance.

**Discussion.** Our results suggest that DNH does not explain the spread of naturalized species in a highly heterogeneous country. Thus, the presence of NCR is not a useful characteristic in risk analyses for naturalized NNS.

**Subjects** Agricultural Science, Biodiversity, Ecology, Environmental Impacts

**Keywords** Invasive species, Risk analysis for naturalized species, Biotic interactions in plant invasions, Nonnative species residence time, Global biotic change

## INTRODUCTION

Darwin's naturalization hypothesis (DNH), also known as the "phylogenetic repulsion" hypothesis (Mack, 1996b; Daehler, 2001; Duncan & Williams, 2002; Strauss, Lau & Carroll, 2006; Procheş et al., 2008), proposes that the phylogenetic closeness between two species impedes their coexistence within the same community because they share similar resource requirements, resulting in intense competition between them; in addition, the natural enemies of the native species would attack the nonnative, again hindering species coexistence.

DNH has been tested several times, however, the evidence for its support (Mack, 1996a; Rejmánek, 1996b; Rejmánek, 1999; Ricciardi & Atkinson, 2004; Strauss, Webb & Salamin, 2006; Schaefer et al., 2011; Bezeng et al., 2015) or rejection (Duncan & Williams, 2002; Lambdon & Hulme, 2006; Küster et al., 2008; Diez et al., 2009; Park & Potter, 2013; Li et al., 2015; Park & Potter, 2015) is still contradictory. A recent meta-analysis showed that DNH may be relevant depending on the spatial scale and the invasion stage at which the hypothesis was tested (Ma et al., 2016). The general trend, in terms of plant invasion success, was that DNH was supported at the local scale (10 × 10 m) but not at the regional scale (large territories, such as California); regarding the invasion stage (impact), DNH was not supported at the local scale, but it was supported at the regional scale. Other possible sources of confusion are the different metrics used to measure kinship relationships and the degree of invasiveness of the species considered when testing DNH (Thuiller et al., 2010).

However, even using the same spatial scale and metrics to measure kinship, contradictions persist. For example, in California, highly invasive grasses in natural environments were phylogenetically more distant to the native grasses than to the less invasive grasses (Strauss, Webb & Salamin, 2006), but in the tribe Cardueae (Asteraceae), the NNS that were phylogenetically more closely related to native species were more likely to become invasive than noninvasive (Park & Potter, 2013). A high likelihood of becoming invasive among NNS with close NCR was confirmed in the Asteraceae family in countries with Mediterranean climates (Park & Potter, 2015). These opposing results for Poaceae and Asteraceae might be explained if the functionality of DNH depends on taxonomic groups and/or species groups with shared functional attributes.



When estimating kinship relatedness using taxonomy at the genus scale, DNH has been supported in five regional floras in the USA (Mack, 1996a), in naturalized species of Poaceae in California, in Asteraceae, Brassicaceae (Rejmánek, 1996b; Rejmánek, 1999) and some other families in Australia (Rejmánek, 1999), and in aquatic environments (Ricciardi & Atkinson, 2004). However, DNH was not supported in the flora of New Zealand (Duncan & Williams, 2002) or in some plant families in New Zealand and Australia (Diez et al., 2009). Additionally, the invasiveness of ornamental plants was not associated with the presence of native congeners (Pemberton & Liu, 2009). Using different scales (region-habitat) and levels of taxonomic kinship in the Mediterranean Basin, no evidence was found for the influence of natives on nonnatives except in the case of rare NNS that were positively correlated with native species in the same genus (Lambdon & Hulme, 2006). Finally, the number of native congeners in Kentucky did not affect the likelihood of naturalization and invasion in NNS, but DNH was relevant at the establishment stage (Pellock et al., 2013).

Studies performed at different spatial scales also yield contradictions to the trends found in the meta-analysis (Ma et al., 2016). For example, DNH is supported among trees and shrubs in three countries in southern Africa (Bezeng et al., 2015) and the Azores island flora (Schaefer et al., 2011); however, DNH was not supported in the German neophyte flora (Küster et al., 2008). When the invasion process was followed for more than 40 years in 480 plots of  $0.5 \times 2.0$  m in New Jersey, USA, the NNS with close native relatives became dominant, and the native relatives went locally extinct, again contradicting DNH (Li et al., 2015). Even within the same community, the results are contradictory when using phylogenetic dispersion at different scales: DNH is supported at a fine scale but is not at a large scale (Carboni et al., 2013). Thus, there is still no clear pattern of phylogenetic repulsion that can be used in predicting which species will become invasive. However, determining how, where and when DNH is functional is important in predicting which exotic species will be problematic.

The invasion process has rarely been considered in tests of DNH. In the meta-analysis by Ma et al. (2016), the final stage, “impact”, was addressed, but the “establishment” and “lag” phases (the latter of which is defined as the period that occurs after an NNS becomes established in a new area until it forms new populations) were not adequately considered in those tests. In the lag phase, evolutionary processes occur that depend on several biological, environmental and anthropic factors that interact with one another and determine the stabilization and distribution of NNS (Wilson et al., 2007). After some time, this process makes possible the explosive expansion of some species that become invasive, which is known as the “expansive” or “exponential” phase (Williamson, 1996; Crooks, 2005).

Additionally, residence time has been ignored in the analysis of the invasion process (Wilson et al., 2007); this variable integrates a suite of factors, such as the probability of naturalization, the extent of the occupied area and the overcoming of the lag phase (Richardson & Pyšek, 2006). The residence time usually explains up to 44% of the variation in the number of locations occupied by NNS within habitats that are suitable for their growth and reproduction (Wu, Chaw & Rejmánek, 2003; Ahern et al., 2010; Sánchez-Blanco et al., 2012).

We asked whether the control of variables that affect the spread of NNS, such as residence time and the lag phase of the invasion process, would allow a robust test of DNH considering the number of localities occupied by NNS at the regional scale. We also asked whether DNH operates only for specific functional or taxonomic groups. This possibility would explain why a test of DNH including numerous species would generate inconclusive results for that test, as the supporting results produced by one group of species would be nullified by the unsupportive results for another group of species.

In this study, DNH was tested by integrating four factors that influence the spread of NNS in the recipient area. The first is residence time, whose importance has been ignored (*Wilson et al., 2007*) when testing DNH and which partially determines the area occupied by introduced species. The more time an NNS has been in a new territory, the more likely it is to establish, naturalize and become an invader (*Rejmánek, 2000; Castro et al., 2005; Pyšek & Jarošík, 2005; Richardson & Pyšek, 2006; Wilson et al., 2007; Pyšek et al., 2008; Ahern et al., 2010; Pyšek et al., 2015*). The second factor is the stage in the invasion process, which is considered by including species that have overcome their lag phase. By using these species, we expected a reduction in the noise of the environmental and neutral filtering that can obscure or nullify the drivers of DNH during the establishment and lag phases (*Li et al., 2015*). The lag phase lasts from 24 to 54 years for herbs and grasses, 131 years for shrubs, 30–50 years for trees in the tropics, and 80–350 years for trees in other climes (*Mack, 1991; Kowarick, 1995; Groves, 2006; Aikio, Duncan & Hulme, 2010; Crooks, 2005*).

After we selected species that have overcome their lag phase, we considered the NNS occupying more or fewer localities than expected based on their residence time, which was calculated using a regression between the number of localities and residence time (obtained from the years elapsed since their first record in herbarium). In agreement with DNH, we expected that the NNS in more localities than expected would have no congeneric relatives, whereas those occupying fewer localities should have congeneric relatives. We tested this prediction first using the species that overcame their lag phase, which can be considered naturalized (*Richardson et al., 2000*).

The third type of factors integrated into this study was biological attributes that can affect the spread of NNS. For example life form, cycle life, grow form, fruit or propagule size, dispersal mode, fruit type, breeding system, among others (*Pyšek & Richardson, 2007*). We used only biological attributes that have been used as aids in risk analysis to predict which species will become invasive excluding those that require laboratory or field observations of live plants (*Rejmánek & Richardson, 1996; Goodwin, McAllister & Fahrig, 1999; Kolar & Lodge, 2001*). These biological attributes have been used also to determine which established or naturalized NNS could have the most severe impacts in the new range and thus, set attention priorities (*Leung et al., 2002*).

The fourth type of factor was the usage of NNS, which foster their introduction to different places influencing their propagule pressure in the new area (*Mack, 1991; Mack, 2003*). Usage has been related to the increase in propagule pressure; the more useful is a nonnative plant the higher is its introduction frequency with a high number of propagules in each event. A high propagule pressure facilitates establishment, naturalization and invasion success of NNS (*Rouget & Richardson, 2003; Lockwood, Cassey & Blackburn, 2005*;



*Colautti, Grigorovich & MacIsaac, 2006; Dehnen-Schmutz et al., 2007; Catford, Jansson & Nilsson, 2009; Lockwood, Cassey & Blackburn, 2009; Pemberton & Liu, 2009).*

As kinship relationships could be acting in concert with sets of biological attributes and usages (which we call “syndromes” in this study), we also tested DNH in groups of NNS characterized by specific syndromes. We expected to find syndromes associated with NNS with and without relatives occupying more or fewer localities than expected due to residence time. We sought to identify these syndromes in NNS with residence times greater than 54 years, in which their lag phase would have ended. The syndromes were identified by grouping the species based on their attributes and usages using multivariate techniques (NMDS and COSA, see ‘Methods’) to later determine whether the groups were associated with the residuals of the regression of residence time and the number of occupied localities.

## MATERIALS AND METHODS

We used a taxonomic estimates of kinship relationships. This approach has been criticized as subjective because it can bias the results when compared with estimates of phylogenetic distance (*Procheş et al., 2008; Thuiller et al., 2010*) or discount the evolutionary similarities among species (*Lambdon & Hulme, 2006*). However, taxonomic estimation is the approach used most often for identifying kinship relationships because there are no complete phylogenies for all plants at the genus level.

### Selection of the species

The analyzed nonnative and native weed species were selected from lists of the families Amaranthaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Casuarinaceae, Cucurbitaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Phyllanthaceae, Plantaginaceae, Poaceae, and Polygonaceae (*Villaseñor & Espinosa-García, 1998; Villaseñor & Espinosa-García, 2004; Dávila et al., 2006; Sánchez-Ken, Zita-Padilla & Mendoza, 2012; Villaseñor et al., 2012*). The “Malezas Introducidas en México” CONABIO database of weeds (*Espinosa-García et al., 2003*), which contains information on 17,385 specimens of 345 NNS from all Mexico, was used. This database includes information from the 13 most important herbariums in México MEXU, CHAPA, FCME, ENCB, ANSM, BCMEX, QMEX, IEB, EBUM, IBUG, XAL, UAS, and CICY. A detailed review of the scientific names of the species was carried out to exclude synonyms and wrongly applied names using the following electronic databases: W3tropicos (<http://www.tropicos.org>), The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>), the Integrated Taxonomic Information System (ITIS), (<http://www.itis.gov>) and the International Plant Names Index (IPNI) (<http://www.ipni.org/>). Typical varieties or subspecies were grouped into the corresponding species. The correct identification of specimens was also verified. Specimens with conflicting taxonomy and records of cultivated species were removed from the analysis. Also, repeated specimens from the same area or localities were eliminated. Thus, the specimen number decreased to 13,977 and the respective species to 305.

The year of the first record for each species was obtained from the oldest herbarium specimen; otherwise, information from the catalogs of Asteraceae (*Villaseñor et al., 2012*) and Brassicaceae (S Rojas-Chávez & H Vibrans, 2015, unpublished data, available upon request from H. Vibrans: [http://heike@colpos.mx](mailto:heike@colpos.mx)) was used. Historical descriptions

from the Herbarium Catalog of the Royal Botanical Expedition of New Spain (*Blanco y Fernández de la Caleyá, Espejo & López, 2010*) and the Royal Botanical Expedition to New Spain, 1787–1803 (*Mociño & Sessé, 2010a; Mociño & Sessé, 2010b*) were used to obtain data on species introduced to New Spain during the colonial period.

For each year of botanical activity (collection of specimens of NNS by botanists providing herbarium specimens), the number of NNS, newly detected NNS, and herbarium specimens collected were obtained to estimate the collection effort. For each species, the year of the first recorded herbarium specimen or the first published record was used to estimate the residence time. The residence time ( $Rt$ ) is the difference between the reference year (2003) minus the year of the first herbarium record, report or observation of a species. This reference is the last year of records in the CONABIO database (*Espinosa-García et al., 2003*). If, for example, the first record of a species was in 1980, its residence time was calculated as being 23 years ( $Rt = 2003 - x$ , where  $x$  is the year of the first record). The number of localities occupied by each species was obtained from the “Malezas introducidas en México” database.

### Correction of the underestimation of residence time

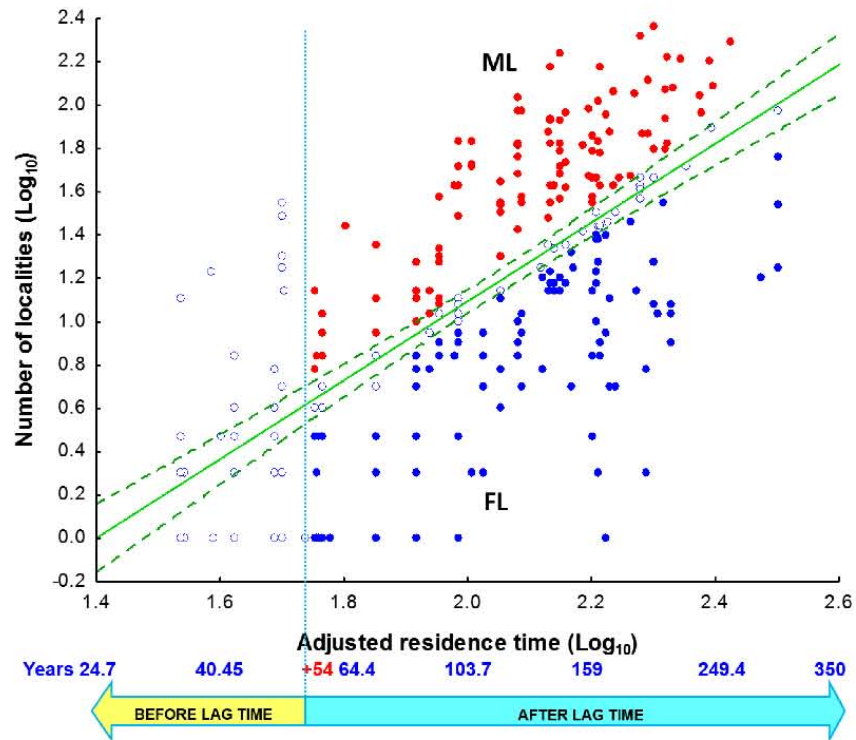
Residence time is underestimated by the simple fact that the year of the first record in a herbarium is not the true year of the arrival of the species (*Rejmánek, 2000; Hamilton et al., 2005; Aikio, Duncan & Hulme, 2010*). To correct the underestimation of the residence time, a method proposed by *Espinosa-García et al. (2013)* was used. First, the empirical relationship of the total number of detected species ( $n$ ) as a function of collection effort ( $ef$ , number of herbarium specimens collected) for each year was calculated  $\{n = (0.7402232 \times ef) / (1 + 0.0031367 \times ef); R^2 = 0.98\}$ . This model shows that the maximal number of new NNS that can be detected in one year is 200 ( $n_{max} = 200$ ) by collecting 1,800 or more herbarium specimens. The  $n$  values were rescaled ( $ns = n/200$ ;  $0 \leq ns \leq 1$ ) so the  $ns$  proportions can be considered to be detection probabilities ( $dp$ ) as a function of  $ef$ . If so, the probability of remaining undetected ( $pu$ ) is:  $pu = 1 - dp$ . As the collection effort is known for each year, it is possible to calculate the corresponding  $dp$  and  $pu$  for that year. The adjusted residence time for species  $i$  is defined as  $art_i = rt_i + (100 * pu_i)$ , where  $pu_i$  is the probability of remaining undetected in the year when species  $i$  was collected, and  $rt_i$  is the residence time (defined above) of that species.

This model identifies the detection probability for a new NNS as a function of the collection effort per year (total number of herbarium specimens of NNS); it then calculates the number of years to be added to the initial record of the NNS to compensate for the underestimation of its residence time.

### Spread and kinship relationships

Two groups of NNS were chosen for the analysis based on their life form, herbs and subshrubs ( $n = 278$ ), and trees and shrubs ( $n = 27$ ), due to the difference in their lag phase duration (*Tables S1 and S2*). Their spread was obtained using a linear regression of the number of localities occupied by the species ( $\log_{10}$  transformed) as a function of its adjusted residence time ( $\log_{10}$  transformed). The position of a species above or below this





**Figure 1** Number of localities per nonnative species vs. residence time of herbs and subshrubs species. The vertical dotted line marks the limit of the “lag phase”; the green dotted lines limit the regression confidence intervals (for 95% confidence). ML = section of the graph with species that passed their lag phase with more localities than the expected according to their residence time (full red dots). FL = section of the graph with species that passed their lag phase with fewer localities than the expected according to their residence time (full blue dots).

Full-size DOI: 10.7717/peerj.5444/fig-1

line indicates whether it appears in more or fewer localities than expected by residence time (Fig. 1). If the species appears above the confidence interval (CI) of the line, then it occupies more localities than expected (it has a positive residual). If it appears below the confidence interval, then it appears in fewer localities than expected (it has a negative residual). If the species occurs within the CI, then its frequency does not differ from the model predictions. The regression analysis was performed using the statistical package Statistica, version 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

### Localities occupied by nonnative species and native relatives

The graph of the regression between the number of occupied localities and the adjusted residence time was divided into two areas considering the lag phase limit, and the species were grouped based on the regression confidence intervals: those occupying more localities than expected (ML) and those occupying fewer localities than predicted (FL) by the model (Fig. 1). The lag phase was surpassed if the residence time was greater than 54 years for

herbs and subshrubs or 300 years for shrubs and trees. To determine whether the spread of NNS is related to the presence of NCR, we only selected species with a residence time longer than the lag phase, implying that they had become naturalized (*sensu Richardson et al., 2000*) in México. The shrubs and trees were not analyzed because the sample sizes were too low. Herbs and subshrubs were classified in a contingency table of localities (more or fewer localities than predicted by the regression model) and the presence of relatives (with and without), which was analyzed using a  $\chi^2$  test. To evaluate whether the number of relatives of an NNS is related to the number of localities in which it occurs, the Spearman correlation between the numbers of native relatives and the residuals of the species from the residence time vs the number of localities model was calculated. According to DNH, the Spearman correlation should be negative, which means that an NNS found in more localities has zero relatives and that in few localities has relatives. A positive correlation would mean that NNS with more relatives would be found in more localities, and those with fewer relatives would be found in fewer localities.

### Identification of syndromes associated with species groups

To determine whether there were distinctive syndromes associated with groups of naturalized widespread and limited-spread herb and subshrub species (Fig. 1, region ML and FL), each species was characterized by a set of 50 biological attributes and usages associated with invasion potential in weed risk analysis (Data S1).

We did not use many useful biological attributes that have been used in weed risk analyses in other regions because they are not easily available or have to be assessed using observations of live plants in the field or laboratory, for example, growth rate, physiology, flower phenology, pollination mode, optimal germination period, optimal temperature interval, period of reproduction or flowering, plant height, leaf length, seed mass, seed bank, and leaf area index (Williamson & Fitter, 1996; Pyšek & Richardson, 2007; Dawson, Burslem & Hulme, 2009; Grotkopp, Erskine-Ogden & Rejmánek, 2010; Van Kleunen, Weber & Fischer, 2010). In other cases, they must be obtained from laboratory analyses, such as the size of the genome or the number of sets of chromosomes.

Fifty biological attributes and usages were selected considering their availability in the literature and/or by direct observation in herbarium specimens; they were grouped into two types: (a) biological attributes, and (b) usages. The most common usages of nonnative plant species in México are for food, erosion control or the stabilization of dunes, forage, medicinal and ornamental purposes.

A matrix with 278 rows (herb and subshrub species) and 50 columns (biological attributes and usages) was constructed to group the species (Data S1) and test DNH. Binary values were used to indicate the presence (1) or absence (0) of biological attributes and usages, and numerical values were used for the number of native relatives, localities, collection effort (number of herbarium specimens collected of NNS), residuals of the regression and residence time.

A heat map “Heatplus” package in “R” platform, (Ploner, 2014) was used to eliminate biological attributes and usages that did not contribute to the classification of NNS (Fig. S1). This technique relates the dendrograms of species based on their biological



attributes and usages with the dendrogram of attributes and usages based on their incidence in the species. The Jaccard coefficient was used to construct distance matrices using the package *ecodist* (Goslee & Urban, 2013). Dendrograms were built using the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA) with the *hclust* function in the *Stats* package (R Core Team, 2016b). The dendrograms were drawn using the package *ggplot2* (De Vries & Ripley, 2015). The number of significant groups for each dendrogram was obtained with the cophenetic coefficient to obtain the height of the cut. Eleven biological attributes and usages that did not contribute to the classification were eliminated (marked with an asterisk in Fig. S1), so the analyses were performed using the remaining 39 biological attributes and usages (Data S2).

### Identification of syndromes associated with spread to test DNH NMDS analysis

To detect species groups based on their biological attributes and usages to test DNH, we performed a nonmetric multidimensional scaling (NMDS) analysis (Oksanen, 2011) using 39 biological attributes, and usages (Table 1) among 278 species of herbs and subshrubs (Data S2). The groups produced by the NMDS analysis were identified using the K-means method (Hartigan & Wong, 1979) in the package *rpart.plot* (Milborrow, 2016). The influences of the number of relatives, number of localities, collection effort (number of herbarium specimens of NNS), residence time and residuals of the regression on the NMDS groups were evaluated using intensive permutation methods in the function “*envfit*” in the package *vegan* (Oksanen et al., 2016) with 999 permutations (Oksanen, 2017).

To test DNH in each group, the Spearman correlation and the Mann–Whitney U test were used to determine whether the number of NCR and the number of localities occupied by the NNS, and the number of localities occupied by the NNS with and without relatives were associated as predicted by DNH.

According to the predictions of DNH, (a) a negative correlation is expected between NCR at the genus level and the number of localities occupied by NNS, and (b) the number of localities occupied by species without relatives would be higher than that occupied by species with relatives.

### COSA analysis

To determine whether there were sets of biological attributes and usages (Data S2) characterizing groups of NNS (with or without close NCR) in more or fewer localities than expected (Fig. 1, region ML and FL), COSA (clustering objects on subsets of attributes) analysis was used. This analysis is appropriate when the differentiation among groups of objects is unclear and when there are objects that do not clearly belong to any of the groups (Kampert, Meulman & Friedman, 2016). It is a method involving iterations that minimize the distance among individuals. The measure used is the inverse exponential distance (Friedman & Meulman, 2004), which includes a parameter ( $\lambda$ ) that represents the closeness among objects (species in this case). Through the modification of this parameter and the size of the groups, the values of average distances within and among groups can be calculated.

**Table 1** Biological attributes and usages of nonnative species of herbs and subshrubs used. In the NMDS (a) and clustering objects on subsets of attributes COSA analyses (b).

Attributes	Abbreviations	Meaning	Analysis
<b>(a) Biological attributes</b>			
*Life cycle	A	Annual	ab
	P	Perennial	ab
	AB	Annual-Biannual	ab
	AP	Annual-Perennial	ab
*Life form	HE	Herbs	ab
	VH	Vine and climbing herbs	ab
*Classes of Angiosperms	MO	Monocotyledons	ab
	DI	Dicotyledons	a
**Growth forms	GEO	Geophyte	ab
	HEM	Hemicryptophyte	ab
	THE	Therophyte	ab
*Type of fruit and dehiscence	DE	Dehiscent fruits	a
	ID	Indehiscent fruits	ab
	DF	Dry fruits	ab
	AC	Achene	a
	CA	Capsule	ab
	CR	Caryopsis	ab
	CY	Cypsela	ab
	LE	Legume or pod	ab
	SI	Siliqua or silique	ab
***Dispersal syndrome	AN	Anemochory	ab
	AU	Autochory	ab
	BA	Barochory	a
	HY	Hydrochory	ab
	ZO	Zoochory (Endozoochory, Exozoochory or Epizoochory)	ab
Dispersal distance	N	Near: behind or very close of the source plant as in barochory	ab
	AV	Average or medium: few meters away from source plant as in autochory	ab
	H	High: dozens or hundreds of meters away for source plants as in anemochory, hydrochory and zoochory	ab
	MU	Multiple: More than two dispersal syndromes	ab

*(continued on next page)*



Table 1 (continued)

Attributes	Abbreviations	Meaning	Analysis
Size of the dispersal propagule (fruit and seed)	VS	Very small: 0–1.5 mm	ab
	S	Small: 1.6–3.5 mm	ab
	M	Medium: 3.6–7.5 mm	ab
	L	Large: 7.6–49 mm	ab
	VL	Very large: 50–1,000 mm	ab
<b>(b) Usages</b>			
Usage	COM	Comestible or food	ab
	ER	Erosion or the stabilization of dunes	ab
	FO	Forage	ab
	ME	Medicinal	ab
	OR	Ornament	ab

**Notes.**

\*Electronic databases: (*Flora of North America Editorial Committee and eds., 1993+*), (*Davidse, Sousa & Chater, 1994+*), (*eFloras, 2008*), (*Vibrans, 2004–2009*), International Legume Database & Information Service (*ILDIS, 2005*), GrassBase-The Online World Grass Flora (*Clayton et al., 2006+*) and (*USDA-NRCS, 2015*); Flora Fanerogmica del Valle de México (*Rzedowski & Rzedowski, 2005*); weed catalogs: Asteraceae (*Villaseñor et al., 2012*) and Brassicaceae (*S Rojas-Chávez & H Vibrans, 2015, unpublished data*) and specific monographs.

\*\*(*Raunkiaer, 1934*).

\*\*\*(*Dansereau & Lems, 1957; Van der Pijl, 1982*) and descriptions and images of fruit and seed morphology in (*Flora of North America Editorial Committee and eds., 1993+*; *eFloras, 2008; Vibrans, 2004–2009; USDA-NRCS, 2015; Villaseñor et al., 2012*).

The resulting COSA matrix of dissimilarity among objects was used to characterize our groups (clusters) based on the relative importance of subsets of attributes. COSA evaluates  $I_{kl}$ , the importance of attribute  $k$  in cluster  $l$  ( $C_l$ ) as inversely proportional to the dispersion,  $S_{kl}$ , of the data in attribute  $k$  for objects in cluster  $l$  ( $C_l$ ) Eq. (1):

$$S_{kl} = \frac{1}{N^2} \sum_{i,j \in C_l} d_{ijk} \alpha I_{kl}^{-1} \quad (1)$$

where  $d_{ijk}$  is the dissimilarity between objects  $i$  and  $j$  as evaluated for attribute  $k$ , and  $N$  is the number of objects. This method was implemented using the software rCOSA (*Kampert, Meulman & Friedman, 2016*). The NNS were grouped *a priori* based on two criteria: occurrence in more/fewer localities and the presence/absence of NCR. The biological attributes and usages were graphed by group according to their average relative importance value. According to the predictions of DNH, distinctive individual biological attributes and usages or syndromes are expected to distinctively characterize the *a priori*-formed groups. All analyses were performed using the platform R (*R Core Team, 2016a*).

## RESULTS

We obtained a significant regression model ( $R^2 = 0.4601$ ,  $P < 2.2e-16$ ) between the number of localities occupied by nonnative species ( $N$ ) and their adjusted residence time ( $Rt$ ) ( $N = -2.549 + 1.8213 * Rt$ ). Residence time ( $Rt$ ) explains the 46% of the variation in the localities occupied by NNS of herbs and subshrubs (Fig. 1), while for trees and shrubs, the regression model ( $N = -1.626 + 1.3352 * Rt$ ) was marginally significant ( $R^2 = 0.3327$ ,  $P = 0.001634$ );  $Rt$  explains 33.2% of the variation, but this relationship was only marginally significant.

### Occupied localities and the presence of native relatives of herbs and subshrubs

Eighty-seven percent of species had passed their lag phase ( $n = 243$ ). The species occupying more (109) or fewer localities (101) than the predicted by the regression model and their confidence limits were denominated as “present in more localities (ML) than expected by residence time” and “present in fewer localities (FL) than expected by residence time” respectively (Fig. 1). The number of species with relatives in more localities than expected (57) did not differ from the number of species without relatives (52) ( $\chi^2 = 0.27103$ , df 1,  $P = 0.3974$ ). The number of species with relatives in fewer localities than expected (45) did not differ from the number of species without relatives (56) ( $\chi^2 = 1.3925$ , df 1,  $P = 0.7742$ ).

The number of congeneric relatives was not correlated with the residuals of the regression of residence time and localities occupied by species. Spearman’s correlation coefficients were not significant for 57 and 45 species of herbs and subshrubs, respectively ( $R = -0.0336$ ,  $P = 0.7286$  and  $R = -0.0365$ ,  $P = 0.7168$ ). This indicates that the number of relatives of NNS does not determined their spread.

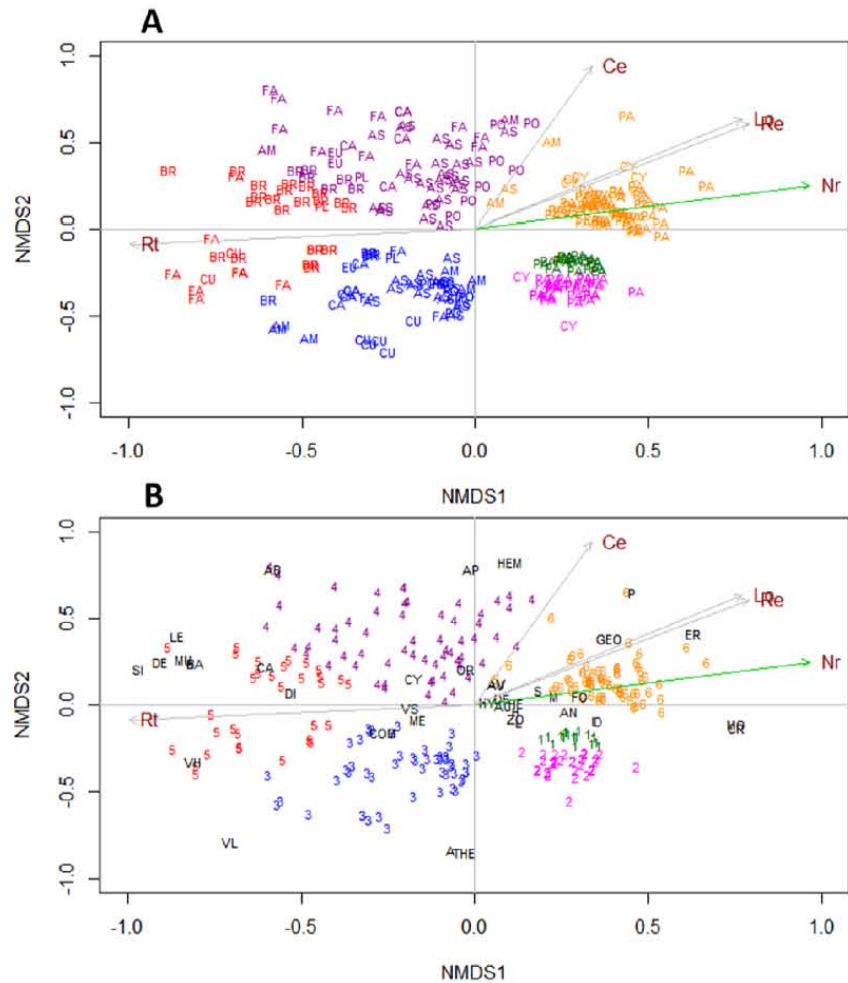
### Species groups and their link with nonnative species spread

#### Identification of syndromes

Six groups were differentiated based on the K-means method in the NMDS analysis ( $R^2 = 0.939$ ,  $Stress = 0.247$ ) according to the biological attributes and usages (Fig. 2). The permutation analysis indicated that the number of relatives (Nr) significantly influenced the formation of groups six, one and two ( $P = 0.003$ ). Group six was characterized by grasses and sedges, perennials, and geophytes that are used as forage and erosion control or the stabilization of dunes, median dispersal distance, and have small (1.6–3.5 mm) and medium-sized (3.6–7.5 mm) propagules (Figs. 2A and 2B). The groups one and two were characterized by grass and sedge species, large propagule size (7.6–49 mm), high dispersal distance, indehiscent fruits, and dispersal through zoochory and anemochory (Figs. 2A and 2B). However, when testing DNH, the correlations within each NMDS group in terms of the number of natives species and number of localities occupied by the NNS were not statistically significant ( $R_{GROUP1} = -0.1805$ ,  $P = 0.4098$ ;  $R_{GROUP2} = 0.2877$ ,  $P = 0.1103$ ;  $R_{GROUP3} = 0.1003$ ,  $P = 0.4748$ ;  $R_{GROUP4} = 0.0636$ ,  $P = 0.6265$ ,  $R_{GROUP5} = -0.2547$ ,  $P = 0.1398$  and  $R_{GROUP6} = 0.0502$ ,  $P = 0.6710$ ). The Mann–Whitney  $U$  test was also not significant ( $P > 0.05$ ) within all NMDS groups when comparing the number of localities occupied by species with and without NCR ( $U_{GROUP1} = 44.0$ ,  $P = 0.4227$ ;  $U_{GROUP2} = 73.5$ ,  $P = 0.0956$ ;  $U_{GROUP3} = 280.5$ ,  $P = 0.3637$ ;  $U_{GROUP4} = 420$ ,  $P = 0.5433$ ;  $U_{GROUP5} = 80.5$ ,  $P = 0.1042$  and  $U_{GROUP6} = 635.5$ ,  $P = 0.9245$ ). Widespread and limited-spread species were found in all groups identified in the NMDS analysis; therefore, DNH does not explain the spread of NNS.

#### Syndromes associated with species spread

There were no distinctive syndromes of biological attributes and usages characterizing the groups of species without relatives occupying more or fewer localities (Figs. 3A and 3B) than expected. However, the groups of species with relatives were characterized by distinctive

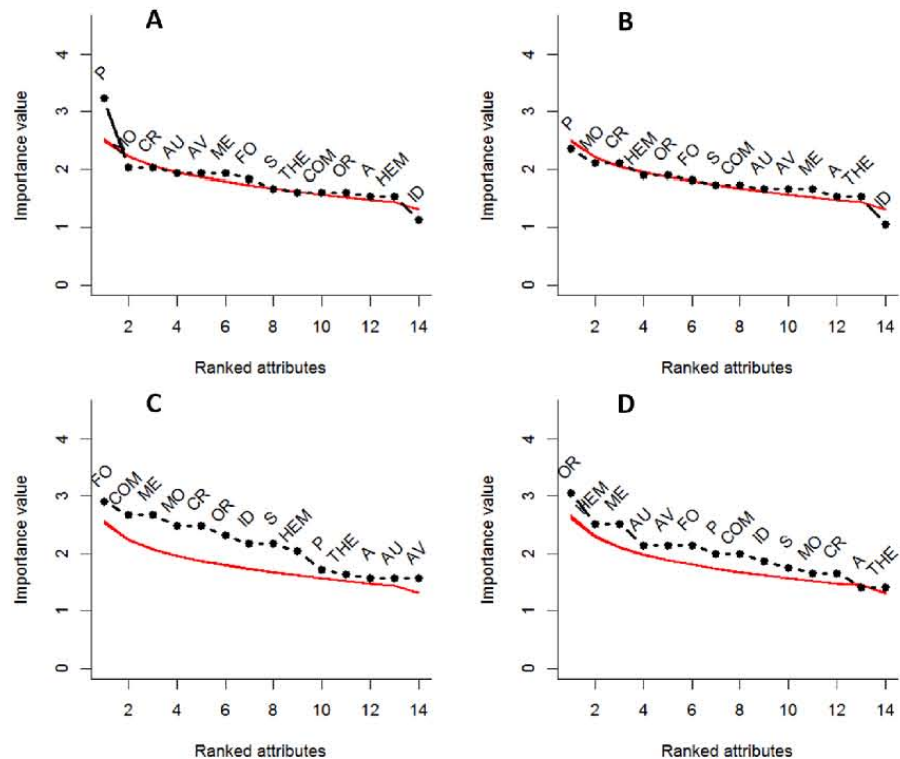


**Figure 2** Non-metric multidimensional scaling of nonnative species of herbs and subshrubs grouped with the K-means method. (A) Families and (B) biological attributes and usages. The colors of the acronyms of the families coincide with the number of the group to which the species belong: 1 green, 2 pink, 3 blue, 4 purple, 5 red, and 6 orange. The size of the vectors represents the influence on the clustering of: Nr, number of relatives; Lo, number of localities; Hs, number of herbarium specimens; Rt, residence time and Re, residuals of the regression. The vectors Nr is significant ( $P = 0.003$ ). Families: AM, Amaranthaceae; AS, Asteraceae; BR, Brassicaceae; CA, Caryophyllaceae; CU, Cucurbitaceae; CY, Cyperaceae; EU, Euphorbiaceae; FA, Fabaceae; PL, Plantaginaceae; PA, Poaceae and PO, Polygonaceae. See Table 1 for abbreviations.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.5444/fig-2](https://doi.org/10.7717/peerj.5444/fig-2)

syndromes for more (Fig. 3C) and fewer occupied localities (Fig. 3D) than expected; these two syndromes differ in terms of the average relative importance of the biological attributes and usages (Figs. 3C and 3D). The biological attributes and usages with the highest average relative importance in the syndrome characterizing the species in more localities were in decreasing order: uses as forage, comestible and medicinal, monocotyledons with caryopsis,





**Figure 3** Biological attributes and usages ranked by the values of average relative importance obtained with COSA analysis, in groups of nonnative species of herbs and subshrubs. (A) Widespread species (occupying more localities than the expected by residence time) without native relatives; (B) limited spread species (occupying fewer localities than the expected by residence time) without native relatives; (C) widespread species with native relatives and (D) limited spread species with native relatives. The red line shows the values of average importance obtained from 1000 randomizations. The black dotted line shows the observed values of average importance. If observed value is above the red line, it indicates that the value is different from that observed at random. See [Table 1](#) for abbreviations.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.5444/fig-3](https://doi.org/10.7717/peerj.5444/fig-3)

ornamental use, indehiscent fruits, small propagules (1.6–3.5 mm) and hemicryptophyte habit (Fig. 3C). The syndrome of the species in fewer localities was characterized by ornamental use, hemicryptophyte habit, medicinal use, autochory, forage use, perennial habit, comestible use, indehiscent fruits and small propagules (1.6–3.5 mm) (Fig. 3D).

## DISCUSSION

Our results contradict DNH because the kinship relations were not associated with the spread of naturalized species with residence times longer than their expected lag phase length. The expectation of differential spread between NNS with and without NCR was also not met in the whole set of NNS or within the groups of species obtained by multivariate methods.

Some studies that agree with DNH used large scales and taxonomic closeness between native and NNS at the genus level as we did in our study (Mack, 1996a; Rejmánek, 1996b; Rejmánek, 1999). However, in those studies, DNH was assessed only using the presence/absence of congeneric relatives without considering, as we did, the effect of residence time, the passage of the lag phase, the biological attributes, and usages. Another important difference between those studies and ours is México's high heterogeneity, which is reflected in its high floristic diversity (with 22,969 species), and its physiographic and biogeographic complexity (Cervantes-Zamora et al., 1990; Morrone, 2005; Villaseñor, 2016), which has no parallel in the sites used to test DNH with taxonomic closeness.

None of the studies that have tested DNH and controlled for the residence time considered the number of localities in which the NNS are present (after controlling for residence time) as a proxy for the success or failure of expansion or used naturalized species beyond their lag phase. By controlling for these variables, we assumed that we could reduce the noise of the environmental and neutral filtering that can obscure or nullify the drivers of DNH during the establishment and lag phases (Li et al., 2015). Thus, we believe that we obtained a more robust test of DNH than those performed using NNS presence/absence. The effect of NCR, if any, should be clearer after the lag phase for the species occupying more or fewer localities than expected only based on the effect of residence time. Our results indicate that the presence of NCR in a highly heterogeneous country does not hinder the spread of naturalized plant species; these results agree with the general trend found for regions showing that DNH was not supported at the regional scale (Ma et al., 2016).

A possible explanation for the disagreement between our results and the evidence in favor of DNH is that México occurs mostly outside the highly plant-invaded latitudinal bands (Rejmánek, 1996a; Sax, 2001), and it also lacks the insularity that results in high susceptibility to invasions, such as in Australia. Only 2.7% of México's flora is composed of NNS (Villaseñor & Espinosa-García, 2004), whereas 15% and 30.6% of the floras of Australia and California are composed of NNS, respectively (Rejmánek, 1996a; Ornduff, Faber & Wolf, 2003; *Invasive Plants and Animals Committee*, 2016). We speculate that highly invaded regions allow the detection of the predictions of DNH, whereas lightly invaded and highly heterogeneous regions will not allow for such detection. Thus, a low degree of invasion and high heterogeneity would lower the probability of an encounter between an invader and a native relative. Moreover, at the country or state scale under highly heterogeneous conditions, nonnative and native species can be present simultaneously even if they do not occur within the same community.

Contradictory results using different scales might also be resolved if DNH is relevant at the local scale (Pellock et al., 2013), and the consequences of up scaling may or may not support DNH depending on the heterogeneity of the territory at larger scales. For example, in a large territory with low heterogeneity, the consequences of DNH at the local scale will be maintained, but they will not be maintained if the heterogeneity is high. Thus, either the heterogeneity of the invaded range that we used is not appropriate for testing DNH in naturalized species, or this hypothesis is not effective at regional or country scales when their degree of invasion is low.



The coexistence between NNS and their NCR may also depend on the disturbance intensity. Even within the same community, disturbed areas with conditions that differ greatly from the natural disturbance regime exclude native species and foster invasion by NNS (Catford, Jansson & Nilsson, 2009), but in the areas with the natural disturbance regime, the native species predominate.

To answer whether DNH could operate only for specific functional or taxonomic groups, we first used NMDS to identify groups of species based on biological attributes or usage to test DNH. Then, we formed four species groups (determined by taxonomic closeness and spread) that are useful for testing DNH using COSA analysis to determine whether there are biological attributes or usage types associated with the expected effects of native species on the spread of NNS.

Nonnative species groups were found with the NMDS analysis, but the predictions of DNH were not met for any of the groups. Although we observed some correlated biological attributes that defined some groups (which coincide with taxonomic families), none of those biological attributes or usages were associated with the spread of the species. We expected the formation of groups containing mostly widespread species or groups containing mostly limited-spread species such that the groups' defining biological attributes and usages could be used to predict the potential spread of a recently arrived species. At the same time, we expected that if DNH is correct, the grouped widespread species would have no NCR, and the grouped species with limited-spread would have NCR. None of our expectations were met; therefore, the groups found with NMDS are not useful for risk analysis, and the grouped species did not support DNH.

Although the NMDS analysis was used for grouping NNS, its grouping algorithms were not suitable for meeting our expectations. Thus, we changed the methodological approach using COSA analysis, in which the grouping was done *a priori*, asking whether the biological attributes and usages were associated with the groups.

We grouped the NNS following two criteria: whether they were found in more or fewer localities and the presence/absence of NCR. We expected that if DNH explained the spread of NNS as a function of the presence of NCR, then we would find distinctive syndromes or single traits characterizing the groups. Contrary to our expectation, no single distinctive biological attributes, usages or syndromes characterized groups of NNS without NCR occupying more or fewer localities than expected. Instead, two syndromes associated with the two groups (widespread and limited-spread species) with NCR were detected. Both syndromes share some biological attributes and usages that differ in their average relative importance for each group.

In the syndrome associated with widespread NNS with relatives, the usage types of forage, comestible, and medicinal plants (Fig. 3C) predominated, with high importance values over those of most biological attributes. For the limited-spread NNS with close relatives the ornamental and medicinal were predominant (Fig. 3D). This can be explained because most of the species used as forage belong to Poaceae and Leguminosae, which were likely intentionally introduced to México (Challenger et al., 1998; Mack, 2003). Moreover, several species of grasses have been introduced mainly as forages and secondarily as ornamentals (Beetle, 1983; Villaseñor & Espinosa-García, 2004). Eventually, many of the intentionally

introduced species escaped from cultivation, becoming feral and naturalizing in México (reviewed in [Espinosa-García & Villaseñor, 2017](#)). These intentional introductions, mainly for forage, usually imply that several introduction events with a great number of propagules occurred ([Kolar & Lodge, 2001](#); [Lockwood, Cassey & Blackburn, 2005](#)), allowing naturalization in spite of the presence of NCR. Our results coincide with those in which propagule pressure allowed the establishment of invasive species and was more important than biological traits that may interfere with the establishment and naturalization of NNS ([Dawson, Burslem & Hulme, 2009](#)).

Nonnative species have been propagated and commercialized because of their uses ([Williamson, 1996](#); [Mack, 2003](#); [Pyšek et al., 2003](#)), which is important in explaining and predicting nonnative establishment and/or naturalization ([Mack, 1991](#); [Kowarik, 2005](#); [Lockwood, Cassey & Blackburn, 2005](#)). For example, the high demand and importation of nonnative plant species over a long period increased their naturalization, favoring plant invasions ([Williamson & Fitter, 1996](#); [Pemberton & Liu, 2009](#)). High propagule pressure enables NNS to overcome ecological filters in different stages of the invasion process, favoring naturalization and invasion; the continuous introduction of propagules allows the entry of new genetic materials, the formation of hybrids and the selection of new varieties that favor locally adapted biotypes ([Wilson et al., 2007](#)). The species introduced as a result of high propagule pressure show rapid evolution and local adaptation, which enable them to occupy a wide range of new habitats ([Oduor, Leimu & Kleunen, 2016](#)). Furthermore, useful NNS have been more invasive than those that are not useful due to assisted propagation, protection from pests and propagule pressure ([Williamson, 1996](#)).

Although some of the biological attributes that characterized the lower than expected spread group ([Fig. 3D](#)) have been reported in successful invasive species of semi-natural habitats ([Pyšek & Richardson, 2007](#)), their presence could be explained if many of these species colonized all the few suitable habitats available in the new range. The spread of these NNS in few localities does not mean that they have failed in their expansion or their “invasion”; an explanation would be that the species are found in areas where geographic barriers exist that have not allowed them to reach other suitable habitats. The explanations of the availability of few suitable habitats and the separation from suitable habitats by geographic barriers can be verified by modeling the potential distributions of these species.

Another explanation for widespread species with NCR would be Darwin’s preadaptation hypothesis (DPH), which proposes that the niche similitude between nonnatives and their NCR will enable their coexistence in the new range ([Duncan & Williams, 2002](#); [Diez et al., 2008](#)). Our results do not support DPH because the expected pattern of widespread species with NCR was found only in one of the four groups ([Fig. 3C](#)); the other group of widespread species has no NCR ([Fig. 3A](#)). Furthermore, the expected limited-spread when NCR is absent was found in only one ([Fig. 3B](#)) of the remaining groups. Neither DNH nor DPH satisfactorily explains the spread of naturalized plants for which historical factors (introduction frequency and usage) can be more important than biological factors in determining their geographical spread ([Castro et al., 2005](#)).

We expected that syndromes were better than the sum of individual scores of biological attributes and usages in predicting which species will become invasive and which will be



just additions to the local biodiversity. Although single biological attributes and usages are shared between NNS that occupy more and fewer localities than predicted, their average relative importance differs. These results suggest that syndromes favor the naturalization of species more than individual traits. However, we found that these sets of biological attributes and usages have no diagnostic value for risk analyses of naturalized species.

There is still no definite invasion syndrome (Lloret *et al.*, 2005) nor has it been possible to find generalizations of biological attributes that determine the invasion success of exotic species; our results agree with these assertions.

DNH integrates Darwin's ideas that were later formalized into eight hypotheses that explain the antagonistic effects of natives on nonnatives (Catford, Jansson & Nilsson, 2009), and therefore, the DNH is now firmly included in the theoretical framework of invasion ecology in spite of the contradictory results in its testing. The contradictory results of tests of DNH may be explained considering that the predictions derived from that hypothesis can be affected by many variables other than kinship, competition and the effect of natural enemies. For example, environmental neutral selection and the ever-changing environments during the invasion process may or may not favor the driving processes of DNH (Li *et al.*, 2015).

Additionally, as we have shown, there are biological, environmental and anthropogenic factors that interact with one another (Wilson *et al.*, 2007) and that can contribute to the understanding of the success of the invasion process, but they have not been considered in some studies because of the complexity in obtaining such information for hundreds of NNS. Studies are needed at the local or community scales in lightly invaded areas to test the effect of kinship relationships on the extent of the dispersal of naturalized NNS to determine whether it is appropriate to use DNH in risk analysis.

## CONCLUSIONS

### Theoretical implications

Darwin's naturalization hypothesis did not explain the spread of naturalized species in a highly heterogeneous country. This implies that the intense competition between close relative species and the transfer of native enemies to the nonnative relatives as predicted by the DNH did not occur at all or with enough intensity to exclude the nonnative relatives. By focusing on naturalized species and discounting the effect of residence time, we expected to obtain a clean signal of the operation of the DNH drivers by reducing the effect of neutral filtering and the changes that occur over the invasion process. We did not detect any signal of the operation of the DNH drivers when considering all the NNS or groups of them.

Several variables could have prevented the drivers of DNH from operating: disturbance, spatial isolation among relatives in large and heterogeneous environments, and the effects of high and repeated propagule pressure, which is aided by human protection among useful NNS. The inclusion of these variables in future DNH tests should generate a clearer understanding of the operation of competition between closely related native and NNS and the effect of native natural enemies on NNS. The general pattern is that DNH is supported at the local scale (Ma *et al.*, 2016), but tests of that hypothesis have not included mosaics



of varying perturbation intensity with various propagule pressure treatments including human protection of the nonnatives. Long-term monitoring of the invasion process is also needed.

Additionally, it is necessary to know whether the mechanisms of DNH operate differentially in the invasion stages or whether they fail and whether they operate as environmental filters that leave a trace that can be detected in the late stages of the invasion process.

### **Practical implications**

Our results suggest that DNH is not applicable to naturalized species in México, and it would therefore not be functional in risk analyses of naturalized species at the regional scale in highly heterogeneous countries. The functionality of DNH in the early stages of the invasion process remains to be determined; it has been reported that DNH is functional in the establishment stage (*Pellock et al., 2013*), but we do not know of a test of DNH during the lag phase.

We found syndromes defined by sets of biological attributes and uses in some groups of NNS with relatives, which were not functional in risk analyses of naturalized species. The characteristics alone were never diagnostic of any group of NNS, so care must be taken to assign a value to a single biological attribute in risk analyses. This implies that we should evaluate the ways in which risk analyses are conducted where the independence of the characteristics is assumed when in fact they can be correlated or sets of them could be important in the prediction of the probability that an NNS will become invasive.

### **ACKNOWLEDGEMENTS**

We are particularly grateful to Dr. Heike Vibrans for her valuable assistance in reviewing some biological attributes as well as providing us with data from herbarium records of species of the family Brassicaceae and an unpublished catalog of the Brassicaceae in México. Dr. José Luis Villaseñor and Dr. Vibrans provided valuable insights as members of JSB's tutorial committee. We are grateful to two anonymous reviewers and editor of PeerJ for their helpful observations and suggestions that greatly improved the present work. This research is part of the postgraduate studies of J Sánchez-Blanco as partial fulfillment for a doctoral degree. She acknowledges the the Programa of Posgrado en Ciencias Biológicas of Universidad Nacional Autónoma de México for the training received during her graduate studies.

### **ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS**

#### **Funding**

This work was supported by Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM (PO-FJEG), personal funds from Francisco Javier Espinosa-García and the doctoral fellowship given to Judith Sánchez-Blanco by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-480480). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

### Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad.

UNAM (PO-FJEG).

Francisco Javier Espinosa-García.

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: CONACYT-480480.

### Competing Interests

The authors declare there are no competing interests.

### Author Contributions

- Judith Sánchez-Blanco conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, approved the final draft.
- Ernesto V. Vega-Peña performed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, authored or reviewed drafts of the paper, approved the final draft.
- Francisco J. Espinosa-García conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, authored or reviewed drafts of the paper, approved the final draft.

### Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The raw data are provided as [Supplemental Files](#).

### Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.5444#supplemental-information>.

## REFERENCES

- Ahern GR, Landis AD, Reznicek AA, Schemske WD. 2010. Spread of exotic plants in the landscape: the role of time, growth habit, and history of invasiveness. *Biological Invasions* 12:3157–3169 DOI [10.1007/s10530-010-9707-x](https://doi.org/10.1007/s10530-010-9707-x).
- Aikio S, Duncan RP, Hulme PE. 2010. Lag-phases in alien plant invasions: separating the facts from the artefacts. *Oikos* 119:370–378 DOI [10.1111/j.1600-0706.2009.17963.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17963.x).
- Beetle AA. 1983. *Las gramíneas de México Tomo 1. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos SARH. Comisión Técnica Consultiva de Coeficientes de Agostadero COTECOCA.*
- Bezeng SB, Davies JT, Yessoufou K, Maurin O, Van der Bank M. 2015. Revisiting Darwin's naturalization conundrum: explaining invasion success of non-native trees and shrubs in southern Africa. *Journal of Ecology* 103:871–879 DOI [10.1111/1365-2745.12410](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12410).

- Blanco y Fernández de la Caleyá P, Espejo SA, López FAR. 2010.** Catálogo del herbario de la Real Expedición Botánica de Nueva España 1787–1803, conservado en el Real Jardín Botánico de Madrid. In: *Expedición Botánica de Nueva España (1787–1803)*. Madrid: Consejo Superior de Investigación Científica del Real Jardín Botánico, CSIC, 687.
- Carboni M, Münkemüller T, Gallien L, Lavergne S, Acosta A, Thuiller W. 2013.** Darwin's naturalization hypothesis: scale matters in coastal plant communities. *Ecography* **36**:560–568 DOI [10.1111/j.1600-0587.2012.07479.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07479.x).
- Castro SA, Figueroa JA, Muñoz-Schick M, Jaksic FM. 2005.** Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and Distributions* **11**:183–191 DOI [10.1111/j.1366-9516.2005.00145.x](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00145.x).
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C. 2009.** Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* **15**:22–40 DOI [10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x).
- Cervantes-Zamora Y, Cornejo-Olgín S, Lucero-Márquez R, Espinoza-Rodríguez J, Miranda-Viquez E, Pineda-Velázquez A. 1990.** *Provincias fisiográficas de México, Clasificación de Regiones Naturales de México II, IV.10.2. Atlas Nacional de México. V. II. Scale 1:4 000 000*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Challenger A, Caballero J, Zarate S, Elizondo R. 1998.** *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Sierra Madre, S.C.
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H. 2006+.** World grass species: descriptions, identification, and information retrieval. Available at <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> (accessed on 8 November 2015–30 March 2016; 09:30 GMT).
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ. 2006.** Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* **8**:1023–1037 DOI [10.1007/s10530-005-3735-y](https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y).
- Crooks JA. 2005.** Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* **12**:316–329 DOI [10.2980/i1195-6860-12-3-316.1](https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-316.1).
- Daehler CC. 2001.** Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist* **158**:324–330 DOI [10.1086/321316](https://doi.org/10.1086/321316).
- Dansereau PE, Lems K. 1957.** The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal* **71**:1–52.
- Davidse G, Sousa SM, Chater AO (eds.) 1994+.** Flora Mesoamericana (W3FM). Available at <http://www.tropicos.org/Project/FM> (accessed on 1 September 2014–29 March 2015).
- Dávila P, Mejía SMT, Gómez-Sánchez M, Valdés-Reyna J, Ortiz JJ, Morín C, Castrejón J, Ocampo A. 2006.** *Catálogo de las Gramíneas de México*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad.



- Dawson W, Burslem DFRP, Hulme PE. 2009.** Factors explaining alien plant invasion success in a tropical ecosystem differ at each stage of invasion. *Journal of Ecology* 97:657–665 DOI 10.1111/j.1365-2745.2009.01519.x.
- De Vries A, Ripley BD. 2015.** Create dendrograms and tree diagrams using ggplot2. Available at <https://github.com/andrie/ggdendro> (accessed on 09 June 2015).
- Dehnen-Schmutz K, Touza J, Perrings C, Williamson M. 2007.** A century of the ornamental plant trade and its impact on invasion success. *Diversity and Distributions* 13:527–534 DOI 10.1111/j.1472-4642.2007.00359.x.
- Diez JM, Sullivan JJ, Hulme PE, Edwards G, Duncan RP. 2008.** Darwin’s naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters* 11:674–681 DOI 10.1111/j.1461-0248.2008.01178.x.
- Diez JM, Williams PA, Randall RP, Sullivan JJ, Hulme PE, Duncan RP. 2009.** Learning from failures: testing broad taxonomic hypotheses about plant naturalization. *Ecology Letters* 12:1174–1183 DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01376.x.
- Duncan RP, Williams PA. 2002.** Ecology: Darwin’s naturalization hypothesis challenged. *Nature* 417:608–609 DOI 10.1038/417608a.
- eFloras. 2008.** eFloras. Published on the internet. Available at <http://www.efloras.org> (accessed on 2 September 2015–May 2016).
- Espinosa-García FJ, Sánchez-Blanco J, Bravo MAE, Vega-Peña EV. 2013.** Estimación de la tasa de diseminación de plantas invasoras como criterio para el análisis de riesgo de especies naturalizadas. In: *XXI Congreso Latinoamericano de Malezas y XXXIV Congreso Mexicano de la ASOMECEMA Asociación Latinoamericana de malezas, Facultad de Agronomía de la UAS y Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México*. Cancún, Quintana Roo.
- Espinosa-García FJ, Sánchez-Blanco J, Medina ME, Sánchez-Blanco C. 2003.** Informe final del proyecto U024 “Malezas introducidas en México” junto con base de datos con 10,071 registros curatoriales. México: Entregado a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Available at <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfU024.pdf>.
- Espinosa-García FJ, Villaseñor JL. 2017.** Biodiversity, distribution, ecology and management of non-native weeds in Mexico: a review. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:76–96 DOI 10.1016/j.rmb.2017.10.010.
- Flora of North America Editorial Committee (eds.) 1993+.** Flora of North America North of Mexico. Available at <http://www.efloras.org/> (accessed on September 2015–February 2016).
- Friedman JH, Meulman JJ. 2004.** Clustering objects on subsets of attributes (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 66:815–849 DOI 10.1111/j.1467-9868.2004.02059.x.
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L. 1999.** Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13:422–426 DOI 10.1046/j.1523-1739.1999.013002422.x.

- Goslee S, Urban D. 2013.** Dissimilarity-based functions for ecological analysis. Available at <http://cran.r-hub.org/src/contrib/Descriptions/ecodist.html> (accessed on 12 March 2013).
- Grotkopp E, Erskine-Ogden J, Rejmánek M. 2010.** Assessing potential invasiveness of woody horticultural plant species using seedling growth rate traits. *Journal of Applied Ecology* 47:1320–1328 DOI 10.1111/j.1365-2664.2010.01878.x.
- Groves RH. 2006.** Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica* 48:111–120 DOI 10.1007/s10681-006-5945-5.
- Hamilton MA, Murray BR, Cadotte MW, Hose GC, Baker AC, Harris CJ, Licari D. 2005.** Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters* 8:1066–1074 DOI 10.1111/j.1461-0248.2005.00809.x.
- Hartigan JA, Wong MA. 1979.** A K-means clustering algorithm. *Applied Statistics* 28:100–108 DOI 10.2307/2346830.
- ILDIS. 2005.** International Legume Database & Information Service. World Database of Legumes. Version 10. Available at <http://www.ildis.org/> (accessed on November 2015).
- Invasive Plants and Animals Committee. 2016.** *Australian weeds strategy 2017–2027*. Canberra: Australian Government Department of Agriculture and Water Resources, 43.
- Kampert MM, Meulman JJ, Friedman JH. 2016.** rCOSA: a software package for clustering objects on subsets of attributes. *Journal of Classification* 34:514–547 DOI 10.1007/s00357-017-9240-z.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001.** Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199–204 DOI 10.1016/S0169-5347(01)02101-2.
- Kowarik I. 1995.** Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek PK, Prach M, Rejmánek M, Wade PM, eds. *Plant invasions: general aspects and special problems*. Amsterdam: S. P. B. Academic Publishing, 15–38.
- Kowarik I. 2005.** Urban ornamentals escaped from cultivation. In: Gressel J, ed. *Crop ferality and volunteerism*. Boca Raton: CRC Press, Taylor and Francis Group, 97–121.
- Küster EC, Kühn I, Bruelheide H, Klotz S. 2008.** Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology* 96:860–868 DOI 10.1111/j.1365-2745.2008.01406.x.
- Lambdon PW, Hulme PE. 2006.** How strongly do interactions with closely-related native species influence plant invasions? Darwin’s naturalization hypothesis assessed on Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* 33:1116–1125 DOI 10.1111/j.1365-2699.2006.01486.x.
- Leung B, Lodge DM, Finnoff D, Shogren JF, Lewis MA, Lamberti G. 2002.** An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269:2407–2413 DOI 10.1098/rspb.2002.2179.



- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua ZS, Shu HY, Li JT, Shu WS. 2015. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters* **18**:1285–1292 DOI [10.1111/ele.12522](https://doi.org/10.1111/ele.12522).
- Lloret F, Médail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P, Hulme PE. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* **93**:512–520 DOI [10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x).
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:223–228 DOI [10.1016/j.tree.2005.02.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004).
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* **15**:904–910 DOI [10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x).
- Ma C, Li S-P, Pu Z, Tan J, Liu M, Zhou J, Li H, Jiang L. 2016. Different effects of invader—native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: a meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: The Royal Society* **283(1838)**:1–8 DOI [10.1098/rspb.2016.0663](https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0663).
- Mack RN. 1991. The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. *Economic Botany* **45**:257–273 DOI [10.1007/BF02862053](https://doi.org/10.1007/BF02862053).
- Mack RN. 1996a. Biotic barriers to plant naturalization. In: Moran VC, Hoffman JH, eds. *Proceedings of the IX international symposium on biological control of weeds*. Stellenbosch, South Africa, 19–26.
- Mack RN. 1996b. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* **78**:107–121 DOI [10.1016/0006-3207\(96\)00021-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00021-3).
- Mack RN. 2003. Plant naturalizations and invasions in the Eastern United States: 1634–1860. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **90**:77–90 DOI [10.2307/3298528](https://doi.org/10.2307/3298528).
- Milborrow S. 2016. Plot 'rpart' models: an enhanced version of 'plot.rpart'. Available at <http://www.milbo.org/rpart-plot> (accessed on 30 September 2016).
- Mociño JM, Sessé MD. 2010a. Familia Chloranthaceae a Euphorbiaceae. La Real Expedición Botánica a Nueva España por José Mariano Mociño y Martín de Sessé. Siglo xxi editores, S.A. de C.V. Universidad Nacional Autónoma de México. Coordinación de humanidades. Instituto de Biología UNAM. Filológicas, 1810–2010 Bicentenario de la Independencia de México. Hunt Institute for Botanical Documentation, A research division of Carnegie Mellon University Pittsburgh, Pennsylvania. Real Jardín Botánico CSIC. Gobierno de España Ministerio de Ciencia e Innovación. CSIC. México, D.F.: Editorial Impresora Apolo, S.A. de C.V., p. 368.
- Mociño JM, Sessé MD. 2010b. Familia Fabaceae a Krameriaceae. La Real Expedición Botánica a Nueva España por José Mariano Mociño y Martín de Sessé. Siglo xxi editores, S.A. de C.V. Universidad Nacional Autónoma de México. Coordinación de humanidades. Instituto de Biología UNAM. Filológicas, 1810–2010 Bicentenario de la Independencia de México. Hunt Institute for Botanical Documentation, A research division of Carnegie Mellon University Pittsburgh, Pennsylvania. Real

- Jardín Botánico CSIC. Gobierno de España Ministerio de Ciencia e Innovación. CSIC. México, D.F.: Editorial Impresora Apolo, S.A. de C.V., p. 345.
- Morrone JJ. 2005.** Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista mexicana de biodiversidad* **76**:207–252.
- Oduor AM, Leimu R, Kleunen M. 2016.** Invasive plant species are locally adapted just as frequently and at least as strongly as native plant species. *Journal of Ecology* **104**:957–968 DOI 10.1111/1365-2745.12578.
- Oksanen J. 2011.** Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. R package version 1(7):1–43. Available at <http://phylodiversity.net/azanne/csfa/images/8/85/Vegan.pdf> (accessed on 8 September 2017).
- Oksanen J. 2017.** Vegan: an introduction to ordination. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/intro-vegan.pdf> (accessed on 8 September 2017).
- Oksanen J, Blanchet GF, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, Wagner H. 2016.** vegan: community ecology package. Available at <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan> (accessed on 26 February 2016).
- Ornduff R, Faber PM, Wolf TK. 2003.** *Introduction to California plant life: revised edition*. Berkeley: Univ of California Press.
- Park DS, Potter D. 2013.** A test of Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe shows that close relatives make bad neighbors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**:17915–17920 DOI 10.1073/pnas.1309948110.
- Park DS, Potter D. 2015.** A reciprocal test of Darwin's naturalization hypothesis in two mediterranean-climate regions. *Global Ecology and Biogeography* **24**:1049–1058 DOI 10.1111/geb.12352.
- Pellock S, Thompson A, He KS, Mecklin CJ, Yang J. 2013.** Validity of Darwin's naturalization hypothesis relates to the stages of invasion. *Community Ecology* **14**(2):172–179 DOI 10.1556/ComEc.14.2013.2.7.
- Pemberton RW, Liu H. 2009.** Marketing time predicts naturalization of horticultural plants. *Ecology* **90**:69–80 DOI 10.1890/07-1516.1.
- Ploner A. 2014.** Heatmaps with row and/or column covariates and colored clusters. R package Heatplus 2.12.0. Available at <https://rdrr.io/bioc/Heatplus/> (accessed on 14 October 2016).
- Procheş Ş, Wilson JRU, Richardson DM, Rejmánek M. 2008.** Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Global Ecology and Biogeography* **17**:5–10 DOI 10.1111/j.1466-8238.2007.00333.x.
- Pyšek P, Jarošík V. 2005.** Residence time determines the distribution of alien plants. In: Inderjit, ed. *Invasive plants: ecological and agricultural aspects*. Birkhäuser Verlag: Springer Science + Business Media, 77–96.
- Pyšek P, Jarošík V, Müllerová J, Pergl J, Wild J. 2008.** Comparing the rate of invasion by *Heracleum mantegazzianum* at continental, regional, and local scales. *Diversity and Distributions* **14**:355–363 DOI 10.1111/j.1472-4642.2007.00431.x.



- Pyšek P, Manceur AM, Alba C, McGregor KF, Pergl J, Štajerová K, Chytrý M, Danielka J, Kartesz J, Klimešová J. 2015. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time. *Ecology* 96:762–774 DOI 10.1890/14-1005.1.
- Pyšek P, Richardson DM. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W, ed. *Biological invasions ecological studies (Analysis and Synthesis)*. Verlag: Springer, 97–125.
- Pyšek P, Sádlo J, Mandák B, Jarošík V. 2003. Czech alien flora and the historical pattern of its formation: what came first to Central Europe? *Oecologia* 135:122–130 DOI 10.1007/s00442-002-1170-7.
- Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford: Clarendon Press.
- R Core Team. 2016a. R: a language and environment for statistical computing, version 3.3.0. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at <https://www.R-project.org/> (accessed on 27 February 2016).
- R Core Team. 2016b. The R Stats package 3.3.0. Available at <http://www.R-project.org> (accessed on 8 September 2017).
- Rejmánek M. 1996a. Species richness and resistance to invasions. In: Orians GH, Dirzo R, Cushman JH, eds. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests ecological studies (Analysis and Synthesis)*. Vol. 122. Berlin: Springer, 153–172.
- Rejmánek M. 1996b. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78:171–181 DOI 10.1016/0006-3207(96)00026-2.
- Rejmánek M. 1999. Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken Å, eds. *Invasive species and biodiversity management*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 79–102.
- Rejmánek M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25:497–506 DOI 10.1046/j.1442-9993.2000.01080.x.
- Rejmánek M, Richardson DM. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655–1661 DOI 10.2307/2265768.
- Ricciardi A, Atkinson SK. 2004. Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters* 7:781–784 DOI 10.1111/j.1461-0248.2004.00642.x.
- Richardson DM, Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30:409–431 DOI 10.1191/0309133306pp490pr.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93–107 DOI 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x.
- Rouget M, Richardson DM. 2003. Inferring process from pattern in plant invasions: a semimechanistic model incorporating propagule pressure and environmental factors. *The American Naturalist* 162:713–724 DOI 10.1086/379204.

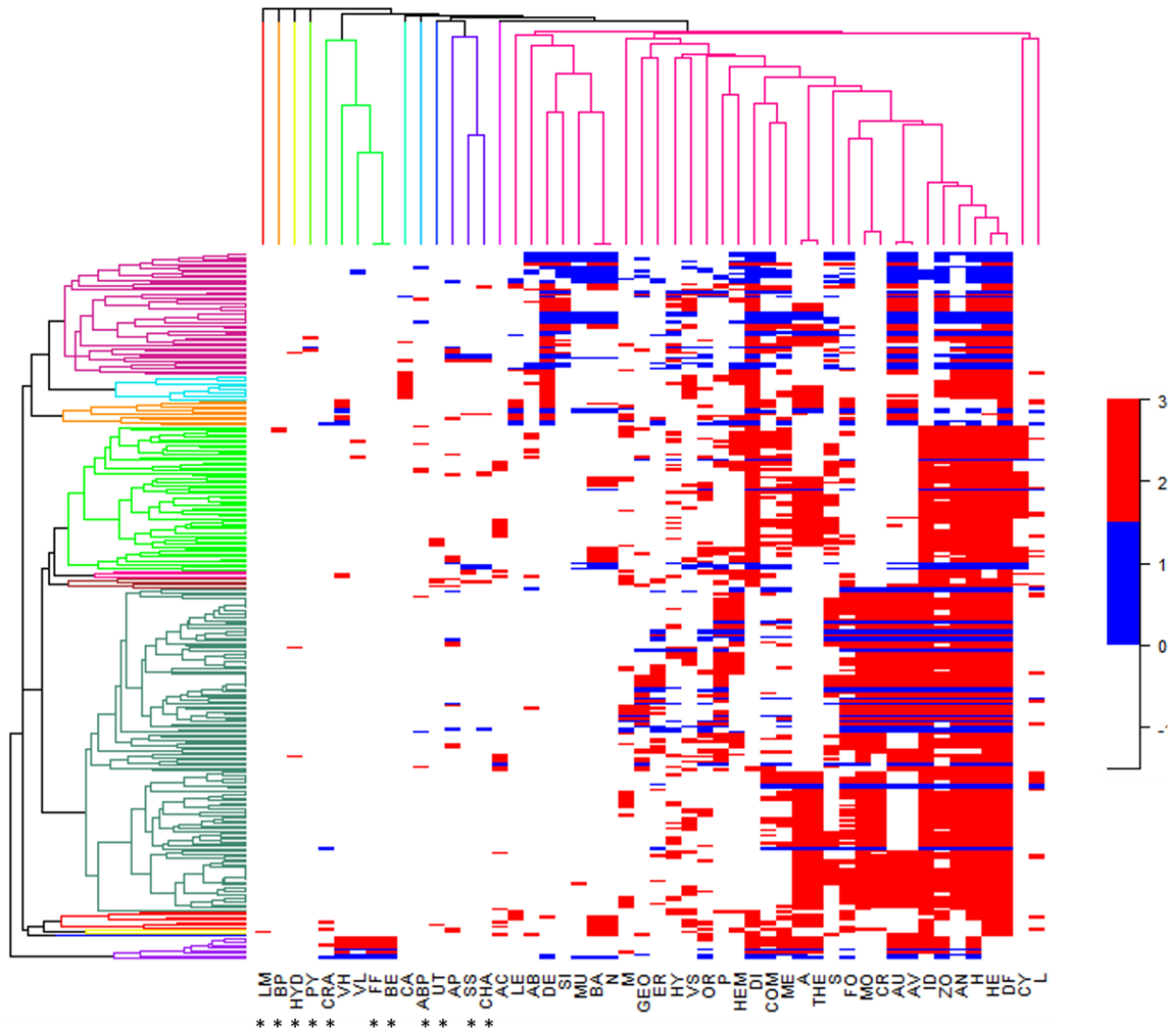


- Rzedowski GC, Rzedowski J. 2005. Flora Fanerógamica del Valle de México. Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología, A.C.; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sánchez-Blanco J, Sánchez-Blanco C, Sousa SM, Espinosa-García FJ. 2012. A assessing introduced Leguminosae in Mexico to identify potentially high-impact invasive species. *Acta Botanica Mexicana* 100:43–79.
- Sánchez-Ken JG, Zita-Padilla G, Mendoza CM. 2012. *Catálogo de las gramíneas malezas nativas e introducidas de México*. México: Asociación Mexicana de la Maleza, A.C. Instituto de Biología de la UNAM; Universidad Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario.
- Sax D. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography* 28:139–150  
DOI 10.1046/j.1365-2699.2001.00536.x.
- Schaefer H, Hardy OJ, Silva L, Barraclough TG, Savolainen V. 2011. Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores. *Ecology Letters* 14:389–396  
DOI 10.1111/j.1461-0248.2011.01600.x.
- Strauss SY, Lau JA, Carroll SP. 2006. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecology Letters* 9:357–374 DOI 10.1111/j.1461-0248.2005.00874.x.
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Environmental Sciences* 103:5841–5845 DOI 10.1073/pnas.0508073103.
- Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, De Bello F, Münkemüller T, Roquet C, Lavergne S. 2010. Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. *Diversity and Distributions* 16:461–475 DOI 10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x.
- USDA-NRCS. 2015. The PLANTS database. Available at <http://www.plants.usda.gov> (accessed on 15 October–30 December 2015).
- Van der Pijl L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Van Kleunen M, Weber E, Fischer M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13:235–245  
DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01418x.
- Vibrans H. 2004. Malezas de México. Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cassuarinaceae, Cucurbitaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Plantaginaceae, Polygonaceae y Poaceae. Available at <http://www.conabio.gob.mx> (accessed on 17 May 2014–2 November 2015).
- Villaseñor RJL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87:559–902 DOI 10.1016/j.rmb.2016.06.017.
- Villaseñor RJL, Espinosa-García FJ. 1998. *Catálogo de malezas de México*. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario, Fondo de Cultura Económica.
- Villaseñor RJL, Espinosa-García FJ. 2004. The alien flowering plants of México. *Diversity and Distributions* 10:113–123 DOI 10.1111/j.1366-9516.2004.00059.x.

- Villaseñor R JL, Ortiz E, Hinojosa-Espinosa O, Segura-Hernández G. 2012.** Especies de la Familia Asteraceae Exóticas a la Flora de México. Secretaría de Agricultura, Ganadería Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA)/Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA)/Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario (CONACOFI)/Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)/Sociedad Mexicana de Ciencia de la Maleza (SOMECIMA). México, DF, México.
- Williamson M. 1996.** *Biological invasions*. London: Chapman & Hall.
- Williamson MH, Fitter A. 1996.** The characters of successful invaders. *Biological Conservation* **78**:163–170 DOI [10.1016/0006-3207\(96\)00025-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00025-0).
- Wilson JRU, Richardson DM, Rouget M, Procheş, Amis MA, Henderson L, Thuiller W. 2007.** Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions* **13**:11–22 DOI [10.1111/j.1366-9516.2006.00302.x](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00302.x).
- Wu SH, Chaw SM, Rejmánek M. 2003.** Naturalized Fabaceae (Leguminosae) species in Taiwan: the first approximation. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* **44**:59–66.

**SUPPLEMENTARY INFORMATION**

Supplementary Information for this article can be found on line at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.5444#supplemental-information> (Database for 305 nonnative species used for the regression analysis between adjusted residence time and the number of localities occupied and Database of biological attributes and usages of 278 nonnative species of herbs and subshrubs used to generate a heat map).



**Figure S1.** Heat map of nonnative species of herbs and subshrubs and biological attributes and usages. \*Biological attributes and usages eliminated (did not contribute to the classification of NNS).

**Table S1.** List of nonnative species of herbs and subshrubs included in the study.

\* = Species with residence time smaller than 54 years.

<b>Num.</b>	<b>SPECIES</b>	<b>FAMILY</b>
1	<i>Atriplex patula</i> L.	AMARANTHACEAE
2	<i>Atriplex rosea</i> L.	AMARANTHACEAE
3	<i>Atriplex semibaccata</i> R.Br.	AMARANTHACEAE
4	<i>Atriplex suberecta</i> I.Verd.	AMARANTHACEAE
5	<i>Bassia hyssopifolia</i> (Pall.) Kuntze	AMARANTHACEAE
6	<i>Beta vulgaris</i> L.	AMARANTHACEAE
7	<i>Chenopodium giganteum</i> D.Don	AMARANTHACEAE
8	<i>Chenopodium glaucum</i> L.	AMARANTHACEAE
9	<i>Chenopodium murale</i> L.	AMARANTHACEAE
10	<i>Kochia scoparia</i> (L.) Schrad.	AMARANTHACEAE
11	<i>Salsola tragus</i> L.	AMARANTHACEAE
12	<i>Anthemis cotula</i> L.	ASTERACEAE
13	<i>Artemisia absinthium</i> L.	ASTERACEAE
14	<i>Bellis perennis</i> L.	ASTERACEAE
15	<i>Calendula officinalis</i> L.	ASTERACEAE
16	<i>Carthamus tinctorius</i> L.	ASTERACEAE
*17	<i>Centaurea benedicta</i> (L.) L.	ASTERACEAE
18	<i>Centaurea melitensis</i> L.	ASTERACEAE
19	<i>Centaurea solstitialis</i> L.	ASTERACEAE
20	<i>Chrysanthemum coronarium</i> L.	ASTERACEAE
21	<i>Cichorium intybus</i> L.	ASTERACEAE
*22	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	ASTERACEAE
23	<i>Cotula australis</i> (Sieber ex Spreng.) Hook.f.	ASTERACEAE
24	<i>Cotula coronopifolia</i> L.	ASTERACEAE
25	<i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H. Rob.	ASTERACEAE
26	<i>Cynara cardunculus</i> L.	ASTERACEAE
27	<i>Dendranthema morifolium</i> (Ramat.) Tzvelev	ASTERACEAE
*28	<i>Emilia fosbergii</i> Nicolson	ASTERACEAE
29	<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC.	ASTERACEAE
30	<i>Guizotia abyssinica</i> (L.f.) Cass.	ASTERACEAE
31	<i>Gynura aurantiaca</i> Sch.Bip. ex Miq.	ASTERACEAE
32	<i>Hedypnois rhagadioloides</i> (L.) F.W.Schmidt	ASTERACEAE
33	<i>Helminthotheca echioides</i> (L.) Holub	ASTERACEAE
34	<i>Hypochaeris glabra</i> L.	ASTERACEAE
*35	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	ASTERACEAE
36	<i>Lactuca sativa</i> L.	ASTERACEAE
37	<i>Lactuca serriola</i> L.	ASTERACEAE
38	<i>Lapsana communis</i> L.	ASTERACEAE

Table S1 (continued)

Num.	SPECIES	FAMILY
39	<i>Laphangium luteoalbum</i> (L.) Tzvelev	ASTERACEAE
40	<i>Leucanthemum lacustre</i> (Brot.) Samp.	ASTERACEAE
41	<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaill.) Lam.	ASTERACEAE
42	<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter	ASTERACEAE
*43	<i>Rhaponticum repens</i> (L.) Hidalgo	ASTERACEAE
44	<i>Senecio inaequidens</i> DC.	ASTERACEAE
45	<i>Senecio vulgaris</i> L.	ASTERACEAE
46	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	ASTERACEAE
47	<i>Soliva anthemifolia</i> (Juss.) Sweet	ASTERACEAE
48	<i>Soliva sessilis</i> Ruiz & Pav.	ASTERACEAE
49	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	ASTERACEAE
50	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	ASTERACEAE
51	<i>Sonchus tenerrimus</i> L.	ASTERACEAE
52	<i>Tanacetum parthenium</i> (L.) Sch.Bip.	ASTERACEAE
53	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	ASTERACEAE
54	<i>Tragopogon porrifolius</i> L.	ASTERACEAE
55	<i>Youngia japonica</i> (L.) DC.	ASTERACEAE
56	<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	ASTERACEAE
57	<i>Brassica napus</i> L.	BRASSICACEAE
58	<i>Brassica nigra</i> (L.) W.D.J. Koch	BRASSICACEAE
59	<i>Brassica rapa</i> L.	BRASSICACEAE
60	<i>Brassica tournefortii</i> Gouan	BRASSICACEAE
61	<i>Cakile maritima</i> Scop.	BRASSICACEAE
62	<i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz	BRASSICACEAE
63	<i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Medik.	BRASSICACEAE
64	<i>Cardamine hirsuta</i> L.	BRASSICACEAE
65	<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC.	BRASSICACEAE
*66	<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	BRASSICACEAE
67	<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav.	BRASSICACEAE
68	<i>Erucastrum gallicum</i> (Willd.) O.E. Schulz	BRASSICACEAE
69	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.	BRASSICACEAE
70	<i>Hornungia procumbens</i> (L.) Hayek	BRASSICACEAE
71	<i>Iberis amara</i> L.	BRASSICACEAE
72	<i>Lepidium didymum</i> L.	BRASSICACEAE
73	<i>Lepidium draba</i> L.	BRASSICACEAE
74	<i>Lepidium latifolium</i> L.	BRASSICACEAE
75	<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	BRASSICACEAE
76	<i>Matthiola incana</i> (L.) W.T. Aiton	BRASSICACEAE
77	<i>Nasturtium officinale</i> R.Br.	BRASSICACEAE
78	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	BRASSICACEAE

Table S1 (continued)

Num.	SPECIES	FAMILY
79	<i>Raphanus sativus</i> L.	BRASSICACEAE
*80	<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All.	BRASSICACEAE
*81	<i>Rorippa dubia</i> (Pers.) H. Hara	BRASSICACEAE
82	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	BRASSICACEAE
83	<i>Sinapis alba</i> L.	BRASSICACEAE
84	<i>Sinapis arvensis</i> L.	BRASSICACEAE
85	<i>Sisymbrium altissimum</i> L.	BRASSICACEAE
86	<i>Sisymbrium irio</i> L.	BRASSICACEAE
87	<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	BRASSICACEAE
88	<i>Sisymbrium orientale</i> L.	BRASSICACEAE
89	<i>Thlaspi arvense</i> L.	BRASSICACEAE
90	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	BRASSICACEAE
*91	<i>Herniaria cinerea</i> subsp. <i>cinerea</i>	CARYOPHYLLACEAE
*92	<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	CARYOPHYLLACEAE
93	<i>Saponaria officinalis</i> L.	CARYOPHYLLACEAE
94	<i>Scleranthus annuus</i> L.	CARYOPHYLLACEAE
95	<i>Silene gallica</i> L.	CARYOPHYLLACEAE
96	<i>Spergula arvensis</i> L.	CARYOPHYLLACEAE
*97	<i>Spergularia bocconi</i> (Scheele) Asch. & Graebn.	CARYOPHYLLACEAE
98	<i>Stellaria graminea</i> L.	CARYOPHYLLACEAE
99	<i>Stellaria montioides</i> (Edgew. & Hook. f.) Ghaz.	CARYOPHYLLACEAE
*100	<i>Tissa villosa</i> (Pers.) Britton	CARYOPHYLLACEAE
101	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. & Nakai	CARYOPHYLLACEAE
102	<i>Cucumis anguria</i> L.	CUCURBITACEA
103	<i>Cucumis dipsaceus</i> Ehrenb. ex Spach	CUCURBITACEA
104	<i>Cucumis melo</i> L.	CUCURBITACEAE
105	<i>Cucumis sativus</i> L.	CUCURBITACEAE
106	<i>Lagenaria siceraria</i> (Molina) Standl.	CUCURBITACEAE
107	<i>Luffa cylindrica</i> (L.) M.Roem.	CUCURBITACEAE
*108	<i>Momordica balsamina</i> L.	CUCURBITACEAE
109	<i>Momordica charantia</i> L.	CUCURBITACEAE
110	<i>Cyperus alternifolius</i> L.	CUCURBITACEAE
111	<i>Cyperus difformis</i> L.	CUCURBITACEAE
112	<i>Cyperus esculentus</i> L.	CYPERACEAE
113	<i>Cyperus involucratus</i> Rottb.	CYPERACEAE
114	<i>Cyperus iria</i> L.	CYPERACEAE
115	<i>Cyperus oxylepis</i> Nees ex Steud.	CYPERACEAE
116	<i>Cyperus rotundus</i> L.	CYPERACEAE
117	<i>Euphorbia lathyris</i> L.	CYPERACEAE
118	<i>Euphorbia peplus</i> L.	EUPHORBIACEAE

Table S1 (continued)

Num.	SPECIES	FAMILY
*119	<i>Euphorbia terracina</i> L.	EUPHORBIACEAE
*120	<i>Alysicarpus ovalifolius</i> (Schumach.) J.Léonard	EUPHORBIACEAE
121	<i>Alysicarpus vaginalis</i> (L.) DC.	FABACEAE
122	<i>Clitoria ternatea</i> L.	FABACEAE
123	<i>Crotalaria retusa</i> L.	FABACEAE
124	<i>Lablab purpureus</i> (L.) Sweet	FABACEAE
*125	<i>Lathyrus latifolius</i> L.	FABACEAE
126	<i>Lathyrus tingitanus</i> L.	FABACEAE
127	<i>Medicago lupulina</i> L.	FABACEAE
128	<i>Medicago polymorpha</i> L.	FABACEAE
129	<i>Medicago sativa</i> L.	FABACEAE
130	<i>Melilotus albus</i> Medik.	FABACEAE
131	<i>Melilotus indicus</i> (L.) All.	FABACEAE
132	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	FABACEAE
133	<i>Pisum sativum</i> L.	FABACEAE
134	<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	FABACEAE
*135	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	FABACEAE
136	<i>Trifolium dubium</i> Sibth.	FABACEAE
137	<i>Trifolium pratense</i> L.	FABACEAE
138	<i>Trifolium repens</i> L.	FABACEAE
*139	<i>Vicia faba</i> L.	FABACEAE
140	<i>Vicia sativa</i> L.	FABACEAE
141	<i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.	FABACEAE
142	<i>Plantago lanceolata</i> L.	FABACEAE
143	<i>Plantago major</i> L.	PLANTAGINACEAE
*144	<i>Plantago ovata</i> Forssk.	PLANTAGINACEAE
145	<i>Aegilops cylindrica</i> Host	PLANTAGINACEAE
*146	<i>Aira caryophylla</i> L.	POACEAE
147	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	POACEAE
148	<i>Arthraxon hispidus</i> (Thunb.) Makino	POACEAE
149	<i>Avena barbata</i> Pott ex Link	POACEAE
150	<i>Avena fatua</i> L.	POACEAE
151	<i>Avena sativa</i> L.	POACEAE
152	<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	POACEAE
153	<i>Bothriochloa pertusa</i> (L.) A.Camus	POACEAE
*154	<i>Brachiaria distachya</i> (L.) Stapf	POACEAE
155	<i>Brachiaria mutica</i> (Forssk.) Stapf.	POACEAE
156	<i>Brachiaria reptans</i> (L.) C.A.Gardner & C.E.Hubb.	POACEAE
157	<i>Briza minor</i> L.	POACEAE
158	<i>Bromus catharticus</i> Vahl	POACEAE

Table S1 (continued)

Num.	SPECIES	FAMILY
159	<i>Bromus diandrus</i> Roth	POACEAE
160	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	POACEAE
161	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	POACEAE
162	<i>Bromus japonicus</i> Houtt.	POACEAE
163	<i>Bromus madritensis</i> L.	POACEAE
164	<i>Bromus rigidus</i> Roth	POACEAE
165	<i>Bromus rubens</i> L.	POACEAE
*166	<i>Bromus secalinus</i> L.	POACEAE
167	<i>Bromus tectorum</i> L.	POACEAE
168	<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	POACEAE
169	<i>Chloris gayana</i> Kunth	POACEAE
*170	<i>Chrysopogon zizanioides</i> (L.) Roberty	POACEAE
171	<i>Coix lacryma-jobi</i> L.	POACEAE
172	<i>Cortaderia selloana</i> (Schult. & Schult.f.) Asch. &	POACEAE
*173	<i>Crypsis vaginiflora</i> (Forssk.) Opiz	POACEAE
174	<i>Cymbopogon citratus</i> (DC.) Stapf	POACEAE
175	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	POACEAE
*176	<i>Cynodon nlemfuensis</i> Vanderyst	POACEAE
*177	<i>Cynodon plectostachyus</i> (K.Schum.) Pilg.	POACEAE
178	<i>Cyrtococcum trigonum</i> (Retz.) A.Camus	POACEAE
179	<i>Dactylis glomerata</i> L.	POACEAE
180	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	POACEAE
181	<i>Dichanthium annulatum</i> (Forssk.) Stapf	POACEAE
182	<i>Dichanthium aristatum</i> (Poir.) C.E.Hubb.	POACEAE
183	<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. & Schult.	POACEAE
184	<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muhl.	POACEAE
185	<i>Digitaria nuda</i> Schumach.	POACEAE
186	<i>Digitaria eriantha</i> Steud.	POACEAE
187	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	POACEAE
188	<i>Digitaria setigera</i> Roth	POACEAE
189	<i>Digitaria ternata</i> (A.Rich.) Stapf	POACEAE
190	<i>Digitaria velutina</i> (Forssk.) P.Beauv.	POACEAE
191	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	POACEAE
192	<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	POACEAE
*193	<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.	POACEAE
194	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	POACEAE
195	<i>Eleusine multiflora</i> Hochst. ex A.Rich.	POACEAE
196	<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	POACEAE
197	<i>Eragrostis atrovirens</i> (Desf.) Trin. ex Steud.	POACEAE
198	<i>Eragrostis barrelieri</i> Daveau	POACEAE



Table S1 (continued)

Num.	SPECIES	FAMILY
199	<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Vignolo ex Janch.	POACEAE
200	<i>Eragrostis curvula</i> (Schrad.) Nees	POACEAE
201	<i>Eragrostis lehmanniana</i> Nees	POACEAE
202	<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P.Beauv.	POACEAE
203	<i>Eragrostis superba</i> Peyr.	POACEAE
204	<i>Eragrostis viscosa</i> (Retz.) Trin.	POACEAE
205	<i>Euclasta condylotricha</i> (Hochst. ex Steud.) Stapf	POACEAE
206	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	POACEAE
207	<i>Festuca ovina</i> L.	POACEAE
208	<i>Gastridium ventricosum</i> (Gouan) Schinz & Thell.	POACEAE
209	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	POACEAE
210	<i>Hackelochloa granularis</i> (L.) Kuntze	POACEAE
*211	<i>Hainardia cylindrica</i> (Willd.) Greuter	POACEAE
212	<i>Hemarthria altissima</i> (Poir.) Stapf & C.E.Hubb.	POACEAE
213	<i>Holcus lanatus</i> L.	POACEAE
214	<i>Hordeum marinum</i> subsp. <i>gussoneanum</i> (Parl.)	POACEAE
215	<i>Hordeum murinum</i> L.	POACEAE
216	<i>Hordeum vulgare</i> L.	POACEAE
217	<i>Hyparrhenia hirta</i> (L.) Stapf	POACEAE
218	<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	POACEAE
219	<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) Clayton	POACEAE
220	<i>Ischaemum rugosum</i> Salisb.	POACEAE
221	<i>Lamarckia aurea</i> (L.) Moench	POACEAE
222	<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	POACEAE
223	<i>Lolium perenne</i> L.	POACEAE
224	<i>Lolium temulentum</i> L.	POACEAE
225	<i>Panicum maximum</i> Jacq.	POACEAE
226	<i>Melinis minutiflora</i> P.Beauv.	POACEAE
227	<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	POACEAE
228	<i>Miscanthus sinensis</i> Andersson	POACEAE
229	<i>Panicum antidotale</i> Retz.	POACEAE
230	<i>Panicum miliaceum</i> L.	POACEAE
231	<i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E.Hubb.	POACEAE
232	<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.	POACEAE
233	<i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R.Br.	POACEAE
234	<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	POACEAE
235	<i>Pennisetum setaceum</i> (Forssk.) Chiov.	POACEAE
236	<i>Pennisetum villosum</i> Fresen.	POACEAE
237	<i>Phalaris brachystachys</i> Link	POACEAE
238	<i>Phalaris canariensis</i> L.	POACEAE

Table S1 (continued)

Num.	SPECIES	FAMILY
239	<i>Phalaris minor</i> Retz.	POACEAE
240	<i>Phalaris paradoxa</i> L.	POACEAE
241	<i>Phleum pratense</i> L.	POACEAE
242	<i>Poa annua</i> L.	POACEAE
*243	<i>Poa compressa</i> L.	POACEAE
244	<i>Poa nemoralis</i> L.	POACEAE
245	<i>Poa pratensis</i> L.	POACEAE
246	<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.	POACEAE
247	<i>Polypogon viridis</i> (Gouan) Breistr.	POACEAE
*248	<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	POACEAE
249	<i>Saccharum officinarum</i> L.	POACEAE
250	<i>Saccharum villosum</i> Steud.	POACEAE
251	<i>Schismus barbatus</i> (L.) Thell.	POACEAE
252	<i>Secale cereale</i> L.	POACEAE
253	<i>Setaria sphacelata</i> (Schumach.) Stapf & C.E.Hubb.	POACEAE
254	<i>Setaria viridis</i> (L.) P.Beauv.	POACEAE
*255	<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf	POACEAE
256	<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	POACEAE
257	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	POACEAE
258	<i>Sorghum X alnum</i> Parodi (pro sp.)	POACEAE
259	<i>Tragus berteronianus</i> Schult.	POACEAE
260	<i>Urochloa panicoides</i> P.Beauv.	POACEAE
261	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	POACEAE
262	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.	POACEAE
*263	<i>Zoysia matrella</i> (L.) Merr.	POACEAE
264	<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	POLYGONACEAE
265	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á.Löve	POLYGONACEAE
266	<i>Muehlenbeckia complexa</i> (A. Cunn) Meisn.	POLYGONACEAE
*267	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre	POLYGONACEAE
268	<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Delarbre	POLYGONACEAE
269	<i>Persicaria maculosa</i> Gray	POLYGONACEAE
270	<i>Polygonum arenastrum</i> Boreau	POLYGONACEAE
271	<i>Polygonum argyrocoleon</i> Steud. ex Kunze	POLYGONACEAE
272	<i>Polygonum aviculare</i> L.	POLYGONACEAE
273	<i>Rumex acetosella</i> L.	POLYGONACEAE
274	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	POLYGONACEAE
275	<i>Rumex crispus</i> L.	POLYGONACEAE
*276	<i>Rumex maritimus</i> L.	POLYGONACEAE
277	<i>Rumex obtusifolius</i> L.	POLYGONACEAE
278	<i>Rumex pulcher</i> L.	POLYGONACEAE

**Table S2.** List of nonnative species of trees and shrubs included in the study.

\* = Species with residence time smaller than 300 years.

<b>Num.</b>	<b>SPECIES</b>	<b>FAMILY</b>
*1	<i>Atriplex canescens</i> (Pursh) Nutt.	AMARANTHACEAE
*2	<i>Casuarina cunninghamiana</i> Miq.	CASUARINACEAE
*3	<i>Casuarina equisetifolia</i> L.	CASUARINACEAE
*4	<i>Acalypha amentacea</i> Roxb.	EUPHORBIACEAE
*5	<i>Acalypha hispida</i> Burm.f.	EUPHORBIACEAE
*6	<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.	EUPHORBIACEAE
*7	<i>Ricinus communis</i> L.	EUPHORBIACEAE
*8	<i>Acacia melanoxylon</i> R.Br.	FABACEAE
*9	<i>Albizia lebbek</i> (L.) Benth.	FABACEAE
*10	<i>Bauhinia variegata</i> L.	FABACEAE
11	<i>Cajanus cajan</i> (L.) Huth	FABACEAE
12	<i>Cassia fistula</i> L.	FABACEAE
*13	<i>Cassia javanica</i> L.	FABACEAE
*14	<i>Cercis siliquastrum</i> L.	FABACEAE
*15	<i>Crotalaria pallida</i> Aiton	FABACEAE
*16	<i>Delonix regia</i> (Hook.) Raf.	FABACEAE
*17	<i>Indigofera hirsuta</i> L.	FABACEAE
*18	<i>Peltophorum pterocarpum</i> (DC.) K. Heyne	FABACEAE
*19	<i>Senna didymobotrya</i> (Fresen.) H.S.Irwin & Barneby	FABACEAE
*20	<i>Senna siamea</i> (Lam.) H.S.Irwin & Barneby	FABACEAE
*21	<i>Sesbania grandiflora</i> (L.) Pers.	FABACEAE
*22	<i>Spartium junceum</i> L.	FABACEAE
*23	<i>Sutherlandia frutescens</i> (L.) R.Br.	FABACEAE
*24	<i>Tamarindus indica</i> L.	FABACEAE
*25	<i>Phyllanthus acidus</i> (L.) Skeels	PHYLLANTHACEAE
*26	<i>Arundo donax</i> L.	POACEAE
*27	<i>Bambusa vulgaris</i> Schrad. ex J.C. Wendl.	POACEAE

## CAPÍTULO 2.

**Una prueba a macro-escala de la Hipótesis de Naturalización de Darwin utilizando modelos de nichos climáticos y de distribución potencial en pares de especies de plantas congenéricas nativas y no nativas.**

**A macro-scale test of the Darwin Naturalization Hypothesis using climatic niche and potential distribution models of native and non-native congeneric pairs of plant species.**

Judith Sánchez-Blanco<sup>1,2</sup>, José Luis Villaseñor Ríos<sup>3</sup>, Luis Miguel Morales-Manilla<sup>4</sup>, Ernesto V. Vega-Peña<sup>1,2</sup>, Francisco J. Espinosa-García<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Circuito de Posgrado, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Colonia Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

<sup>3</sup>Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior S/N, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, Copilco, Coyoacán, Ciudad de México, México.

<sup>4</sup>Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, Universidad Nacional Autónoma de México. CIGA Campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Colonia Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

\*Corresponding author: e-mail: [espinosa@cieco.unam.mx](mailto:espinosa@cieco.unam.mx) Tel.: +52 443 3222721 Fax:+52 443 3222719



## RESUMEN

Las invasiones biológicas son un problema a escala mundial pues causan daños ecológicos y económicos. Sin embargo, solo una fracción de especies introducidas en una región tiene éxito, aunque es difícil predecir cuáles especies serán problemáticas. Para saber si las relaciones de parentesco a nivel de género entre especies no nativas y nativas determina el éxito de las primeras en un área colonizada, probamos dos predicciones derivadas de la hipótesis de naturalización de Darwin (HND). La primera predicción indica que las especies no nativas con parientes cercanos se encontrarán en áreas donde sus parientes no existen, y estarán ausentes donde sus parientes están establecidas. La segunda predicción considera que si hay áreas de coincidencia entre especies no nativas y nativas en su distribución potencial, habrá exclusión entre ellas. Modelamos con MaxEnt la distribución potencial de 26 pares de especies no nativas y sus parientes nativos congénéricos de las familias Asteraceae, Fabaceae y Poaceae, para la superposición de nicho ecológico y área geográfica de distribución a escala macro-climática. Se utilizaron registros de las bases de datos Malezas introducidas en México, Asteraceae de México y del sitio Global Biodiversity Information Facility. Se obtuvieron las 19 capas climáticas para México de la página Bioclimas Neotropicales, para generar los modelos de nicho ecológico (MNE) para cada especie con Maxent. La similitud entre los modelos se evaluó con la métrica  $D$  de Schoener y su nivel de concordancia con el índice Kappa de Cohen. Se analizó el número de pares de especies en los que se cumple y no la HND con una prueba de  $\chi^2$ . Se analizó la ocurrencia de registros (número de localidades) en el área geográfica de superposición predicha por MNE en ocho pares de especies con similitud de nicho moderada y alta, y nivel de concordancia mediana y alta en el área geográfica de superposición mediante un modelo nulo de distribución multinomial. La primera predicción de la HND se cumple en 18 pares de especies emparentadas con valores de  $D$  de Schoener (0.0 a 0.40) y Kappa de Cohen (0.41 a 0.8), y en ocho pares aparentemente no se cumplió. El número de pares de especies emparentadas donde se cumplió la HND es significativamente diferente. La segunda predicción se cumple en dos pares de especies emparentadas y no se cumple en seis pares. Nuestros resultados sugieren que la HND explica la distribución potencial a escala macro-climática (ca. 76.9%) de especies no nativas introducidas a regiones donde crecen sus parientes cercanos. Por lo tanto, la presencia de

parientes nativos es una característica útil en los análisis de riesgo para especies no nativas usando MNE a escala macro-climática.

Palabras clave: Hipótesis de Naturalización de Darwin, no nativas, nativas, MaxEnt, superposición de nicho

## **ABSTRACT**

Biological invasions are one of the global problems that cause ecological and economic damage; however, only a fraction of species introduced in a region is successful and it is difficult to predict which species will be problematic. To know if kinship relationships at the genus level between non-native and native species determine the success of the non-native species in a newly colonized area, we tested two predictions derived from Darwin's naturalization hypothesis (DNH). The first prediction indicates that non-native species with close native relatives will occupy areas where their relatives do not exist, and will be absent where native relatives are established. The second prediction considers that if there are areas of coincidence between non-native and native species in their potential distribution, there would be exclusion among the species. We modeled with MaxEnt the potential distribution of 26 pairs of non-native species with their native relatives of the families Asteraceae, Fabaceae and Poaceae, to evaluate their similarity of ecological niche at the macro-climate scale. We used records from the databases "Malezas introducidas en México" (Weeds Introduced in Mexico), Asteraceae of Mexico and the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Nineteen environmental layers for México were obtained from Neotropical Bioclimates page web to generate ecological niche models (ENMs) for each species with the MaxEnt software. The models were used for the analysis of niche similarity with Schoener's  $D$  metric and level of agreement with the Cohen's Kappa index. We analyzed the number of pairs of species in which it is met and not the HND with  $\chi^2$  test. We analyzed the occurrence of records (number of localities) in the geographical area of overlap predicted by MNE through a null model of multinomial distribution in eight pairs of species with moderate and high niche similarity, and medium and high level of agreement. The first prediction of HND is met in 18 pairs of related species with Schoener's  $D$  values (0.0 to 0.40) and Cohen's Kappa (0.41 to 0.8), and in eight pairs it was not apparently not fulfilled. The number of pairs of related species where the HND was met is significantly different.

The second prediction is fulfilled in two pairs of related species is not met in six pairs of related species. Our results suggest that the HND explains the potential distribution on a macro-climatic scale (ca 76.9%) of non-native species introduced to regions where their close relatives grow. Therefore, the presence of native relatives is a useful feature in risk analyzes for non-native species using MNE on a macro-climatic scale.

Key words: Darwin's naturalization hypothesis, nonnatives, natives, Maxent, niche overlap.

## INTRODUCCIÓN

Las especies invasoras son un componente del cambio global que tienen efectos negativos en la biodiversidad, la salud humana y las actividades agropecuarias, causando problemas de conservación ambiental y altos costos económicos (Vitousek et al. 1996; Vitousek et al. 1997; Perrings et al. 2005; Westphal et al. 2008). Las especies invasoras generalmente alcanzan altas abundancias y/o una distribución geográfica amplia, en oposición a especies no invasivas que no son abundantes o muestran una distribución geográfica limitada (Kolar and Lodge 2001b). Las tasas de acumulación de especies no nativas se aceleran a medida que aumenta el libre comercio y la globalización económica (Lockwood et al. 2005). Sin embargo, solo una pequeña fracción de especies introducidas en una región tiene éxito y causa problemas. Desafortunadamente, predecir cuáles especies serán problemáticas ha resultado difícil (Williamson 1996; Kolar and Lodge 2001a). Pero, para poder establecer y priorizar medidas para prevenir la entrada o expansión de especies invasoras, es necesario conocer el potencial invasivo de las especies ya establecidas en una nueva área o de las que aún no han llegado.

Existen varias hipótesis que tratan de explicar el éxito o fracaso de las invasiones biológicas (Williamson 1996; Jeschke 2014). Entre ellas está la denominada hipótesis de naturalización de Darwin (HND), también conocida como "repulsión filogenética" (Mack 1996; Rejmánek 1996; Daehler 2001; Duncan and Williams 2002; Strauss et al. 2006; Procheş et al. 2008). Esta hipótesis plantea que las especies no nativas sin parientes nativos en el área receptora serán más exitosas en su naturalización a diferencia de las especies con parientes nativos; postulado por Darwin (1859), las relaciones de parentesco determinan el éxito o el fracaso de las especies no nativas en una nueva área.

De acuerdo con los mecanismos propuestos de la HND, la intensidad de la competencia entre las especies no nativas y las nativas en la comunidad receptora estaría determinada por la presencia de parientes cercanos nativos de la especie no nativa: si están presentes, la intensidad sería muy alta y si están ausentes sería baja o nula. Además, los enemigos naturales de los parientes cercanos nativos atacarían a la especie no nativa con parientes mientras que la especie no nativa sin parientes cercanos no sería atacada. Así, las especies no nativas podrían explorar nichos ecológicos vacíos. Si la HND es cierta, entonces la presencia o ausencia de parientes nativos cercanos en una nueva área puede ser útil para el

análisis de riesgo de especies no nativas que han entrado a una nueva área o que todavía no lo hacen.

El análisis de riesgo de especies no nativas tiene el propósito de evaluar la probabilidad de que estas especies se conviertan en problemas, considerando afinidades climáticas, la distribución geográfica de las especies en áreas de introducción y lugar de origen, entre otros datos (Pheloung et al. 1999; Del Monte and Zaragoza 2004). Debido a que la adaptación al clima es determinante en la supervivencia de las especies, la capacidad de tolerancia climática puede limitar o determinar la extensión de su distribución geográfica (Wiens and Graham 2005). La hipótesis de los homoclimas plantea que las especies no nativas se establecerán e invadirán regiones con condiciones climáticas iguales o similares a las de su lugar de origen (Panetta and Mitchell 1991).

El conservadurismo de nicho es la tendencia de las especies de conservar características ecológicas ancestrales a través del tiempo (Wiens and Graham 2005). Por tal motivo, las especies no nativas tienden a crecer y supervivir en las mismas condiciones ambientales del área nativa en un área nueva o invadida (Wiens and Graham 2005; Petitpierre et al. 2012), basándose en el supuesto que conservan el nicho climático de su áreas de origen en la zona de introducción (Broennimann et al. 2007). Hay fuerte evidencia en 50 plantas invasoras a gran escala de conservadurismo de nicho, menos del 15% de las especies tienen más del 10% de su área de distribución invadida fuera de su clima nativo (Petitpierre et al. 2012). Sin embargo, en algunas especies no nativas hay evidencias de cambio de nicho durante el proceso de invasión biológica en su nueva área de introducción ocuparon nichos climáticamente distintos a los de su área nativa después de su introducción (Broennimann et al. 2007; Gallagher et al. 2010; Mukherjee et al. 2012; Barbosa et al. 2013; Atwater et al. 2018).

Los anteriores planteamientos se aplican en los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial (SDM en inglés) para predecir la distribución de especies no nativas en áreas geográficas de introducción o de probable hábitat susceptibles a ser colonizadas o invadidas (Panetta and Dodd 1987; Panetta and Mitchell 1991; Peterson and Vieglais 2001; Thuiller et al. 2005; Peterson 2006). Los modelos sintetizan los efectos combinados de datos de presencia (localidades) y las capas ambientales (climáticas) de las áreas de origen, introducción o de probable diseminación (Peterson 2006; Soberón et al. 2017). Indican



también la probabilidad de que las especies estén presentes en un hábitat o región geográfica con las condiciones ambientales adecuadas o idóneas para que se desarrollen. En el caso de las especies invasoras, bajo el supuesto de que no hay evolución de sus características ecológicas que causen un cambio en sus nichos originales, el MNE hace posible la evaluación de su distribución geográfica potencial (Peterson 2003; Petitpierre et al. 2012).

Los planteamientos de la hipótesis de los homoclimas y el conservadurismo de nichos permitirían probar la HND mediante la comparación de áreas de distribución geográfica entre los MNE de las especies no nativas y sus parientes nativos en la zona recipiente. Si hay o no coincidencia climática entre las especies no nativas y nativas en el área de introducción aportaría información sobre los riesgos potenciales de establecimiento, naturalización y dispersión de estas especies en el país. La superposición de nicho es una manera de predecir el impacto de las especies nativas sobre sus parientes no nativos cercanos en el área de introducción. Se han usado algunas métricas para medir la superposición entre los MNE de las especies emparentadas (Warren et al. 2008; Rödder and Engler 2011). De acuerdo a la HND, una alta superposición de nicho entre especies no nativas y sus parientes nativos (taxonómicamente o filogenéticamente relacionados) facilitaría la exclusión competitiva de las especies no nativas. Los parientes nativos están más adaptados a las condiciones locales; además las especies no nativas probablemente serían atacadas por herbívoros o patógenos de sus parientes (Duncan and Williams 2002), lo que dificultaría su establecimiento y naturalización. Con una superposición de nicho baja, la especie no nativa o el invasor no deberían desplazar a la especie nativa (Thum and Lennon 2009); sin embargo, podrían supervivir ambas especies emparentadas al compartir exaptaciones morfofuncionales que les permiten prosperar en su nuevo entorno (Duncan and Williams 2002) facilitando su naturalización. La naturalización de las especies no nativas con parientes en el área colonizada sería posible si se establecieran en áreas con condiciones climáticas diferentes o donde no están sus parientes establecidos, apoyando la teoría del nicho vacante (Elton 1927); evitando el desplazamiento o exclusión competitiva.

Una alternativa para comprobar si las relaciones de parentesco entre especies a nivel de género favorecen el éxito o fracaso de las especies no nativas en un área colonizada, es modelar el nicho ecológico de especies no nativas y sus parientes nativos en el área de introducción para evaluar el grado de superposición de nicho. Si la HND se cumple, entonces

se esperaría que la superposición de nicho entre las especies sea baja o nula, por lo que sus modelos de distribución potencial en México no se superpondrían entre sí. Por esta razón, probamos dos predicciones derivadas de la HND, la primera indica que las especies no nativas con parientes nativos se encontrarán en áreas donde estos parientes no existen, y estarán ausentes donde los parientes están establecidos. La segunda predicción plantea que en las áreas de superposición geográfica entre especies no nativas y nativas, habrá exclusión entre las especies: la especie nativa excluiría a la no nativa o la especie no nativa llegó a áreas en la zona recipiente que no han sido accesibles para la especie nativa por algún tipo de barrera.

Para probar estas predicciones, modelamos el nicho climático de 26 pares de especies de plantas no nativas con sus parientes congénicos nativos de las familias Asteraceae, Fabaceae y Poaceae en México. Para predecir las áreas de distribución geográfica potencial de estos pares de especies; se emplearon las variables climáticas obtenidas de la página Bioclimas Neotropicales de México (<http://idrisi.uaemex.mx/distribucion/superficies-climaticas-para-mexico>) con datos de presencia (localidades) para generar los MNE usando el software MaxEnt. Después, se evaluó la similitud de nicho climático (superposición) en los pares de especies no nativas y sus parientes nativos congénicos con la métrica  $D$  de Schoener. Con el índice Kappa de Cohen se determinó la concordancia (número de píxeles idóneos que coinciden en la zona de superposición geográfica para la presencia de ambas especies de cada par) entre las áreas de distribución geográfica compartidas. Adicionalmente, en los pares de especies en los que la métrica  $D$  de Schoener y el índice Kappa de Cohen no permitieron probar las predicciones de la HND, se analizaron los registros (localidades) de ocurrencia de la especie no nativa y de la nativa en el área geográfica de superposición. Mediante un modelo nulo de distribución multinomial se calculó por pares de especies emparentadas las proporciones acumuladas de registros de cada especie que coincidieron en el área geográfica de distribución potencial y en el área geográfica de superposición. Se evaluó si las proporciones de ocurrencia observadas se alejaban del valor teórico generado por el modelo nulo (esperado) por azar.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Selección de pares de especies introducidas y nativas**

Con base en el catálogo malezas de México (Villaseñor R. and Espinosa-García 1998) y de los catálogos de las gramíneas de México (Dávila et al. 2006; Sánchez-Ken et al. 2012), se seleccionaron especies no nativas y sus parientes nativos a nivel genérico de las familias Asteraceae, Fabaceae y Poaceae (en algunos casos miembros de la misma sección infragenérica). Los criterios usados para seleccionar los pares de especies fueron: a) sin problemas taxonómicos para su identificación; b) con registro de herbario en más de 15 localidades (excepto *Hordeum pusillum*); y c) con misma forma de vida y ciclo de vida (Cuadro 1). Los nombres científicos de las especies fueron verificados en las páginas web especializadas en taxonomía: <http://www.ipni.org/index.html>, <http://www.theplantlist.org/> y <http://www.ildis.org/> (ILDIS 2005; IPNI 2017; The Plant List 2017).

**Cuadro 1.** Pares de especies de malezas no nativas con sus parientes nativos congénéricos usados para generar los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial en México.

Núm.	Fam.	Especies no nativas	Forma de vida	Ciclo de vida	Especies nativas	Forma de vida	Ciclo de vida
1	AST	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Hierba	B	<i>Cirsium raphilepis</i> (Hemsl.) Petr.	Hierba	P
2	AST	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Hierba	B	<i>Cirsium velatum</i> (S.Watson) Petr.	Hierba	B, P
3	AST	<i>Lactuca serriola</i> L.	Hierba	A, B	<i>Lactuca graminifolia</i> var. <i>mexicana</i> McVaugh	Hierba	A, P
4	AST	<i>Senecio inaequidens</i> DC.	Hierba	B, P	<i>Senecio mulgeditifolius</i> S.Schauer	Hierba rizomatosa	P
5	AST	<i>Senecio inaequidens</i> DC.	Hierba	B, P	<i>Senecio prionoapterus</i> B.L.Rob. & Greenm.	Hierba, Subarbus to, Arbusto	P
6	AST	<i>Senecio vulgaris</i> L.	Hierba	A, B	<i>Senecio prionoapterus</i> B.L.Rob. & Greenm.	Hierba Subarbus to, Arbusto	P
7	FAB	<i>Clitoria ternatea</i> L.	Hierba trepadora	A, P	<i>Clitoria mexicana</i> Link	Hierba trepadora	P
8	FAB	<i>Crotalaria pallida</i> Aiton	Arbusto	P	<i>Crotalaria incana</i> L.	Arbusto	P
9	FAB	<i>Crotalaria retusa</i> L.	Arbusto	A, P	<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	Hierba	A
10	FAB	<i>Indigofera hirsuta</i> L.	Arbusto	P	<i>Indigofera suffruticosa</i> Mill.	Arbusto	P
11	FAB	<i>Trifolium repens</i> L.	Hierba	P	<i>Trifolium amabile</i> Kunth	Hierba	P
12	FAB	<i>Trifolium repens</i> L.	Hierba	P	<i>Trifolium amabile</i> var. <i>mexicanum</i> (Hemsl.) D.Heller & Zohary	Hierba	P

**Cuadro 1** (continuación)

Núm.	Fam.	Especies no nativas	Forma de vida	Ciclo de vida	Especies nativas	Forma de vida	Ciclo de vida
13	FAB	<i>Vicia sativa</i> L.	Hierba trepadora	A	<i>Vicia ludoviciana</i> subsp. <i>ludoviciana</i>	Hierba trepadora	A
14	POA	<i>Bothriochloa pertusa</i> (L.) A.Camus	Hierba	P	<i>Bothriochloa saccharoides</i> (Sw.) Rydb.	Hierba	P
15	POA	<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	Hierba	P	<i>Cenchrus myosuroides</i> Kunth	Hierba	P
16	POA	<i>Chloris gayana</i> Kunth	Hierba	P	<i>Chloris rufescens</i> Lag.	Hierba	P
17	POA	<i>Chloris gayana</i> Kunth	Hierba	P	<i>Chloris submutica</i> Kunth	Hierba	P
18	POA	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	Hierba	A	<i>Digitaria filiformis</i> (L.) Koeler	Hierba	A
19	POA	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	Hierba	P	<i>Festuca lugens</i> (E.Fourn.) Hitchc. ex Hern.-Xol.	Hierba	P
20	POA	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	Hierba	P	<i>Festuca rubra</i> L.	Hierba	P
21	POA	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Hierba	A	<i>Hordeum pusillum</i> Nutt.	Hierba	P
22	POA	<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	Hierba	P	<i>Pennisetum crinitum</i> (Kunth) Spreng.	Hierba	P
23	POA	<i>Poa pratensis</i> L.	Hierba	P	<i>Poa conglomerata</i> Rupr. ex Peyr.	Hierba	P
24	POA	<i>Polypogon viridis</i> (Gouan) Breistr.	Hierba	P	<i>Polypogon elongatus</i> Kunth	Hierba	P
25	POA	<i>Polypogon viridis</i> (Gouan) Breistr.	Hierba	P	<i>Polypogon interruptus</i> Kunth	Hierba	P
26	POA	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.	Hierba	A	<i>Vulpia octoflora</i> (Walter) Rydb.	Hierba	A

Núm. = Número, Fam.= Familia, A= Anual, B=Bianual, P= Perenne, AST= Asteraceae, FAB= Fabaceae, POA= Poaceae.



### *Registros de presencia*

Se obtuvieron los datos de ejemplares de especies no nativas a partir de los registros de la base de datos “Malezas introducidas en México” (Espinosa-García et al. 2003) de los especímenes depositados en los herbarios ANSM, BCMEX, CHAPA, IBUG, QMEX, XAL, IEB, MEXU, UAS y ENCB. Se complementó la información con la base de datos de la familia Asteraceae (Villaseñor, 2015 datos no publicados) tanto para especies no nativas como nativas. Los registros georreferenciados para especies nativas de las familias Fabaceae y Poaceae, se obtuvieron de la base de datos electrónica [www.gbif.org](http://www.gbif.org) Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Los criterios para seleccionar ejemplares de las bases de datos fueron los siguientes: a) nombre científico, b) localidad de colecta con descripción textual o coordenadas geográficas, c) información del estado y municipio de colecta, d) fecha de colecta y e) que fueran silvestres (no cultivados). Una vez obtenidos los registros, se eliminaron las coordenadas geográficas duplicadas y se georreferenciaron los ejemplares de las especies no nativas y nativas que carecían de coordenadas geográficas. Se usó la información de la descripción textual de la localidad de colecta para georreferenciar localidades de registro de las especies mediante el software Google Earth. Se convirtieron las coordenadas de grados, minutos y segundos a grados decimales para realizar una exploración visual de los registros georreferenciados mediante el sistema de información geográfica ArcMap 10 (ESRI-ArcMap<sup>TM</sup> 1999-2010). Se seleccionaron registros no repetidos ni muy cercanos entre sí para cada una de las especies que conforman los pares de especies emparentados (Cuadro S1).

### *Variables climáticas*

Se descargaron 19 variables climáticas actualizadas para México del periodo (1910-2009), en formato Raster ESRI con resolución espacial de 30 segundos de arco ( $\approx 1$  km), sistema de referencia geográfico (latitud/longitud) y datum WGS84 (Cuadro 2). Tales variables están disponibles en la página electrónica de Bioclimas Neotropicales para México (Cuervo-Robayo et al. 2013) (<http://idrisi.uaemex.mx/distribucion/superficies-climaticas-para-mexico>).

**Cuadro 2.** Variables climáticas de México del periodo (1910-2009).

<b>Variables</b>	<b>Descripción</b>
Bio01	Temperatura media anual
Bio02	Rango de temperatura diurno medio (Temp. Máxima–Temp. Mínima)
Bio03	Isotermalidad (Bio2/Bio7) (* 100)
Bio04	Estacionalidad de temperatura (desviación estándar * 100)
Bio05	Temperatura máxima del mes más caliente
Bio06	Temperatura mínima del mes más frío
Bio07	Rango de temperatura anual (Bio5–Bio6)
Bio08	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio09	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

Estos datos climáticos incluyen parte de Estados Unidos de América y Centroamérica, por lo que fueron recortadas las capas climáticas, definiendo como área accesible (la “M” de Soberón y Peterson, 2005) a México y se transformaron a formato ascii en el programa ArcMap 10 (ESRI-ArcMap™ 1999-2010). Se seleccionó como “M” a México por ser el área de introducción de las especies no nativas; asumiendo que las localidades donde están creciendo están dentro de su nicho nativo (original) (Petitpierre et al. 2012).

### **Modelación de la distribución potencial de especies no nativas y nativas**

Se modeló el nicho climático de las especies no nativas y sus parientes nativos congénicos mediante el algoritmo de máxima entropía implementado en el software Maxent 3.3.3k (Phillips et al. 2006; Elith et al. 2011) para conocer su distribución geográfica potencial. Para generar los MNE se emplearon en MaxEnt los registros de presencia de los pares de especies no nativas y nativas, así como las 19 variables climáticas (capas predictivas) (Cuadro 2). Se eligieron los parámetros predeterminados en MaxEnt, solo las opciones de “extrapolation y clamping” se desactivaron en todos los casos.

### *Reducción de datos ambientales y extracción de información climática.*

Las localidades de recolecta de cada una de las especies se intersectaron con las variables bioclimáticas usando ArcMap 10 (ESRI-ArcMap™ 1999-2010). Se hizo una selección de las variables mediante un Análisis de Componentes Principales PCA, usando la biblioteca *vegan* (Oksanen et al. 2016) implementada en el programa R (R Core 2016). Las variables más importantes para cada especie se emplearon para generar los modelos de distribución potencial finales. Se empleó 75% de los puntos de presencia para entrenamiento (training) y el 25% para prueba (test), utilizando el umbral de maximum training sensitivity plus specificity (Liu et al. 2013). El modelo binario obtenido indica la idoneidad del hábitat para la presencia de la especie con valores 0 y 1, donde 0 no existe idoneidad (ausencia de la especie) y 1 idoneidad (posible presencia de la especie) de acuerdo con el umbral seleccionado.

### *Validación de los modelos*

Los valores del análisis de la curva ROC (receiver operating characteristic) del área bajo la curva AUC (area under the curve) obtenidos en Maxent se utilizaron para la validación de los modelos finales. Valores de AUC entre 0.7 y 0.9 para los puntos de entrenamiento y prueba se consideraron razonablemente buenos y los modelos con valores por arriba de 0.9 se catalogaron como muy buenos (Peterson et al. 2011).

Sin embargo, la prueba de AUC ha sido cuestionada por utilizar datos de solo presencia y ponderar por igual los errores de omisión y comisión (Lobo et al. 2008; Peterson et al. 2008). Por consiguiente, se hizo el análisis de ROC parcial, el cual otorga un peso diferencial a los errores de omisión y comisión (Peterson et al. 2008). El estadístico no utiliza el área bajo la curva completa AUC, sino la razón  $(a+b)/b$  ( $a$  = presencias correctamente predichas y  $b$  = errores de omisión (falso negativo) o sea presencias no predichas); por lo que un identificador que seleccione presencias y ausencias al azar daría un valor de 1.0 ( $a+b$  sería igual a  $b$ ) y un muy buen identificador separaría bien presencias de ausencias y daría un valor mayor que 1.0 (Peterson et al. 2008). Esta prueba se obtuvo mediante el programa NicheToolBox (Osorio-Olvera et al. 2017), utilizando 25% de los datos que se separaron al azar del total de las localidades de presencia (puntos de ocurrencia) usados como (test) en el modelo final obtenido de MaxEnt. Se usaron 500 iteraciones y un valor de error de omisión

menor a 5% (0.95). Los valores de radio AUC se representan en un intervalo entre 1.0 y 2.0, donde 1.0 equivale a un modelo totalmente al azar y 2.0 un modelo perfecto. Entonces la porción del área en la curva ROC donde las predicciones indican un buen modelo son los valores de radio AUC superiores a 1, donde mejora con respecto a un modelo aleatorio (Peterson et al. 2008).

Las áreas que representan los ambientes climáticos adecuados donde pudieran prosperar las especies de acuerdo a las MNE, fueron representadas en mapas de distribución geográfica potencial generados con el programa ArcMap 10 (ESRI-ArcMap™ 1999-2010).

### **Superposición de nicho utilizando ENMTools.**

Se evaluó la superposición de nicho climático entre los MNE de especies no nativas y nativas con la métrica  $D$  de Schoener (Warren et al. 2008). Para cuantificar la similitud de nicho climático entre los modelos, se usó el software ENMTools 1.4.3 (Warren et al. 2010). Esta métrica compara la superposición de nichos entre dos MNE de especies simpátricas; en este estudio se consideraron simpátricas a aquellas especies que están en una misma área, aunque su origen sea diferente. Se asignan valores de 0 cuando los MNE de las dos especies no tiene ninguna superposición y 1 cuando son idénticos (Warren et al. 2008). Se empleó para indicar la superposición de los modelos la siguiente escala de intervalos de acuerdo al valor obtenido de  $D$ : 0.1-0.2 muy baja, 0.21-0.4 baja, 0.41-0.6 moderada, 0.61-0.8 alta y 0.81-1.0 muy alta (Rödder and Engler 2011). Para probar la HND se consideró los valores menores a 0.40 como adecuados para indicar que no hay superposición de nicho climático; mientras que los valores mayores (4.1) indican diferentes tipos de superposición de acuerdo a los intervalos antes mencionados.

También se empleó el índice Kappa de Cohen ( $k$ ) para medir el grado de concordancia entre las áreas de superposición geográfica predichas por los MNE (número de píxeles idóneos para la presencia de las especies) de los pares de especies no nativas y sus parientes nativos. El índice se define como:

$$k = \frac{Po - Pe}{1 - Pe}$$

Donde  $Po$  = ocurrencia observada (número de píxeles idóneos para la presencia de la especie observados) y  $Pe$  = ocurrencia esperada (número de píxeles idóneos para la presencia de la especie esperados) por azar (Cohen 1960). Se usaron los modelos binarios obtenidos al

emplear Maxent con el 75% de los datos los cuales fueron clasificados con el umbral de Maximum training sensitivity plus specificity para ser reclasificados con una salida de tipo logístico. Los modelos de cada par de especies emparentadas se sobrepusieron para obtener el número de pixeles idóneos (1), del área de distribución geográfica compartida. El cálculo del  $k$  se realizó con la librería SODC (Wang 2013) en el programa R (R Core 2016). Los valores del  $k$  varían de <0.00 a 1.0; los siguientes intervalos de valores indican una concordancia: <0.00 pobre, 0.0-0.2 leve, 0.21-0.40 débil, 0.41-0.60 moderada, 0.61-0.80 considerable o buena y 0.81-1.0 casi perfecta (Landis and Koch 1977). Para probar la HND en las áreas de superposición geográfica, se consideró valores menores a 0.4 para indicar que no hay superposición geográfica; mientras que los valores mayores (4.1) indican diferentes tipos de superposición de acuerdo a los intervalos. Para evaluar el número de pares con especies emparentadas en los cuales se cumplió o no la HND de acuerdo a los valores de  $D$  de Schoener y Kappa de Cohen, se usó una prueba de  $\chi^2$  en el programa R (R Core 2016).

### **Prueba de la HND para las especies en las que la $D$ de Schoener y Kappa de Cohen no fueron concluyentes**

En los pares de especies emparentadas (no nativas y nativas) los registros de las localidades ocupadas de cada par de especies, se intersectaron en las proyecciones de las áreas de distribución geográfica potencial y superposición de nichos climáticos generados por los MNE. También se calcularon los tamaños proporcionales (en pixeles) de las áreas de distribución geográfica y de superposición de nicho climático para 26 pares de especies emparentadas, así como el número de localidades registradas en cada área. Se usó el mapa de áreas fisiográficas de México (Cervantes-Zamora et al. 1990) en el software ArcMap 10 (ESRI-ArcMap™ 1999-2010). Se generó un modelo estadístico nulo de distribución multinomial en el programa R (R Core 2016); para analizar la ocurrencia de registros en ocho pares de especies, en los que la métrica  $D$  de Schoener y  $k$  no permitieron probar la primera predicción de la HND. Para cada especie no nativa (**a**) se calcularon las proporciones acumuladas de pixeles de: a) el área de predicción del modelo para la propia especie no nativa (**aA**); b) el área de predicción para la especie nativa (**b**) correspondiente (**aB**) y c) el área de la zona de superposición de ambas especies (**aAB**). Se siguió el mismo procedimiento con la correspondiente especie nativa **b**, para estimar **bB**, **bA** y **bAB**.



A partir del total de registros de la especie **a** ( $N_a$ ) se calculan las proporciones acumuladas de los registros de **a** que coincidieron en cada una de las zonas de predicción de los modelos: **PaA**, **PaB** y **PaAB**, excepto los registros que caen fuera de las zonas de predicción. Lo mismo se hizo para la nativa **b** (**PbA**, **PbB** y **PbAB**). Para evaluar si estas proporciones observadas se alejan de lo esperado por azar se empleó el siguiente método. Primero se generan  $N_a$  valores aleatorios entre 0.0 y 1.0 (provenientes de una distribución uniforme) y se calcula la proporción de ellos que quedan entre cada intervalo de las proporciones acumuladas de los registros en **aA**, **aB** y **aAB**. Este procedimiento se repitió 10,000 veces para obtener 10,000 tripletas de números. El valor de significancia de **PaA** (por ejemplo) corresponderá a la proporción de valores del primer elemento de la tripleta que sea mayor a **PaA**. Si esta proporción es menor al 5% ( $P < 0.05$ ), se considera poco probable que **PaA** ocurra por azar. Adicionalmente, se obtuvo la proporción de localidades de ocurrencia reales en cada área geográfica de distribución y superposición de las ENN y sus PNC (**PaA**, **PaB**, **PaAB**, **PbA**, **PbB** y **PbAB**). Estos cálculos fueron implementados en la plataforma “R” (R Core 2016). En los casos de los pares de especies en los cuales la coocurrencia de registros (localidades) de ambas especies emparentadas estuvieran muy cercanos entre sí en la zona de superposición que presentaron concordancia moderada y alta, se midió la distancia entre las localidades cercanas. De acuerdo con la HND se esperaría que en el área de superposición de cada par de especies emparentadas (no nativa y nativa) hubiera exclusión entre las especies; entonces se encontrarían solo localidades de ocurrencia de las especies nativas o en mayor número que las especies no nativas o viceversa. En el caso que coincidieran las localidades de ambas especies emparentadas, estarían separadas entre sí en diferentes zonas dentro del área de superposición.

## **RESULTADOS**

Los MNE obtenidos para los pares de especies del mismo género se elaboraron con las variables climáticas más importantes para cada especie con los resultados del análisis de componentes principales (PCA). Las variables climáticas seleccionadas para la elaboración de los modelos finales fueron diferentes entre las especies que conformaron cada par de especies no nativas y nativas. Pero, en algunos pares de especies emparentadas con

superposición significativa y no significativa algunas variables climáticas fueron comunes para elaboración de los MNE, sin embargo, su importancia fue diferente en cada modelo.

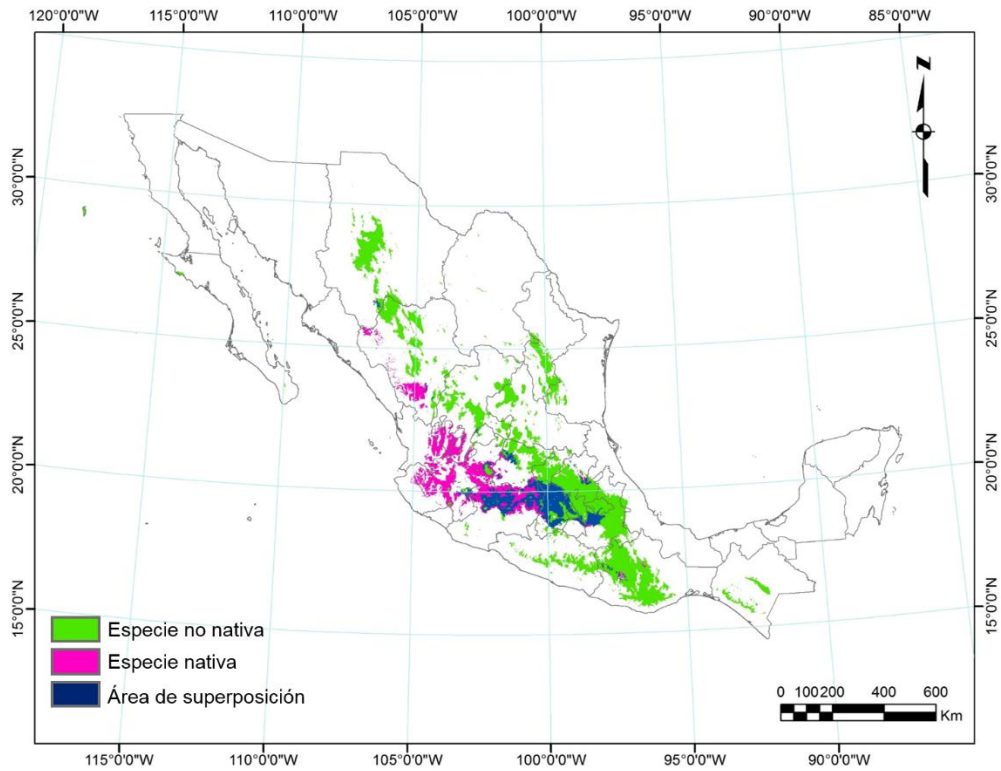
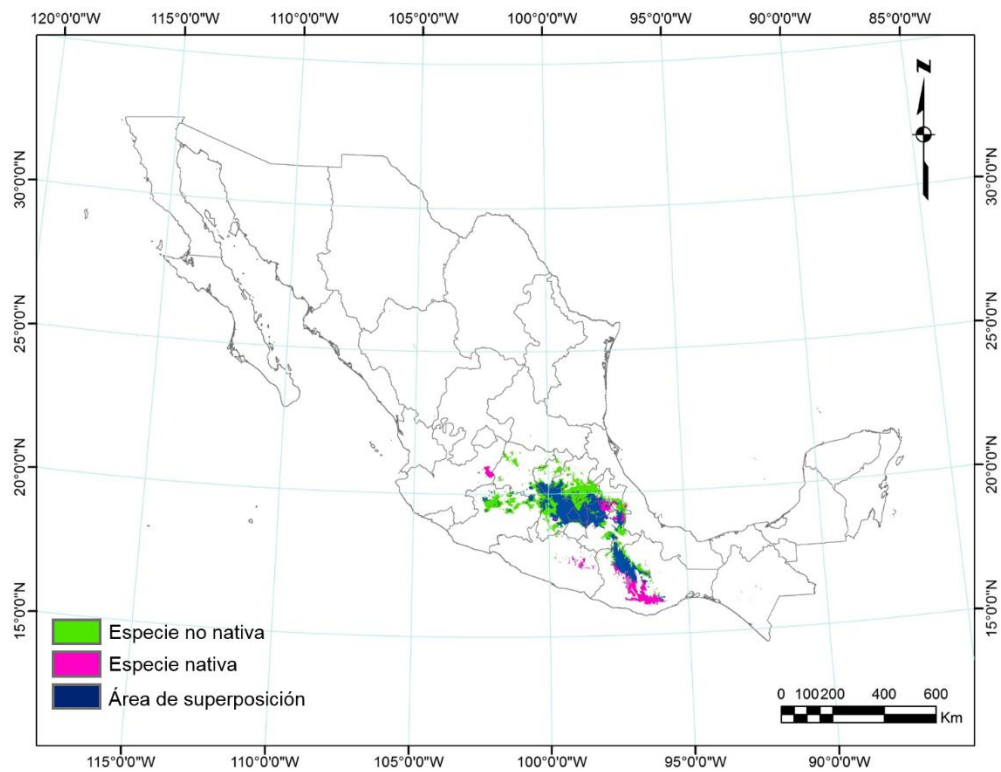
Los modelos de nicho validados obtuvieron valores de AUC de entrenamiento entre 0.780 a 0.996; por otra parte, los valores producto de la ROC parcial fueron de una proporción de radio AUC entre 1.2371 a 1.9979, siendo significativos ( $P < 0.001$ ) excepto para *Cirsium vulgare* ( $P > 0.001$ ) el cual usamos por el valor de AUC (0.924). Estas evaluaciones del desempeño de los modelos indican que tuvieron una buena predicción del nicho climático óptimo para el desarrollo de las especies de acuerdo a Peterson et al. (2008) (Cuadro S2).

Al superponer los MNE de las especies no nativas *Cirsium vulgare*, *Lactuca serriola*, *Senecio inaequidens* y *S. vulgaris* con los obtenidos para sus parientes nativos, los valores de  $D$  de Schoener fluctuaron entre 0.3365 a 0.5694, indicando similitud de nicho climático baja y moderada. Los valores del índice  $k$  variaron entre 0.1892 a 0.5957, indicando concordancia débil a moderada en el área geográfica compartida por ambas especies (Cuadro 3). La superposición entre los MNE de las especies no nativas *Clitoria ternatea*, *Crotalaria pallida*, *Crotalaria retusa*, *Indigofera hirsuta*, *Trifolium repens* y *Vicia sativa*, con los obtenidos para sus parientes nativos muestran valores de  $D$  de Schoener entre 0.2002 a 0.6495, indicando similitudes de nicho climático de baja a alta. Los valores del índice  $k$  fluctuaron entre 0.0321 a 0.5544, indicando concordancia leve, débil y moderada en el área geográfica de superposición de los pares de especies. En los pares de especies de Poaceae los valores de  $D$  de Schoener = 0.2673 a 0.7997 indican similitud de nicho climático baja, moderada y alta. Por otra parte, los valores del índice  $k$  entre -0.0453 a 0.6420 indican concordancia pobre, leve, débil, moderada y buena en el área geográfica de superposición (Cuadro 3). Tres pares de especies emparentadas presentaron similitud de nicho climático muy baja con un nivel de concordancia leve y pobre. El par *Crotalaria retusa*-*C. pumila*, con valor de  $D$  de Schoener = 0.2002 y  $k = 0.0321$ , indican similitud de nicho climático muy baja y concordancia leve. Los pares restantes corresponden a *Bothriochloa pertusa*-*B. saccharoides*; y *Vulpia myuros*-*V. octoflora* con similitud de nicho climático baja entre sus MNE y concordancia pobre en el área geográfica de superposición.

**Cuadro 3.** Valores de superposición de nicho climático de la métrica *D* de Schoener y concordancia del área geográfica de superposición del índice Kappa de Cohen en los pares de especies no nativas y nativas.

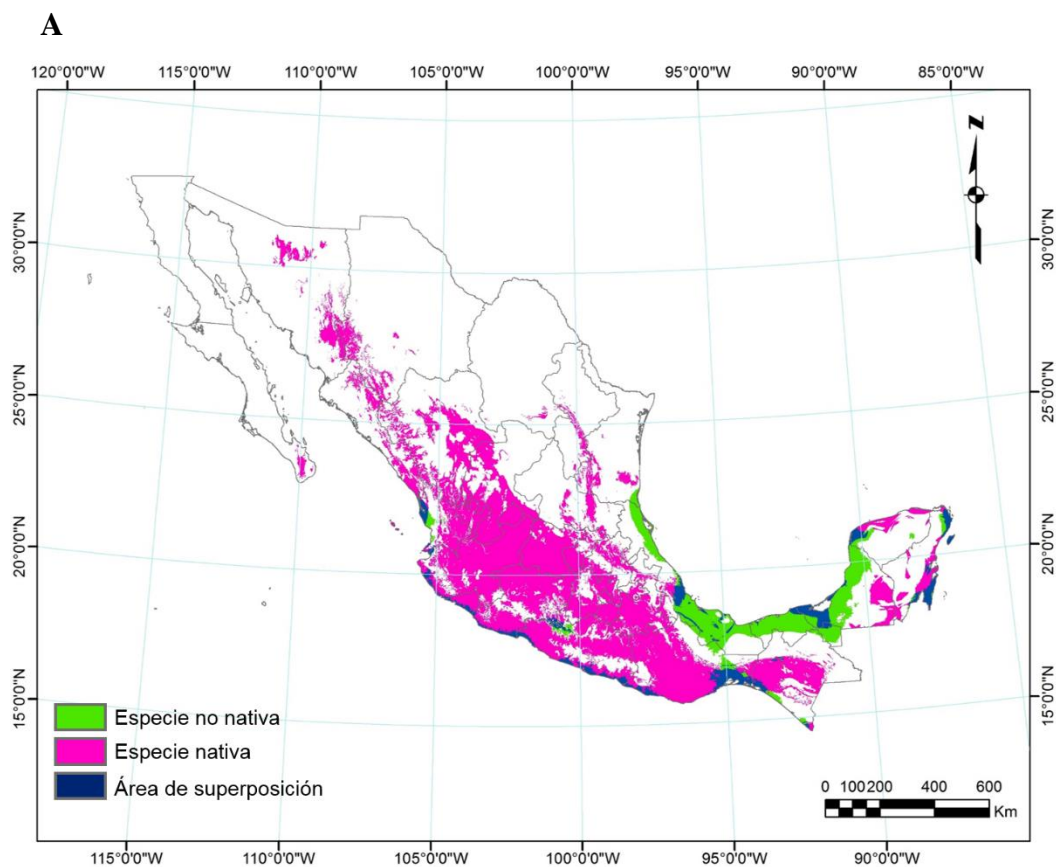
Especies no nativas	Especies nativas	<i>D</i> de Schoener	Kappa de Cohen ( <i>k</i> )
<i>Cirsium vulgare</i>	<i>Cirsium raphilepis</i>	0.5154	0.3833
	<i>Cirsium velatum</i>	0.3365	0.1892
<i>Lactuca serriola</i>	<i>Lactuca graminifolia</i>	0.4165	0.2238
<i>Senecio inaequidens</i>	<i>Senecio mulgediifolius</i>	0.5694	0.5957
	<i>Senecio prionoapterus</i>	0.4417	0.3544
<i>Senecio vulgaris</i>	<i>Senecio prionoapterus</i>	0.4385	0.4069
<i>Clitoria ternatea</i>	<i>Clitoria mexicana</i>	0.4869	0.1826
<i>Crotalaria pallida</i>	<i>Crotalaria incana</i>	0.5423	0.3406
<i>Crotalaria retusa</i>	<i>Crotalaria pumila</i>	0.2002	0.0321
<i>Indigofera hirsuta</i>	<i>Indigofera suffruticosa</i>	0.4067	0.2242
<i>Trifolium repens</i>	<i>Trifolium amabile</i>	0.6113	0.5326
	<i>Trifolium amabile</i> var. <i>mexicanum</i>	0.6495	0.5544
<i>Vicia sativa</i>	<i>Vicia ludoviciana</i> subsp. <i>ludoviciana</i>	0.3171	0.1776
<i>Bothriochloa pertusa</i>	<i>Bothriochloa saccharoides</i>	0.3151	-0.0874
<i>Cenchrus ciliaris</i>	<i>Cenchrus myosuroides</i>	0.6548	0.2061
<i>Chloris gayana</i>	<i>Chloris submutica</i>	0.5651	0.3809
	<i>Chloris rufescens</i>	0.7997	0.6420
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Digitaria filiformis</i>	0.5484	0.0736
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Festuca lugens</i>	0.6601	0.6335
	<i>Festuca rubra</i>	0.4740	0.2755
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Hordeum pussillum</i>	0.4212	0.0687
<i>Pennisetum purpureum</i>	<i>Pennisetum crinitum</i>	0.4682	0.1561
<i>Poa pratensis</i>	<i>Poa conglomerate</i>	0.6714	0.4164
<i>Polypogon viridis</i>	<i>Polypogon elongatus</i>	0.7099	0.5451
	<i>Polypogon interruptus</i>	0.6765	0.3888
<i>Vulpia myuros</i>	<i>Vulpia octoflora</i>	0.2673	-0.0453

En la familia Asteraceae se observa la superposición de las áreas de distribución geográfica con concordancia leve entre los MNE de *Cirsium vulgare* y *C. velatum* donde la similitud de nicho es baja (Fig. 1A); y en *Senecio inaequidens* y *S. mulgediifolius* la similitud de nicho y concordancia son moderadas (Fig. 1B).

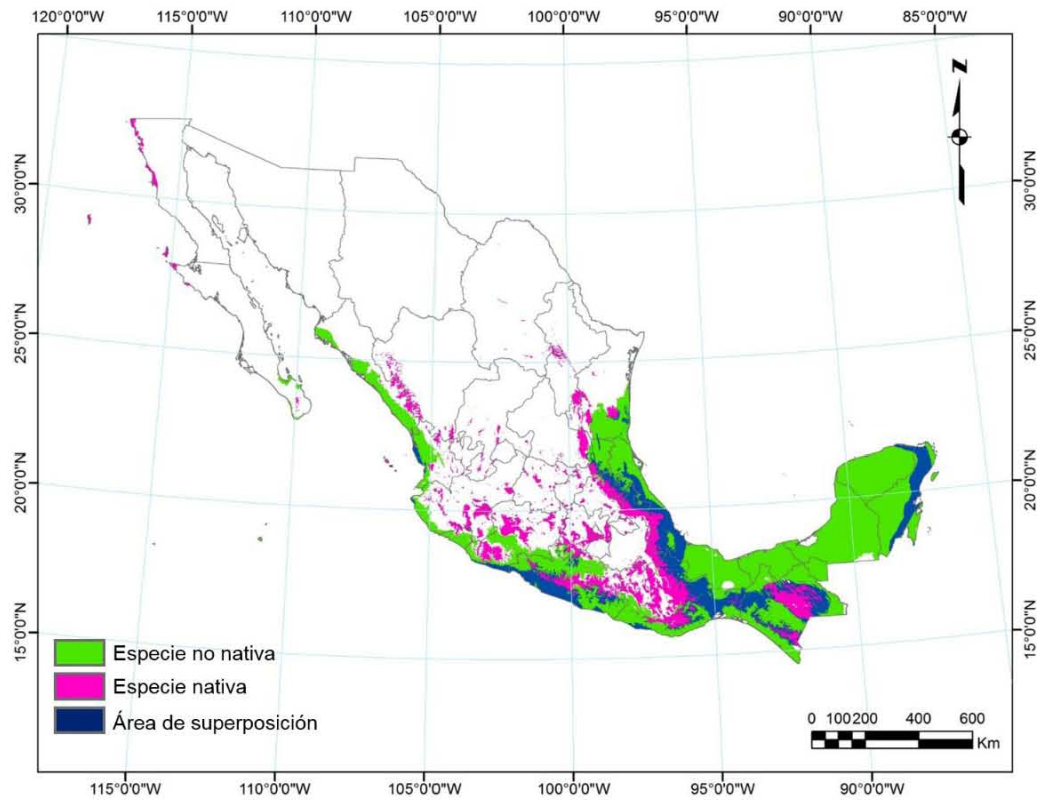
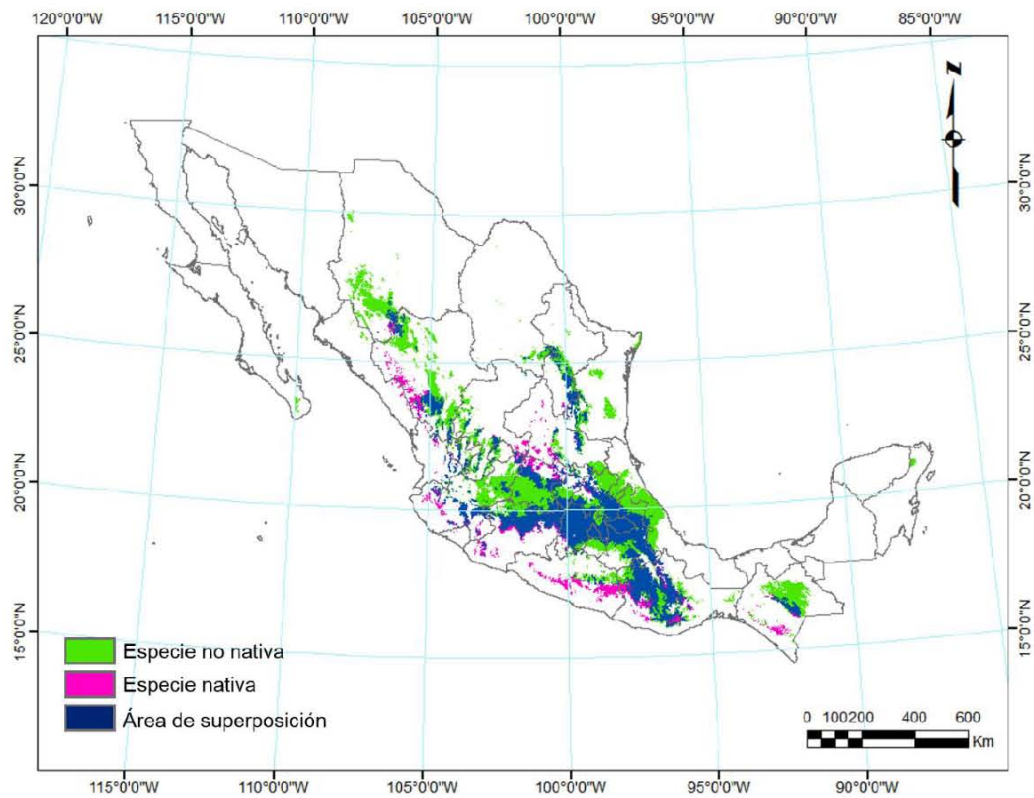
**A****B**

**Figura 1.** Distribución geográfica potencial con superposición geográfica de nicho climático entre los MNE de pares de especies no nativas y nativas de Asteraceae en México. **A)** *Cirsium vulgare* (no nativa) y *C. velatum* (nativa); y **B)** *Senecio inaequidens* (no nativa) y *S. mulgediifolius* (nativa).

En la familia Fabaceae se observa la superposición de las áreas geográficas con concordancia pobre entre MNE de *Crotalaria retusa* y *C. pumila* donde la similitud de nicho es muy baja (Fig. 2A). En *Clitoria ternatea* y *C. mexicana* la concordancia es leve y la similitud de nicho es moderada (Fig. 2B); finalmente en *Trifolium repens* y *T. amabile* var. *mexicanum* la concordancia es moderada y la similitud de nicho es alta (Fig. 2C).





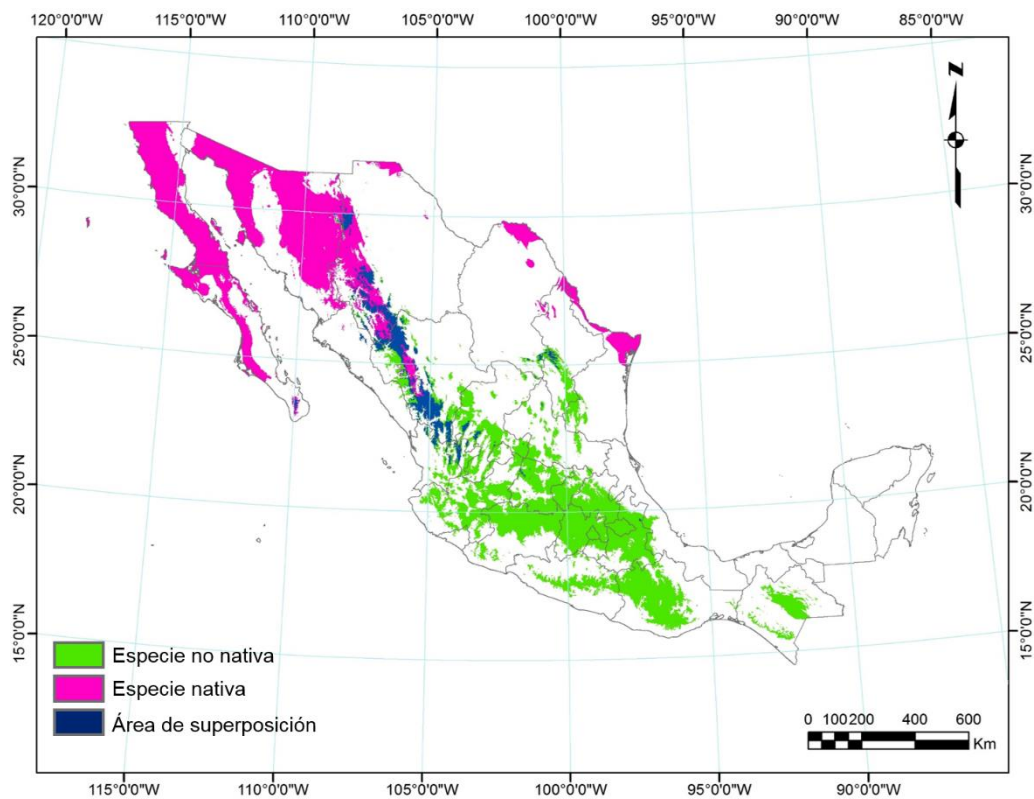
**B****C**

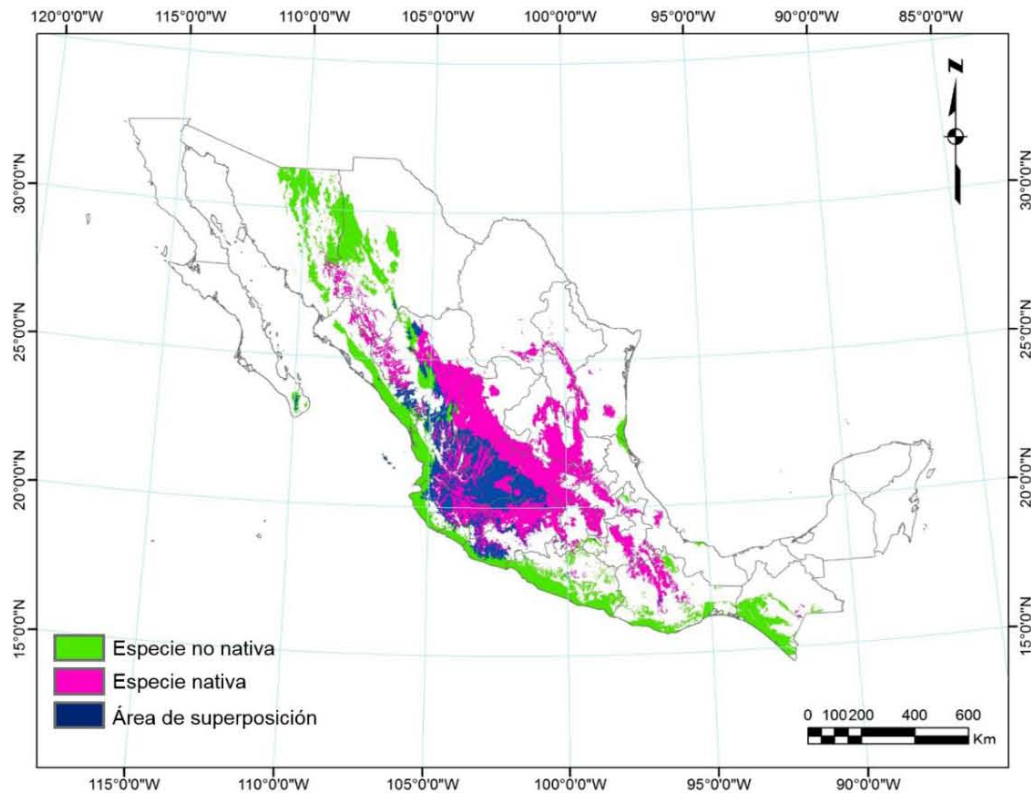
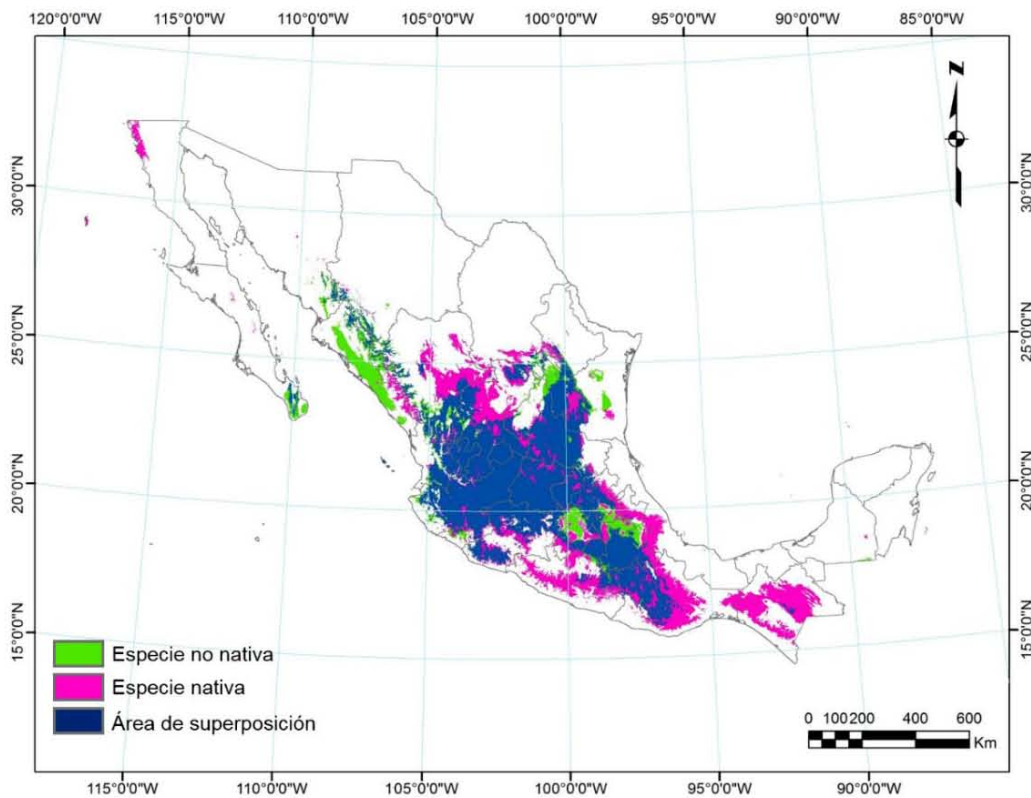
**Figura 2.** Distribución geográfica potencial con superposición geográfica de nicho climático entre los MNE de pares de especies no nativas y nativas de Fabaceae en México. A) *Crotalaria retusa* (no nativa) y *C. pumila*

(nativa), **B**) *Clitoria ternatea* (no nativa) y *C. mexicana* (nativa), y **C**) *Trifolium repens* (no nativa) y *T. amabile* var. *mexicanum* (nativa).

En la familia Poaceae se observa la superposición de las áreas geográficas con concordancia pobre entre los MNE, de *Vulpia myuros* y *V. octoflora* la similitud de nicho es baja (Fig. 3A), en *Digitaria sanguinalis* y *D. filiformis* la concordancia es leve y la similitud de nicho es moderada (Fig. 3B). Finalmente entre *Chloris gayana* y *C. rufescens* la concordancia es buena y la similitud de nicho es alta (Fig. 3C).

**A**



**B****C**

**Figura 3.** Distribución geográfica potencial con superposición geográfica de nicho climático entre MNE de pares de especies no nativas y nativas de Poaceae en México. **A)** *Vulpia myuros* (no nativa) y *V. octoflora*

(nativa), **B**) *Digitaria sanguinalis* (no nativa) y *D. filiformis* (nativa), y **C**) *Chloris gayana* (no nativa) y *C. rufescens* (nativa).

La hipótesis de naturalización de Darwin se cumple en 18 pares de especies emparentadas de acuerdo a los valores de *D* de Schoener (0.0-0.40) y *k* (0.0-0.40). Sin embargo, la HND aparentemente no se cumple en ocho pares de especies emparentadas con valores de *D* de Schoener 0.41 a 0.8 y *k* de 0.41 a 0.64 (Cuadro 4). El número de pares de especies emparentadas donde se cumplió la HND es significativamente diferente al de los pares de especies emparentadas en donde no se cumplió la HND ( $\chi^2 = 3.846154$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.049861$ ).

**Cuadro 4.** Pares de especies no nativas y nativas en las que se cumple la Hipótesis de Naturalización de Darwin por la superposición de nichos climáticos y de las áreas geográficas de distribución predichas en los MNE. (\*) = se cumple la HND por el valor de *D* de Schoener o índice Kappa de Cohen o ambos. Ver suplemento Cuadro S1 para identificar los acrónimos de las especies.

Par	Especie no nativa (a)	Especie nativa (b)	<i>D</i> de Schoener	Kappa de Cohen	Se cumple HND
1	Cirvul	Cirrho	0.5154	0.3833*	SI
2	Cirvul	Cirvel	0.3365*	0.1892*	SI
3	Lacser	Lacgra	0.4165	0.2238*	SI
4	Senineq	Senmulg	0.5694	0.5957	NO
5	Senineq	Senprion	0.4417	0.3544*	SI
6	Senvul	Senprion	0.4385	0.4069	NO
7	Cliter	Climex	0.4869	0.1826*	SI
8	Cropal	Croinc	0.5423	0.3406*	SI
9	Croret	Cropum	0.2002*	0.0321*	SI
10	Indhir	Indsuf	0.4067	0.2242*	SI
11	Trirep	Triama	0.6113	0.5326	NO
12	Trirep	Trimx	0.6495	0.5544	NO
13	Vicsat	Viclud	0.3171*	0.1776*	SI
14	Botper	Botsac	0.3151*	-0.0874*	SI
15	Cencil	Cenmyo	0.6548	0.2061*	SI
16	Chloga	Chlosub	0.5651	0.3809*	SI
17	Chloga	Chloruf	0.7997	0.6420	NO
18	Digsan	Digfil	0.5484	0.0736*	SI
19	Festaru	Festlug	0.6601	0.6335	NO
20	Festaru	Festru	0.4740	0.2755*	SI
21	Horvul	Horus	0.4212	0.0687*	SI
22	Penpur	Pencri	0.4682	0.1561*	SI
23	Poapra	Poacon	0.6714	0.4164	NO
24	Polvir	Polelo	0.7099	0.5451	NO
25	Polvir	Polint	0.6765	0.3888*	SI
26	Vulmyu	Vuloct	0.2673	-0.0453*	SI

#### **Prueba de la HND para las especies en las que la *D* de Schoener y Kappa de Cohen no fueron concluyentes**

De los ocho pares de especies emparentadas donde aparentemente no se cumplió HND por presentar superposición de nicho climático moderada y alta con una concordancia moderada y buena en el área geográfica superposición. En seis pares de especies de acuerdo a las proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros obtenidas con el modelo nulo de

distribución multinomial, no se cumple la HND (Cuadro 5). Las proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros en las áreas geográficas de superposición en ambas especies emparentadas de cuatro pares de especies es significativamente diferente del azar ( $P < 0.05$ ) es decir es poco probable que ocurran por azar en ambas especies (no nativa y nativa); aunque sus proporciones de ocurrencia de registros reales en el área de superposición es alta (Fig. 4). En el caso de *Trifolium repens*-*T. amabile* var. *mexicanum* las proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros en el área geográfica de superposición de ambas especies (0.5) y (0.8077) no es significativamente diferente del azar ( $P < 0.05$ ) (Fig. 4C). Finalmente en el caso de *Senecio vulgaris* y *S. prionoapterus* las proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros en el área geográfica de superposición en la especie no nativa (0.7642)\* es significativamente diferente ( $P < 0.05$ ); mientras que en la nativa (0.6123) no es significativamente diferente ( $P > 0.05$ ) (Fig. 4B).

Se acepta la HND en *Festuca arundinacea*-*F. lugens*, al presentar proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros en el área geográfica de superposición en la especie no nativa (0.3) no significativa ( $P > 0.05$ ), mientras que en la especie nativa (0.9655)\* es significativa ( $P < 0.05$ ) (Fig. 4F). También se acepta la HND en *Polypogon viridis*-*P. elongatus* con proporciones acumuladas de ocurrencias de los registros en el área de superposición significativas para la especie no nativa (0.7894)\* y para la especie nativa (0.3609)\* (Fig. 4H).



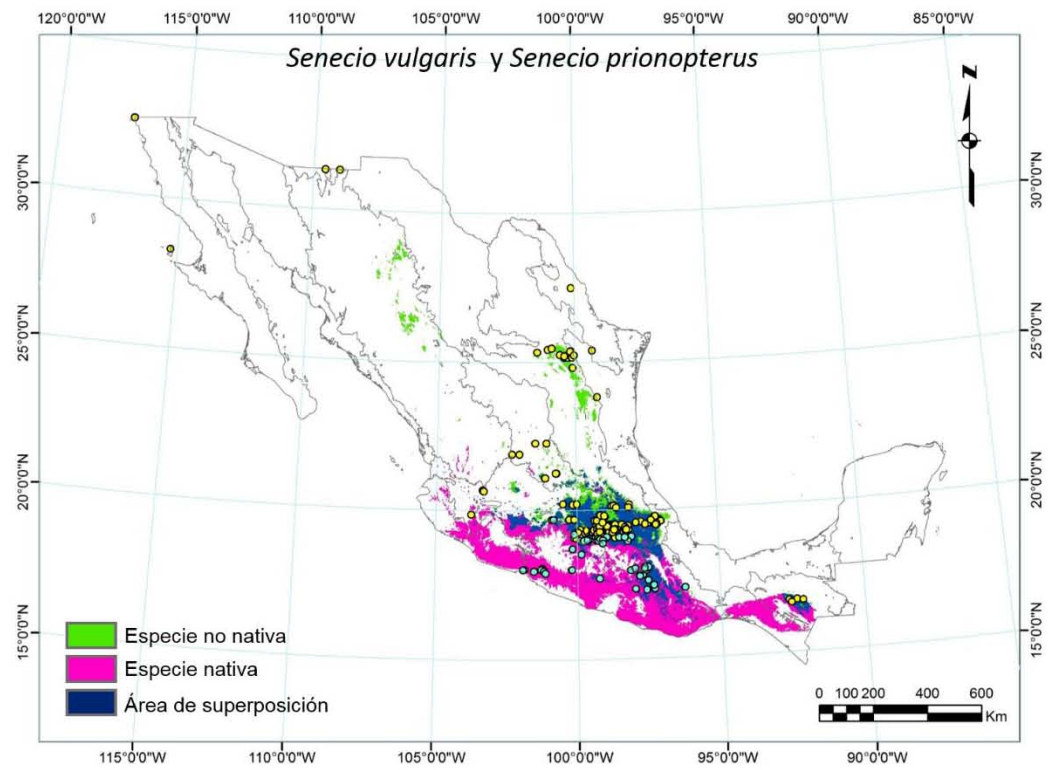
**Cuadro 5.** Número de registros con sus proporciones de ocurrencia en áreas geográficas de distribución y superposición predichas por los MNE. **aA:** registros de la especie **a** en la zona de predicción **A**. **aB:** registros de la especie **a** en la zona de predicción **B**. **aAB:** registros de **a** en la zona de superposición **AB**. **bB:** registros de la especie **b** en la zona de predicción **B**. **bA:** registros de **b** en la zona de predicción **A**. **bAB:** registros de **b** en la zona de superposición **AB**. Número en el paréntesis indica proporciones de registros reales de la especie. \* =  $P < 0.05$ . Ver suplemento Cuadro S1 para identificar los acrónimos de las especies.

Par	Especie no nativa (a)	Especie nativa (b)	Aa	aB	aAB	Ba	bB	bAB	Se cumple la HND
1	Senineq	Senmulg	3 (0.125)	0 (0)	<b>21</b> <b>(0.875)*</b>	3 (0.0189)	1 (0.0566)	<b>49</b> <b>(0.9245)*</b>	NO
2	Senvul	Senprion	32 (0.2286)*	1 (0.0071)	<b>107</b> <b>(0.7642)*</b>	49 (0)	0 (0.3877)	<b>30</b> <b>(0.6123)</b>	NO
3	Trirep	Triama	14 (0.1667)	8 (0.9524)	<b>62</b> <b>(0.7381)*</b>	30 (0.0397)	5 (0.2381)	<b>91</b> <b>(0.7222)*</b>	NO
4	Trirep	Trimx	30 (0.50)	0 (0)	<b>38</b> <b>(0.50)</b>	3 (0.0769)	2 (0.1154)	<b>21</b> <b>(0.8077)</b>	NO
5	Chloga	Chloruf	2 (0.0444)	3 (0.066)	<b>40</b> <b>(0.8888)*</b>	32 (0)	0 (0.3232)*	<b>67</b> <b>(0.6767)*</b>	NO
6	Festaru	Festlug	14 (0.7)*	0 (0)	<b>6</b> <b>(0.30)</b>	0 (0)	1 (0.0345)	<b>28</b> <b>(0.9655)*</b>	SI
7	Poapra	Poacon	0 (0)	1 (0.0384)	<b>25</b> <b>(0.9615)*</b>	7 (0.28)*	0 (0.72)*	<b>18</b> <b>(0.72)*</b>	NO
8	Polvir	Polelo	3 (0.1578)	1 (0.0526)	<b>15</b> <b>(0.7894)*</b>	83 (0.0150)	2 (0.6241)*	<b>48</b> <b>(0.3609)*</b>	SI

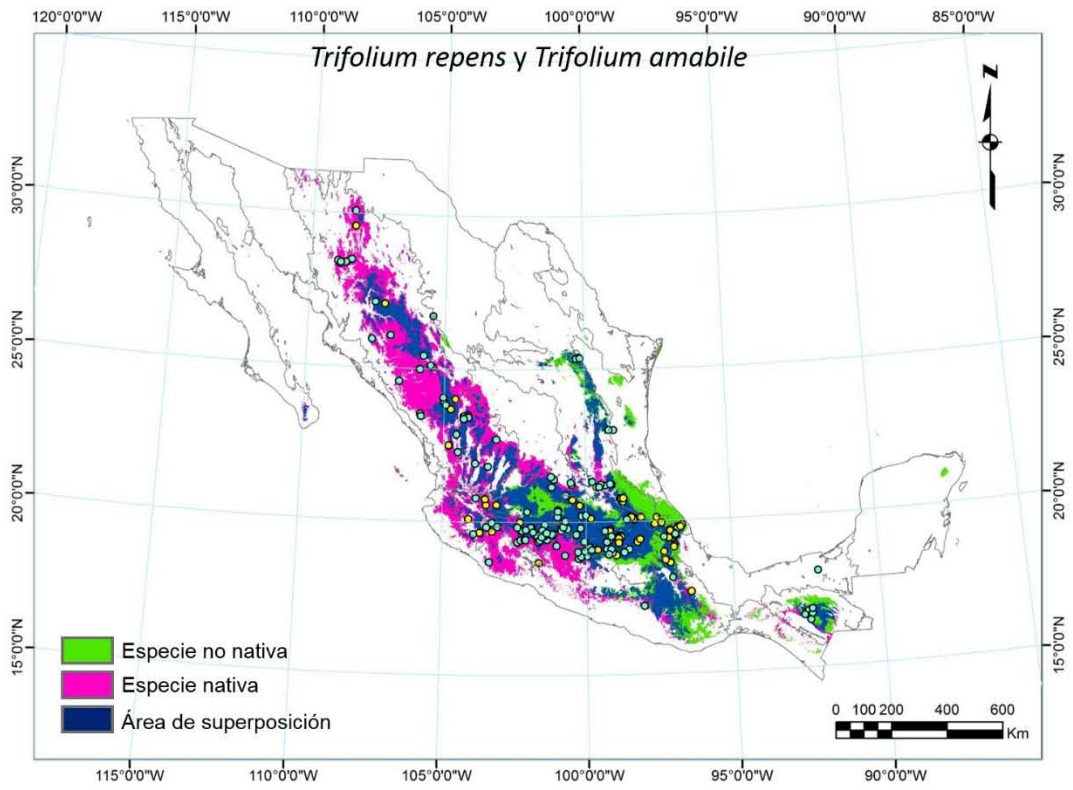
A



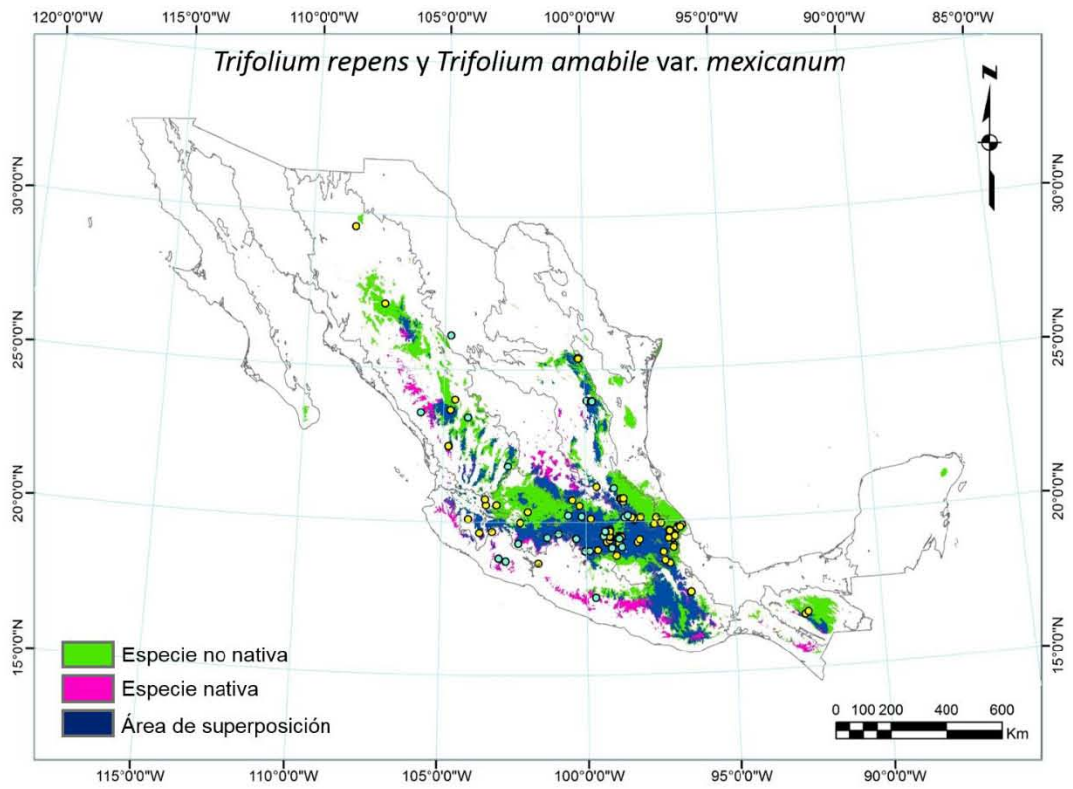
B

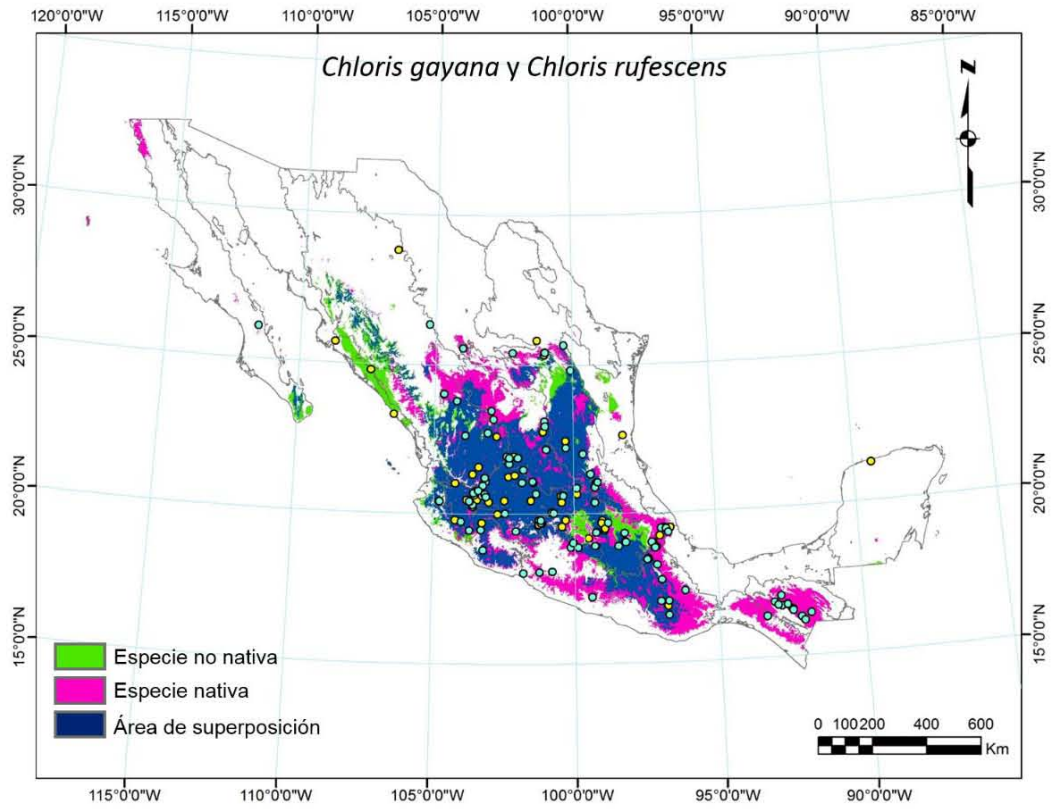
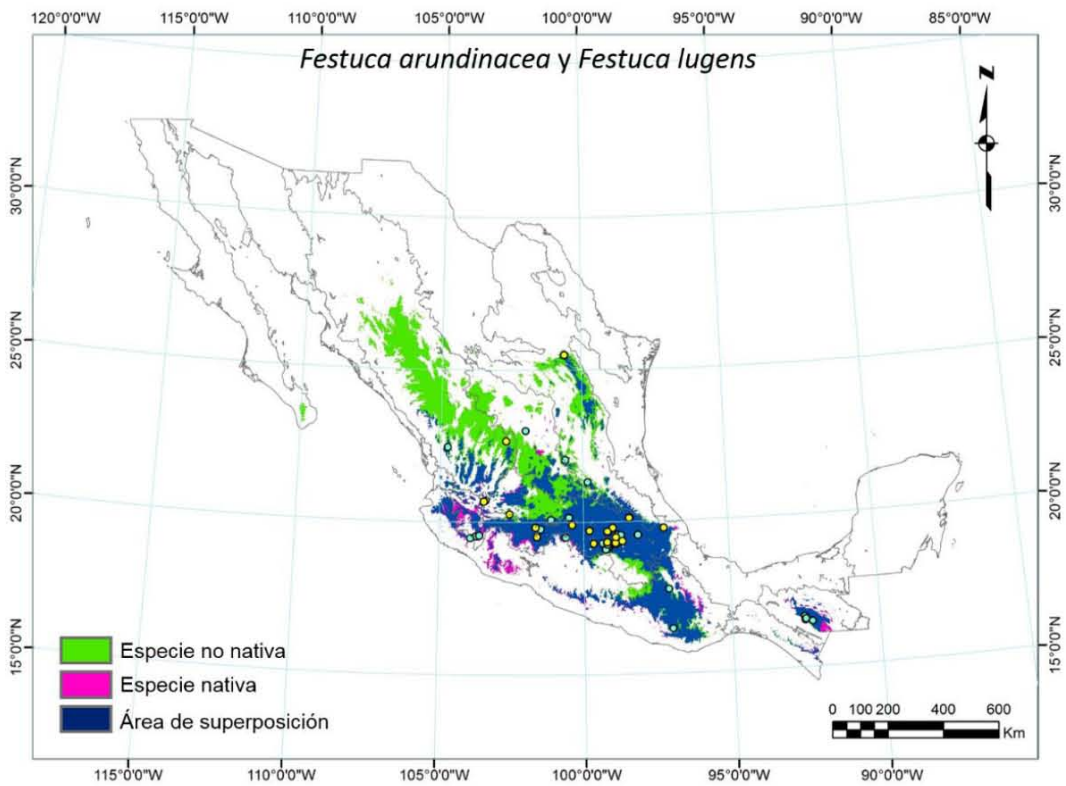


C

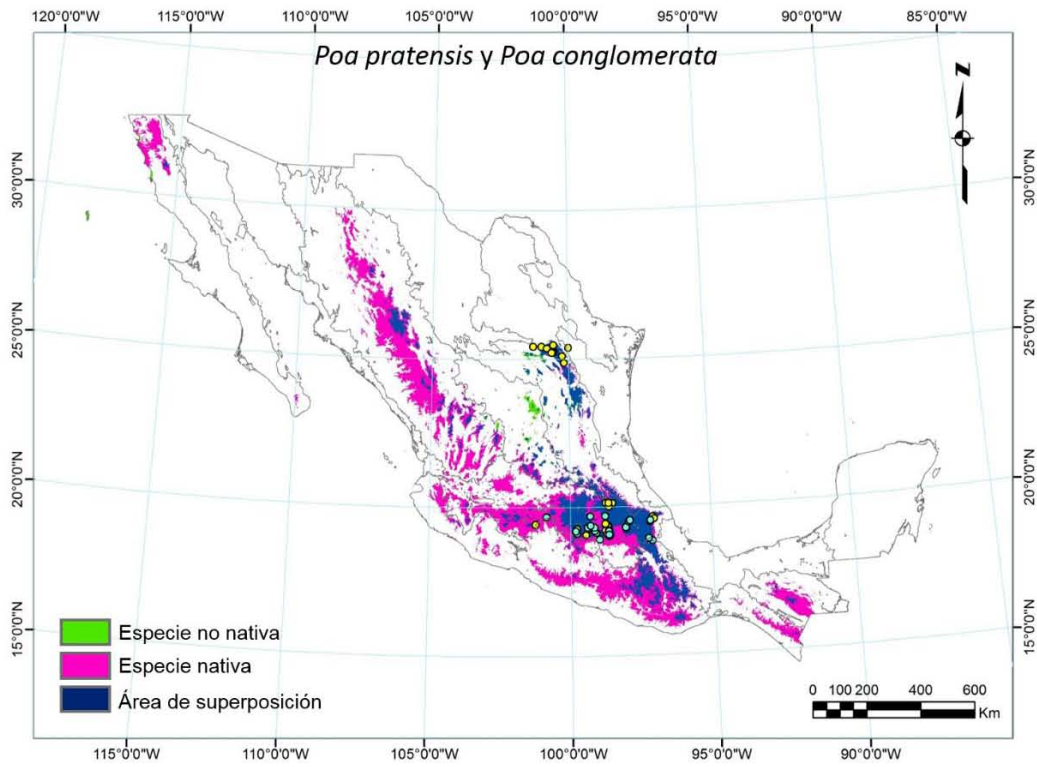


D

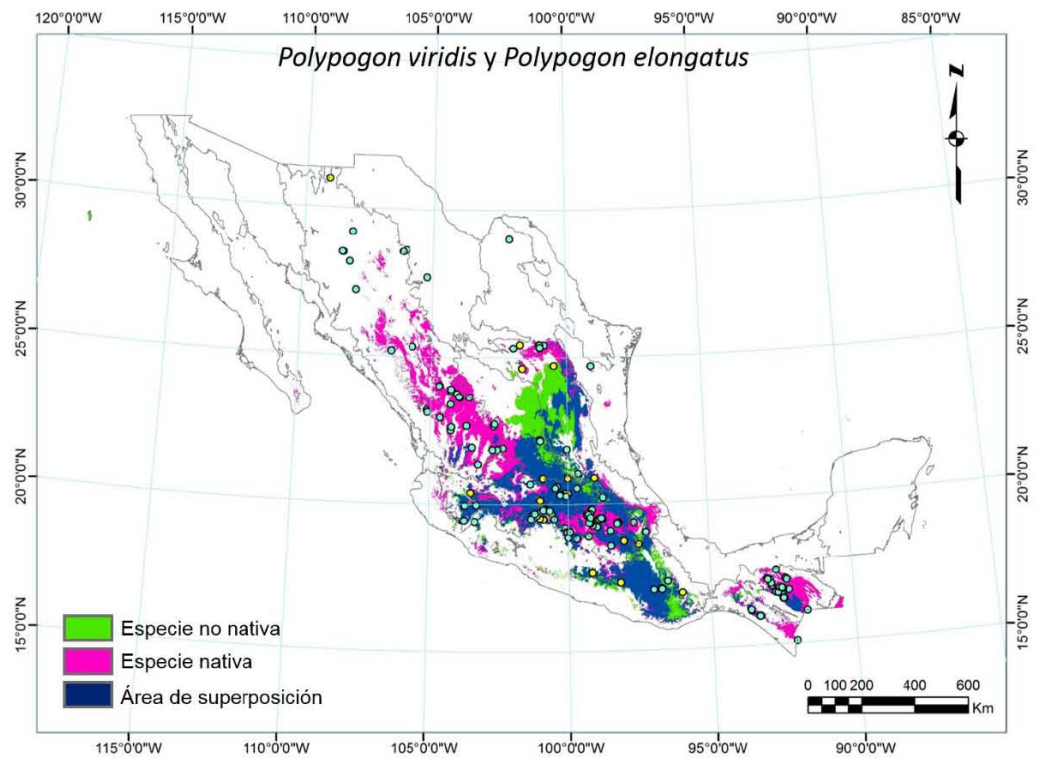


**E****F**

G



H



**Figura 4.** Registros de localidades de especies no nativas y nativas en sus áreas geográficas de distribución potencial y superposición con relación a las provincias fisiográficas de México. Pares de especies no nativas y



nativas (**A-H**). Puntos amarillos registros de localidades de la especie no nativa. Puntos azules claros registros de localidades de la especie nativa.

## DISCUSIÓN

Las ENN seleccionadas en este estudio ya pasaron su “fase *lag* o fase de retardo” (excepto *Crotalaria pallida* y *Clitoria ternatea*), por lo que se encuentran en fase de expansión o ya ocuparon lo que pueden ocupar (excepto en zonas donde hay barreras geográficas); la HND ya operó o está operando. La primera predicción de la HND se cumplió en 18 pares de especies emparentadas con superposición de nicho climático entre las especies emparentadas que indican una similitud muy baja y baja entre los MNE, un nivel de concordancia pobre a débil en el área geográfica de superposición. En 17 pares de especies observamos algunos registros de ocurrencia de ambas especies emparentadas en el área de superposición geográfica predicha por los MNE (Fig. S1A-O). Aunque los registros de ambas especies coocurren no interactúan, sugiriendo su coexistencia de ambas especies debido a que las variables climáticas importantes del análisis de PCA para una especie no lo fueron para su pariente; por lo tanto hay *diferenciación* de nicho climático. La naturalización de las ENN con parientes en el área colonizada se debe a que se establecieron en áreas con condiciones climáticas diferentes o donde no están sus parientes establecidos, apoyando la teoría del nicho vacante (Elton 1927). Las especies no nativas tienen éxito porque usan recursos que las especies nativas no usan (Hierro et al. 2005).

En este estudio supusimos que las ENN conservan su nicho por lo tanto se encuentran en condiciones climáticas iguales o similares a las de su lugar de origen como lo reporta Petitpierre et al. (2012). Sin embargo, existe la posibilidad de que las condiciones ambientales del nicho fundamental de la ENN no estén representadas totalmente en su lugar de origen, es decir, no corresponden a las condiciones de su nicho realizado; pero encontraron estas condiciones en el país. Por otra parte, posiblemente algunas ENN no llegaron directamente de su lugar de origen, sino que arribaron accidental o deliberadamente de otros lugares en donde tal vez cambiaron sus requerimientos climáticos antes de ser introducidas al país. La ausencia de competencia y de enemigos naturales en esta extensión adicional de su nicho fundamental (Broennimann and Guisan 2008; Barbosa et al. 2013), favoreció su establecimiento y naturalización. No sabemos con certeza si las condiciones climáticas de los sitios donde se encuentran las ENN son similares o semejantes a las de los lugares en las



que fueron introducidas anteriormente. La finalidad del estudio era conocer el grado de superposición de nicho entre las ENN y sus PNC independientemente de su área de arribo ya sea del lugar de origen o de otra zona; al poner a prueba la HND solo utilizamos variables climáticas del país para construir los MNE.

Únicamente en el par *Vulpia myuros-V. octoflora* no hay localidades que coincidan de ambas especies en el área geográfica de superposición idónea (Fig. S1P). Posiblemente las dos especies aún no han llegado, porque existen barreras geográficas que no les han permitido ocuparla o no se han realizado muestreos exhaustivos.

En los ocho pares de especies restantes se contradice a la HND, al presenta similitud de nicho climático mediana y alta con niveles de concordancia moderada y buena en el área geográfica de superposición, además se presentan registros de ocurrencia de ambas especies. Entonces probamos si había una proporción de ocurrencia de registros diferencial entre las ENN y sus PNC, con un modelo nulo de distribución multinomial para inferir la existencia o no de exclusión en las áreas geográficas de superposición. Supusimos que las especies nativas excluirían a las ENN, entonces encontraríamos solo localidades de las especies nativas o en mayor número en el área geográfica de superposición o viceversa. Debido a que las ENN con PNC en el área recipiente tienen más probabilidades de ser antagonizadas por los enemigos naturales (herbívoros y patógenos) de sus parientes (Daehler 2001; Duncan and Williams 2002; Ricciardi and Atkinson 2004), disminuyendo la posibilidad de su establecimiento y naturalización, en este caso en el área geográfica de superposición. La exclusión prevista de las ENN por las nativas debido a los herbívoros y patógenos, es perceptible a escala microclimática. Aunque las ENN principalmente invasoras pueden desplazar o excluir a especies nativas estrechamente relacionadas que ocupan hábitats similares (Thum and Lennon 2009). Los registros de ocurrencia en las áreas geográficas de superposición de ambas especies infieren su coexistencia, los nichos climáticos de las ENN y sus PNC están *ecológicamente* diferenciados.

La segunda predicción de la HND se cumplió en dos pares de especies emparentadas de acuerdo a las proporciones de ocurrencia de los registros sugieren exclusión en el área geográfica de superposición. O se debe a que las variables climáticas que comparten ambas especies su importancia es diferente y se manifiesta en el área de superposición por lo cual no interactúan. Sin embargo, en seis pares de especies no se cumple la HND no hay indicios

de exclusión entre ENN y sus PNC o no han interactuado ambas especies aunque la superposición entre los modelos de nicho climático y en el área geográfica de distribución es considerable (Cuadro S3). Por lo tanto, se infiere que no existe un patrón de separación o exclusión entre localidades de ambas especies emparentadas a escala macro-climática. Debido a que las ENN comparten con sus PNC una o tres variables climáticas pero su importancia es diferente en cada especie, por lo tanto los nichos climáticos están ecológicamente diferenciados. Es decir los registros de las ENN y sus PNC coocurren en el área geográfica de superposición pero no han interactuado por la razón antes mencionada o a causa de algún factor que no detectamos o medimos. Suponemos que el bajo grado de invasión y la alta heterogeneidad en el país reducen la probabilidad de un encuentro entre las ENN con sus PNC, impidiendo la detección de las predicciones de la HND.

En el caso que las ENN interactúen con sus PNC en el área de superposición pueden compartir con sus PNC rasgos morfo-funcionales homólogos, exaptados a condiciones ambientales similares en la nueva área (Bruno et al. 2003; Wiens and Graham 2005). Estos rasgos heredados, superan la desventaja de una fuerte competencia, facilitando la naturalización y la extensión geográfica que posiblemente impulsen el éxito en la invasión (Wiens and Graham 2005; Park and Potter 2015a). Las ENN se benefician de las interacciones interespecíficas mutuas o facilitadoras, que pueden aumentar por su historia evolutiva compartida (Bruno et al. 2003; Wiens and Graham 2005); estas afirmaciones no podemos verificar a escala país.

La alta fragmentación observada de las áreas geográficas de superposición en fragmentos aislados con tamaños de superficie diferentes en estos pares de especies ha impedido la colonización o ha sucedido de manera incipiente por parte de las ENN o la sus PNC. Tal vez, las ENN llegaron a fragmentos del área geográfica de superposición, que no han sido accesible para sus PNC por algún tipo de barrera o viceversa. Se observa en las áreas geográficas de superposición predicha por los MNE localidades de las ENN dispersas y en raras ocasiones agrupadas entre sí. Sin embargo, las localidades de las ENN se encuentran separadas de las localidades de sus PNC por más de 5 km de distancia, indicio aparentemente que no han interactuado, por lo tanto no podemos afirmar que hay exclusión. Los registros de localidades entre especies emparentadas están separados principalmente por regiones montañosas que actúan como barreras, en otros casos las ENN están en áreas perturbadas

(orillas de carreteras y caminos) como ruderales a diferencia de algunos PNC que se registran en áreas de vegetación natural. La mayoría de colectas de ENN se han realizaron principalmente a orillas de carreteras o caminos.

Por otro lado, no descartamos que la distribución en el área geográfica de superposición se deba a otras dimensiones claves (variables o factores ambientales) que no medimos las cuales permiten la coexistencia de ambas especies. La coexistencia de una especie se puede dar en una o pocas dimensiones del nicho de acuerdo al concepto de Hutchinson. Es posible la coexistencia de las ENN y sus PNC a escala macro-climática porque que la diferenciación de nicho puede ocurrir a escala micro-climática por las condiciones edáficas, heterogeneidad del grado de perturbación o en las variables no climáticas asociadas a la perturbación. El efecto predicho por la HND puede ocurrir si se incluyen las variables antes mencionadas, es probable que la escala país no sea la adecuada para detectar la exclusión prevista de las ENN por las nativas, que a una escala local o de comunidad. Los mecanismos asociados a la HND tienen mayor importancia a escalas regionales y locales (a nivel comunidad), que a grandes escalas, porque las condiciones macro-ambientales (clima precipitación, temperatura, etc.) tienen más importancia en la determinación de la extensión del área de distribución (Diez et al. 2008; Jiang et al. 2010; Thuiller et al. 2010). Por otro lado, la exclusión entre ENN y sus PNC podría ser regulada por enemigos naturales, como herbívoros y patógenos o regímenes locales de perturbación dependiendo de su intensidad, se perciben a micro-escala. Por ejemplo, áreas perturbadas en condiciones diferentes de perturbación natural excluyen especies nativas y fomentan la invasión por ENN como en hábitats modificados por el hombre (Sher and Hyatt 1999). En un régimen de perturbación natural se previene o ralentiza la invasión (Mack 1989) predominaran las especies nativas. Es posible que el número de localidades de las especies no sean suficientes para probar la exclusión, sesgando nuestra interpretación a escala macro-climática.

Nuestros resultados no coinciden con los estudios recíprocos en California y la Cuenca Mediterránea de ENN y nativas de la tribu Cardueae, no apoyan la hipótesis HND, pues la superposición de nichos fue mayor entre especies invasoras y nativas (media  $D$  de Schoener = 0.54 y 0.56) que entre las especies no invasoras y nativas (Park and Potter 2015a; Park and Potter 2015b). Las ENN emparentadas a nivel de género y familia con la flora nativa

de Chile presentaron los intervalos de distribución geográfica más extensos que aquellas con parentesco distante (Escobedo et al. 2011). En el primer estudio realizaron MNE de las ENN a escala global, examinaron las correlaciones entre la similitud ecológica y la relación evolutiva entre ENN y nativas con filogenias moleculares calibradas con fósiles de la tribu Astereae. En el segundo usaron los registros de las ENN para conocer su distribución en las regiones de Chile. Nosotros realizamos MNE de pares de especies congénicas, evaluamos la superposición de nicho climático y en el área geográfica de distribución, además analizamos las proporciones de ocurrencia de los registros de ENN y sus PNC en el área geográfica de superposición.

Consideramos que son necesarios análisis adicionales para determinar si existe una diferenciación de nicho entre las ENN y sus PNC a escala micro-climática o bajo un régimen de perturbación local o de comunidad. Así como muestreos intensivos donde no hay registros de localidades de las ENN y sus PNC en las áreas idóneas de distribución potencial y superposición geográfica (fragmentos aislados) predichas por los MNE a escalas no macro-climáticas (locales o comunidad). Un número mayor de localidades y datos de abundancia de las ENN y sus PNC permitirían conocer con exactitud si hay una distribución diferencial de los registros de ocurrencia entre los pares de especies en el área geográfica de superposición y verificar la exclusión predicha por la HND a una escala micro-climática.

## CONCLUSIÓN

La primera predicción de la HND se cumplió en 18 pares de especies emparentadas de un total de 26, al presentar entre sus MNE una superposición de nicho climático muy baja y baja con niveles de concordancia pobre y leve en el área geográfica de superposición. El índice  $k$  fue determinante en 14 pares de especies emparentadas y en cuatro pares lo fueron la métrica  $D$  de Schoener y  $k$ . Aparentemente no se cumplió en ocho pares de especies al presentar valores que indican superposición mediana y alta con niveles de concordancia moderada y buena. En la segunda predicción se cumplió la HND en dos pares de especies y en seis pares de especies no se cumplió; sugiriendo que las diferencias pueden ocurrir a escala micro-climática, por la heterogeneidad del grado de perturbación y condiciones edáficas o por la exclusión prevista de las ENN por sus PNC debido a los herbívoros y patógenos. A escala país bajo condiciones altamente heterogéneas, con un grado de invasión bajo las ENN y sus

PNC pueden estar presentes simultáneamente aunque no ocurran dentro de la misma comunidad. Los MNE fueron útiles para probar la HND, usando la superposición de nicho climático y área geográfica entre ENN y sus PNC a escala macro-climática. Se cumplió la HND en el 76.9% de los pares de ENN y sus PNC, su funcionalidad sugiere su uso en el análisis de riesgo para el pronóstico de las ENN potencialmente nocivas en el país como es el caso de especies invasoras, tomando en cuenta sus limitaciones. Lo cual apoyaría la toma de decisiones para prevención, mitigación, control o erradicación de ENN.

## **AGRADECIMIENTOS**

Esta investigación forma parte de los estudios de posgrado de Judith Sánchez-Blanco, quien agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México la formación recibida y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca recibida durante sus estudios de doctorado (480480). J. Sánchez-Blanco también agradece el apoyo recibido por el Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México para la estancia de investigación en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Agradecemos a Yareli J. Cadena, Mario E. Suárez M., Enrique Ortíz B. y Luis A. Osorio Olvera su asesoría en trabajo de modelación.

## **LITERATURA CITADA**

- Atwater DZ, Ervine C, Barney JN (2018) Climatic niche shifts are common in introduced plants *Nature Ecology & Evolution* 2:34-43. doi:10.1038/s41559-017-0396-z
- Barbosa FG, Pillar VD, Palmer AR, Melo AS (2013) Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion *Austral Ecology* 38:260-267. doi:10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x
- Broennimann O, Guisan A (2008) Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter *Biology Letters* 4:585-589. doi:10.1098/rsbl.2008.0254
- Broennimann O, Treier UA, Müller-Schärer H, Thuiller W, Peterson A, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion *Ecology Letters* 10:701-709. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory *Trends in Ecology & Evolution* 18:119-125. doi:10.1016/S0169-5347(02)00045-9
- Cervantes-Zamora Y, Cornejo-Olgín S, Lucero-Márquez R, Espinoza-Rodríguez J, Miranda-Viquez E, Pineda-Velázquez A (1990) Provincias fisiográficas de México, Clasificación de Regiones Naturales de México II,IV.10.2. Atlas Nacional de México.

- V. II. Scale 1:4 000 000. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Cohen J (1960) A coefficient of agreement for nominal scales *Educational and Psychological Measurement* 20:37-46. doi:10.1177%2F001316446002000104
- Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E (2013) An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico *International Journal of Climatology* 34:2427-2437. doi:10.1002/joc.3848
- Daehler CC (2001) Darwin's naturalization hypothesis revisited *The American Naturalist* 158:324-330. doi:10.1086/321316
- Darwin C (1979) *El origen de las especies*. 13a edn. Editorial DIANA, México, DF.
- Dávila P, Mejía S. MT, Gómez-Sánchez M, Valdés-Reyna J, Ortíz JJ, Morín C, Castrejón J, Ocampo A (2006) *Catálogo de las Gramíneas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad, México
- Del Monte JP, Zaragoza LC (2004) La introducción de especies vegetales y la valoración del riesgo de que se conviertan en malas hierbas *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 30:65-76
- Diez JM, Sullivan JJ, Hulme PE, Edwards G, Duncan RP (2008) Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions *Ecology Letters* 11:674-681. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01178.x
- Duncan RP, Williams PA (2002) Ecology: Darwin's naturalization hypothesis challenged *Nature* 417:608-609. doi:10.1038/417608a
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists *Diversity and Distributions* 17:43-57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Elton CS (1927) *Animal ecology*. University of Chicago Press, Chicago & London
- Escobedo VM, Aranda JE, Castro SA (2011) Hipótesis de Naturalización de Darwin evaluada en la flora exótica de Chile continental *Revista Chilena de Historia Natural* 84:543-552. doi:10.4067/S0716-078X2011000400007
- Espinosa-García FJ, Sánchez-Blanco J, Medina ME, Sánchez-Blanco C (2003) Informe final del proyecto U024 "Malezas introducidas en México" junto con base de datos con 10,071 registros curatoriales. Entregado a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México
- ArcMap 10 (1999-2010). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute. 10.0.
- Gallagher RV, Beaumont LJ, Hughes L, Leishman MR (2010) Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia *Journal Ecology* 98:790-799. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01677.x
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range *Journal of ecology* 93:5-15. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x
- ILDIS (2005) International Legume Database & Information Service. World Database of Legumes. Version 10. <http://www.ildis.org/>. Accessed 02-20 November 2016
- IPNI (2017) International Plant Names Index. <http://www.ipni.org/index.html>. Accessed 20-21 September 2017
- Jeschke JM (2014) General hypotheses in invasion ecology *Diversity and Distributions* 20:1229-1234. doi:10.1111/ddi.12258



- Jiang L, Tan J, Pu Z (2010) An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis *The American Naturalist* 175:415-423. doi:10.1086/650720
- Kolar CS, Lodge DM (2001a) Predicting invaders: Response from Kolar and Lodge *Trends in Ecology & Evolution* 16:546. doi:10.1016/S0169-5347(01)02276-5
- Kolar CS, Lodge DM (2001b) Progress in invasion biology: predicting invaders *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204. doi:10.1016/S0169-5347(01)02101-2
- Landis JR, Koch GG (1977) The measurement of observer agreement for categorical data *Biometrics* 33:159-174. doi:10.2307/2529310
- Liu C, White M, Newell G (2013) Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data *Journal of Biogeography* 40:778-789. doi:10.1111/jbi.12058
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions *Trends in Ecology & Evolution* 20:223-228. doi:10.1016/j.tree.2005.02.004
- Mack RN (1989) Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M, Williamson M (eds) *Biological Invasions : A Global Perspective*. John Wiley and Sons, New York, pp 491–507
- Mack RN (1996) Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches vol 78. doi:10.1016/0006-3207(96)00021-3
- Mukherjee A, Williams DA, Wheeler GS, Cuda JP, Pal S, Overholt WA (2012) Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida and South America: Evidence of a possible niche shift driven by hybridization *Biological Invasions* 14:1415-1430. doi:10.1007/s10530-011-0168-7
- Oksanen J, Blanchet GF, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, Wagner H (2016) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-4. <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>. Accessed 02-26-2016
- Osorio-Olvera L, Barve V, Barve N, Soberón J (2017) Nichetoolbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.0.0. <https://github.com/luismurao/ntbox>. Accessed December 2017
- Panetta F, Dodd J (1987) Bioclimatic prediction of the potential distribution of skeleton weed *Chondrilla juncea* L. in Western Australia [wheat lands] *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*
- Panetta F, Mitchell N (1991) Homoclimate analysis and the prediction of weediness *Weed Research* 31:273-284. doi:10.1111/j.1365-3180.1991.tb01767.x
- Park DS, Potter D (2015a) A reciprocal test of Darwin's naturalization hypothesis in two mediterranean-climate regions *Global Ecology and Biogeography* 24:1049-1058. doi:10.1111/geb.12352
- Park DS, Potter D (2015b) Why close relatives make bad neighbours: phylogenetic conservatism in niche preferences and dispersal disproves Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe *Molecular Ecology* 24:3181-3193. doi:10.1111/mec.13227

- Perrings C, Dehnen-Schmutz K, Touza J, Williamson M (2005) How to manage biological invasions under globalization *Trends in Ecology & Evolution* 20:212-215. doi:10.1016/j.tree.2005.02.011
- Peterson AT (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling *Quarterly Review of Biology* 78:419-433. doi:10.1086/378926
- Peterson AT (2006) Uses and Requirements of Ecological Niche Models and Related Distributional Models 2006 3:59-72. doi:10.17161/bi.v3i0.29
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling *Ecological Modelling* 213:63-72. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Bastos AM (2011) *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. Princeton and Oxford, USA
- Peterson AT, Vieglais DA (2001) Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem A new approach to ecological niche modeling, based on new tools drawn from biodiversity informatics, is applied to the challenge of predicting potential species' invasions *BioScience* 51:363-371. doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0363:PSIUEN]2.0.CO;2
- Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O, Randin C, Daehler C, Guisan A (2012) Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders *Science* 335:1344-1348. doi:10.1126/science.1215933
- Pheloung P, Williams P, Halloy S (1999) A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions *Journal of Environmental Management* 57:239-251. doi:10.1006/jema.1999.0297
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions *Ecological Modelling* 190:231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Procheş Ş, Wilson JRU, Richardson DM, Rejmánek M (2008) Searching for phylogenetic pattern in biological invasions *Global Ecology and Biogeography* 17:5-10. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00333.x
- R: A language and environment for statistical computing (2016). 3.3.0. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rejmánek M (1996) A theory of seed plant invasiveness: The first sketch *Biological Conservation* 78:171-181. doi:10.1016/0006-3207(96)00026-2
- Ricciardi A, Atkinson SK (2004) Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems *Ecology Letters* 7:781-784. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00642.x
- Rödger D, Engler J (2011) Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks *Global Ecology and Biogeography* 20:915-927. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x
- Sánchez-Ken JG, Zita-Padilla G, Mendoza C. M (2012) *Catálogo de las gramíneas malezas nativas e introducidas de México*. Asociación Mexicana de la Maleza, A.C. Instituto de Biología de la UNAM; Universidad Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario, México
- Sher AA, Hyatt LA (1999) The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: A New Framework for Patterns of Plant Invasion *Biological Invasions* 1:107-114. doi:10.1023/a:1010050420466

- Soberón J, Osorio-Olvera L, Peterson T (2017) Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:437–441. doi:10.1016/j.rmb.2017.03.011
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas *Biodiversity Informatics* 2:1-10. doi:10.17161/bi.v2i0.4
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive *Proceedings of the National Academy of Sciences, Environmental Sciences* 103:5841-5845. doi:10.1073/pnas.0508073103
- The Plant List (2017) Version 1.1 <http://www.theplantlist.org/>. Accessed 20-21 September 2017
- Thuiller W, Gallien L, Boulangéat I, De Bello F, Münkemüller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence *Diversity and Distributions* 16:461-475. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x
- Thuiller W, Richardson DM, Pyssek P, Midgley GF, Hughes GO, Rouget M (2005) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasion at global scale *Global Change Biology* 11:2234-2250
- Thum RA, Lennon JT (2009) Comparative ecological niche models predict the invasive spread of variable-leaf milfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and its potential impact on closely related native species *Biological Invasions* 12:133-143
- Villaseñor R. JL, Espinosa-García FJ (1998) Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario, Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Vitousek PM, Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change *American Scientist* 84:218-228
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16
- Wang Y (2013) Optimal Discriminant Clustering (ODC) and Sparse Optimal Discriminant Clustering(SODC). R package SODC 1.0. URL: <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>. Accessed 25-08-2017
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution *Evolution* 62:2868-2883. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010) ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models *Ecography* 33:607-611. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Westphal MI, Browne M, MacKinnon K, Noble I (2008) The link between international trade and the global distribution of invasive alien species *Biological Invasions* 10:391-398. doi:10.1007/s10530-007-9138-5
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519-539. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Williamson M (1996) *Biological Invasions* vol 15. Chapman & Hall, London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

**Cuadro S1.** Número de registros de localidades de especies no nativas y nativas usados para generar los MNE.

Familia	Nombre de la especie	Acrónimo de la especie	Total de registros	Registros eliminados	Registro usados
ASTERACEAE	<i>Cirsium vulgare</i>	Cirvul	23	6	17
ASTERACEAE	<i>Cirsium raphilepis</i>	Cirrha	49	2	47
ASTERACEAE	<i>Cirsium velatum</i>	Cirvel	61	1	60
ASTERACEAE	<i>Lactuca serriola</i>	Lacser	43	1	42
ASTERACEAE	<i>Lactuca graminifolia</i> var. <i>mexicana</i>	Lacgra	33	2	31
ASTERACEAE	<i>Senecio inaequidens</i>	Senineq	27	2	25
ASTERACEAE	<i>Senecio mulgediifolius</i>	Senmulg	80	27	53
ASTERACEAE	<i>Senecio prionoapterus</i>	Senprion	55	3	52
ASTERACEAE	<i>Senecio vulgaris</i>	Senvul	197	30	167
FABACEAE	<i>Clitoria ternatea</i>	Cliter	69	5	64
FABACEAE	<i>Clitoria mexicana</i>	Climex	62	4	58
FABACEAE	<i>Crotalaria pallida</i>	Cropal	16	1	15
FABACEAE	<i>Crotalaria incana</i>	Croinc	226	9	217
FABACEAE	<i>Crotalaria retusa</i>	Croret	74	3	71
FABACEAE	<i>Crotalaria pumila</i>	Cropum	363	18	345
FABACEAE	<i>Indigofera hirsuta</i>	Indhir	29	4	25
FABACEAE	<i>Indigofera suffruticosa</i>	Indsuf	228	13	215
FABACEAE	<i>Trifolium repens</i>	Trirep	96	10	86
FABACEAE	<i>Trifolium amabile</i>	Triama	137	5	132
FABACEAE	<i>Trifolium amabile</i> var. <i>mexicanum</i>	Trimx	33	3	30
FABACEAE	<i>Vicia sativa</i>	Vicsat	41	1	40
FABACEAE	<i>Vicia ludoviciana</i> subsp. <i>ludoviciana</i>	Viclud	19	3	16
POACEAE	<i>Bothriochloa pertusa</i>	Botper	49	1	48
POACEAE	<i>Bothriochloa saccharoides</i>	Botsac	108	7	101
POACEAE	<i>Cenchrus ciliaris</i>	Cencil	76	1	75
POACEAE	<i>Cenchrus myosuroides</i>	Cenmyo	69	4	65
POACEAE	<i>Chloris gayana</i>	Chloga	55	1	54
POACEAE	<i>Chloris rufescens</i>	Chloruf	112	4	108
POACEAE	<i>Chloris submutica</i>	Chlosub	302	20	282
POACEAE	<i>Digitaria sanguinalis</i>	Digsan	46	1	45

**Cuadro S1** (continuación)

<b>Familia</b>	<b>Nombre de la especie</b>	<b>Acrónimo de la especie</b>	<b>Total de registros</b>	<b>Registros eliminados</b>	<b>Registro usados</b>
POACEAE	<i>Digitaria filiformis</i>	Digfil	39	4	35
POACEAE	<i>Festuca arundinacea</i>	Festaru	22	1	21
POACEAE	<i>Festuca lugens</i>	Festlug	32	2	30
POACEAE	<i>Festuca rubra</i>	Festru	22	6	16
POACEAE	<i>Hordeum vulgare</i>	Horvul	33	1	32
POACEAE	<i>Hordeum pusillum</i>	Horpus	16	4	12
POACEAE	<i>Pennisetum purpureum</i>	Penpur	49	1	48
POACEAE	<i>Pennisetum crinitum</i>	Pencri	52	2	50
POACEAE	<i>Poa pratensis</i>	Poapra	32	2	30
POACEAE	<i>Poa conglomerata</i>	Poacon	27	2	25
POACEAE	<i>Polypogon viridis</i>	Polvir	24	1	23
POACEAE	<i>Polypogon elongatus</i>	Polelo	159	9	150
POACEAE	<i>Polypogon interruptus</i>	Polint	42	3	39
POACEAE	<i>Vulpia myuros</i>	Vulmyu	47	1	46
POACEAE	<i>Vulpia octoflora</i>	Vuloct	85	21	64

**Cuadro S2.** Resultados del análisis de salida de Maxent y análisis Roc parcial para cada MNE de las especies no nativas y sus parientes nativos. \*\* Maximum training sensitivity plus specificity; Partial ROC: 1 mean value for AUC ratio at,  $P < 0.05$ . Ver suplemento Cuadro S1 para identificar los acrónimos de las especies.

						<b>Estadísticas para Partial Roc después de 500 simulaciones.</b>	
<b>Familias</b>	<b>Especies</b>	<b>AUC Training</b>	<b>AUC Test</b>	<b>AUC máx. posible</b>	<b>**Logistic Threshold</b>	<b><sup>1</sup>AUC ratio a 0.05</b>	<b><i>P</i></b>
ASTERACEAE	Cirvul	0.924	0.515	0.887	0.359	1.237872	0.234
ASTERACEAE	Cirrha	0.956	0.903	0.94	0.125	1.795141	0***
ASTERACEAE	Cirvel	0.983	0.958	0.969	0.237	1.902965	0***
ASTERACEAE	Lacser	0.919	0.778	0.887	0.532	1.512869	0.002**
ASTERACEAE	Lacgra	0.928	0.979	0.895	0.464	1.952948	0***
ASTERACEAE	Senineq	0.991	0.983	0.971	0.275	1.980698	0***
ASTERACEAE	Senmulg	0.996	0.997	0.987	0.076	1.997925	0***
ASTERACEAE	Senprion	0.969	0.949	0.957	0.162	1.90968	0***
ASTERACEAE	Senvul	0.956	0.886	0.940	0.239	1.828359	0***
FABACEAE	Cliter	0.900	0.919	0.891	0.256	1.83917	0***
FABACEAE	Climex	0.907	0.851	0.903	0.294	1.716254	0***
FABACEAE	Cropal	0.961	0.756	0.944	0.219	1.637519	0***
FABACEAE	Croinc	0.911	0.852	0.877	0.223	1.705099	0***
FABACEAE	Croret	0.984	0.983	0.977	0.109	1.973059	0***
FABACEAE	Cropum	0.840	0.781	0.784	0.436	1.571448	0***
FABACEAE	Indhir	0.985	0.932	0.962	0.103	1.745407	0***
FABACEAE	Indsuf	0.880	0.823	0.834	0.373	1.635116	0***
FABACEAE	Trirep	0.946	0.931	0.930	0.142	1.834712	0***
FABACEAE	Triama	0.920	0.900	0.889	0.219	1.80388	0***



**Cuadro S2** (continuación)

						<b>Estadísticas para Partial Roc después de 500 simulaciones.</b>	
<b>Familias</b>	<b>Especies</b>	<b>AUC Training</b>	<b>AUC Test</b>	<b>AUC máx. posible</b>	<b>**Logistic Threshold</b>	<b><sup>1</sup>AUC ratio a 0.05</b>	<b><i>P</i></b>
FABACEAE	Trimx	0.925	0.935	0.908	0.408	1.872126	0 ***
FABACEAE	Vicsat	0.969	0.952	0.957	0.143	1.839534	0 ***
FABACEAE	Viclud	0.838	0.773	0.805	0.304	1.640892	0 ***
POACEAE	Botper	0.932	0.92	0.897	0.191	1.834461	0 ***
POACEAE	Botsac	0.852	0.78	0.829	0.409	1.542866	0 ***
POACEAE	Cencil	0.8	0.818	0.763	0.454	1.685973	0 ***
POACEAE	Cenmyo	0.896	0.813	0.83	0.429	1.617672	0 ***
POACEAE	Chloga	0.862	0.887	0.839	0.387	1.786537	0 ***
POACEAE	Chloruf	0.904	0.867	0.856	0.292	1.751587	0 ***
POACEAE	Chlosub	0.921	0.884	0.897	0.328	1.770822	0 ***
POACEAE	Digsan	0.78	0.627	0.707	0.59	1.348137	0.014*
POACEAE	Digfil	0.928	0.945	0.88	0.326	1.902195	0 ***
POACEAE	Festaru	0.963	0.902	0.916	0.228	1.793118	0 ***
POACEAE	Festlug	0.961	0.965	0.954	0.169	1.93657	0 ***
POACEAE	Festru	0.925	0.857	0.903	0.338	1.761726	0 ***
POACEAE	Horvul	0.927	0.826	0.895	0.282	1.637827	0 ***
POACEAE	Horpus	0.953	0.954	0.802	0.369	1.929047	0 ***
POACEAE	Penpur	0.904	0.773	0.861	0.383	1.585013	0 ***
POACEAE	Pencri	0.939	0.907	0.891	0.314	1.81348	0 ***
POACEAE	Poapra	0.974	0.849	0.958	0.196	1.661676	0 ***
POACEAE	Poacon	0.972	0.99	0.949	0.032	1.978177	0 ***

**Cuadro S2** (continuación)

						Estadísticas para Partial Roc después de 500 simulaciones.	
Familias	Especies	AUC Training	AUC Test	AUC máx. posible	**Logistic Threshold	<sup>1</sup> AUC ratio a 0.05	<i>P</i>
POACEAE	Polvir	0.9	0.864	0.836	0.54	1.73844	0 ***
POACEAE	Polelo	0.921	0.869	0.885	0.36	1.735846	0 ***
POACEAE	Polint	0.917	0.82	0.897	0.097	1.698435	0 ***
POACEAE	Vulmyu	0.943	0.944	0.922	0.189	1.90048	0 ***
POACEAE	Vuloct	0.914	0.941	0.871	0.287	1.873928	0 ***

**Cuadro S3.** Pares de especies emparentadas con los valores de la métrica *D* de Schoener, índice Kappa de Cohen, y proporciones (acumuladas y reales) de ocurrencia de registros en las áreas geográficas de distribución y superposición predichas en los MNE. Ver suplemento Cuadro S1 para identificar los acrónimos de las especies.

Par	Especie no nativa (a)	Especie nativa (b)	<i>D</i> de Schoener	Kappa de Cohen	Se cumple HND	Distribución multinominal ( <i>P</i> <0.05)		Se cumple HND
						Especie no nativa	Especie nativa	
1	Cirvul	Cirrho	0.5154	0.3833*	SI	-	-	-
2	Cirvul	Cirvel	0.3365*	0.1892*	SI	-	-	-
3	Lacser	Lacgra	0.4165	0.2238*	SI	-	-	-
4	Senineq	Senmulg	0.5694	0.5957	NO	<0.0001 (0.875)	<0.0001 (0.9245)	NO
5	Senineq	Senprion	0.4417	0.3544*	SI	-	-	-
6	Senvul	Senprion	0.4385	0.4069	NO	<0.0001 (0.7642)	0.9778 (0.6123)	NO
7	Cliter	Climex	0.4869	0.1826*	SI	-	-	-
8	Cropal	Croinc	0.5423	0.3406*	SI	-	-	-
9	Croret	Cropum	0.2002*	0.0321*	SI	-	-	-

Cuadro S3 (continuación)

Par	Especie no nativa (a)	Especie nativa (b)	D de Schoener	Kappa de Cohen	Se cumple HND	Distribución multinomial (P<0.05)		Se cumple HND
						Especie no nativa	Especie nativa	
10	Indhir	Indsuf	0.4067	0.2242*	SI	-	-	-
11	Trirep	Triama	0.6113	0.5326	NO	<0.0001 (0.7381)	<0.0001 (0.7222)	NO
12	Trirep	Trimx	0.6495	0.5544	NO	0.0968 (0.50)	0.9973 (0.8077)	NO
13	Vicsat	Viclud	0.3171*	0.1776*	SI	-	-	-
14	Botper	Botsac	0.3151*	-0.0874*	SI	-	-	-
15	Cencil	Cenmyo	0.6548	0.2061*	SI	-	-	-
16	Chloga	Chlosub	0.5651	0.3809*	SI	-	-	-
17	Chloga	Chloruf	0.7997	0.6420	NO	<0.0001 (0.8888)	<0.0001 (0.6767)	NO
18	Digsan	Digfil	0.5484	0.0736*	SI	-	-	-
19	Festaru	Festlug	0.6601	0.6335	NO	0.9559 (0.30)	<0.0001 (0.9655)	SI
20	Festaru	Festru	0.4740	0.2755*	SI	-	-	-
21	Horvul	Horpus	0.4212	0.0687*	SI	-	-	-
22	Penpur	Pencri	0.4682	0.1561*	SI	-	-	-
23	Poapra	Poacon	0.6714	0.4164	NO	<0.0001 (0.9615)	<0.0001 (0.72)	NO
24	Polvir	Polelo	0.7099	0.5451	NO	<0.0001 (0.7894)	<0.0001 (0.3609)	SI
25	Polvir	Polint	0.6765	0.3888*	SI	-	-	-
26	Vulmyu	Vuloct	0.2673	-0.0453*	SI	-	-	-

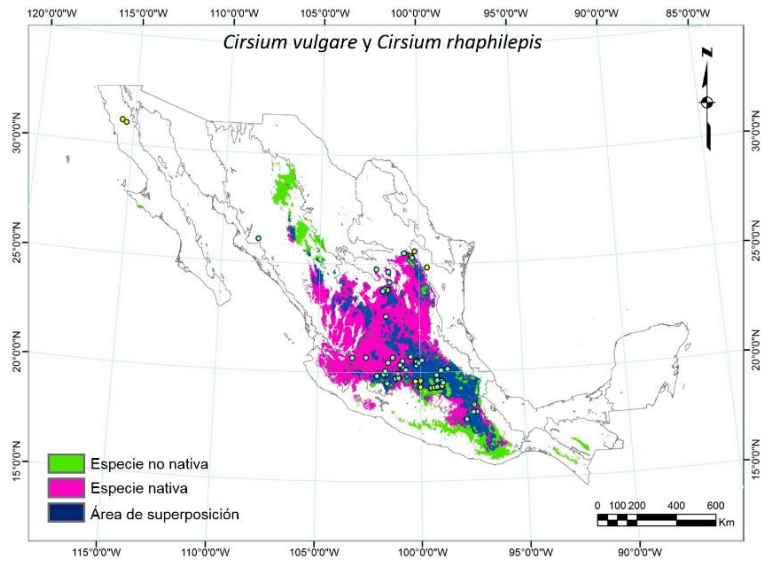
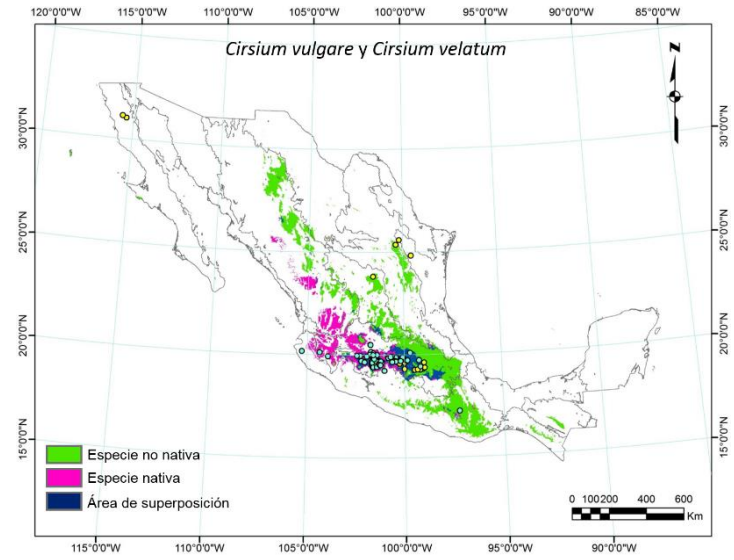
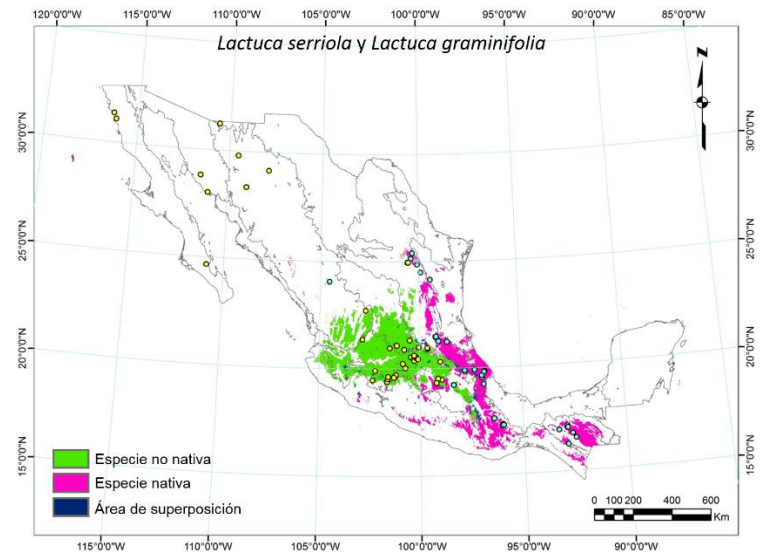
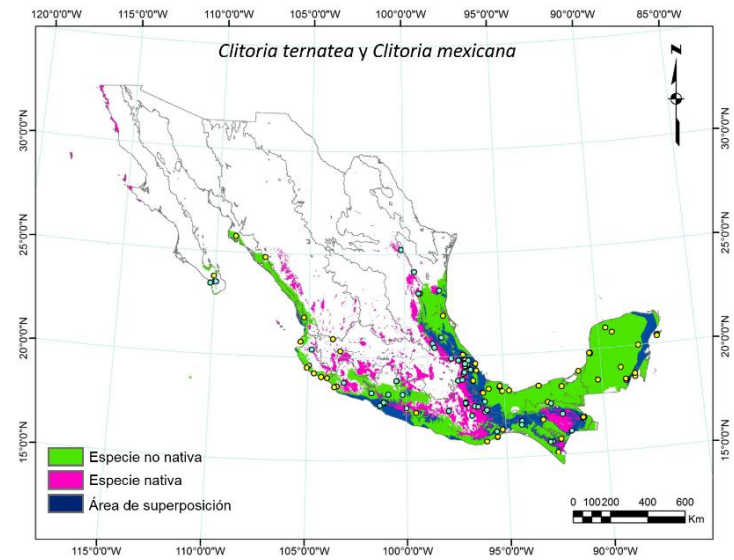
**Cuadro S4.** Datos del modelo nulo de distribución multinomial de las proporciones acumuladas de ocurrencia de los registros (10,000 simulaciones) en las áreas geográficas de distribución y superposición predichas por los MNE de pares de especies no nativas y nativas.

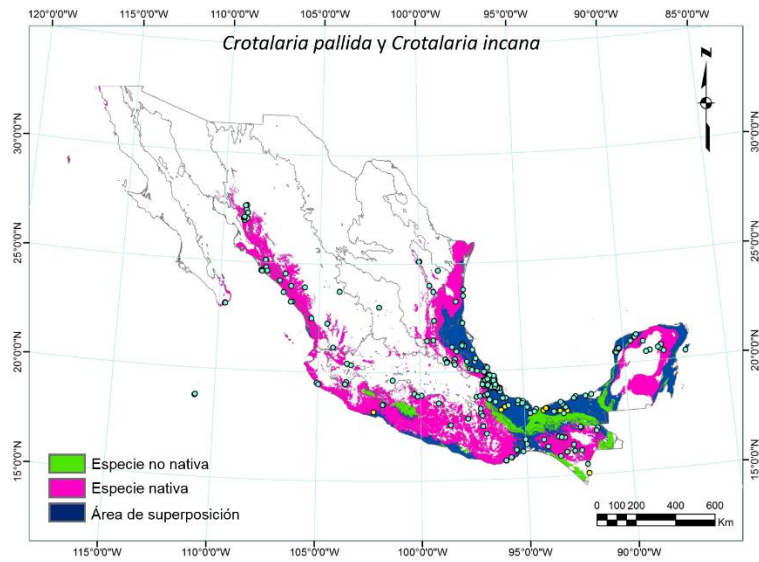
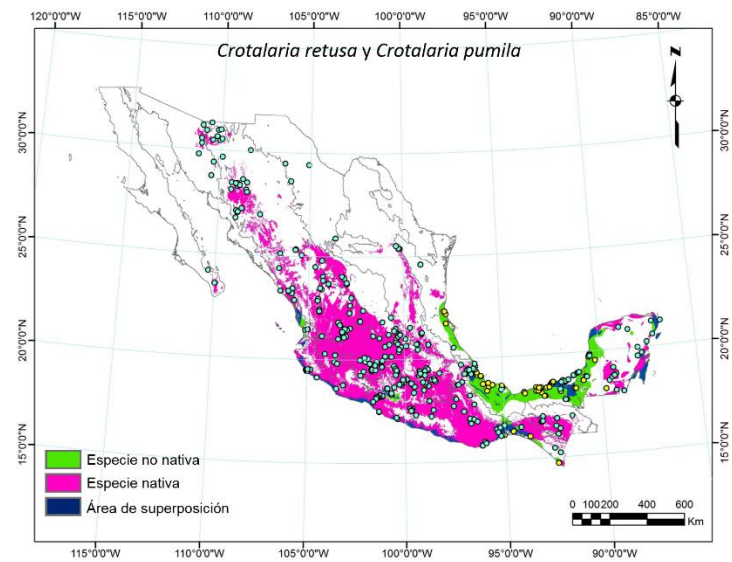
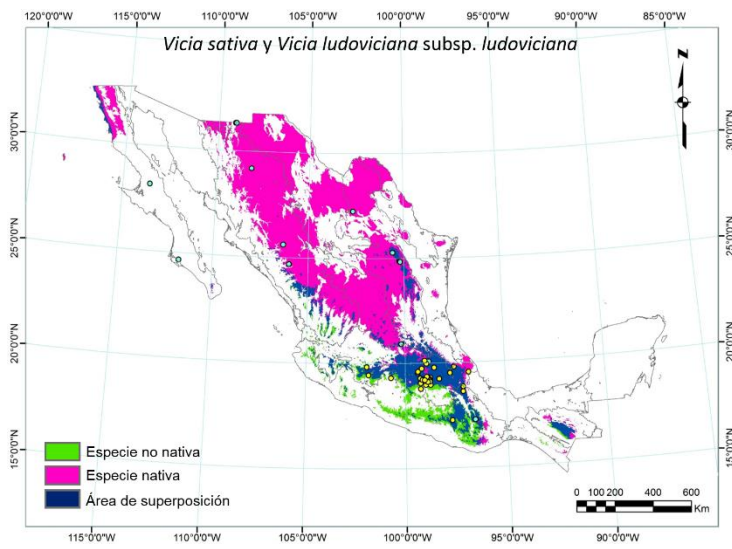
Especie no nativa (a)												
Par	a	b	Na	aA	aB	aAB	Núm. de aciertos	PaA	Núm. de aciertos	PaB	Núm. de aciertos	PaAB
1	Senineq	Senmulg	24	3	0	21	9985	0.9985	9792	0.979	0	0*
2	Senvul	Senprion	140	32	1	107	28	0.0028*	10000	1	0	0*
3	Trirep	Triama	84	14	8	62	3334	0.3334	10000	1	0	0*
4	Trirep	Trimx	76	38	0	38	2458	0.2458	9999	1	968	0.0968
5	Chloga	Chloruf	45	2	3	40	9098	0.9098	10000	1	0	0*
6	Festaru	Festlug	20	14	0	6	51	0.0051*	6150	0.615	9559	0.9559
7	Poapra	Poacon	26	0	1	25	3395	0.3395	10000	1	0	0*
8	Polvir	Polelo	19	3	1	15	4063	0.4063	9986	0.999	4	4.00E-04*

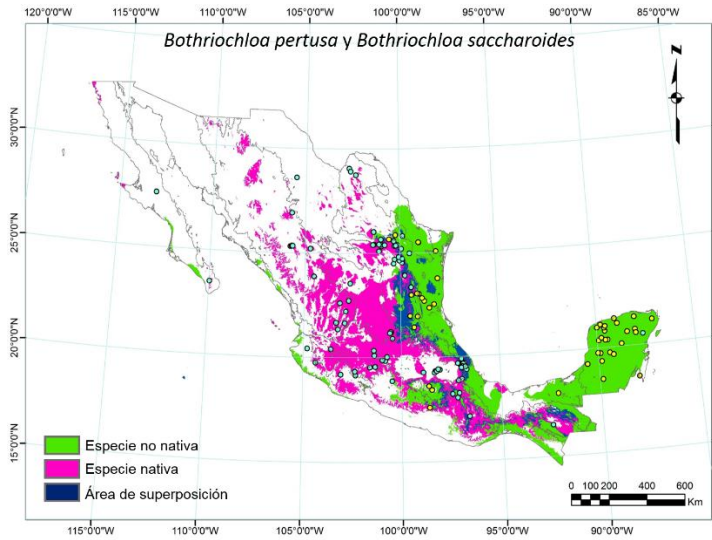
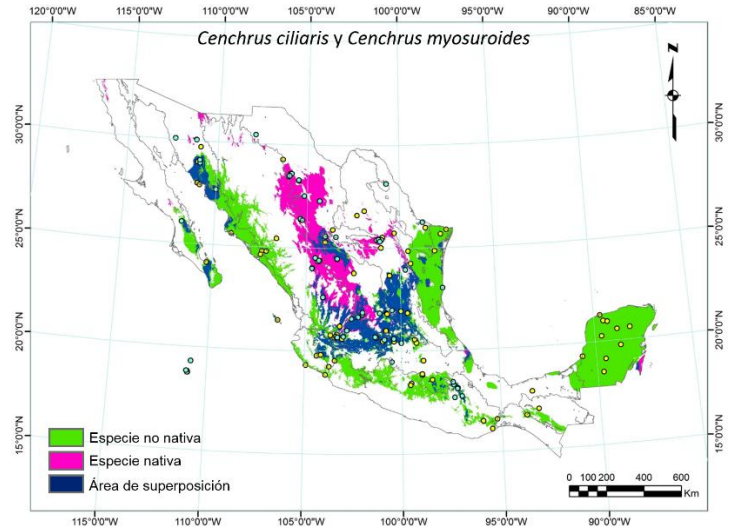
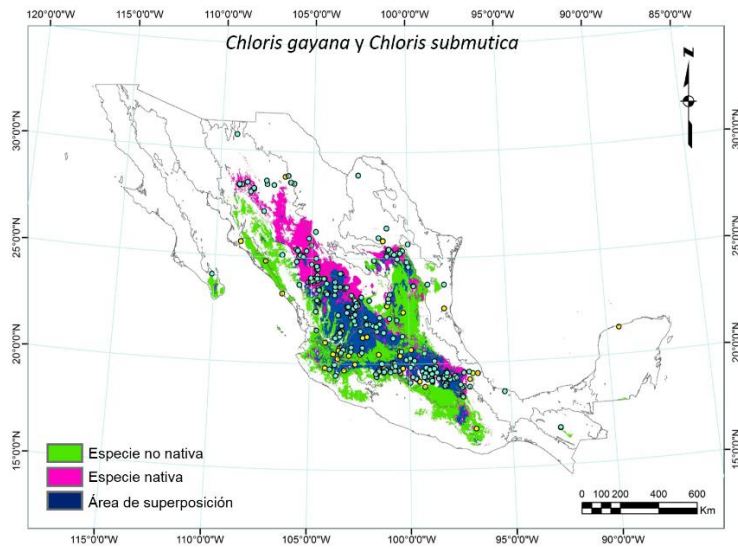
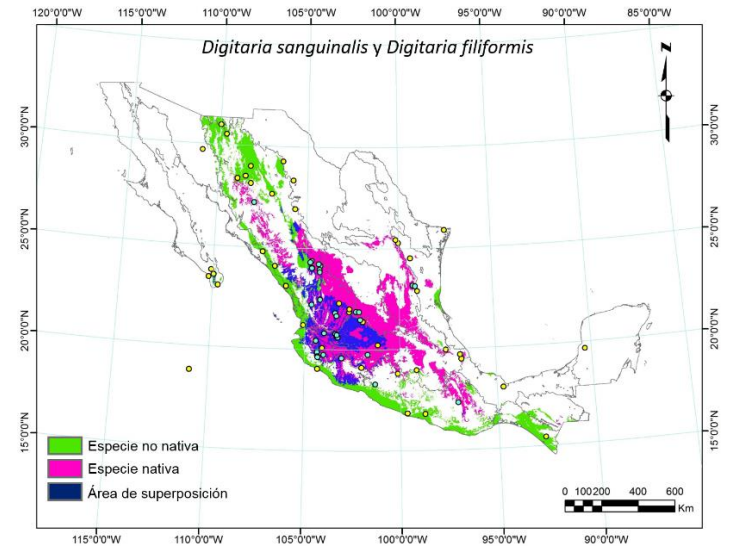
Especie no nativa (b)												
Par	a	b	Nb	bB	bA	bAB	Núm. de aciertos	PbB	Núm. de aciertos	PbA	Núm. de aciertos	PbAB
1	Senineq	Senmulg	53	3	1	49	9985	0.9985	8861	0.8861	0	0*
2	Senvul	Senprion	49	19	0	30	5436	0.5436	10000	1	9778	0.9778
3	Trirep	Triama	126	30	5	91	0	0*	10000	1	0	0*
4	Trirep	Trimx	26	3	2	21	10000	1	9839	0.9839	9973	0.9973
5	Chloga	Chloruf	99	32	0	67	0	0*	10000	1	0	0*
6	Festaru	Festlug	29	1	0	28	9998	0.9998	6150	0.615	0	0*
7	Poapra	Poacon	25	7	0	18	0	0*	10000	1	0	0*
8	Polvir	Polelo	133	83	2	48	0	0*	9925	0.9925	0	0*

Núm.= Número. **a**: especie no nativa. **b**: especie nativa. **Na**: total de registros de la especie **a**. **Nb**: total de registros de la especie **b**. **aA**: registros de la especie **a** en la zona de predicción **A**. **PaA**: probabilidad de ocurrencia de **a** en la zona **A**. **aB**: registros de la especie **a** en la zona de predicción **B**. **PaB**: probabilidad de ocurrencia de **a** en la zona **B**. **aAB**: registros de **a** en la zona de superposición **AB**. **PaAB**: probabilidad de ocurrencia de **a** en la zona de superposición **AB**. **bB**: registros de la especie **b** en la zona de predicción **B**. **PbB**: probabilidad de ocurrencia de **b** en la zona **B**. **bA**: registros de **b** en la zona de predicción **A**. **PbA**: probabilidad de ocurrencia de **b** en la zona **A**. **bAB**: registros de **b** en la zona de superposición **AB**. **PbAB**: probabilidad de ocurrencia de **b** en la zona de superposición **AB**. **Obs**: observaciones. \* =  $P < 0.05$ . Ver suplemento Cuadro S1 para identificar los acrónimos de las especies.

**A****B****C****D**

**E****F****G****H**

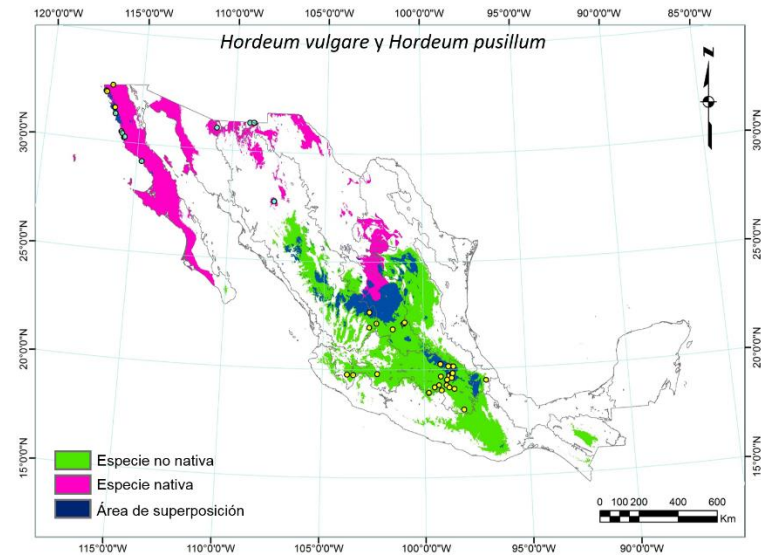


**I****J****K****L**

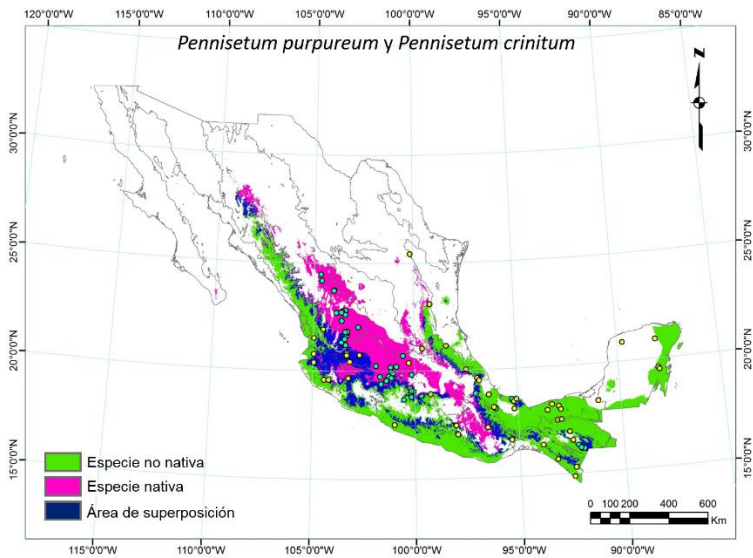
M



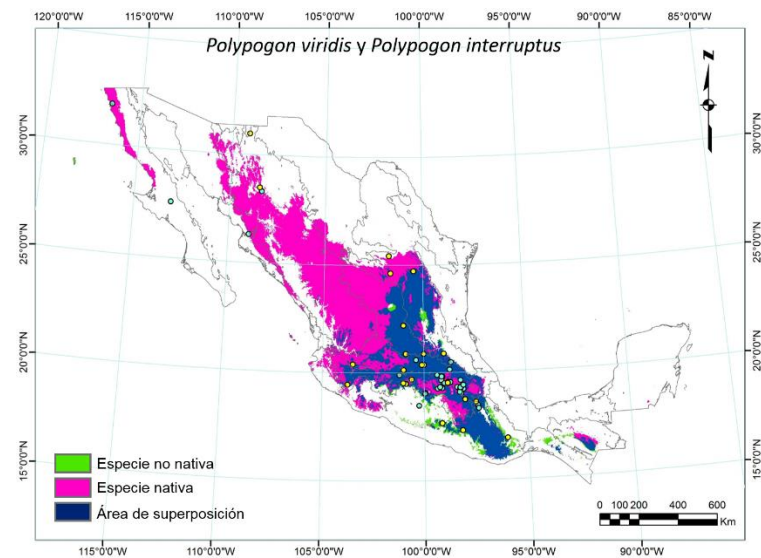
N

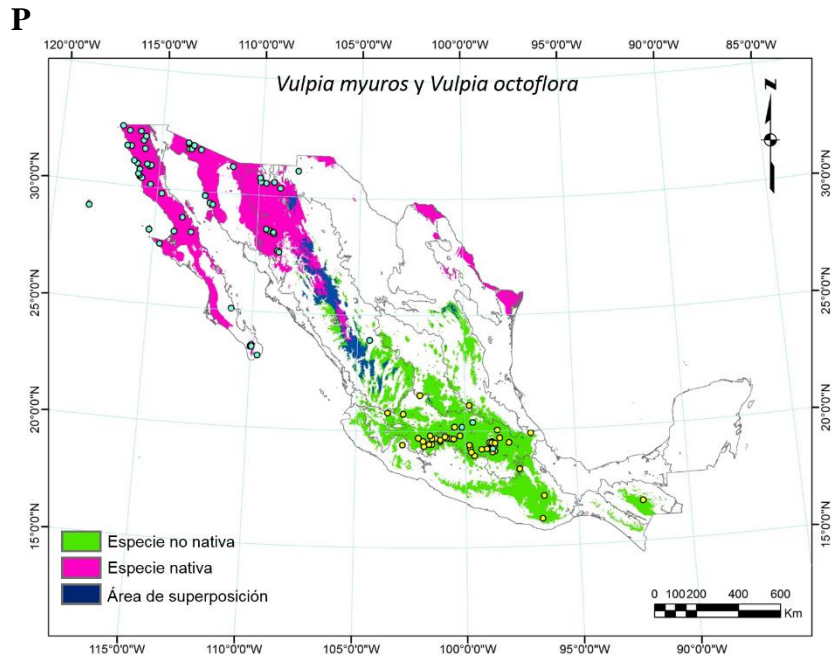


O



P





**Figura S1.** Registros de localidades de pares de especies no nativas y nativas en sus áreas geográficas de distribución potencial y superposición con relación a las provincias fisiográficas de México. (A-C) Asteraceae, (D-H) Fabaceae y (I-P) Poaceae. Puntos amarillos registros de localidades de la especie no nativa. Puntos azules claros registros de localidades de la especie nativa.

## Capítulo 3.

### Hipótesis de Naturalización de Darwin o repulsión filogenética. (Revisión)

#### **J. Sánchez-Blanco.**

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES). Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Colonia Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58089 Morelia, Michoacán, México.  
Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

#### **RESUMEN**

En los últimos años el aumento del comercio entre países ha favorecido la introducción de especies no nativas (ENN) o exóticas a diferentes lugares del mundo. Las invasiones biológicas son uno de los problemas más grandes a nivel mundial, al causar importantes daños ecológicos, económicos y a la salud. Para saber qué ENN pueden causar daños en una nueva área geográfica, se ha puesto a prueba la hipótesis de naturalización de Darwin (o de repulsión filogenética), una de las más relevantes en la teoría de invasiones biológicas. Dicha hipótesis predice que el éxito de ENN depende de la ausencia de parientes cercanos en el sitio a invadir. Por lo tanto, el establecimiento y la naturalización de las ENN se favorecen cuando el parentesco con las especies nativas de la nueva comunidad es lejano o no existe. La proximidad taxonómica e información filogenética permiten conocer las relaciones de parentesco. En esta revisión se presenta los resultados de estudios que se han realizado para tratar de inferir la importancia de las relaciones de parentesco entre ENN y nativas en el proceso de la invasión biológica en nuevas áreas en un intento por entender y predecir las invasiones.

**Palabras clave:** no nativas, nativas, invasiones biológicas, relaciones de parentesco.

## INTRODUCCIÓN

Las ENN que llegan a establecerse en una región pueden causar daños graves en los ecosistemas y los servicios que derivamos de ellos, a los sistemas agrícolas, la economía, la sociedad y la salud humana (Andreu y Vilà, 2007; Lonsdale, 1999; Williamson, 1996). Además, las invasiones de comunidades naturales por ENN se encuentran entre las causas principales de pérdida de biodiversidad y la alteración de los servicios ecosistémicos en distintos ecosistemas (Andreu y Vilà, 2007; Badii y Ruvalcaba, 2006; Lonsdale, 1999; Vitousek et al., 1996; Williamson, 1996). Al ser introducidas en una nueva región, dichas plantas tienen el potencial de ocupar o invadir el nicho o nichos de especies nativas; a menudo desplazándolas o remplazándolas e incluso causando su extinción local (Andreu y Vilà, 2007; Lonsdale, 1999; Vitousek et al., 1996).

Las plantas exóticas han sido introducidas frecuentemente en diferentes lugares deliberadamente como alimento, forraje, fibra, medicina, ornato, para el control de la erosión y plantaciones de madera (Baker, 1979, 1986). También accidentalmente en el balaustre de barcos (Ruiz et al., 2000) como contaminantes de semillas importadas para cosecha, alimento o forraje, así como, adheridas al hombre, en el pelaje de animales y a vehículos de transporte (Baker, 1986). El incremento en la dispersión de ENN en el mundo se ha favorecido en los últimos años con el aumento del comercio internacional y la globalización (Westphal et al., 2008). Se considera que las invasiones de ENN son un componente importante del cambio ambiental global causado por el humano, son responsables de los nocivos efectos en la biodiversidad y costos económicos altos (Vitousek et al., 1996; Vitousek et al., 1997; Westphal et al., 2008).

Se considera que del 10% de las ENN y establecidas de un área, 10% de estas se naturaliza y de ellas el 10% se expande y convierte en plaga (cada transición tiene una probabilidad de alrededor del 10% en un intervalo de entre 5% y 20%) (Richardson et al., 2000b; Williamson, 1996). Por lo tanto, la identificación de cuáles especies se convertirá en plaga aún no es completamente certera.

Cuando llega una nueva especie exótica y se establece en un área, frecuentemente transcurre mucho tiempo en que no causa problemas ni forma nuevas poblaciones. Este período, llamado “fase *lag* o fase de retardo”; en promedio dura 25 a 54 años para hierbas y hasta más de 300 años para árboles (Groves, 2006; Kowarick, 1995; Mack, 1991). En la “fase

*lag* o fase de retardo”, ocurren procesos evolutivos que después de algún tiempo posibilitan la expansión explosiva de la especie, fase que se conoce como “expansiva o exponencial” (Crooks, 2005; Williamson, 1996), la cual depende de varios factores biológicos, ambientales y antropocéntricos que interactúan entre sí y determinan la estabilización, la diseminación y la distribución de la especie invasora (Wilson et al. 2007). Así, muchas ENN no se detectan como peligrosas hasta que generan problemas. Por eso, la predicción acerca de cuáles ENN, estabilizadas o naturalizadas se comportarán como plagas es muy importante como medida para la prevención y manejo de invasiones.

Aunque hay varios planteamientos teóricos para explicar las invasiones biológicas, hay limitaciones para predecirlas (Heger y Trepl, 2003; van Kleunen et al., 2010). Es difícil en la actualidad pronosticar qué especie introducida se convertirá en invasora nociva. Sin embargo, hay herramientas empíricas útiles en la predicción de invasiones de plantas, como el análisis de los patrones de distribución, el comportamiento en su lugares de origen e introducción, el tiempo de residencia, la presión de propágulos, las características de historia de vida y el grado de perturbación del ambiente (Heger y Trepl, 2003; Rejmánek, 2000; Ricciardi y Cohen, 2007; van Kleunen et al., 2010; Wilson et al., 2007). De igual manera, son útiles las relaciones de parentesco taxonómicas o filogenéticas entre las ENN y sus parientes nativos cercanos (PNC) en el área colonizada (Procheş et al., 2008; Strauss et al., 2006). Se han propuesto varias hipótesis para explicar las invasiones biológicas entre las que destacan la perturbación del hábitat, homoclimas, resistencia biótica, liberación de enemigos naturales y naturalización de Darwin (Daehler, 2003; Panetta y N. D., 1991; Williamson, 1996).

La hipótesis de “naturalización de Darwin” (HND) o “repulsión filogenética” (Daehler, 2001; Duncan y Williams, 2002; Mack, 1996; Procheş et al., 2008; Strauss et al., 2006), predice la probabilidad de que las ENN se establezcan y naturalicen, si sus parientes nativos cercanos están ausentes al llegan a una nueva área. La intensidad de la competencia entre las especies se reduce o anula. Pero ENN pueden mantener una intensa competencia si están estrechamente emparentadas con las nativas, reduciendo como consecuencia el establecimiento y naturalización. Por otra parte, al llegar una planta invasora a un nuevo hábitat, aunque se libera de sus enemigos naturales en su área de origen, puede encontrar parientes cercanos atacados por ciertos herbívoros y patógenos, los que a su vez pueden



atacarla. Por lo tanto, es probable que las especies invasoras que llegan a un sitio donde no tienen parientes nativos sean menos atacadas por enemigos naturales que donde si los hay (van Kleunen et al., 2010; Williamson, 1996).

La HND integra las ideas de Darwin (1859) que luego se formalizaron en ocho hipótesis que explican los efectos antagónicos de las especies nativas sobre las introducidas (Catford et al., 2009); ahora es incluida en el marco teórico de la ecología de la invasión. Las ocho hipótesis integradas por HND incluyen factores que van desde la similitud de nicho, los nichos vacíos y la liberación del enemigo a la adaptación, el filtrado del hábitat y la perturbación (Catford et al., 2009). Todas estas ideas implican que las predicciones derivadas de HND pueden verse afectadas por variables distintas a las relaciones de parentesco y, por lo tanto, podrían ser la fuente de las contradicciones encontradas.

Se ha considerado que el análisis de las relaciones filogenéticas o la cercanía taxonómica entre ENN y nativas, puede ser un factor importante en el éxito o fracaso de las invasiones biológicas (Jiang et al., 2010; Lockwood et al., 2007; Mack, 1996; Strauss et al., 2006). Por lo cual, la HND ha sido probada varias veces; sin embargo, la evidencia es contradictoria. Desafortunadamente las comparaciones entre estudios son difíciles por la gran variedad de escalas geográficas y métodos implementados para medir las relaciones de parentesco.

La tendencia general en términos de éxito de invasión de plantas es que la HND es respaldada a escala local ( $10 \times 10$  m) pero no a escala regional (grandes territorios); con respecto a la etapa de invasión (impacto). Posibles fuentes de confusión son las diferentes métricas utilizadas para medir las relaciones de parentesco y el grado de invasibilidad de las especies consideradas cuando se pone a prueba la HND (Thuiller et al., 2010). Sin embargo, incluso usando la misma escala espacial y métricas para medir el parentesco, las contradicciones persisten. Por ejemplo, en California, las gramíneas altamente invasivas en ambientes naturales eran filogenéticamente más distantes a las gramíneas nativas que a las gramíneas menos invasivas (Strauss et al., 2006), pero en la tribu Cardueae (Asteraceae), las ENN invasoras fueron las que tenían PNC a diferencia de las no invasivas (Park y Potter, 2013; Park y Potter, 2015a). Estos resultados opuestos para Poaceae y Asteraceae podrían explicarse si la funcionalidad de HND depende de grupos taxonómicos y/o grupos de especies con atributos funcionales compartidos.

Los estudios realizados a diferentes escalas espaciales en diferentes etapas de invasión producen contradicciones con las tendencias encontradas en el meta-análisis (Ma et al., 2016). Por ejemplo, HND fue compatible con árboles y arbustos en tres países del sur de África (Bezeng et al., 2015) y la flora de la isla de Azores (Schaefer et al., 2011); sin embargo, HND no recibió apoyo en la flora neófita alemana (Küster et al., 2008). Cuando se siguió el proceso de invasión durante más de 40 años en 480 parcelas de  $0.5 \times 2.0$  m en Nueva Jersey, EE. UU., las ENN con parientes nativos cercanos se volvió dominante, y los parientes nativos se extinguieron localmente, contradiciendo nuevamente la HND (Li et al., 2015). Incluso dentro de la misma comunidad, los resultados son contradictorios cuando se utiliza la dispersión filogenética a diferentes escalas: DNH es compatible a una escala fina, pero no a gran escala (Carboni et al., 2013).

Se considera que más estudios experimentales son necesarios para probar explícitamente si el aislamiento taxonómico hacia una flora nativa puede facilitar o impedir a la planta exótica la invasión y entender los mecanismos que dirigen este efecto (Diez et al., 2008). Un meta-análisis reciente mostró que la HND puede ser relevante dependiendo de la escala espacial y la etapa de invasión en la que se ha probado la hipótesis (Ma et al., 2016).

El objetivo de esta revisión fue recopilar estudios que han probado la HND para conocer la importancia de las relaciones de parentesco a nivel taxonómico o filogenético en el éxito de las ENN en una nueva área. Aunque existen una revisión de la HND realizada por Daehler (2001) y lo más actual un meta-análisis de Ma et al. (2016); consideramos su utilidad para diseñar nuestro proyecto de investigación y ponerla a prueba a escala país usando especies congénicas. E inferir si es factible su utilidad en el análisis de riesgo para el diagnóstico de ENN que pueden causar daño, que permita desarrollar estrategias eficientes de prevención, manejo, mitigación, erradicación o control e incluso evitar su introducción a nuevos ecosistemas o regiones geográficas en nuestro país.

### **Estimaciones de las relaciones de parentesco**

Las relaciones de parentesco entre ENN y nativas se estiman utilizando aproximaciones a nivel taxonómico y las relaciones filogenéticas. La taxonomía se basa en criterios morfológicos entre especies, de acuerdo a las categorías taxonómicas (taxón) a diferentes niveles: especie, género, familia, etc. Las aproximaciones de relaciones de parentesco más

usadas son a nivel genérico, aunque se considera que descarta mucha información referente a semejanzas evolutivas (Lambdon y Hulme, 2006). Estas categorías taxonómicas han sido fuertemente criticadas como subjetivas medidas de relaciones de parentesco que pueden sesgar resultados al compararlas con estimaciones cuantitativas de distancia filogenética (Procheş et al., 2008; Thuiller et al., 2010).

La filogenética o filogenia se basa en la secuencia evolutiva y grados (relación) de parentesco de las especies o taxones en general. Se representan a través de árboles filogenéticos (cladogramas) los caracteres de cada uno de los agrupamientos taxonómicos, clados o grupos monofiléticos y el nivel jerárquico elegido (Morrone, 2001). Su clasificación comprende las categorías taxonómicas desde especie hasta orden, no categoriza los taxones superiores a orden y se dan nombres informales a los clados en lugar de taxones.

Las aproximaciones filogenéticas, son más precisas y sensitivas que las taxonómicas porque proveen razonable información acerca de las relaciones evolutivas entre especies y sus tiempos de divergencias. Proporcionan también una estimación integrada de la magnitud relativa de las diferencias genéticas y fenotípicas entre especies (Davies et al., 2011). Para elaborar filogenias se emplea el ordenamiento taxonómico del grupo para la filogenia de Angiospermas (APG), así como información de secuencia de genes GenBank (18S matK, rADN, *rbcL*, ITS1 y *atpB*) y análisis moleculares comparativos de ADN y el ARN para mostrar el parentesco filogenético entre ENN y nativas (Davies et al., 2011; Lockwood, 1999; Pearse y Hipp, 2009; Strauss et al., 2006).

Existen huecos y controversias en árboles filogenéticos que pueden presentar un significativo obstáculo; que hay que tomar esto en consideración al interpretar los resultados. Desafortunadamente, en la actualidad no hay una filogenia completa para todas las plantas a nivel de género; por esta razón, en la mayoría de los estudios las relaciones de parentesco se miden taxonómicamente y en raras ocasiones filogenéticamente (Thuiller et al., 2010). En pocos casos se han usado ambas medidas de parentesco (Hill y Kotanen, 2009; Hill y Kotanen, 2010). Las aproximaciones de parentesco pueden también sobre-privilegiar interacciones entre las ENN y sus PNC que comparten una particular posición en una jerarquía taxonómica, por ejemplo congenéricas (Diez et al., 2008; Lambdon y Hulme, 2006; Thuiller et al., 2010), o tratar las interacciones de igual importancia entre todas las especies (Ness et al., 2011).

## **Mecanismos de la hipótesis de naturalización de Darwin (HND).**

La naturalización de las ENN se favorece cuando el parentesco entre especies colonizadoras y las especies de la comunidad receptiva es distante. Si el parentesco es cercano no deberían ser exitosas en la colonización porque hay un solapamiento en el uso de recursos (sin éxito por límite de similitud). Las poblaciones de plantas exóticas pierden interacciones con enemigos naturales (herbívoros, patógenos, virus y bacterias), mutualistas y competidores de su lugar de origen (Keane y Crawley, 2002). Sin embargo, pueden ganar otras interacciones con nuevas especies, sobre nuevas condiciones abióticas aunado a las relaciones filogenéticas, que pueden influir al éxito demográfico de las especies y sus efectos en la biodiversidad nativa (Mitchell et al., 2006). La HND depende de 4 mecanismos propuestos por Mitchell et al. (2006) para invasiones biológicas de ENN filogenéticamente relacionadas a nativas.

### **A. Mecanismo de enemigos naturales**

1) **Liberación de enemigos naturales:** Las ENN pierden o se liberan de sus enemigos naturales en su lugar de origen cuando llegan a una nueva región (Hill y Kotanen, 2009). La reducción de enemigos puede darles ventaja competitivamente al incrementar su impacto como invasor, al llegar a una nueva área en la que no tienen parientes (Colautti et al., 2004; Keane y Crawley, 2002; Lui y Stiling, 2006; Maron y Vila, 2001), lo que les permite tener éxito (Keane y Crawley, 2002; Mitchell et al., 2006; Strauss et al., 2006; Wolfe, 2002).

2) **Enemigos naturales de las especies nativas:** Las ENN al establecerse en una nueva región, pueden ser más susceptibles a ataques de enemigos naturales que ocurren localmente o los de sus PNC. El cambio de hospedero de los enemigos naturales de las especies nativas, es más probable entre los anfitriones estrechamente relacionados en el área invadida (Mack, 1996; Parker y Gilbert, 2004), que hacia taxones distantemente relacionados (Mitchell et al., 2006; Strauss et al., 2006). Mack (1996) considera que los herbívoros o patógenos nativos especializados, son más propensos a atacar ENN con PNC a nivel congénico, lo que limitaría o no les permitiría su establecimiento y naturalización. Lo anterior suponiendo que los enemigos naturales son filogenéticamente especializados (Mitchell et al., 2006).

**B. Mecanismo de relación mutualista-facilitación:** La contribución de residentes mutualistas al éxito del invasor será más grande cuando las ENN están cercanamente

relacionadas a especies residentes; asumiendo que el mutualismo o sus beneficios son filogenéticamente especializados (Mitchell et al., 2006).

**C. Mecanismo de *competencia*:** Es más fuerte entre individuos de la misma especie o especies cercanamente emparentadas y entre especies ecológicamente similares, lo que puede ocasionar exclusión competitiva (Jiang et al., 2010; Procheş et al., 2008; Ricciardi y Atkinson, 2004). La competencia es más severa si compiten por los mismos recursos, como fuente de alimento y espacio (Tilman, 1999). Una de las dos especies está condenada a la extinción, conforme a la teoría evolutiva de Darwin. La especie nativa sería más competitiva, al no permitir el establecimiento de la ENN; es más factible encontrar a la ENN en donde no hay especies nativas. Entre más relacionadas estén las especies es más grande superposición de nicho (Mitchell et al., 2006).

**D. Mecanismo de *idoneidad abiótica* ambiental:** El éxito de la ENN es mayor en comunidades donde las especies residentes están estrechamente relacionadas a las nativas, se adaptaran a condiciones abióticas similares (Mitchell et al., 2006). Especies cercanamente emparentadas pueden tener asociaciones ambientales similares o beneficios de las mismas interacciones bióticas con otras especies, como los polinizadores, porque comparten su historia evolutiva (Wiens y Graham, 2005). Darwin (1859) se dio cuenta también de que las ENN, cercanamente relacionadas a las nativas pueden tener una mejor oportunidad de estabilizarse exitosamente debido a que comparten pre-adaptaciones con sus parientes nativos en condiciones ambientales locales.

Aunque esta hipótesis fue formulada en 1859, hace ya 160 años (2019), el número de estudios que han probado la HND a partir de los 90's. Los primeros estudios raramente se han probados estadísticamente, la gran mayoría se han basado en observaciones de ENN en regiones mucho más grandes que la escala apropiada para interacciones entre especies; por ejemplo en California (Rejmánek 1996, 1998; Strauss et al 2006), Hawaii (Daehler 2001) y Nueva Zelanda (Duncan y Williams 2002). Por lo tanto, los resultados también no son inmunes a la influencia de otros factores que confunden al realizar interpretaciones, tales como la idoneidad del hábitat (Mitchell et al., 2006), los cuales pueden variar dentro y entre estudios (Jiang et al., 2010).

## **Evidencias de la Hipótesis de Naturalización de Darwin**

### *Aproximación taxonómica*

Alfonso de Candolle (1855) observó más especies naturalizadas de nuevos géneros que con géneros representados en la flora nativa de EU; Darwin coincidió, al encontrar que más de la mitad de la flora naturalizada pertenecía a géneros nuevos a la región, soportando su teoría de la intensa competencia entre especies congénicas (Daehler, 2001). En seis floras regionales de los EU las especies naturalizadas a menudo pertenecían a un género foráneo a los nativos, excepto en Nueva York Mack (1996). Los pastos europeos naturalizados en California estadísticamente pertenecían a géneros exóticos no emparentados con los nativos; el mismo patrón se observó en las familias Asteraceae y Brassicaceae (Rejmánek, 1996, 1998), como en algunas familias de la flora Australiana (Rejmánek, 1998).

### *Relaciones filogenéticas*

La composición de las comunidades recipientes y sus relaciones filogenéticas con el invasor afectan el éxito de la colonización; en California los pastos más invasivos están lejanos filogenéticamente a los nativos, a diferencia de los pastos no invasivos (Strauss et al., 2006). En el primer experimento en laboratorio con comunidades de bacterias no nativas y nativas entre ellas competían severamente y al final sólo quedó una; entre más alejadas, las poblaciones de ambas especies se mantuvieron estables (Jiang et al., 2010). En ensayos de microcosmos con dos comunidades de hongos filogenéticamente relacionados y no relacionadas con el invasor *Trichoderma cf. harzianum*, el invasor se estableció en ambas comunidades sin afectar la estructura de las comunidades, aunque alcanzó un número de copias 1000 a 10,000 en comunidades no relacionadas filogenéticamente (Morales et al., 2014). Los reptiles exitosamente introducidos en California y Florida no están distantemente relacionados a los nativos, mientras que las especies filogenéticamente relacionadas comparten funciones ecológicas similares (Van Wilgen y Richardson, 2010). En islas y continentes, el éxito en el establecimiento de reptiles fue alto en presencia e incremento de la riqueza de congéneres nativos (Ferreira et al., 2012).



## **Relaciones de parentesco y características en comunidades**

Se han examinado las relaciones filogenéticas con las características de ENN y nativas dentro de una comunidad para conocer los patrones que determinan el establecimiento de plantas exóticas (Cadotte et al., 2010). Además, las diferentes características (morfológicas y fenológicas) entre ENN y nativas dentro de la comunidad sugirieron un patrón predecible de invasión y la trayectoria de reemplazo (cambio) en la comunidad nativa (Pearson et al., 2012). En conjunto, la composición del ensamble de nativas y las relaciones filogenéticas de un invasor en comunidades pueden influir en el éxito de la invasión y provee una herramienta predictiva (Carboni et al., 2013).

La HND representa un precursor de las relaciones filogenéticas en una comunidad: la teoría de comunidades está en parte estructurada por patrones de características conservadas evolutivamente entre los taxones que la componen. La mayoría de los estudios asumen que la competencia y el filtro ambiental son las fuerzas dominantes que estructuran las comunidades (Cavender-Bares et al., 2006; Webb, 2000). Por ejemplo, donde los parientes cercanos no co-ocurren una comunidad es filogenéticamente sobredispersa; el mecanismo es asumido porque involucra limitada similitud, resultando en exclusión competitiva. Sin embargo, evidencias experimentales sugieren que una fuerte competencia entre parientes cercanos no puede ser un factor que dirija una estructura determinada en la comunidad (Cahill et al., 2008).

Hay que recordar que dos mecanismos están comúnmente involucrados cuando existen comunidades diferentes azarosamente ensambladas: 1. Límite de similitud es inferido como un importante proceso organizador cuando las comunidades están comprendidas de especies más distantemente relacionadas o las comunidades son igualmente representadas de lo esperado por probabilidad a través de un árbol filogenético (Cavender-Bares et al., 2006; Webb et al., 2002). 2. Filtro ambiental, a menudo involucrado para explicar la presencia de especies coexistentes en agrupamientos filogenéticos (especies relacionadas que co-ocurren en ambientes similares como resultado de características compartidas) (Cavender-Bares et al., 2009). Teóricamente se consideran más disimilitud de nicho entre especies a fina resolución (sobredispersión), donde las interacciones bióticas tienen lugar por el efecto de la competencia interespecífica/facilitación o por compartir enemigos naturales (Carboni et al., 2013). Anticipan gran similitud (agrupamiento y subdispersión) entre especies porque

comparten los recursos requeridos. No se puede predecir interacción entre especies que co-ocurren en una resolución gruesa, porque las especies pueden segregarse a lo largo del gradiente ambiental cubriéndolo dentro de largas unidades de muestreo. En estudios de patrones filogenéticos en invasiones biológicas se ha visto agrupamiento filogenético (ENN son más cercanamente relacionadas a nativas de lo esperado) y sobredispersión (ENN están menos cercanamente relacionadas a nativas que lo esperado) (Cavender-Bares et al., 2004).

El filtro del hábitat fue más importante que la competencia interespecífica en comunidades ensambladas de aves sobre altas tasas de introducción antropogénica (Maitner et al., 2012). Las relaciones cercanas de la avifauna en la comunidad recipiente estuvieron significativamente asociadas con el éxito del establecimiento de aves exóticas a nivel regional (Florida, Hawaii y Nueva Zelanda) y sub-regional (islas dentro de Hawaii). La resistencia biótica y facilitación pueden debilitarse o intensificarse con la distancia filogenética entre exóticas y nativas en la comunidad recipiente (Jones et al., 2013). El grado de relaciones entre invasor y la comunidad residente fue improbable que dirigiera los efectos en la estructura filogenética de la comunidad en Alberta, Canadá (Bennett et al., 2014). Se observó que las ENN son más cercanas filogenéticamente a la comunidad nativa; pero funcionalmente distintas (Ordóñez, 2014).

Diferencias en características de historia de vida entre poblaciones de ENN y nativas han sido reportadas en condiciones de jardín común. En experimentos con pares de especies de *Senecio* (ENN y sus PNC) en condiciones de contrastantes regímenes de aguas, encontraron que la exótica *S. inaequidens* fue más competitiva en todas las condiciones; pero la nativa *S. malacitanus* fue más competitiva que la exótica *S. pterophorus* en condiciones de estrés de agua (García-Serrano et al., 2007). Las poblaciones invasivas de *Lythrum salicaria* L. fueron más vigorosas, crecieron más alto y produjeron más del doble de peso seco en tallos y ramas laterales primarias que las poblaciones nativas (Bastlová y Květ, 2002); y poblaciones de *L. salicaria* crecieron, produjeron más ramas y hojas largas con cantidades altas de agua y nutrientes que las poblaciones nativas (Chun et al., 2010a). Generalmente las poblaciones de ENN invasoras utilizan los recursos disponibles más efectivamente para crecer más alto y producir un gran número de hojas grandes que las poblaciones nativas (Davis et al., 2000).

La estructura filogenética entre especies ENN y nativas se explicó con una porción significativa de varianza, la influencia decreció cuando el número de especies o área de estudio incrementó, ya que en un área grande es menos probable que estén taxonómicamente vinculadas las especies (Lavoie et al., 2012).

En Kentucky el número de congéneres no afectó la probabilidad que una especie naturalizada comenzara a invadir, sin embargo, la HND fue relevante al inicio de la etapa de establecimiento del proceso de invasión (Pellock et al., 2013). Las ENN tienden a ocurrir localmente en familias con una o pocas especies; siete familias fueron significativamente sobre-representadas por ENN a diferencia de las nativas en hábitats degradados y con disturbios, seis familias fueron sub-representadas por ENN en hábitats naturales (Cadotte y Lovett-Doust, 2001).

### **Hipótesis de atracción filogenética o preadaptación de Darwin**

La cercanía filogenética entre ENN y nativas podría facilitar la naturalización (Darwin 1859); esta alternativa a la HND dio origen paradoja o enigma de la naturalización de Darwin (*sensu* Diez et al., 2008). La controversia se da por qué las ENN cercanas a miembros de la comunidad recipiente, pueden tener atributos biológicos similares a los de sus parientes (basados en el ancestro común), poseer rasgos morfofuncionales homólogos y, en consecuencia, estar funcionalmente preadaptados a las condiciones ambientales de dicha comunidad. Todo esto facilitaría la expansión geográfica de exóticas estrechamente emparentadas (Bruno et al., 2003; Wiens y Graham, 2005).

Así surge la hipótesis de atracción filogenética o pre-adaptación de Darwin (Daehler, 2001; Duncan y Williams, 2002), considera que las ENN relacionadas con especies nativas tienden a poseer nichos similares, por lo que responden similarmente a las mismas condiciones ambientales. Un estrecho parentesco filogenético entre ENN y sus PNC está relacionado con la posesión de atributos preadaptados, no se descarta que taxones exóticos más distantes o no emparentados se establezcan y naturalicen (Procheş et al., 2008), porque la competencia puede actuar para limitar la coexistencia de especies relacionadas (Diez et al., 2008). Aunque las características sean suficientemente conservadas a través de las filogenias, la exclusión competitiva causará que las especies cercanamente relacionadas co-ocurrán menos frecuentemente de lo esperado por probabilidad (Cavender-Bares et al., 2009; Webb

et al., 2002). Por ejemplo; la especie invasora *Myriophyllum heterophyllum* se estableció en lagos de New Hampshire donde tiene parientes nativos cercanos y muestra con modelos de nicho ecológico, un alto potencial para desplazar especies congénicas nativas (Thum y Lennon, 2010). ENN emparentadas con nativas, a nivel de género y familia, presentaron intervalos de distribución en promedio más extensos que especies que no pertenecen a estas categorías taxonómicas o con parentesco más distante que pertenecen a familias u órdenes no representados en la flora nativa de Chile; los taxones más distantes muestran intervalos más reducidos (Escobedo et al., 2011). En Florida, es alta la tasa de la naturalización de plantas cultivadas con PNC, a diferencia de plantas que pertenecen a géneros no nativos (Pemberton y Liu, 2009). Sugiriendo que el parentesco taxonómico podría haber facilitado la naturalización de plantas exóticas, al menos para especies que pertenecen a géneros y familias ya representados en las floras nativas, debido a la presencia de rasgos homólogos, preadaptados que facilitan la expansión de la flora emparentada, hecho que no apoya la HDN.

También se contradice a la HND, en dos estudios recíprocos con 192 especies de la tribu Cardueae nativas y exóticas invasivas y no invasivas en regiones de clima mediterráneo, alta superposición de nicho ecológico entre ENN invasivas y nativas a diferencia de las no-invasivas a escala global, indica que el nicho ecológico es conservado filogenéticamente (Park y Potter, 2013; Park y Potter, 2015a; Park y Potter, 2015b). Las especies invasoras estaban muy agrupadas y filogenéticamente cercanamente relacionadas a taxones nativos que las no-invasivas en California (Park y Potter, 2013), el mismo patrón encontraron en la Península Itálica (Park y Potter, 2015a). Aunque se han realizado observaciones a estos estudios consideran que antes de descartar la HND deberían tomar en cuenta seis cuestiones conceptuales y metodológicas (Sol et al., 2014), que indican los autores en su artículo.

Aunque algunos estudios rechazan la HND y otros apoyan la hipótesis de preadaptación de Darwin (Daehler, 2001; Duncan y Williams, 2002). Estas dos hipótesis sirven como base conceptual de la estructura filogenética de comunidades en la ecología contemporánea: si las especies co-ocurren exhibirán sobre dispersión filogenética (siendo menos relacionadas filogenética que lo esperado por probabilidad), implicado por la HND (Procheş et al., 2008). Se ha observado en un mismo estudio evidencia de ambas hipótesis propuestas por Darwin en comunidades de peces (Helmus et al., 2007). Los estudios tienen varias inconsistencias como la diferencias en la escala espacial y filogenética, etapa del

proceso de invasión y la manera que prueban la hipótesis; al no ser iguales revelan distintos mecanismos de ensamble en la comunidad. Las evidencias a favor de la HND y en contra tiene controversia en el papel que juega el parentesco filogenético para determinar el éxito de la naturalización (Diez et al., 2008; Diez et al., 2009; Thuiller et al., 2010).

### **Enemigos naturales**

Generalmente en una nueva región es más probable que las especies aisladas filogenéticamente escapen de enemigos naturales (Darwin, 1859; Duncan y Williams, 2002). Las ENN en una nueva área a menudo reciben menos daños por herbívoros (Lui y Stiling, 2006; Torchin y Mitchell, 2004) y enemigos naturales que las especies nativas (Keane y Crawley, 2002). La superposición entre comunidades de herbívoros puede decrecer con el incremento de la distancia filogenética entre ENN y sus PNC (Connor et al., 1980; Weiblen et al., 2006). La probabilidad de que patógenos puedan infectar a una planta exótica y una nativa decrecer con el incremento de la distancia filogenética (Gilbert y Webb, 2007). En un jardín común los daños por herbívoros en ENN decrecieron entre mayor es la distancia filogenética con sus PNC (Dawson et al., 2009b; Hill y Kotanen, 2009; Pearse y Hipp, 2009). En dos comunidades el daño por herbívoros disminuyó con la disimilitud filogenética entre ENN y sus PNC en poblaciones silvestre (Ness et al., 2011).

También las plantas exóticas pueden acumular rápidamente enemigos naturales en la nueva región, reemplazando a los perdidos en el proceso de invasión (Connor et al., 1980; Hawkes, 2007; Parker et al., 2006; Parker y Hay, 2005; van Kleunen y Fischer, 2009). Esto es más probable cuando las ENN tienen PNC en el área invadida; el cambio de enemigos generalmente se da entre hospederos cercanamente relacionados (Dawson et al., 2009b; Gossner et al., 2009; Pearse y Hipp, 2009). El uso del anfitrión por enemigos naturales es a menudo filogenéticamente conservado (Gilbert y Webb, 2007; Pearse y Hipp, 2009; Weiblen et al., 2006), medido por la conservación filogenética de las características de la planta (Ricciardi y Ward, 2006). La similitud filogenética de las especies exótica con las nativas puede influir en la tasa en la adquieren enemigos naturales (Dawson et al., 2009b; Hill y Kotanen, 2009; Pearse y Hipp, 2009) y en la adecuación de enemigos naturales para colonizar exóticas. La similitud entre ENN y nativas puede deberse a la semejanza en la composición química y física entre congéneres (Agrawal y Kotanen, 2003); este patrón se debe a la

conservación filogenética de características (Ricciardi y Ward, 2006). Sin embargo, es más probable que las ENN distantemente relacionadas posean nuevas características que limitan el daño por herbívoros adaptados a las características propias de las plantas nativas (Ness et al., 2011). Las ENN se liberan de enemigos en la nueva área y empiezan a crecer abundantemente porque los herbívoros pueden selectivamente atacar plantas nativas sobre ENN. Los herbívoros especialistas que requieren un específico huésped para alimentarse, si no reconocen al anfitrión introducido del nativo, este último sufrirá más herbivoría (Pearse y Hipp, 2009).

Los herbívoros generalistas consumen una amplia gama de plantas y son menos disuadidos por sus defensas (Parker et al., 2006). Simplemente valoran la utilidad de un nuevo anfitrión, las plantas exóticas con características que reducen el rendimiento por herbivoría pueden recibir menos daños que las más exploradas, independientemente de sus similitudes con el anfitrión nativo (Pearse y Hipp, 2009). En algunos casos los invasores exóticos pueden no estar adaptados para disuadir evolutivamente novedosos enemigos de las especies nativas (Agrawal y Kotanen, 2003).

El impacto de los herbívoros nativos sobre la abundancia de las plantas exóticas en donde eliminaron a las ENN no invasivas pero a las ENN invasivas no; los herbívoros exóticos solo suprimieron la abundancia de las plantas nativas (Parker et al., 2006). En un meta-análisis las especies invasoras presentaron significativamente menores niveles de infestación de patógenos que las nativas, sin tendencia de menos daños por herbívoros (Hawkes, 2007). En especies de árboles tropicales exóticos con y sin parientes congénicos y confamiliares, el daño por herbivoría no fue significativo en Amuni, África Oriental, (Dawson et al., 2009b). Las ENN más cercanamente emparentadas a las nativas recibieron más daños por herbívoros que las especies lejanamente emparentadas en California (Pearse y Hipp, 2009). Chun et al. (2010b) encontró que las ENN invasoras no recibieron menos daños que las nativas, fueron menos tolerantes a daños de enemigos que las nativas y no siempre experimentan liberación de enemigos naturales.

Las ENN y nativas exhiben una pronunciada asimetría en interacciones bióticas que ayudan a la coexistencia en comunidades invadidas. Las ENN fueron competitivamente superiores a las nativas, pero significativamente más impactadas por herbívoros (Heard y Sax, 2012). En recientes experimentos y meta-análisis se ha observado que las ENN reciben



típicamente más ataques por herbívoros y no menos que las nativas (Agrawal y Kotanen, 2003; Chun et al., 2010b; Parker et al., 2006). Esta excepción a la HND también ha sido reportada en otros estudios (Agrawal et al., 2005; Liu et al., 2007; Parker y Hay, 2005). Se ha considerado que el aislamiento taxonómico de la flora nativa ha sido negativamente asociado con el número de insectos herbívoros que comenzaron a estabilizarse en especies de exóticas de árboles (Connor et al., 1980).

Al evaluar el daño por herbívoros en ENN en condiciones controladas (jardín común) y en poblaciones naturales, algunos resultados apoyan a la HND y otros no. En Canadá ENN emparentadas a nivel taxonómico y filogenético con nativas en un jardín común los daños por herbívoros declinaron con el incremento de la distancia filogenética a miembros de la familia nativa, pero en poblaciones naturales no (Hill y Kotanen, 2009). Los daños por herbívoros (porción y porcentaje) con respecto al área foliar fue mayor en ENN con PNC en un jardín común; sin embargo, en poblaciones naturales no se encontraron diferencias en los daños causados por herbívoros (Burton y Kotanen, 2009). Las ENN de Asteráceas sufrieron menos herbivoría al co-ocurrir con parientes nativos confamiliar; sin embargo, las especies filogenéticamente novedad no experimentaron menos tasas de herbivoría, no hay relación entre aislamiento filogenético y daños en poblaciones naturales (Hill y Kotanen, 2010). El 63% de daños causados por enemigos naturales estaban filogenéticamente estructurados sugiriendo que las interacciones entre plantas exóticas y sus predadores de semillas pueden estar influenciados por su posición filogenética, pero no por su relación con especies nativas que localmente co-ocurren (Hill y Kotanen, 2011).

### **Escala geográfica**

La mayoría de los estudios no consideran el efecto de la escala al momento de interpretar sus resultados. Los patrones filogenéticos pueden cambiar dependiendo de la escala espacial y filogenética considerada (Procheş et al., 2008). Se ha encontrado, a escala espacial grande, una fuerte evidencia de que las comunidades naturales más diversas contienen un número mayor de ENN (Lonsdale, 1999; Stark et al., 2006; Stohlgren et al., 1999). Sin embargo, se considera que los mecanismos asociados a la HND (i.e. competencia interespecífica) tienen más importancia en escalas espaciales reducidas (e.g. m<sup>2</sup>) y no a escalas geográficas grandes (e.g. km<sup>2</sup>) (Diez et al., 2008; Jiang et al., 2010; Thuiller et al., 2010). A nivel geográfico, las

condiciones macroambientales (clima, precipitación, temperatura, etc.) tienen mayor relevancia al momento de determinar el intervalo de extensión de las especies, incluso sobre la facilitación antrópica a la expansión espacial e interacciones interespecíficas. Se ha observado que la diversidad de especies nativas y ENN esta negativamente correlacionada a pequeña escala (ambiente homogéneo) pero positivamente correlacionada a gran escala (ambiente heterogéneo). Como sabemos en un ecosistema grande hay muchos factores que nos pueden confundir; dos especies pueden estar emparentadas, pero a la vez rodeadas de muchas otras con las que coexisten; por ejemplo un depredador que puede entrar en la relación y eliminar a una de las especies.

La paradoja de Darwin considera que a escala grande las especies naturalizadas deberían ser taxonómicamente similares o más relacionadas a las nativas y estar adaptadas al mismo ambiente. Mientras que a escala fina las invasoras tienden a estar menos relacionadas a las nativas; un bajo grado de similitud debería promover la naturalización vía resistencia biótica reducida (Pearson et al., 2012). La escala espacial puede influir en los patrones de similitud entre ENN y nativas de manera consistente para resolver la paradoja de Darwin (Pearson et al., 2012; Procheş et al., 2008; Thuiller et al., 2010). El éxito de la invasión a escala grande se predice por pre-adaptación al ambiente y a escala fina por interacciones bióticas (Bezeng et al., 2015).

La predicción de HND es entonces más aplicable a fina escala (Pearson et al., 2012) porque las especies del mismo género o familia tienden a co-ocurrir más a menudo y a escala grande las especies cercanas pueden estar separadas espacialmente, lo cual es relevante para las interacciones competitiva. La escala espacial puede influir en los patrones de similitud entre ENN y nativas consistentemente con la paradoja de Darwin (Diez et al., 2008; Procheş et al., 2008; Thuiller et al., 2010).

La abundancia de ENN naturalizadas dentro de hábitats estuvo negativamente relacionada con el número de congéneres nativos y positivamente relacionada a la abundancia de congéneres nativos en Auckland. Sin embargo, al cambiar la escala dentro de hábitats la abundancia de ENN estuvo negativamente correlacionada a la abundancia de sus congéneres nativos, implicando que ENN y nativas responden similarmente a amplia escala ambiental variando a través de hábitats, la consistencia biótica ocurrió dentro de los hábitats (Diez et al., 2008). En consecuencia, la relación entre aislamiento taxonómico e invasiones

es dependiente de la escala espacial (asume superposición de nicho) y de la etapa de invasión (Diez et al., 2008; Lambdon y Hulme, 2006). En comunidades con escalas pequeñas (local-parcela) y grande (regional-hectárea) las ENN y nativas estuvieron significativamente más distantemente relacionadas de lo esperado, pero un poco más cercanamente relacionadas a gran escala, sugiriendo que la resistencia de la comunidad a la invasión fue baja a gran escala (Davies et al., 2011).

### **Filtro ambiental**

En resolución espacial fina las ENN más invasoras están menos relacionadas a sus parientes en las comunidades de plantas invadidas de lo esperado por probabilidad (sobredispersión); a resolución espacial gruesa los ensambles de nativas llegan a ser más invasibles por especies cercanamente relacionadas como consecuencia del filtro del hábitat (agrupamiento filogenético) (Carboni et al., 2013). Sin embargo, no se encontraron signos filogenéticos entre ENN y nativas a pequeña escala (Parque Nacional), pero las ENN estaban más cercanamente emparentadas de lo esperado con las nativas a gran escala (Australia) y al parecer comparten características con las nativas que les permiten el éxito (Cadotte et al., 2009). Este patrón es evidencia de filtros ambientales, que también se ha reportado en otros estudios (Cavender-Bares et al., 2006; Swenson et al., 2006). Cada una de las etapas del proceso de invasión representan un filtro ecológico, los cuales las ENN deben pasar para ser demográficamente exitosas en una nueva región (Blackburn et al., 2011). Estos filtros operaran en enemigos naturales, mutualistas y competidores desde el área de distribución de la especie invasora (Mitchell et al., 2006), pues las poblaciones de plantas exóticas interactuarán con un subconjunto de especies de las poblaciones nativas conespecíficas (Colautti et al., 2004). Además, las poblaciones de ENN pueden encontrar nuevas especies con potenciales enemigos, mutualistas y competidores (Levine et al., 2004; Parker y Gilbert, 2004; Richardson et al., 2000a).

### **En Islas**

En las islas oceánicas se incrementa la susceptibilidad a las invasiones que en los continentes, debido al gran aislamiento geográfico, el cual deja más comunidades vulnerables y nichos vacantes (D'Antonio y Dudley, 1995). Además las especies isleñas tienen menor presión de

enemigos naturales que las especies continentales y los parientes continentales que ocupan un área similar han evolucionado con enemigos. Lo que les permite defenderse de los enemigos que están en la isla y no ser atacados, convirtiéndose en un medio propicio para que las ENN se establezcan sin problemas independientemente de las relaciones de parentesco. Aunque, Diez et al. (2009) consideran que las islas no son inherentemente más invasivas que los continentes.

Existe evidencias en contra de la HND, en la floras de las islas de Hawaii (Daehler, 2001) y Nueva Zelanda (Duncan y Williams, 2002) presentaron una alta naturalización de géneros introducidos con especies congénéricas. Las ENN con PNC fueron más exitosas en su naturalización en Nueva Zelanda y Australia, pero fue inconsistente entre familias (Diez et al., 2009). Posiblemente las ENN tienen características que pueden pre-adaptar a las plantas a ese nuevo ambiente, ayudando a superar la potencial desventaja de la intensa competencia con sus PNC (Duncan y Williams, 2002). Comparten características morfológicas, fisiológicas y químicas que les permiten desarrollarse en el nuevo ambiente a diferencia de las especies lejanamente emparentadas. En 79 islas de la cuenca mediterránea las relaciones de parentesco con nativas no influyeron en el éxito del establecimiento de ENN y raramente les fue bien en presencia de congéneres. Las ENN accidentalmente dentro de los hábitats agrícolas y ruderales considerados altamente invasibles tienen menos parientes, debido a un común origen evolutivo. La entrada de muchas ENN creó un fuerte gradiente de introducción; varias especies invasoras son originarias de Asia y África cercanamente emparentadas a la flora nativa. Estas islas están menos aisladas que las continentales, lo que se refleja en una historia comercial larga a través de la región, y disponibilidad de hábitats que han sido fuertemente modificados por la intervención humana (Lambdon y Hulme, 2006). En este tipo de ambientes con complejos patrones de introducción y degradación del ecosistema, es menos probable que exhiban simples relaciones entre plantas exóticas y nativas a diferencia de otros ambientes.

### **Relaciones de parentesco sin efecto**

En algunos casos no se ha encontrado un patrón en las relaciones de parentesco entre la naturalización de ENN en las comunidades recipientes (Lambdon y Hulme, 2006; Ricciardi y Mottiar, 2006). Por ejemplo, en peces introducidos en varias regiones la afinidad

taxonómica no fue un importante predictor del éxito de la invasión (Moyle y Light, 1996; Ricciardi y Mottiar, 2006). Tampoco, la distancia filogenética no predijo la intensidad de la competencia en 142 especies de plantas (Cahill et al., 2008). No se encontró relación entre ENN exitosas y el número de parientes nativos en el este de Usambaras, Tanzania (Dawson et al., 2009a). En un gradiente de relaciones filogenéticas entre cinco ensamblajes de plantas pertenecientes a seis familias se inoculó la especie colonizadora *Lactuca sativa*, las relaciones filogenéticas a nivel familia no influyeron (positivamente o negativamente) en el éxito de la colonización (germinación, crecimiento, supervivencia, floración y reclutamiento), por lo que no se apoya la HND (Castro et al., 2014). En este caso, se sugiere que HND puede tener un dominio explicativo restringido a sólo una parte del espectro filogenético y la aproximación taxonómica a nivel familia es grande.

## **CONCLUSIONES**

Las relaciones de parentesco de las ENN con las nativas han sido en ocasiones un útil predictor del éxito en la invasión de ENN, es un criterio que debe usarse en las predicciones de invasiones biológicas considerando sus limitaciones. Aunque no hay un patrón claro de repulsión filogenética que pueda usarse en la predicción de invasiones (Espinosa-García et al., 2004). Las comparaciones entre estudios que han probado la HND son difíciles por la variedad de métodos, escalas espaciales y medidas de las relaciones de parentesco. El poder predictivo de la HND depende de la etapa de invasión y de la escala espacial ya que diferentes mecanismos operan a través de las etapas de invasión y las escalas espaciales como lo plantea Ma et al (2016). Es trascendental desarrollar estudios a escala local o comunitaria que además de las relaciones de parentesco consideren otras variables como atributos de historia de vida, condiciones bióticas y abióticas, grado de perturbación, invasibilidad, tipos de suelo y la etapa del proceso de invasión. Esto permitirá identificar diferencias entre las ENN y las nativas en la comunidad receptora; que pueden explicar la invasibilidad de algunos taxones de una manera más integral.

## LITERATURA CITADA

- Agrawal, A. A., y Kotanen, P. M. (2003). Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters*, 6(8), 712-715. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00498.x
- Agrawal, A. A., Kotanen, P. M., Mitchell, C. E., Power, A. G., Godsoe, W., y Klironomos, J. (2005). Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above- and belowground enemies. *Ecology*, 86(11), 2979-2989. doi:10.1890/05-0219
- Andreu, U. J., y Vilà, M. P. (2007). Análisis de la gestión de las plantas exóticas en los espacios naturales españoles. *Ecosistemas*, 16(3), 109-124.
- Badii, M. H., y Ruvalcaba, I. (2006). Fragmentación del hábitat: el primer jinete del Apocalipsis. *Calidad ambiental*, 11(3), 8-13.
- Baker, H. G. (1979). The evolution of weeds. *Annu Rev Ecol Syst*, 5, 1-24. doi:10.1146/annurev.es.05.110174.000245
- Baker, H. G. (1986). Patterns of plant invasion in North America. In H. A. Mooney & J. A. Drake (Eds.), *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* (pp. 44-57). New York: Springer-Verlag.
- Bastlová, D., y Květ, J. (2002). Differences in dry weight partitioning and flowering phenology between native and non-native plants of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 197(5), 332-340. doi:10.1078/0367-2530-00049
- Bennett, J. A., Stotz, G. C., y Cahill, J. F. (2014). Patterns of phylogenetic diversity are linked to invasion impacts, not invasion resistance, in a native grassland. *Journal of Vegetation Science*, 25(6), 1315-1326. doi:10.1111/jvs.12199
- Bezeng, S. B., Davies, J. T., Yessoufou, K., Maurin, O., y Van der Bank, M. (2015). Revisiting Darwin's naturalization conundrum: explaining invasion success of non-native trees and shrubs in southern Africa. *Journal of Ecology*, 103(4), 871-879. doi:10.1111/1365-2745.12410
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 333-339. doi:10.1016/j.tree.2011.03.023
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., y Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3), 119-125. doi:10.1016/S0169-5347(02)00045-9
- Burton, H. S., y Kotanen, P. M. (2009). Evidence that phylogenetically novel non-indigenous plants experience less herbivory. *Oecologia*, 161(3), 581-590. doi:10.1007/s00442-009-1403-0
- Cadotte, M. W., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Cavender-Bares, J., Harpole, W. S., Cleland, E., y Davies, K. F. (2010). Phylogenetic patterns differ for native and exotic plant communities across a richness gradient in Northern California. *Diversity and Distributions*, 16(6), 892-901. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00700.x
- Cadotte, M. W., Hamilton, M. A., y Murray, B. R. (2009). Phylogenetic relatedness and plant invader success across two spatial scales. *Diversity and Distributions*, 15(3), 481-488. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00560.x

- Cadotte, M. W., y Lovett-Doust, J. (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Ecoscience*, 8(2), 230-238. doi:10.1080/11956860.2001.11682649
- Cahill, J. F., Kembel, S. W., Lamb, E. G., y Keddy, P. A. (2008). Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 10(1), 41-50. doi:10.1016/j.ppees.2007.10.001
- Carboni, M., Münkemüller, T., Gallien, L., Lavergne, S., Acosta, A., y Thuiller, W. (2013). Darwin's naturalization hypothesis: scale matters in coastal plant communities. *Ecography*, 36(5), 560-568. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07479.x
- Castro, S. A., Escobedo, V. M., Aranda, J., y Carvallo, G. O. (2014). Evaluating Darwin's naturalization hypothesis in experimental plant assemblages: Phylogenetic relationships do not determine colonization success. *PloS one*, 9(8), 1-8. doi:10.1371/journal.pone.0105535
- Catford, J. A., Jansson, R., y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1), 22-40. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., y Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87(7 Suppl), S109-S122. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[109:PSOFPC]2.0.CO;2
- Cavender-Bares, J., Keen, A., y Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87(sp7), S109-S122. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[109:PSOFPC]2.0.CO;2
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., y Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 1-23. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., y MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7(8), 721-733. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x
- Connor, E. F., Faeth, S. H., Simberloff, D., y Opler, P. (1980). Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees. *Ecological Entomology*, 5(3), 205-211. doi:10.1111/j.1365-2311.1980.tb01143.x
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12(3), 316-329. doi:10.2980/i1195-6860-12-3-316.1
- Chun, Y. J., Kim, C.-G., y Moloney, K. A. (2010a). Comparison of life history traits between invasive and native populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) using nonlinear mixed effects model. *Aquatic Botany*, 93(4), 221-226. doi:10.1016/j.aquabot.2010.09.001
- Chun, Y. J., van Kleunen, M., y Dawson, W. (2010b). The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: linking damage to performance. *Ecology Letters*, 13(8), 937-946. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01498.x
- D'Antonio, C. M., y Dudley, T. L. (1995). Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. In P. M. Vitousek, L. L. Loope & H. Adserse (Eds.), *Islands* (Vol. 115, pp. 103-102). Berlin: Springer.



- Daehler, C. C. (2001). Darwin's naturalization hypothesis revisited. *American Naturalist*, 158(3), 324-330. doi:10.1086/321316
- Daehler, C. C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 183-211. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403
- Darwin, C. (1859). *The origin of species*. London. J.Murray.
- Darwin, C. (1979). *El origen de las especies* (13a ed.). México, DF. Editorial DIANA.
- Davies, K. F., Cavender-Bares, J., y Deacon, N. (2011). Native communities determine the identity of exotic invaders even at scales at which communities are unsaturated. *Diversity and Distributions*, 17(1), 35-42. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00721.x
- Davis, M. A., Grime, J. P., y Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528-534. doi:10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x
- Dawson, W., Burslem, D. F. R. P., y Hulme, P. E. (2009a). Factors explaining alien plant invasion success in a tropical ecosystem differ at each stage of invasion. *Journal of Ecology*, 97(4), 657-665. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01519.x
- Dawson, W., Burslem, D. F. R. P., y Hulme, P. E. (2009b). Herbivory is related to taxonomic isolation, but not to invasiveness of tropical alien plants. *Diversity and Distributions*, 15(1), 141-147. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00527.x
- Diez, J. M., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., Edwards, G., y Duncan, R. P. (2008). Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, 11(7), 674-681. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01178.x
- Diez, J. M., Williams, P. A., Randall, R. P., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., y Duncan, R. P. (2009). Learning from failures: Testing broad taxonomic hypotheses about plant naturalization. *Ecology Letters*, 12(11), 1174-1183. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01376.x
- Duncan, R. P., y Williams, P. A. (2002). Ecology: Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature*, 417(6889), 608-609. doi:10.1038/417608a
- Escobedo, V. M., Aranda, J. E., y Castro, S. A. (2011). Darwin's naturalization hypothesis assessed in the alien flora of continental Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(4), 543-552. doi:10.4067/S0716-078X2011000400007
- Espinosa-García, F. J., Villaseñor, J. L., y Vibrans, H. (2004). The rich generally get richer, but there are exceptions: Correlations between species richness of native plant species and alien weeds and in Mexico. *Diversity and Distributions*, 10(5-6), 399-407. doi:10.1111/j.1366-9516.2004.00099.x
- Ferreira, R. B., Beard, K. H., Peterson, S. L., Poessel, S. A., y Callahan, C. M. (2012). Establishment of introduced reptiles increases with the presence and richness of native congeners. *Amphibia-Reptilia*, 33(3-4), 387-392. doi:10.1163/15685381-00002841
- García-Serrano, H., Sans, F. X., y Escarré, J. (2007). Interspecific competition between alien and native congeneric species. *Acta Oecologica*, 31(1), 69-78. doi:10.1016/j.actao.2006.09.005
- Gilbert, G. S., y Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(12), 4979-4983. doi:10.1073/pnas.0607968104

- Gossner, M. M., Chao, A., Bailey, R. I., y Prinzing, A. (2009). Native fauna on exotic trees: phylogenetic conservatism and geographic contingency in two lineages of phytophages on two lineages of trees. *American Naturalist*, *173*, 599-614. doi:10.1086/597603
- Groves, R. H. (2006). Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica*, *48*, 111–120. doi:10.1007/s10681-006-5945-5
- Hawkes, C. V. (2007). Are invaders moving targets? The generality and persistence of advantages in size, reproduction, and enemy release in invasive plant species with time since introduction. *American Naturalist*, *170*(6), 832-843. doi:10.1086/522842
- Heard, M. J., y Sax, D. F. (2012). Coexistence between native and exotic species is facilitated by asymmetries in competitive ability and susceptibility to herbivores. *Ecology Letters*, *16*(2), 1-8. doi:10.1111/ele.12030
- Heger, T., y Trepl, L. (2003). Predicting biological invasions. *Biological Invasions*, *5*, 313-321. doi:10.1023/B:BINV.00000005568.44154.12
- Helmus, M. R., K., S., Diebel, M. W., Maxted, J. T., y Ives, A. R. (2007). Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, *10*, 917-925. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01083.x
- Hill, S. B., y Kotanen, P. M. (2009). Evidence that phylogenetically novel non-indigenous plants experience less herbivory. *Oecologia*, *161*(3), 581-590. doi:10.1007/s00442-009-1403-0
- Hill, S. B., y Kotanen, P. M. (2010). Phylogenetically structured damage to Asteraceae: susceptibility of native and exotic species to foliar herbivores. *Biological Invasions*, *12*(9), 3333-3342. doi:10.1007/s10530-010-9726-7
- Hill, S. B., y Kotanen, P. M. (2011). Phylogenetic structure predicts capitular damage to Asteraceae better than origin or phylogenetic distance to natives. *Oecologia*, *166*(3), 843-851. doi:10.1007/s00442-011-1927-y
- Jiang, L., Tan, J., y Pu, Z. (2010). An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. *The American naturalist*, *175*(4), 415-423. doi:10.1086/650720
- Jones, E. I., Nuismer, S. L., y Gomulkiewicz, R. (2013). Revisiting Darwin's conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(51), 20627-20632. doi:10.1073/pnas.1310247110
- Keane, R. M., y Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, *17*, 164-170. doi:10.1016/S0169-5347(02)02499-0
- Kowarick, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In P. K. Pyšek, M. Prach, M. Rejmánek & P. M. Wade (Eds.), *In Plant invasions: General aspects and special problems* (pp. 15-38). Amsterdam: S. P. B. Academic Publishing.
- Küster, E. C., Kühn, I., Bruelheide, H., y Klotz, S. (2008). Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology*, *96*(5), 860-868. doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01406.x
- Lambdon, P. W., y Hulme, P. E. (2006). How strongly do interactions with closely-related native species influence plant invasions? Darwin's naturalization hypothesis assessed on Mediterranean islands. *Journal of Biogeography*, *33*(6), 1116-1125. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01486.x

- Lavoie, C., Shah, M. A., Bergeron, A., y Villeneuve, P. (2012). Explaining invasiveness from the extent of native range: new insights from plant atlases and herbarium specimens. *Diversity and Distributions*, 1-8. doi:10.1111/ddi.12014
- Levine, J. M., Adlet, P. B., y Yelenik, S. G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7, 975-989. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x
- Li, S. P., Cadotte, M. W., Meiners, S. J., Hua, Z. s., Shu, H. y., Li, J. t., y Shu, W. s. (2015). The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18(12), 1285-1292. doi:10.1111/ele.12522
- Liu, H., Stiling, P., y Pemberton, R. W. (2007). Does enemy release matter for invasive plants? evidence from a comparison of insect herbivore damage among invasive, non-invasive and native congeners. *Biological Invasions*, 9, 773-781. doi:10.1007/s10530-006-9074-9
- Lockwood, J. L. (1999). Using taxonomy to predict success among introduced avifauna: relative importance of transport and establishment. *Conservation Biology*, 13, 560-567. doi:10.1046/j.1523-1739.1999.98155.x
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., y Marchetti, M. P. (2007). *Invasion ecology*. Oxford. Blackwell Publishing.
- Lonsdale, W. N. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536.
- Lui, H., y Stiling, P. (2006). Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8, 1535-1545. doi: 10.1007/s10530-005-5845-y
- Ma, C., Li, S.-p., Pu, Z., Tan, J., Liu, M., Zhou, J., Li, H., y Jiang, L. (2016). Different effects of invader–native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: a meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: The Royal Society*, 283 (1838), 1-8. doi:10.1098/rspb.2016.0663
- Mack, R. N. (1991). The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. *Economic Botany*, 45, 257-273. doi:10.1007/BF02862053
- Mack, R. N. (1996). Predicting the identity and fate of plant invaders: Emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, 78, 107-121. doi:10.1016/0006-3207(96)00021-3
- Maitner, B. S., Rudgers, J. A., Dunham, A. E., y Whitney, K. D. (2012). Patterns of bird invasion are consistent with environmental filtering. *Ecography*, 35(7), 614-623. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.07176.x
- Maron, J. L., y Vila, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95, 361-373. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.950301.x
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., y Power, A. G. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9(6), 726-740. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x
- Morales, S. A. C., Escobedo, V. M., Aranda, J., y Carvallo, G. O. (2014). Evaluating Darwin's naturalization hypothesis in experimental plant assemblages. *PloS one*, 167(8), 126-132. doi:10.1371/journal.pone.0105535

- Morrone, J. J. (2001). *Sistemática, Biogeografía, Evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. México. Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM. Las prensas de ciencias.
- Moyle, P. B., y Light, T. (1996). Fish invasions in California: do abiotic factors determine success. *Ecology*, *77*, 1666-1670. doi:<https://doi.org/10.2307/2265770>
- Ness, J. H., Rollinson, E. J., y Whitney, K. D. (2011). Phylogenetic distance can predict susceptibility to attack by natural enemies. *Oikos*, 1-8. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19119.x
- Ordóñez, A. (2014). Functional and phylogenetic similarity of alien plants to co-occurring natives. *Ecology*, *95*(5), 1191-1202. doi:10.1890/13-1002.1
- Panetta, F. D., y N. D., M. (1991). Homoclimate analysis and the prediction of weediness. *Weed Research*, *31*, 273-284. doi:10.1111/j.1365-3180.1991.tb01767.x
- Park, D. S., y Potter, D. (2013). A test of Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe shows that close relatives make bad neighbors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(44), 17915-17920. doi:10.1073/pnas.1309948110
- Park, D. S., y Potter, D. (2015a). A reciprocal test of Darwin's naturalization hypothesis in two mediterranean-clima regions. *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 1049-1058. doi:10.1111/geb.12352
- Park, D. S., y Potter, D. (2015b). Why close relatives make bad neighbours: phylogenetic conservatism in niche preferences and dispersal disproves Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe. *Molecular ecology*, *24*(12), 3181-3193. doi:10.1111/mec.13227
- Parker, I. M., y Gilbert, G. S. (2004). The evolutionary ecology of novel plant-pathogen interaction. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, *35*, 675-700. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132339
- Parker, J. D., Burkepile, D. E., y Hay, M. E. (2006). Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science*, *311*(5766), 1459-1461. doi:10.1126/science.1121407
- Parker, J. D., y Hay, M. E. (2005). Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology Letters*, *8*, 959-967. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x
- Pearse, I. S., y Hipp, A. L. (2009). Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *PNAS*, *43*, 18097-18102. doi:10.1073/pnas.0904867106
- Pearson, D. E., Ortega, Y. K., y Sears, S. J. (2012). Darwin's naturalization hypothesis up-close: Intermountain grassland invaders differ morphologically and phenologically from native community dominants. *Biological Invasions*, *14*(4), 901-913. doi:10.1007/s10530-011-0126-4
- Pellock, S., Thompson, A., He, K. S., Mecklin, C. J., y Yang, J. (2013). Validity of Darwin's naturalization hypothesis relates to the stages of invasion. *Community Ecology*, *14*(2), 172-179. doi:10.1556/ComEc.14.2013.2.7
- Pemberton, R. W., y Liu, H. (2009). Marketing time predicts naturalization of horticultural plants. *Ecology*, *90*(1), 69-80. doi:10.1890/07-1516.1

- Procheş, Ş., Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., y Rejmánek, M. (2008). Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 5-10. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00333.x
- Rejmánek, M. (1996). A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, 78, 171-181. doi:10.1016/0006-3207(96)00026-2
- Rejmánek, M. (1998). Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In O. T. Sandlund, P. J. Schei & A. Vilken (Eds.), *Invasive species and biodiversity management* (pp. 79-102). Dordrecht: Kluwer.
- Rejmánek, M. (2000). Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 25, 497-506.
- Ricciardi, A., y Atkinson, S. K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7, 781-784. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00642.x
- Ricciardi, A., y Cohen, J. (2007). The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biological Invasions*, 9, 309-315. doi:10.1007/s10530-006-9034-4
- Ricciardi, A., y Mottiar, M. (2006). Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? *Biological Invasions*, 8(6), 1403-1407. doi: 10.1007/s10530-006-0005-6
- Ricciardi, A., y Ward, J. M. (2006). Comment on "Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions". *Science*, 313, 298. doi:10.1126/science.1128946
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J., y Rejmánek, M. (2000a). Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Research*, 75, 65-93. doi:10.1111/j.1469-185X.1999.tb00041.x
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., y West, C. J. (2000b). Naturalización and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93-107. doi:10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x
- Ruiz, G. M., Rawlings, T. K., Dobbs, F. C., Drake, L. A., Mullady, T., Huq, A., y Colwell, R. R. (2000). Global spread of microorganisms by ships. *Nature*, 408, 49. doi:10.1038/35040695
- Schaefer, H., Hardy, O. J., Silva, L., Barraclough, T. G., y Savolainen, V. (2011). Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores. *Ecology Letters*, 14(4), 389-396. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01600.x
- Sol, D., Lapiedra, O., y Vilà, M. (2014). Do close relatives make bad neighbors? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(5), E534-E535. doi:10.1073/pnas.1320729111
- Stark, S. C., Bunker, D., y Carson, W. P. (2006). A null model of exotic plant diversity tested with exotic and native species-area relationships. *Ecology Letters*, 9, 136-141. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00859.x
- Stohlgren, T. J., Binkley, D., Chong, G. W., Kalkhan, M. A., Schell, L. D., Bull, K. A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M., y Son, Y. (1999). Exotic plant species invade hot spots of plant diversity. *Ecology Monographs*, 69, 25-46. doi:10.1890/0012-9615(1999)069[0025:EPSIHS]2.0.CO;2
- Strauss, S. Y., Webb, C. O., y Salamin, N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Environmental Sciences*, 103(15), 5841-5845. doi:10.1073/pnas.0508073103

- Swenson, N. G., Enquist, B. J., Thompson, J., y Zimmerman, J. K. (2006). The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, *88*, 1770-1780. doi:10.1890/06-1499.1
- Thuiller, W., Gallien, L., Boulangéat, I., de Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C., y Lavergne, S. (2010). Resolving Darwin's naturalization conundrum: A quest for evidence. *Diversity and Distributions*, *16*(3), 461-475. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x
- Thum, R. A., y Lennon, J. T. (2010). Comparative ecological niche models predict the invasive spread of variable-leaf milfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and its potential impact on closely related native species. *Biological Invasions*, *12*(1), 133-143. doi:10.1007/s10530-009-9437-0
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, *80*, 1455-1474. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2
- Torchin, M. E., y Mitchell, C. E. (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *2*, 183-190. doi:10.1890/1540-9295(2004)002[0183:PPAIBP]2.0.CO;2
- van Kleunen, M., y Fischer, M. (2009). Release from foliar and floral fungal pathogen species does not explain the geographic spread of naturalized North American plants in Europe. *Journal of Ecology*, *97*, 385-392. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01483.x
- van Kleunen, M., Dawson, D., Schlaepfer, Jeschke, y al, e. (2010). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, *13*, 947-958. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01503.x
- Van Wilgen, N. J., y Richardson, D. M. (2010). Is phylogenetic relatedness to native species important for the establishment of reptiles introduced to California and Florida? *Diversity and Distributions*, *17*(1), 172-181. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00717.x
- Vitousek, P. M., Antonio, C. M., Loope, L. L., y Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *Am Sci*, *84*(5), 218-228.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M., y Westbrooks, R. R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, *21*, 1-16.
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, *156*(2), 145-155. doi:10.1086/303378
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., y Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, *33*, 475-505. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Weiblen, G. D., Webb, C. O., Novotny, V., Basset, Y., y Miller, S. E. (2006). Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, *87*(sp7), S62-S75. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[62:PDOHUI]2.0.CO;2
- Westphal, M. I., Browne, M., MacKinnon, K., y Noble, I. (2008). The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*, *10*, 391-398. doi:10.1007/s10530-007-9138-5
- Wiens, J. J., y Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, *36*, 519-539. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431

- Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., Rouget, M., Procheş, Ş., Amis, M. A., Henderson, L., y Thuiller, W. (2007). Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions*, 13, 11-22. doi:10.1111/j.1366-9516.2006.00302.x
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions*. London, U. K. Chapman & Hall.
- Wolfe, I. M. (2002). Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist*, 160, 705-711. doi:10.1086/343872



## DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Las actividades humanas, como agricultura, acuicultura, recreación y transporte, promueven la intencional o accidental dispersión de especies a través de sus barreras naturales de dispersión (Kolar & Lodge, 2001). Por esa razón es importante estudiar qué características permiten a las ENN ser exitosas en las diferentes etapas del proceso de invasión (introducción, establecimiento, naturalización e invasión). Predecir cuáles ENN se volverán problemáticas en el área de introducción es fundamental para tomar medidas de prevención, manejo, mitigación, control o en su caso erradicación.

Nuestros resultados son contrastantes, al probar la primera predicción se contradicen la HND, las relaciones de parentesco no están asociadas con la diseminación de ENN naturalizadas. Algunos estudios que están de acuerdo con HND, usaron ENN y especies nativas relacionadas a nivel de género en escalas grandes como lo hicimos (Mack, 1996; Rejmánek, 1996, 1999). Sin embargo, la HND se evaluó usando la presencia/ausencia de parientes congénicos sin considerar el número de localidades en que las ENN están presentes (después de controlar el tiempo de residencia), su “fase *lag* o fase de retardo”, los atributos biológicos y usos. Al controlar estas variables, supusimos que se reduciría el ruido del filtro ambiental y neutral que puede oscurecer o anular los mecanismos de la HND durante la etapa de establecimiento y “fase *lag* o fase de retardo” (Li et al., 2015). México es altamente heterogéneo, debido a su complejidad fisiográfica y biogeográfica (Cervantes-Zamora et al., 1990; Morrone, 2005; Villaseñor, 2016), así como a su alta diversidad florística (con 22,969 especies). El 2.7% de la flora está compuesta por ENN (Villaseñor & Espinosa-García, 2004), a diferencia de las floras de Australia y California donde el 15% y 30.6% están conformadas por ENN respectivamente (Invasive Plants and Animals Committee, 2016; Ornduff et al., 2003; Rejmánek, 1996). Además, está fuera de las bandas latitudinales altamente invadidas por especies de plantas (Rejmánek, 1996; Sax, 2001).

La expectativa de diseminación diferencial entre ENN con y sin parientes nativos cercanos (PNC) en los grupos delimitados por atributos biológicos y usos o dentro de estos, tampoco apoyó la HND. Ninguno de los atributos biológicos y usos correlacionados que definieron grupos de ENN se asoció con la diseminación de las especies. No se encontraron en los grupos de ENN sin PNC diseminadas en más y menos localidades, atributos biológicos y usos (síndrome) que las caracterizaran. Sin embargo, diferenciamos dos síndromes

asociados a los grupos de ENN con PNC diseminadas en más y menos localidades, aunque comparten atributos biológicos y usos, su importancia relativa promedio es diferente.

Las ENN con PNC diseminadas en más localidades predominaron los usos como forraje, comestible y medicinal sobre los atributos biológicos; también en las ENN con PNC diseminadas en menos localidades destacan los usos como ornamental y medicinal. Posiblemente estas ENN se introdujeron intencionalmente en México (Challenger et al., 1998; Mack, 2003), como varias especies de gramíneas forrajeras y ornamentales (Beetle, 1983; Villaseñor & Espinosa-García, 2004). La mayoría de estas ENN escaparon del cultivo, convirtiéndose en ferales y constituyen las especies naturalizadas más frecuentes (Espinosa-García & Villaseñor, 2017). Estos resultados sugieren que los factores históricos como la frecuencia de introducción y uso fueron más importantes que los factores biológicos para determinar la distribución geográfica de ENN (Castro et al., 2005). La introducción continua de propágulos favorece la entrada de material genético nuevo, la formación de híbridos y la selección de nuevas variedades, beneficia a los biotipos adaptados localmente (Mukherjee et al., 2012; Wilson et al., 2007). Para que ocupen una amplia gama de nuevos hábitats (Oduor et al., 2016) aún en presencia de PNC. Algunos de los atributos biológicos que caracterizaron al grupo de ENN con PNC diseminadas en menos localidades han sido reportados en especies invasoras exitosas de hábitats semi-naturales (Pyšek & Richardson, 2007). Por lo tanto, la diseminación en pocas localidades no significa que hayan fracasado en su diseminación o su invasión.

En conclusión, la presencia de PNC en un país altamente heterogéneo no impide la diseminación de ENN naturalizadas; nuestros resultados coinciden con la tendencia general de que la HND no es soportada a escala regional (Ma et al., 2016). No detectamos los mecanismos de la HND al reducir el efecto del filtro neutral y los cambios que ocurren durante el proceso de invasión al usar ENN naturalizadas o grupos de ellas. Tal vez variables como perturbación, aislamiento espacial entre parientes en entornos grandes y heterogéneos, y los efectos de presión de propágulo alta y repetida, podrían haber evitado el funcionamiento de los mecanismos de la HND. Los síndromes favorecen la naturalización de las ENN con PNC más que los rasgos individuales. Sin embargo, no tienen valor diagnóstico para los análisis de riesgo de ENN naturalizadas. No existe un síndrome de invasión definido (Lloret et al., 2005) ni ha sido posible encontrar generalizaciones de atributos biológicos que

determinen el éxito de la invasión de ENN; nuestros resultados concuerdan con estas afirmaciones. Los atributos biológicos y usos por si solos no caracterizaron ningún grupo de ENN. Es conveniente que en el análisis de riesgo no se le dé un valor a un solo atributo biológico, porque pueden estar correlacionados en conjuntos (síndrome).

En el Capítulo 2 encontramos resultados contrastantes de la HND al evaluar la superposición de nicho climático predicha por los MNE entre las ENN y sus PNC. La segunda predicción de la HND, se cumplió en 18 pares de especies (no nativas y nativas) al presentar superposición de nicho climático entre los MNE que indican una similitud muy baja y baja, con un nivel de concordancia pobre a débil en el área geográfica de superposición. Existen registros de ambas especies en el área de superposición sugiriendo coexistencia debido a que las variables climáticas importantes para una especie no lo fueron para su pariente; por lo tanto hay *diferenciación* de nicho climático. La naturalización de las ENN con parientes en el área colonizada se debe a su establecimiento en áreas con condiciones climáticas diferentes o donde no están sus parientes establecidos, apoyando la teoría del nicho vacante de Elton (1927). Tal vez las condiciones ambientales del nicho fundamental de las ENN no estaban representadas totalmente en sus lugares de origen no pertenecen a sus nichos realizados; pero encontraron estas condiciones en el país. Probablemente algunas ENN no llegaron directamente de sus lugares de origen sino de otros lugares; donde cambiaron sus requerimientos climáticos antes de ser introducidas al país. La ausencia de competencia y de enemigos naturales en esta extensión adicional de su nicho fundamental (Barbosa et al., 2013; Broennimann & Guisan, 2008), favoreció su establecimiento y naturalización. En *Vulpia myuros* y *V. octoflora* no hay localidades que coincidan de ambas especies en el área geográfica de superposición, posiblemente no se han realizado muestreos o existen barreras geográficas que no les han permitido llegar.

En los ocho pares de especies restantes se contradice a la HND, al presenta similitud de nicho climático mediana y alta con niveles de concordancia moderada y buena en el área geográfica de superposición; además con registros de ambas especies. Probamos en estos pares la tercera predicción de la HND para saber si entre las ENN y sus PNC existía una diferenciación de las proporciones de ocurrencias de los registros en las áreas geográficas de superposición e inferir la exclusión predicha por la HND. La predicción se cumplió en dos pares de especies sugiriendo exclusión o no han interactuado ambas especies en el área

superposición porque sus las variables climáticas que comparte difieren por importancia en el MNE se verifica en el área geográfica de superposición. Sin embargo, en seis pares de especies no se cumple la HND las proporciones de ocurrencia de los registros en las áreas geográficas de superposición; permiten inferir que no existe un patrón de separación o exclusión entre las especies, los nichos climáticos están *ecológicamente* diferenciados a escala macro-climática. Debido a que las ENN comparten con sus PNC una o dos variables climáticas pero su importancia es diferente en cada especie; los registros coocurren en el área geográfica de superposición sin interactuar a causa de algún factor que no detectamos. Suponemos que el bajo grado de invasión y la alta heterogeneidad en el país reducen la probabilidad de un encuentro entre las ENN con sus PNC, impidiendo la detección de las predicciones de la HND.

Además, la fragmentación de las áreas geográficas de superposición con tamaños de superficie diferentes ha impedido la colonización de las ENN o la de sus PNC, o la colonización ha ocurrido de manera incipiente. Tal vez las ENN llegaron a fragmentos aislados que no han sido accesible para sus PNC por algún tipo de barrera o viceversa. En las áreas geográficas de superposición hay localidades de las ENN dispersas y en raras ocasiones agrupadas; sin embargo se encuentran separadas de las localidades de sus PNC por más de 5 km de distancia, indicio aparentemente que no han interactuado entre ellas. Las ENN están separadas de sus parientes principalmente por regiones montañosas que actúan como barreras, y en algunos casos se ubican en áreas perturbadas (orillas de carreteras y caminos) a diferencia de algunos PNC que se registran en áreas de vegetación natural. La distribución en el área de superposición se puede deber a otras dimensiones claves (variables o factores ambientales) que no medimos las cuales permiten la coexistencia de ambas especies o en algunos casos pueden causar la exclusión. Es posible la coexistencia de las ENN y sus PNC puesto que la diferenciación de nicho puede ocurrir a escala micro-climática por las condiciones edáficas, heterogeneidad del grado de perturbación o en las variables no climáticas asociadas a la perturbación, o podría ocurrir el efecto predicho por la HND. En estos casos la escala país no es adecuada para detectar la exclusión prevista de las ENN por las nativas, que a una escala local o de comunidad. Los mecanismos asociados a HND tienen mayor importancia a escalas regionales y locales (a nivel comunidad), que a grandes escalas, porque las condiciones macro-ambientales (clima precipitación, temperatura, etc.) tienen más

importancia en la determinación de la extensión del área de distribución (Diez et al., 2008; Jiang et al., 2010; Thuiller et al., 2010). Por ejemplo, la exclusión podría ser operada por enemigos naturales, como herbívoros y patógenos o regímenes locales de perturbación incluso dentro de la misma comunidad, siendo perceptible a micro-escala. Es posible que el número de localidades de las especies no sean suficientes para probar la exclusión, sesgando nuestra interpretación a escala macro-climática.

En conclusión, la presencia de parientes nativos es una característica útil en los análisis de riesgo de ENN usando MNE a escala macro-climática. El 76.9% de los pares de especies emparentadas apoyan a la HND, se explica la distribución potencial a escala macro-climática de ENN introducidas a regiones con PNC. La funcionalidad de la HND sugiere su uso en el análisis de riesgo para el pronóstico de las ENN potencialmente nocivas como es el caso de especies invasoras, tomando en cuenta sus limitaciones. A escala país bajo condiciones altamente heterogéneas, con un grado de invasión bajo las ENN y sus PNC pueden estar presentes simultáneamente aunque no ocurran dentro de la misma comunidad.

Los MNE generados de las ENN mostraron sus áreas geográficas de distribución idóneas en el país, hay áreas aún no colonizadas donde se recomendaría realizar muestreos. Son necesarios análisis adicionales en los pares de especies en los cuales se contradicen a la HND; para determinar si existe una diferenciación de nicho a escala micro-climática o bajo un régimen de perturbación local.

## LITERATURA CITADA

- Barbosa, F. G., Pillar, V. D., Palmer, A. R., & Melo, A. S. (2013). Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion. *Austral Ecology*, 38(3), 260-267. doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x
- Beetle, A. A. (1983). *Las gramíneas de México Tomo I*: Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos SARH. Comisión Técnica Consultiva de Coeficientes de Agostadero COTECOCA.
- Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4(5), 585-589. doi: 10.1098/rsbl.2008.0254
- Castro, S. A., Figueroa, J. A., Muñoz-Schick, M., & Jaksic, F. M. (2005). Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and Distributions*, 11(3), 183-191. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00145.x

- Cervantes-Zamora, Y., Cornejo-Olgín, S., Lucero-Márquez, R., Espinoza-Rodríguez, J., Miranda-Viquez, E., & Pineda-Velázquez, A. (1990). *Provincias fisiográficas de México, Clasificación de Regiones Naturales de México II,IV.10.2. Atlas Nacional de México. V. II. Scale 1:4 000 000*. México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Challenger, A., Caballero, J., Zarate, S., & Elizondo, R. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. México, D.F., México: Comisión Nacional para el Concimientto y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Sierra Madre, S.C.
- Diez, J. M., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., Edwards, G., & Duncan, R. P. (2008). Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, *11*(7), 674-681. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01178.x
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. Chicago & London: University of Chicago Press.
- Espinosa-García, F. J., & Villaseñor, J. L. (2017). Biodiversity, distribution, ecology and management of non-native weeds in Mexico: a review. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *88*, 76-96. doi: 10.1016/j.rmb.2017.10.010
- Invasive Plants and Animals Committee. (2016). *Australian Weeds Strategy 2017-2027* (pp. 43). Retrieved from <http://www.agriculture.gov.au/SiteCollectionDocuments/pests-diseases-weeds/consultation/aws-final.pdf>
- Jiang, L., Tan, J., & Pu, Z. (2010). An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. *The American Naturalist*, *175*(4), 415-423. doi: 10.1086/650720
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(4), 199-204. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02101-2
- Li, S., Cadotte, M. W., Meiners, S. J., Hua, Z., Shu, H., Li, J., & Shu, W. (2015). The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, *18*(12), 1285-1292. doi: 10.1111/ele.12522
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., & Hulme, P. E. (2005). Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, *93*(3), 512-520. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x
- Ma, C., Li, S. P., Pu, Z., Tan, J., Liu, M., Zhou, J., Li, H., & Jiang, L. (2016). Different effects of invader-native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: a meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: The Royal Society*, *283* (1838), 1-8. doi: 10.1098/rspb.2016.0663
- Mack, R. N. (1996). *Biotic barriers to plant naturalization*. Paper presented at the Proceedings of the IX international symposium on biological control of weeds, Stellenbosch, South Africa.
- Mack, R. N. (2003). Plant Naturalizations and Invasions in the Eastern United States: 1634-1860. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *90*(1), 77-90. doi: 10.2307/3298528
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *76*(2), 207-252.
- Mukherjee, A., Williams, D. A., Wheeler, G. S., Cuda, J. P., Pal, S., & Overholt, W. A. (2012). Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida and South America:

- Evidence of a possible niche shift driven by hybridization. *Biological Invasions*, 14(7), 1415-1430. doi: 10.1007/s10530-011-0168-7
- Oduor, A. M., Leimu, R., & Kleunen, M. (2016). Invasive plant species are locally adapted just as frequently and at least as strongly as native plant species. *Journal of Ecology*, 104(4), 957-968. doi: 10.1111/1365-2745.12578
- Ornduff, R., Faber, P. M., & Wolf, T. K. (2003). *Introduction to California Plant Life: Revised Edition*: Univ of California Press.
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In W. Nentwig (Ed.), *Biological invasions. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* (Vol. 193, pp. 97-125). Verlag, Berlin, Heidelberg: Springer.
- Rejmánek, M. (1996). A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. *Biological Conservation*, 78(1), 171-181. doi: 10.1016/0006-3207(96)00026-2
- Rejmánek, M. (1999). Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In O. T. Sandlund, P. J. Schei & Å. Viken (Eds.), *Invasive species and biodiversity management* (pp. 79-102). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Sax, D. (2001). Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(1), 139-150. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00536.x
- Thuiller, W., Gallien, L., Boulangéat, I., De Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C., & Lavergne, S. (2010). Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. *Diversity and Distributions*, 16(3), 461-475. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x
- Villaseñor, J. L., & Espinosa-García, F. J. (2004). The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions*, 10(2), 113-123. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00059.x
- Villaseñor, R. J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902. doi: 10.1016/j.rmb.2016.06.017
- Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., Rouget, M., Procheş, Ş., Amis, M. A., Henderson, L., & Thuiller, W. (2007). Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions*, 13, 11-22. doi: 10.1111/j.1366-9516.2006.00302.x